

**Die Knochenfische der Oberkreidezeit in Nordostmexiko:  
Beschreibung, Systematik, Vergesellschaftung,  
Paläobiogeographie und Paläoökologie**

**INAUGURAL – DISSERTATION**

zur Erlangung der Doktorwürde  
der  
Naturwissenschaftlich-Mathematischen  
Gesamtfakultät  
der  
Ruprecht-Karls-Universität  
Heidelberg

**2014**

vorgelegt von

**Diplom-Geoökologe Samuel Giersch**

aus Ludwigsburg

Tag der mündlichen Prüfung:

Gutachter: Prof. Dr. Wolfgang Stinnesbeck (Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg)  
Apl. Prof. Dr. Eberhard Frey (Karlsruher Institut für Technologie KIT)



Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Dissertation selbst verfasst und mich keiner anderen als der von mir ausdrücklich genannten und bezeichneten Quellen und Hilfen bedient habe. Alle verwendeten Zitate sind gekennzeichnet und im Literaturverzeichnis angegeben.

Karlsruhe, den 18. März 2014

Samuel Giersch

Dieses Manuskript ist zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften verfasst worden und ist daher keine Veröffentlichung im Sinne des *International Code of Zoological Nomenclature*.

## Danksagung

Das Zustandekommen dieser Arbeit war nur möglich, weil ihr eine große Zahl an Menschen in Deutschland wie in Mexiko ein wohlwollendes Interesse und dem Autor schier unendliche Geduld entgegenbrachten. Ihnen wird gedankt.

Besonderer Dank gilt Herrn Prof. Eberhard „Dino“ Frey, der mir die Möglichkeit bot, diese Arbeit im Rahmen des von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Projektes „Mid-Cretaceous fish assemblages in north-eastern Mexico: A case-study for the actinopterygian diversification and global palaeobiogeography“ anzufertigen. Seine unermüdliche Unterstützung in allen Phasen der Arbeit, von der Organisation der Feldarbeit fernab der Zivilisation in der mexikanischen Wüste bis hin zum gedanklichen Ringen um eine zeitgemäße Diskussion zum Artbegriff haben wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Ebenso danke ich Herrn Prof. Wolfgang Stinnesbeck. Durch die Einführung in die nordostmexikanische Geologie und Lebensart, durch die ausführlichen Diskussionen zu vielen Aspekten der Arbeit, durch seine Geduld bei der Korrektur erster Manuskripte und nicht zuletzt durch sein großes Verhandlungsgeschick mit mexikanischen Behörden und Vertretern des öffentlichen Lebens, hat er entscheidend zum Gelingen der Arbeit beigetragen.

Herrn Biol. Arturo H. González González, Direktor des Museo del Desierto (MUDE) in Saltillo/Coahuila hat das Projekt durch seine grandiose Gastfreundschaft erst ermöglicht. Sowohl sein Privathaus als auch die Expeditionsausrüstung und die Labore des MUDE standen mir während der sechs jeweils sechswöchigen Forschungsaufenthalte in Saltillo uneingeschränkt zur Verfügung. Dafür sei ihm außerordentlich gedankt.

Dank gebührt den Freunden, Kolleginnen und Kollegen am MUDE: José Manuel Padilla Gutierrez, Dr. Marie-Céline Buchy, José „Pato“ López Espinoza, René Delgado, Rosario Gomez, Dr. Marta-Carolina Aguillón und Hector Rivera Sylva und dem gesamten MUDE-Team, sowie dem Steinbruchbetreiber Roberto González Vazquez und seiner Familie in Vallecillo, der uns viele atemberaubende Entdeckungen ermöglichte. Sie alle haben Nordostmexiko fast zu meiner zweiten Heimat werden lassen.

Spezieller Dank geht an Dr. Christina Ifrim (Heidelberg) für ihre Einführung in die nordostmexikanischen Plattenkalke und in Geländearbeit in Vallecillo, sowie für ihre stets anregende Diskussionsbereitschaft.

Besonders gedankt sei Dr. Lionel Cavin (Genf), der wesentlich zur Realisierung des DFG-Projektes beigetragen hat. Von seinem unerschöpflichen Wissen über kreidezeitliche Knochenfische und seiner gigantischen Bibliothek habe ich erheblich profitiert.

Daneben gebührt Dr. Jeff Liston (Glasgow), Prof. Hans-Peter Schulze (Kansas), Prof. Gloria Arratia (Berlin und Kansas), Dr. Ronald Böttcher (Stuttgart), Prof. Jürgen Kriwett (Wien), Dr. Norbert Micklich (Darmstadt), Dr. Dave Martill (Portsmouth), Dr. Bouzianne Khalloufi (Paris) und Dr. José G. Lopez Oliva (Linares) besonderer Dank für viele Stunden der Diskussion, der Überlassung von Literatur und Bildmaterial sowie der Möglichkeit, in ihren Sammlungen zu arbeiten.

Besonders danke ich auch Mauricio Fernandez Garza (San Pedro Garza García / Monterrey, Mexiko), der mir die Möglichkeit gab in seiner umfangreichen Sammlung an Fischfossilien aus Vallecillo zu arbeiten.

Die Präparationsarbeit des Materials zu dieser Arbeit wurde am Staatlichen Museum für Naturkunde in Karlsruhe (SMNK) durchgeführt und lag dabei zu großen Teilen in den Händen von Christiane Birnbaum, Tim Niggemeier, Jörg Tensi, Anne Hildebrand, Mara Wachowski, Stefanie Monninger, Carolin Kuhn und Manuela Meyer. Unterstützt wurde die Präparation durch Stephan Unrein, paläontologischer Präparator am KIT. Ihnen allen sei für ihre starken Nerven, scharfen Augen und ruhigen Hände gedankt.

Für die stets gute Arbeitsatmosphäre am SMNK danke ich Wolfgang Munk, Dr. Ute Gebhardt, Dr. Robert Trusch, Dr. Hans-Walter Mittmann, Prof. Volkmar Wirth, Dr. Michael Rauhe, Dieter Schreiber, Birte Irion, René Kastner, Elke Hahnenkamp, Judith Pardo Perez, Dr. Eva Gebauer, Michael Laas, Edina Prontvai, Stefanie Remer, Sandra Jungnickel, Ross Elgin, Uwe Diekert, Josef Kranz, und Jürgen Scheuermann, sowie dem gesamten Mitarbeiterstab des Museums.

Für die Projektverwaltung am SMNK sei Frau Ilona Pfeiffer, Frau Heike von Majeovski und Herrn Martin Hörth gedankt.

Herrn Prof. Norbert Lenz gebührt besonderer Dank. Er hat es als Direktor des SMNK ermöglicht, dass mir durch meine Ernennung zum ehrenamtlichen Mitarbeiter des Hauses auch nach Beendigung des DFG-Projektes der Zugang zu Arbeitsplatz, Sammlung und Forschungseinrichtung erhalten blieb.

Dankbarkeitsgefühle, die außerhalb kommunizierbarer Begriffe liegen, hege ich gegenüber meiner lieben Frau Cindy, und meinen Kindern Helena und Aron. Ihrer bedingungslosen Unterstützung bis hin zur Aufopferung konnte ich während der letzten Jahre immer gewiss sein. Besonders ihre Geduld mit einem Ehemann und Vater, der sich einem, zumindest nach der konkreten Lebenserfahrung aus dem Familienalltag zu urteilen, nie enden wollenden Projekt verschrieben hat, ist nicht zu ermessen. Ihnen sei von Herzen gedankt.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Finanzierung des Projektes FR 1314/10.

## Kurzfassung

Diese Arbeit fasst die Ergebnisse einer siebenjährigen Forschungstätigkeit an oberkreidezeitlichen Knochenfischen aus nordostmexikanischen Fundstellen der Staaten Coahuila und Nuevo León zusammen. Im systematischen Teil werden jeweils eine Art der Coelacanthiformes, Pycnodontiformes, Aspidorhynchidae, Elopiformes, Crossognathidae, Clupeiformes und Beryciformes beschrieben. Weiterhin werden jeweils zwei Formen der Tselfatiiformes und Aulopiformes, sowie drei pachyrhizodontide und vier ichthyodectiforme Actinopetrygii beschrieben. Neun Arten werden zum ersten Mal im Untersuchungsgebiet nachgewiesen. Sieben davon sind Erstnachweise für die westliche Hemisphäre. Vier Arten werden neu beschrieben. Sechs aus der Region publizierte, aber unzureichend systematisierte Taxa werden revidiert. Die insgesamt 18 Taxa stammen aus sechs unterschiedlichen Fundstellen, die biostratigraphisch innerhalb der Oberkreide dem Mittelcenomanium, Spätcenomanium-Frühturonium, Spätturonium-Frühconiacium und dem Mittelsantonium zugeordnet werden.

Ergänzt um Literaturangaben wird die Evolution der kreidezeitlichen Knochenfischfaunen im Golf von Mexiko analysiert und mit Veränderungen der Umwelt verglichen. Dabei zeigt sich, dass die Evolution der Faunen im betrachteten Zeitabschnitt zwei Phasen durchläuft. Die Faunen des Albium und Cenomanium sind durch hohe Turnoverraten des Artenspektrums gekennzeichnet, die mit starken Schwankungen von Meeresspiegelhöhen und Wassertemperaturen korrelieren. Ab dem Unterturonium zeigen die Fischfaunen eine geringere Turnoverrate der Arten. Die längeren stratigraphischen Reichweiten der Arten aus Fundstellen der mittleren Oberkreidezeit korrelieren mit den im Vergleich zur vorangegangenen Phase stabileren Umweltbedingungen dieser Zeit.

Im paläobiogeographischen Teil der Arbeit werden die beschriebene Fundstellensequenz und ihr Fossilbericht mit synchronen Fundstellen verglichen und die paläobiogeographischen Muster der mexikanischen Arten analysiert. Der Golf von Mexiko ist besonders während des Cenomanium und Turonium ein Einwanderungsgebiet für Arten aus der Tethys. Nach der Öffnung des Südatlantiks und der damit verbundenen Veränderung der Stömungsverhältnisse im Zentralatlantik bricht der ost-westliche Faunenaustausch zusammen und es bilden sich auf beiden Seiten des Atlantiks regionale Faunenprovinzen aus. Ab dem Turonium wird der Western Interior Seaway vermehrt für Knochenfische aus dem Golf von Mexiko passierbar. Hier bildet sich im Laufe der mittleren Oberkreide die „Südliche Western Interior- nördliche Golf-Faunensubprovinz“ heraus.

Die Arbeit zeigt, dass die Evolution und Zusammensetzung der kreidezeitlichen Knochenfischfaunen im Golf von Mexiko durch ein kompliziertes Zusammenspiel von wiederholten Einwanderungsereignissen und nachfolgenden Vikarianz- und Aussterbeereignissen geprägt wurde.

Darüberhinaus wird die Paläoökologie der Fundstelle Vallecillo rekonstruiert. Der durch wissenschaftliche Grabungen gewonnene Datensatz gibt Einblicke in die ontogenetischen Altersstrukturen der häufigsten Fischarten. Die Klassifizierung der Lokomotionapparate und die Rekonstruktion von Räuber-Beutebeziehungen durch die Analyse von Mageninhalten weisen die Vallecillo-Fauna als hochpelagische Fauna aus.

## Abstract

The result of seven years of research on Late Cretaceous Osteichthyan fishes from the northeastern Mexican states Coahuila and Nuevo León is presented here. The fossil record of the area yielded single species of Coelacanthiforms, Pycnodontiforms, Aspidorhynchids, Elopiforms, Crossognathids, Clupeiforms and Beryciforms. Additionally two tselfatiiform species and two aulopiform species were recognized. Furthermore three Pachyrhizodontids and four Ichthyodectiforms were described. Nine species were recognized for the first time in the area. Seven of them were hitherto unknown in the Western hemisphere. Four species were erected. The combined assemblage consisting of 18 taxa came from six localities and is distributed into four different stratigraphic stages ranging from the middle Cenomanian to the middle Santonian.

A compilation of the “mid”-Cretaceous actinopterygian record of Mexico integrates 65 genera from ten localities, distributed within six time slices from the Albian to the Middle Santonian. A significant faunal turnover is evidenced by taxonomical changes during the Albian and Cenomanian, followed by an interval of taxonomic stability during the Latest Cenomanian up to the Santonian. This evolutionary pattern parallels a similar pattern of environmental factors such as sea surface temperature and sea level.

During the Albian the Mexican fish assemblages are palaeobiogeographically related with western Gondwana localities, but these similarities decline during the Cenomanian. A Central and Eastern Tethyan influence on Mexican fish assemblages increases during this stage and culminates during the early Turonian in similar species on both sides of the early Proto-Atlantic and Tethys. The Coniacian and Santonian localities of Mexico share the majority of genera with the Western Interior Seaway forming a distinct actinopterygian “Southern Interior-Northern Gulfian” paleobiogeographical sub-province, which developed in the Turonian.

These faunal changes coincide with an unchanging tectonic framework, which identifies oceanic dispersal as a driving mechanism for the changes of Mexican actinopterygian assemblages. Vicariance events in the Cenomanian were followed by regional extinction and subsequent strong westbound oceanic dispersal during the Early Turonian. Postulated dispersal routes coincide with ocean current models for this period of time.

The composition of Mexican “Mid” Cretaceous actinopterygian assemblages was therefore affected by a mixture of dispersal, subsequent vicariance and extinction events, followed by faunal replacement probably due to subsequent dispersal. The velocity of faunal turnover is correlated to the frequency of environmental changes.

## Inhalt

Danksagung	II
Kurzfassung	IV
Abstract	V
Inhalt	VI
1. Einführung	1
2. Material und Methoden	3
2.1. Abkürzungen	3
2.1.1. Institutionen und Sammlungen	3
2.1.2. Anatomische Abkürzungen	3
2.2. Das Material	4
2.3. Geländearbeit	5
2.4. Karbonatbestimmung	5
2.5. Fossilpräparation	5
2.5.1. Fundstellen in der Gegend von Muzquíz, Coahuila	5
2.5.2. Fundstelle Vallecillo, Nuevo León	6
2.6. Osteologische Beschreibung	7
2.7. Zeichnerische Dokumentation	8
2.8. Bemerkungen zur theoretischen Position:	8
2.8.1. Anmerkungen zum Artbegriff:	8
2.8.2. Bemerkungen zur Systematik	9
2.8.3. Bemerkungen zur Rekonstruktion phylogenetischer Zusammenhänge und zur kladistischen Methode	10
2.9. Die paläobiogeographische Analyse	11
2.10. Berechnung der Beta-Diversität (Turnover-Rate)	14
3. Der geologische Rahmen	15
3.1. Lage und Geographie des Arbeitsgebietes	15
3.2. Die Entwicklung des Golfes von Mexiko	17
3.3. Die stratigraphische und fazielle Entwicklung Nordostmexikos in der Oberkreide	19
3.4. Lithologie, Alter und Fossilführung der Fundstellen	21
3.4.1. Fundregion Muzquiz	21
3.4.2. Fundstelle La Mula	21
3.4.2.1. Die Grabung in La Mula	22
3.4.2.2. Befund und Interpretation	23
3.4.2.3. Taphonomie der Wirbeltierreste in La Mula	25
3.4.2.4. Das Alter der Fundstelle	27
3.4.3. Fundstelle El Rosario	28
3.4.4. Fundstelle Carranza	28
3.4.5. Fundstelle Los Temporales	29
3.4.6. Fundstelle Vallecillo	29
2.4.7. Tanque Nuevo	30
3.5. Anmerkung zur Paläogeographie und Paläoozeanographie	30
4. Systematische Paläontologie	31
4.1. Latimeriide gen. nov, sp. nov.	31
4.2. <i>Nursallia gutturosum</i> (Arambourg, 1954)	57
4.3. <i>Belonostomus longirostris</i> Lambe, 1902	65
4.4. cf. <i>Ctenodentelops</i> Forey et al., 2003	82

4.5. <i>Laminospondylus transversus</i> Springer, 1957 -----	84
4.6. <i>Pachyrhizodus caninus</i> Cope, 1872 -----	96
4.7. cf. <i>Rhacolepis</i> Agassiz, 1841 vel <i>Goulmimichthys</i> Cavin, 1995 -----	99
4.8. <i>Tingitanchichthys heterodon</i> (Arambourg, 1954) -----	108
4.9. <i>Heckelichthys</i> sp. nov. -----	121
4.10. <i>Gillicus arcuatus</i> Cope, 1875 -----	132
4.11. <i>Vallecillichthys multivertebratum</i> Blanco & Cavin, 2003 -----	144
4.11.3. Funktionsmorphologische Aspekte der Ichthyodectiformes -----	163
4.12. <i>Saurodon</i> cf. <i>leanus</i> -----	169
4.13. <i>Dixonanogmius</i> sp. nov. -----	172
4.14. <i>Tselfatia formosa</i> Arambourg, 1943 -----	183
4.15. <i>Rhynchodercetis yovanovitchi</i> Arambourg, 1943 -----	189
4.16. <i>Enchodus</i> cf. <i>venator</i> Arambourg, 1954 -----	197
4.17. <i>Scombroclupea occidentalis</i> Giersch et al., 2011 -----	203
4.18. Holocentridae gen. nov. sp. nov. -----	204
5. Stratigraphische Entwicklung der mexikanischen Actinopterygier-Vergesellschaftungen in der Kreidezeit -----	215
5.1. Datengrundlage: Stratigraphische Niveaus, Fundstellen und Faunenlisten -----	215
5.1.1. Mittleres Albium: Tlayua -----	215
5.1.2. Albium-Cenomanium: Múhi -----	217
5.1.3. Mittelcenomanium: La Mula -----	217
5.1.4. Mittel- Obercenomanium: Tanque nuevo südl. Cuatro Cienegas -----	218
5.1.5. Cenoman-Turongrenze-Unterturonium: Vallecillo -----	218
5.1.6. Fundstelle „Sierra Arteaga“ -----	219
5.1.7. Fundstelle „Ciudad Victoria“ -----	219
5.1.8. Turon-Coniac-Grenze: El Rosario -----	221
5.1.9. Turon-Coniac-Grenze: Carranza -----	221
5.1.10. Mittel-Obersantonium: Los Temporales -----	221
5.2. Ergebnisse -----	222
5.2.1. Stand der taxonomischen Bearbeitung -----	222
5.2.2. Stratigraphische Reichweiten einzelner Arten -----	222
5.3. Diskussion und Schlussfolgerungen -----	224
5.3.1. Signifikanz der Ergebnisse -----	224
5.3.2. Vergleich der Paläoökologie -----	225
5.3.3. Vergleiche von Erhaltungsbedingungen und Lagerstättentyp -----	226
5.3.4. Vergleiche der Probengröße -----	226
5.4. Interpretation -----	227
5.4.1. Umweltveränderungen in der Oberkreide -----	227
5.4.2. Korrelation zwischen Klimadynamik und $\beta$ -Diversität -----	228
5.5. Die Evolution der mexikanischen Fischfaunen im Vergleich zum globalen Trend -----	230
6. Paläobiogeographie der mexikanischen Fischfaunen -----	233
6.1. Vergleichsregionen und -fundstellen -----	233
6.1.1. Western Interior Seaway (WIS) -----	233
6.1.2. Südatlantik -----	233
6.1.3. Tethys -----	234
6.1.4. Westliche Tethys -----	234
6.1.5. Zentrale Tethys -----	234
6.1.6. Europäisches Boreal -----	235

6.2. Paläogeographische Entwicklung der Vergleichsregionen während der Oberkreide ----	237
6.3. Ergebnisse -----	238
6.3.1. Albium - Untercenomanium: Tlayua und Muhi -----	238
6.3.2. Mittel- Obercenomanium: La Mula und Tanque nuevo -----	238
6.3.3. Oberes Obercenomanium – Unterturonium: Vallecillo -----	241
6.3.4. Oberturonium – Santonium: El Rosario, Carranza, Temporales-----	241
6.4. Interpretation -----	243
6.5. Diskussion-----	244
6.5.1. Ursachen der biogeographischen Muster: Vikarianz oder Migration über weite Entfernung? -----	244
6.5.2. Marine Ausbreitung in der Oberkreide -----	245
6.6. Die Entwicklung der paläobiogeographischen Südlichen Western Interior- nördlichen Golf- Subprovinz -----	248
7. Bemerkungen zur Paläoökologie der Fundstelle Vallecillo -----	250
7.1. Die Zusammensetzung der Arten – Taphocoenose oder Fauna?-----	250
7.2. Körperform und Schwimmleistung – Funktionsmorphologische Analyse der Lokomotionsapparate der Vallecillo-Fischfauna -----	253
7.3. Das Nahrungsnetz im Vallecillomeer -----	254
8. Schlussfolgerungen -----	256
8.1. Geologischer Rahmen -----	256
8.2. Revision der oberkreidezeitlichen Knochenfischvorkommen in Nordostmexiko -----	256
8.3. Stratigraphische Entwicklung der mexikanischen Knochenfischvergesellschaftungen in der Kreidezeit-----	256
8.4. Paläobiogeographie der mexikanischen Fischfaunen-----	257
8.5. Paläoökologie der Fundstelle Vallecillo -----	257
9. Literatur -----	258
Anhang -----	276

*“Fishes, considered collectively ... offer to the philosopher  
an endless source of meditation and surprise.”*

J.-A. Brillat-Savarin: The Philosopher in the Kitchen, 1825.

## 1. Einführung

Mexiko war, als Ganzes gesehen, bis vor kurzem noch ein fast weißer Fleck auf der Landkarte der wirbeltierpaläontologischen Forschung. Erst seit den 1980er Jahren beginnen sich im drittgrößten Land des nordamerikanischen Kontinents Punkte des Wissens abzuzeichnen, die sich nun seit etwa 10 Jahren zu ersten Konturen einer regionalen Paläontologie verdichten. Mit der Entdeckung der unterkreidezeitlichen Plattenkalkfundstelle „Tlayua“ in Zentralmexiko im Jahre 1981 zeigte sich, dass auch südlich des Rio Grande für die Wirbeltierpaläontologie, insbesondere für die Paläoichthyologie Fundstellen mit internationaler Strahlkraft zu entdecken sind.

Als direkte Folge einer prosperierenden Wirtschaft, dem damit verbundenen Bauboom und dessen Rohstoffhunger vergrößern sich nun seit etwa 20 Jahren die Kenntnisse über fossilreiche Gesteine in Mexiko. Besonders die Landbevölkerung entdeckt, dass sich durch den Natursteinhandel ein Zubrot verdienen lässt. So werden allerorten kleine Steinbrüche i. d. R. in Handarbeit eröffnet, in denen dadurch beste Voraussetzungen herrschen, um Fossilien zu entdecken. Insbesondere in Steinbrüchen, in denen Plattenkalke abgebaut werden, werden dabei in zunehmenden Maße Wirbeltierfossilien von so hoher Qualität gefunden, dass sich heute langsam erahnen lässt, welches herausragendes wissenschaftliches, aber auch museologisches Potential in den Sedimentgesteinen des Landes ruht.

Als Folge dieser Entwicklung mehren sich seit den letzten 15 Jahren die wissenschaftlichen Arbeiten zu wirbeltierpaläontologischen Themen, wobei sich der überwiegende Anteil, der Häufigkeit der Funde entsprechend, mit fossilen Fischen befasst (vergl. Alvarado-Ortega et al. 2006b).

In Nordostmexiko begann die paläoichthyologische Forschung mit der Entdeckung der fröhturonen Fundstelle „Vallecillo“ in Nuevo León durch Stinnesbeck und Fernandez Garza im Jahre 1995 (Blanco-Piñon et al. 2001, 2002). Blanco-Piñon legt mit seiner Dissertation eine erste monographische Bearbeitung der Vallecillo-Fauna vor (Blanco-Piñon 2003). Darin werden zwei Chondrichthyes und neun Osteichthyes beschrieben. Diese und die nachfolgenden Arbeiten zur Vallecillo-Fischfauna (Blanco-Piñon & Alvarado-Ortega 2005a, 2006, 2007, Blanco-Piñon et al. 2007, Blanco et al. 2008) leiden unter dem grundsätzlichen Problem, dass sich die anatomisch-osteologischen Beschreibungen ausschließlich auf unpräpariertes oder unzureichend präpariertes Material beziehen, was in der Folge immer wieder zu falschen taxonomischen und/oder stratigraphischen Schlüssen führte. Erste Schritte zu einer stratigraphischen sowie taxonomischen Revision und Ergänzung der Vallecillo-Fischfauna nehmen Stinnesbeck et al. (2008) und Giersch et al. (2010a) vor.

Durch die zunehmende Eröffnung von Steinbrüchen vor allem in Coahuila erweiterte sich seit dem Jahr 2001 das Spektrum kreidezeitlicher, fischfossilführender Fundstellen in Nordostmexiko. Nachfolgend wurden aus Steinbrüchen nahe der Stadt Múzquiz die Reste von fünf Osteichthyes-Formen beschrieben, ohne diese genauer systematisch einzuordnen (Blanco-Piñon & Alvarado-Ortega 2005b). Darüber hinaus publizieren Alvarado-Ortega et al. (2006) und Alvarado-Ortega &

Porras Múzquiz (2009b) die Erstnachweise der ichthyodectiformen Fische *Saurodon* sp. und *Gillicus* sp. für Mexiko anhand von Material aus der Region Múzquiz. Unter dem Verzicht auf eigene Geländearbeiten machen die Autoren der genannten paläoichthyologischen Arbeiten über die Fundstellenregion Múzquiz keine Angaben zu den genauen Fundpunkten, und geben für das offensichtlich aus verschiedenen Fundstellen stammende Material pauschal und unzureichend begründet, ein turones Alter an. Dagegen zeigen die Arbeiten von Schmidt (2004), Rindfleisch (2004), Stinnesbeck et al. (2005) und Ifrim et al. (2007) sowie Giersch et al. (2011) die stratigraphische Diversität der Fundregion um Múzquiz auf, die sich vom Mittelcenomanium bis ins Santonium erstreckt. In der letztgenannten Arbeit ist die neue Art *Scombroclupea occidentalis* publiziert, deren Typuslokalität der mittelenomane Fundstellenkomplex „La Mula“ nördlich von Múzquiz ist.

Die hier vorliegende Dissertation fasst sieben Jahre Forschung an oberkreidezeitlichen Knochenfischen Nordostmexikos zusammen. Abgesehen von den o. g. Vorarbeiten, war bis dato kaum etwas über die dort vorkommenden Taxa, deren Vergesellschaftungen und stratigraphische Verbreitung, bzw. deren genaues Alter bekannt. Aufgrund der Tatsache, dass hier im Wortsinne größtenteils Neuland betreten wurde, waren die ersten Jahre dieser Arbeit ganz der Präparation des Fossilmaterials gewidmet. Die Qualität paläoichthyologischer Arbeiten hängt aufgrund ihres komplexen und oft fragilen Forschungsgegenstandes in besonderem Maße von der Güte der Präparate ab. Für die unterschiedliche Erhaltung der Fossilien aus der Region mussten verschiedene Präparationstechniken ausprobiert und angewendet werden. Die Ergebnisse dieser Vorbereitungsarbeiten ermöglichten schließlich osteologische Analysen, die in gut begründete taxonomisch-systematische Schlussfolgerungen mündeten.

Neben der Darstellung einer Vielzahl neuer, bzw. für die Region unbekannter Formen, sowie der Revision zuvor unzureichend interpretierter Taxa, gibt die Arbeit zum ersten Mal einen Überblick über die stratigraphische Abfolge der unterschiedlichen Knochenfischvergesellschaftungen im oberkretazischen Golf von Mexiko. Das Studium der Abfolge von sechs Fundstellen in vier unterschiedlichen stratigraphischen Niveaus ermöglicht es, in einer ersten Näherung die Evolution der Fischfaunen Nordostmexikos in der Oberkreidezeit nach zu vollziehen. Die hier identifizierten Faunen bilden teilweise synchrone Äquivalente zu oberkreidezeitlichen Faunen vor allem östlich des Atlantiks aus der zentralen Tethys, bzw. des europäischen Boreals. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit, die Faunen auf beiden Seiten des kretazischen Atlantiks gemeinsam zu studieren und die paläobiogeographischen Beziehungen der Faunen untereinander sowie die zugrunde liegenden Prozesse zu analysieren. Darüber hinaus geht die Arbeit speziell auf die Paläoökologie der Fundstelle Vallecillo ein, deren herausragender Fossilreichtum ein für Wirbeltierfundstellen ungewöhnlich reiches Spektrum an paläobiologisch interpretierbaren Phänomenen zeigt.

Im Einzelnen geht diese Arbeit folgenden grundsätzlichen Fragen nach:

Welche Knochenfischarten sind in den oberkretazischen Plattenkalkfundstellen Nordostmexikos enthalten?

Wie entwickelten sich die Artenzusammensetzungen im Laufe der Oberkreide im Golf von Mexiko?

Welche paläobiogeographischen Muster zeigen die einzelnen Faunen?

Welche Prozesse sind am Zustandekommen der biogeographischen Muster beteiligt?

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Abkürzungen

#### 2.1.1. Institutionen und Sammlungen:

BMNH: British Museum of Natural History, CMF: Coleccion de Mauricio Fernandez Garza in Monterrey, Nuevo León. CPC: Colección Paleontológica de Coahuila am MUDE. HMB: Humboldt-museum Berlin. MHNG: Muséum d'histoire naturell in Genf. MUDE: Museo del Desierto in Saltillo, Coahuila. SMNK: Staatliches Museum für Naturkunde in Karlsruhe. SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. UANL-FCT: Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias de la Tierra, Linares (Nuevo-León, Mexiko).

#### 2.1.2. Anatomische Abkürzungen

<b>ang</b> , Angulare	<b>exsc</b> , Extrascapulare
<b>ant.pro</b> , anteriorer Processus	<b>ff</b> , fringing fulcra
<b>ao</b> , Antorbitale	<b>foss.l.h</b> , Fossa des Musculus levator hyomandibulae
<b>asph</b> , Autosphenoticum	<b>foss.m</b> , Fossa mandibularis
<b>bas</b> , Basisphenoid	<b>foss.p.epo</b> , Fossa praeepitica
<b>b.sk</b> , basaler Sklerotikalknochen	<b>foss.pt</b> , fossa posttemporale
<b>boc</b> , Basioccipitale	<b>fr</b> , Frontale
<b>br</b> , Branchiostegal Rippen	<b>fr.g</b> , Frontalgrube
<b>b.pro</b> , Bulla prootica	<b>frpadpt</b> , Frontoparietodermoptericum
<b>bpt.pr</b> , Processus basiptyergoideus	<b>h</b> , Hyomandibulare
<b>b.pto</b> , Bulla pterotica	<b>h.f</b> , Foramen hyomandibulare
<b>cbr</b> , Ceratobranchialia	<b>hybr</b> , Hypobranchiale
<b>cha</b> , anteriores Ceratohyale	<b>hy</b> , Hypurale
<b>chp</b> , posteriores Ceratohyale	<b>hyap</b> , Hypuroapophysis
<b>cl</b> , Cleithrum	<b>hyp.d</b> , dorsales Hypohyale
<b>co</b> , Coronoid	<b>hyp.v</b> , ventrales Hypohyale
<b>d</b> , Dentale	<b>il.re</b> , Iliumregion
<b>d.cs</b> , dorsale Caudalschuppe	<b>iop</b> , Interoperculum
<b>d.pl</b> , Dentalplatten	<b>ior</b> , Infraorbitale
<b>deth</b> , Dermethomid	<b>is.re</b> , Ischiumregion
<b>d.fs</b> , dorsale Flankenschuppe	<b>k</b> , Kiemenelemente
<b>ds</b> , Dorsalschuppe	<b>lb.eth</b> , laterobasales Ethmoid
<b>dsph</b> , Dermosphenoticum	<b>l.foss.t</b> , laterale Fossa temporale
<b>dspl</b> , Dentalospleniale	<b>l.e</b> , laterales Ethmoid
<b>ecpt</b> , Ectopterygoid	<b>lep</b> , lepidotrichia
<b>en</b> , epineurale Zwischenmuskelknochen	<b>lh</b> , Lamina horizontale
<b>enpt</b> , Entopterygoid	<b>l.pl</b> , Lateralplatte
<b>ep</b> , Epurale	<b>mpt</b> , Metapterygoid
<b>epi</b> , Epioccipitale	<b>m.s</b> , Mittelsegment
<b>eth</b> , Ethmoid	<b>mx</b> , Maxillare
<b>ethpal</b> , Ethmopalatinum	

**na**, Nasale  
**n.s.pu**, Neuralfortsatz des Präurale  
**op**, Operculum  
**o.p**, Processus operculare  
**pa**, Parietale  
**pa.g**, Parietalgrube  
**pal**, Palatinum  
**par**, Parasphenoid  
**pcl.d**, dorsales Postcleithrum  
**pcl.v**, ventrales Postcleithrum  
**pd**, Prädentale  
**p.art**, Processus articulare  
**p.d**, Pubisdorn  
**p.lep**, Prinzipaler Flossenstrahl  
**p.pal**, Processus palatine  
**p.re**, Pubisregion  
**pd.en**, prädorsale Epineuralia  
**pec.f**, Pectoralflosse  
**phy**, Parhypurale  
**pmx**, Prämaxillare  
**po**, Postorbitale  
**pop**, Präoperculum  
**ppa**, Postparietale  
**prart**, Präarticulare  
**pr.co**, prinzipales Coronoid  
**pro**, Prooticum  
**pr.zyg(d)**, dorsale Präzygapophyse  
**pr.zyg(v)**, ventrale Präzygapophyse  
**pt**, Pterygoid  
**pto**, Pteroticum  
**ptt**, Posttemporale  
**pu**, präurales Centrum  
**q**, Quadratum

**rad**, Flossenträger, Pterygophore  
**rart**, Retroarticulare  
**r.l**, Recessus lateralis  
**ro**, Rostrale  
**rode**, Rostrodermethmoid  
**s**, Symplecticum  
**scl**, Supracleithrum  
**scl.r**, Sclerotical-Ring  
**sc.v**, ventrale Schuppen  
**sls**, Seitenlinienschuppe  
**stu**, Stegurale  
**smx**, Supramaxillare  
**soc**, Supraoccipitale  
**sop**, Suboperculum  
**sph**, Sphenoticum  
**sq**, Squamosum  
**s.s**, Symphysensulcus  
**st**, Supratemporale  
**suo**, Supraorbitale  
**t.f**, Foramen temporale  
**u**, urales Centrum  
**un**, Uroneurale  
**uh**, Urohyale  
**uk**, Unterkiefer  
**v**, Wirbel  
**vc**, Wirbelsäule  
**v.cs**, ventrale Caudalschuppe  
**vo**, Vomer  
**zyg**, Zygaleplatte

Die Zusätze (**L**) und (**R**) bezeichnen die Zugehörigkeit des jeweiligen Elementes zur linken, bzw. rechten Körperseite.

## 2.2. Material

Das dieser Arbeit zu Grunde liegende Material wurde größtenteils während wissenschaftlichen Grabungskampagnen im Rahmen der DFG-Projekte STI 128/9, FR1314/9 und FR 1314/10 sowie dem Projekt der Volkswagenstiftung I/78866 durch die Universitäten Karlsruhe und Heidelberg, sowie des Staatlichen Museums für Naturkunde in Karlsruhe in Kooperation mit dem Museo del Desierto in Saltillo/Coahuila gewonnen. An der letztgenannten Institution ist die Staatliche Paläontologische Sammlung des Staates Coahuila beheimatet, der das Material angehört. Zusätzlich wurde das Material der FCT an der UANL in Linares untersucht.

Wissenschaftliches Vergleichsmaterial wurde in den Sammlungen, des SMNK, des Muséum d'histoire naturelle in Genf, des Humboldt-Museums in Berlin und des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart in Augenschein genommen.

### 2.3. Geländearbeit

Neben der Profilaufnahme wurden zwei wissenschaftliche Grabungen in den Fundstellen Vallecillo und La Mula durchgeführt. Dabei wurde das anstehende Gestein Schicht für Schicht auf einer definierten Fläche abgetragen und jeder Fund auf einem Fundbogen mit Raumkoordinaten erfasst und fotografisch dokumentiert. Details dieser Grabungsmethode sind bei Ifrim (2006) erläutert.

### 2.4. Karbonatbestimmung

Um die Karbonatgesteine des Referenzprofils zur Grabung LM II in der Fundstelle La Mula klassifizieren zu können, wurde der Karbonatgehalt der einzelnen Schichten, bzw. Bänke bestimmt. Dabei wurden parallel zur Grabung 27 Gesteinsproben aus dem 110 cm langen Profil entnommen und gemahlen. Vom Gesteinsmehl wurde die Messfraktion mit Korndurchmessern von 63-100  $\mu\text{m}$  abgesiebt und auf 0,74 g je Probe eingewogen.

Die Messung des Karbonatanteils der Proben erfolgte nach dem Prinzip der gasometrischen  $\text{CO}_2$  - Bestimmung in einem verschlossenen Druckbehälter. Als Messgerät diente die Karbonatbombe nach Müller & Gastner (1971), in der die definierte Probe durch die Zugabe einer definierten Menge von HCL (25%) aufgeschlossen und  $\text{CO}_2$  freigesetzt wird. Da der bei der Zersetzung des Karbonats im Behälter entstehende  $\text{CO}_2$ -Druck proportional zum Karbonatgehalt der Probe ist, kann der manometrisch gemessene Gasdruck zur quantitativen Analyse verwendet werden.

Um den Einfluss des äußeren Luftdrucks auf die Messungen herausrechnen zu können, wurde das Manometer vor jeder Messreihe mit Hilfe einer Referenzprobe (97%  $\text{CaCO}_3$ ) kalibriert. Die Nachweisgrenze dieses Verfahrens liegt bei 0,3 %  $\text{CaCO}_3$ .

Da der zeitliche Verlauf der Druckentwicklung in der Karbonatbombe Hinweise auf den Karbonat-Chemismus gibt, wurde das Manometer in definierten Zeitabständen abgelesen. Die Klassifizierung der Karbonate richtet sich nach Correns (1949).

Die Ergebnisse sind in Anhang II und in Abb. 3.4. dargestellt.

### 2.5. Fossilienpräparation

Die fundstellenabhängigen Unterschiede in der Erhaltung der Fossilien forderten die Anwendung unterschiedlicher Präparationsmethoden, die im Folgenden beschrieben werden:

#### 2.5.1. Fundstellen in der Gegend von Muzquíz

Die fossilführenden Plattenkalke aus Fundstellen rund um Muzquíz spalten im Allgemeinen in eine Haupt- und eine Gegenplatte, wobei die Hauptplatte den überwiegenden Teil des Fossils trägt. Eine statistische Sortierung von Haupt- und Gegenplatte nach hangender bzw. liegender Position im Bezug auf das Fossil, wie sie aus anderen Plattenkalkfundstellen bekannt ist, (z. B. Solnhofen; Frickhinger 1999), wurde nicht festgestellt. Durch die Steinbrucharbeiter werden bei Funden außerhalb der wissenschaftlichen Grabungen i. d. R. nur die Hauptplatten mit gut erhaltenen Fossilien geborgen. Stärker zerstörte Fossilien wurden in wasserklares Epoxidharz (Akepox) umgebettet und

von der im Sediment liegenden Seite präpariert. Die Knochensubstanz aus den Fundstellen „La Mula“ und „Carranza“ ist schwach elastisch und besitzt eine glatte Oberfläche, die eine gute Trennfläche zum umgebenden Gestein bildet. Daher konnte dieses Material teilweise mit feinen Druckluftsticheln der Marke HW80 freigelegt werden. Die Detailarbeiten erfolgten mit Stahlnadel und Skalpell unter dem Stereomikroskop (Wild M3, Leica MS5). Die Knochen wurden abschließend mit dünnflüssigem Cyanacrylat (Starbond) und Polyvinylacetat (Movilith) gehärtet.

### **2.5.2. Fundstelle Vallecillo**

In den Plattenkalken von Vallecillo ist die Knochensubstanz der Fischfossilien umkristallisiert. Der Grad der Umkristallisierung ist abhängig von der Lithologie der Fundschicht. Die Knochensubstanz variiert dabei zwischen einer dichten Struktur, die eine schwach raue Oberfläche bildet und einer grobkörnige, „zuckerige“ kristalline Struktur, bei der die einzelnen Kristalle in die Sedimentstruktur des umgebenden Gesteins eingewachsen sind und die damit die ursprüngliche Grenze zwischen Knochen und Sediment zerstört haben. Die Knochen sind spröde, kaum härter als das umgebende Gestein und besitzen nur eine unscharfe Trennfläche zum Sediment. Erhöhte Tonanteile im Sediment erleichtern die Präparation. Fossilien der tonreicheren Schichten sind feinkörniger und/oder weniger stark umkristallisiert und daher leichter zu präparieren. Selbst gut erhaltene, kompakte Knochen können aber nur durch vibrationsfreies Bearbeiten freigelegt werden, weshalb Druckluft-Stichel an Material aus Vallecillo nur zu Vorarbeiten angewendet wurden. Die einzelnen Knochen wurden anschließend ausschließlich mit Handwerkzeugen wie Skalpellen und Nadeln behutsam frei geschabt, wobei der Farbunterschied zwischen Sediment und Knochen aufgrund der fehlenden Härteunterschiede das Hauptmerkmal für das Erreichen der Knochenoberfläche war. In einzelnen Fällen sind die porösen Knochen deutlich instabiler als das umgebende Sediment. An solchen Stücken lohnt sich eine Präparation meist nicht.

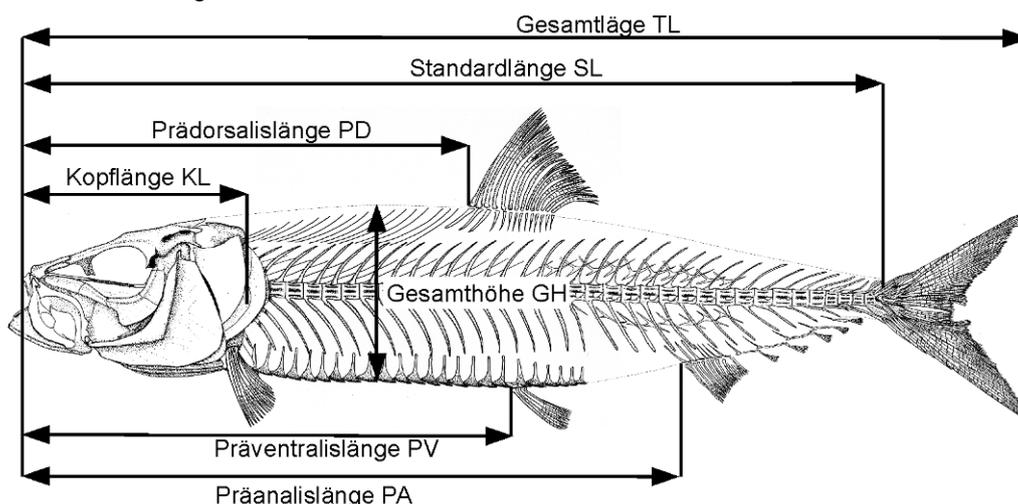
Das Fehlen einer Trennfläche zwischen Knochen und Sediment führt dazu, dass die i. d. R. weichere, umkristallisierte Knochenspongiosa Schwächezonen im Gesteinsverband bildet. Die Wirbeltierfossilien aus Vallecillo reißen daher beim Spalten der Platten bevorzugt in der Sagittalebene auf und geben dabei lediglich den Blick auf die morphologisch wenig informativen Bruchflächen der Knocheninnenseiten frei. Dass diese Skelette zwar hochgradig lateral bzw. dorsoventral kompaktiert, die Einzelknochen aber dreidimensional erhalten sind, wird an aufgespalteten Fossilien nicht sichtbar. Das führte in der Vergangenheit zu der Auffassung, dass „all these vertebrate fossils are preserved in two dimensions, due to compressional forces“ (Alvarado-Ortega et al. 2006: 179) seien. Diese Fehleinschätzung der Erhaltung des Vallecillo-Materials führte in der Folge seitens der Erstbearbeiter dieser Fundstelle zu einer Reihe von taxonomischen Fehlbestimmungen, obwohl habituell komplette Fossilien zu Verfügung standen (vergl. Blanco-Piñon & Alvarado-Ortega 2005, Blanco & Alvarado-Ortega 2006, Blanco et al. 2008). Um die tatsächliche, osteologisch aussagekräftige Oberfläche der Knochen sichtbar zu machen, wurde eine an die Sedimenteigenschaften des Materials angepasste Transfer-Methode angewendet. Aufgrund der Porosität der Knochen, wie auch des Sedimentes (Ifrim 2006) kann die Gießharztransfermethode (Toombs & Rixon 1950, Kühne 1962) an Vallecillo-Material nicht benutzt werden, da das Harz Sediment und Knochen gleichermaßen durchdringt. Auch kommen

chemische Präparationsverfahren nicht in Frage, da die umkristallisierten Knochen keine signifikanten chemischen Unterschiede zum umgebenden Gestein besitzen.

Gute Präparationsergebnisse wurden erzielt, in dem aufgebrochene Skelettelemente aus dem Plattenverbund gelöst und zurück auf die Gegenplatte transferiert wurden. Die Bruchflächen wurden vor dem Zusammenfügen mit dickflüssigem, und anschließend mit dünnflüssigem Cyanacrylat gehärtet. Die Klebung erfolgte entweder direkt mit Cyanacrylat oder mit transparentem Zweikomponentenkleber auf Epoxidharzbasis. Verlorengegangene Knochenbruchstücke konnten anschließend aufgrund der gesperrten Bruch-Oberflächen durch Epoxid- und/oder Polyesterharze ergänzt werden (Giersch et al. 2010). Die so vorbereiteten Stücke standen anschließend der mechanischen Präparation mit Skalpell (Bayha) und diversen Stahlnadeln unter dem Stereomikroskop zu Verfügung. Die Stücke CPC-300, CPC-302, CPC-432 und CPC-438 wurden für Ausstellungszwecke geringfügig mit Gips ergänzt und nachkoloriert.

## 2.6. Osteologische Beschreibung

Die in der osteologischen Analyse verwendete anatomische Nomenklatur folgt durchgängig den Vorschlägen von Rojo (1991) um eine einheitliche Beschreibung zu gewährleisten. Aus Gründen der Vergleichbarkeit der Beschreibungen mit älterer Literatur wurden in Einzelfällen auch Benennungen beibehalten, die nach aktuellen Ergebnissen der vergleichenden Anatomie auf fehlerhaften Homologisierungen basieren. So bleibt hier der Begriff des „Frontale“ für das „Parietale“ *sensu* Arratia (z. B. Arratia & Herzog 2007) bestehen, wobei das „Postparietale“ *sensu* Arratia hier weiterhin als „Parietale“ bezeichnet wird. Probleme bei der Homologisierung einzelner Skelettelemente ergeben sich vor allem bei ausgestorbenen Gruppen unsicherer systematischer Stellung, wie z. B. den Aspidorhynchidae. In diesen Fällen wird die Nomenklatur um die in der jeweils gültigen Revision verwendeten Termini ergänzt.



**Abb. 2.1.** Lage der Messstrecken.

Die Lage, sowie Anfangs- und Endpunkte der Messstrecken zur Ermittlung biometrischer Parameter sind aus Abb. 2.1 ersichtlich. Die Messungen wurden mit einer Nonius-Schieblehre auf 1 mm genau ausgeführt. Auf Winkelangaben zwischen den Achsen (post mortem) beweglich

zueinander gelagerter Skelettelemente, wie z. B. Flossenstrahlen oder -träger wurde bewusst verzichtet, da diese erhaltungsbedingt variieren.

## **2.7. Zeichnerische Dokumentation**

Die überwiegende Anzahl der Zeichnungen wurde auf Grundlage von großformatigen Fotos unter Zuhilfenahme des Originalmaterials erstellt. Die zeichnerischen Darstellungen sind Interpretationen des Gesehenen. Insbesondere die abundanten Zerstörungen der Oberflächen vieler Knochen des Materials aus der Fundstelle Vallecillo sind in den Interpretationszeichnungen nicht berücksichtigt, um die graphische Aussagekraft zu erhalten. Die Detailzeichnungen wurden i. d. R. direkt über ein Binokular (Leica) mit Zeichenspiegel vom Objekt übertragen.

## **2.8. Bemerkungen zur theoretischen Position**

### **2.8.1. Anmerkungen zum Artbegriff:**

In den biologischen Wissenschaften inklusive der Paläontologie existieren heute unterschiedliche Auffassungen zum Artbegriff, deren Definitionen meist aber nicht weiter benannt werden. Die Diskussion über das Wesen der „Art“ und verschiedene Art-Definitionen und deren Anwendung insbesondere im Rahmen evolutionsbiologischer und paläobiologischer Fragestellungen wurde noch in den 1990er Jahren, z. B. bei Frey & Herkner (1993) intensiv geführt, ist aber heute weitestgehend verstummt und übt damit keinen Einfluss mehr auf die Bewertung von Methoden und Ergebnissen aus. In einer Arbeit wie dieser, in der fossile Organismenreste als „Arten“ beschrieben werden, erscheint es daher heute notwendig, eine Stellungnahme zum verwendeten Artbegriff voranzustellen.

Es gilt heute als weitgehend akzeptiert, dass Arten reale Einheiten der Natur seien, und dass daher die raumzeitliche Verteilung der Individuen der Biota und deren Merkmale induktiv Aussagen über die Existenz und Abgrenzung von Arten sowie deren genealogische Verwandtschaftsverhältnisse zulassen und Indizien für Evolutionsabläufe liefern (vergl. z. B. Schlee 1971, Patterson & Rosen 1977, Wiley 1980, Ax 1984, Willmann 1985, Sudhaus & Rehfeld 1992, Arratia 2000, Wiley & Johnson 2010, Nelson et al. 2010).

Dem steht die Auffassung gegenüber, dass Individuen der Biota Produkte eines evolutiven Kontinuums zu einem bestimmten Zeitpunkt seien, sich Evolution selber als kontinuierlicher Prozess allerdings der konkreten „Beschreibbarkeit“, also dem direkten Zugriff durch Sprache entzieht. Erst die Forderung der Wissenschaft nach logisch kommunizierbaren, konkreten Begriffen führt zu einer sprachlichen Zergliederung des Evolutionsprozesses in diskrete Einheiten, denen der Begriff der „Art“ auf Grundlage der an Individuen von Biota wahrnehmbaren Phänomene wie morphologische und/oder genetische Ähnlichkeit, Zeugung fruchtbarer Nachkommen, ähnliches Verhalten, usw., zugeordnet wird (vergl. z. B. Grasshoff 1993, Weingarten & Gutmann 1993, Riess 1993). Dieser Idee schließt sich die vorliegende Arbeit an, die damit die Auffassung vertritt, dass eine Definition des Artbegriffes unter der Prämisse der Praktikabilität innerhalb der jeweiligen Fragestellung und in Abhängigkeit der Beschaffenheit der zu untersuchenden Objekte begründet sein darf und sein sollte und nicht den Versuch unternehmen sollte, die Art als „real-objektive Einheiten der Natur“ (z. B. Willmann 1993, 23)

zu begründen (vergl. dazu auch die Diskussion bei Remane 1985). Da in der vorliegenden Arbeit fossile Organismen sowohl alpha-taxonomisch begründet als auch in einen biostratigraphischen Zusammenhang gebracht und als Angehörige endemischer Arten betrachtet werden, wird hier das allgemeine, von Schindewolf vorgeschlagene Artkonzept als Grundlage herangezogen:

„Die Art ist eine Serie von Individuen, die in der Gesamtheit ihrer typischen Eigenschaften übereinstimmen und in ihren räumlich oder zeitlich aneinander anschließenden Populationen eine meist nur geringfügige fließende Variabilität zeigen.“ (Schindewolf 1962, 67).

Dieses Konzept gründet sich auf die dem Menschen eigene und nicht weiter theoretisierbare Fähigkeit (Gutmann & Peters 1973), Unterschiede erkennen, Merkmale beschreiben und Ähnlichkeitsklassen bilden zu können. Es ist damit die Grundlage für die klassische, auf der Alpha-Taxonomie beruhenden, in Paläontologie wie in Neontologie in gleicher Weise gültigen Systematik, die eine Definition von Arten und höheren Taxa aufgrund diskriminierender Gestaltmerkmale, also der morphologischen Eigenschaften der Individuen vornimmt (Kutschera 2010, MacLeod et al. 2010). Die als „typisch“ erachteten Merkmale sind im Rahmen dieser Arbeit aus den vorangegangenen Revisionen der einzelnen Formen abgeleitet. Zusätzlich können auf Grundlage des o. g. Artkonzeptes in der Paläontologie Arten als Chronospezies aufgefasst werden. Diese Chronospezies zeichnen sich durch eine relative morphologische Konstanz von Individuen innerhalb eines Profilabschnittes, und damit innerhalb eines (Ablagerungs-)Zeitraumes aus und bilden dadurch die Grundlage der Biostratigraphie. Weiterhin bietet ein morphologisch begründetes Artkonzept die Möglichkeit des direkten Vergleiches von fossilen mit rezenten Formen und liefert damit auf Grundlage des von Hutten und Lyell (1830) zuerst formulierten Aktualismusprinzips Argumente für paläoökologische Hypothesen. Hofbauer (2001) weist darauf hin, dass dieses Paradigma der Geowissenschaften allerdings heute in Bezug auf seine methodologische Argumentation unterschiedlich interpretiert wird. Die hier vorliegende Arbeit bezieht sich auf die Definition ergänzt nach Kötter (2001):

„Geologische/[paläontologische] Erklärungen müssen sich im Einklang mit den bekannten Naturgesetzen befinden und dürfen vergangene Ereignisse und Prozesse nur dann als ursächlich für überlieferte Erscheinungsbilder postulieren, wenn diese Ereignisse und Prozesse

- (a) als ähnlich zu solchen angenommen werden können, die in ihrer Wirkungsweise *empirisch aufgeklärt* sind (wobei ein möglichst konkretes Darstellungsniveau anzustreben ist) und
- (b) sie einer allgemeinen Konsistenzforderung genügen.

Geologische/[paläontologische] Erklärungen gehören in den jeweils aktuellen Wissenshorizont und nicht unbedingt in den jeweils aktuellen Ereignishorizont.“ (Kötter 2001, 137).

### 2.8.2. Bemerkungen zur Systematik

Die systematische Einordnung der hier vorgestellten Actinopterygii folgt für Taxa oberhalb der Unterordnung den Vorschlägen von Patterson & Rosen (1977) und Arratia (2001, 2004). Für Material, welches sich rezenten Ordnungen zuordnen lässt, wird zudem Bezug auf das auf Synapomorphien basierende System der Teleostei von Wiley & Johnson (2010) Bezug genommen. Um die fossilen Taxa konsequent in ein Linné'sches Hierarchie-System stellen zu können, werden alle, auch potentiell ancestrale Arten als terminale Taxa betrachtet. Fossile Taxa höheren Ranges, deren Inhalt durch entsprechende Kaskaden an Apomorphien systematisiert ist, deren Rang selber aber nicht durch

Synapomorphien definiert werden kann, werden als „Plesion“ *sensu* Patterson & Rosen (1977) in das System integriert. Taxa unterhalb der Ordnung, deren systematische Bezüge unklar sind, werden auf der entsprechenden Rangstufe als „incertae sedis“ *sensu* Nelson (1972) bezeichnet. Unterhalb der Ordnung folgt die Systematik der hier beschriebenen Actinopterygii den jeweiligen, im Einzelnen aufgeführten Revisionen. Das Sarcopterygier-Material dieser Arbeit wird auf Grundlage der Vorschläge von Forey (1998) und Schultze (2004) klassifiziert. Um eine konsistente Alpha-Taxonomie zu erreichen, wurden zum Teil die in phylogenetischen Hypothesen aufgelisteten synapomorphen Merkmale in die beschreibende Definitionen überführt.

Die Benennung der einzelnen Art folgt der binomialen Konvention nach Linné, die im Internationalen Codex of zoological Nomenclature festgelegt ist. Nach dem hier verwendeten Artkonzept steht der vollständige Arname stellvertretend für die Gattungs- und Art-Diagnose, in denen die typischen Merkmale zusammengefasst sind. Eine gültige Diagnose setzt innerhalb einer Art morphologisch konstante Merkmale voraus. In der Natur unterliegen die Morphologien der an Individuen beobachteten Merkmale allerdings spezifischen Variationsbreiten. Innerhalb synchroner Paläopopulationen kann das Maß der intraspezifischen Variation von Merkmalen durch Rezentvergleiche abgeschätzt werden (Bock 2004). Das innerhalb der synchronen Population festgestellte Maß der Variationsbreite von Merkmalen wird in der paläontologischen Praxis auch auf Individuen allochroener Populationen angewendet. Dies ist nur im Rahmen des hier angewendeten Artkonzeptes zulässig, welches der Morphologie von Merkmalen auch eine zeitliche Konstanz und damit der Art eine stratigraphische Reichweite zugesteht.

### **2.8.3. Bemerkungen zur Rekonstruktion phylogenetischer Zusammenhänge und zur kladistischen Methode**

Es ist heutzutage innerhalb der Wirbeltier-Paläontologie allgemein gefordert und akzeptiert, dass für beschriebene Arten phylogenetische Hypothesen aufzustellen seien. Mit der Annahme der biologischen Art als reale Einheit der Natur als Grundlage für die konventionelle Phylogenetik ist auch, wie im Falle des Artbegriffes, die Diskussion um die Methodik der phylogenetischen Rekonstruktion weitgehend verstummt (vergl. z.B. Rieppel 1983). Kontroversen über Analyse- und Darstellungsmethoden, die noch in den 1970er Jahren den Diskurs bestimmten (z. B. Thomson 1971), sind innerhalb der Paläoichthyologie der zunehmenden allgemeinen Akzeptanz der computer-gestützten kladistischen Analyseverfahren gewichen (z. B. Arratia & Viohl 1996, Arratia & Schultze, 1997, Cavin et al. 2012).

Die vorliegende Arbeit geht davon aus, dass Rekonstruktionen von phylogenetischen Beziehungen zwischen Taxa mit Hilfe kladistischer Methoden rein theoretischen Charakter haben, da Anagenese (Entwicklung der Merkmale) und Phylogenese (Entstehung von Arten durch Art-Aufspaltung) nicht hinreichend mit einander korreliert sind. Merkmale und deren Auftreten an Individuen stellen keinen Beweis für verwandtschaftliche Beziehungen im genealogischen Sinn und für Evolution dar (z.B. Peters 1976, Patterson & Rosen 1977, Remane 1985). Sie können lediglich als Ergebnisse solcher Vorgänge interpretiert werden. Die kladistische Methode liefert in Form der Kladogramme Klassifikationsvorschläge, die in erster Linie Ähnlichkeitsabstände ausgewählter morphologischer Merkmalskombinationen aufzeigen, die als synapomorph *sensu* Hennig (1950)

betrachtet werden. Die Arbeit folgt hier den Vorschlägen von Bardack (1965) und Patterson & Rosen (1977), nach denen für fossile Fische zuerst alpha-taxonomisch und auf osteologischer Grundlage vergleichend die Zugehörigkeit zu einer Gruppe abgesichert werden sollte. Innerhalb der osteologisch definierten Gruppe kann dann die kladistische Methode verwendet werden, um morphologische Ähnlichkeitsabstände mit Hilfe der Synapomorphien zu ermitteln. Diese werden dann unter der axiomatischen Annahme, dass die Merkmalsverteilung Ergebnis genealogischer Prozesse sei, phylogenetisch interpretiert um Schwestergruppen zu ermitteln. Dabei wird nach Hennig (1950) angenommen und vorausgesetzt, dass die synapomorphen Merkmalsgruppen schrittweise entstehen, wobei die einzelnen Stufen der Entstehungssequenz durch Fossilien unterschiedlichen geologischen Alters repräsentiert werden. Die Kombination eines Kladogramms mit den stratigraphischen Daten der Merkmalsträger erzeugt dann Aussagen und ermöglicht Vorraussagen über die zeitliche Abfolge der Merkmalsentwicklung, die durch die Addition neuer Fossilfunde verifiziert oder falsifiziert werden können, die also innerhalb des Systems testbar sind (Schlee 1971, Cavin 2008). Mit räumlichen Daten ergänzt bilden diese phylogenetisch-stratigraphischen Aussagen die Grundlage für paläobiogeographische Analysen (siehe 6.3.). Um letztere durchführen zu können, wurden in dieser Arbeit in Einzelfällen phylogenetische Hypothesen aus der Literatur übernommen.

## 2.9. Die paläobiogeographische Analyse

Neben der Beantwortung paläobiologischer und biostratigraphischer Fragen sind fossile Biota grundsätzlich dazu geeignet, die ehemaligen räumlichen Beziehungen zwischen Kontinenten oder Ozeanen in der erdgeschichtlichen Vergangenheit zu untersuchen. Durch den Vergleich von Fossilberichten unterschiedlicher Regionen können Paläoareale der fossilen Taxa bestimmt und Hypothesen zur Verbreitungsgeschichte der Biota entwickelt werden. Im Rahmen dieser Arbeit wird die Veränderung der räumlichen Verbreitung der während der Oberkreide im Golf von Mexiko vorkommenden Actinopterygii analysiert und die Ursachen und Prozesse rekonstruiert, welche die beobachteten Verbreitungsmuster erzeugen. Die dazu verwendete Methodik beruht auf dem von Hunn & Upchurch (2001) formulierten und von Cavin (2008) für die paläontologische Praxis konkretisierte „chronobiogeographischen Paradigma“. Dieses Paradigma geht davon aus, dass:

- Art-Ausbreitung („dispersal“) und Vikarianz die zwei grundlegenden Prozesse sind, die für die Verbreitungsmuster der Biota verantwortlich sind.

- Art-Ausbreitung und Vikarianz raum-zeitliche Muster erzeugen, die durch die Kombination von räumlichen und stratigraphischen Daten mit phylogenetischen Hypothesen im Fossilbericht erkennbar und unterscheidbar sind.

Die hier verwendete Methodik erweitert das in der historischen Biogeographie prädominante „Vikarianz-Paradigma“ (z. B. Hennig 1950, Croizat 1958, Brundin 1972, Nelson & Platnick 1980, Grande 1985b, Wiley 1988), da es neben „Vikarianz“, d. h. neben der allopatrischen Artbildung ausgelöst durch die Fragmentierung von Arealen, auch „Ausbreitung“ zur Erklärung von Verteilungsmustern der Biota heranzieht. Das Ausbreitungsmodell geht ursprünglich auf Darwin und Wallace zurück, die die Besiedelungsgeschichte der Erdoberfläche auf Artbildung und anschließender Abwanderung von Populationen aus dem Ursprungsgebiet der Art zurückführen. In der Methodendiskussion der historischen Biogeographie wurde das Ausbreitungsmodell allerdings immer

wieder als unwissenschaftlich kritisiert, da seine Ergebnisse, d. h. die Hypothesen über mögliche Ausbreitungs-Routen der Arten, im Gegensatz zum Vikarianz-Paradigma nicht unabhängig überprüfbar sind, bzw. beliebig jeder paläogeographischen Rekonstruktion angepasst werden können.

Das Vikarianz-Paradigma geht dagegen von der Annahme aus, dass die Evolution der Oberfläche der Erde einen erkennbaren Einfluss auf die Evolution der Biota besitzt und daher die Phylogenien der Arten und die geologische Entwicklung der Lebensräume kongruente Muster aufweisen (z. B. Nelson & Rosen 1980, Ronquist 1997, Cavin 2008). Artbildung wird nach dem Vikarianz-Mechanismus als Folge geologischer, z. B. tektonischer Prozesse angesehen, welche innerhalb von Arealen Barrieren erzeugen, die den genetischen Austausch zwischen Teilpopulationen dauerhaft verhindern. Spätestens seit der Validierung der Plattentektonik als der grundlegenden Theorie in der historischen Geologie können die nach dem Vikarianz-Modell entwickelten Hypothesen zur Besiedelungsgeschichte eines Raumes unabhängig getestet werden, da die Rekonstruktion der geologischen Entwicklung von Arealen und die phylogenetischen Hypothesen seiner Bewohner auf unterschiedlichen Daten beruhen. Zur Verifizierung/Falsifizierung eines Vikarianz-Musters müssen nur die phylogenetischen Hypothesen der Arealbewohner mit der Rekonstruktion der Paläogeographie der Areale verglichen werden (Nelson & Platnick 1980). Vikarianz liegt dann vor, wenn sich aufgrund der geologischen Daten nachweisen lässt, dass die Areale von Schwester-Taxa Teile eines Ursprungsareals waren.

Die zunehmende Kenntnis über die räumliche Verbreitung und die stratigraphische Reichweite fossiler Biota sowie die zunehmende Integration von Fossilien in phylogenetische Hypothesen erzeugt heute ein raum-zeitliches Gerüst, in dem in Einzelfällen ein beobachtetes Verbreitungsmuster einfacher durch das Ausbreitungsmodell zu erklären ist als durch das Vikarianzmodell (z. B. de Queiroz 2005, Cavin 2008, Smith et al. 2011, Burridge et al. 2012). Das chronobiogeographische Paradigma betrachtet daher heute beide Modelle als gleichberechtigt und versucht, jedes beobachtete Verbreitungsmuster durch eines der beiden Modelle zu erklären. Die Methodik legt dabei das Parsimonie-Prinzip zugrunde, in dem es davon ausgeht, dass das einfachere Erklärungsmuster das Wahrscheinlichere ist (Cavin 2008). Gewonnene Vikarianz- und Ausbreitungsmuster sind durch die Integration neuer Fossilfunde und/oder neuer phylogenetischer Hypothesen falsifizierbar. Vikarianz und Ausbreitung sind für die hier verwendete Methodik wie folgt definiert:

**Vikarianz** liegt vor, wenn Areale und deren Populationen fragmentiert werden und die Teilpopulationen dann, durch eine Barriere getrennt, unterschiedliche anagenetische Entwicklungen durchlaufen. Neben der tektonischen Evolution der Kontinente, welche zur Fragmentierung der ursprünglichen Areale führten, können Areale mariner Organismen auch durch innerozeanische Barrieren wie Strömungen, Gradienten von Temperatur und Salinität, Zustrom von Sediment und Süßwasser oder durch bathymetrische Faktoren begrenzt werden (Heads 2005, Cavin 2008). Im Fossilbericht zeigt sich Vikarianz durch das stratigraphisch zeitgleiche Auftreten von Schwwestertaxa in unterschiedlichen Formationen. Die Wahrscheinlichkeit, dass Vikarianz einem Verteilungsmuster zu Grunde liegt, steigt mit der Genauigkeit, mit der eine Barriere zwischen den Vorkommen der Schwwestertaxa rekonstruiert werden kann. Die paläogeographische Entfernung der Formationen zum Zeitpunkt ihrer Entstehung, d. h. zum Zeitpunkt der Einbettung der betrachteten Organismen, ist dabei ein wichtiges Hilfskriterium.

**Ausbreitung** (dispersal) wird möglich, wenn sich Arealgrenzen verschieben und Populationen bisher nicht besiedelte Räume einnehmen. Im Fossilbericht wird Ausbreitung als Ursache für ein Verteilungsmuster wahrscheinlich, wenn ein Taxon in einer geographisch unterschiedlichen und stratigraphisch jüngeren Position auftritt als seine phylogenetischen Vorfahren und Nachkommen. Ausbreitung ist auch dann wahrscheinlich, wenn in zwei tektonisch divergenten Regionen, zwischen denen in stratigraphisch älteren Formationen Vikarianz nachgewiesen wird, in stratigraphisch jüngerer Formation übereinstimmende Arten nachgewiesen werden. Diese sog. biogeographische Konvergenz (Cecca et al. 2011) dokumentiert dann den Wegfall der genetischen Isolation, bzw. der Barrieren zwischen Populationen in beiden Regionen.

Fossile Fische sind für paläobiogeographische Untersuchungsmethoden besonders gut geeignet, da sie im Fossilbericht im Vergleich zu anderen Wirbeltieren häufig zu finden sind und für die meisten Formen phylogenetische Hypothesen vorliegen. Gegenüber Invertebraten-Fossilien, die i. d. R. jeden Fossilbericht dominieren, haben Fisch-Fossilien den Vorteil, dass aufgrund der komplexen Morphologien der Fische konvergente Merkmalsentwicklungen leichter erkannt werden können. Die Vielzahl der komplexen osteologischen Merkmalskombinationen stellt eine breite Basis für sichere Taxon-Definitionen bereit, die eine Grundvoraussetzung für jede biogeographische Analyse sind (vergl. Grande 1985b).

Um die raum-zeitliche Entwicklung der Fischfaunen im kreidezeitlichen Golf von Mexiko zu rekonstruieren, werden die Verbreitungsmuster des Fauneninhaltes in Abhängigkeit der Fundstellenalter in sechs unterschiedlichen Zeitniveaus zwischen Albium und Santonium analysiert. Dazu werden die Vorkommen der einzelnen Arten mit möglichst zeitgleichen Vorkommen ihrer phylogenetischen Schwester-Arten verglichen. Die Genauigkeit der raumzeitlichen Rekonstruktion der Art-Vorkommen hängt dabei direkt vom Grad der stratigraphischen Parallelität der Vergleichsfundstellen ab. Um die Mechanismen zu rekonstruieren, welche die Faunenzusammensetzung im jeweiligen Zeitniveau erzeugen, werden die Verbreitungsmuster der Arten und Schwesterarten mit der paläogeographischen Entwicklung in der Oberkreide verglichen.

## 2.10. Berechnung der Beta-Diversität (Turnover-Rate):

Die  $\beta$ -Diversität beschreibt die Veränderungen von taxonomischer Vielfalt entlang von Gradienten (Whittaker 1972). Die  $\beta$ -Diversität wird hier als Veränderung des Artenspektrums über die Zeit aufgefasst, beschreibt also die Quantität von Aussterbe- und/oder Abwanderungsereignissen sowie Einwanderungs- und/oder evolutive Ereignisse. Um die taxonomischen Veränderungen der kreidezeitlichen Fischfaunen entlang des stratigraphischen (=zeitlichen) Gradienten zwischen Albium und Santonium zu quantifizieren, wird das Verfahren nach Wilson & Schmida (1984) angewendet:

$$\beta_T = [g(H) + l(H)] / 2 \bar{a}$$

Diese Methode des „ $\beta$ -Turnover“ ( $\beta_T$ ) benutzt eine standardisierte  $\alpha$ -Diversität ( $\bar{a}$ ) als Berechnungsgrundlage. Diese wird durch Mittelwertbildung

$$\bar{a} = \sum a / f$$

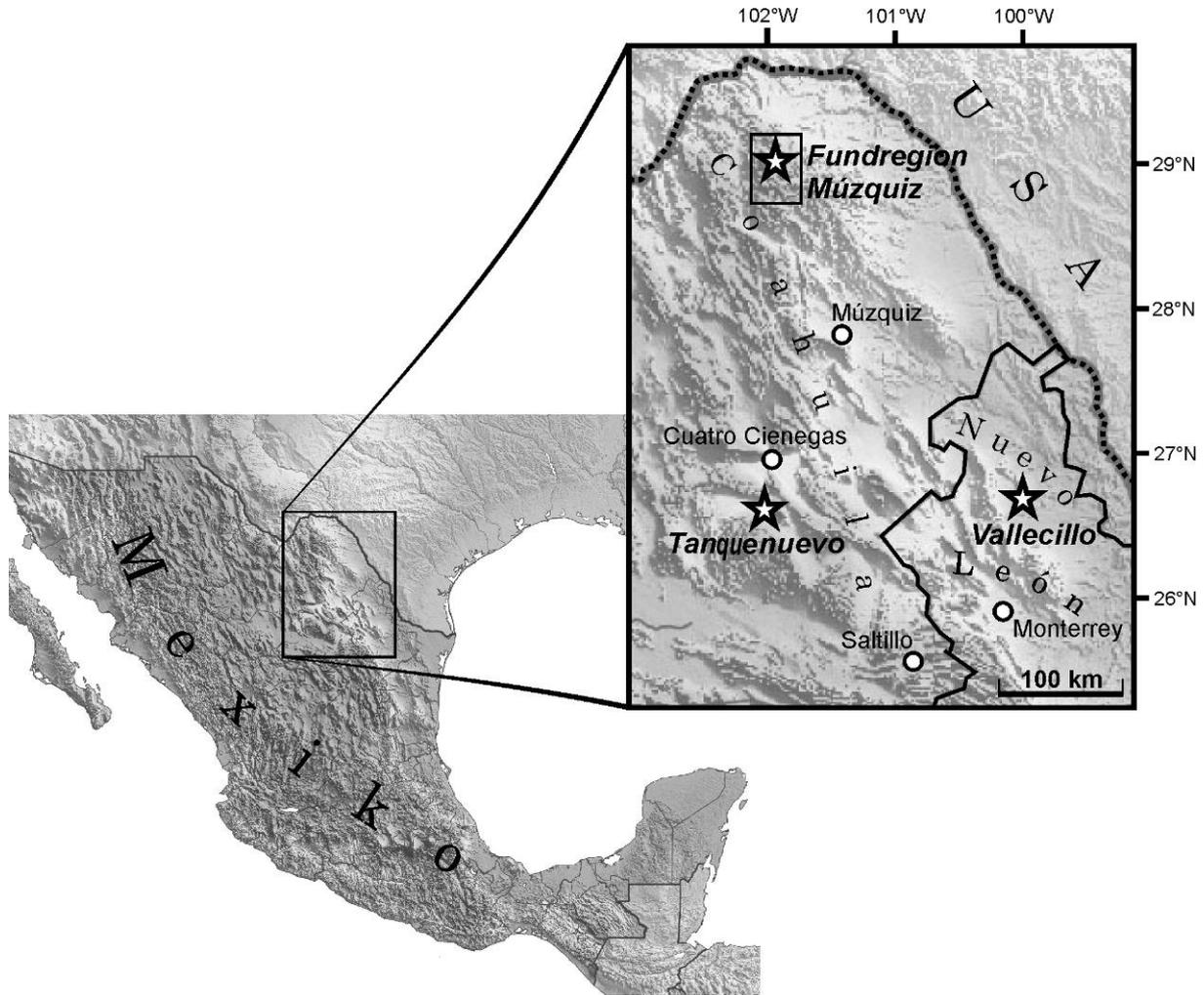
gebildet, wobei  $a$  die Anzahl der Arten in der jeweiligen Fundstelle und  $f$  die Anzahl der betrachteten Fundstellen ist. Dadurch wird das Verfahren unabhängig von der  $\alpha$ -Diversität der einzelnen Fundstellen. Deutlich unterschiedliche Probengrößen, wie sie in den hier bearbeiteten Fundstellen vorliegen, werden somit ausgeglichen. Dieser Ausgleich ist angestrebt, da die Streuung der Probengrößen ein Artefakt darstellt, das durch die sehr unterschiedlichen Sammlungsaktivitäten und Bearbeitungszeiträume der einzelnen Fundstellen erzeugt wird. Weiterhin geht in die Methode von Wilson & Schmida (1984) die Anzahl aller im betrachteten Zeitraum  $H$  neu hinzugekommenen Arten ( $g(H)$ ) und verschwundener (ausgestorbener/abgewanderter) Arten ( $l(H)$ ) mit ein. Dadurch ist die Methode besonders gut geeignet, um die taxonomischen Veränderungen entlang zeitlicher Gradienten zu erfassen. Um den Verlauf der Entwicklung der  $\beta$ -Diversität darzustellen, werden jeweils zeitlich aufeinanderfolgende Fundstellenpaare verglichen (Abb. 5.4.). Die Berechnung ist im Anhang III dargestellt.

### 3. Der geologische Rahmen

#### 3.1. Lage und Geographie des Arbeitsgebietes

Das Arbeitsgebiet liegt im Nordosten Mexikos und erstreckt sich in etwa zwischen 100° und 103° westlicher Länge, bzw. 26° und 29° nördlicher Breite über die nordöstlichen Grenzstaaten Coahuila und Nuevo León. Dieses Gebiet umfasst die Hochbecken und Kettengebirgszüge (Sierras) des Altiplano von Coahuila und das nördliche Kettengebirge der Sierra Madre Oriental sowie deren östliches Vorland in Nuevo León, welches zum Golfküstentiefland zählt (Sommerhoff & Weber 1999). Naturräumlich und klimatisch ist der westliche Teil des Untersuchungsgebietes samt Gebirgsketten und Hochland der Chihuahua-Halbwüste zuzuordnen (Laity 2002). Diese östlichste und größte der nordamerikanischen Wüsten wird im mexikanischen Teil von Dorn- und Succulentensavannen geprägt (Smith et al. 1997). Das subaride bis vollaride Klima ist durch mittlere Jahresniederschläge von 235 mm charakterisiert, die vor allem in wenigen Starkregenereignissen während der Sommermonate niedergehen. Die Temperaturspanne der Monatsmittel liegt hier zwischen 30° im Sommer und winterlichen Nachtfrosten in Lagen über 1300 m ü. NN (BSh-Klimatyp nach Köppen-Trewartha [Trewartha 1968]). Im Golfküstentiefland gedeiht dagegen unter Jahresniederschlägen um die 600 mm und 12 frostfreien Monaten eine subtropische Savanne (Bailey 2002) mit sommerlichen Temperaturmaxima bei 34°C (Aw-Klimatyp nach Köppen-Trewartha [Trewartha 1968]). Die überwiegend von Succulenten und hartlaubigen Gehölzen geprägten schwach deckenden Vegetationstypen wachsen auf flachgründigen Aridisolen und Rohböden (Bailey 2002), deren oberflächennahe C-Horizonte im Arbeitsgebiet flächendeckend Einblick in die Ausgangsgesteine ermöglichen. Diese bestehen zum großen Teil aus marinen jurassischen und kretazischen Karbonaten und Siliziklastika sowie einigen wenigen Vulkaniten. Weiterhin bestimmen spättertiäre und quartäre Lockersedimente als Füllungskörper der Hochbecken bzw. -täler das Landschaftsbild des Arbeitsgebietes.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden im Arbeitsgebiet sechs spätkreidezeitliche Lokalitäten mit dünnbankigen bis laminierten Karbonaten („Plattenkalke“) untersucht. Einen Schwerpunkt bildet der Norden des Arbeitsgebietes, der als Fundregion „Múzquiz“ bereits Eingang in die Literatur gefunden hat (vergl. Blanco-Piñon & Alvarado-Ortega 2005, Stinnesbeck et al. 2005, Alvarado-Ortega et al. 2006, Alvarado-Ortega & Porras-Múzquiz 2009, Giersch et al. 2011). Im Einzelnen handelt es sich bei der Fundregion „Múzquiz“ um ein Gebiet etwa 160 km nordnordwestlich der Stadt Múzquiz im Norden Coahuilas, in dem auf einer Fläche von etwa 600 km<sup>2</sup> sieben nominal unterschiedene Steinbruchareale liegen. Material aus vier dieser sieben Areale fand Eingang in die vorliegende Arbeit.

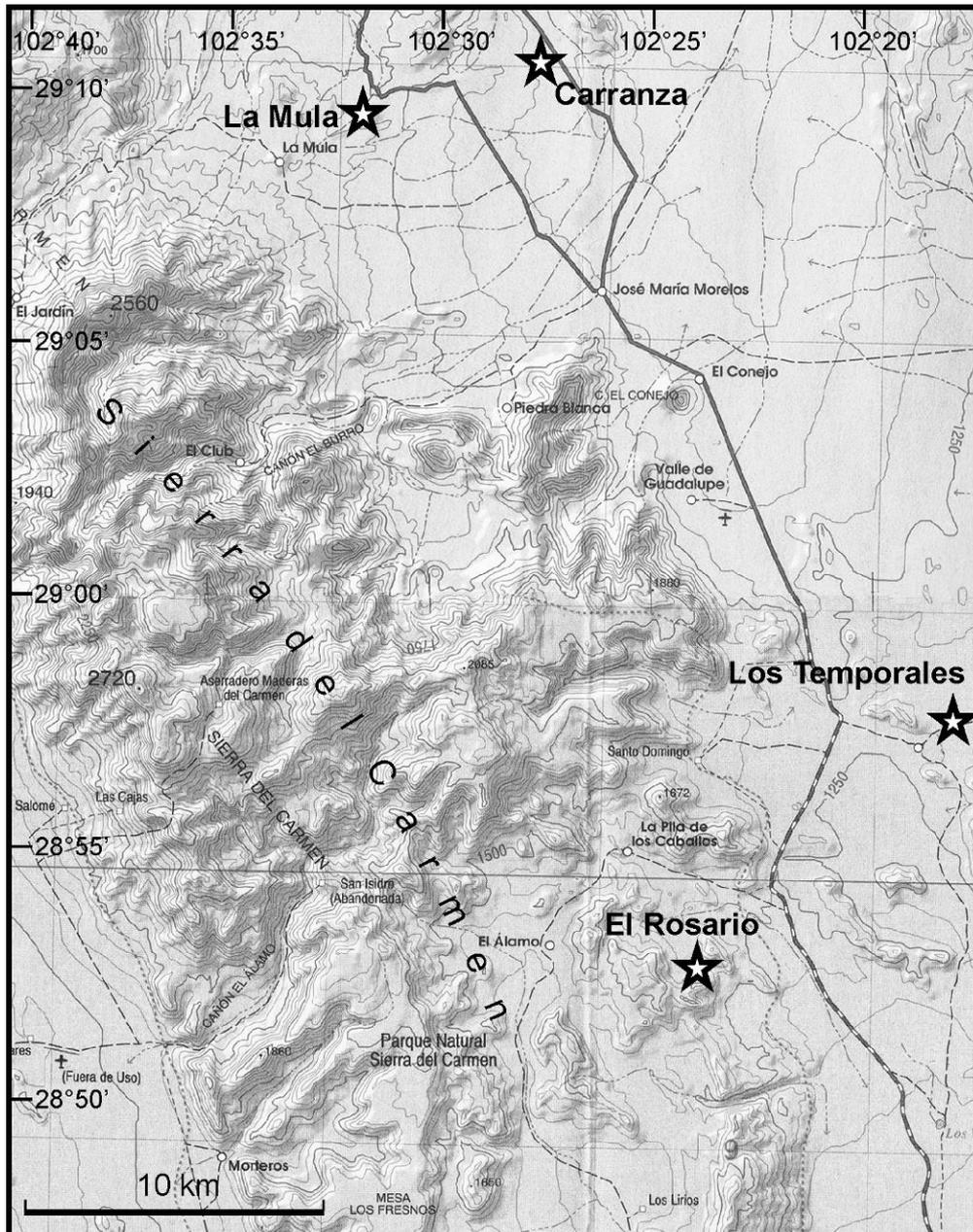


**Abb. 3.1.** Lage des Arbeitsgebietes in Nordostmexiko. Die Fundgebiete sind mit Sternen markiert.

Die Fundregion „Múzquiz“ erstreckt sich auf einer nord-südlichen Ausdehnung von 40 km entlang der östlichen Flanke der Sierra del Carmen (Abb. 3.2.). Dieser Gebirgszug erstreckt sich im Norden Coahuilas rund 150 km in nordwestlicher Richtung und wird in seinem nördlichen Viertel vom Rio Grande durchquert, der hier, in südwestlich-nordöstlicher Richtung fließend, die Grenze nach Texas (USA) darstellt. Als „Parque Natural Sierra del Carmen“ bildet dieses Gebirge mit einer maximalen Höhe von 2720 m ü. NN die südliche Fortsetzung des „Big Bend National Park“ im südöstlichen Texas.

Eine weitere in dieser Arbeit behandelte Fundstelle ist das für seinen Reichtum an fossilen Fischen bekannte Steinbruchareal von Vallecillo, welches 100 km nördlich von Monterrey (Nuevo León) im Tiefland der Golfküste liegt (eine umfassende Literaturübersicht geben Ifrim et al. 2010).

Die südwestliche Ecke des untersuchten Gebietes bildet die Fundstelle „Tanque Nuevo“, die sich 50 km südlich von Cuatro Ciénegas im Hochland von Coahuila am Nordabhang der Sierra Australia befindet.



**Abb. 3.2.** Lage der bearbeiteten Fundstellen der Fundregion „Muzquiz“. Verändert nach Carta topográfica de Estados Unidos Mexicanos 1: 250:000 H13-9.

### 3.2. Die Entwicklung des Golfes von Mexiko

Die für die Bildung der in den Fundstellen aufgeschlossenen Karbonate verantwortlichen tektonostratigraphischen Prozesse und Strukturen sind Teil der geologischen Evolution des Golfes von Mexiko.

Die Herausbildung des Golfes von Mexiko als Beckenstruktur beginnt mit dem Auseinanderbrechen von Pangaea und der subsequenten Trennung der nordamerikanischen Platte von den afrikanisch-südamerikanischen Teilen Pangaeas. Das Rifting beginnt in der späten Trias im Bereich des heutigen Südrandes der nordamerikanischen Platte. Hierbei bilden sich Horst- und Graben-Systeme, die bis in den Unterjura den Ablagerungsraum für terrigene Rotsedimente und Vulkanite darstellen (Salvador 1991). Unter der fortschreitenden nord-südlichen Dehnung der Riftzone werden die entstandenen Horst- und Graben-Systeme aufgeweitet und in Blöcke zerlegt (Winkler &

Buffler 1988). Im Untersuchungsgebiet sind der El Burro- und der Coahuilablock sowie ihre benachbarten Becken bis heute als morphologische Strukturen erkennbar (Goldhammer & Johnson 2001). Die Dehnung der kontinentalen Kruste führt während dieser Riftphase zur Trennung des Yucatan-Block von der nordamerikanischen Platte; dieser wird durch die divergente Plattenbewegung nach Süden verlagert.

Marine Einflüsse auf das Riftsystem beschränken sich bis in den Unterjura auf die Ausbildung einer Bucht am Westrand von Pangaea, die sich vom Pazifik bis nach Mittelmexiko erstreckt. Erst im späten Mitteljura (Callovium) dringt Meerwasser von Westen bis in das allmählich subsidierende Riftsystem vor und bildet unter reduzierten Austauschbedingungen mit dem Ozean ein hypersalines Flachmeer, welches mächtige Evaporitserien hinterlässt (Salvador 1991). Der Yucatan-Block erreicht seine heutige tektonische Lage im unteren Oberjura (Mittel-Oxfordium), unterliegt aber noch bis in die Unterkreide (Valanginium) dem Einfluss von back-arc-spreading im Westteil des Beckens und rotiert um 90° gegen den Uhrzeigersinn in seine heutige Position (Fillon 2007). Die zunehmende Ausdünnung der kontinentalen Kruste während des mittleren Jura resultiert in der Ausbildung einer Beckenstruktur, in deren Zentrum sich im Zeitraum vom späten Callovium bis mittleren Oxfordium ozeanische Kruste bildet (Stern et al. 2011). Nach Beendigung des sea-floor-spreading ist die Herausbildung der morphologisch-tektonischen Struktur des Golfes von Mexiko in seiner lateralen Ausdehnung beendet und die tektonische Aktivität verlagert sich im Übergang von der Jura- zur Kreidezeit in die karibische Region (Winsemann 1994). Die heutige Geographie und geologische Struktur des Golfes mit einem tiefen Beckenzentrum, welches von flachen, stabilen Schelfrändern eingefasst ist, besteht somit im Wesentlichen unverändert seit dem oberen Jura (Salvador 1991). Ingersoll & Busby (1995: 29) klassifizieren den Golf von Mexiko folgerichtig als „ruhendes Ozeanbecken“ („dormant oceanic basin“). Die tektonische Stabilität der Region ist besonders im Zusammenhang mit den in dieser Arbeit vorgenommenen paläoökologischen und paläobiogeographischen Untersuchungen hervorzuheben (vergl. 6.2.). Das Golf-von-Mexiko-Becken geht ab dem mittleren Oberjura in eine thermische Subsidenzphase über, deren Absenkungen hauptsächlich aus der Kontraktion der sich abkühlenden ozeanischen Kruste resultieren. Ab der Oberkreide wird die Absenkung des Beckens zunehmend durch die akkumulierte Sedimentlast vorangetrieben.

Während des Jura ist der Golf von Mexiko ausschließlich mit dem pazifischen Ozean verbunden. Eine Meeresverbindung nach Osten in die karibische Region und den Atlantik entwickelt sich erst ab dem spätesten Tithonium oder der frühesten Kreide zwischen Florida-Plattform und Yucatan-Plattform. Diese Transgression führt im Verlauf des Tithonium zu einem ersten Absinken der beckenmarginalen Inseln und Plattformen unter den Meeresspiegel und zur Ausbildung ausgedehnter stabiler Schelfgebiete und Sedimenttrampen rund um das Beckenzentrum.

Während der Unterkreide hält die Subsidenz des Beckens an und führt zu einem Meeresspiegelanstieg, der in der unteren Unterkreide zuerst ganz Zentralmexiko, ab dem späten Aptium aber auch die Coahuila- und die Yucatanplattformen mit Flachmeeren bedeckt. Während des späten Jura ist der Sedimenteintrag in der nördlichen Beckenhälfte durch terrigene, klastische Sedimente geprägt, die vor allem aus nordwestlicher, nördlicher und nordöstlicher Richtung durch ausgedehnte Flusssysteme in das Becken geschüttet werden. Diese Sedimente sind im

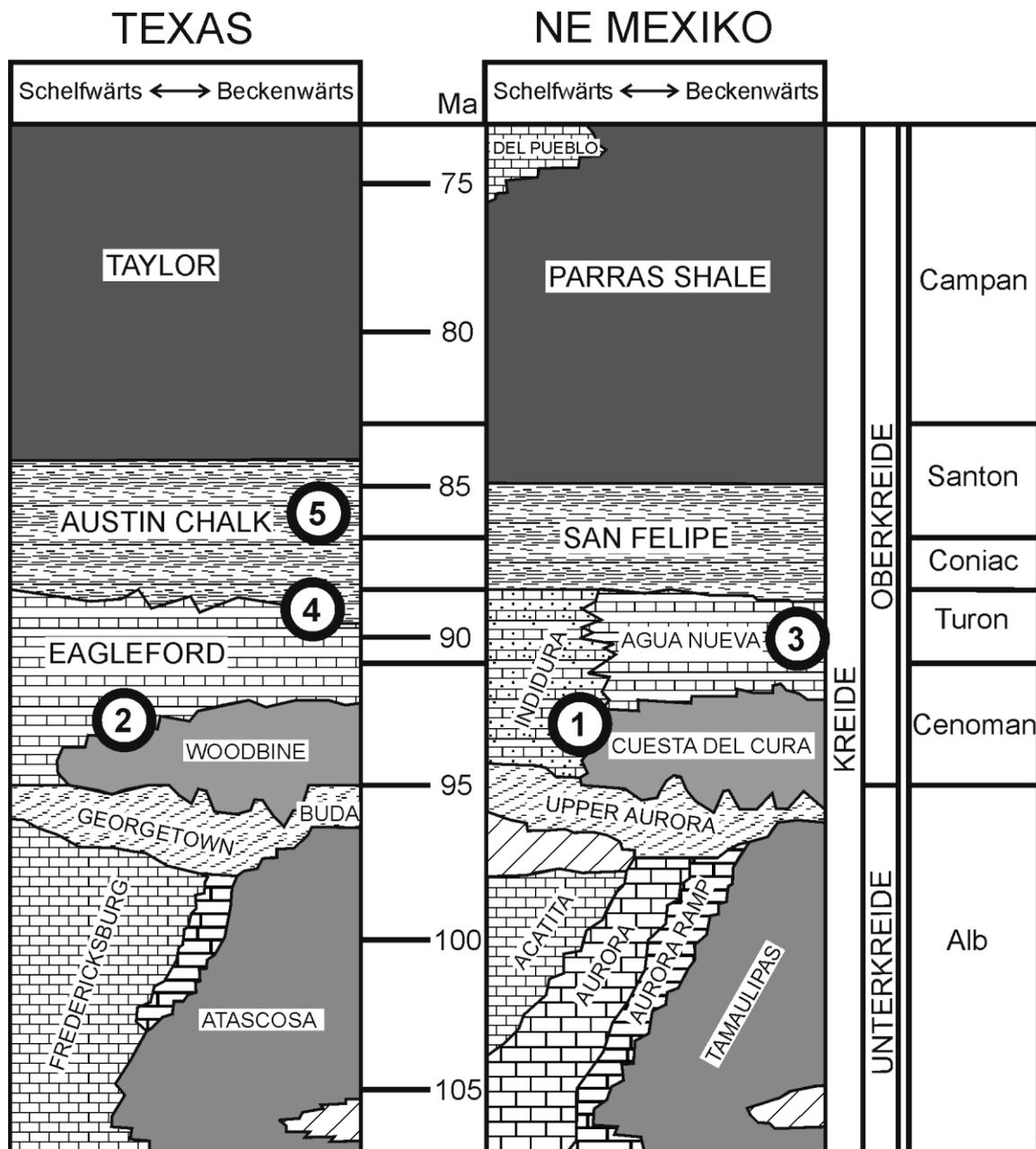
Untersuchungsgebiet durch die La Caja- und die La Casita-Formation vertreten (Goldhammer 1999). Im Süden setzt dagegen eine erste Karbonatsedimentation ein. Während der Unterkreide tritt die Sedimentation terrigener Klastika zugunsten einer ausgedehnten Karbonatsedimentation zurück. Die Schelfgebiete rund um den Golf werden während des Albiums von Karbonatplattformen und assoziierten Riff-Strukturen bedeckt. Fortschreitende Subsidenz und der entsprechende Meeresspiegelanstieg führen während des Cenomanium zuerst zu einer Rückverlagerung und in einem zweiten Schritt zum Untergang der Karbonatplattformen. Infolge erhöhter Krustenproduktion an den mittelatlantischen Rücken (Leckie et al. 2002) erreicht der globale Meeresspiegel während des Obercenomanium seinen höchsten Höchststand im gesamten Mesozoikum (Forster et al. 2007) und der Golf von Mexiko bildet mit Atlantik und der westlichen Tethys einen zusammenhängenden Wasserkörper, der einem einheitlichen Strömungsregime unterliegt (Topper et al. 2010). Im Verlauf des Cenomanium werden die Plattform-Sedimente durch monotone pelagische Karbonate überlagert. Sie bedecken die Schelfgebiete weiträumig und reichen während des Obercenomanium und Unter-turonium nach Norden bis in den Western Interior Seaway (Goldhammer & Johnson 2001). In diese monotonen Serien sind dünnbankige bis laminierte Plattenkalke und -mergel eingeschaltet, die als kartierbare Member ausgegliedert werden können (z. B. Stinnesbeck et al. 2005, Ifrim 2006) und z. T. bedeutende Fossilagerstätten darstellen.

Der Westrand des Beckens wird ab der späten Oberkreide gehoben. Die daraus folgende Regression verringert die marine Karbonatproduktion und führt zu einer Zunahme von terrigenem Detritus. Die jurassisch-kretazischen Sedimentabfolgen werden ab dem Campanium im Zuge der laramidischen Orogenese von Westen nach Osten angehoben und verfaultet; sie bauen heute die Faltegürtel der Sierra Madre Oriental auf. Unterstützt wird die Überschiebung und Verfaltung der mesozoischen Decken durch halotektonische Prozesse, die aus der Duktilität der oberjurassischen (Oxfordium) Evaporite resultieren (Götte 1990).

### **3.3. Die stratigraphische und fazielle Entwicklung Nordostmexikos während der Oberkreide**

Im Cenomanium gerät der gesamte Norden Mexikos unter den Einfluss der regionaltektonisch-eustatisch verursachten Transgression. Dabei führt der Meeresspiegelanstieg zu einer Verbindung des Western Interior Seaway mit dem Golf von Mexiko. Die Karbonatplattformen am Rande der angehobenen Coahuila- und Burro-Blocks werden sukzessive überflutet. Im Verlauf des Albium versinken die dortigen Karbonatplattformen und es kommt zur Ablagerung pelagischer Tiefwasserkalke und Mergel der Cuesta del Cura-Formation (Goldhammer & Johnson 2001). Diese erreicht Mächtigkeiten von bis zu 60 m und geht nach Westen in letzte Flachwasserkarbonate am Rande des Coahuila-Uplifts über. Die Cuesta del Cura-Formation wird im proximalen Bereich von der Indidura-Formation überlagert. An ihre Stelle treten im Obercenomanium und Turonium die distalere Agua Nueva Formation und im Coniac und Santon die San Felipe-Formation (Abb. 3.3.). Goldhammer & Johnson 2001, Ifrim 2006). Diese Schichtglieder sind im Arbeitsgebiet 300 – 400 m mächtig und bestehen aus monoton gebankten mikritischen Kalken und Mergeln, in die regelmäßig dünne, laminierte Lagen aus mergeligen Tonsteinen eingeschaltet sind („Rhythmites“, Goldhammer & Johnson 2001). Stellenweise kommt es innerhalb der Indidura- und der Agua Nueva-Formation zu

einer ausgeprägten Lamination der Sedimente, so dass Plattenkalke oder „lithographische Schiefer“ entstehen (Stinnesbeck et al. 2005, Ifrim 2006). Diese sind bei wechselndem Karbonat- und Tongehalt in „Fäulen“ und „Flinze“ gegliedert (Barthel et al. 1990, Frickhinger 1999). Biostratigraphisch und lithofaziell entsprechen die norostmexikanische Agua Nueva- und San Felipe-Formation dem Eagleford-Shale und Austin-Chalk in Texas (Abb. 3.3.). Die entsprechenden Schichtglieder gehen im Norden des Arbeitsgebietes in einander über. Monotone Karbonate mit eingeschalteten Plattenkalken werden im Arbeitsgebiet bis ins obere Santonium abgelagert (Goldhammer & Johnson 2001). Ab dem Campanium wird das Gebiet im Zuge der beginnenden Iaramidischen Orogenese von Westen her fortschreitend gehoben und gerät als Vorlandbecken des Alisitos-Bogens unter den Einfluss vulkanoklastischer Sedimentation.



**Abb. 3.3.** Abfolge der Formationen in Texas und Nordostmexiko und stratigraphisch-fazielle Lage der Fundstellen: 1) Tanque Nuevo; 2) La Mula; 3) Vallecillo; 4) El Rosario und Carranza; 5) Los Temporales. Verändert nach Goldhammer & Johnson 2001.

### 3.4. Lithologie, Alter und Fossilführung der Fundstellen

#### 3.4.1. Fundregion Muzquiz

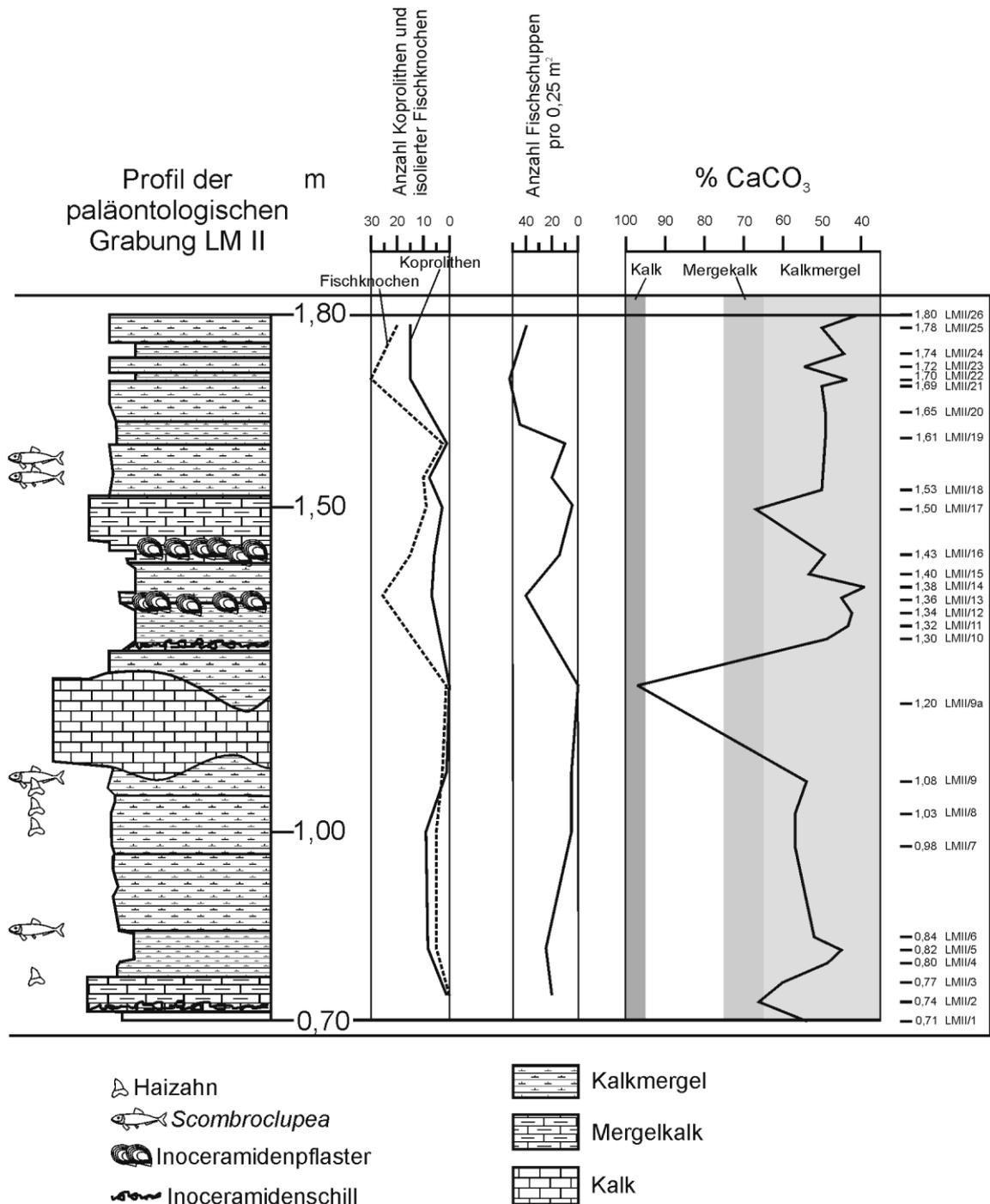
Die Lokalitäten in der Fundregion Muzquiz repräsentieren die untere Oberkreide von Cenomanium bis Santonium. Es handelt sich sowohl um aufgelassene als auch aktive Steinbrüche, die gallerieartig für einige Meter bis Kilometer dem Ausstrich des abzubauenden Schichtenpaketes folgen. Der Abbau dient der Gewinnung von Platten für den Natursteinhandel und erfolgt ausschließlich von Hand. Die einzelnen Aufschlüsse sind dementsprechend i. d. R. nur einige Zehnermeter breit und legen selten mehr als drei Meter durchgehendes Profil offen.

In allen Steinbrüchen treten Plattenkalke (*sensu* Barthel et al. 1990) zu Tage, d. h. ebenmäßig geschichtete, laminierte bis gebankte Kalke und Kalkmergel im Wechsel mit Mergellagen unterschiedlicher Ausprägungen. Die Lithologie und der Fauneninhalt der Fundstellen deuten an, dass die Sedimente unter offen marinen Bedingungen abgelagert wurden. Diese Interpretation stimmt mit paläogeographischen Rekonstruktionen der Region überein, nach denen die Küstenlinie während der Oberkreide 200-300 km westlich der Fundstellen verlief (z. B. Young 1963, Goldhammer & Johnson 2001, Stinnesbeck et al. 2005).

#### 3.4.2. Fundstelle La Mula

Das Fundareal besteht aus einer etwa 100 m langen und einer etwa 300 m langen Steinbruchkette. Die Sedimente sind im Abstand von 800 m am Osthang der „Loma la Mula“ auf 1270 m ü. NN aufgeschlossen.

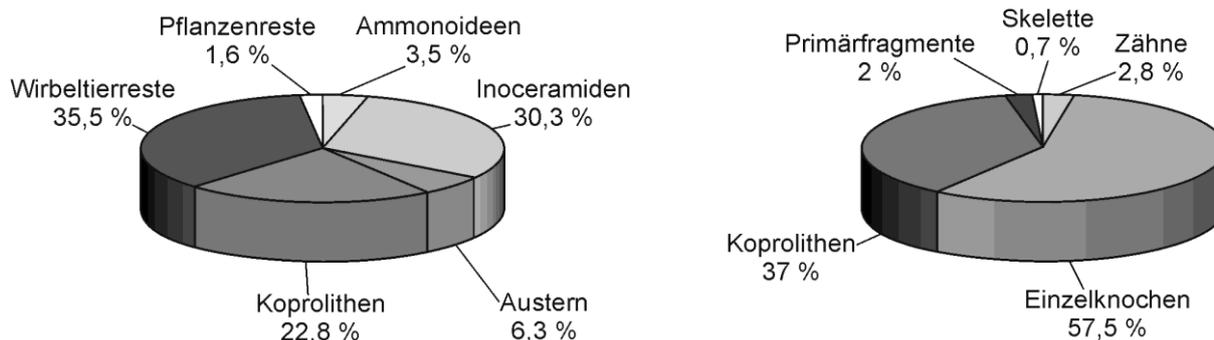
Im Wesentlichen handelt es sich um kalkige Mergel, in die einzelne mergelige Kalkbänke (*sensu* Correns 1949) eingeschaltet sind (Abb. 3.4.). Diese Sedimente sind z. T. laminiert, d.h., sie zeigen eine Feinschichtung mit Schichtdicken zwischen einem und 40 Millimetern. Untergeordnet treten mikritische Kalke mit Karbonatgehalten von über 95% in konkretionärer Form als „Laibsteine“ auf. Diese erreichen bei Mächtigkeiten von bis zu 20 cm einen Durchmesser von bis zu einem Meter. Das Gestein ist beige-grau bis rötlich gefärbt. Rot-gelbe Liesegang-Ringe, d.h. konzentrisch angeordnete Farbänderungen, sind häufig und durchziehen das Gestein unabhängig von der Schichtung, wodurch ihre sekundäre, postdiagenetische Bildung belegt ist (Stow 2008). Der von Schwefelwasserstoffverbindungen geprägte Geruch des frischen Gesteinsabschlages und vereinzelte dunkelbraun bis schwarz gefärbte Bänke deuten an, dass das Gestein ursprünglich reich an Kerogenen war und seine heutige helle Färbung wohl spätdiagenetisch durch Bleichung erhielt. Davon zeugen auch die Wirbeltierfossilien, die in phosphatischer Erhaltung vorliegen und ausnahmslos dunkelbraun bis schwarz gefärbt sind. Oft zeigen die Knochen im frischen Anbruch eine schwach irisierende Oberfläche, die vermutlich auf die im Knochen erhaltene Imprägnierung durch langkettige Kohlenwasserstoffe zurückzuführen ist.



**Abb. 3.4.** Fundverteilung und Karbonatgehalte im Profil La Mula LMII. Hier wurde eine paläontologische Grabung durchgeführt.

### 3.4.2.1. Die Grabung in La Mula

Im nördlichen Steinbruchareal wurde im März 2007 eine paläontologische Grabung durchgeführt, die erste quantitative Daten über Fossilinhalt und Fundverteilung lieferte. Die Grabung erschloss das Profil zwischen 0,70 m und 1,80 m auf einer Fläche von 4,7 m<sup>2</sup>. Insgesamt wurden 101 potentiell bestimmbare Makrofossilien geborgen. Nicht geborgene Stück wurden bestimmt und gezählt.



**Abb. 3.5.** Relative Fundverteilung innerhalb der Grabung LMII. Links: Funde gesamt; rechts: Wirbeltierfunde ohne Fischschuppen.

### 3.4.2.2. Befund und Interpretation

Die häufigsten Funde in La Mula sind disartikulierte Wirbeltierreste, vor allem Fischschuppen und Einzelknochen von Fischen. Daneben sind Koprolithen sehr häufig. Fischreste und Koprolithen machen 58% der Funde aus. Weitere 30% der Funde entfallen auf Inoceramide Bivalven. Die La Mula-Schichten enthalten nur wenige Ammonoideen (3,5%) und Austern (6%). Zwei Funde belegen nicht weiter identifizierbare Pflanzenreste. Lebensspuren und Anzeichen für Bioturbation fehlen im gesamten Profil.

#### Bivalven

Die Invertebratenfauna wird von Inoceramiden dominiert, die Schalenlängen von bis zu 250 mm Länge erreichen und in einzelnen Schichten flächendeckend auftreten. Im Profil wurden zwei „Inoceramidenpflaster“ festgestellt. Daneben sind zwei Schichten vorhanden, in denen Schalenbruchstücke von Inoceramiden angereichert sind. Diese Schichten repräsentieren wahrscheinlich Sturmereignislagen. Die Anreicherung der Schalenbruchstücke erfolgte entweder durch Zertrümmerung und Aufarbeitung *in situ* unter dem Einfluss einer sporadisch bis auf den Grund reichenden Wellenbasis, oder durch Aufarbeitung im Sublitoral und anschließender lateraler Umlagerung. Für eine sporadische Umwälzung und Durchmischung der Wassersäule im La Mula-Meer spricht die Anwesenheit vereinzelter kleinwüchsiger Austern. Austern siedeln normalerweise im Litoral und dort bevorzugt auf Hartgrund. Allerdings können die als Plankton verdrifteten Larven beim Übergang zur benthischen Lebensweise auch auf Weichgründen siedeln (Burrell 1986). Aufgrund ihrer geringen Sauerstoffaufnahmekapazität (Galtsoff 1964) tolerieren Austernlarven reduzierte Sauerstoffgehalte bis 0,1 ppm (Andrews 1982). Die Austern in La Mula deuten somit auf einen sporadisch auftretenden leichten Anstieg des Sauerstoffgehaltes im Vergleich zu den anoxischen „Normalverhältnissen“ in Bodennähe hin. Dieser ermöglichte zeitweilig die Ansiedelung von Austernlarven, erlaubte allerdings nicht eine Ansiedelung von Endobenthos. Die baldige Rückkehr der anoxischen Umweltbedingungen führte dann zum Absterben der jungen Austern, was durch die ausschließlich kleinwüchsigen Exemplare in La Mula dokumentiert ist (Abb. 3.6.).

## Ammonoideen

Ammonoideen sind selten und kleinwüchsig mit maximalen überlieferten Gehäusehöhen von 60 mm. Zusätzlich existieren einige wenige Primärfragmente größerer Ammoniten. Die Gehäuse sind in Abhängigkeit zur ursprünglichen Geometrie entweder als völlig plane Abdrücke, oder aber als kompaktierte Steinkerne der Wohnkammer erhalten. Von vielen Ammonoideen sind nur die organischen Reste der spiralförmigen Siphonalröhre als Verfärbung der Gesteinsoberfläche erhalten. In seltenen Fällen sind Reste der Aptychen als braune Verfärbungen überliefert. Die Erhaltung der Ammonoideen in La Mula weist auf eine frühdiagenetische Lösung der Aragonitschale mit anschließendem Verlust der Periostrakum-Folie hin. Diese Erhaltungsform ist dem „Oppelia-Typ“ der Nusplinger Plattenkalke zuzuordnen (Seilacher et al. 1976).

Die geborgenen Ammoniten-Fragmente LMII/5 und LMII/18 (Abb. 3.6.) zeigen z. T. Skulpturelemente aus breiten, radialen, z. T. schwach retroradiaten Primärrippen, die ohne Knoten auf den Venter zu laufen (LMII/5). Die Primärrippen besitzen z. T. kräftige Umbilikalschultern. In der Außenwindung wird jede Primärrippe von einer auf der Flankenmitte beginnenden Schaltrippe begleitet (LMII/18). Die Form der Berippung und die (rekonstruierte) Anzahl von etwa 20 Primärrippen pro Windung bei einem (rekonstruierten) Verhältnis von Windungshöhe zu Durchmesser von 30%-35% legen eine Zuordnung des Materials zu *Paracolinoceras* cf. *leonense* Adkins, 1928 nahe (Kennedy & Cobban 1990). Der Ammonit LM II/16 besitzt dagegen flache Radialrippen, die im ventralen Flankenviertel sowie ventrolateral jeweils eine Knotenreihe besitzen. Diese Skulptur mit zwölf Primärrippen pro halber Windung und einem Verhältnis von Windungshöhe zu Durchmesser von etwa 40 % belegt eine mögliche Zugehörigkeit zu *Pseudaspidoceras* cf. *amphibolum* (Morrow, 1935) (Kennedy & Cobban 1990). Die anderen Ammonoideen-Fragmente aus der Grabung zeigen keine Skulptur. Der Siphoverlauf deutet auf engnabelige Gehäuse hin, die dann mit einer primär glatten Gehäuseoberfläche Ähnlichkeiten zu den Desmoceratidae besitzen, aber insgesamt zu wenig Merkmale zeigen, um weitergehend bestimmt werden zu können.

## Wirbeltierreste

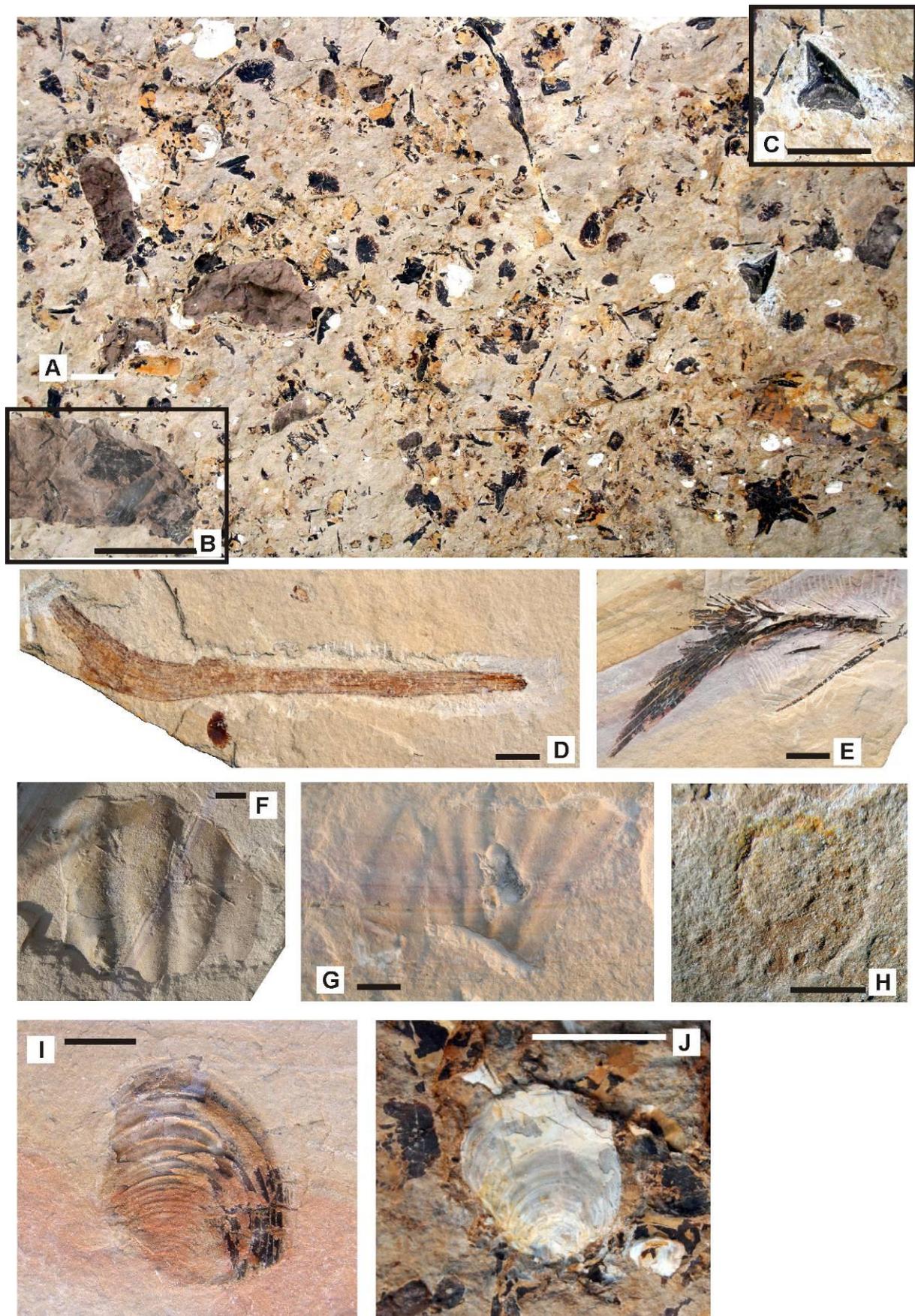
Wirbeltierfossilien beschränken sich auf Fische, deren Reste i. d. R. in Form von Einzelknochen und Schuppen auf jeder Schichtfläche zu finden sind. Artikulierte Skelettreste wie Schwanzflossen mit Stiel oder komplette Skelette sind dagegen sehr selten. Nachweise für Reptilien wurden nicht erbracht. Die wenigen artikulierte Fischskelette sind, abgesehen von zahlreichen frühdiagenetischen Kompaktionsbrüchen vor allem in den Neurocranien und Deckknochen, sehr gut erhalten und zeigen keinerlei Umkristallisation des Knochenmaterials. Dadurch sind Elemente wie Kiemenreusendornen oder einzelne Lepidotrichium-Segmente erkennbar. Alle bestimmbaren Reste von Knochenfischen aus der Grabung in La Mula gehören der clupeiformen Gattung *Scombroclupea occidentalis* Giersch et al., 2011 an. Diese Art wurde auch außerhalb der Grabung am häufigsten gefunden. Wahrscheinlich stammt auch der überwiegende Anteil der isolierten Fischschuppen von *Scombroclupea*. Dieser Fisch besitzt einfache, taxonomisch wenig signifikante Cycloidschuppen, deren Morphologie aber mit 98 % der isolierten Schuppen auf den Schichtflächen der Fundstelle übereinstimmt. Die Grabung förderte fünf isolierte Haizähne zu Tage, die *Squalicorax falcatus*, *Squalicorax curvatus* und *Cretoxyrhina mantelli* zugeordnet wurden.

Insgesamt ist die Fundstelle La Mula aufgrund ihrer Lithologie, ihrer Fossilerhaltung und Fossilverteilung eine Konservatlagerstätte vom Stagnationstyp *sensu* Seilacher et al. (1985).

### 3.4.2.3. Taphonomie der Wirbeltierreste in La Mula

Unter den Wirbeltierresten ist die hohe Dichte an isolierten Fischschuppen besonders auffallend. Sie schwankt zwischen 55 und 5 Exemplaren pro  $0,25 \text{ m}^2$  und lässt sich über die gesamte Profilhöhe verfolgen. Dieser Befund wird durch gleichfalls häufige und kontinuierlich im Profil anzutreffende Einzelknochen von Fischen und Koprolithen ergänzt, deren Häufigkeitsverteilung im Profil diejenige der Fischschuppen nachzeichnet (Abb. 3.4.). Artikulierte Fischreste sind dagegen sehr selten. Im Vergleich mit anderen Konservat-Lagerstätten, in denen Fische den Wirbeltier-Fossilbericht dominieren, bildet die hier beobachtete Häufigkeit isolierter Einzelelemente und deren Kontinuität im Profil eine Ausnahme (vergl. Weigelt 1999, Viohl 1994). Das zeigt sich auch in der Tatsache, dass Fischschuppen-Anreicherungs-horizonte erfolgreich als Leithorizonte in der Stratigraphie genutzt werden (z. B. das „Fish scale marker bed“ in Alberta, Kanada; Leckie et al. 1992). Die auffällige Häufigkeit der Fischreste in La Mula ist wohl das Ergebnis einer relativen Anreicherung, die durch eine reduzierte Karbonatsedimentation hervorgerufen wurde. Darauf deuten die Kurven der Häufigkeitsverteilung hin, die reziprok zur Karbonatkurve verlaufen (Abb. 3.4.). Das kontinuierliche Auftreten von Fischschuppen und -knochen im gesamten Profilschnitt zeigt zudem, dass die Akkumulation der Fischreste in den La Mula-Schichten kontinuierlich über einen längeren Zeitraum angehalten haben muss. Damit sind Massensterbe-Ereignisse als Ursache für die Häufung der Fischreste auszuschließen. Diese Interpretation wird auch durch den taphonomischen Befund der völlig zerfallenen Fischskelette unterstützt. Bei einer Anreicherung von Fischresten in Folge von Massensterben ist in einer stagnanten Konservatlagerstätte wie in La Mula ein hoher Anteil zumindest teilartikulierter Skelette pro Schichtfläche zu erwarten (Bell et al. 1989), was aber in La Mula nicht der Fall ist.

Eine komplette Disartikulation von Fischkörpern und -skeletten kann durch unterschiedliche Mechanismen hervorgerufen werden. Zum einen stoßen Fische schon zu Lebzeiten signifikante Mengen an Schuppen ab (Shackleton 1988), zum anderen können einzelne Schuppen und Knochen von driftenden, sich langsam zersetzenden Kadavern abfallen (Viohl 1994). Darüber hinaus können Schuppen und Knochen als Fraßreste aus treibenden Kot- und Speiballen herausgelöst werden (Wilson 1987). Weiterhin werden treibende Fischkadaver durch Wellenbewegung zerstört oder nach ihrer Ablagerung auf dem Meeresgrund durch Bodenströmungen zertrieben, von aasfressenden Invertebraten und/oder Vertebraten zerlegt (Elder & Smith 1988). Die durch aasfressende Invertebraten aus einem am Meeresboden liegenden Kadaver heraus gelösten Skelettelemente werden bis zur endgültigen Ablagerung i. d. R. nur einige mm transportiert. Durch diesen Kurztransport entstehen im Bereich des zersetzten Kadavers Zonen, in denen Einzelknochen und Schuppen angereichert sind. Bei zusätzlicher Bodenströmung zeigen die disartikulierten Elemente normalerweise eine



**Abb. 3.6.** Funde aus der Grabung La Mula LMII: A) Faziesstück mit Fischeschuppen, Einzelknochen von Fischen, B) Schuppen-enhaltenden Koprolithen und C) Haizahn *Squalicorax falcatus*. D) Pflanzenrest; E) Primärfragment von *Scombroclupea occientalis*, F), G) Schalenfragment von cf. *Paracolinoceras leonense*; H) *Pseudaspidoceras* cf. *amphibolum*; I) *Inoceramus pictus*; J) *Auster*. Maßstab: 10 mm.

strömungsabhängige Einregelung (Elder & Smith 1988). Die Schuppen- und Knochenverteilung auf den Schichtflächen in La Mula zeigt allerdings keine solchen Konzentrationen („Nester“) oder Strömungseinregelungen. Zudem deuten die ungestörte Feinschichtung des Sediments und die Abwesenheit jeglicher Ichnofossilien auf dys- bis anoxische und damit aasfresserfeindliche Umgebungsbedingungen am Boden einer stagnierenden und dadurch stratifizierten Wassersäule hin. Das in La Mula nachweisbare Epibenthos beschränkt sich auf inoceramide Bivalven, die bei gehäuftem Auftreten in extrem verarmtem Benthos gleichfalls für anoxische Umgebungsbedingungen sprechen (Ifrim et al. 2011), sowie auf wenige juvenile Austern. Einen zusätzlichen Hinweis auf das Fehlen jeglicher Bodenströmung im La Mula-Meer liefern die häufigen Koprolithen, die sich im gesamten Profil finden. Kotballen zerfallen normalerweise schnell bei anhaltendem Transport. Daher sind sekundäre Umlagerung und lateraler Transport für sie auszuschließen. Koprolithen sind demnach ein guter Hinweis auf stehendes Wasser (Wilson 1987). Insgesamt ist damit ein durch bentonische Aasfresser gesteuerter Knochenverteilungsmechanismus unwahrscheinlich. Die statistische Verteilung der Schuppen und Einzelknochen auf den Schichtflächen sprechen vielmehr dafür, dass die vollständige Disartikulation der Skelettelemente bereits in der Wassersäule vollendet wurde. Daraus ist zu schließen, dass sich die Schuppen und Knochen von driftenden Kadavern abgelöst haben und so auf dem Meeresboden verteilt wurden. Einige der Koprolithen in La Mula enthalten ebenfalls Schuppen und Fischknochen und zeigen damit an, dass wahrscheinlich auch aktive Jäger über die Verteilung ihrer Fraßreste zum beobachteten Befund beigetragen haben (vergl. Wilson 1987). Einige Einzelknochen zeigen Verdauungsspuren und sind demnach wahrscheinlich aus zerfallenden Kot- oder Speiballen ausgewaschen worden. Die Anwesenheit von Raubfischen ist durch Haizähne belegt, die im Vergleich zu anderen Konservatlagerstätten in La Mula relativ häufig auftreten (vergl. Kriwet & Klug 2008). Es ist anzunehmen, dass der in La Mula häufige pelagische Schwarmfisch *Scombroclupea occidentalis* für Haie eine wichtige Nahrungsquelle war (Giersch et al. 2011).

#### 3.4.2.4. Das Alter der Fundstelle

Eine vorläufige biostratigraphische Datierung der Lokalität La Mula erfolgt im Rahmen dieser Arbeit über die Makroinvertebratenfauna. Eine erste Begutachtung der Inoceramiden-Fauna zeigt, dass die Stücke aus La Mula Ähnlichkeiten mit *Inoceramus pictus* besitzen. An der Basis des etwa 2 m hohen Profils sind zudem Kalkstein-Konkretionen vorhanden, die den turrilitiden Ammoniten *Mariella (Wintonia) bosquensis* (Adkins, 1920) enthalten (Kennedy et al. 2005, Giersch et al. 2011). Die Grabung in La Mula förderte weiterhin Ammonitenreste von *Paracolinoceras* cf. *leonense* Adkins, 1928 und *Pseudaspidoceras* cf. *amphibolum* (Morrow, 1935) zu Tage. (Kennedy & Cobban 1990). Die Gesamtheit dieser Befunde belegt ein mittelcenomanes Alter der Fundstelle La Mula. Darüber hinaus zeigen die Lithologie sowie der Fauneninhalt und dessen Erhaltung große Übereinstimmung mit dem untersten Greenhorn Limestone des Western Interior Seaway, der ein mittelcenomanes Alter besitzt und dem unteren Eagleford Shale zugerechnet wird (Shimada et al. 2006). Die in La Mula anstehenden Schichten sind demnach das südliche Äquivalent zum unteren Eagleford Shale.

Im Gegensatz zu dieser Arbeit ordnen Blanco-Piñon & Alvarado-Ortega (2005b) sowie Alvarado-Ortega et al. (2006) der Fundstelle „La Mula“ ein turones Alter zu. Diese Autoren begründen

ihre Altersbestimmung mit der angeblichen Anwesenheit der Inoceramiden Bivalve *Mytiloides labiatus* in La Mula. Dieser Befund widerspricht den Ergebnissen der eigenen Geländearbeit. Die o. g. Autoren verzichten in ihren Publikationen auf entsprechende Abbildungen des Materials und der Profile und machen weiterhin keinerlei Angaben zur den genauen Fundorten. Es bleibt zu vermuten, dass ihnen entweder die genauen Probennahmepunkte unbekannt sind oder die Bivalven aus La Mula falsch bestimmt wurden.

### 3.4.3. Fundstelle El Rosario

Diese Fundstelle besteht aus einem 150 m x 300 m großem Areal, in welchem in einer Höhe von 1350 m ü. NN eine etwa 50 m dicke Plattenkalkabfolge aufgeschlossen ist (Schmidt 2004). Die Kalkbänke sind feinst- bis feinkörnige Biomikrite, in denen neben geringen Anteilen an Schalenrömmern planktische Foraminiferen als Bioklasten dominieren (Mudstones, Wackestones und Packstones *sensu* Dunham 1962, Stinnesbeck et al. 2005). Die Abfolge wird an Hand der Bankmächtigkeiten, des Laminationsgrades und der Verwitterungsfarbe der Sedimente in drei Einheiten unterteilt, wobei besonders im mittleren Abschnitt („yellow member“) die Plattenkalke als lithographische Schiefer *sensu* Barthel et al. (1990) regelmäßig in Fäulen und Flinze gegliedert sind (Rindfleisch 2004, Stinnesbeck et al. 2005). Vereinzelt treten rötlich-braune Horizonte auf, in denen Eisenoxyde (Goethit) in konkretionärer Form angereichert sind (Rindfleisch 2004).

Für die biostratigraphische Einstufung des Profils von El Rosario stehen Foraminiferen, Ammonoideen und Inoceramiden zu Verfügung. Diese zeigen an, dass sich die gesamte Plattenkalksequenz kontinuierlich vom späten Turonium bis in das frühe Coniacium über die Inoceramiden-Biozonen von *Mytiloides scupini*, *Cremnoceramus deformis erectus* und *Cremnoceramus crassus inconstans* erstreckt (Stinnesbeck et al. 2005). Lithologie und Fauna sprechen dafür, dass die Sedimente von El Rosario ein Äquivalent zur texanischen Austin Group sind (vergl. Sohl et al. 1991).

Die Wirbeltiergesellschaftung von El Rosario wird durch Fische dominiert (Schmidt 2004). Daneben sind Reste mariner Reptilien bekannt, die Crocodylidae, Varanoidea und Mosasauridae zugeordnet wurden (Buchy et al. 2004, Buchy et al. 2005, Buchy 2007). Weiterhin ist El Rosario als Fundstelle für die ältesten bekannten nyctosauriden Pterosauria bekannt (Stinnesbeck et al. 2005): Das nahezu vollständig artikulierte Exemplar von *Muzquizopteryx coahuilensis* stammt aus dem basalen „yellow member“ (unterstes Coniacium; Frey et al. 2006). Ein weiterer Fund, cf. *Muzquizopteryx*, aus El Rosario (oder der gleich alten Fundstelle „Carranza“) ist, der mikropaläontologischen Matrixanalyse folgend, in das oberste Turonium zu stellen (Frey et al. 2012).

### 3.4.4. Fundstelle Carranza

Die Fundstelle Carranza ist eine 1,3 km lange Galerie aus sechs Steinbrüchen, die sich entlang der Piste nach Minas de Agua Chile bis etwa 9 km nördlich des Weilers Colonia Morelos erstrecken. In Carranza stehen Plattenkalke an, die in ihrer Lithologie und Fossilführung dem „yellow member“ des 33 km südlich gelegenen Steinbruchs El Rosario entsprechen. Die Ammonoideenfauna mit den heteromorphen Formen *Baculites cf. yokoyamai* Tokunaga & Shimizu, 1926, *Scaphites (S.) unintensis* Cobban, 1952 und *Neocrioceras* sp. entspricht den aus El Rosario bekannten Formen (Stinnesbeck et

al. 2005, Stinnesbeck mündl. Mitteilung 2007). In der Mitte des etwa 2 m mächtigen Profils lagert eine 80 mm mächtige Kalkbank an, die in ihrem unteren Drittel im Abstand von 10 mm zwei etwa 10 mm mächtige Goethitkonkretionslagen führt. Diese charakteristische Leitbank, der „doppelte Eisenhorizont“ tritt auch im Turonium/Coniacium-Grenzbereich des „yellow member“ in El Rosario auf und entspricht dort der Schicht R 39 (Schmidt 2004: 37 ff.; Abb. 3.6.). Über diesen regionalen Leithorizont ist die Fundstelle Carranza direkt mit dem El Rosario-Profil korreliert und so als südliches Äquivalent der Austin Group dem obersten Turonium bis untersten Coniacium zuzuordnen.

Die Wirbeltier-Vergesellschaftung der Fundstelle Carranza beschränkt sich bis heute auf Knochenfische.

#### 3.4.5. Fundstelle Los Temporales

Diese Fundstelle liegt im östlichen Abschnitt der Sierra el Carmen etwa 3 km östlich des Weilers Los Temporales. In dem etwa 500 m langen Steinbruchareal stehen helle, gelblich-weiße gebankte Kalke an. Lamination tritt untergeordnet auf.

Die Ammonoideen der Fundstelle beinhalten u. a. *Baculites* sp., *Pachydiscus* sp. und *Reginaites* sp. Letzterer belegt ein obersantonisches Alter für die Fundstelle (Kennedy & Cobban 1991a). Aus der Vertebratenfauna liegen bis heute Nachweise von Mosasauridae, vermutlich *Tylosaurus* sp., und von Knochenfischen vor.

#### 3.4.6. Fundstelle Vallecillo

Die Fundstelle Vallecillo ist ein etwa 800 m langes Steinbruchgebiet und liegt etwa einen Kilometer westlich der Ortschaft Vallecillo in Nuevo León. In den sechs Steinbrüchen des Areals stehen rosa-beige bis gelb-braune dünn gebankte bis laminierte Kalkmergel und Kalke des Vallecillo-Members (Blanco-Piñon 2003) an, in die lagenweise konkretionsreiche goethitische Mergelkalke eingeschaltet sind (Ifrim 2006). Die laminierten Kalke des Vallecillo-Member befinden sich im unteren Drittel der in Nordost-Mexiko weit verbreiteten Agua-Nueva Formation (Ifrim 2006) und enthalten eine individuenreiche Vergesellschaftung aus Invertebraten und Vertebraten. Die Geologie der Fundstelle und die Paläontologie der Invertebraten sind durch Ifrim (2006) umfassend bearbeitet worden. Demnach repräsentiert das etwa 8 m mächtige Profil den Zeitbereich vom obersten Cenomanium bis zur Ammonitenzone des *Mammites nodosoides* des mittleren Turonium, bzw. bis zur Inoceramidenzone des *Mytiloides kossmati* (Kennedy & Cobban 1991b, Kennedy et al. 2000, Ifrim & Stinnesbeck 2008). Die Cenoman-Turongrenze befindet sich im unteren Viertel des Profils (Ifrim 2006).

Die Vertebratenfauna der Fundstelle besteht aus Fischen und marinen Reptilien. Die Fische wurden zuerst von Blanco-Piñon (2003) monographisch bearbeitet und im Rahmen dieser Arbeit einer Revision unterzogen (Kapitel 4 und 7). Marine Reptilien sind bis heute durch protostegide Meeresschildschöten, den mosasauroiden *Vallecillosaurus donrobertoi* (Smith & Buchy 2008, Buchy & Smith 2011) und mindestens zwei Formen von Sauropterygierformen belegt (Buchy 2007, Frey mündl. Mitteilung.).

### 3.4.7. Tanque Nuevo

Die Fundstelle Tanque Nuevo liegt südlich von Quatrociénegas in Zentral-Coahuila und ist ein etwa 2000 m<sup>2</sup> großes Areal, auf dem aus verschiedenen kleinen Aufschlüssen von Hand Plattenkalke gefördert werden. Der überwiegende Anteil des etwa 2,7 m mächtigen Profils besteht aus grauen, sehr harten, mikritischen, gebankten Kalken mit Bankmächtigkeiten von 100 mm bis 600 mm. Untergeordnet treten millimetrisch laminierte Mergel auf, die Mächtigkeiten von 20 cm erreichen. Vereinzelt sind Rippelmarken zu erkennen, die auf einen sporadischen Bodenkontakt der Wellenbasis, vermutlich während Sturmereignissen, hindeuten. Trotzdem war wohl der Sauerstoffgehalt der bodennahen Wassersäule und des Sedimentes überwiegend so gering, dass eine Ansiedelung von Benthos unterblieb. Darauf deuten die bioturbationsfreie Feinschichtung der Sedimente und die völlige Abwesenheit benthonischer Fossilien hin.

Die planktonische Foraminifere *Whiteinella archaeocretacea* im obersten Abschnitt des Profils belegt ein mittel- bis obercenomanes Alter der Fundstelle (Fuchs et al. 2010). Regionalstratigraphisch sind die Sedimentgesteine der Fundstelle Tanque Nuevo damit der unteren Indidura-Formation zuzuordnen (Fuchs et al. 2010).

Die Wirbeltiervergesellschaftung aus Tanque Nuevo beschränkt sich bis heute auf Knochenfische.

### 3.5. Anmerkung zur Paläogeographie und Paläoozeanographie

Die Lage und Ausdehnung des kreidezeitlichen Tethys-Ozeans und des Atlantischen Ozeans werden in der Literatur uneinheitlich definiert, da sich Geologen, Paläoozeanographen und Paläontologen auf unterschiedliche Kriterien zur Abgrenzung der betrachteten Region beziehen (vergl. z. B. Kauffman 1973, Ziegler 1988, Grande & Bemis 1998, Ifrim 2006). Die Arbeit folgt der Bezeichnung nach Ziegler (1988) und Grande & Bemis (1998), welche die kreidezeitliche westliche Tethys geographisch in Westeuropa verorten. Der Ablagerungsraum der westlichen Tethys umfasst demnach die Mittelmeerregion samt der Alpidischen Faltengürtel und der benachbarten Kratone sowie Nordafrika. Der westlich davon gelegene, seit dem Jura durch eigene ozeanische Kruste gekennzeichnete Ozean ist der Zentralatlantik. Zoogeographisch bilden westliche Tethys, Zentralatlantik und der Golf von Mexiko während der Kreidezeit eine Einheit, in der die "Tethys-Faunenprovinz" beheimatet ist (vergl. Kauffman 1973). Dieser Definition folgend wird der Golf von Mexiko von verschiedenen Autoren als „westliche Tethys“ benannt und von der nördlich anschließenden „Faunenprovinz des Western Interior“ abgegrenzt (vergl. z.B. Ifrim 2006). Entsprechend bezeichnet diese Arbeit den Golf von Mexiko als westliches Verbreitungsgebiet der Tethys-Faunenprovinz, dem das zentrale und östliche Verbreitungsgebiet der Tethys-Faunenprovinz im Atlantik sowie der West- und Zentraltethys gegenüberstehen.

## 4. Systematische Paläontologie

### 4.1. Latimeriide gen. nov, sp. nov.

Klasse Sarcopterygii Romer, 1955  
 Infraklasse Actinistia Cope, 1871  
 Ordnung Coelacanthiformes *sensu* Forey, 1998  
 Unterordnung Latimerioidei Schultze, 1993  
 Familie Latimeriidae Berg, 1940  
 gen. nov.  
 sp. nov.

#### Material

CPC-491, CPC-492, CPC-493AB, CPC-494, CPC-495, CPC-496, CPC-497, CPC-498, CPC-499, CPC-500, CPC-501, CPC-502, UANL-FCT-VC-0001, UANL-FCT-VC-0054, UANL-FCT-VC-0057, UANL-FCT-VC-0868, UANL-FCT-VC/150AB

Fundstelle: Vallecillo

Alter: Unterturonium

#### Diagnose

Latimeriider Coelacanth mit maximaler Standardlänge von 600 mm. Parietonasal- und Postparietalschild mit nach dorsal gewölbten Bereichen und grob-faltiger Skulptur; Prämaxillare stabförmig, ohne dorsale Lamina; Postorbitale mit ventralem Processus und rostrodorsalem Foramen; Präoperculum mit Nervenkanal im Caudalteil und longitudinalem, lamellären Rostralteil; Parasphenoid mit nach caudal und rostral divergierenden Lateralrändern; caudaler Teil des Ventralrandes des Pterygoid konvex; Unterkiefer mit umgekehrt ambossförmigem principalem Coronoid; vier freie rostrale Coronoidea mit kleinen und große Zähnen; basibranchiale Bezahnung aus mehreren Elementen bestehend; Kiemenbögen mit zahntragenden Plättchen bewehrt; Schultergürtel mit stabförmigem Anocleithrum; Schwimmblase verknöchert; Wirbelsäule mit 55 abdominalen und 20 caudalen Neuralbögen; verknöcherte Rippen in der caudalen Hälfte der abdominalen Wirbelsäule vorhanden; erste Dorsalis mit acht, zweite Dorsalis mit 22-25 Strahlen; Pectoralis mit 33-35, Ventralis mit 20-22 Strahlen; Analis mit 22 Strahlen; Caudalis mit 21 dorsalen und 20 ventralen Radien; Mediane Caudalquaste caudal exponiert.

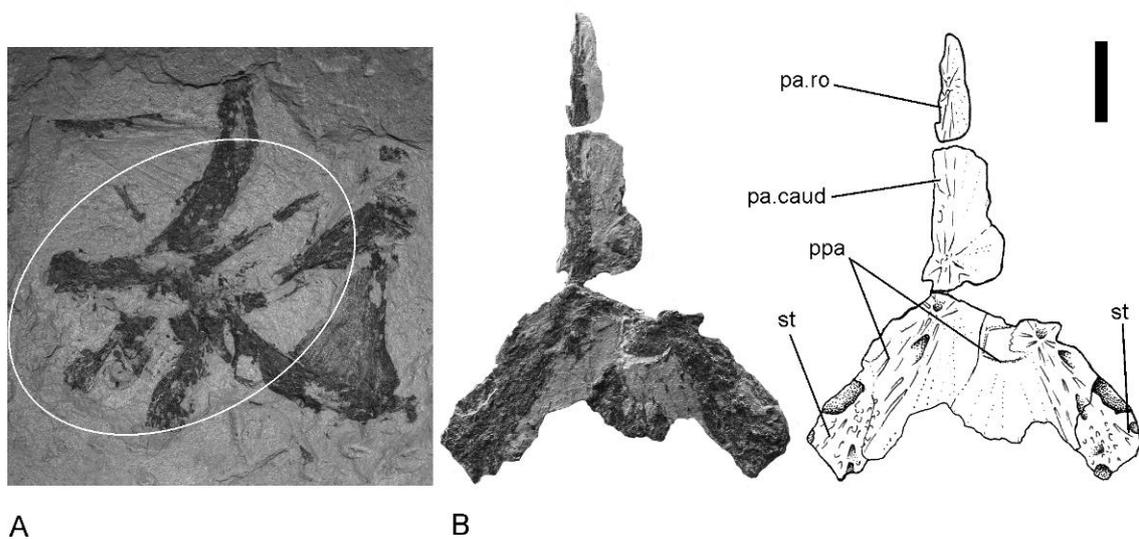
#### 4.1.1. Beschreibung

##### Schädel

##### Schädeldach

Die Stücke CPC-492, CPC-495 und UANL-FCT-VC-0868 zeigen Teile des dorsoventral eingebetteten Schädeldaches von dorsal. Das Schädeldach besteht aus dem rostralen Parietonasalschild und dem caudalen Postparietalschild. Beide Schilde sind durch das Intracranialgelenk getrennt. Vom Parietonasalschild sind bei CPC-492 das linke caudale Parietale und die laterale Partie des linken rostralen Parietale erhalten. Das caudale Parietale ist unregelmäßig

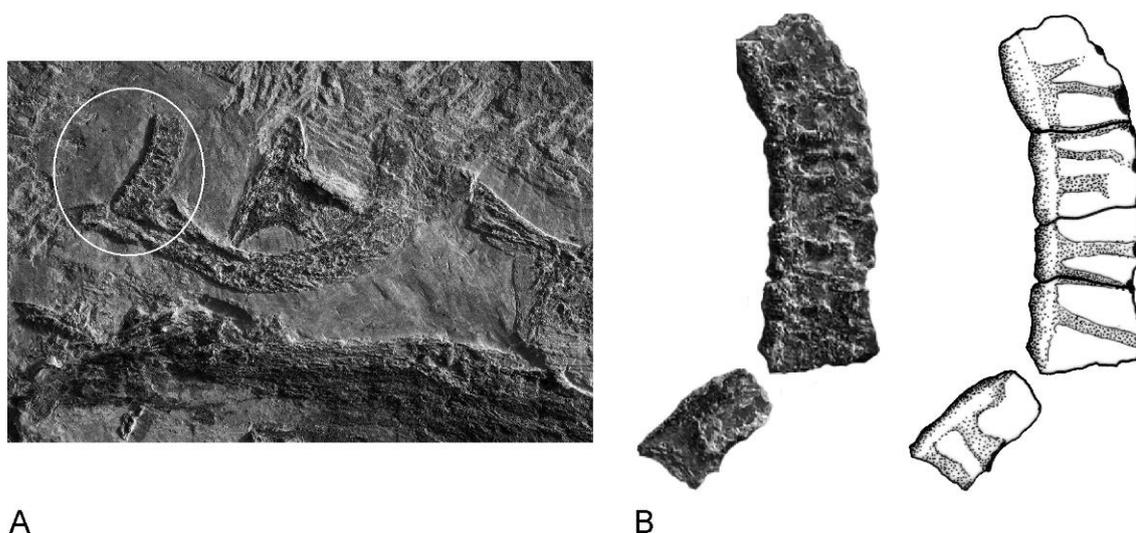
rechteckig und doppelt so lang wie breit. Sein Caudalrand ist gerade und begrenzt zusammen mit dem caudal liegenden, geraden Rostralrand des linken Postparietale den Gelenkspalt des Intracranialgelenkes.



**Abb. 4.1.** CPC-492 Latimeriide sp. nov. A: Disartikulierter Schädel; die Lage des Schädeldachs ist markiert. B: Freigestelltes Postparietal- und Parietonasalschild. Maßstab: 10 mm.

Der laterale Rand des caudalen Parietale ist gerade, zeigt aber in seiner caudalen Hälfte schwache, unregelmäßige Einbuchtungen. Das caudale Sechstel des Lateralrandes biegt nach lateral um. Der Medialrand des caudalen Parietale ist unregelmäßig gelappt und bildete vermutlich, ähnlich wie bei *Latimeria*, keine durchgehende Suture mit dem rechten caudalen Parietale. Das laterale Drittel des caudalen Parietale ist stärker verknöchert als die beiden medialen Drittel, die eine fragile Knochenlamelle bilden. Die stärkere laterale Verknöcherung beherbergt den medialen Teil des am artikulierten Parietonasalschild longitudinal in der Suture zwischen Parietalia und den lateral liegenden Supraorbitalia verlaufenden supraorbitalen Nervenkanals. Die Oberfläche des caudalen Parietale ist mit groben, unregelmäßigen Striae und Fältchen skulpturiert. Die Striae konvergieren in Richtung des im caudalen Viertel des Knochens liegenden Ossifikationszentrums, welches sich als flacher Höcker aus der Oberfläche des Knochens heraushebt. Das caudale Parietale besitzt auf der Ventralseite seines Caudalrandes einen nach ventrocaudal weisenden Processus parietalis (CPC-495). Dieser Processus ist etwa halb so breit wie das caudale Parietale. Das ventrale Ende des Processus weitet sich nach lateral in eine zungenförmige Struktur, deren Ventralseite im artikulierten Schädel die rostradorsale Oberfläche des Processus antoticus des Basisphenoid bedeckt.

Das rostrale Parietale ist etwa ein Drittel kürzer als das caudale Parietale. Vom rostralen Parietale ist in CPC-492 die laterale, stärker verknöcherte, den Supraorbitalkanal führende Partie erhalten. Der laterale Rand des rostralen Parietale ist gerade. Die lateralen Ränder des Parietonasalschildes werden im artikulierten Schädeldach von jeweils einer longitudinal angeordneten Kette von Supraorbitalia und Tectalia gebildet. In CPC-491 ist der mittlere Abschnitt der linken Supraorbitalkette erhalten, der aus vier in Reihe liegenden rechteckigen Plättchen besteht.



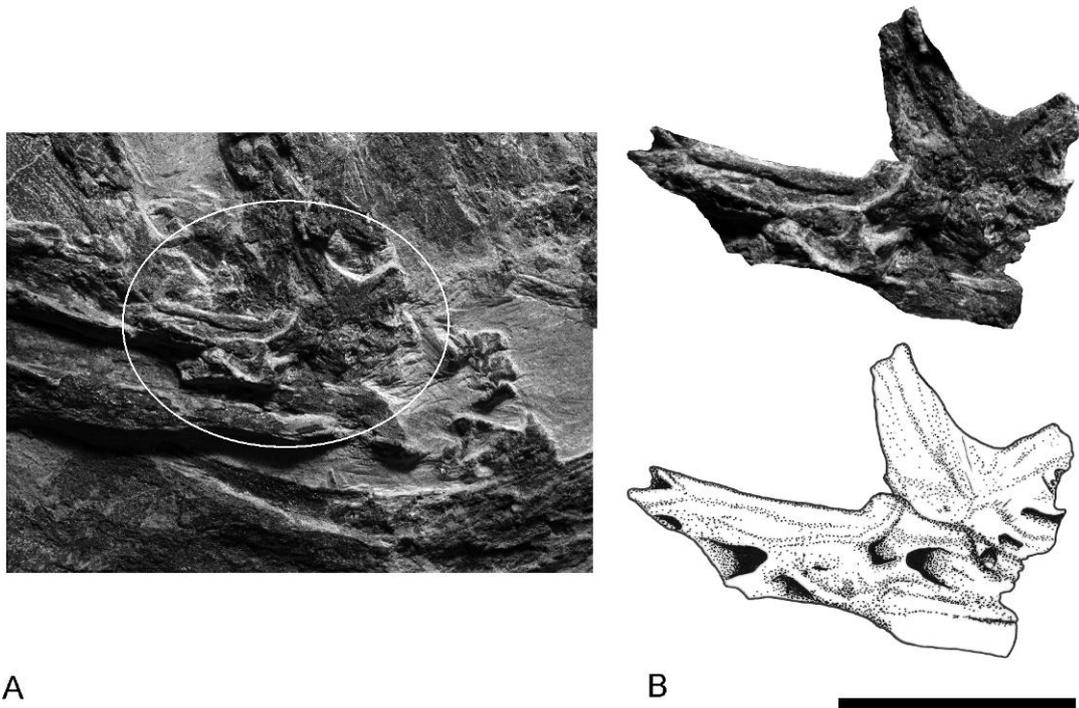
**Abb. 4.2.** CPC-491: Latimeriide sp. nov. Disartikulierter Schädel. A: Die Lage der fragmentären Supraorbitalkette. B: Die Supraorbitalkette freigestellt. Maßstab: 10mm.

Die Länge der Supraorbitalia variiert zwischen der doppelten Breite und zwei Dritteln der Breite der Supraorbitalia. Der mediale Rand der Supraorbitalkette ist verdickt und beherbergt den lateralen Teil des in der Suture zwischen Parietalia und Supraorbitalia verlaufenden supraorbitalen Nervenkanals. Von diesem Kanal zweigen im rechten Winkel je Supraorbitalplättchen ein bis zwei Äste ab. Diese verlaufen teils innerhalb der Supraorbitalia, teils in der Suture zwischen zwei Supraorbitalia. Die Gesamtlänge der aus vier Supraorbitalia bestehenden Kette entspricht knapp der halben Länge des Lacrimojugale. Die gesamte Supraorbital-/Tectalkette bestand also aus mindestens zehn Elementen.

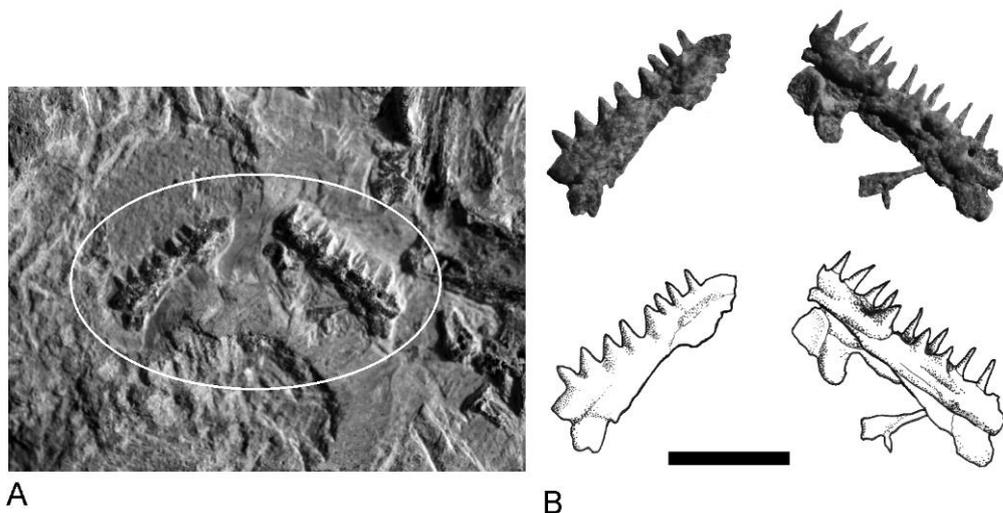
Bei CPC-495 ist das rechte laterale Rostrale erhalten, welches im artikulierten Schädel lateroventral des rostralen Tectale liegt. Das laterale Rostrale besteht aus einem medialen lamellären und einem lateralen tubulären Teil. Der Tubus verläuft caudolateral, ist etwa dreimal so lang wie hoch und trägt lateral eine längliche Grube. Das caudale Ende des Tubus liegt direkt rostralateral des Lacrimojugale. Diese Anordnung deutet an, dass zwischen beiden Elementen durch den Infraorbitalnerv und das caudale Rostralorgan eine Weichteilverbinding bestand, wie sie auch von der rezenten *Latimeria* bekannt ist. Der mediale Teil des lateralen Rostrale ist unregelmäßig gelappt und etwa doppelt so lang wie der tubuläre Teil. Der caudolaterale Rand der medialen Lamelle geht auf Höhe der longitudinalen Hälfte des lateralen Rostrale in einer gleichmäßigen Krümmung in den lateralen, tubulären Teil des Knochens über. Die rostrale und mediale Partie des lateralen Rostrale ist bei CPC-495 angebrochen und teilweise durch Reste der Tectalia überdeckt.

Die rostral verbreiterte Partie des Lacrimojugale zeigt an, dass der Latimeriide aus Vallecillo kein Präorbitale besaß (s. u. und Forey 1998).

In CPC-491 sind das rechte und linke Prämaxillare erhalten. Das Prämaxillare ist schmal, leistenförmig, und siebenmal so lang wie hoch. Sein Ventralrand ist mit acht spitzkonischen Zähnen besetzt. Das Prämaxillare besitzt drei zusätzliche Zähne, die in zweiter Reihe oral der Hauptzahnreihe stehen. Das caudale Ende des Prämaxillare besitzt einen dorsocaudad weisenden, terminal abgerundeten Processus, dessen Länge der Höhe des Prämaxillare entspricht.



**Abb. 4.3.** CPC-495: Latimeriide sp. nov. Disartikulierter Schädel. A: Lage des lateralen Rostrale in rostraler Fortsetzung des Lacrimojugale. B: Das freigestellte laterale Rostrale. Maßstab: 10 mm.

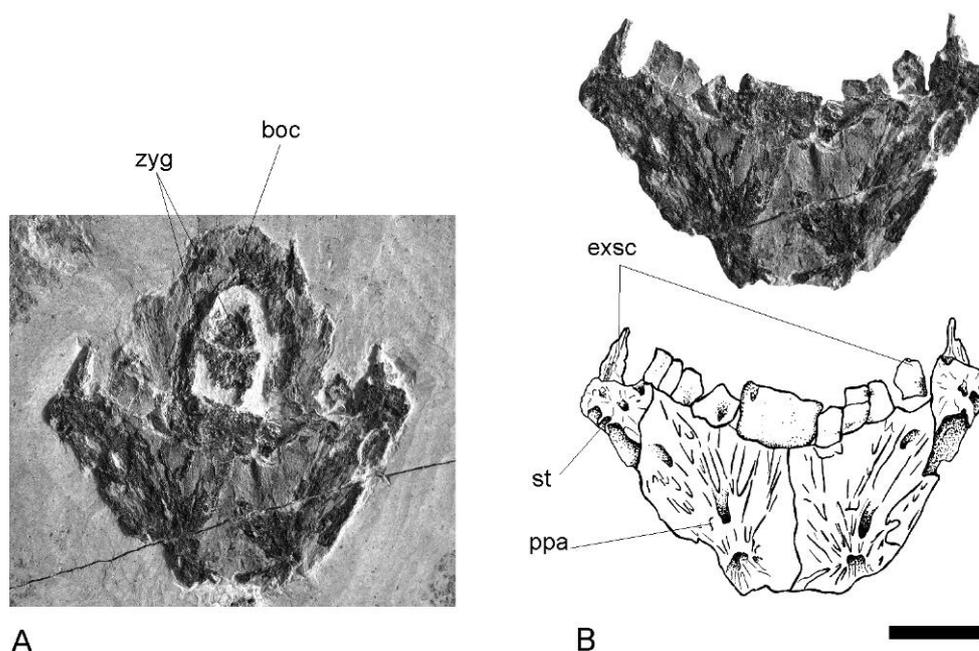


**Abb. 4.4.** CPC-491: Latimeriide sp. nov. Disartikulierter Schädel. A: Lages der Prämaxillaria. B: Prämaxillaria freigestellt. Maßstab: 10 mm.

Der Postparietalschild besteht aus den paarigen Postparietalia, den paarigen Supratemporalia und der Extrascapular-Serie (CPC-492 und UANL-FCT-VC-0868). Der Postparietalschild ist von dorsal gesehen trapezförmig umrissen. Die lateralen Ränder konvergieren gegen den Rostralrand im Winkel von etwa 55°. Der Caudalrand des Postparietalschildes ist zu beiden Seiten der Sagittalachse konkav. Die Postparietalia nehmen die rostralen zwei Drittel des Schildes ein. Die caudolateralen Ecken des Schildes werden von den Supratemporalia eingenommen, die mit den Postparietalia eine schräg nach rostrolateral verlaufende Suture bilden. Die Oberfläche des Postparietalschildes besitzt auf jeder Seite zwei bis vier unregelmäßige, längliche Gruben oder Öffnungen, die parallel zu den

lateralen Rändern des Postparietalschildes angeordnet sind. Die lateralen Ränder des Schildes besitzen im Bereich der caudolateralen Ecken der Postparietalia eine konkave Einbuchtung, in der die dorsale Partie des ventralen Processus supratemporalis sichtbar ist. Dieser Processus setzt auf der Ventralseite der rostralateralen Ecke des Supratemporale an und verläuft nach ventromediostral. Die externe Oberfläche des Postparietalschildes ist, wie auch die Parietalia, rugos skulpturiert. Die Bereiche der rostromedial liegenden Ossifikationszentren der Postparietalia sind nach dorsal gewölbt und begrenzen eine flache mediane Grube.

Caudal des Postparietalschildes liegt die Kette der Extrascapularia. Diese ist bei UANL-FCT-VC-0868, zum Teil nur als Abdruck, erhalten. Die Extrascapularia sind rechteckige bis quadratische Knochenplättchen. Das mediane Extrascapulare ist etwa doppelt so breit wie lang. Lateral des medianen Extrascapulare liegen jeweils vier laterale Extrascapularia, die etwas schmäler als lang, bzw. quadratisch sind. Der Rostralrand der Extrascapularia überlappt den Caudalrand der Postparietalia von dorsal. Der Verlauf der Nervenkanäle im Postparietalschild ist anhand der Foramina und Rinnenstrukturen der Knochenoberflächen zu erkennen. Der oticale Nervenkanal verläuft demnach parallel der lateralen Ränder des Schildes und besitzt ein rostrales Foramen jeweils in den rostralateralen Ecken der Postparietalia. Von diesem lateralen Hauptnervenkanal zweigt im Bereich des aufgewölbten Ossifikationszentrums ein medialer Ast ab, der in rostral und caudomedial des Zentrums liegenden Foramina endet. Der Hauptast des otikalen Nervenkanals besitzt ein weiteres dorsales Foramen im Bereich der Suture zwischen Postparietale und Supratemporale. Im Supratemporale gabelt sich der oticale Nervenkanal in einen caudalen und einen medialen Ast. Der caudale Ast geht nach caudal in den Seitenlinienkanal über. Der mediale Ast verläuft über ein Foramen in der caudomedialen Ecke des Supratemporale in die Extrascapularserie und verbindet so als Commissura supratemporalis den rechten mit dem linken otikalen Nervenkanal. Diese Commissura supratemporalis besitzt nach rostral weisende sekundäre Äste, die in etwa zehn longitudinalen Gruben in der caudomedialen Partie des Postparietalschildes verlaufen.



**Abb. 4.5.** UANL-FCT-VC-0686: Latimeriide sp. nov. A: Postparietalschild und Basioccipitalregion. B: Das freigestellte Postparietalschild zeigt die Lage der Extrascapularia. Maßstab: 10 mm.

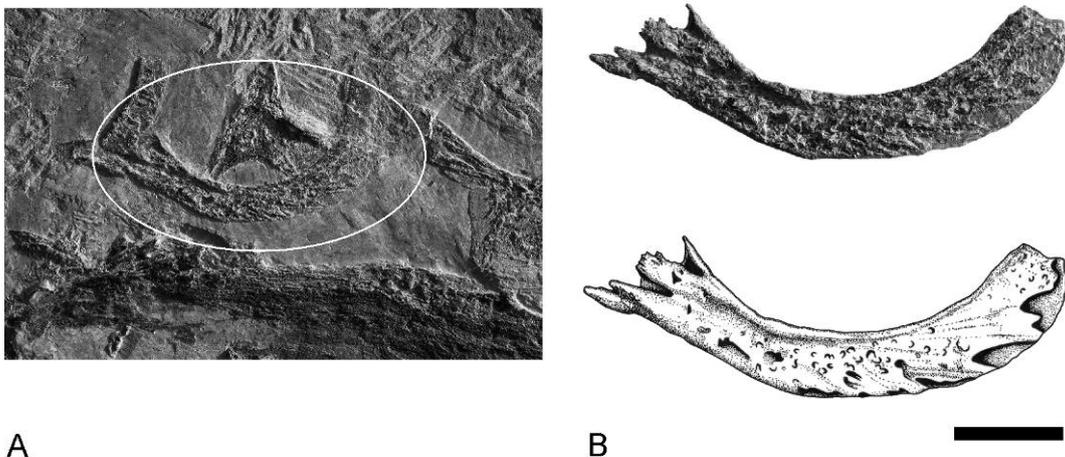
Die Länge dieser Gruben entspricht in etwa der halben Länge der Postparietalia. In UANL-FCT-VC-0868 ist caudal der Supratemporalia jeweils eine spezialisierte Schuppe erhalten. Diese Schuppe ist eine unregelmäßig-dreieckige Verknöcherung, die das rostrale Ende des Seitenlinienorgans beherbergt, welches hier auf den oticalen Nervenkanal trifft. Die Länge dieser Seitenlinienorgan-Schuppe beträgt zwei Drittel der Länge des Supratemporale.

### Wangenknochen

In dem disartikulierten Material aus Vallecillo sind folgende Elemente der Wangenknochenserie erhalten: Lacrimojugale (CPC-491, CPC-495, CPC-496), Postorbitale (CPC-491, CPC-493, CPC-501), Squamosum (CPC-493, UANL-FCT-VCI/150), Präoperculum (UANL-FCT-VCI/150) und Suboperculum (CPC-491). Alle Wangenknochen liegen isoliert vor und besitzen geschlossene Ränder, die nur durch wenige Austrittsöffnungen der Nervenkanäle unterbrochen werden. Dies bedeutet, dass in dem Latimeriiden aus Vallecillo die Wangenknochen im lebenden Tier frei im Bindegewebe lagen. Eine entsprechende Anordnung und Gestalt der Wangenknochen findet sich auch bei *Latimeria* (Millot & Anthony 1958) und anderen fossilen Latimeriiden wie *Macropoma* und *Swenzia* (Forey 1998, Clement 2005).

Das Lacrimojugale ist eine gleichmäßig gebogene Knochenleiste, die den Ventralrand der Orbita bildet. Der Knochen ist etwa neunmal so lang wie hoch. Ventral- und Dorsalrand divergieren am rostralen Ende des Knochens. Das verbreiterte rostrale Ende des Lacrimojugale ist bei CPC-491 rostradorsal mit dem erhaltenen Teil der Subopercular-Tectalkette verbunden. Die Art der Verbindung ist nicht zu erkennen. Die Position der Supraorbitalia unmittelbar dorsal des Lacrimojugale findet sich auch in *Latimeria* und *Macropoma* wieder.

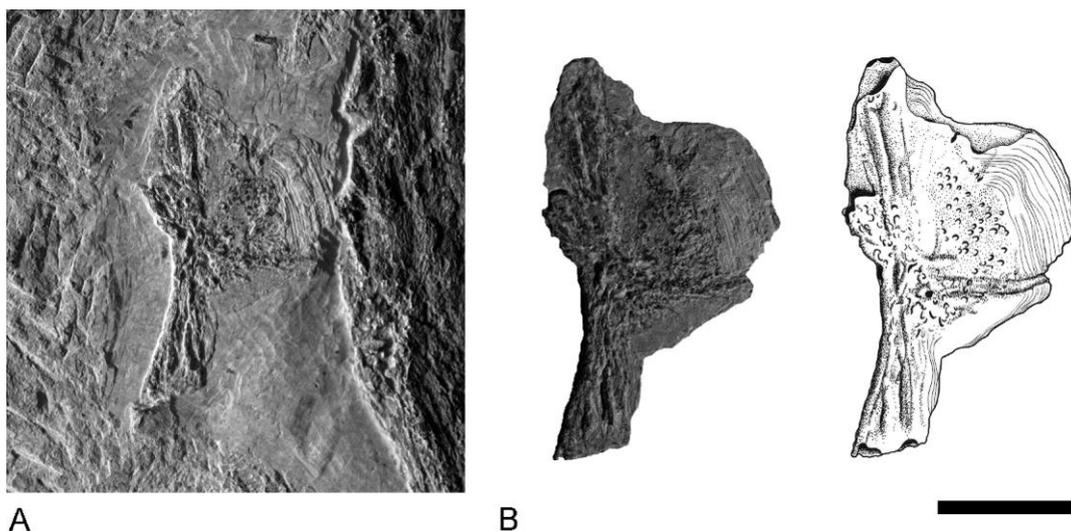
Der Rostralrand besitzt zwei dorsoventral angeordnete, nach rostral offene Gruben für das caudale Ende des Rostralorgans. Die dorsale Grube ist, wie in *Macropoma*, von lateral dreieckig umrissen. Die ventrale Grube ist länglich-oval und durchzieht das rostrale Viertel des Knochens. Die Oberfläche des Lacrimojugale ist mit groben Falten und Rinnen skulpturiert.



**Abb. 4.6.** CPC-491: Latimeriide sp. nov. Disartikulierter Schädel. A: Lages des Lacrimojugale. B: Lacrimojugale freigestellt. Maßstab: 10 mm.

Das caudale Drittel der lateroventralen Partie des Knochens besitzt drei bis sieben nach ventral offene Foramina für den Durchtritt des Infraorbitalnervs.

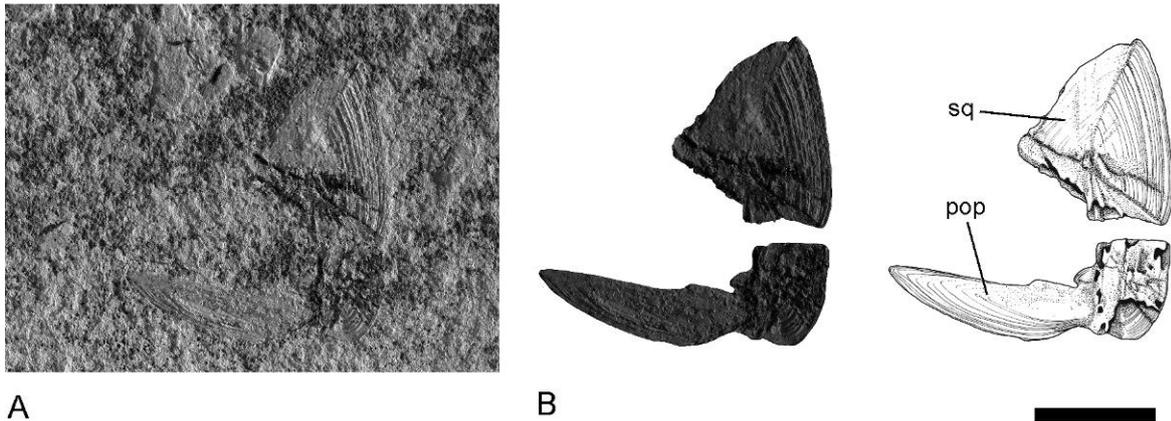
Das linke Postorbitale ist P-förmig umrissen: Einem unregelmäßig-rundlichen Dorsalteil, entspringt in dessen rostroventraler Ecke ein nach ventral weisender, gerader, tubulärer Processus. Die Höhe des Processus nimmt in etwa die Hälfte der Gesamthöhe des Postorbitale ein. Der Dorsalrand des Postorbitale ist konkav und geht nach caudal in den gleichmäßig gerundeten Caudalrand des flächigen Dorsalteils des Knochens über. Die laterale Oberfläche des Postorbitale ist rostradorsal stark eingebuchtet. Hier öffnet sich eine flache Grube, in welcher der nach rostradorsal weisende flache Wulst des infraorbitalen Nervenkanals sichtbar ist. Der Rostralrand des Postorbitale ist schwach sigmoidal. Der Verlauf des infraorbitalen Nervenkanals ist durch stärker verknöcherte Grate und Wulste angedeutet. Der Kanal verläuft in der rostralen Partie des Postorbitale und hat eine ventrale Öffnung am Ventralrand des ventralen Processus. Eine dorsale Öffnung befindet sich in der rostradorsalen Ecke des Knochens. Zusätzlich befindet sich eine rostrale Öffnung auf halber Höhe des Rostralrandes. Wenige, unregelmäßig geformte Foramina öffnen den Nervenkanal nach lateral. Die laterale Oberfläche des Postorbitale ist in ihrem zentralen Bereich mit groben Falten skulpturiert, die radial auf das Ossifikationszentrum des Knochens konvergieren. Die marginalen Bereiche des Dorsalteils des Postorbitale zeigen konzentrische Anwachslineien.



**Abb. 4.7.** CPC-491: Latimeriide sp. nov. Disartikulierter Schädel. A: Lages des Postorbitale. B: Postorbitale freigestellt. Maßstab: 10 mm.

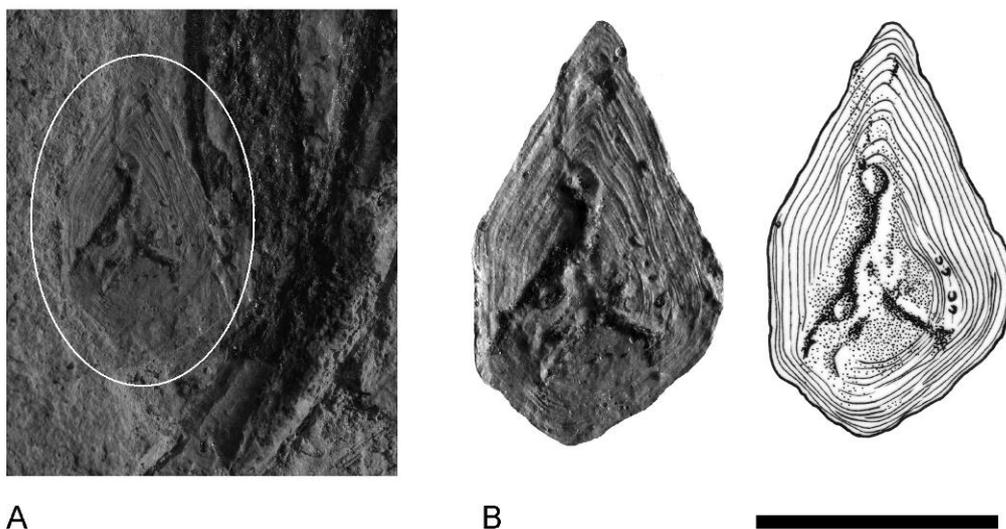
In UANL-FCT-VCI/150 sind Squamosum und Präoperculum in ursprünglicher Lage zueinander erhalten. Das Squamosum ist eine annähernd gleichseitig-dreieckige Knochenplatte, deren ventrales Viertel stärker verknöchert ist als die drei dorsalen und den jugalen Nervenkanal beherbergt. Dieser Kanal öffnet sich in der caudoventralen Ecke des Squamosum nach ventral, verläuft parallel zum Ventralrand des Squamosum und besitzt in der rostralen Ecke des Knochens eine Öffnung nach rostral. Der dorsale Teil des Squamosum ist eine dünne Knochenlamelle, deren caudale Hälfte mit deutlichen konzentrischen Anwachslineien skulpturiert ist. Der rostrale Teil des Squamosum ist dünner. Hier sind die Anwachslineien undeutlich.

Ventral des Squamosum liegt das Präoperculum, welches doppelt so lang wie das Squamosum ist. Das Präoperculum ist ein horizontal liegender Knochen, der etwa dreimal so lang wie hoch ist. Es besteht aus einem rechteckigen, stärker verknöcherten caudalen Teil, der den vertikal verlaufenden präopercularen Nervenkanal beherbergt, sowie einem lamellären, lanzeolaten Rostralteil. Der Rostralteil ist doppelt so lang wie der Caudalteil des Präoperculum und mit konzentrischen Anwachslineien skulpturiert. Beide Teile des Präoperculum sind durch eine dorsoventrale Einschnürung von einander abgesetzt.



**Abb. 4.8.** UANL-FCT-VC-150: Latimeriide sp. nov. Disartikulierte Skelett. A: Lage von Squamosum und Präoperculum. B: Squamosum und Präoperculum freigestellt. Maßstab: 10 mm.

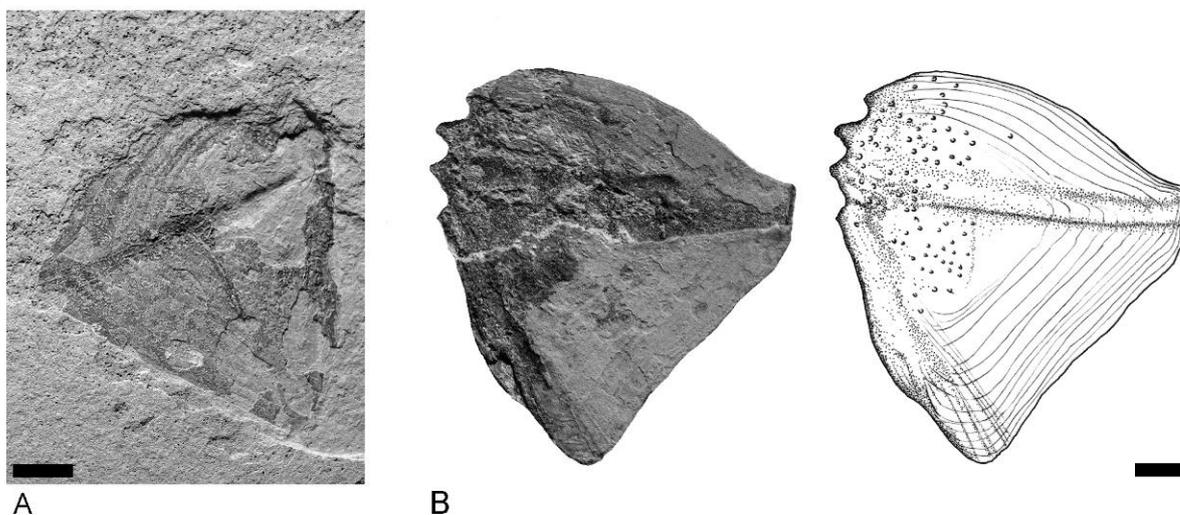
Eine paarige, eiförmige Knochenplatte ist in CPC-491 erhalten. Der maximale Durchmesser der Platte entspricht der maximalen Höhe des Angulare. Die Oberfläche des Knochens trägt konzentrische Anwachslineien. In *Latimeria* besitzt das Suboperculum eine vergleichbare Form und Größe (Millot & Anthony 1958). Dieser ansonsten merkmalsarme Knochen wird hier aufgrund seiner Topografie als Suboperculum interpretiert. Bei CPC-491 liegt der Knochen direkt caudal des Unterkiefers und damit nur minimal von der ursprünglichen Position des Suboperculum bei Latimeriiden entfernt.



**Abb. 4.9.** CPC-491: Latimeriide sp. nov. Disartikulierter Schädel. A: Lage des Suboperculum am äußeren Rand des Unterkiefers. B: Suboperculum freigestellt. Maßstab: 10 mm.

### Operculum und Gulare

Das Operculum ist in CPC-493, CPC-496, CPC-501 und UANL-FCT-VC-054 erhalten. Es ist eine asymmetrisch-rautenförmige Platte, deren Länge etwa drei Vierteln ihrer Höhe entspricht. Der Dorsalrand ist gleichmäßig gerundet. Der Ventrorostral- und Ventrocaudalrand ist annähernd gerade. Das Operculum besitzt eine Skulptur aus feinen, konzentrischen Anwachslineien. Zusätzlich sind radiale Striae vorhanden, die von den Ecken in Richtung Ossifikationszentrum am Operculargelenk in der rostradorsalen Ecke des Operculum konvergieren. In dieser Richtung verlaufen auch zwei Nervenkanal-führende Partien, die vom Operculargelenk zur caudalen, sowie zur ventralen Spitze des Operculum ziehen.



**Abb. 4.10.** Latimeriide sp. nov. A: CPC-498, Isoliertes Operculum. B: CPC-493, Operculum freigestellt. Maßstab: 10 mm.

Die paarige Gularplatte ist in UANL-FCT-VC1/150, CPC-491 und CPC-493 erhalten. Sie ist asymmetrisch oval mit einer rostromedialen, stumpf gerundeten Spitze. Das Längen-Breiten-Verhältnis des Gulare variiert im vorliegenden Material zwischen 3 : 1 und 4 : 1. Auf der Ventralseite besitzt das Gulare eine deutliche Grube, die sich radial von der rostromedialen Spitze bis ins Zentrum der Platte zieht. Eine flachere Grube verläuft auf der Dorsalseite des Gulare vom Zentrum des Knochens bis zu seinem Caudalrand. Die Oberfläche der Gularplatte zeigt deutliche Anwachslineien.

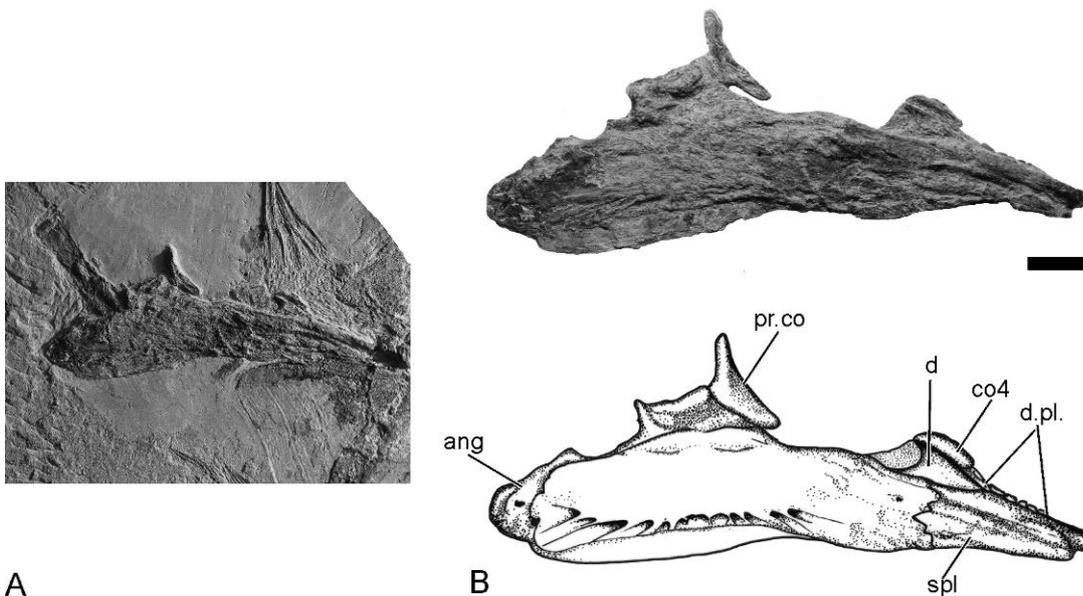


**Abb. 4.11.** Latimeriide sp. nov. UANL-FCT-VC-150: Isolierte Gularplatte. Maßstab: 10 mm.

## Der Unterkiefer

Der Unterkiefer des Latimeriiden aus Vallecillo ist bei CPC-491, CPC-493 und UANL-FCT-VC-0057 in lateraler Ansicht erhalten. Eine mediale Ansicht zeigt CPC-495. Der einzelne Unterkieferast ist lateral aus Spleniale, Dentale, Angulare, Articulare und Retroarticulare, medial aus Mentomeckelium und Präarticulare zusammengesetzt und rostral schwach nach ventral gebogen. Der Unterkiefer ist etwa viermal so lang wie hoch. Die maximale Höhe liegt knapp caudal der Mitte. Der Dorsalrand ist konvex, der Ventralrand gerade und in seinem rostralen Drittel schwach konkav.

Von lateral gesehen ist das Angulare der größte Knochen des Unterkiefers, der etwa mehr als zwei Drittel der Außenseite einnimmt. Das Angulare ist asymmetrisch länglich-oval geformt mit konvexem Dorsal- und konkavem Ventralrand. Rostral besitzt das Angulare eine gezackte Suture mit dem Spleniale. Im ventralen Viertel des Angulare befindet sich eine Reihe von Gruben und Öffnungen des mandibularen Nervenkanals, die in einer Linie, in etwa parallel zum Ventralrand des Knochens angeordnet sind. Diese Gruben öffnen sich, vom Ossifikationszentrum des Knochens ausgehend, radial nach ventral. Ventral dieser Grubenreihe befindet sich eine schmale, von der übrigen Fläche abgesetzte Kante, auf der im lebenden Tier die Gularplatte artikuliert.



**Abb. 4.12.** Latimeriide sp. nov. CPC-493. A: Isolierter Unterkiefer von lateral. B: Der freigestellte Unterkiefer. Maßstab: 10 mm.

Das Spleniale bildet die lateroventrorostrale Partie des Unterkiefers und ist etwa dreimal so lang wie hoch. Die dorsale Hälfte des Knochens ist ein nach lateral gewölbter, longitudinaler Grat. Die ventrale Partie ist flächig und trägt an ihrem Ventralrand eine flache Rinne für den Hauptnervenkanal. Dorsal des Spleniale liegt das Dentale, ein longitudinaler Knochenstab, der in seinem caudalen Drittel einen prominenten, nach caudodorsal gekrümmten, hakenförmigen Processus besitzt. Die Länge des Dentale entspricht einem Drittel des Unterkiefers, die Höhe des Hakens einem Viertel der Länge des Dentale. Von der Spitze des Processus zieht der Dorsalrand des Knochens gerade nach rostroventral zum rostralen Ende des Dentale. In CPC-493 trägt der Dorsalrand auf seinen rostralen zwei Dritteln fünf kleine zahntragende Knochenplättchen.

Eine vergleichbare Serie an Plättchen ist auch in *Latimeria* vorhanden (Forey 1998). In *Latimeria* zählt diese Serie bis zu 14 Plättchen, die dorsal winzige Zähnen tragen. Die geringe Anzahl an Plättchen und das Fehlen eindeutiger Zähnen auf diesen Elementen im Latimeriiden aus Vallecillo vermutlich ein Erhaltungsartefakt. Disartikulierte Einbettung oder komplettes Fehlen dieser Elemente ist in fossilen Coelacanthiden der Regelfall (Forey 1998). Caudal dieser lateralen Zahnplättchenserie ist medial und mediodorsal des hakenförmigen Processus dentale der nach dorsal gleichmäßig gerundete Dorsalrand des vierten Coronoid zu erkennen (s.u.).

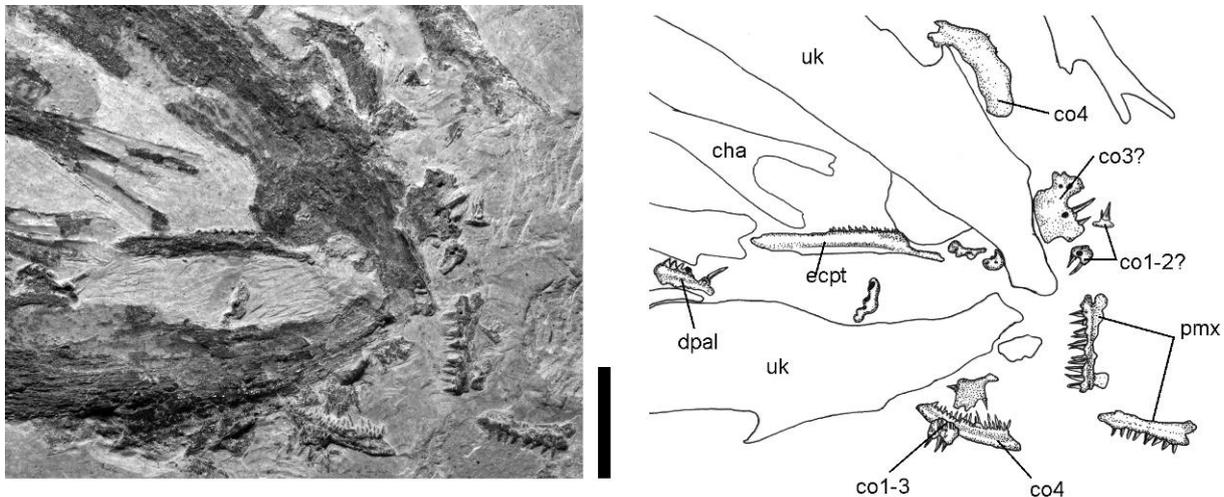
Die caudale Partie des Unterkiefers wird durch das mediocaudal des Angulare liegende Retroarticulare gebildet, das caudal gleichmäßig gerundet ist. Der Dorsalrand des Retroarticulare bildet die nach caudodorsal weisende Gelenkfläche des caudalen Unterkiefergelenkes mit dem Symplecticum und zieht schwach konkav bis an den Caudalrand des rostralen Unterkiefergelenkes. Am caudalen Ende des Unterkiefers öffnen sich zwei Gruben in der lateralen Oberfläche. Am caudoventralen Ende des Angulare liegt die etwa stecknadelkopfgroße Öffnung für den Durchtritt des subopercularen Zweiges des präopercularen Nervenkanals. Dorsal davon öffnet sich zwischen Angulare und Retroarticulare das Foramen für den externen Ramus mandibularis des Nervus facialis schräg nach caudodorsal.

Der Rostralrand des Retroarticulare bildet die caudale Partie der sattelförmigen Gelenkfläche des rostralen Unterkiefergelenkes für das Quadratum. Rostral des Retroarticulare wird diese Gelenkfläche durch den Dorsalrand des Angulare und die caudale Partie des Articulare gebildet. Das Articulare liegt dorsal der maximalen Höhe des Angulare im caudalen Drittel des Unterkiefers. Der Caudalrand des Articulare teilt die Quadratum-Gelenkfläche in eine laterale und eine mediale Gelenkpfanne für den entsprechend doppelköpfigen Condylus des Processus articularis des Quadratum (s. u.). Der Dorsalrand des Articulare ist schwach konvex und zieht bis zum Caudalrand des prinzipalen Coronoids, welches knapp caudal der longitudinalen Mitte des Unterkiefers, dorsal des Präarticulare liegt.

Das prinzipale Coronoid ist von lateral bzw. medial gesehen umgedreht-ambosförmig und etwa so hoch wie lang. Die maximale (basale) Länge des prinzipalen Coronoid entspricht der Höhe des Angulare. Die apikale (dorsale) Länge des Knochens entspricht der Hälfte der basalen Länge. Das prinzipale Coronoid besitzt offensichtlich keine verknöcherte Bindung an Präarticulare und Angulare und fällt daher post mortem leicht ab. Im vorliegenden Material aus Vallecillo befindet sich nur eines von sieben prinzipalen Coronoida in Originalposition, in der die caudalen zwei Drittel des schwach konvexen Ventralrandes den Dorsalrand des Präarticulare berühren. Rostral- und Caudalrand des prinzipalen Coronoid sind konkav und konvergieren nach dorsal. Die dorsale Partie des Knochens ist eine nach dorsal gleichmäßig gerundete Lamelle, die schwach nach medial gewölbt ist.

Medial wird der Unterkiefer von Präarticulare und Mentomeckelium gebildet. Das Präarticulare nimmt dabei die caudalen vier Fünftel des Unterkiefers ein. Dieser Knochen besitzt seine maximale Höhe ventral des prinzipalen Coronoid. Der Dorsalrand des Präarticulare ist gleichmäßig gebogen, besitzt aber zwischen prinzipalem Coronoid und den vierten Coronoid eine schwach konkave Einbuchtung. Das rostrale Ende des Unterkiefers nimmt das Mentomeckelium ein. Dieser röhrenförmige Knochen liegt medial des Spleniale und ist nach ventromedial gekrümmt. Sein rostrales Ende ist leicht verbreitert und bildet den ventralen Teil der Symphyse.

Das rostrale Drittel des Dorsalrandes des Unterkiefers trägt im artikulierten Zustand medial der Dentalplättchen eine Serie von Coronoida, die im fossilen Material i. d. R. disartikuliert und verdriftet sind (Forey 1998). Bei dem Latimeriiden von Vallecillo bestand diese Serie offensichtlich aus vier Coronoida, wie CPC-491 zeigt, in dem diese Serie nur schwach disloziert ist. Die rostralen drei Coronoida sind unregelmäßig-ovale Plättchen, die eine Reihe villiformer Zähnchen und wenige größere Zähne tragen. Die größeren Zähne sind mindestens doppelt so groß wie die villiformen Zähnchen. Das vierte Coronoid bedeckt den dorsocaudalen Haken des Dentale von medial und ist doppelt bis dreimal so lang wie die rostralen Coronoida. Das vierte Coronoid trägt auf seiner lateralen Kante eine Reihe stiftförmiger Zähne (sieben Stück in CPC-491). Medial dieser Zahnreihe stehen etwa ein Drittel bis halb so lange Zähnchen in zwei Reihen. Insgesamt sind die Form der Coronoida und deren Zahnbesatz innerhalb des vorliegenden Materials variabel.



**Abb. 4.13.** CPC-491: Latimeriide sp. nov. Der disartikulierte Schädel zeigt die unterschiedlichen Coronoida des Unterkiefers, die Prämaxillaria sowie das Dermopalatinum und eine Ectopterygoid. Maßstab: 10 mm.

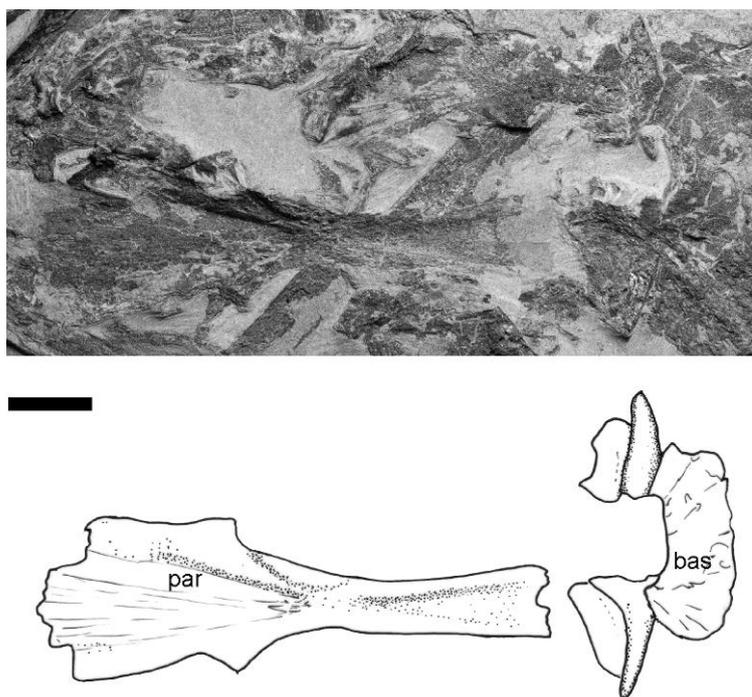
### Neurocranium und Parasphenoid

Das Parasphenoid ist in CPC-492 und CPC-495 in dorsoventraler Einbettung erhalten und von dorsal sichtbar. Es ist eine im artikulierten Schädel horizontal liegende Röhre, die in ihrem caudalen Drittel nach dorsal offen ist und hier eine Rinne bildet. In seiner rostralen Hälfte besitzt das Parasphenoid jeweils lateral eine nach rostral breiter werdende flügelartige Lamina. Diese Flügel weisen nach laterodorsal und sind lateral schwach konkav. Das Parasphenoid besitzt seine maximale Breite am Rostralrand, wo es etwa viermal breiter ist als an seiner schmalsten Stelle in der rostrocaudalen Mitte des Knochens. Von dort aus divergieren die lateralen Ränder zum Caudalrand, der etwa halb so breit wie der Rostralrand ist.

Das Parasphenoid besitzt auf seiner Ventralseite median der rostralen Flügel eine mediane, lanzettförmige Platte. Der Umriss dieser Platte ist in der Dorsalansicht von CPC-492 erkennbar. Die Platte ist dreimal so lang wie breit. Die schwach konvexen lateralen Ränder konvergieren nach caudal und enden caudal in einer Rundung. Ob diese Platte, wie bei Latimeriiden üblich, ventral bezahnt ist, ist nicht erkennbar.

Das Parasphenoid artikuliert caudal mit dem Basisphenoid, welches in CPC-492 und CPC-495 partiell von dorsal sichtbar ist. Wie in *Latimeria* oder *Macropoma* ist das Basisphenoid eine U-förmige Struktur, welche die rostral offene Fossa suprapterygoidea nach lateral und caudal umschließt. Die rostralateralen Ecken des Basisphenoid werden von den prominenten, nach lateral weisenden Processus antoticae gebildet. Der einzelne Processus antoticus nimmt ein Drittel der Gesamtbreite des Basisphenoid ein. Die rostrale Flanke des Processus ist nach ventral geneigt und bildet in ihrer dorsalen Partie die Artikulationsfläche für das ventrale Ende des Processus ventralis des caudalen Parietale. Die lateroventralen Flanken des Processus antoticus tragen den Processus connectens des Intracranialgelenkes. Dieser Processus ist im vorliegenden Material nicht sichtbar. Form und Größe des Processus antoticus deuten allerdings darauf hin, dass ein Processus connectens bei dem Latimeriiden aus Vallecillo vorhanden war. Caudomedial sind die Processus antoticae durch die dorsal schwach konkave Fläche des Dorsum sellae verbunden. Das Dorsum sellae bildet die caudale Hälfte des Basisphenoid und ist doppelt so breit wie lang. Es verschließt den caudalen Teil der Fossa suprapterygoidea nach dorsal.

Caudal des Intracranialgelenkes liegt die U-förmige, oticooccipitale Region des Neurocranium, deren laterale Flanken aus dem paarigen Prooticum bestehen. Die Flanken werden caudomedian durch das unpaare Basisoccipitale verbunden. Innerhalb des „U“ liegen die Zygallplatten.



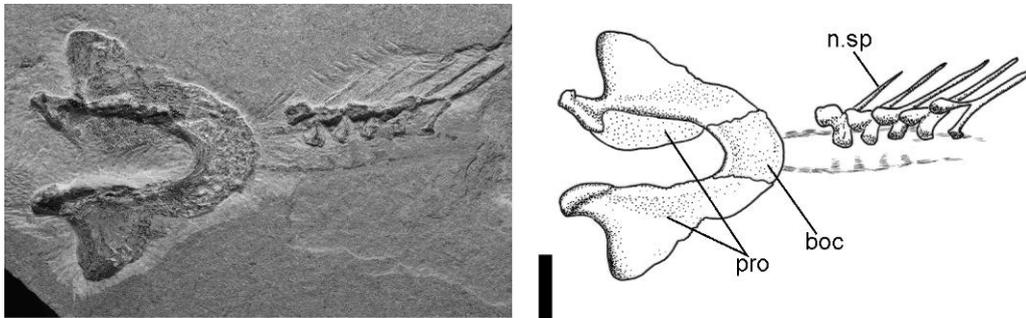
**Abb. 4.14.** CPC-495: Latimeriide sp. nov. Der disartikulierte Schädel gibt den Blick auf Para- und Basisphenoid von dorsal frei. Maßstab: 10 mm.

CPC-494 und CPC-503 zeigen die isolierte oticooccipitale Region von ventral, bzw. von dorsal. Das Prooticum ist von dorsal gesehen eine longitudinale, dreieckige Struktur, deren Breite nach rostral zunimmt. Die rostromediale Ecke trägt einen nach medioventral abgerundeten Condylus für die Artikulation mit dem Processus connectens des Basisphenoid. Der rostralaterale Rand des Prooticum

zieht, gleichmäßig gebogen, von der rostromedialen Ecke nach caudolateral zur Spitze der lateralen, flügelartig verbreiterten Oticalfläche. Von hier konvergieren die mediale und caudolaterale Kante des Prooticum nach caudal. Die Kanten treffen sich an der caudalen Spitze der caudalen Prooticum-Lamelle, die medial eine verzahnte Suture mit dem Basioccipitale besitzt. Die Oticalfläche ist rostral nach ventral umgebogen und bildet so das Dach der Saccularkammer. Der rostrale Rand der Oticalfläche steht von dorsal gesehen etwa im rechten Winkel zur Sagittalebene.

Das Basioccipitale ist von dorsal etwa so lang wie breit und U-förmig und verbindet Prootica an deren caudalen Lamellen. Der gleichmäßig konkave Ventralrand ist durch einen Grat verstärkt.

Im artikulierten Schädel wird das Fenestrum basicranialis, welches sich rostral des Basioccipitale zwischen den Prootica öffnet, ventral durch caudales und rostrales Catazygale verschlossen. Diese Knochen liegen frei im Fenster und sind in CPC-492 in Originalposition, in CPC-494 disloziert erhalten. Das rostrale Catazygale ist quaderförmig mit schwach trapezförmigem Grundriss und konkaver rostraler Fläche. Das caudale Catazygale ist gerundet dreieckig.



**Abb. 4.15.** CPC-503: Latimeriide sp. nov. Das isolierte Hinterhaupt zeigt das Basioccipitale und die Prootica. Am Fuß der Neuralbögen sind die Reste des Bindegewebes der Chorda dorsalis erhalten. Maßstab: 10 mm.

### Palatinumserie, Hyoid- und Kiemenbögen

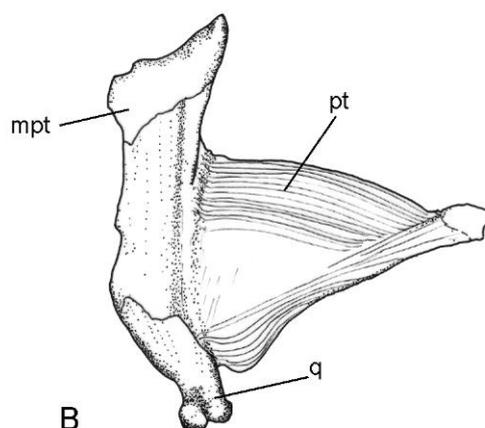
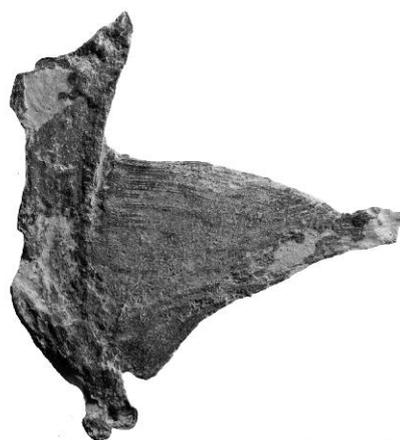
Die Palatinumserie besteht aus einem vertikalen, schwach nach rostrodorsal gebogenen Pfeiler, der ventral durch das Quadratum, die caudale Partie des Pterygoid und dorsal durch das Metapterygoid gebildet wird. Auf der Rostralseite dieses vertikalen Pfeilers schließt sich der longitudinal orientierte, flächige Teil der Palatinumserie an, der aus Pterygoid, Ectopterygoid, Dermopalatina und Autopalatinum besteht.

Das Quadratum ist unregelmäßig-rechteckig und etwa dreimal so hoch wie lang. Es trägt an seinem ventralen Ende einen doppelköpfigen Condylus für die Artikulation mit dem Unterkiefer. Die beiden Gelenkköpfe sind longitudinal gegen einander versetzt. Der laterale Gelenkkopf steht dabei caudal, während der mediane Kopf um etwa einen halben Gelenkkopfdurchmesser nach rostral versetzt ist. Der Caudalrand des Quadratum ist schwach konvex. Dorsal- und Rostralrand bilden eine glatte Suture mit dem Pterygoid. Das Metapterygoid nimmt das dorsale Viertel des vertikalen Palatinum-Pfeilers ein. Sein konkaver Rostralrand läuft nach rostrodorsal in einen stumpfen, rostral abgerundeten Processus aus. Der Dorsalrand des Metapterygoid besitzt eine sattelförmige, konkav geschwungene Gelenkfläche, die im lebenden Tier mit der Ventralseite des Processus antoticus artikuliert. Die caudodorsale Partie des Metapterygoid ist etwas nach caudodorsal vergrößert und gleichmäßig gerundet.

Das Pterygoid ist der größte Knochen der Serie. Es ist dreieckig und etwa so hoch wie lang. Das caudale Fünftel des Pterygoid bildet den Mittelteil des vertikalen Pfeilers. In der rostral folgenden Partie konvergieren der Ventral- und Dorsalrand des Pterygoid im Winkel von  $40^\circ$  nach rostral. Der Dorsalrand ist schwach konvex. Die beiden rostralen Drittel des Ventralrandes sind gerade, das caudale Drittel ist unmittelbar rostral des Quadratum konvex nach ventral gewölbt. Das Pterygoid ist mit konzentrisch angeordneten Anwachsstreifen skulpturiert, deren Abstände im Schnitt 0,3 mm betragen. Am artikulierten Schädel würde sich rostral an das Pterygoid das Ectopterygoid, die Dermopalatina und das Autopalatinum anschließen. Ectopterygoid und Dermopalatina sind am vorliegenden Material jedoch disartikuliert, und ein Autopalatinum ist nicht erhalten. Das Ectopterygoid ist ein schmaler, gerader Knochenstab, dessen Ventralrand mit winzigen Zähnchen besetzt ist. Länge und Höhe des Ectopterygoid stehen im Verhältnis 7 : 1. Der Dorsalrand des Ectopterygoid trägt auf seiner gesamten Länge eine Knochenlamelle, mit welcher der Knochen im lebenden Tier an der rostralen Partie des Ventralrandes des Pterygoid artikuliert. Diese Knochenlamelle endet rostral in einem kurzen Processus, der am artikulierten Schädel die caudodorsale Partie des rostral liegenden Dermopalatinum umgreift. Im vorliegenden Material finden sich disartikuliert unregelmäßig-ovale Knochenplättchen, die neben einer Reihe winziger Zähnchen auch ein oder zwei drei- bis viermal größere, spitzkonische Zähne tragen.



A

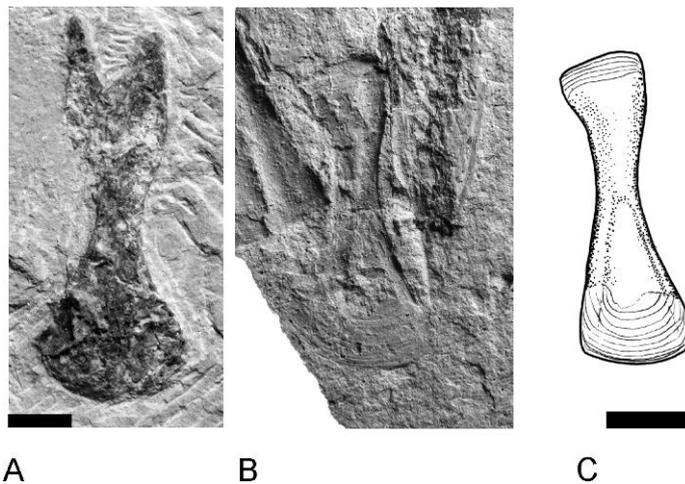


B

**Abb. 4.16.** Latimeriide sp. nov. A: CPC-492. Der disartikulierte Schädel zeigt die Palatinumserie von lateral. B: die freigestellte Palatinumserie aus CPC-493. Maßstab: 10 mm.

Die Länge dieser Plättchen entspricht etwa einem Drittel bis der Hälfte der Länge des entsprechenden Ectopterygoid. Form, Bezahnung und relative Größe zum Ectopterygoid dieser Knochen entsprechen den Dermopalatina in *Latimeria* und *Macropoma* und werden daher als diese Knochen interpretiert. Wie *Latimeria* oder *Macropoma* dürfte der Coelacanthid aus Vallecillo zwei hintereinander liegende Dermopalatina besessen haben, wie die Existenz von zwei als Dermopalatinum interpretierbaren Elementen neben einem Ectopterygoid in CPC-491 vermuten lässt.

Das Symplecticum des Latimeriiden aus Vallecillo ist bei CPC-493 und UANL-FCT-VC-0001 erhalten, bei UANL-FCT-VC-0001 als Abdruck. Weitere Elemente des Hyoidbogens sind, wie in fossilen Coelacanthen üblich (Forey 1998), nicht erhalten, da sie, vergleichbar mit *Latimeria*, höchst wahrscheinlich nicht verknöchert waren (Millot & Anthony 1958). Das Symplecticum ist ein kleiner, gerader, lateromedial abgeflachter Knochen, dessen Höhe das 2,5-fache seiner Breite beträgt. Die Gesamthöhe des Symplecticum entspricht etwa der Höhe des Unterkiefers. Rostral- und Caudalrand des Symplecticum sind konkav und stärker verknöchert. Am verbreiterten, dorsalen Ende spannt sich zwischen Caudal- und Rostralrand eine dorsal asymmetrisch abgerundete Lamelle, die feine, konzentrische Anwachslien zeigt. Diese Lamelle ist in CPC-493 nicht vollständig erhalten.



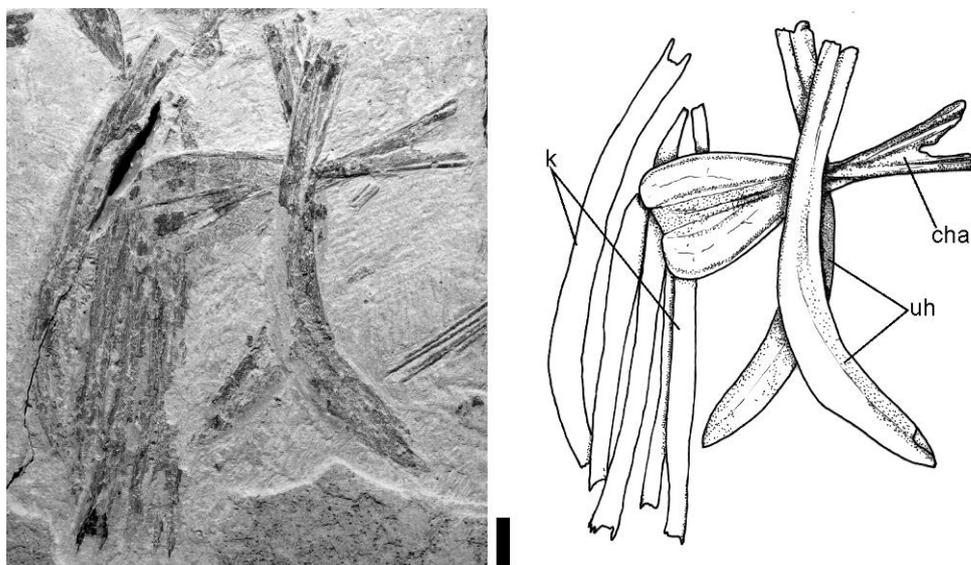
**Abb. 4.17.** Latimeriide sp. nov. A: CPC-493. Der disartikulierte Schädel zeigt das isolierte Symplecticum. B und C: Das Symplecticum in UANL-FCT-VC-0001. Maßstab: 10 mm.

Das Ceratohyale ist in UANL-FCT-VC-0001 größtenteils als Abdruck erhalten. Dieser Knochen ist ein langer, dünner Stab, dessen caudale Hälfte in Lebendposition gleichmäßig nach dorsal gekrümmt ist. Das Ceratohyale ist etwa siebenmal länger als hoch. Im caudalen Fünftel divergieren Ventral- und Dorsalrand etwas nach caudal. Auf Höhe des caudalen Drittels besitzt das Ceratohyale einen nach distal breiter werdenden, gerundet-dreieckigen, ventralen Processus. Die distale Kante dieses Processus ist etwa so lang wie ein Viertel des Ceratohyale.

Teile der fünf Kiemenbögen des Latimeriiden aus Vallecillo sind in CPC-491, CPC-496, UANL-FCT-VC-0001 und UANL-FCT-VC-0057 erhalten. Die Ceratobranchialia besitzen die gleiche morphologische Grundstruktur wie die Ceratohyalia, sind allerdings caudal etwas stärker gekrümmt als letztere. Die rostralen vier Bögen sind dorsoventral abgeflacht. Ihre maximale Breite besitzen die rostralen Bögen jeweils auf Höhe ihres caudalen Drittels. Auf der Ventralseite befindet sich eine longitudinale Grube, die parallel zum medialen Rand des jeweiligen Bogens verläuft. Das fünfte,

mediale Ceratobranchialpaar ist um ein Drittel kürzer als die lateralen Bögen und besteht aus gleichmäßig gekrümmten Stäben, deren Durchmesser ein Drittel der Breite der lateralen Bögen entspricht. Die Kiemenbögen sind mit zahntragenden Plättchen bestückt, die in longitudinalen Reihen angeordnet sind. Die genaue Anzahl der Reihen ist nicht erkennbar. Die einzelnen Plättchen tragen zwei unterschiedliche Zahntypen: Die überwiegende Anzahl der unregelmäßig-ovalen Plättchen ist mit winzigen villiformen Zähnen besetzt. Mindestens eine Reihe dieser Plättchen trägt zusätzlich oder ausschließlich vier- bis sechsmal längere, spitzkonische, schwach ventrad gekrümmte Zähne in regelmäßigen Abständen.

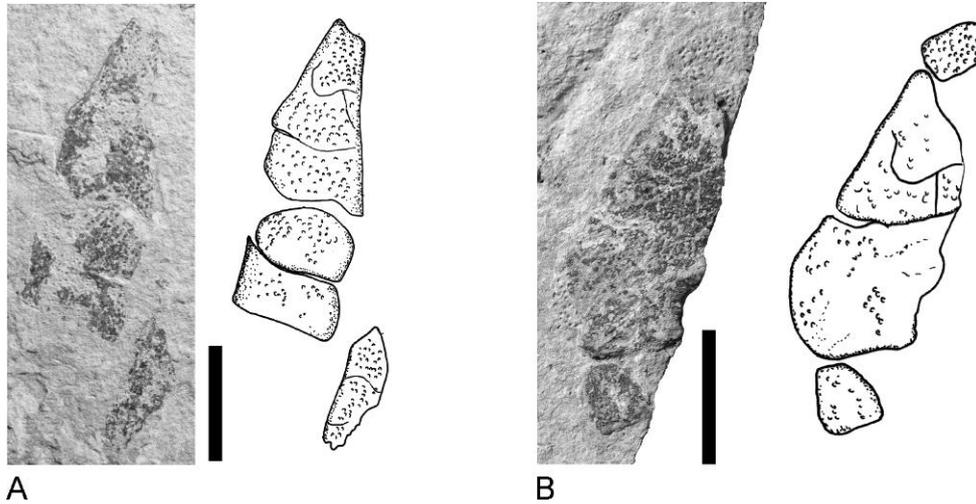
Median zwischen den Kiemenbögen liegt das Urohyle, welches in CPC-491, CPC-496, UANL-FCT-VC-0001 und UANL-FCT-VC-0057 überliefert ist. Das unpaare Urohyle ist eine schmale, dorsoventral abgeplattete, länglich-X-förmige Struktur, deren maximale Breite ein Drittel der Gesamtlänge beträgt. Die lateralen Kanten divergieren ab der Mitte des Knochens im Winkel von 25° nach rostral und caudal. Die caudale Hälfte des Urohyle trägt lateral jeweils eine lateral gleichmäßig gerundete Lamina, die nach caudal in eine Spitze ausläuft. Medial dieser Laminae ist der Caudalrand des Urohyle U-förmig ausgeschnitten. Die Tiefe des „U“ beträgt etwa ein Achtel der Gesamtlänge des Urohyle. Das rostrale Ende des Urohyle ist halb so breit wie die Gesamtbreite des Knochens. Die lateralen Kanten des Urohyle sind dorsoventral durch einen Grat verstärkt, der medial von einer schmalen Rinne begleitet wird.



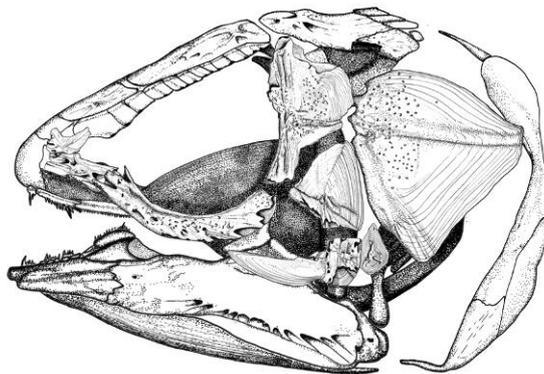
**Abb. 4.18.** Latimeriide sp. nov. CPC-496: Der disartikulierte Schädel zeigt Ceratohyale, die Urohyle, sowie Teile des Kiemenkorbes. Maßstab: 10 mm.

Das Urohyle artikuliert im kompletten Schädel rostral mit dem unpaaren Basibranchiale, welches im vorliegenden Material aber nicht nachzuweisen ist. Teile der charakteristischen ventralen Zahnplattenserie des Basibranchiale sind allerdings in UANL-FCT-VC-0001 und CPC-493 partiell erhalten. UANL-FCT-VC-0001 zeigt zwei Elemente der linken Reihe von dorsal, in CPC-493 sind drei Elemente der rechten Reihe von ventral zu sehen. Diese Platten lassen vermuten, dass der Latimeriide aus Vallecillo zwei bis drei Paar spiegelbildlich zur Sagittalebene angeordnete Basibranchialplatten besaß. Das prominenteste Element der jeweiligen Reihe ist die dreieckige

rostrale Platte, deren Länge das 2,5-fache ihrer Breite beträgt. Der Caudalrand ist konkav. Hier schließen unregelmäßig ovale bis rechteckige caudale Plättchen an, deren Länge etwa der Hälfte des rostralen Elementes entspricht. Die genaue Anzahl dieser Elemente lässt sich nicht feststellen, da keine der Basibranchialplattenreihen komplett artikuliert vorliegt.



**Abb. 4.19.** Latimeriide sp. nov. In CPC-493 (A) und UANL-FCT-VC-0001 (B) ist jeweils eine Hälfte des Basibranchialplattenapparates überliefert. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 4.20.** Latimeriide sp. nov. aus Vallecillo. Rekonstruktion des Schädels auf Grundlage der oben beschriebenen Einzelknochen.

## Postcranium

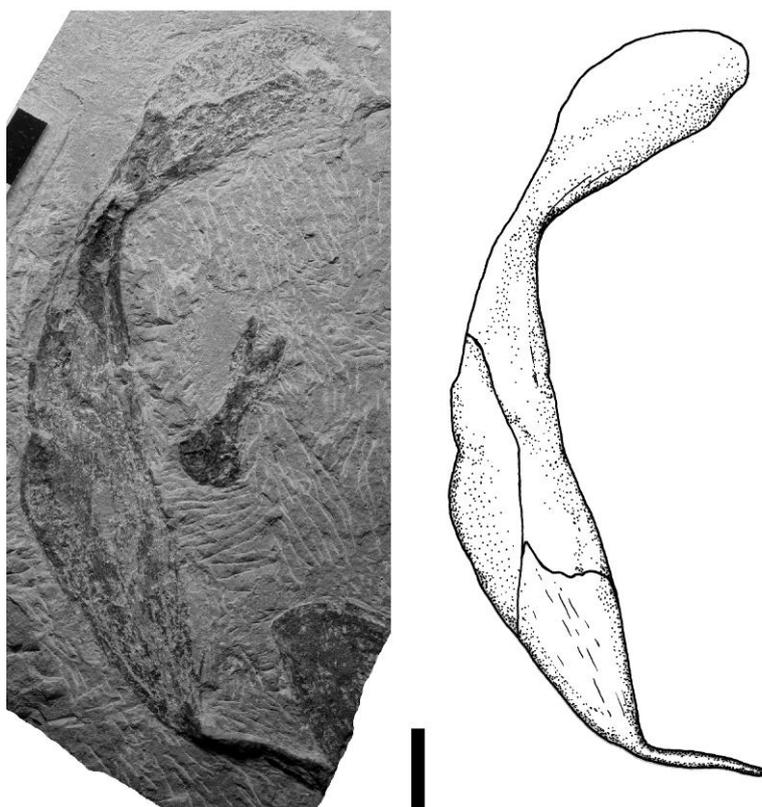
Ein weitgehend vollständiges Postcranium ist in CPC-500 und CMF erhalten. Teile des postcranialen Skelettes sind durch CPC-493, CPC-494, CPC-497, CPC-498, CPC-501 und CPC-503 überliefert.

## Wirbelsäule und Schwimmblase

Wie bei allen Coelacanthiden sind von der Wirbelsäule des Latimeriiden aus Vallecillo nur die Neural- und Hämalbögen und -fortsätze verknöchert. Die Reihe der Neuralfortsätze besteht aus 55 abdominalen und 20 caudalen Elementen. Die Breite der basalen Artikulationsflächen der rostralen acht Neuralbögen nimmt nach rostral auf um das vierfache zu. In der caudalen Hälfte der Abdominalregion sind 15 haarfeine, verknöcherte Rippen erhalten. In CPC-500 ist der Abdruck der kalzifizierten Schwimmblase erhalten. Diese erstreckt sich zylindrisch ventral des Notochordkanals zwischen dem 10. und dem 50. Wirbel. Die Oberfläche der Schwimmblase ist mit kleinen, unregelmäßig gelappten Schuppen bedeckt, die nach caudal dachziegelartig übereinander greifen. Die einzelnen Schuppen zeigen eine sehr feine radiale Striation.

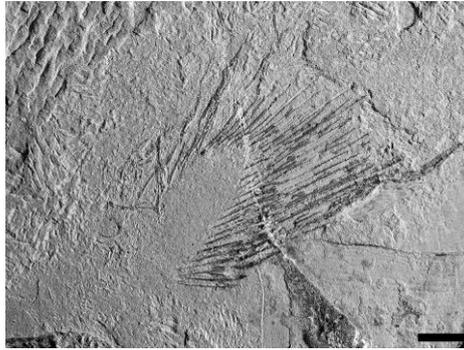
## Gürtel und paarige Flossen

Der Schultergürtel des Latimeriiden aus Vallecillo ist eine stabile, unregelmäßig-längliche, sichelförmig gekrümmte Struktur ohne feste Verbindung zum Schädel. Dorsal terminiert der Schultergürtel im Anocleithrum, welches beim Latimeriiden aus Vallecillo ein einfacher, dorsorostral weisender Sporn ist.



**Abb. 4.21.** Latimeriide sp. nov. In CPC-493 ist der rechte Schultergürtel von lateral sichtbar. Maßstab: 10 mm.

Die Pectoralis besitzt eine tief lobate, U-förmige Flossenbasis. Um diese herum sind 33-35 Strahlen radial angeordnet. Der längste Strahl ist viermal so lang wie die Flossenbasis und artikuliert knapp dorsal der distalen Spitze des Lobus.



**Abb. 4.22.** Latimeriide sp. nov. CPC-493 zeigt den tiefen Lobus der Pectoralis innerhalb des Strahlensaumes, der typisch für die Paarflossen von latimeriiden Coelacanthiden ist. Maßstab: 10 mm.

Die Ventralis besteht aus 16-18 Strahlen. Der Beckenknochen ist ein grader Dorn, der caudal in einem nach lateral verbreiterten Kopf endet. Die kontralateralen Beckenknochen sind median nicht miteinander verwachsen. Die Länge des Beckenknochens entspricht der Distanz von 10 Neuralfortsätzen in der Wirbelsäule.

### Unpaarflossen

Die erste Dorsalis besteht aus acht Strahlen, deren distale Hälften jeweils segmentiert sind. Der erste Strahl ist der längste. Seine Länge entspricht dem dreifachen der Länge des Ventralrandes der Basalplatte dieser Flosse. Die proximalen Partien der ersten drei Strahlen sind etwas kräftiger als die caudal folgenden. Ob diese Bereiche, wie in einigen Latimeriiden üblich, Dentikel trugen, ist nicht erkennbar, da die Oberfläche sämtlicher hier studierter Stücke aufgebrochen ist. Die Basalplatte der ersten Dorsalis ist unregelmäßig gerundet-dreieckig mit annähernd grader Ventralkante und etwa anderthalb mal so lang wie hoch. Ihre laterale Oberfläche ist von zwei radialen Graten verstärkt, die vom Zentrum der Platte zur caudo- bzw. rostroventralen Ecke ziehen.

Die zweite Dorsalis besteht aus 23-25 Strahlen, die annähernd symmetrisch um eine tief lobate Flossenbasis angeordnet sind. Der Stützknochen der zweiten Dorsalis ist tief gegabelt. Der horizontale Schenkel ist dabei ein Drittel länger als der rostroventral weisende. Beide Schenkel treffen sich in der Mitte des Ventralrandes einer nach dorsocaudal halbkreisförmigen Lamelle, die lateral mit konzentrischen Anwachsstreifen skulpturiert ist. Der Winkel zwischen beiden Schenkeln beträgt 48°.



**Abb. 4.23.** Latimeriide sp. nov. UANL-FCT-VC-150 zeigt den flachen Lobus der zweiten Dorsalflosse. Maßstab: 10 mm.

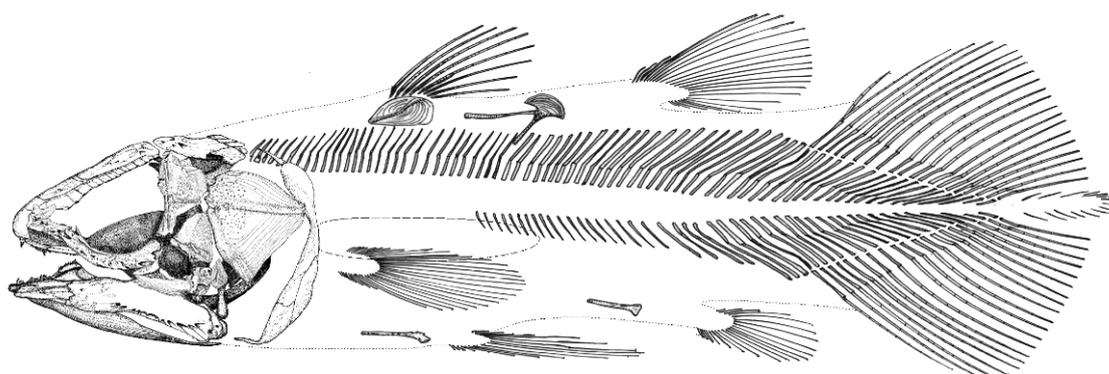
Ventral gegenüber der zweiten Dorsalis liegt die Analis, die aus 22 Strahlen besteht.

Die Strahlen der Analis sind, wie diejenigen der zweiten Dorsalis um eine tief lobate Flossenbasis angeordnet. Allerdings ziehen die Ansatzpunkte der Strahlen auf der Ventralseite des Lobus doppelt so weit nach rostral wie auf der Dorsalseite. Der Stützknochen der Analflosse entspricht im Aufbau dem Stützknochen der zweiten Dorsalis, ist allerdings in Originalposition um 90° gedreht, so dass beide Schenkel der Gabel wie bei *Latimeria* in einer horizontalen Ebene liegen und nach laterorostral weisen (vergl. Ahlberg 1992). Der Winkel zwischen beiden Schenkeln beträgt 40°.

Die Caudalflosse ist diphycerk und trilobat. Der mittlere Lobus, die Epicaudalis, ragt nach terminal über die Ränder des dorsalen und ventralen Flossensaumes hinaus. Die Epicaudalquaste ist schmal und etwa dreimal so lang wie hoch. Der dorsale Lobus der Caudalflosse wird von 21 Radien gestützt, der ventrale besitzt 20. Die ersten drei Strahlen des Dorsallobus sind kurz und schwach s-förmig gebogen.



**Abb. 4.24.** Latimeriide sp. nov. CMF: An dem juvenilen, nur schwach disartikulierten Exemplar aus der Sammlung Mauricio Fernandez ist die Beflossung vollständig erhalten. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 4.25.** Latimeriide sp. nov. Rekonstruktion des latimeriiden Coelacantiden aus Vallecillo, Unterjuronium.

## 4.1.2. Diskussion

### Taxonomie

Die taxonomische Einordnung des vorliegenden Materials folgt der Übersicht der alpha-taxonomischen Diagnosen nach Forey (1998):

#### **Infraklasse Actinistia Cope, 1871**

Der Sarcopterygier aus Vallecillo besitzt ein vollständig entwickeltes Intracranialgelenk, einen einzelnen Knochen (Lacrimojugale) ventral der Orbita und ein senkrecht stehendes Suspensorium mit einem dreieckigen Palatinum. Der Unterkiefer ist doppelt über ein Articulare-Quadratum-Gelenk und ein Retroarticulare-Symplecticum-Gelenk mit dem Suspensorium verbunden. Am Unterkiefer ist das prinzipale Coronoid größer als die rostralen Coronoidea und durch ein Diastema von letzteren getrennt. Zwischen Schultergürtel, der ein Extracleithrum besitzt, und dem Schädel befindet sich eine Lücke. Die erste Dorsalis besitzt keine Radialia. Die Stützknochen der zweiten Dorsalis und der Analis sind dorsoventral spiegelbildlich und ähneln den Stützelementen der paarigen Flossen. Die Caudalis besteht aus einer einzigen Reihe von Radialia, die in Dorsal- und Ventrallobus distal der Neural- und Hämalbögen liegen. Die Schuppen sind circular und mit Tuberkeln skulpturiert.

#### **Ordnung Coelacanthiformes**

Die oticooccipitale Region des Neurocranium besteht bei dem Sarcopterygier aus Vallecillo aus Prooticum und Basioccipitale. Beide Knochen artikulieren über eine komplexe Suture miteinander. Diese Merkmale sind diagnostisch für die Coelacanthiformes.

#### **Unterordnung Latimerioidei Schultze, 1993**

Das Schädeldach des Coelacanthiformen aus Vallecillo ist durch einen Postparietalschild gekennzeichnet, der wesentlich kürzer als der Parietonasalschild ist. Das Postparietale besitzt einen Processus ventralis. Es sind mehr als fünf Extrascapularia vorhanden. Im Unterkiefer sind Articulare und Retroarticulare getrennte Ossifikationen. Alle diese Merkmale definieren die Zugehörigkeit des Materials zur Unterordnung Latimerioidei. Ein weiteres diagnostisches Merkmal, der denticelbewehrte erste Strahl der ersten Dorsalis und der Caudalis, ist am vorliegenden Material nicht eindeutig erkennbar.

#### **Familie Latimeriidae Berg, 1940**

Der hier vorgestellte Latimerioide besitzt ein Parasphenoid, welches nach rostral in zwei nach laterodorsal weisende Flügel ausläuft. Die Bezahnung des Parasphenoid ist auf das rostrale Drittel beschränkt. Die Commissura supratemporalis besitzt rostral weisende Abzweigungen im Postparietale. Diese für Latimeriidae diagnostischen Merkmale sind am Material aus Vallecillo zweifelsfrei belegt. Ein weiteres diagnostisches Merkmal, die Beschaffenheit der Schuppen des Seitenlinienorgans, ist nicht erhalten.

### Morphologische Vergleiche innerhalb der Latimeriidae

Die Familie der Latimeriidae besteht aus den Gattungen *Holophagus* (Unterjura), *Undina* (Oberjura), *Swenzia* (Oberjura), *Macropoma* (Unter- bis untere Oberkreide, Turon) und *Latimeria* (rezent). Die latimerioide Gattung *Macropomoides* (Untere Oberkreide, Cenoman) wird als *incertae sedis* ebenfalls in diese Familie gestellt (Forey 1998). Der Latimeriide aus Vallecillo stimmt in vielen diagnostischen osteologischen Details mit der rezenten *Latimeria*, sowie mit *Macropoma*, *Macropomoides* und *Swenzia* überein, die als fossile Schwestertaxa von *Latimeria* gelten (Forey 1988, 1991, 1998; Clement 2005):

Das Schädeldach besitzt an den caudalen Parietalia und den Postparietalia dorsal gewölbte Bereiche. Eine ähnliche Struktur ist innerhalb der Latimerioidei nur von *Latimeria* und *Swenzia* bekannt (Millot & Anthony 1958, Tafel 19; Clement 2005, Abb. 3). Die rostrale Partie des Parietonasalschildes ist am mexikanischen Material nicht eindeutig erkennbar. An den acht vorliegenden und allesamt disartikulierten Schädeln sind verschiedene unregelmäßig umrissene Knochenplättchen erhalten, bei denen es sich einerseits um Elemente wie Nasalia und Internasalia einer überwiegend knorpeligen Schnauzenspitze handeln könnte, andererseits aber auch um Erhaltungsartefakte. Für eine gering verknöcherte Schnauzenspitze sprechen die zahntragenden, schmalen, leistenförmigen Prämaxillaria, denen die dorsale Lamina fehlt. Ein ähnliches Rostrum besitzt *Latimeria*, während die Schnauzenspitzen aller anderen Gattungen der Latimeriidae stärker verknöchert sind (Forey 1998). Die Skulptur der Schädelknochen ist, wie bei *Latimeria*, grob rugos und unterscheidet sich dadurch von allen anderen fossilen Latimeriidae, die glatte Schädelknochen oder eine aus einzeln stehenden Tuberkeln bestehende Skulptur besitzen.

Aus der Wangenknochenserie ist das Postorbitale signifikant: Es besitzt einen ventralen Processus, der außer von *Latimeria* nur von *Swenzia* bekannt ist (Clement 2005, Abb. 3). Die Anwesenheit eines Suboperculum teilt der Latimeriide aus Vallecillo mit *Latimeria*, *Undina* und *Holophagus* (Millot & Anthony 1958, Tafel 33; Reis 1888, Tafel 2). Für *Macropoma* und *Swenzia* wurde dieser Knochen bisher nicht zweifelsfrei nachgewiesen.

Das Neurocranium der meisten Coelacanthiformen ist kaum bekannt und Vergleiche daher nur teilweise möglich. Im vorliegenden Latimeriiden ist das Parasphenoid in Form und Proportion dem Parasphenoid von *Latimeria* sehr ähnlich (Millot & Anthony 1958, Tafel 2) und unterscheidet die mexikanische Form von *Macropoma*, deren Parasphenoid caudal parallele Lateralränder besitzt. Die Lateralränder des Parasphenoid sind bei *Macropoma* rostral nach lateral gebogen (Forey 1998, Abb. 6.10 und 6.12), während sie bei *Latimeria* und dem Latimeriiden aus Vallecillo gerade sind und nach rostral bzw. caudal divergieren. Auch das Prooticum der Vallecillo-Form zeigt Unterschiede zu *Macropoma*. Bei ersterer verläuft der Rostralrand des Prooticum rechtwinklig zur Sagittalebene, während er bei *Macropoma* schräg nach caudal verläuft (Forey 1998, Abb. 6.10). Der Unterkiefer des Latimeriiden aus Vallecillo ist generell demjenigen von *Latimeria* sehr ähnlich, zeigt aber zwei Unterschiede: Der caudodorsale Haken des Dentale ist in der mexikanischen Form deutlich kräftiger und größer als bei *Latimeria* und gleicht in Form und Proportion der entsprechenden Struktur von *Macropoma* (Forey 1998, Abb. 5.1 und Abb. 5.13). Zudem ist das prinzipale Coronoid in *Latimeria* unregelmäßig trapezförmig mit geraden Kanten, während es bei dem mexikanischen Material umgedreht ambossförmig mit konkaver Rostral- und Caudalkante geformt ist. Damit unterscheidet

sich die mexikanische Form auch von *Macropoma*, *Holophagus* und *Undina*, deren prinzipales Coronoid dreieckig ist und die neben einem konkaven Caudalrand einen s-förmig geschwungenen Rostralrand besitzen (Forey 1998, Abb. 5.12 und 5.13).

Am Palatinum des mexikanischen Materials fällt besonders der Ventralrand des Pterygoid auf, dessen caudales Drittel direkt rostral des Quadratum konvex nach ventral gewölbt ist. Eine solche Ausbuchtung zeigt neben *Macropoma* (Lambers 1996, Abb.5) nur *Latimeria* (Millot & Anthony 1958, Tafel 38 und 39). Eine weitere Besonderheit des Latimeriiden aus Vallecillo ist der Nachweis von Kiemenbögen, die mit unterschiedlich großen Zähnen bewehrt sind. Lediglich von *Latimeria* (Millot & Anthony 1958, Tafel 44) und *Undina* (Reis 1888, Tafel 1, Abb. 21) sind überhaupt Kiemenzähne bekannt. In der Vallecillo-Form entspricht die Anordnung der unterschiedlichen Zähne auf Plättchen, die den Bögen aufsitzen, in etwa der Anordnung bei *Latimeria*.

Nach Forey (1998: 204) ist das Urohyale sämtlicher Coelacanthiformes immer ähnlich geformt. Allerdings sind innerhalb der Latimeriidae zwei morphologische Unterschiede feststellbar, die möglicherweise taxonomische Relevanz besitzen. Bei *Latimeria* besitzt das caudale, löffelförmig verbreiterte Ende des Urohyale durchgehend konvexe Lateralränder, die caudal rechts und links jeweils in einer Spitze enden. Zwischen beiden Spitzen befindet sich ein U-förmiger medianer Recessus (Millot & Anthony 1958, Tafel 47). Bei *Macropoma* sind die caudalen Enden der löffelförmigen Verbreiterung stumpf abgerundet und der mediane ist V-förmig (Forey 1998, Abb. 7.7). Das hier vorliegende Urohyale entspricht morphologisch dem Urohyale von *Latimeria*.

Die basibranchialen Zahnplatten zeigen innerhalb der Coelacanthiformes diagnostische Unterschiede. Bei der überwiegenden Anzahl der Taxa bestehen die Basibranchialplatten aus einer bilateral symmetrischen Serie. Anzahl, Form und Anordnung der Einzelelemente variiert dabei von Gattung zu Gattung. Eine Ausnahme bildet *Macropoma*, deren Basibranchialbezaehlung nur aus einem medianen Element besteht (Forey 1998, Abb. 7.6). Die im mexikanischen Material überlieferten Reste der Basibranchialbezaehlung ermöglichen eine Rekonstruktion, die eine bilateral-symmetrische Serie an Platten aus mindestens sechs Elementen wahrscheinlich macht. Innerhalb der Serie sind die rostralen, sich keilförmig nach rostral verjüngenden Platten die größten. Ähnlich geformte Elemente sind in *Diplurus*, *Axelrodichthys* und *Latimeria* vorhanden. Die für den mexikanischen Latimeriiden rekonstruierte Anordnung der Basibranchial-Elemente ist von keinem anderen Coelacanthiden bekannt. Auffällig ist, dass die Form aus Vallecillo bezüglich der Anzahl der Neural- und Hämalbögen, sowie der Anzahl der Flossenstrahlen der Caudalis ihre größte Übereinstimmung mit *Macropomoides* aus dem Cenomanium des Libanon besitzt. *Macropomoides* und der mexikanische Latimeriide besitzen in der caudalen Hälfte der Abdominalregion verknöcherte Rippen. Dieses Merkmal ist bei keinem anderen Latimeriiden nachgewiesen. *Macropomoides* ist nur durch unvollständige und juvenile Exemplare bekannt, so dass genauere osteologische Vergleiche z. Z. nicht möglich sind (Woodward 1942, Gaudant 1975). Die Anzahl der Flossenstrahlen der zweiten Dorsalis, sowie der Anals und der paarigen Flossen ist dagegen im mexikanischen Material signifikant höher als bei allen anderen fossilen Latimeriiden und erreicht mit 33-35 Strahlen an der Pectoralis einen mit *Latimeria* vergleichbaren Wert.

Die Rekonstruktion der maximalen Standardlänge des Latimeriiden aus Vallecillo erfolgt durch Längenvergleiche messbarer Standardlängen der juvenilen Exemplare CPC-500 und CMF und deren

Unterkieferlängen. Vergleiche mit isolierten Unterkiefern im mexikanischen Material (CPC-493) deuten an, dass in Vallecillo Quastenflosser von mindesten 600 mm Standardlänge vorkommen. Für diese Schätzung wird ein lineares Längenwachstum von Kopf und Rumpf angenommen. Die Existenz von Exemplaren dieser Größe wird durch ein Schwanzflossenfragment entsprechender Größe (CPC-501) bestätigt. Trotz der generell großen Ähnlichkeiten des mexikanischen Materials insbesondere mit den Gattungen *Latimeria*, *Swenzia*, *Macropoma* und *Macropomoides*, wird der Latimeriide aus Vallecillo durch keine der publizierten Diagnosen der Latimeriidae ausreichend und eindeutig charakterisiert. Die o. g. Unterschiede zu den bekannten latimeriiden Gattungen rechtfertigen somit die Errichtung einer neuen Gattung und Art für das mexikanische Material mit der folgenden Diagnostik:

Latimeriider Coelacanth mit maximaler Standardlänge von 600 mm. Parietonal- und Postparietalschild mit nach dorsal gewölbten Bereichen und grob-faltiger Skulptur; Prämaxillare stabförmig, ohne dorsale Lamina; Postorbitale mit ventralem Processus und rostrodorsalem Foramen; Präoperculum mit Nervenkanal im Caudalteil und longitudinalem, lamellären Rostralteil; Parasphenoid mit nach caudal und rostral divergierenden Lateralrändern; caudaler Teil des Ventralrandes des Pterygoid konvex; Unterkiefer mit umgekehrt ambossförmigem prinzipalem Coronoid; vier freie rostrale Coronoidea mit kleinen und große Zähnen; basibranchiale Bezahnung aus mehreren Elementen bestehend; Kiemenbögen mit zahntragenden Plättchen bewehrt; Schultergürtel mit stabförmigem Anocleithrum; Schwimmblase verknöchert; Wirbelsäule mit 55 abdominalen und 20 caudalen Neuralbögen; verknöcherte Rippen in der caudalen Hälfte der abdominalen Wirbelsäule vorhanden; erste Dorsalis mit acht, zweite Dorsalis mit 22-25 Strahlen; Pectoralis mit 33-35, Ventralis mit 20-22 Strahlen; Analis mit 22 Strahlen; Caudalis mit 21 dorsalen und 20 ventralen Radien; Epicaudalquaste gestielt und caudal exponiert.

### **Stratigraphie, Paläobiogeographie und Paläobiologie**

In Nordamerika beschränkt sich der kretazische Fossilbericht coelacanthiformer Sarcopterygier bis jetzt auf die Gattung *Megalocoelacanthus*. Diese Form mit einer Standardlänge von 3,5 m ist durch zehn isolierte Schädelknochen aus dem oberen Santonium bis mittleren Maastrichtium bekannt (Schwimmer et al. 1994). Eine systematische Einordnung dieses Materials in eine der coelacanthiformen Familien ist nicht möglich (Forey 1998). Der Latimeriide aus Vallecillo ist somit der zweite Nachweis eines kretazischen Coelacanthens aus Nordamerika und der erste, dessen Material eine taxonomische Einordnung erlaubt. Der hohe Grad an Ähnlichkeit des mexikanischen Materials vor allem mit *Macropomoides* und *Latimeria* ist ein Hinweis auf eine enge phylogenetische Beziehung dieser Gattungen untereinander (vergl. Forey 1991, 1998) und führt zu folgenden Schlüssen:

Die *Latimeriidae* sind in der Oberkreide in der gesamten Tethys verbreitet. Die Gattung *Macropoma* ist dabei auf den europäischen Archipel am Nordrand der westlichen Tethys beschränkt (Forey 1991). *Macropomoides* und der neue Latimeriide aus Vallecillo belegen dagegen die engen biogeographischen Beziehungen zwischen der zentralen Tethys und dem Golf von Mexiko.

Der mexikanische Latimeriide besitzt Merkmale, die bisher nur von der rezenten *Latimeria* bekannt waren. Damit könnte die mexikanische Form einer der nächsten bekannten fossilen Vorläufer der rezenten *Latimeria* sein. Bisher wurde als engster fossiler Verwandter von *Latimeria* die jurassische *Swenzia* angesehen (Clement 2005, 2006). Aufgrund der Ausprägung der

Schädelskulptur und der Morphologie der Wangenknochen, sowie der gesamten Struktur des Postcranium steht der mexikanische Latimeriide aus der Oberkreide *Latimeria* noch näher als *Swenzia*, die demnach ein Schwester-Taxon zu *Latimeria* und der hier vorgestellten Art wäre. Die Vorläufer von *Latimeria* waren also nicht auf den Europäischen Archipel beschränkt (Uyeno & Yabumoto 2007), sondern offensichtlich in der gesamten Tethys bis hinein in den kretazischen Golf von Mexiko verbreitet.

Die rezente *Latimeria* bewohnt ein disjunktes Areal mit Populationen vor der Südostküste des afrikanischen Kontinents (*L. chalumnae*, Smith 1939) und vor Indonesien (*L. menadoensis*, Erdmann et al. 1998). Uyeno und Yabumoto (2007) nehmen an, dass sich die Vorformen von *Latimeria* durch die östliche Tethys ausgebreitet haben. Von einem oberkretazischen Ursprungsareal im zentralen Atlantik aus könnten Vorformen von *Latimeria* auch einen Ausbreitungsweg über den Südatlantik in den südlichen Indischen Ozean gefunden haben. Die tektonische Verlagerung Indiens nach Norden führte dann während des Paläogen und Neogen zu einer Vergrößerung des Areals im indischen Ozean und schließlich zur vollkommenen Trennung der südwestlichen und nordöstlichen Teilpopulationen. Die genetische Isolation der Teilpopulationen von *Latimeria* erfolgte etwa vor 40 Mio. Jahren (Ioune et al. 2005), was die letztere Ausbreitungshypothese stützen würde.

Während der Oberkreide besiedelten coelacanthiforme Fische noch eine große Bandbreite aquatischer Habitats. So sind neben marinen Formen auch Süß- und Brackwasserformen bekannt (Maisey 1991, Cavin et al. 2005). Darüber hinaus lassen sich innerhalb der marinen Formen unterschiedliche ökologische Präferenzen rekonstruieren. Die europäische *Macropoma* bevorzugte offensichtlich flachmarine Habitats, wie ihr häufiges Vorkommen (Forey 1998) in den entsprechenden Sedimenten des Europäischen Archipels belegt (Maisey 1991). *Macropomoides* ist ein seltenes Element in den überaus produktiven flachmarinen Fischfundstellen des Libanon (Woodward 1942, Gaudant 1975). Bei den wenigen bekannten Nachweisen von *Macropomoides* handelt es sich überwiegend um Jungtiere. Von subadulten oder adulten Tieren sind nur Fragmente nachgewiesen (Forey 1998). Dieses Muster lässt vermuten, dass hier eine räumliche Trennung der unterschiedlichen ontogenetischen Stadien vorlag. Adulte Tiere von *Macropomoides* besiedelten evtl. offenermarine, küstenfernere Habitats. Der neue Latimeriide aus Mexiko ist dagegen mit etwa 5% der Fossilfunde ein relativ häufiges Element der Fischvergesellschaftung in Vallecillo. Die rekonstruierten Standardlängen der Tiere variieren zwischen 130 mm und 600 mm und belegen, dass in der Vallecillo-See unterschiedliche ontogenetische Stadien nebeneinander existierten. Offensichtlich verbrachte dieser Quastenflosser große Teile seines Lebenszyklus in der Vallecillo-See und ist damit ein autochthones Element der Vallecillo-Fauna. Mit Bezug auf die paläogeographische Position von Vallecillo (Ifrim 2006) lässt sich damit für diesen neuen Latimeriiden eine autökologische Präferenz für offenermarine Habitats postulieren. Der Latimeriide aus Vallecillo belegt also die Existenz eines Hochsee-Coelacanthiden im unterturonen Golf von Mexiko. Eine pelagische Lebensweise ist vermutlich eine wichtige Voraussetzung für die Entwicklung der Lebensweise der rezenten *Latimeria*. Die Abwanderung aus flachmarinen Habitats in tiefere Bereiche des Meeres, die für die Entwicklung der Autökologie von *Latimeria* verschiedentlich postuliert worden ist (z.B. von Wahlert 1962, Maisey 1991), findet damit im Vallecillo-Coelacanthiden einen ersten fossilen Beleg.

## 4.2. *Nursallia gutturosum* (Arambourg, 1954)

Klasse Osteichthyes Huxley, 1880  
 Unterklasse Actinopterygii Cope, 1887  
 Division Halecostomi Regan, 1923  
 Ordnung Pycnodontiformes Berg, 1937  
 Unterordnung Pycnodontoidei *sensu* Nursall, 1996  
 Familie Pycnodontidae *sensu* Nursall, 1996  
 Unterfamilie Nursalliinae *sensu* Poyato-Ariza & Wenz, 2002  
 Gattung *Nursallia* Blot 1987 *sensu* Poyato-Ariza & Wenz, 2002

*Nursallia gutturosum* (Arambourg, 1954)

### Material

CPC-302, CPC-424, CPC-520, CPC-512, CPC-522, CPC-523, CPC-524

Vergleichsmaterial: *Nursallia gutturosum*, Jebel Tselfat, SMNK-PAL. 6622.

Fundort: Vallecillo

Alter: Unterturonium

### Diagnose (emendiert)

*Nursallia*, deren benachbarte *Arcocentra* mit zwei, im Abdominalbereich bis maximal drei Zygapophysendornen verzahnt sind. Die letzten drei Hypochordalelemente sind zu dreieckigen Platten vergrößert und in etwa gleich groß. Dabei ist das vorletzte Element tendenziell das größte, das letzte Element das kleinste.

### 4.2.1. Beschreibung und Diskussion

Die Osteologie der pycnodonten Fischform aus Vallecillo ist von Blanco-Piñón (2003) ausführlich beschrieben worden. Die unzureichende Erhaltung einiger diagnostischer Gattungsmerkmale, sowie widersprüchliche Artdiagnosen in der Literatur erlauben dem Autor allerdings nur eine unsichere systematische Einordnung des Materials als „*Nursallia?* cf. *gutturosum*“ (vergl. Blanco-Piñón 2003). Das im Rahmen der hier vorliegenden Arbeit neu gewonnene Material lässt nun eine genauere Zuordnung der Form zu. Die Beschreibung ergänzt hier die publizierten osteologischen Befunde (Blanco-Piñón 2003) und beschränkt sich auf die Identifikation der nach der aktuell gültigen Systematik *sensu* Poyato-Ariza & Wenz (2002) diagnostischen Merkmale.

Poyato-Ariza & Wenz (2002) führen im Rahmen ihrer Revision der Ordnung der Pycnodontiformes die Unterfamilie der Nursalliinae ein. Die Nursalliinae sind durch folgende Merkmale charakterisiert (vergl. Poyato-Ariza & Wenz 2002: 223):

Die Zähne des Dentale und Prämaxillare sind annähernd, jedoch nicht vollständig incisiform.

Die neuralen und hämalen *Arcocentra* der Wirbelsäule umgreifen das Notochord lateral teilweise bis vollständig.

Die nebeneinander liegenden neuralen, bzw. hämalen Arcocentra sind untereinander durch zwei oder mehr ineinander greifende Zygapophysendorne mit einander verbunden.

Die hypochordalen Elemente des caudalen Endoskeletts sind vergrößert oder verdickt.

Sowohl die Adominal- wie auch die Caudalregion des Körpers sind mit Schuppen bedeckt.

Poyato-Ariza & Wenz (2002: 223) bestimmen die Gattung *Nursallia* innerhalb der Nursalliinae anhand folgender Merkmale:

### **Schädel**

Die Frontalia sind stark konvex gewölbt und sehr breit und verleihen dem Schädel dorsal einen halbkreisförmigen Umriss. Die Orbita liegt etwa in der Mitte der Schädelhöhe.

Der Vomer trägt Zähne, deren Kauflächen einen annähernd kreisförmigen Umriss zeigen.

### **Wirbelsäule**

Die nebeneinander liegenden neuralen, bzw. hämalen Arcocentra sind untereinander durch mindestens drei ineinander greifende Zygapophysendorne mit einander verbunden.

Die neuralen und hämalen Arcocentra der Wirbelsäule umgreifen das Notochord lateral vollständig.

Der letzte Neuralfortsatz steht frei, d. h., er stützt keine Caudalflossenstrahlen.

### **Caudalflosse**

Dorsal- und Ventrallobus der Caudalflosse stehen vertikal und senkrecht zur Längsachse des Körpers. Die Flosse ist sehr kurz und fünf bis sechsmal höher als lang.

Die distale Kante der Caudalflosse ist schwach konvex.

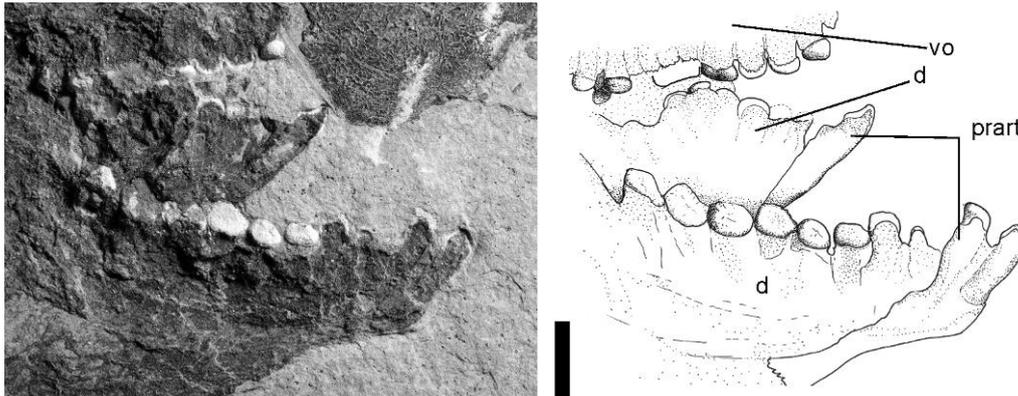
Der Caudalflossenstiel ist so lang, dass die Caudalflosse vom Körper abgesetzt ist. Das Endoskelett besitzt sechs bis acht hypochordale Elemente.

Innerhalb der Gattung *Nursallia* existiert z. Z. keine gültige Differentialdiagnose der Arten. Die von Arambourg (1954) angeführten Merkmale der Art *Palaeobalistum gutturosum* stellen nach den Revisionen durch Blot (1987) und Poyato-Ariza & Wenz (2002) keine spezifischen Autapomorphien dar. Blot (1987) definiert eine Familie der „Nursallidae“ an der Typusgattung und -art *Nursallia veronae* aus dem Eozän von Monte Bolca und integriert *Palaeobalistum gutturosum* (Arambourg, 1954) als weitere Art in die Gattung, ohne die spezifischen Unterschiede zur Typusart aufzuzeigen. Blot (1987:156) erwähnt lediglich eventuelle Unterschiede im caudalen Endoskelett zwischen *N. veronae* und *N. gutturosum*, die seiner Auffassung nach „peut-être“ dazu dienen könnten, *N. gutturosum* als neue Gattung zu definieren. Poyato-Ariza & Wenz (2002) betrachten *N. veronae* und *N. gutturosum* gemeinsam, ohne diese jedoch zu synonymisieren, da sie anhand des Arambourg'schen Typusmaterials von *N. gutturosum*, eine Gattungszugehörigkeit der letzteren Form nicht zweifelsfrei begründen können.

Am Material aus der nordostmexikanischen Fundstelle Vallecillo sind die folgenden diagnostischen Merkmale zu erkennen:

## Schädel und Bezahnung

CPC-302, CPC-428, CPC-521 und CPC-525 zeigen das im Vergleich mit den Frontalia aller anderen pycnodonten Fische sehr breite, gleichmäßig konvexe Frontale. Der „halbkreisförmige“ (*sensu* Poyato-Ariza & Wenz 2002) Umriss der dorsalen Partie des Frontale ist an juvenilen und subadulten Tieren besonders ausgeprägt. Die Standardlängen des von Poyato-Ariza & Wenz 2002 bearbeiteten Materials deuten an, dass für die Neudefinition von *Nursallia* Jungtiere verwendet wurden.



**Abb. 4.26.** *Nursallia gutturosum*: Kiefer und Bezahnung an CPC-520. Maßstab: 10 mm.

Die Lage der Orbita in der Mitte der Schädelhöhe ist sowohl an Jungtieren, als auch adulten Exemplaren des Materials aus Vallecillo zu erkennen.

CPC-520 zeigt das Gebiss. Der Vomer trägt in seiner lateralen Zahnreihe 6 Zähne. Besonders am ersten und vierten Zahn ist der rundlich-ovale Umriss der Kaufläche zu erkennen. Der aufgebrochene Knochen gibt in seiner caudalen Partie den Blick auf einen caudalen Zahn der prinzipalen Zahnreihe frei, der, wie die Lateralzähne, rundlich umrissen ist. Diese Merkmalsausprägung entspricht der Diagnose von *Nursallia sensu* Poyato-Ariza & Wenz (2002).

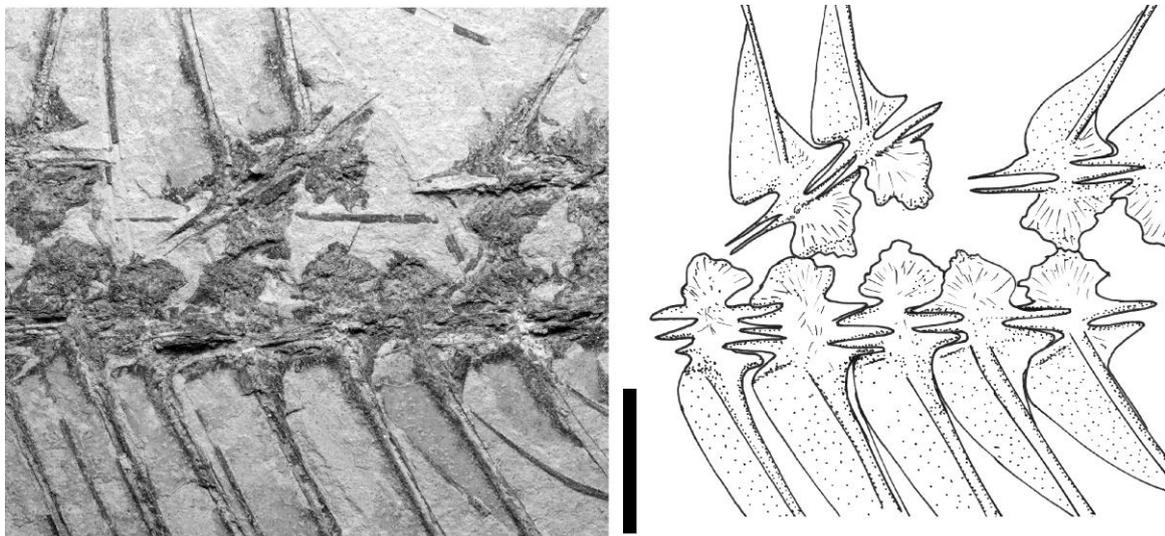
Die „fast incisiformen“ Zähne des Dentale der Unterfamilie „Nursaliinae“ sind am Unterkiefer in CPC-520 und CPC-522 zu erkennen. Dieser trägt auf dem Präarticulare drei Zahnreihen, mit jeweils 7-9 subzirkulären Zahnkronen. Die rostralen 10% des Unterkiefers werden von einem leistenförmigen, dorsad gekrümmten Dentale eingenommen, welches ein bis drei Zähne trägt. Die Kronen dieser Zähne sind auf ihrer labialen Seite konvex. Die linguale Seite der Kronen ist bei einigen Zähnen konvex, bei anderen gerade bis konkav ausgebildet. Eine für Incisiven typische Schneidkante fehlt aber. Damit besitzt der pycnodonte Fisch aus Vallecillo keine incisiformen Zähne „*sensu stricto*“ und zeigt damit nach Poyato-Ariza & Wenz (2002) ein wichtiges Merkmal der Nursalliinae.

## Wirbelsäule

Wie an allen pycnodonten Fischen sind am Axialskelett der pycnodonten Form aus Vallecillo lediglich die Neural- und Hämalbögen samt den entsprechenden Fortsätzen verknöchert. Die laterale Ansicht zeigt, dass diese sog. Arcocentra der Wirbelsäule jeweils von einer neuralen und einer hämalen rundlichen Ossifikation gebildet werden, deren proximale Kanten sich auf halber Höhe des

notochordalen Kanales berühren, den Kanal also lateral vollständig umgreifen. Unmittelbar distal der rundlichen Ossifikationen der Arcocentra befinden sich an den proximalen Enden der Fortsätze die Prä- und Postzygapophysendorne. Diese Dorne sind parallel zur Wirbelsäule orientiert. Im artikulierten Skelett greifen jeweils die Dorne eines Arcocentrums in die entsprechenden Dorn-zwischenräume der benachbarten Arcocentra ein und erzeugen so eine stabile Verzahnung der Wirbelsäulenelemente. Die taphonomischen Befunde an teilweise disartikulierten Skeletten des mexikanischen Materials zeigen, dass die caudocraniale Verzahnung der Elemente stabiler ist als die dorsoventrale Verbindung der neuralen und hämalen Elemente der Wirbelsäule: Typischerweise beginnt der Zerfall des postcranialen Skelettes durch eine Auflösung der hämaloneuralen Verbindung der Arcocentra, was nachfolgend zu einer dorsoventralen Dislokation der hämalen und neuralen Skelettelemente und einer „reißverschlussartigen“ Öffnung der Wirbelsäule führt. Die caudocraniale Stabilität des postcranialen Endoskelettes wird durch jeweils zwei Post- und Präzygapophysendorne an jedem Arcocentrum gewährleistet. Distal der Zygapophysen sind die Neural- und Hämalfortsätze craniad durch sagittale, knöcherne Membranen verbreitert. Die proximalen Basen dieser Membranen sind gerade und lateral verdickt, sodass sie morphologisch und funktional jeweils einen zusätzlichen Zygapophysendorn bilden. Ob diese Struktur tatsächlich einem Zygapophysenelement homolog ist, kann am vorliegenden Material nicht zweifelsfrei geklärt werden. In jedem Fall entspricht die Artikulation benachbarter Arcocentra der für *Nursallia* typischen „mindestens drei Zygapophysen-dorne“, wie sie von Arambourg (1954), Blot (1987) und Poyato-Ariza & Wenz (2002) beschrieben und abgebildet werden.

Ein weiteres Gattungsmerkmal ist der caudale (letzte) Neuralfortsatz, der, wie in CPC-302 und CPC-521 gut sichtbar, frei steht, also die Flossenstrahlen der Caudalis nicht berührt.



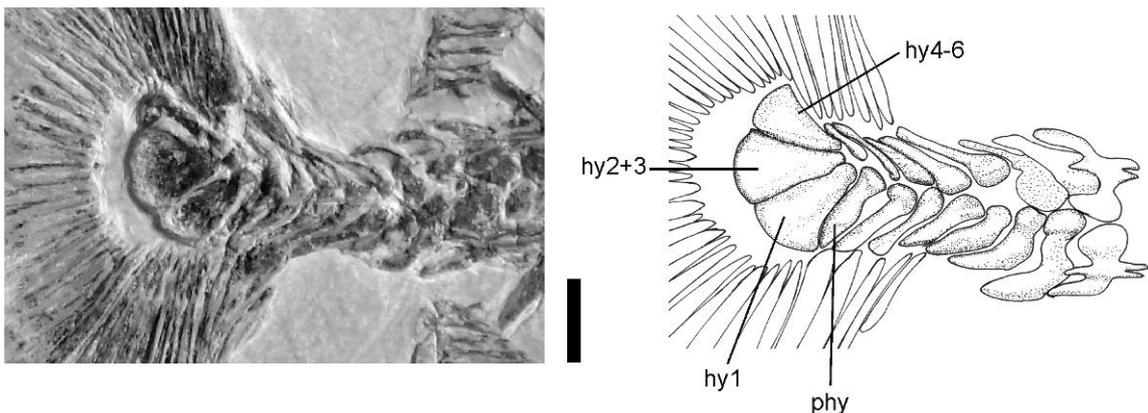
**Abb. 4.27.** *Nursallia gutturosum*: Der disartikulierte dorsocaudale Abdominalbereich von CPC-522 zeigt die Details der Zygapophysedorne. Maßstab: 10 mm.

### Caudalflosse

Die Caudalflosse des Vallecillo-Pycnodonten zeigt die für *Nursallia* typische Form: Sie ist deutlich vom Hinterrand des Körpers abgesetzt und „sehr kurz“, wobei Dorsal- und Ventrallobus annähernd senkrecht zur Achse des Schwanzflossenstieles stehen. Die „Kürze“ der Schwanzflosse drückt sich im Verhältnis von Länge zu Höhe aus, welches nach Poyato-Ariza & Wenz (2002: 223) bei

1 : 5 bis 1 : 6 liegen soll. Leider verzichteten Poyato-Ariza & Wenz (2002) auf die Erläuterung ihrer Messmethode, sodass das Zustandekommen dieses metrischen Verhältnisses nicht nachzuvollziehen ist. In der vorliegenden Arbeit wurde das Verhältnis von Länge zu Höhe aus den Strecken zwischen dem proximalen Ende der ersten Vorstrahlen der Schwanzflosse bis zum Hinterrand der Flosse entlang der Hauptachse des Körpers und der senkrecht dazu stehenden maximalen Höhe zwischen den distalen Enden der längsten Hauptstrahlen gebildet. Daraus ergibt sich ein Längen-Höhen-Verhältnis von etwa 1 : 3,7. Das Ergebnis steht nur scheinbar im Widerspruch zur Beschreibung durch Poyato-Ariza & Wenz (2002). Denn auch die von diesen Autoren abgebildeten Schwanzflossen von *Nursallia* besitzen genau dieses Verhältnis. Einzig der Holotyp von *Nursallia gutturosum* (NMHS-DTS-60) besitzt möglicherweise eine noch kürzere Schwanzflosse. Hier ist anzumerken, dass der typischerweise schwach konvexe Mittelteil des Flossensaumes von Sediment überdeckt und daher nicht zu erkennen ist (vergl. Arambourg 1954, Tafel 1, Abb. 2). Es besteht also in diesem Merkmal, (auch contra Blanco-Piñón 2003: 93) keine morphologische Differenz zwischen *Nursallia* und dem Pycnodonten aus Vallecillo.

Auch das caudale Endoskelett im mexikanischen Material entspricht der Diagnose für *Nursallia*: Es sind acht hypochordale Elemente vorhanden, von denen die letzten drei zu dreieckig umrissenen Platten verbreitert sind.

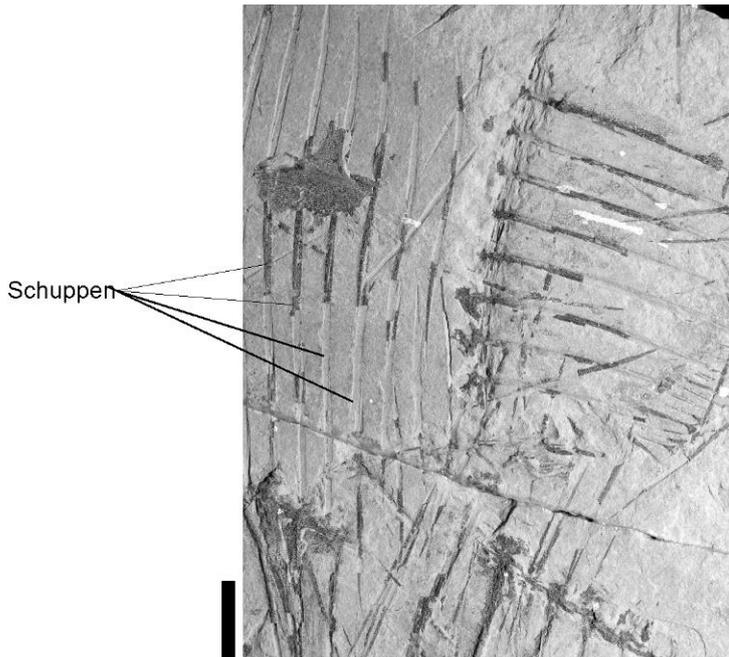


**Abb. 4.28.** *Nursallia gutturosum*: Caudalskelett von CPC-521. Maßstab: 10 mm.

### Schuppen

Eine weitere Synapomorphie der Nursalliinae ist die Existenz von Flankenschuppen sowohl in der Abdominal- als auch in der Caudalregion. Am mexikanischen Material sind die caudalen Flankenschuppen auf schmale, leistenförmige Schuppenreihen reduziert, die aus drei bis vier Elementen zusammengesetzt sind. Diese Reduktion der Flankenschuppen ist für viele pycnodontifome Fische typisch. Die ventrale Partie des Abdomens ist mit ovalen Schuppen bedeckt, deren Form, Anzahl und Skulptur mit den entsprechenden Abdominalschuppen von *N. gutturosum* identisch sind (vergl. Arambourg 1954: Tafel 2, Abb. 4).

Insgesamt entspricht der pycnodonte Fisch aus Vallecillo sowohl in den fünf diagnostischen Merkmalen der Nursalliinae als auch in den acht relevanten Merkmalen der Gattung *Nursallia* der z. Z. gültigen Diagnose, sodass an der Zuordnung des mexikanischen Materials zu *Nursallia* kein Zweifel besteht.



**Abb. 4.29.** *Nursallia gutturosum*: Die disartikulierte und um 90° gedrehte Rückenpartie von CPC-523 gibt den Blick auf die langen, dorsoventralen Schuppenreihen frei. Maßstab 10 mm.

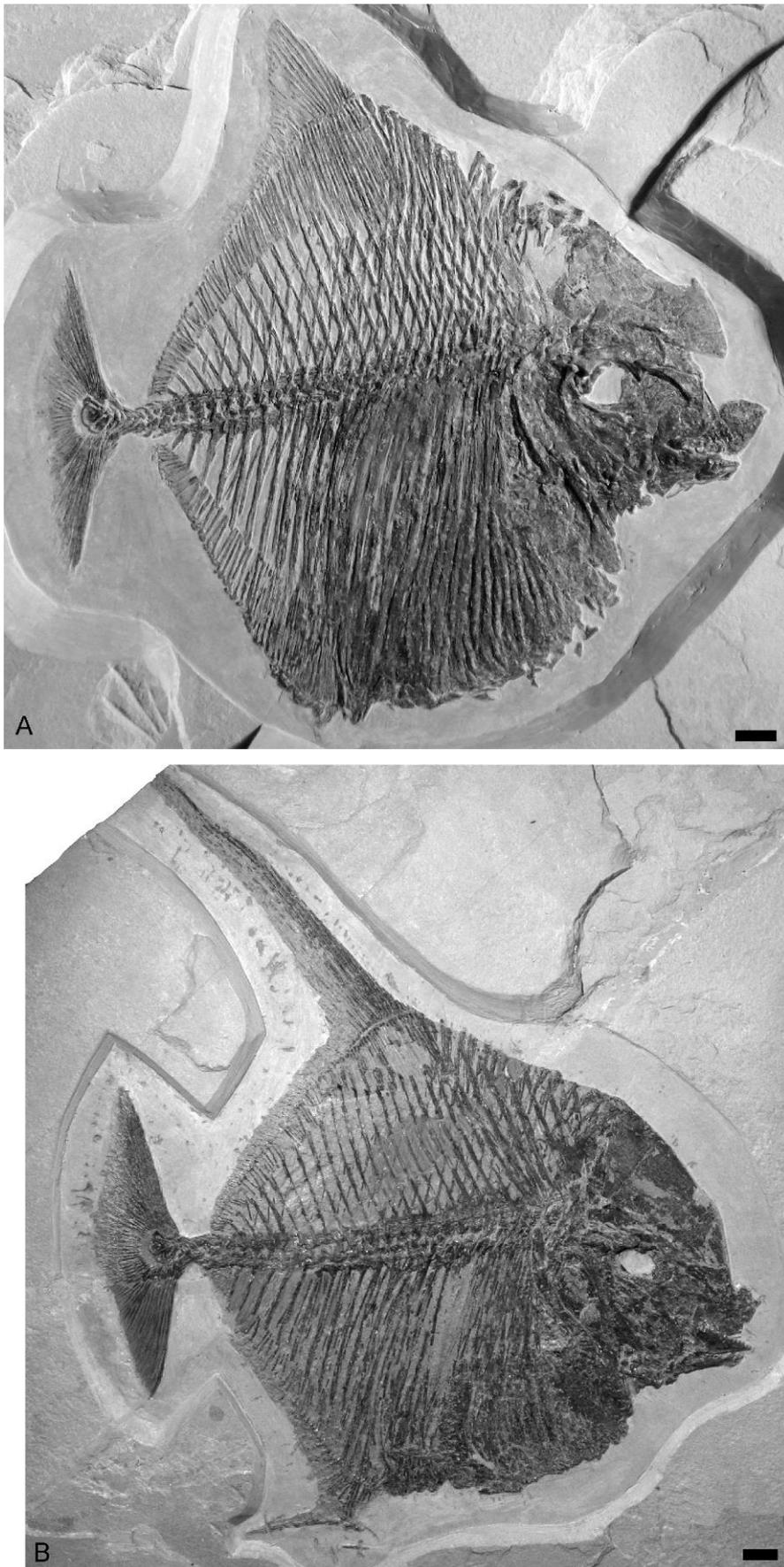
Innerhalb der Gattung sind die Arten *N. veronae* (Blot, 1987), *N. gutturosum* (Arambourg, 1954), *N. goedeli* (Heckel, 1854) und *N. flavellatum* (Cope, 1886) publiziert. Die Validität insbesondere der unvollständig erhaltenen nominalen Formen *N. goedeli* und *N. flavellatum* bedarf einer grundlegenden Revision, die hier nicht geleistet werden kann (vergl. Poyato-Ariza & Wenz 2002). Der Vergleich von *Nursallia* aus Vallecillo wurde mit *Nursallia gutturosum* aus dem oberkretazischen Djebel Tselfat (Marokko) anhand SMNK-PAL. 6622 und des publizierten Materials (Arambourg 1954, Blot 1987, Poyato-Ariza & Wenz 2002) durchgeführt. Er zeigt eine vollkommene Übereinstimmung zwischen beiden Formen. Die Vallecillo-*Nursallia* wird daher *N. gutturosum* zugeordnet.

Vorbehaltlich der Revision von *N. goedeli* und *N. flavellatum* ist *N. gutturosum* nach der Analyse des mexikanischen Materials durch folgende Merkmalskombination charakterisiert:

Die Arcocentra sind durch zwei, im Abdominalbereich vereinzelt durch drei Zygapophysendorne mit einander verzahnt. Im Gegensatz dazu besitzt *N. veronae* deutlich mehr Dorne. Das Typusexemplar zeigt bis zu neun Dorne an den caudalen Centra (vergl. Blot 1987, Tafel 36, Abb. 2).

In *N. gutturosum* sind die drei vergrößerten hypochordalen Elemente (Hypuralia) in etwa gleich groß. Lediglich das letzte ist (bei einigen Stücken) um etwa 15 % kleiner. Das vorletzte Element ist das größte und an seinem distalen Rand etwa 5 % höher als das drittletzte Element. In *N. veronae* sind dagegen nur zwei vergrößerte, insgesamt evtl. drei hypurale Elemente vorhanden. Das vorletzte ist dabei mehr als dreimal so breit wie das letzte. In *N. goedeli* sind nach der Interpretation von Poyato-Ariza & Wenz (2002) drei Hypural-Elemente vorhanden. Die Größe dieser Elemente nimmt nach caudal sehr stark ab: Das drittletzte Element ist etwa doppelt so groß wie das vorletzte, welches wiederum zehnmal größer als das letzte ist (vergl. Poyato-Ariza & Wenz 2002: 181, Abb. 26.)

Damit ist für *N. gutturosum* die folgende, vorläufige emendierte Diagnose gegeben:



**Abb. 4.30.** *Nursallia gutturosum* aus Vallecillo. A: Adultes weibliches Tier (CPC-302) B: Adultes männliches Tier (CPC-521). Maßstab 10 mm.

*Nursallia gutturosum* Aramburg, 1954: *Nursallia*, deren benachbarte Arcocentra mit zwei, im Abdominalbereich bis maximal drei Zygapophysendornen verzahnt sind. Die letzten drei Hypochordalelemente sind zu dreieckigen Platten vergrößert und in etwa gleich groß. Dabei ist das vorletzte Element tendenziell das größte, das letzte Element das kleinste.

### **Sexualdimorphismus**

An etwa 3% des gesichteten Materials von *Nursallia gutturosum* aus Vallecillo sind die cranialen 14 Strahlen der Dorsalflosse extrem verlängert, d. h. sie sind etwa dreimal so lang wie die durchschnittliche Länge dieser Strahlen und erreichen eine Länge, die der Körperhöhe des Tieres entspricht (vergl. Abb. 4.30. A: CPC-302 mit Abb. 4.30 B: CPC-521). Die Standardlänge dieser Exemplare ist 300 mm und länger, d. h. es handelt sich um adulte Tiere, gemessen an der durchschnittlichen Standardlänge des Materials aus Vallecillo. Neben der vergrößerten Dorsalflossenpartie sind keine weiteren morphologischen Unterschiede festzustellen, die eine systematische Abtrennung des Materials von *N. gutturosum* rechtfertigen würden. Der auf die Dorsalflosse begrenzte, aber auffällige morphologische Unterschied innerhalb von *N. gutturosum* wird hier als Sexualdimorphismus interpretiert. Aus der rezenten Actinopterygier-Fauna sind entsprechende, die Flossenform betreffende Sexualdimorphismen bekannt: Der Langnasen-Papageiefisch *Hipposcarus harid* oder der Schwerträger *Xiphophorus helleri* besitzen eine geschlechtsspezifisch unterschiedlich geformte Schwanzflosse (Smith & Heemstra 1986). Dabei finden sich jeweils am Männchen Flossen mit deutlich verlängerten Strahlen. Analog zu diesen Beispielen aus der rezenten Fauna wäre die *Nursallia gutturosum* mit verlängerter Dorsalflosse als Männchen zu bestimmen.

### 4.3. *Belonostomus longirostris* Lambe, 1902

Teleosteomorpha *sensus* Arratia 2001

Familie Aspidorhynchidae Nicholson & Lydecker, 1889

Genus *Belonostomus* Agassiz, 1834

*Belonostomus longirostris* Lambe, 1902

#### Synonymie

1902 *Diphyodus longirostris* Lambe: 30

1964 *Belonostomus longirostris* Lambe; Estes: 22, Abb. 12-14

1997 *Belonostomus longirostris* Lambe; Brito: 739, Abb. 48D

2003 *Belonostomus longirostris* Lambe; Brito: Tafel 1, Abb. A-C

2005 *Robertichtys riograndensis* Blanco-Piñón & Alvarado-Ortega: 43, Abb.1

2008 *Robertichtys riograndensis* Blanco, Alvarado-Ortega & Gallo: 389, Abb.1-5

#### Material

CPC-303, CPC-454, CPC-455, CPC-456, CPC-462, UANL-FCT-VC-720, UANL-FCT-VC-824, UANL-FCT-VC-859

Fundort: Vallecillo

Alter: Unterturonium

#### Diagnose (emendiert):

*Belonostomus* mit langem, dünnem Rostrum, etwa 65% der Schädellänge einnehmend. Prädentale etwa 20 Mal so lang wie hoch mit longitudinaler Rinne auf der lateralen Oberfläche. Artikulation zwischen Dentalospleniale und Prädentale als schräge, nach rostroventral geneigte Fläche ausgebildet. Prädentale im Querschnitt oval. Wirbelsäule mit 99 Wirbeln, davon 25 caudal. Dorsalflosse auf Höhe des 76., Analflosse auf Höhe des 73. und Ventralflosse auf Höhe des 47. Wirbels. Caudalskelett mit drei kommaförmigen Uroneuralia. Alle Schuppen mit Ganoin bedeckt und glatt.



Abb. 4.31. *Belonostomus longirostris* aus Vallecillo. Adultes Tier (CPC-303). Maßstab 50 mm.

### 4.3.1. Beschreibung

#### Proportionen

*Belonostomus longirostris* ist sehr lang gestreckt: Seine Standardlänge entspricht etwa dem 15-fachen der maximalen Körperhöhe, bzw. dem Dreieinhalbfachen der Schädellänge. Die maximale Körperhöhe liegt im Bereich des Operculum. Die Ventralflossen befindet sich knapp caudal der longitudinalen Körpermitte. Anal- und Dorsalflosse sitzen am caudalen Sechstel des Körpers. Wie bei allen Aspidorhynchiden bilden Ober- und Unterkiefer ein schnabelförmig verlängertes, spitz zulaufendes Rostrum, das bei *B. longirostris* 65% der Schädellänge einnimmt. Ober- und Unterkieferanteile des Rostrum sind gleichlang.

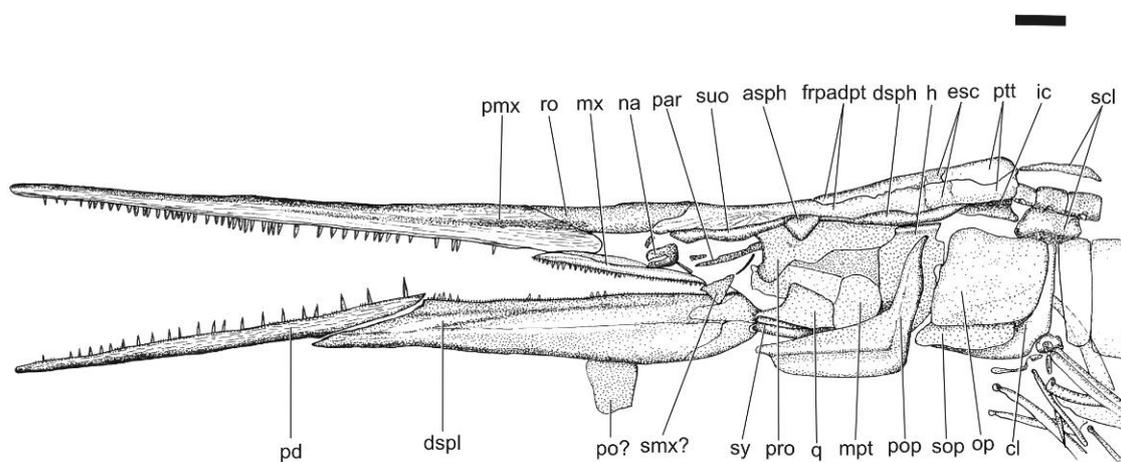


Abb. 4.32. *Belonostomus longirostris*. Der Schädel von CPC-303. Maßstab 10 mm.

#### Schädel

##### Oberkieferpartie des Rostrum

Der Oberkieferanteil des Rostrum ist ein grader Knochenstab mit einem zur Spitze hin kontinuierlich abnehmenden Durchmesser. Er besteht aus einem paarigen Prämaxillare, einem unpaaren Rostrale und einem paarigen Nasale. Der äußere Umriss des Rostrum-Querschnitts gleicht auf Höhe des rostralen Endes des Maxillare einem umgedrehten, schwach konkaven V und besteht hier aus den im Querschnitt unregelmäßig-eiförmigen Prämaxillaria. Die Prämaxillaria nehmen 87% der Rostrum-Länge ein und sind etwa 14-mal so lang wie hoch. Die Prämaxillaria bilden über sechs Siebtel ihrer Länge eine medianen Suture. Von lateral gesehen liegt das caudale Siebtel des

Prämaxillare lateroventral des medianen, unpaaren Rostrale. Die Höhe des Prämaxillare ist hier um die Hälfte reduziert. Der Ventralrand des Prämaxillare ist auf seinen anterioren vier Fünfteln gerade. Im caudalen Fünftel des Ventralrandes besitzt das Prämaxillare eine flache Aussparung, die das rostrale Ende des Maxillare aufnimmt. Die gesamte laterale und dorsale Oberfläche des Prämaxillare ist mit feinen longitudinalen, parallelen Striae skulpturiert. Die Bezahnung des Prämaxillare ist an dem juvenilen (kleineren) Exemplar CPC-455 vollständig erhalten und besteht aus 80 stiftförmigen Zähnen, die in regelmäßigen Abständen stehen. Ontogenetisch ältere (größere) Exemplare zeigen eine zunehmende Reduktion der Prämaxillarbezahnung. So sind in CPC-303 noch 38 Alveolen mit unregelmäßigen Abständen besetzt. (Weitere Details der Bezahnung s.u).

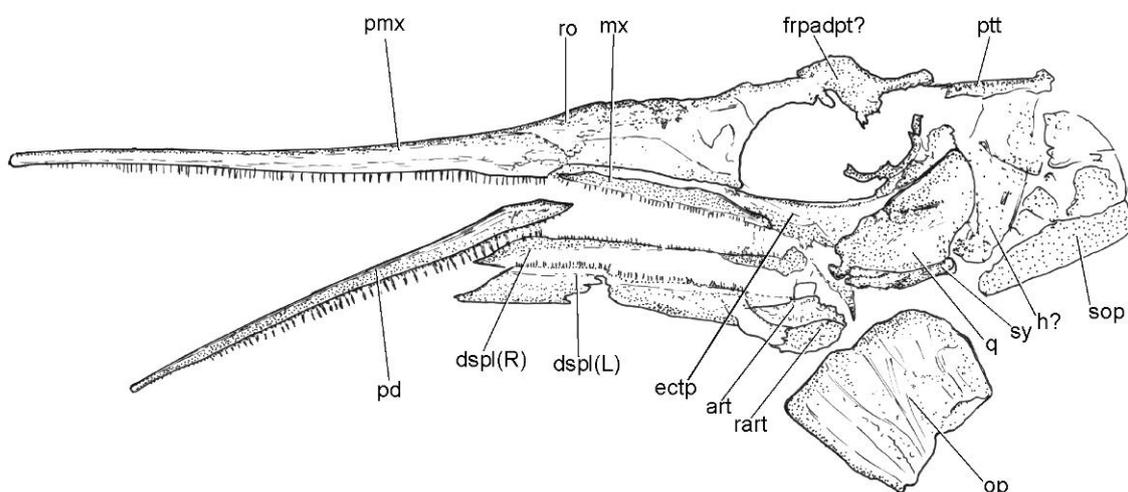
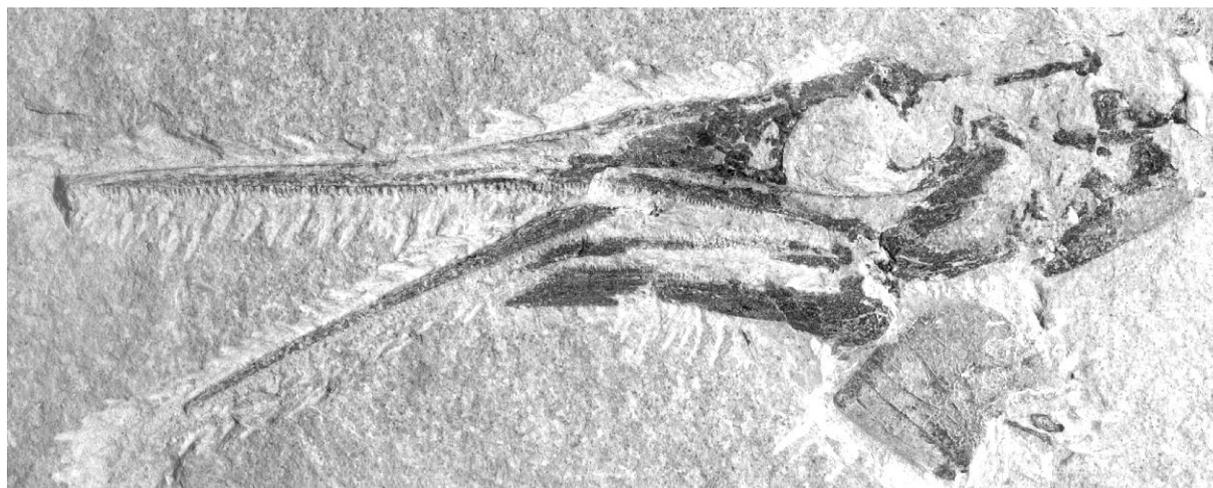
Das Rostrale (*sensu* Brito 1997) ist eine unpaare, caudomedial der Prämaxillaria liegende Knochenplatte. Die Länge dieses im Querschnitt dorsal konvex gewölbten Knochens erreicht knapp ein Viertel der Rostrum-Länge. Seine lateralen Ränder liegen auf halber Höhe der Prämaxillaria. Von dorsal gesehen bedeckt das caudale Drittel des Rostrale die Nasalregion. In diesem Bereich konvergieren die Lateralränder des Knochens nach caudal und werden lateral von den rostralen, nach ventrolateral weisenden Enden der Frontoparietodermopterotica flankiert. Die Oberfläche des Rostrale zeigt eine Skulptur aus subparallelen, sich teilweise verzweigenden Rillen und Graten. Diese Skulptur ist etwas gröber als die der Prämaxillaria.

Von lateral gesehen liegt das Nasale unmittelbar rostral der Orbita und wird dorsal von Rostrale und dem rostralen Ende des Frontoparietodermopteroticum begrenzt. Dorsocaudal steht das Nasale mit dem Supraorbitale und dem ersten Infraorbitale in Kontakt. Rostral schließt sich das Prämaxillare an. Von lateral gesehen, ist das Nasale gerundet-quadratisch umrissen und in seiner Mitte von der Naris durchbrochen, deren Umriss am vorliegenden Material nicht zu erkennen ist.

### **Schädeldach und Neurocranium**

Einzelknochen des Hirnschädels sind am vorliegenden Material nur teilweise identifizierbar. Das Schädeldach wird von Posttemporale, Extrascapulare, Frontoparietodermopteroticum und Rostrale gebildet. Der größte Knochen des Schädeldaches ist das paarige Frontoparietodermopteroticum. Dieser Knochen erstreckt sich über die gesamte Orbital- und Postorbitalregion und nimmt etwa ein Viertel der Schädellänge ein. Die von dorsal erkennbare, mediane Sutura zwischen den Frontoparietodermopterotica ist in ihrem caudalen Viertel unregelmäßig sinusoid. Das Frontoparietodermopteroticum ist nach lateral gewölbt. Von lateral gesehen wird der laterale Rand in seiner rostralen Hälfte von dem leistenförmigen Supraorbitale, in seiner caudalen von dem ebenfalls leistenförmigen Dermosphenoticum entlang einer glatten Sutura flankiert. Das Dermosphenoticum endet caudal auf Höhe des Caudalrandes des Extrascapulare. Zwischen Supraorbitale und Dermosphenoticum ist der stumpfe, von dorsal gesehen, dreieckige Lateralfortsatz des Autosphenoticum sichtbar. Die caudale Partie des Schädeldaches wird von den paarigen, rechteckig umrissenen Knochenplatten des Extrascapulare und Posttemporale gebildet. Das Extrascapulare ist nahezu quadratisch und halb so lang wie das caudal davon liegende Posttemporale. Beide Knochen zusammen erreichen knapp die Hälfte der Länge des Frontoparietodermopteroticum. Die Knochen des Schädeldaches zeigen die gleiche Skulptur wie das Rostrale.

Von der Schädelbasis sind Teile des Parasphenoid, Prooticum und Basioccipitale sichtbar. Das Parasphenoid ist im Bereich der Orbita eine sehr dünne, im Querschnitt rinnenförmige Knochenplatte. Die Rinne ist nach ventral offen und in CPC-303 (SL = 750 mm) 2 mm breit. Das Parasphenoid ist am caudalen Ende schwach nach dorsal, gegen das Prooticum gebogen. Die Rostralkante des Prooticum ist gleichmäßig konkav und bildet den caudodorsalen Rand der Orbita. An der rostroventralen Ecke des Prooticum befindet sich ein stumpfer, in CPC-303 2 mm kurzer, nach rostrodorsal weisender Processus basipterygoideus. In CPC-303 ist ventral des Caudalrandes des Posttemporale der senkrechte, laterale Caudalrand des Basioccipitale sichtbar.



**Abb. 4.33.** *Belonostomus longirostris*. Der Schädel von CPC-455. Maßstab 10 mm.

### Orbitalserie

Von der circumorbitalen Deckknochenserie ist am vorliegenden Material wenig erhalten. CPC-303 zeigt ein leistenförmiges Supraorbitale, das die Orbita zwischen Nasale und Dermosphenoticum nach dorsal begrenzt und etwa 10-mal länger als breit ist. Von den Infraorbitalia ist nur das erste erhalten, welches stabförmig und etwa so lang wie das Nasale ist. Die größten Elemente der Orbitalserie sind die Postorbitalia, die die Schädelpartie zwischen Präoperculum und caudalem

Orbitarand bedecken. Die Postorbitalia sind am vorliegenden Material disartikuliert oder schlecht erhalten, sodass ihre genaue Anzahl nicht festzustellen ist. CPC-303 zeigt die Abdrücke von zwei rechteckigen, sich schwach nach rostral verjüngenden Knochenplatten dorsal des Quadratum, die etwa doppelt so lang wie hoch sind und so den von *Belonostomus* ssp. bekannten Postorbitalia gleichen (conf. Brito 1997: Abb. 42, 43). In CPC-455 liegen zwei rechteckige Knochenplatten ventral des Quadratum, die aufgrund ihrer Form als disartikulierte Postorbitalia interpretiert werden. Die beiden Knochen sind etwa doppelt so lang wie hoch und besitzen nach rostral konvergierende Ventral- und Dorsalränder. Die Länge dieser Knochen entspricht dem longitudinalen Durchmesser der Orbita. Der Rostralrand des mutmaßlichen ventralen Postorbitale ist konkav und bildet am artikulierten Schädel den ventrocaudalen Rand der Orbita. Die Oberfläche des dorsalen Postorbitale trägt vier schwache, gerade, longitudinale Striae.

### **Opercularserie**

Das Präoperculum ist etwa so hoch wie lang. Ventral- und Caudalrand treffen rechtwinkelig auf einander. Das dorsale Ende des vertikalen Präoperculum-Armes läuft spitz zu und ist schwach nach caudal gebogen. Parallel zur Ventral- und Caudalränder verläuft die longitudinale Grube des Präoperculum-Nervs. Das Operculum ist fast quadratisch und etwa um ein Viertel kürzer als das Präoperculum. Der Ventralrand des Operculum ist schwach konvex und seine ventrocaudale Ecke ist stumpf und gleichmäßig gerundet. Die Oberfläche des Knochens ist glatt und mit Ganoin bedeckt. Durch die ventrale Partie des Operculum drückt sich in CPC-303 der Dorsalrand des Suboperculum durch, sodass die Maßverhältnisse dieses Knochens vollständig erfassbar sind. Das Suboperculum ist eine rechteckige Leiste, etwa viermal so lang wie hoch. Die Höhe des Suboperculum beträgt ein Viertel derjenigen des Operculum. Wie das Operculum ist auch das Suboperculum glatt und mit Ganoin bedeckt.

### **Oberkiefer**

Der Oberkiefer *sensu stricto* (caudal des Rostrum) der Aspidorhynchoidea besteht aus Maxillare und einem Supramaxillare (Brito 1997). Das Maxillare von *Belonostomus longirostris* aus Vallecillo ist eine schmale Knochenleiste, die mit dem zahntragenden Ventralrand des Prämaxillare eine gerade Linie bildet. Die Länge des Maxillare beträgt etwa ein Drittel der Prämaxillarlänge und ist 10-mal länger als hoch. Der Alveolarrand ist gerade. Der dorsale Rand ist zu einer Lamina ausgezogen, die in der longitudinalen Mitte des Maxillare ihre maximale Höhe besitzt. Die Höhe der dorsalen Lamina nimmt zu den Enden des Maxillare hin gleichmäßig ab. CPC-303 besitzt mindestens 48 stiftförmige Maxillarzähne, an CPC-455 sind 40 Maxillarzähne erkennbar. Die laterale Kante des Alveolarrandes trägt eine Reihe winziger Marginalzähne, die dieser Kante ein serrates Aussehen verleihen (Weitere Details der Bezahnung s. u.). Das Maxillare steht im Wesentlichen frei und liegt am artikulierten Schädel parallel laterodorsal des Ectopterygoids. Lediglich das rostrale Ende des Maxillare sitzt in einer flachen Aussparung des Prämaxillare. Caudal endet das Maxillare ventral der Orbita. Ein Supramaxillare ist am mexikanischen Material nicht zweifelsfrei identifizierbar.

## **Unterkiefer**

Der Unterkiefer bestehend aus dem paarigen Angulare, Retroarticulare und Dentalospleniale, sowie dem für Aspidorhynchidae charakteristischen unpaaren Prädentale. Das Prädentale ist ein gerader Stab, etwa 20-mal so lang wie hoch und hochoval im Querschnitt. Die Länge des Prädentale beträgt 58%-66% der Mandibellänge (Tabelle 4.1., Abb. 4.40. und Diskussion). Das Prädentale artikuliert mit den Dentalosplenialia. Die Artikulationsfläche zwischen den Dentalosplenialia und dem Prädentale ist gerade, glatt und schräg nach rostroventral geneigt. Der Winkel, den diese Schräge mit dem Ventralrand des Prädentale einschließt, variiert am vorliegenden Material zwischen 155° und 168°. Diese Unterschiede werden als individuelle Variation oder Erhaltungsartefakte interpretiert. In CPC-455 und UANL-FCT-VC-859 variiert dieser Winkel sogar innerhalb der Artikulationsfläche. Hier ist der Winkel in der ventralen Hälfte der Artikulationsfläche etwas steiler als in der dorsalen. Die caudale Hälfte der lateralen Oberfläche des Prädentale ist von einer longitudinalen, schmalen Grube durchzogen, die parallel zum Zahnrand etwa im dorsalen Drittel der lateralen Oberfläche des Knochens verläuft. Das Prädentale besitzt eine mediane Reihe aus nadelförmigen Zähnen, die von einer rechten und linken marginalen Zahnreihe flankiert wird. Die Marginalzähne des Prädentale sind winzig und spitz. (Weitere Details der Bezahnung s. u.). Die eigentlichen Rami der Mandibel bestehen von lateral gesehen aus dem Dentalospleniale und dem Angulare. Das Dentalospleniale ist länglich-trapezförmig mit geradem, schwach nach rostral konvergierendem Dorsal- und Ventralrand. Der Knochen ist sechsmal so lang wie hoch und besitzt lateral eine Grube, die sich von der caudoventralen Ecke des Dentalospleniale in einem schwachen Bogen bis in seine rostroventrale Spitze zieht. Unmittelbar ventral und parallel des Dorsalrandes des Dentalospleniale verläuft eine weitere flache Grube in der lateralen Oberfläche. Die Dorsalseite des Dentalospleniale trägt einen Kamm aus stiftförmigen Medialzähnen, der buccal von einer Reihe winziger Marginalzähne flankiert wird. (Weitere Details der Bezahnung s. u.). Der Processus coronoideus liegt sehr weit caudal etwa im caudalen Dreizehntel (ohne Prädentale gemessen). Er ist flach und erhebt sich bis auf die Höhe der Apices der Marginalzahnkronen über die Linie des Dorsalrandes der Mandibel heraus. Die caudale Partie der Mandibel wird vom trapezförmigen Angulare gebildet, dessen Länge in etwa der Höhe des Dentalospleniale entspricht. Im Caudalrand des Angulare befindet sich auf Höhe des dorsalen Drittels der Mandibel die konkave, nach caudal offene Artikulationsfacette des Unterkiefergelenkes. Caudoventral dieser Facette liegt der rechteckige Processus articularis, der von der caudalen Hälfte des Retroarticulare gebildet wird. Das Retroarticulare ist ein rechteckiger Knochen, der die caudoventrale Ecke der Mandibel bildet. Das Retroarticulare reicht nach rostral etwa bis unter den Processus coronoideus und trägt am Caudalrand des Processus articularis eine Artikulationsfacette, in der wahrscheinlich das Symplecticum artikuliert.

## **Bezahnung**

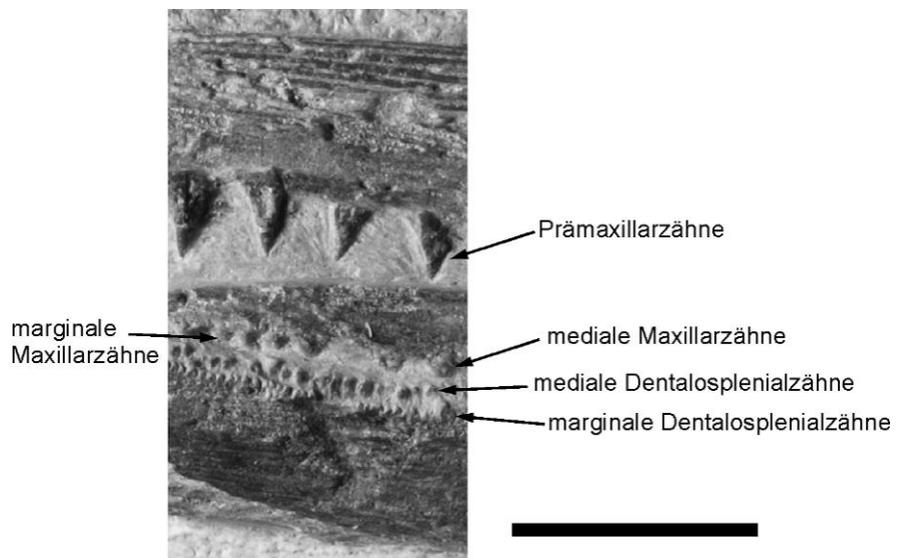
*B. longirostris* besitzt zwei unterschiedliche Zahntypen: 1. die spitzkonisch bis nadelförmigen Medialzähne, die etwa sechs- bis achtmal länger als ihr basaler Durchmesser sind. 2. die häkchen- oder stiftförmigen Marginalzähne, die alle deutlich kleiner als die Medialzähne sind und der lateralen Kante der entsprechenden Kieferelemente aufsitzen. Bei den Stücken aus Vallecillo sind die meisten dieser Marginalzähne nicht erhalten. Die Feinstrukturen der Zahnkronen sind am vorliegenden

Material nicht zu erkennen, da diese einer spätdiagenetischen Rekristallisierung zum Opfer gefallen sind. *B. longirostris* besitzt vier zahntragende Schädelelemente: Prämaxillare, Maxillare, Prädentale und Dentalospleniale.

Das unpaare Prädentale besitzt eine mediale Zahnreihe, die lateral von Marginalzähnen flankiert wird. Die caudal stehenden Medialzähne sind die längsten im ganzen Kiefer und knapp so hoch, wie die maximale Höhe des Prädentale. Nach rostral nimmt die Höhe der Zahnkronen kontinuierlich bis auf ein Drittel der caudalen Kronenhöhe ab. Die Zahnzwischenräume sind unregelmäßig und werden von caudal nach rostral kürzer. Ihre Länge entspricht im Schnitt der sie begrenzenden Zahnkronenhöhe. Die Marginalzähne des Prädentale erreichen ein Achtel bis ein Sechstel der maximalen medialen Zahnkronenhöhe. Die Marginalzähne stehen etwa acht- bis zehnmal dichter als die caudalen Medialzähne und bilden einen regelmäßigen Zahnkamm auf den Lateralrändern des Prädentale.

Das paarige Dentalospleniale trägt ebenfalls Medial- und Marginalzähne. Die Höhe der medialen Zahnkronen erreicht ein Drittel bis die Hälfte der maximalen Zahnkronenhöhe des Prädentale. Die Medialzähne des Dentalospleniale stehen in regelmäßigen Abständen, wobei der Zahnabstand etwas kleiner als der basale Kronendurchmesser der benachbarten Zahnkronen ist. Die Kronenhöhe und der Abstand der Marginalzähne des Dentalospleniale entsprechen denen des Prädentale. Zusätzlich sind an der Mandibel im Bereich des Spleniale winzige, (<0,1 mm), noppenförmige Zähnchen vorhanden. Diese sind in CPC-455 in der caudale Hälfte der dosomedianen Partie des rechten Mandibelastes sichtbar und bedecken höchstwahrscheinlich die gesamte mediane Oberfläche des Spleniale.

Die Zahnreihen des paarigen Prämaxillare besitzen Kronen, deren maximale Höhen knapp diejenige der caudalen medialen Prädentalzähne erreichen. Die Zähne mit der maximalen Kronenhöhe stehen in der longitudinalen Mitte der Zahnreihe. Die Kronenhöhe nimmt im Prämaxillare sowohl nach terminal als auch nach caudal um etwa ein Viertel ab. Regelmäßige Zahnabstände sind an kleineren (juvenilen) Exemplaren vorhanden und entsprechen hier dem basalen Kronendurchmesser der benachbarten Zähne. An größeren (adulten) Exemplaren sind die Zahnzwischenräume durch Zahnverlust unregelmäßig. Das Prämaxillare von *Belonostomus* aus Vallecillo trägt keine Marginalzähne.



**Abb. 4.34.** *Belonostomus longirostris*. Details der Bezahnung von CPC-454. Maßstab 10 mm.

Die Medialzähne des Maxillare erreichen etwa zwei Drittel der Kronenhöhe der caudalen Prädentalzähne. Die Kronen der Maxillarzähne sind basal breiter und daher etwas stärker konisch als die nadelförmigen Medialzähne des Prämaxillare. Die medialen Maxillarzähne stehen ebenfalls in unregelmäßigen Abständen. Die Marginalzähne des Maxillare sind etwas größer als entsprechende Zähne des Dentalospleniale und bilden einen gleichmäßig gezähnten Kamm.

### **Hyoidbogen**

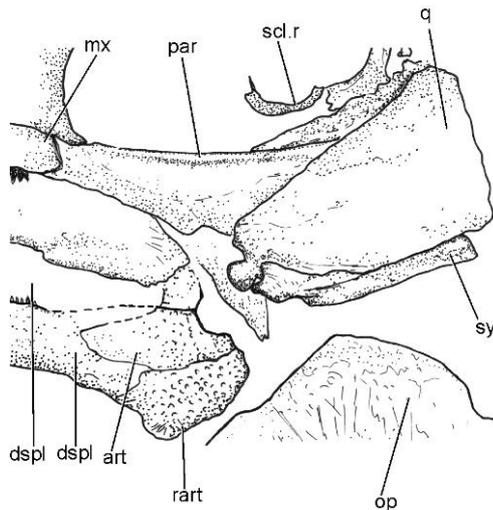
Die meisten Elemente des Hyoidbogens sind am vorliegenden Material durch die lateralen Dermalknochen verdeckt. An CPC-303 ist rostral des Operculum und ventral der mittleren Partie des Dermosphenticum der dorsale Teil des Hyomandibulare sichtbar: Der dorsale Caput articularis ist longitudinal gestreckt und dorsal gerade. Der Caudalrand des Knochens ist schwach konkav und trägt einen rechteckigen Processus opercularis, der etwas höher als lang ist. Von der rostralen Spitze des dorsalen Artikulationskopfes zieht sich ein regelmäßig konkav gebogener Grat auf der lateralen Oberfläche des Hyomandibulare in Richtung der ventrorostralen Ecke des Hyomandibulare.

Das Quadratum ist dreieckig und etwa doppelt so lang wie hoch. Der rostrale Rand ist gerade und bildet eine Suture mit dem Ectopterygoid. Der Caudalrand des Quadratum ist schwach konvex. Rostral- und Caudalrand stehen in etwa rechtwinklig auf einander. Der für Euteleostei typische caudoventrale Processus fehlt. Der Caudalrand des Quadratum ist wulstartig verdickt. Dieser Wulst wird nach rostroventral breiter und geht rostral in den Quadratumkopf über, der die rostroventrale Spitze des Dreiecks bildet. Der Quadratumkopf ist rostral schwach konvex und hebt sich nach lateral aus der Ebene der Quadratumfläche heraus.

Parallel zum Caudalrand des Quadratum liegt ein schwach gebogenes, stabförmig-rechteckiges Symplecticum, welches achtmal so lang wie hoch ist. Quadratum und Symplecticum sind gleichlang. Dorsal und ventral endet das Symplecticum in Condylis, die mit Hyomandibulare, bzw. Retroarticulare artikulieren. Der Ventralrand des Symplecticum zeigt im rostralen Viertel eine konkave Einschnürung. Rostral dieser Einbuchtung terminiert das Symplecticum in einem kugelförmigen Condylus. Am vorliegenden Material zeigt das Retroarticulare eine caudale Facette, mit der der ventrale Condylus des Symplecticum höchstwahrscheinlich artikuliert. Die genaue Situation ist an dem hier beschriebenen Stücken nicht genau rekonstruierbar, da die entsprechenden Schädel schwach disartikuliert, bzw. ungenügend erhalten sind. Weitere Elemente des Hyoidbogens sind nicht erkennbar.

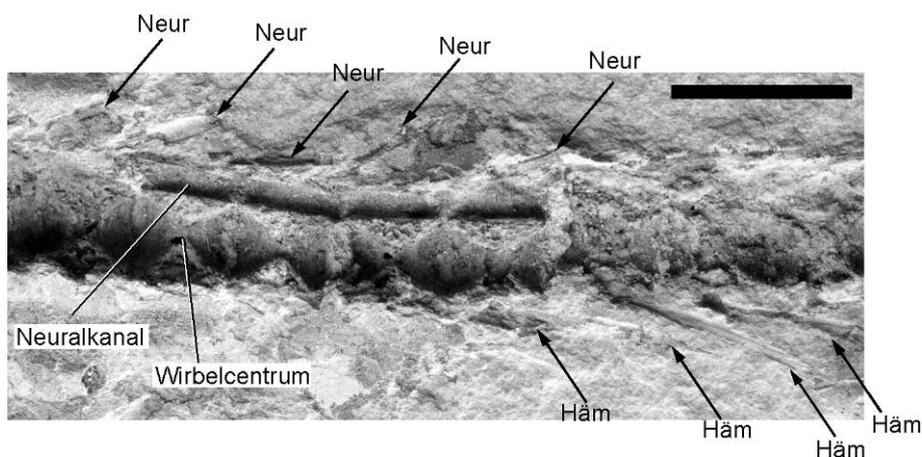
### **Wirbelsäule**

Die Wirbelsäule von *B. longirostris* besteht aus 98-99 zylindrische Centra. Davon sind 24-25 caudal. Die einzelnen Centra sind etwa so hoch wie lang. Die Neuralbögen nehmen die gesamte Länge eines Centrum ein und bilden die Lateralwände des Neuralkanals, der sich über die gesamte Länge des Centrum erstreckt. Diese Röhre ist im Querschnitt kreisrund. Ihr Durchmesser entspricht etwa einem Viertel des Durchmessers des Wirbelkörpers. An den artikulierten Stücken aus Vallecillo sind an der Wirbelsäule Wirbelzwischenräume erhalten, in denen am lebenden Tier Chordagewebe oder Bindegewebe vorhanden war. Die Weite dieser Zwischenräume entspricht maximal einem Zehntel der Wirbelkörperlänge. Im Bereich des Neuralkanals fehlen diese Zwischenräume. Hier bilden



**Abb. 4.35.** *Belonostomus longirostris*. CPC-455: Details des Mandibulargelenkes. Maßstab 10 mm.

kurze craniale Ausstülpungen der lateralen Neuralbogenwand stumpfe Präzygapophysen. Diese greifen in eine entsprechende Aussparung im Caudalrand der lateralen Neuralbogenwand des cranial benachbarten Wirbelkörpers. In UANL-FCT-VC-720 sind im caudalen Drittel der Wirbelsäule einige Neural- und Hämalfortsätze erhalten. Diese sind gerade, etwa so lang wie drei Wirbelkörper. Die Fortsätze sind im Winkel von etwa  $10^\circ$  gegen die Längsachse der Wirbelsäule nach caudal geneigt.



**Abb. 4.36.** *Belonostomus longirostris*. UANL-FTC-VC-722: Details der Wirbelsäule. Maßstab 10 mm.

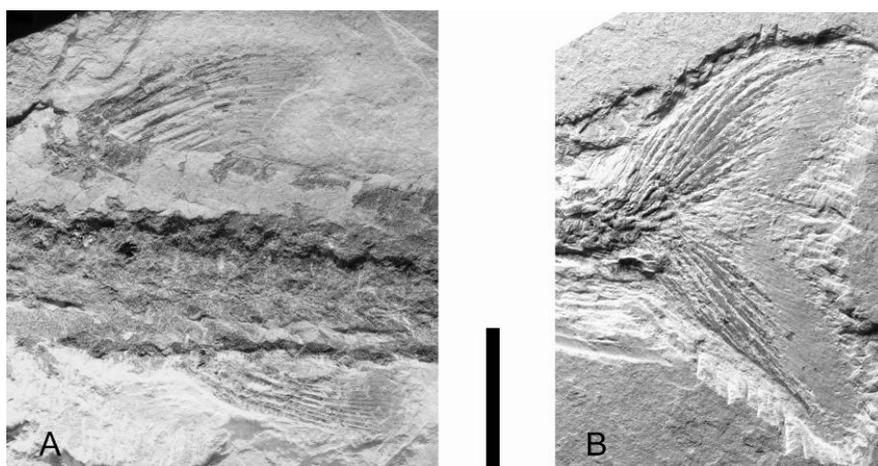
## Flossen

### Paare Flossen und Gürtel

Vom Schultergürtel sind am vorliegenden Material nur die Cleithra eindeutig identifizierbar. Das Cleithrum ist ein bumerangförmiger Knochen, der parallel zum Caudal- und Ventralrand des Operculum liegt. Der horizontale und der vertikale Schenkel des Cleithrum sind gleichlang. Beide stehen in etwa rechtwinklig aufeinander. Die Ränder der Schenkel konvergieren zu den Apices hin. In der caudoventralen Ecke des Cleithrum artikuliert die Pectoralflosse. Sie ist die längste Flosse von *B. longirostris* und besteht aus sieben Strahlen. Der erste Strahl ist der dickste und mit sechs Wirbelkörperlängen der längste. Die Ventralflosse sitzt ventral des 47. oder 48. Wirbels. Rechte und linke Ventralflosse berühren einander median an der Ventralseite des Rumpfes. Die einzelne Ventralflosse ist aus fünf bis sechs Strahlen aufgebaut. Der erste (äußere) Strahl ist der längste und ungeteilt. Seine Länge entspricht drei Wirbelkörpern. Die folgenden Strahlen verzweigen sich jeweils einmal. Die distalen Enden dieser Strahlen sind in fünf bis sieben Segmente unterteilt. Die einzelnen Segmente sind durch diagonal verlaufende Nähte von einander getrennt. Der Beckengürtel ist nicht erkennbar.



**Abb. 4.37.** *Belonostomus longirostris*. CPC-455: Hauptplatte (A) und Gegenplatte (B) der Ventralflossen von ventral. Maßstab 10 mm.



**Abb. 4.38.** *Belonostomus longirostris*. CPC-462, die unpaaren Flossen: A: Anal- und Dorsalflosse. B: Caudalflosse. Maßstab 10 mm.

## Unpaarflossen

Die Analflosse ist dreieckig. Ihr erster Strahl artikuliert ventral des 73. oder 74. Wirbels. Die Basis der Flosse ist so lang wie drei Wirbel. Die Analflosse besteht aus zehn Strahlen. Der dritte Strahl ist mit fünf Wirbelkörperlängen der längste. Die ersten beiden Strahlen sind ungeteilt. Die caudal folgenden sind einfach dichotom verzweigt. Die zehn Strahlen werden von zehn gleichlangen Pterygophoren gestützt. Ihre Länge entspricht etwa der Länge von anderthalb Wirbelkörpern.

Die Dorsalflosse ist wie die Analflosse dreieckig, und um etwa 15% kleiner als diese. Der erste Strahl der Dorsalflosse artikuliert dorsal des 76. Wirbels. Die Flosse wird von neun bis zehn Strahlen aufgespannt. Der dritte Strahl ist der längste. Die ersten beiden Strahlen sind ungeteilt, die caudal folgenden einfach verzweigt.

## Caudalskelett und Schwanzflosse

Die Schwanzflosse wird von drei oder vier präuralen und zwei uralen Wirbeln gestützt. Die letzten beiden präuralen Wirbel sind etwas höher als lang. Der Grad der Verknöcherung nimmt ab dem zweiten präuralen Wirbelkörper nach caudal ab. Das zweite präurale Centrum ist noch ein durchgehend ossifiziertes Chordacentrum (*sensu* Arratia et al. 2001), dessen Länge aber in Vergleich zu den cranial benachbarten Centra reduziert ist. Das erste präurale Centrum und die zwei uralen Centra sind nur noch im Bereich der Ansatzstellen des Parhypurale und der Hypuralia verknöchert. Das zweite präurale Centrum trägt den letzten vollständigen Neuralfortsatz. Die neuralen Elemente des ersten präuralen und der uralen Centra sind zu Uroneuralia umgebildet. *B. longirostris* aus Vallecillo besitzt drei, evtl. vier Uroneuralia. Die Uroneuralia sind kommaförmige Knochenstifte, deren Höhe nach caudal zunimmt. Die Uroneuralia werden nach distal dünner. Das Parhypurale gleicht den Hämälbögen der weiter cranial liegenden Wirbel. Von der Hypuralserie sind bei *B. longirostris* aus Vallecillo nur das erste und zweite Hypurale sichtbar. Das erste Hypurale ist eine nach distal verbreiterte, dreieckige Knochenplatte, die ebenso lang ist wie das Parhypurale ist. Das zweite Hypurale ist keilförmig und etwa 50% schmaler als das erste Hypurale. In dem relativ großen Exemplar CPC-462 berühren sich das erste und das zweite Hypurale proximal.

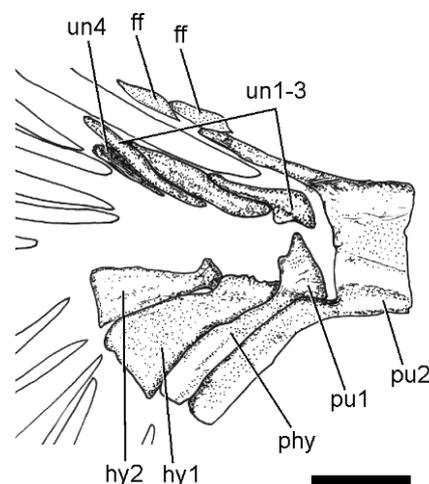
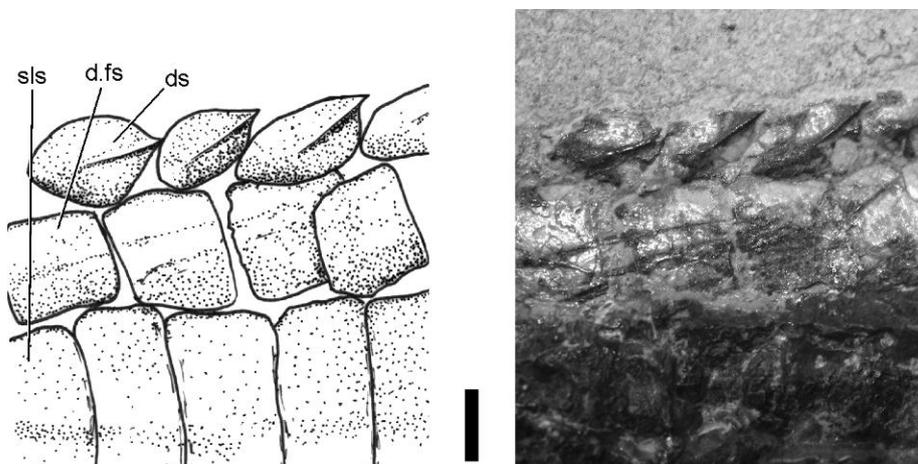


Abb. 4.39. *Belonostomus longirostris*. CPC-462, Das caudale Endoskelett. 10 mm.

Die Schwanzflosse ist homocerc mit gerundeten Lobi. Der Dorsallobus besteht aus drei cranial liegenden epaxialen basalen Fulcra und elf Strahlen, von denen die ersten vier ungeteilt sind. Die basalen Fulcra erreichen maximal die Länge einer Wirbelhöhe. Die Länge der caudal folgenden ungeteilten Strahlen nimmt nach caudal zu. Der längste Strahl ist der fünfte. Er ist etwa sechs mal so lang wie ein Wirbelkörper. Die caudalen sieben Strahlen sind in der distalen Hälfte ein- bis zweimal längs geteilt. Der ventrale Lobus besteht aus drei cranialen hypaxialen basalen Fulcra und zehn Strahlen, von denen die ersten vier ungeteilt sind. Der fünfte Strahl ist der längste und so lang wie der entsprechenden Strahl des Dorsallobus. Die caudalen sechs Strahlen sind längsgeteilt. Die cranial stehenden ungeteilten Strahlen sind im Gegensatz zu den Fulcra segmentiert. In Bereich der basalen Fulcra und der ungeteilten Strahlen, also entlang der Anströmkante, besitzt *B. longirostris* zusätzliche epaxiale und hypaxiale randliche Fulcra („fringing fulcra“ *sensu* Arratia 1991). Diese spindelförmigen Knochen sind fast so lang wie der Durchmesser eines Wirbelkörpers.

### Schuppen

Wie bei allen Aspidorhynchidae ist der Körper mit Ganoidschuppen bedeckt, die bei *B. longirostris* glatt sind. Die Körperflanken sind mit drei Längsreihen aus großen, rechteckigen Ganoidschuppen bedeckt. Die Schuppen entlang des Seitenlinienorgans sind die größten. Diese Seitenlinienschuppen sind 4,5- bis 5 mal höher als lang (Tabelle 4.1.). Die dorsal davon liegende Flankenschuppenreihe besteht aus annähernd quadratischen Schuppen, deren Kantenlängen der Länge der Seitenlinienschuppen entspricht. *Belonostomus* besitzt eine mediane Dorsalschuppenreihe. Diese Schuppen sind gerundet rhombisch und durch einen diagonalen Grat in symmetrische, dreieckige Hälften unterteilt, die schwach nach ventral abgewinkelt sind. Der diagonale Grat liegt im artikulierten Schuppenkleid in der Sagittalebene und endet caudal in einer kurzen Spitze. Die ventrale Lateralschuppenreihe besteht aus rechteckigen Schuppen, die etwas länger als hoch sind. Ventral dieser Schuppenreihe liegen die Ventralschuppenreihen, deren Anzahl aber am vorliegenden Material nicht zu bestimmen ist. Die Ventralschuppen sind longitudinal orientierte Knochenstege, etwa viermal so lang wie hoch, die in der Mitte des Dorsalrandes einen kurzen, spitzen Processus besitzen. Der Ventralrand ist schwach nach ventral konvex.



**Abb. 4.40.** *Belonostomus longirostris*. CPC-454, Details der dorsalen Flankenbeschuppung. 10 mm.

**Tabelle 4.1.** Biometrische Parameter von *Belonostomus longirostris* aus Vallecillo

Inv.-Nr.	SL [mm]	KL [mm]	PDL [mm]	PDH [mm]	ML [mm]	PMXL [mm]	PDL*100% /ML	PDL/PDD	GH [mm]
CPC-303	750	200	81	4,5	142	125	57%	18	54
CPC-454									
CPC-455		77	35	1,5	53	46	66%	23	
CPC-456	490	140	65	3,4	103	94	63%	19	30
CPC-462									35
UANL-FCT-VC-187	460	130	65	3,6	95	94	65%	19	28
UANL-FCT-VC-720	675	(165)	(73)	3,8	(121)		60%	19	47
UANL-FCT-VC-824									
UANL-FCT-VC-859		(140)	(68)	3,7	(108)	94	63%	18	30

Inv.-Nr.	PD [mm]	PV [mm]	PA [mm]	llsD [mm]	llsL [mm]	D.f	A.f	P.f	V.f	vert	c.v	d.v	a.v	v.v
CPC-303	650	550	628	30	6	9	10	7				76	74	47
CPC-454				36	8									
CPC-455		180		16	3,5				6					
CPC-456				20	4,5									
CPC-462				24	5	9	10				25			
UANL-FCT-VC-187	390	288	382	17	3,5	9	10	7	6	98	24	76	74	48
UANL-FCT-VC-720				27	5,5					99				
UANL-FCT-VC-824						10	10				25			
UANL-FCT-VC-859	420	390	410	20	4,5				5			75	73	48

**SL**, Standardlänge **KL**, Kopflänge; **PDL**, Prädentallänge; **PDH**, Prädentalhöhe; **ML**, Mandibellänge; **PMXL**, Prämaxillarlänge; **GH**, Gesamthöhe des Körpers; **PD**, Prädorsallänge; **PV**, Präventrallänge; **PA**, Präanallänge; **llsD**, Höhe der Flankenschuppen; **llsL**, Länge der Flankenschuppen; **D.f**, Anzahl der Dorsalisstrahlen; **A.f**, Anzahl der Analisstrahlen; **P.f**, Anzahl der Pectoralisstrahlen; **V.f**, Anzahl der Ventralisstrahlen; **vert**, Anzahl der präuralen Wirbel; **c.v**, Anzahl der caudalen Wirbel; **d.v**, Wirbelnummer unter ersten Flossenstrahl der Dorsalis; **a.v**, Wirbelnummer über dem ersten Analisstrahl; **v.v**, Wirbelnummer über dem ersten Ventralisstrahl.

#### 4.3.2. Diskussion

Die Familie der Aspidorhynchidae enthält die Gattungen *Aspidorhynchus*, *Vinctifer* und *Belonostomus* (Brito 1997, Forey et al. 2003). Kennzeichnend für *Belonostomus* ist das lange, zahntragende Prädentale, ein Dermosphenoticum, welches das Präoperculum erreicht und eine knöcherne Artikulation zwischen Prädentale und Denatolspleniale statt einer Synchondrosis. Zudem liegt die maximale Körperhöhe von *Belonostomus* im Bereich des Operculum (Forey et al. 2003). Nach Brito (1999), sind auch das Caudalskelett mit kommaförmigen Uroneuralia und einem

reduzierten Neuralfortsatz am ersten präuralen Wirbel, sowie die langen randlichen Fulcra entlang der Anströmkanten der Caudalflossenlobi diagnostisch für *Belonostomus*. Da alle diese Merkmale ist am hier beschriebenen Fisch zu beobachten sind, liegt mit dem Material aus Vallecillo das am besten diagnostizierte *Belonostomus*-Material der gesamten westlichen Hemisphäre vor. Dieses Material enthält die ersten kompletten Exemplare des weit verbreiteten, aber bisher nur von Fragmenten bekannten *B. longirostris*.

*B. longirostris* wurde von Lambe (1902) als *Diphyodus longirostris* anhand von Kieferfragmenten aus Nordamerika beschrieben. Auch für die Revision durch Estes (1964), der die Zugehörigkeit des Materials zu dem Aspidorhynchiden *Belonostomus* erkannte, standen lediglich Kieferfragmente und isolierte Schuppen zur Verfügung. Entsprechend beruht auch die Diagnose in der von Brito (1997) durchgeführten Revision nur auf Merkmalen von Rostrum und Unterkiefer. Demnach ergibt sich für *B. longirostris* die folgende teilweise diagnostische Merkmalskombination (Brito 1997):

Große Form mit Prämaxillaria bis 150 mm Länge.

Mandibel und Prämaxillaria gleichlang.

Prädentale 20-mal so lang wie hoch.

Prädentale oval im Querschnitt.

Prädentale artikuliert über eine schräge Fläche mit der Mandibel.

Prädentale nimmt 65% der Unterkieferlänge ein.

Das Prädentale besitzt eine longitudinale Grube in seiner lateralen Oberfläche.

Mit diesen Merkmalen ist das mexikanische Material zwar bestimmbar, doch die meisten davon sind keine Autapomorphien für *B. longirostris*. Zudem sind die entsprechenden Merkmale z. Z. noch nicht für alle als valid geltenden Arten nachgewiesen. Eine eindeutige Definition insbesondere der kretazischen Formen steht also noch aus (vergl. Forey et al. 2003) und ist nicht Gegenstand dieser Arbeit.

Das Material aus Vallecillo zeigt Prämaxillarlängen (Merkmal 1) von 46 mm bis 125 mm, und ein Schädelfragment, aus dessen Maßen eine Prämaxillarlängen von 150 mm zu rekonstruieren ist. Ähnliche Prämaxillarlängen besitzen *B. cinctus* (200 mm) und *B. helgolandicus* (190 mm. Brito 1997). Die unterschiedlichen Prämaxillarlängen und Standardlängen des mexikanischen Materials werden als ontogenetische Reihe interpretiert. Damit sind zum ersten Mal ontogenetische Entwicklungsstufen kretazischer Aspidorhynchidae belegt. Als diagnostisches Merkmal ist die absolute Länge des Prämaxillare allerdings ungeeignet, da bis jetzt von kaum einer *Belonostomus*-Arten ontogenetische Reihen vorliegen.

Merkmal 2 findet sich außer bei *B. longirostris*, auch bei *B. cinctus*, *B. muensteri*, *B. helgolandicus*, *B. „sp. 2“* (*sensu* Brito 1997) aus dem Cenoman von Israel und *B. „sp. 3“* (*sensu* Brito 1997) aus dem Albium von Tepexi de Rodriguez, Mexiko.

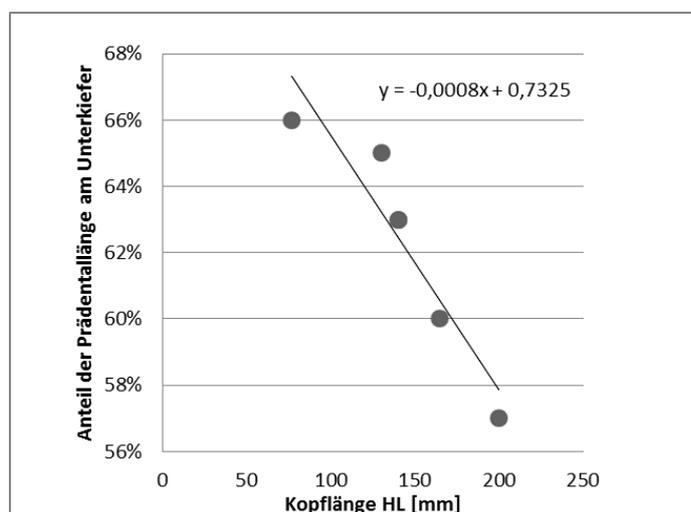
Bei dem Material aus Vallecillo ist das Prädentale 18 bis 23-mal so lang wie hoch (Merkmal 3; vergl. Tab. 4.1.). Dabei besitzen die kleineren (jüngeren) Exemplare die verhältnismäßig längeren Prädentalia. Während der Ontogenese nimmt also das Dickenwachstum dieses Knochens im Verhältnis zu seinem Längenwachstum etwas zu. Im Schnitt ist das Prädentale von *B. longirostris* aus Vallecillo 19,6-mal so lang wie hoch. Dieser Wert stimmt mit dem von Brito (1997) genannten Wert für

*B. longirostris* überein. Die verhältnismäßig hohe Konstanz des Längen-Höhenverhältnisses des Prädentale um den Wert von 20 innerhalb der ontogenetischen Reihe zeigt, dass das Merkmal 3 diagnostisch für *B. longirostris* ist (vergl. Tab. 4.1.), da alle anderen Arten deutlich unterschiedliche Längen-Höhen-Verhältnisse des Prädentale besitzen (vergl. Brito, 1997).

Merkmal 4) trennt *B. longirostris* von der sehr ähnlichen Art *B. cinctus* ab. Letztere besitzt ein Prädentale mit einem dreieckigen Querschnitt (Brito 1997). Insgesamt ist der differenzierende Charakter dieses Merkmals aber innerhalb der Gattung noch nicht hinreichend untersucht.

Die schräge Artikulationsfläche zwischen Prädentale und Mandibulare (Merkmal 5) ist diagnostisch für alle *Belonostomus*-Arten der oberen Unterkreide (Albium) und Oberkreide (für eine Arten-Übersicht siehe Forey et al. 2003). Dieses Merkmal trennt die kretazischen Arten von den jurassischen *Belonostomus*-Arten (*B. tenuirostris*, *B. muensteri* und *B. dorsetensis*).

Die ontogenetische Reihe von *B. longirostris* zeigt, dass das Prädentale (Merkmal 6) negativ allometrisch bezüglich seiner Länge wächst, weil die kleineren (jüngeren) Exemplare ein verhältnismäßig längeres Prädentale besitzen. An jüngeren Exemplaren nimmt das Prädentale 66% der Unterkieferlänge ein. Dieser Wert verringert sich an adulten Tieren auf 57%. Während der Ontogenese von *B. longirostris* wuchsen also die Dentalosplenialia schneller in die Länge als das Prädentale. (Tab. 4.1. und Abb. 4.40.). Ein Längenanteil des Prädentale von 65% an der gesamten Unterkieferlänge sind neben *B. longirostris* auch an *B. cinctus* und *B. tenuirostris* zu beobachten (Brito 1997). Die durch das Material aus Vallecillo belegte Allometrie des Unterkiefer-Längenwachstums zeigt zudem, dass sich Merkmal 6) in *Belonostomus* mit *B. münsteri* (60%) und *B. sp.2* (60%; *sensu* Brito 1997) überschneidet. Dieses Merkmal kann also nur bei statistisch aussagekräftigen Materialmengen zur Artentrennung herangezogen werden.



**Abb. 4.41.** Allometrie des Prädentale-Längenwachstums in *Belonostomus longirostris* von Vallecillo

Ein weiteres, in der Literatur diskutiertes Merkmal zur Differenzierung der kretazischen Belonostomiden ist die Länge der Zahnreihe des Prämaxillare im Verhältnis zur Gesamtlänge des Knochens. Maisey (1991) betrachtet eine bis zur Spitze bezahnte Schnauze als gattungsdagnostisch für *Belonostomus*. Nach Bardack (1968) besitzt nur *B. cinctus* ein Prämaxillare, welches bis zur Spitze

bezahnt ist. Im Gegensatz dazu sind bei *B. longirostris* nur die caudalen zwei Drittel des Prämaxillare mit Zähnen besetzt. Dagegen vermutet Brito (1997), dass eine auf die caudalen zwei Drittel des Prämaxillare beschränkte Bezahnung ein Merkmal beider o. g., „großen“ kretazischen *Belonostomus*-Arten ist. Er weist aber auf eine evtl. ontogenetische, bzw. innerartliche Variabilität dieses Merkmals hin und stellt *Belonostomus*-Material aus Chile zu *B. longirostris*, obwohl dessen Prämaxillare bis zur Spitze zahnt tragend ist (vergl. Brito 2003, Tafel 1: Abb. A). Innerhalb des *Belonostomus*-Materials aus Vallecillo ist dieses Merkmal einer schwachen Variation unterworfen: Die juvenilen Exemplare zeigen Prämaxillaria, die bis zur Spitze bezahnt sind. Dagegen endet die Zahnreihe an CPC-303 (SL = 750 mm) bereits sieben mm caudal der Spitze. Diese Variation wird hier als ontogenetisch bedingter Trend interpretiert: Innerhalb des individuellen Wachstums entwickelt sich am Rostrum ein zahntloser terminaler Abschnitt, dessen Länge im Verlaufe der Ontogenese an Länge zunimmt und dessen Länge dabei zudem einer innerartlichen Variation unterliegen kann. Dieses Merkmal ist damit diagnostisch nicht aussagekräftig.

Insgesamt steht der hier beschriebene *Belonostomus* damit in keinem Widerspruch zu *B. longirostris* und ist daher dieser Art zuzuordnen, die mit der o. g. emendierten Diagnose zu charakterisieren ist.

Die Familie Aspidorhynchidae wird als monophyletische Gruppe betrachtet (Brito 1997, 1999, u.a.). Die Zuordnung dieser Familie zu den Halecostomi (*sensu* Patterson 1973) ist allerdings nur für die Gattung *Vinctifer* eindeutig belegt: Diese Gattung besitzt ein Symplecticum, welches an der Bildung des Unterkiefergelenkes beteiligt ist, und zeigt damit ein für Halecostomi diagnostisches Merkmal (Patterson 1973, Brito 1999). Mit *B. longirostris* aus Vallecillo ist zum ersten Mal eine entsprechende Teilnahme des Symplecticum am Unterkiefergelenk innerhalb der Gattung *Belonostomus* nachgewiesen. Der damit erbrachte Nachweis, dass dieses halecostome Merkmal innerhalb unterschiedlicher Gattungen der Aspidorhynchidae existiert, unterstützt die Hypothese der Monophylie der Aspidorhynchidae (Brito 1997) und darüber hinaus die Hypothese der Zugehörigkeit der Aspidorhynchidae zu den Halecostomi. Die Position der Aspidorhynchidae innerhalb der Halecostomi ist zurzeit nicht abschließend diskutiert: Patterson (1973) und später Maisey (1991) und Brito (1997) ordnen die Aspidorhynchidae den „echten“ Teleostei zu. Dagegen zeigt Arratia (1999, 2004), dass die Aspidorhynchidae nicht in ihr konsequent apomorphie-basiertes Konzept der Teleostei eingeordnet werden können und beschreibt diese Familie daher als basale „Teleosteomorpha“.

*B. longirostris* ist bisher aus verschiedenen Fundstellen des Western Interior Seaway und dem Nordrand des mesozoischen Golfes von Mexiko bekannt (Estes 1964, Bardack 1968, Brito 1997). Zudem ist diese Art aus Chile (Brito 2003) und Argentinien (Casamiquela 1992) nachgewiesen. Das mexikanische Vorkommen aus Vallecillo ist bis jetzt das südlichste Vorkommen in Nordamerika und verengt die Verbreitungslücke zwischen Nord- und Südamerika. Das Vallecillo-Vorkommen stimmt mit der von Brito (2003) vermuteten „pazifischen“ Verbreitung dieser Art überein, nach der *B. longirostris* auf nord- und südamerikanische Vorkommen beschränkt ist.

*B. longirostris* aus Vallecillo wurde von Blanco-Piñón und Alvarado-Ortega (2005) und Blanco, Alvarado-Ortega & Gallo (2008) auf Grundlage von unpräpariertem Material zu den Dercetidae gestellt und mit dem Namen „*Robertichthys riograndensis*“ nov. gen. et spec. belegt. Der Holotyp von *Robertichthys riograndensis* Blanco-Piñón & Alvarado-Ortega, 2005 befindet sich in der

geowissenschaftlichen Fakultät der Universität in Linares, Nuevo León unter der Nummer UANL-FCT-VC-187. Die Untersuchung des Holotyps von *R. riograndensis* im Rahmen dieser Arbeit ergab, dass dieses Stück zu den Aspidorhynchidae gehört und eindeutig *Belonostomus longirostris* Lambe, 1902 zuzuordnen ist. *Robertichthys riograndensis* ist damit ein Juniorsynonym zu *Belonostomus longirostris* und folglich ein Nomen nudum.

#### 4.4. cf. *Ctenodentelops* Forey et al., 2003

Überordnung Elopomorpha Greenwood et al., 1966

Ordnung Elopiformes Greenwood et al., 1966

Familie Elopidae Bonaparte, 1846

cf. *Ctenodentelops* Forey et al., 2003

##### Material CPC-526

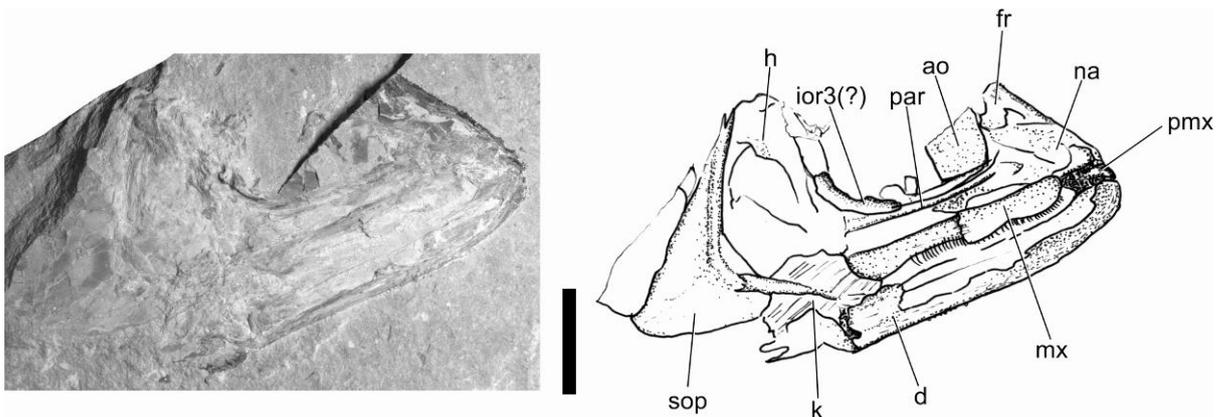
Fundstelle: Tanque Nuevo,

Alter: Mittelcenomanium.

##### 4.4.1. Beschreibung

Das Stück ist ein artikuliertes Schädelfragment. Die einzelnen Knochen sind größtenteils aufgespalten und stark fragmentiert. Am vorliegenden Stück sind Teile der rostralen Schädelpartie, der Opercularserie und des Viscericraniums erhalten. Die erhaltenen Partien des Frontale und Nasale deuten an, dass der Schädel als Ganzes einen gerundet-dreieckigen Umriss besaß, der etwa anderthalb mal so lang wie hoch gewesen sein könnte. Die Länge der Orbita nimmt etwa ein Drittel der Schädellänge ein. Von der Infraorbitalknochenserie sind Teile erhalten, die andeuten, dass der vorliegende Fisch ein großes, rechteckiges Antorbitale besitzt. Die caudoventrale Partie der Orbita wird vermutlich vom dritten Infraorbitale gebildet. Dieser längliche Knochen ist am Orbitalrand (=Dorsalrand) gerundet. Ventral läuft der Knochen in eine flächige Knochenlamelle aus.

Die überlieferten Reste der Opercularserie sind von medial sichtbar, da der Schädel aufgebrochen ist. Die Länge des horizontalen Präoperculum-Schenkels entspricht in etwa der halben Höhe des Knochens. Der vertikale Schenkel ist schmal.

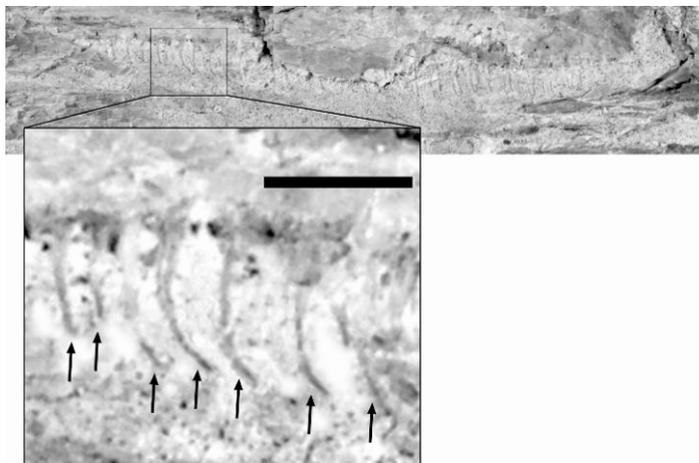


**Abb. 4.42.** CPC-526: cf. *Ctenodentelops* sp. aus Tanque nuevo. Maßstab: 10 mm.

Die Erhaltung eindeutiger Merkmale ist auf die Kieferelemente beschränkt:

Der Unterkiefer ist schmal und gerade, etwa neunmal so hoch wie lang. In der rostralen Hälfte verlaufen Ventral- und Oralkante annähernd parallel. Die Oralkante trägt eine einzelne Reihe feiner Zähne. Form und Anzahl der Zähne ist nicht erkennbar. Am Oberkiefer sind Maxillare und Teile des Prämaxillare erhalten. Maxillare und Prämaxillare bilden die Oralkante des Oberkiefers. Das Maxillare ist, wie der Unterkiefer, gerade und achtmal so lang wie hoch. Die Oralkante trägt etwa 50 nadel-

förmige Zähne, die dicht stehen, wie die Zinken eines Kammes. Die apikalen Hälften der Zahnkronen sind etwas rostrad gekrümmt. Die Zähne stehen in einer Reihe entlang der Oralkante; zusätzlich sind einzelne Zähne nach lingual aus der Reihe gerückt. Das Prämaxillare nimmt etwa ein Viertel des zahntragenden Oberkieferrandes ein und besitzt etwas kräftigere Zähne als das Maxillare. Die genaue Form und Anzahl der Prämaxillarzähne sind nicht zu erkennen.



**Abb. 4.43.** CPC-526: cf. *Ctenodentelops* sp. aus Tanque Nuevo. Details der Maxillarbezahnung. Maßstab: 1 mm.

#### 4.4.2. Diskussion

Für eine genaue Zuordnung des Stückes stehen insgesamt zu wenige Merkmale zu Verfügung. Trotzdem zeigen vor allem die Kieferelemente einige Merkmale, die auf Ähnlichkeiten des Materials mit dem elopiden Fisch *Ctenodentelops striatus* Forey et al., 2003 aus der cenomanen Tethys-Fundstelle Namoura, (Libanon) hinweisen.

Nach Forey et al. zeigen „the jaws and dentition [...] one of the most distinctive aspect of this taxon” (Forey et al. 2003: 248). So sind am hier beschriebenen Stück aus Tanque Nuevo die für *Ctenodentelops* typischen kammförmigen Maxillarzähne zu erkennen, die dem geraden Ventralrand eines langen Maxillarknochens aufsitzen. Wie in *Ctenodentelops* sind auch hier die Zahnkronen der Maxillarzähne nach rostral gekrümmt. Darüber hinaus sind die Prämaxillarzähne größer als die Maxillarzähne. Generell stimmen die am vorliegenden Stück rekonstruierbaren Schädelproportionen mit *Ctenodentelops* überein: sowohl die Lage und Maße der Orbita mit einem großen Antorbitalknochen als auch die annähernd gerade Ventralkante des Unterkiefers stimmen mit der von Forey et al. (2003) beschriebenen Form überein.

Im Unterschied zu *Ctenodentelops* besitzt die Form aus Tanque Nuevo etwa 50 Maxillarzähne und damit 10 mehr als die libanesische Form. Die rekonstruierte Standardlänge des mexikanischen Tieres ist mit etwa 200 mm knapp dreimal so lang wie die Form aus Namoura. Ob bei der Größendifferenz und der Zahnzahl spezifische oder ontogenetische Unterschiede zwischen beiden Formen bestehen, kann erst auf Grundlage von vollständigerem Material bestimmt werden.

Insbesondere die Übereinstimmung der generellen Merkmale der Bezahnung der mexikanischen Form mit der Diagnose von *Ctenodentelops striatus* erlaubt eine vorläufige Gattungszuordnung und die Bezeichnung von CPC-526 als cf. *Ctenodentelops* sp.

#### 4.5. *Laminospondylus transversus* Springer, 1957

Teleostei incertae sedis

Familie Crossognathidae *sensu* Rosen & Patterson, 1977

Genus *Laminospondylus* Springer, 1957

*Laminospondylus transversus* Springer, 1957

##### Material

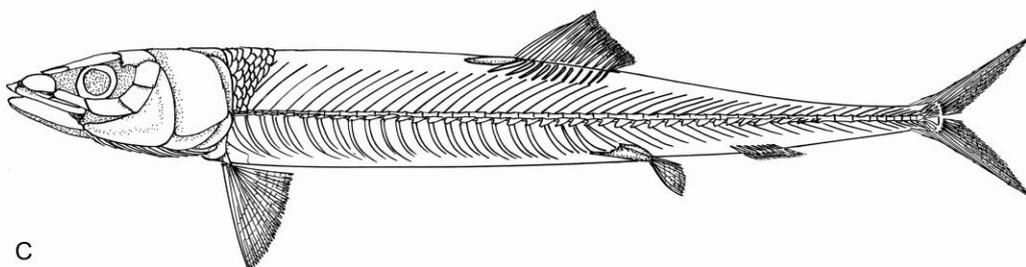
CPC-515, CPC-516, CPC-517, CPC-518, CPC-519ab

Fundstelle: El Rosario, Carranza, Los Temporales

Alter: Oberturonium bis Mittelsantonium

##### Diagnose, emendiert

Crossognathider Fisch mit einer Standardlänge von 400 mm; Wirbelkörper mit horizontalen, nach cranio-lateral weisenden, lanzettförmigen Transversalfortsätzen, die jeweils nach cranio-lateral auf den cranial liegenden Wirbelkörper übergreifen; Gularplatte und mindestens 19 Radii branchiostegii sind vorhanden; Caudalskelett mit unverwachsenem ersten und zweiten Hypurale; Hypuralserie mit sieben Elementen.

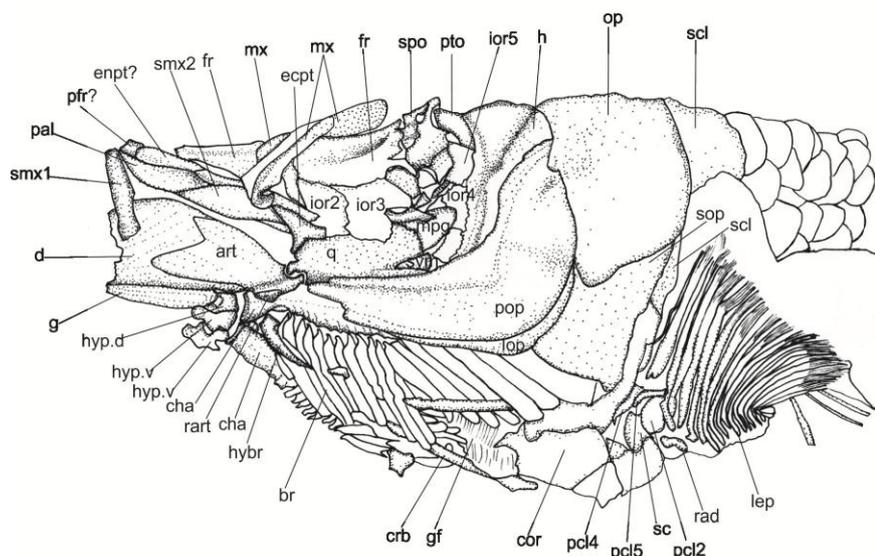


**Abb.**  
4.44. *Laminospondylus transversus* aus El Rosario. A: CPC-515. B: CPC-516. C: Rekonstruktion. Maßstab: 10 mm.

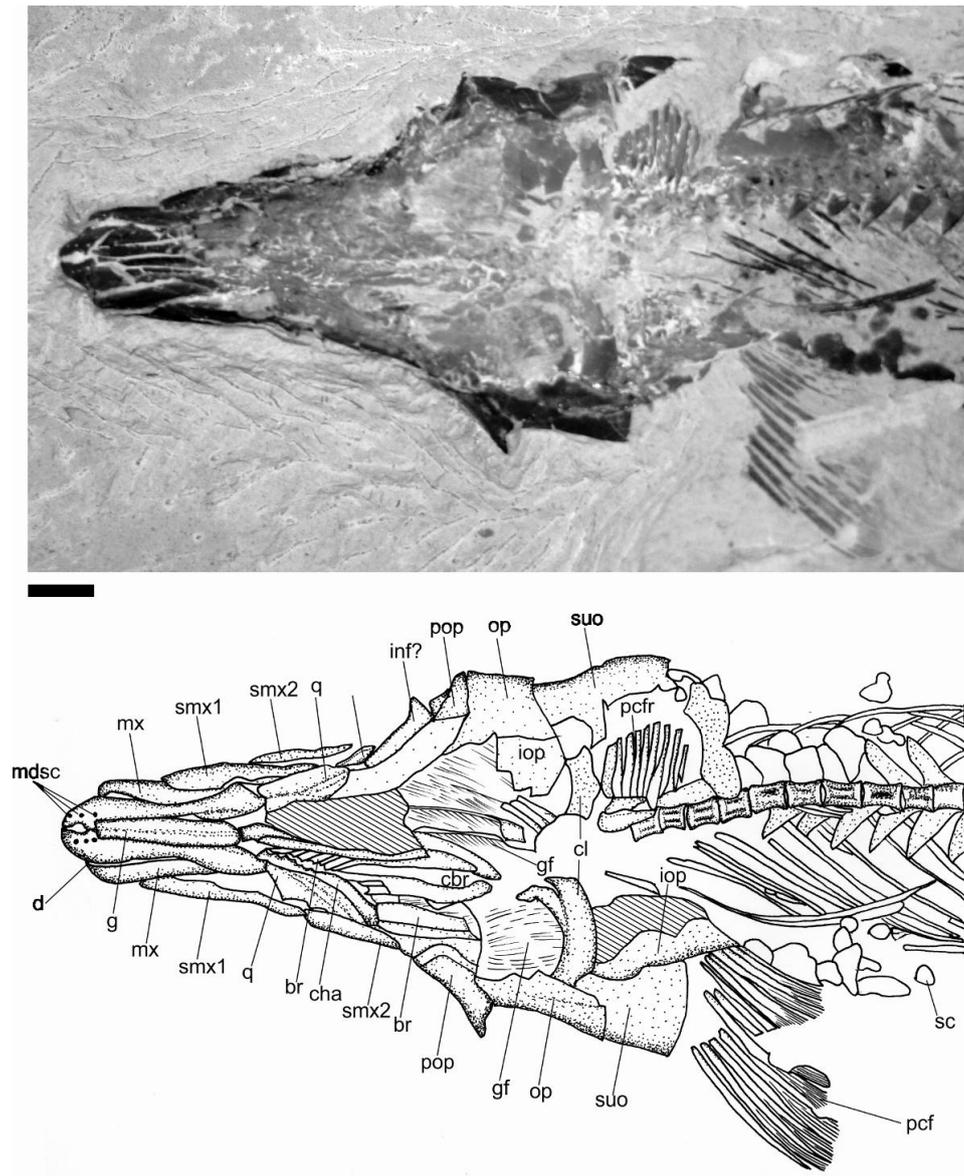
#### 4.5.1. Beschreibung

##### Schädel

Die vorliegenden Exemplare von *Laminospondylus* sind alle von der Ventralseite sichtbar. Details des Schädeldachs sind daher nicht sichtbar. Der schräg eingebettete Schädel von CPC-516 zeigt Teile der Basis des Neurocranium. Das Parasphenoid ist eine longitudinale Knochenleiste mit einem schmalen und hohen Querschnitt und parallelen Lateralkanten. Die dorsomediale Partie des Parasphenoid ist eine vertikale Lamelle, die möglicherweise das Orbitosphenoid darstellt, dass hier ein Interorbitalseptum bildet. Lateral des medianen Septum ist unmittelbar rostral des caudalen Endes auf der lateralen Flanke des Knochens das nach rostralateral geöffnete Foramen des Nervus opticus zu sehen. Die caudolaterale Ecke des Parasphenoid läuft in einen kurzen, lateral weisenden Processus basiptyergoideus aus. Vom Prooticum ist ein Teil der rostr dorsalen Partie mit dem rostralen Teil der Hyomandibulargrube zu sehen.



**Abb. 4.45.** CPC-516: *Laminospondylus transversus* aus El Rosario, Schädel. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 4.46.** CPC-517 *Laminospondylus transversus* aus El Rosario, Schädel von ventral. Maßstab: 10 mm.

Unmittelbar rostral der Hyomandibulargrube liegt das Foramen für den Hyomandibularast des Nervus facialis. Rostral des Prooticum befindet sich ein dreieckiger Knochen, möglicherweise das Autosphenoticum. Da die laterale Kante des Schädeldachs ansonsten nicht sichtbar ist, bleibt die Topographie dieses Knochens unklar.

### Suspensorium

Das Hyomandibulare ist eine trapezoidförmige Knochenplatte, die auf der Externseite von einem dorsoventralen, schwach s-förmig geschwungenen medialen Grat verstärkt wird. Dieser flache Grat weitet sich nach dorsal und endet in einer die gesamte Knochenbreite einnehmende Artikulationsfläche des Hyomandibularkopfes. Unmittelbar ventral der caudalen Hälfte des Hyomandibularkopfes öffnet sich auf der Externseite des Knochens die Fossa hyomandibularis, deren cranialer Rand durch den medialen Grat gebildet wird. Die Höhe des Hyomandibulare entspricht etwa

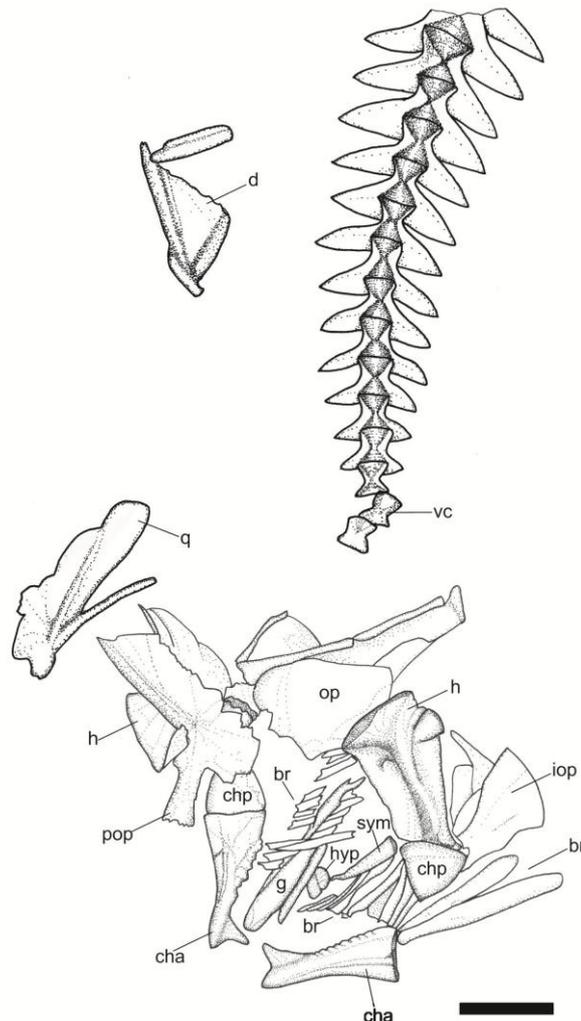
dem 1,6 fachen seiner Länge. Der caudale Rand des Hyomandibulare trägt auf Höhe seines dorsalen Viertels einen Processus opercularis mit nach caudal weisender, schwach konvex gewölbter Artikulationsfläche. Die caudale Hälfte des Ventralrandes des Hyomandibulare bildet im Bereich des medialen Grates, der an seinem ventralen Ende bis zum Caudalrand des Hyomandibulares verbreitert ist, eine nach rostroventral weisende Gelenkfläche mit dem Symplecticum. Rostral des medialen Grates ist das Hyomandibulare als nach rostral gerade begrenzte Knochenlamelle ausgebildet, die sich vom ventralen Ende des medialen Grates bis zur rostradorsalen Ecke des Hyomandibulare erstreckt.

Das Symplecticum ist in CPC-516 in originaler Position, in CPC-519AB freiliegend und vollständig von lateral sichtbar. Es ist ein nach rostral spitz zulaufender Keil mit leicht nach dorsal abgeknickter Spitze. Das Symplecticum ist etwa viermal so lang wie breit. Der caudale Rand dieses Knochenkeils ist als schwach nach caudal gewölbte Gelenkfläche ausgebildet. Hier inseriert der rostroventrale Rand des Hyomandibulare. Das Symplecticum ragt etwa um ein Viertel seiner Gesamtlänge über den caudalen Rand des Quadratum nach caudodorsal hinaus.

Das Quadratum ist longitudinal gestreckt und etwa doppelt so lang ist wie breit. Die ventrale Kante des Knochens trägt in der Mitte den nach ventrocaudal gebogenen Processus praeopercularis. Zwischen der caudalen Hälfte des Ventralrandes und dem Processus ventralis des Quadratum öffnet sich eine V-förmige Incisur, die am artikulierten Schädel die ventrale Hälfte des Symplecticums aufnimmt. Caudal- und Dorsalrand des Quadratum sind dünn und unregelmäßig geschwungen. Das rostrale Viertel des Dorsalrandes und die rostradorsale Ecke des Quadratum bilden eine gerade Suture mit dem Ectopterygoid. Der Rostralrand des Quadratum ist S-förmig geschwungen. Die rostroventrale Ecke des Quadratum trägt einen nach rostroventral weisenden, rostral abgeflachten Condylus, auf dessen Ventralseite eine halbkreisförmige Incisur den Processus articularis der Mandibel aufnimmt.

Am Schädel von CPC-516 ist der caudale Teil des linken Metapterygoids zu erkennen. Der sichtbare Teil und dessen Position zwischen Hyomandibulare und Quadratum lassen einen gerundet dreieckigen Umriss dieser Knochenplatte vermuten. CPC-516 zeigt die linke Pterygoidserie: Das Ectopterygoid ist eine hakenförmige Knochenspanne, deren rostrocaudal verlaufender Processus anterioris in etwa der Höhe des Knochens entspricht. Das rostroventral anschließende Entopterygoid ist leistenförmig und etwa fünfmal so lang wie breit. Das rostral liegende Palatinum ist über eine schräge Suture mit dem Entopterygoid artikuliert. Das Palatinum ist, wie das Entopterygoid, eine Leiste mit parallelen Seitenrändern. Die laterale Kante der Pterygoidserie trägt im Bereich der Suture zwischen Entopterygoid und Palatinum einen nach laterodorsal gebogenen Processus, der evt. dem lateralen Processus ethmoideus des Palatinum *sensu* Teller-Marshall & Bardack (1978) in *Aspöpelix* (s. u.) entspricht. Die Ventralkante des Palatinum ist schwach konvex und trägt, gleich dem Maxillare, winzige Dentikel. Die Pterygoidea sind, soweit zu erkennen, zahnlos. Im vorliegenden Material sind große Teile der Hyoidbögen erkennbar: Das posteriore Ceratohyale ist ein gerundet dreieckiger Knochen, dessen Spitze nach Caudal weist. Es ist etwa so lang wie hoch und besitzt unmittelbar rostral der caudalen Spitze des Knochens eine flache Incisur, in deren Gelenkfläche am artikulierten Tier das stiftförmige Interhyale artikuliert. Das anteriore Ceratohyale ist ein rechteckiger, mediolateral abgeflachter Knochen, der in longitudinaler Richtung etwa 2,4-mal so lang wie hoch ist. Die dorsale

Kante ist konkav und geht im rostralen Viertel in eine konvexe Wölbung über. Die ventrale Kante ist im Vergleich zur Dorsalseite des Knochens stärker konkav. In den caudalen zwei Dritteln der Ventralseite des Knochens sind von ventral gesehen 11 bis 12 kreisrunde Gruben, die Foveae branchiostegii für die Radii branchiostegii vorhanden. Die ventrorostrale Ecke des Knochens ist nach ventrorostral verlängert, reicht aber nicht über die caudoventrale Ecke des Knochens nach ventral hinaus. Dementsprechend ist die rostrale Seite des Knochens, die eine konkave Artikulationsfläche mit den Hypohyalia bildet, um ein Drittel kürzer als seine Caudalseite. Auf der Externseite der Ceratohyalia läuft, parallel zur Dorsalkante der Knochen, der longitudinale Sulcus für die Arterie des Hyoidbogens. Rostral des anterioren Ceratohyale ist an CPC-516 die Hypohyalserie von lateral zu erkennen, die sich in dorsales und ventrales Hypohyale gliedert. Das dorsale Hypohyale ist ein trapezoider bis würfelförmiger Knochen, der etwas länger als hoch ist. Die Ventralseite des Knochens ist etwas nach rostral verlängert und bildet die Kontaktfläche zum trapezoiden ventralen Hypohyale. Letzteres ist etwa um ein Viertel länger als das dorsale Gegenstück. Das rostral über die Rostralkante des dorsalen Hypohyales herausstehende Ende ventralen Hypohyale bildet einen kleinen Condylus.



**Abb. 4.47.** CPC-519A: *Laminospondylus transversus* aus El Rosario. Disartikulierter Schädel und craniale Partie der Wirbelsäule. Maßstab: 10 mm.

## Kiefer

Die Mandibel von *Laminospondylus transversus* ist dreieckig und dreimal so lang wie hoch. Ihre größte Höhe besitzt sie am Processus coronoideus, dessen Position die Länge der Mandibel in einen caudalen und rostralen Teil, etwa im Verhältnis 1:1,4, teilt. Die rostralen zwei Drittel der Mandibel werden vom Dentale gebildet, dessen ventrale Kante gerade ist. Im Bereich der Symphyse ist das Dentale schwach nach dorsomedial gekrümmt. Der Dorsalrand des Dentale ist schwach konkav. Die Ventralkante des Dentale reicht nach caudal fast bis an das Retroarticulare, berührt dieses jedoch nicht. Das Dentale besitzt drei kreisrunde Foramina mentalia (Abb. 4.45 CPC-517). Diese sind in einer rostrocaudal verlaufenden Reihe parallel zum Symphysenrand auf der Ventralseite des Dentale positioniert.

Das Articulare nimmt das caudale Drittel der Mandibel ein. Die Dorsalkante des Articulare steigt in einem schwachen, konvexen Bogen zum Processus coronoideus nach dorsal an. Die caudale Ecke des Articulare besitzt auf der Dorsalseite eine halbkreisförmige konkave Artikulationsfläche mit dem Condylus des Quadratum. Ventral des Condylus articularis sitzt ein kleines, stabförmiges Retroarticulare, welches nicht mit dem Articulare verwachsen ist. Das caudale Ende des Articulare ist schwach nach dorsal gebogen.

Der Oberkiefer setzt sich aus dem Maxillare und zwei Supramaxillaria zusammen. Das Maxillare ist leistenförmig und nur schwach nach dorsal gekrümmt. Das rostrale Ende ist nach medial gebogen. Das caudale Ende des Maxillare ist asymmetrisch gerundet, wobei die engste Krümmung dieser Rundung die caudodorsale Ecke des Maxillares umschließt. Das Maxillare ist etwa achtmal so lang wie hoch. Die Ventralkante des Maxillare trägt in unregelmäßigen Abständen zwischen 2 und 4 mm winzige stumpf-konische Dentikel von etwa 0,3 mm Höhe. Die caudalen zwei Drittel des Dorsalrandes des Maxillare werden von einem leistenförmigen ersten Supramaxillare bedeckt. Die Breite dieser Knochenleiste gleicht der des Maxillare. Caudodorsal des Maxillare und des ersten Supramaxillare liegt ein in rostrocaudaler Richtung länglich-oval umrissenes zweites Supramaxillare. Dieser Knochen ist breiter und kürzer als das erste Supramaxillare.

## Opercularserie und Gulare

Die Opercularserie ist vollständig. Das Praeoperculum von *Laminospondylus transversus* ist eine sichelförmige Knochenplatte. Der nach dorsal weisende Arm dieses Hakens hat etwa die gleiche Länge wie der nach rostral weisende Arm. Beide Arme stehen in einem Winkel von etwa 100° zueinander. Das Präoperculum ist ventral und caudoventral verbreitert. Caudal- und Ventralkante des Praeoperculum gehen in einem gleichmäßig gekrümmten Bogen in einander über. Die Dorsalkante bildet eine nach caudodorsal schwach s-förmig gekrümmte Crista hyomandibularia, die in einen spitzen Dorsalapex des Praeoperculums ausläuft. Die Oberfläche des Präoperculum ist glatt. Das Operculum ist eine gerundet rechteckige Knochenplatte und etwa 1,6-mal so hoch wie lang. Der caudale Rand ist gleichmäßig konvex und bedeckt mit seinen dorsalen zwei Dritteln das Supracleithrum. Die Rundung des Caudalrandes des Operculum zieht über die Ventralseite bis zur rostroventralen Ecke. Die Artikulationsfläche mit dem Hyomandibulare liegt auf Höhe des dorsalen Drittels des Operculum. Das Suboperculum besitzt etwa die gleiche Form und Größe wie das Operculum. Die Oberfläche von Operculum und Suboperculum ist glatt. Das Interoperculum artikuliert

ventral des Praeoperculum. Seine rostrocaudale Ausdehnung erreicht etwa drei Viertel des Praeoperculum. Das Interoperculum ist halb so hoch wie lang. Die ventrale Kante des Interoperculum verläuft parallel zur Ventralkante des Praeoperculum. Der Schädel von CPC-516 zeigt 19 linke Radii branchiostegii in artikulierter Position von lateral. 11 rostrale Radii branchiostegii sind in entsprechenden Gruben auf der Ventralseite des anterioren Ceratohyale artikuliert, die caudalen Acht setzen am posterioren Ceratohyale an. Die Radii sind acinaciforme Knochenleisten, deren Länge in etwa der Länge des anterioren Ceratohyale entspricht. Die Radii sind schwach nach caudomedial gekrümmt. Ihr distales Ende ist gerundet. Die Breite der rostralen 15 Radii entspricht einem Neuntel bis einem Zehnte ihrer Länge. Am proximalen Ende verjüngt sich die Breite der Radii branchiostegii auf einen schmalen Processus articularis. Die caudalen vier Radii werden nach caudal breiter. An CPC-516 und CPC-517 ist von ventral medial der Mandibularrami eine rechteckige, zur Sagittalebene des Tieres symmetrische Gularplatte zu sehen. Diese Knochenleiste ist etwa 4,5-mal so lang wie breit und besitzt ein halbkreisförmig abgerundetes caudales Ende. Die ventrale Oberfläche der Gularplatte ist mit schwach ausgeprägten, konzentrischen Anwachslien skulpturiert.

## **Postcranium**

### **Wirbelsäule**

Die Wirbelsäule besitzt in CPC-515 46, und in CPC-516 48 Wirbelkörper. Davon sind 28 bis 29 abdominal. Die Wirbelkörper sind sanduhrförmig. Zwischen cranialer und caudaler Gelenkfläche verlaufen auf Ventral- und Dorsalseite je drei longitudinale Stege, zwischen denen längliche Gruben liegen. Das Verhältnis von Länge zu Durchmesser der Wirbelkörper beträgt in der Körpermitte 1,2:1, an den letzten sechs Wirbeln dagegen 1:1. Die ersten beiden Präcaudalwirbel sind in das Caudalskelett mit einbezogen. Die Wirbelkörper von *Laminospondylus transversus* sind durch lanzettförmige, horizontal orientierte Transversalfortsätze gekennzeichnet, die beim lebenden Tier wohl im Septum horizontale lagen. Diese weisen in einem Winkel von 70° zur Längsachse des Tieres nach cranialateral. Die transversale Spannweite der Fortsätze ist in der Mitte der Wirbelsäule am größten und beträgt hier knapp das Doppelte des Wirbelkörperdurchmessers. Nach cranial und caudal nehmen die Transversalfortsätze kontinuierlich an Spannweite ab. Am dritten Postcranialwirbel beträgt die Länge der Fortsätze noch ein Viertel des Wirbelkörperdurchmessers, während am ersten und zweiten Postcranialwirbel lediglich nach cranial weisende Häkchen vorhanden sind. Nach caudal nimmt die Spannweite dieser Transversalfortsätze bis zum siebten präcaudalen Wirbel ab. Die Spannweite beträgt hier noch etwa ein Drittel des Wirbelkörperdurchmessers. Die letzten sechs Wirbel besitzen keine Transversalfortsätze. Die proximale Basis der Transversalfortsätze reicht von der Mitte jedes Wirbelkörpers bis zu dessen Cranialrand. Cranial jedes Wirbelkörpers greift die Basis der Transversalfortsätze auf die caudale Lateralseite des cranial gelegenen Wirbelkörpers über. Dabei konvergieren die cranialen, frei-stehenden Hälften der der Transversalfortsatzbasen nach cranial und bilden, von dorsal gesehen, einen schwalbenschwanz-förmigen Zwischenraum, der die caudale Hälfte des cranial liegenden, Wirbelkörpers aufnimmt.

Die Rippen, Hämal- und Neuralfortsätze sind fadenförmig dünn und nach caudal gebogen. Die Länge der Rippen und der abdominalen Neuralfortsätze entspricht etwa acht Wirbelkörperlängen. Die

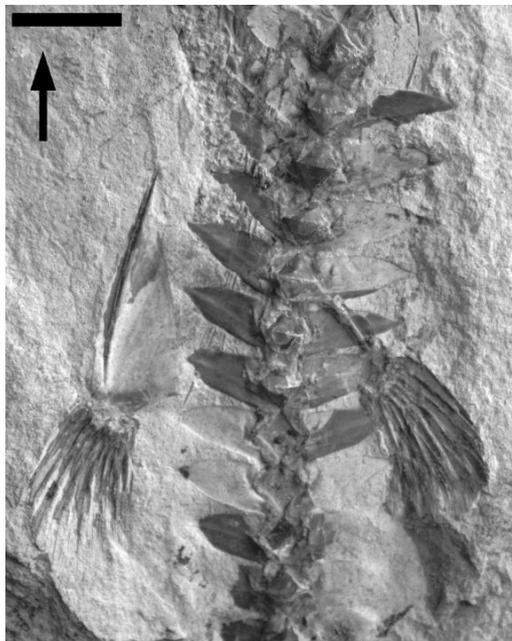
caudalen Neural- sowie die Hämalfortsätze sind nach caudal geneigt und liegen im caudalen Drittel der Wirbelsäule fast parallel zur Längsachse des Tieres.

### Schultergürtel und Pectoralis

Die Pectoralis sitzt bei *Laminospondylus transversus* auf ventraler Position. Der Schultergürtel ist am vorliegenden Material zu großen Teilen durch die Opercularia oder die Brustflosse selber verdeckt. Die Pectoralis besteht aus 19-20 Lepidotrichia, deren Länge nach caudal gleichmäßig abnimmt. Das distale Drittel der Lepidotrichia ist segmentiert und teilt sich an den Lepidotrichia 2 bis 19 in bis zu 10 einzelne Linien auf. Das erste Lepidotrichium ist das längste und bleibt auf ganzer Länge unverzweigt. Die Länge der Pectoralis entspricht etwa der Länge von acht Wirbelkörpern.

### Basipterygium und Ventralis

Die Ventralis steht caudal der Dorsalis und artikuliert zwischen dem 25. und 29. Wirbel. Die Flossenstrahlen inserieren an einem kräftigen, dreieckigen Basipterygium, dessen Länge der Länge von vier Wirbeln und dem 2,3-fachen seiner Breite entspricht. Der Lateralrand des Basipterygiums ist durch eine gerade Knochenleiste verstärkt, die cranial in einem kurzen und spitzen Processus endet. Der Knochen ist mit geraden Striae skulpturiert, die, von der medianen Kante des Knochens ausgehend, in dessen caudolateraler Ecke zusammenlaufen. Am caudolateralen Rand des Basipterygiums setzen 8 Lepidotrichia an, deren Länge gleichmäßig von lateral nach medial um ein Drittel abnimmt. Das distale Drittel der Lepidotrichia 2 bis 8 spaltet in bis zu 15 Linien auf und ist segmentiert. Das lateral liegende erste Lepidotrichium ist das längste und bleibt auf ganzer Länge unverzweigt. Die Länge der Ventralis entspricht vier Wirbelkörpern.



**Abb. 4.48.** CPC-518: *Laminospondylus transversus*. Ventrale Sicht auf die zentrale Abdominalpartie. Wirbel mit horizontalen Laminae sowie die Basipterygia mit Ventralflossen. Maßstab: 10 mm.

### Dorsalis

Eine komplette Dorsalis ist nur an CPC-515 erhalten. Die Dorsalis artikuliert zwischen dem 20. und 27. Wirbel etwa in der Körpermitte des Tieres. 12 lanzettförmige Pterygophoren tragen

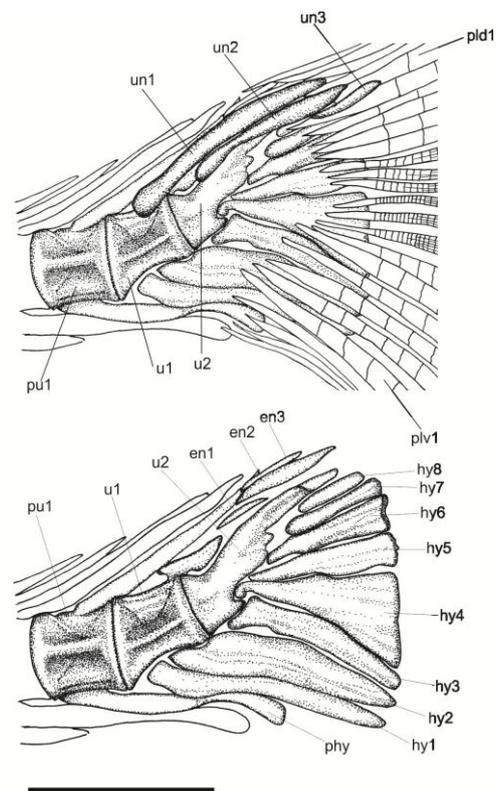
mindestens 14 Lepidotrichia. Die erste, craniale Pterygophore ist dreimal so breit wie die caudal folgenden 11. Ihre proximodistale Achse liegt fast parallel zur Wirbelsäule. Die caudal liegenden Pterygophoren weisen mit ihren proximalen Spitzen nach ventrocranial, caudad in zunehmend steilerem Winkel. Die ersten zwei Lepidotrichia sind ungeteilt und nicht segmentiert. Das vierte Lepidotrichium ist das längste der Dorsalis. Seine Länge entspricht etwa fünf Wirbeln. Die distalen Viertel der Lepidotrichia, die caudad an Länge abnehmen, sind verzweigt und segmentiert.

### Analisis

Eine Analis ist nur an CPC-515 erhalten. Diese Flosse inseriert zwischen dem 37. und 40. Wirbel und besitzt etwa 9 Lepidotrichia, die mit 8 Pterygophoren artikuliert sind. Die erste Pterygophore ist lanzettförmig verbreitert und ist craniocaudal parallel zur Ventralseite des Tieres ausgerichtet. Diese Pterygophore trägt zwei Letidotrichia. Die genaue Länge der Lepidotrichia ist nicht zu ermitteln, da die distalen, segmentierten Partien nur unvollständig erhalten sind. Insgesamt dürfte die Analis nicht höher als die Länge von drei Wirbelkörpern gewesen sein.

### Caudalskelett und Schwanzflosse

Das caudale Skelett wurde an CPC-515, CPC-516 und CPC-518 studiert. Das Caudalskelett besitzt zwei urale Centra. Die dorsale Krümmung des terminalen Wirbelsäulenendes setzt erst mit dem zweiten uralen Wirbelzentrum ein. Die Hypuralserie besteht aus sieben Elementen. Das erste urale Centrum trägt ein nach distal an Breite abnehmendes, erstes Hypurale. Das zweite Hypurale ist das breiteste. Sein Umriss von ist ein rechtwinkeliges Dreieck. Die cranial weisende Spitze artikuliert mit dem zweiten uralen Zentrum. Das dritte bis sechste Hypurale sind leistenförmige, rechteckige Knochenplatten. Ein stabförmiges 7. Hypurale schließt die Hypuralserie ab. Das erste präurale Wirbelzentrum trägt einen Neuralfortsatz, dessen Länge auf ein Viertel der Länge des cranial liegenden Neuralfortsatzes reduziert ist. Dieser Neuralfortsatz ist distal verbreitert. Der Hämalfortsatz des ersten präurale Centrums bildet das Parhypurale, welches in Form und Ausrichtung dem ersten Hypurale gleicht. Dorsal des reduzierten Neuralfortsatzes des ersten präuralen Centrums liegt ein stabförmiges Epineurale, dessen Länge zwei Dritteln des Neuralfortsatzes am zweiten präuralen Wirbel entspricht. Insgesamt besteht die Uroneuralserie aus mindesten vier Elementen, die genaue Zahl ist am vorliegenden Material aber nicht zu ermitteln. Das erste Uroneurale ist stabförmig und reicht weit nach cranial bis an das zweite präurale Wirbelzentrum. Das craniale Ende des ersten Uroneurale liegt dabei lateral des ersten präuralen Wirbelcentrums.



**Abb. 4.49.** CPC-515: *Laminospondylus transversus*. Caudalskelett mit (oben) und ohne Uroneuralia (unten). Maßstab: 10 mm.

Die Schwanzflosse ist homocerc und tief gegabelt, d. h. die längsten Lepidotrichia sind etwa 3,5-mal länger als die kürzesten Lepidotrichia. Jeder Lobus wird von 9 Hauptstrahlen gebildet. Dorsal- und Ventrallobus sind cranial drei oder vier unverzweigte Vorstrahlen vorangestellt. Der erste Hauptstrahl jedes Lobus ist unverzweigt. Die jeweils caudal folgenden beiden Lepidotrichia sind die längsten. Der zweite bis neunte Hauptstrahl jedes Lobus ist distal verzweigt. Die 18 Hauptstrahlen der Caudalis sind in rechteckige Glieder segmentiert. Abweichende Gliederform besitzen die beiden ersten Hauptstrahlen, bei denen die proximalen und distalen Gliederkanten auf der jeweiligen Außenseite der Strahlen diagonal, und auf der Medialseite orthogonal zur Längsrichtung des Strahles verlaufen.

### **Schuppen**

*Laminospondylus* besitzt große Schuppen. Diese sind cycloid und etwas höher als lang. Unmittelbar caudal der Pectoralis ist der Körper des Tieres mit etwa zehn Schuppenreihen bedeckt. Alle hier bearbeiteten Stücke zeigen Schuppen nur im cranialen Viertel der Abdominalregion. Die hohe Qualität der Erhaltung und die Vollständigkeit der Skelette sind Indizien dafür, dass die vorliegende Beschuppung in ihrer reduzierten Form vollständig ist, und das Schuppenkleid nicht durch taphonomische Prozesse beeinflusst wurde. Schon Springer (1957) vermutete, dass *Laminospondylus* caudal keine Schuppen besaß.

Die Schwanzflossenwurzel trägt dorsal und ventral je eine longitudinale Präcaudalschuppe.

### **4.5.2. Diskussion**

Die systematischen Bezüge von *Laminospondylus transversus* bleiben in der Erstbeschreibung durch Springer (1958) unklar. Der Autor vermutet, dass *L. transversus* den Elopidae zuzuordnen sei, verzichtet aber auf eine osteologisch basierte Begründung. Lediglich die auch bei den rezenten Elopidae vorkommenden Transversalfortsätze der Wirbelkörper werden als osteologische Übereinstimmung angeführt. Die systematische Relevanz dieser Fortsätze ist allerdings fraglich, da entsprechende horizontale Lateralossifikationen der Wirbelkörper innerhalb der Teleostei mehrfach innerhalb unterschiedlicher Ordnungen auftreten (Giersch et al. 2011). Zudem zeigen die Details der Transversalfortsätze in *L. transversus* und der Elopidae deutliche Unterschiede. Die Transversalfortsätze der Elopidae sind einfache Protrusionen der lateralen Wirbelkörperwand, deren longitudinale Breite sich auf die Länge des Wirbelkörpers beschränkt. Dagegen greifen die Transversalfortsätze in *L. transversus* lateral jeweils auf den cranial liegenden Wirbel über. Diese Konstruktion ist innerhalb der Teleostei einzigartig. Am hier beschriebenen Material von *Laminospondylus* ist dagegen eine Reihe von Merkmalen sichtbar, die eine systematische Zuordnung zu den Crossognathiformes *sensu* Taverne (1989) ermöglichen. *Laminospondylus* besitzt Dentikel am Palatinum; das Retroarticulare ist nicht mit dem Articulare verwachsen und nicht an der Bildung der Gelenkfläche des Kiefergelenkes beteiligt; am Quadratum reicht der Ventralfortsatz nach caudal nicht über den Caudalrand des Quadratum hinaus; das Parasphenoid ist zahnlos und trägt ein Orbitosphenoid; das Caudalskelett besitzt einen ersten Präuralwirbel mit reduziertem Neuralfortsatz; das craniale Ende der Uroneuralserie bedeckt die laterale Flanke der ersten Präcaudalwirbel; Präcaudalschuppen sind vorhanden. Abweichend von den für die Crossognathiformes genannten Merkmalen (Taverne 1989)

sind bei *Laminospondylus* das erste und zweite Hypurale im Caudalskelett nicht verwachsen. Zudem besitzt das Parasphenoid einen kleinen Processus basipterygoideus, der *sensu* Taverne (1989) bei den Crossognathiformes nicht vorhanden ist.

Die Crossognathiformes bestehen nach Taverne (1989) aus den Pachyrhizodontidae und den Crossognathidae. Cavin (2001) zeigt allerdings, dass die Crossognathiformes keine monophyletische Gruppe sind, weshalb die Crossognathidae hier als Teleostei *incertae sedis* betrachtet werden. Die Crossognathidae bestehen aus den Gattungen *Apsopelix* Cope, 1871 und *Crossognathus* Pictet, 1858, die durch eine Reihe von Apomorphien gekennzeichnet sind, welche sich auch am mexikanischen Material von *Laminospondylus* finden: Das Palatinum ist verlängert und trägt einen Processus für die Artikulation mit dem lateralen Ethmoid; die Occipitalregion des Schädels ist im Verhältnis zur Rostralregion sehr breit. Die Konfiguration der Flossen stimmt in *Laminospondylus* und *Apsopelix* überein (vergl. Woodward 1901: 348). Die extrem caudale Lage der Ventralis in *Apsopelix*, die bei 70% der SL liegt und die nach Patterson & Rosen (1977) von keinem anderen Teleosteer bekannt ist, findet sich auch bei *Laminospondylus*. Bei beiden Formen stimmt auch die Form und Größe des Basipterygium überein (vergl. Teller-Marshall & Bardack 1978: 22, Abb. 9). Zudem sind bei der Morphologie des Kiefergelenkes in *Apsopelix* und *Laminospondylus* keine Unterschiede fest zu stellen (Teller-Marshall & Bardack 1978: 16, Abb. 7). Weiterhin besitzt *Laminospondylus* eine schmale Gularplatte, die in gleicher Form auch in *Crossognathus* vorkommt (Cavin & Grigurescu 2005: 27, Abb. 3). Die Radii branchiostegii der Crossognathidae sind Gegenstand kontroverser Diskussion und Interpretation: Wenz (1965) vermutet, dass *Apsopelix* keine Branchiostegalstrahlen besitzt. Dagegen beobachten Teller-Marshall und Barack (1978) die Abdrücke von zehn bis zwölf Radii branchiostegii und vermuten, dass die komplette Serie in *Apsopelix* aus noch mehr Strahlen besteht. Cavin und Grigurescu (2005) belegen für *Crossognathus danubiensis* eine Serie von 21 breiten, spatelförmigen Branchiostegalstrahlen und vermuten, dass das Fehlen dieser Elemente in anderen Genera der Crossognathiformes allein taphonomisch begründet ist. Die aus mindestens 19 Strahlen bestehende Branchiostegialserie in *Laminospondylus* stimmt sowohl in der Anzahl als auch morphologisch mit derjenigen in *C. danubiensis* überein (Cavin & Grigurescu 2005: 10, Abb. 3) und wird hier als weiterer Beleg für die generelle Existenz von Branchiostegalstrahlen in den Crossognathidae gewertet. Das Caudalskelett von *Laminospondylus* stimmt weitgehend mit dem der Crossognathidae überein: Von den 18 für die Crossognathidae beschriebenen Merkmalen (Cavin 2001) weicht *Laminospondylus* in zwei Fällen ab und besitzt im Gegensatz zu den neun Hypuralia der Crossognathidae nur sieben Hypuralia. Zudem sind das erste und das zweite Hypurale im Unterschied zu den Crossognathidae bei *Laminospondylus* nicht verwachsen. Die Ausprägung dieser zwei Merkmale findet sich in gleicher Form in den Elopiformes (Nybelin 1971, Forey 1973) und stützt damit die Hypothese, nach welcher der phylogenetische Ursprung der elopiformen Teleostei und damit aller höheren Teleostei innerhalb der Crossognathidae liegt (Cavin 2001).

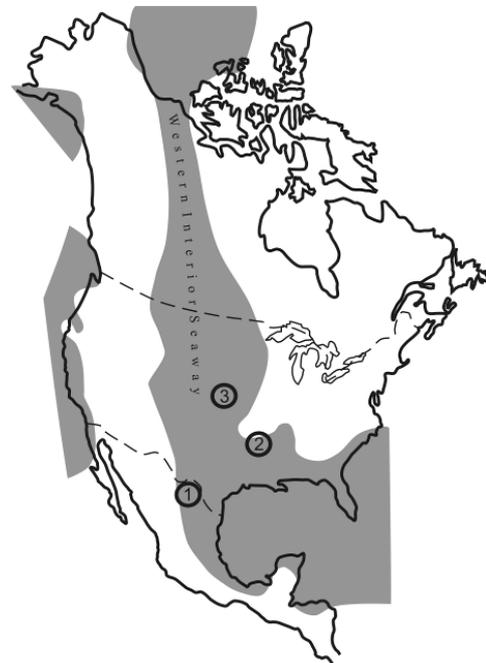
Insgesamt rechtfertigt die Übereinstimmung der diagnostischen Merkmale der Crossognathidae mit dem hier beschriebenen Material die Zuordnung von *Laminospondylus* zu dieser Familie. Die hohe morphologische Übereinstimmung von *Laminospondylus* und *Apsopelix* führte in der Vergangenheit immer wieder zu Verwechslungen. So beschreiben Stewart (1900) und Jordan (1924, Tafel 22) ein Exemplar von *Laminospondylus* (KVUP 312) als *Leptichthys agilis*, der ein Synonym zu *Apsopelix*

darstellt (Shimada & Fielitz 2006). Die Form der Transversalfortsätze, sowie die abweichende Osteologie des Caudalskelettes trennen *Laminospondylus* allerdings eindeutig von *Apsopelix*. *Laminospondylus* besteht damit neben *Crossognathus* und *Apsopelix* als dritte Gattung der Crossognathidae, und ist durch folgende Diagnose gekennzeichnet:

Crossognathider Fisch mit einer Standardlänge von 400 mm; Wirbelkörper mit horizontalen, nach cranio-lateral weisenden, lanzettförmigen Transversalfortsätzen, die nach cranial jeweils lateral auf den cranial liegenden Wirbelkörper übergreifen; Gularplatte und mindestens 19 Radii branchiostegii vorhanden; Caudalskelett mit unverwachsenem ersten und zweiten Hypurale; Hypuralserie mit sieben Elementen.

Das auffälligste Merkmal, dem ja auch Springer (1957) mit Gattungs- und Artnamen Rechnung trägt, ist die Form der Transversalfortsätze. Diese umgreifen die jeweils cranial liegenden Wirbelkörper. Dadurch entsteht eine formschlüssige Konstruktion, die offensichtlich ein postmortales Zerfallen der Wirbelsäule verhindert, was durch die taphonomischen Befunde bestätigt wird. So sind in den bekannten Exemplaren von *L. transversus* die Wirbelsäulen auch an stärker zerfallenen Individuen (Abb. 4.46) i. d. R. komplett artikuliert. Solche postmortal formschlüssigen osteologischen Konstruktionen sind innerhalb der Vertebrata ein extrem seltenes Kuriosum und innerhalb der Teleostei einzigartig.

*Laminospondylus transversus* ist aus der Austin Formation in Nordost-Texas (Springer 1957), aus dem Smoky Hill Chalk (Niobrara Formation) in West-Kansas (Schultze et.al 1982), und aus den Plattenkalken der Region Múzquiz in Coahuila, Nordostmexiko bekannt. In der Typlokalität von *Laminospondylus transversus* in Texas setzen die Funde einige Meter über dem Top des Blue Eagleford Shale im Ector Chalk (Coniacium) ein, einem basalen Member der Austin Formation (Springer 1957). Die Austin Formation bildet ein nördliches Äquivalent zu den Plattenkalken der Fundstelle „El Rosario“ (vergl. 3.3.). Darüber hinaus kommt die Art auch in Carranza, und Los Temporales vor. Die stratigraphische Reichweite der Art erstreckt sich also über das Coniacium bis ins Mittelsantonium. Nach heutiger Kenntnis ist *Laminospondylus* die häufigste Art in der Region. Paläobiogeographisch ist *Laminospondylus* wohl endemisch für den südlichen Western Interior Seaway und die nordwestlichen Bereiche des Golfes (siehe auch 6.6.).



**Abb. 4.50.** Vorkommen von *Laminospondylus transversus* im südlichen Eingangsbereich des Western Interior Seaway: 1: Fundregion Múzquiz, 2: Nordost-Texas, 3: Kansas.

#### 4.6. *Pachyrhizodus caninus* Cope, 1872

Plesion Unterordnung Pachyrhizodontoidei Forey, 1977

Familie Pachyrhizodontidae Cope, 1872

Genus *Pachyrhizodus* Dixon, 1850

*Pachyrhizodus caninus* Cope, 1872

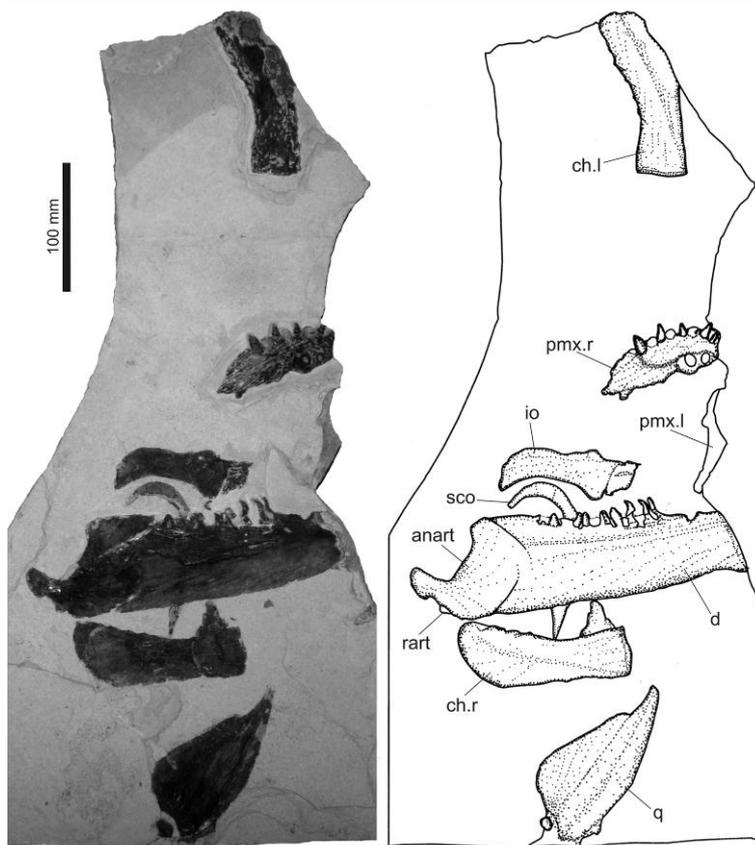
#### Material

CPC-301; Platte, die einen Teil eines disartikulierten Schädels mit linkem Maxillare, rechtem Prämaxillare und Quadratum, beiden anterioren Ceratohyalia und Teilen eines Skleralringes sowie ein Infraorbitale trägt.

Fundstelle: Vallecillo

Alter: Unterturonium

Bemerkung: Das Stück ist in Giersch et al. (2010) beschrieben (siehe Anhang V).



**Abb. 4.51.** CPC-301: *Pachyrhizodus caninus* aus Vallecillo. Teil eines disartikulierten Schädels. Maßstab: 100 mm.

Plesion Unterordnung Pachyrhizodontoidei Forey, 1977  
Familie Pachyrhizodontidae Cope, 1872  
Genus *Pachyrhizodus* Dixon, 1850

*Pachyrhizodus cf. caninus*

#### **Material**

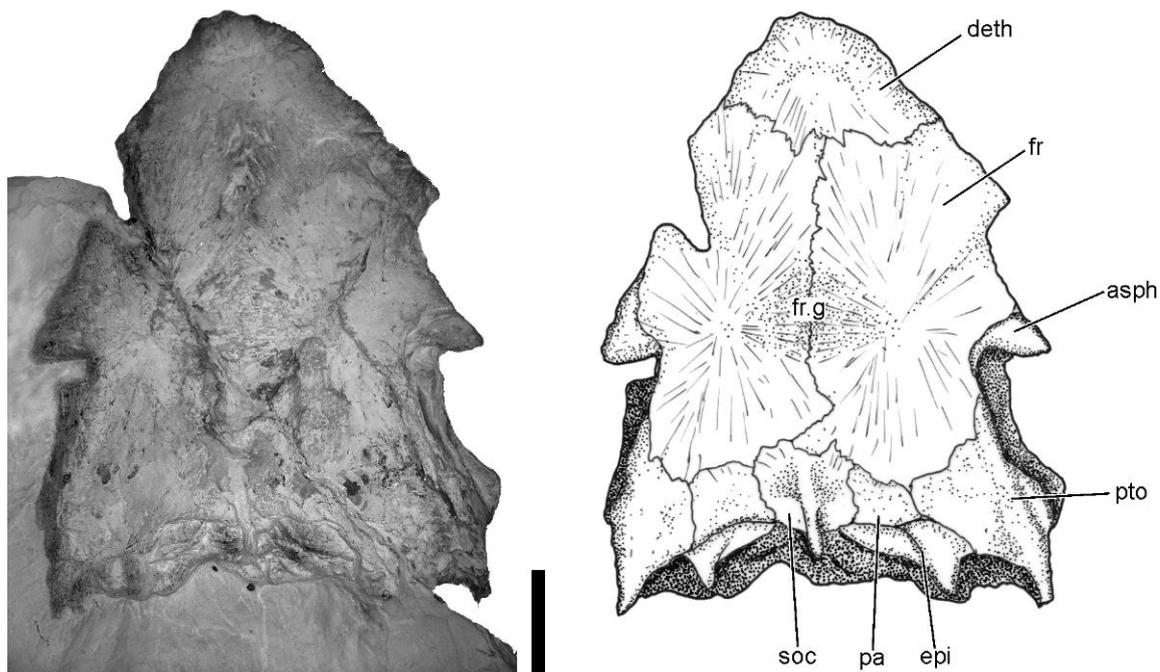
CPC-520; Isoliertes Schädeldach;

Fundort: Los Temporales

Alter: Oberes Santonium

#### **4.6.1. Beschreibung:**

Das Schädeldach ist von dorsal sichtbar. Das Schädeldach ist sehr breit, d.h. seine maximale Breite beträgt 75% seiner Länge. Die Länge des Schädeldaches beträgt 300 mm. Die breiteste Stelle des Schädels liegt im Bereich der Autosphenotica. Das Schädeldach ist in der Orbitalregion flach und in der Oticalregion konvex. Im Bereich der Ossifikationszentren der Frontalia besitzt das Schädeldach jeweils eine konvexe Wölbung, zwischen denen sich medial die konkave Epiphysenregion einsenkt. Die Frontalia nehmen etwa 80% der Externseite des Schädeldaches ein. Sie bilden eine mediale Suture, die in der rostralen Hälfte gerade, in der Epiphysenregion sinusförmig verläuft. Zwischen den Ossifikationszentren der Frontalia verläuft am Grunde der medialen Epiphysendepression ein flacher transversaler Grat. Die Frontalia besitzen ihre größte Breite rostral der Autosphenotica und werden nach caudal schmaler. Die caudalen zwei Drittel des Lateralrandes der Frontalia sind, von dorsal gesehen, konkav und bilden den dorsalen Rand der Dilatatorgrube. Die rostralen Drittel der Lateralränder sind gerade und konvergieren nach rostral gegen das Dermethmoid. Die Externseiten der Frontalia sind mit flachen Rillen skulpturiert, die radial auf die Ossifikationszentren der Knochen zulaufen. Der Caudalrand der Frontalia ist konkav und umschließt jeweils die rostralen Partien der Parietalia. Die Parietalia sind etwa doppelt so breit wie lang und medial durch das Supraoccipitale von einander getrennt. Das Supraoccipitale besitzt einen kurzen, kräftigen Supraoccipitalkamm, der sich nach dorsal nicht über die Flucht des Schädeldaches erhebt und nach caudal das Niveau des Caudalrandes des Basioccipitale nicht erreicht. Das Supraoccipitale ist etwa so breit wie lang. Lateroventral des Supraoccipitale liegen die Epioccipitalia. Die Epioccipitalia bilden das Dach und den dorsomedialen Rand der Fossae posttemporalia. Am Dorsalrand der Epiotica ist ein nach caudal weisender breiter, kurzer Processus vorhanden, der etwa so lang wie der Supraoccipitalkamm ist. Die caudolateralen Ecken des Schädeldaches werden durch die Pterotica gebildet. Die Pterotica bedecken die caudale Hälfte der dorsolateral offenen Dilatatorgrube und den größten Teil der Artikulationsgrube für das Hyomandibulare. Die rostrale Hälfte der Dilatatorgrube liegt jeweils in der Lateralwand des Autosphenoticum. Dieser Knochen besitzt an seinem dorsorostralen Rand einen kräftigen, laterocaudal weisenden Sporn unmittelbar ventral der breitesten Stelle der Frontalia. Rostral der Frontalia liegt das mediale Dermethmoid, welches die Schnauzenspitze bildet. Es ist über eine unregelmäßig gezackte Suture mit den Frontalia verbunden. Der Rostralrand des Dermethmoid ist gleichmäßig gerundet. Die externe Oberfläche des Knochens ist glatt.



**Abb. 4.52.** CPC-520: *Pachyrhizodus* cf. *caninus* aus Los Temporales. Schädeldach von dorsal. Maßstab: 50 mm.

#### 4.6.2. Diskussion

Die Proportionen und morphologischen Details von CPC-520 stimmen vollkommen mit der generellen Beschreibungen für *Pachyrhizodus* überein: Die Frontalia sind sehr groß; die Parietalia sind breiter als lang und durch ein flaches Supraoccipitale mit niedrigem Kamm getrennt (Loomis 1900). Die o. g. Depression der Epiphysenregion, die von einem flachen transversalen Grat gequert wird, ist auch in *P. megalops*, *P. salmoneus* und *P. subulidens* vorhanden (Forey 1977). Die Zuordnung von *Pachyrhizodus*-Material zu bestimmten Arten ist insgesamt schwierig, da eine alphataxonomische Revision der gesamten Familie zurzeit noch aussteht. Die zwei aus Nordamerika nachgewiesenen Arten *P. minimus* und *P. caninus* unterscheiden sich neben ihrer Größe durch die Anzahl der Medialzähne am Prämaxillare (Cope 1875, Giersch et al. 2010). Da Kieferelemente in CPC-520 fehlen und *Pachyrhizodus*-Arten keine Autapomorphien auf der Externseite des Schädeldaches besitzen, bleibt nur die Größe, um das vorliegende Stück genauer einzuordnen. Unter den acht, z. Z. als valid geltenden Arten (vergl. Forey 1977, Stewart & Bell 1994, Stewart & Hakel 2005) besitzen sechs eine Standardlänge von weniger als 500 mm. *P. basalis* aus dem English Chalk und *P. caninus* aus der nordamerikanischen Oberkreide sind dagegen signifikant größer und erreichen Standardlängen zwischen 1600 und 2000 mm (Hakel & Stewart 2003). Das vorliegende Schädeldach ist 300 mm lang und damit einer der beiden großen *Pachyrhizodus*-Formen zuzuordnen. Signifikante osteologische Unterschiede zwischen *P. basalis* und *P. caninus* beschränken sich auf die Bezahnung und die Form des Dentale (Giersch et al. 2010). Da *P. basalis* bis heute nur aus der englischen Kreide nachgewiesen ist, *P. caninus* dagegen im Western Interior Seaway und in Nordost-Mexiko verbreitet ist, wird das vorliegende Stück unter Vorbehalt *P. caninus* zugeordnet und als *Pachyrhizodus* cf. *caninus* bezeichnet.

#### 4.7. cf. *Rhacolepis* Agassiz, 1841 vel *Goulmimichthys* Cavin, 1995

Plesion Unterordnung Pachyrhizodontoidei Forey, 1977

Familie Pachyrhizodontidae Cope, 1872

Genus cf. *Rhacolepis* Agassiz, 1841 vel *Goulmimichthys* Cavin, 1995

„*Goulmimichthys*“? *roberti* Blanco & Cavin, 2003

#### Material

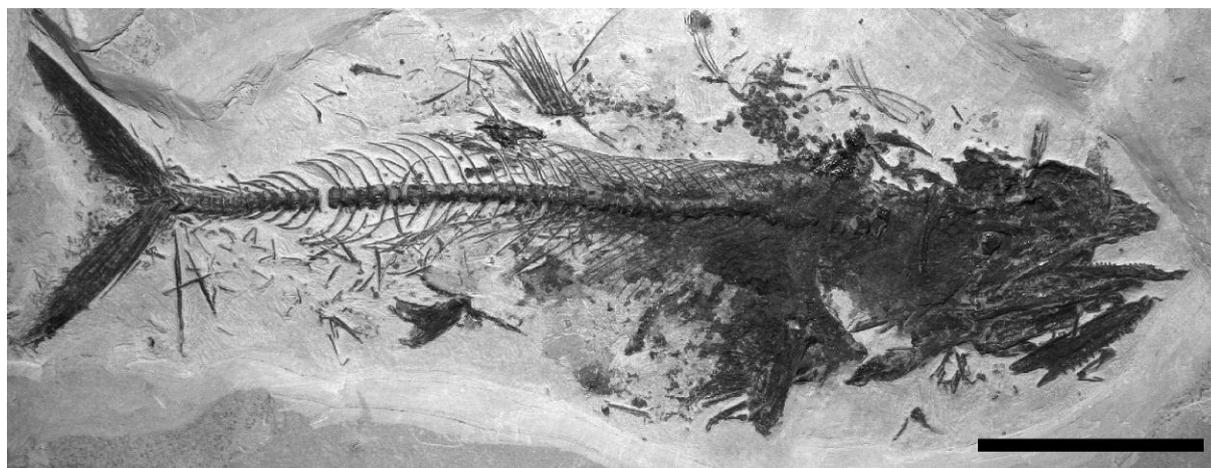
CPC-430: vollständiger Fisch, leicht disartikuliert; CPC-477: Sekundärfragment; CPC-528: primär subkompletter Fisch, Schwanzflosse fehlt; CPC-529: vollständiger Fisch, Kopf disartikuliert; CPC-530: Primärfragment; CPC-531: Sekundärfragment; CPC-532: zertriebenes Exemplar.

Fundstelle: Vallecillo

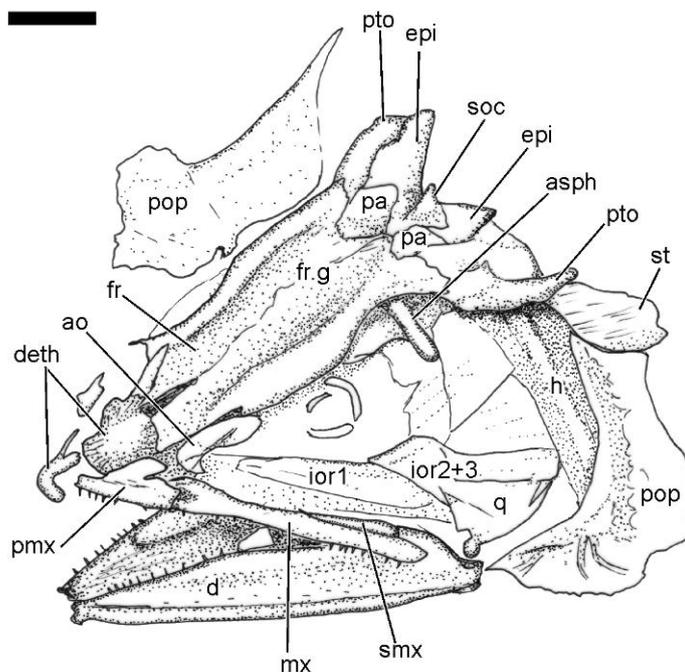
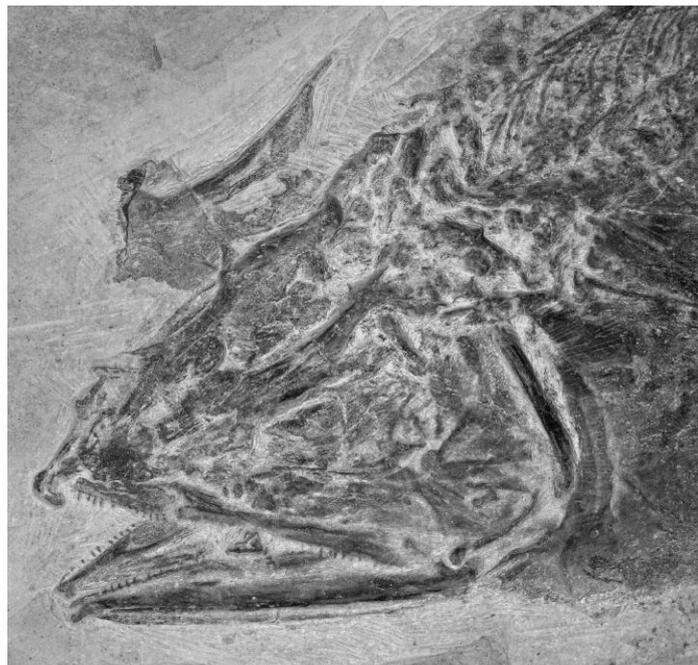
Alter: Unterturonium

#### Vorbemerkung

Die Osteologie dieses kleinen Pachyrhizodontiden ist von Blanco-Piñon (2003) ausführlich beschrieben und von Blanco & Cavin (2003) als neue Art *Goulmimichthys roberti* publiziert worden. Die Geländearbeiten im Rahmen dieser Arbeit förderten neues Material zutage. Die Untersuchung des neuen Materials nährt begründete Zweifel an der Validität von *G. roberti* und verlangt eine erweiterte systematische Diskussion. Eine Beschreibung beschränkt sich daher hier auf die diagnostisch relevanten Merkmale. Insgesamt ist die systematische Zuordnung des Materials innerhalb der Pachyrhizodontidae zurzeit nur unbefriedigend zu leisten, da zum einen eine generelle Revision der gesamten Familie fehlt, zum anderen einzelne Gattungsrevisionen vorliegen, deren Definitionen sich auf Details an dreidimensional erhaltenen und säurepräparierten Schädeln beziehen (Forey 1977, Cavin 2001). Das hier vorliegende Material aus den Plattenkalken von Vallecillo zeigt insgesamt keine Erhaltung, die einen Detailvergleich mit diesem Material erlaubt. Entscheidende Merkmale an der Unterseite des Neurocraniums sind auch nach aufwändiger und sogar abtragender Präparation nicht zu erkennen.



**Abb. 4.53.** CPC-430: *Rhacolepis* vel „*Goulmimichthys*“ *roberti* aus Vallecillo. Maßstab: 50 mm.



**Abb. 4.54.** CPC-528: *Rhacolepis* vel „*Goulmimichthys*“ *roberti*. Schädel. Maßstab: 10 mm.

#### 4.7.1. Beschreibung und Diskussion:

##### Zuordnung des Materials zu den Pachyrhizodontidae:

Blanco & Cavin (2003) stellen *G. roberti* zu den Pachyrhizodontidae, allerdings ohne entsprechende Merkmale zu diskutieren. Einen aktuellen Vorschlag gibt Cavin (2001) in seiner phylogenetischen Analyse kretazischer Teleostei, welche die Pachyrhizodontidae in der Unterordnung der Pachyrhizodontoidei folgendermaßen kennzeichnet:

- Prämaxillare mit mindestens einem medial stehenden Zahn
- Deutlich entwickelter Supraoccipitalkamm

Die zentrale Partie der Frontalia ist zwischen den Autosphenotica eingesenkt und bildet eine flache Grube in der Stirnpartie des Schädels

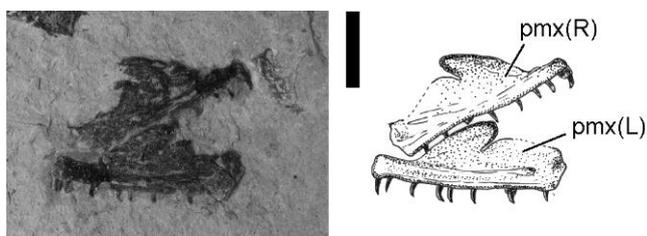
Das erste Uroneurale ist verlängert bis zum zweiten präuralen Wirbelzentrum

Hypuralia und Hämalfortsätze der ersten präuralen Wirbel sind miteinander verwachsen (Hypurapophysis *sensu* Cavin 2001)

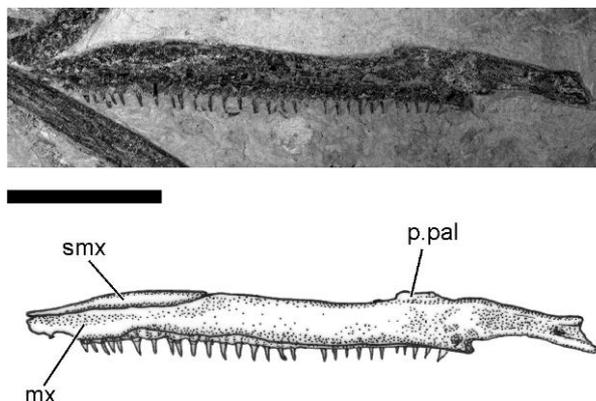
Craniales Ende des ersten Uroneurale ist gabelförmig

Es sind sechs Hypuralia vorhanden

Das Prämaxillare im Vallecillo-Material trägt acht bis elf spitzkonische Zähne, deren Kronen nach caudomedial gekrümmt sind. Der erste Zahn der Reihe steht, anders als die nachfolgenden Zähne nicht unmittelbar an der Oralkante des Prämaxillare, sondern nach medial versetzt. Ein von den Parietalia abgesetzter Supraoccipitalkamm ist vorhanden. Die Frontalia sind in ihrer medianen Partie im Transversalschnitt konkav und bilden eine flache Grube, die sich, wie bei *Rhacolepis*, nach rostral bis zum Dermethmoid ausdehnt.



**Abb. 4.55.** CPC-531: *Rhacolepis* vel „*Goulimimichthys*“ *roberti*. Prämaxillaria. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 4.56.** CPC-529: *Rhacolepis* vel „*Goulimimichthys*“ *roberti*. Maxillare und Supramaxillare. Maßstab: 10 mm.

Im Endoskelett der Caudalflosse sind die Hämalfortsätze der zwei ersten präuralen Wirbel mit dem Parhypurale verwachsen. Das craniale (proximale) Ende des ersten Uroneurale ist dorsoventral verbreitert und endet in zwei Spitzen, die nach cranial, bzw. nach cranioventral weisen und so das Bild eines „gabelförmigen“ Urales erzeugen. Von den Hypuralia sind drei Elemente erkennbar. Diese sind, wie in *Rhacolepis*, schmal, d. h. etwa dreimal so lang wie hoch (vergl. Forey 1977). Die genaue Anzahl ist nicht erkennbar. Die ventrale Hypuralplatte ist die breiteste und ist vermutlich ein Ergebnis der Fusion von erstem und zweitem Hypurale. Die Fusion von Hypuralelementen ist typisch für Pachyrhizodontidae (Forey 1977, Taverne 1996, Cavin 2001). Abgesehen von der genauen Anzahl

der Hypualia, ist die Gesamtheit der für die Pachyrhizodontidae diagnostischen Merkmale am vorliegenden Material nachzuweisen. Die von Blanco und Cavin (2003) vorgenommene Zuordnung zu den Pachyrhizodontidae ist damit gültig.

Innerhalb der Familie sind z. Z. die Gattungen *Pachyrhizodus*, *Rhacolepis*, *Goulmimichthys* und *Tingitanichthys* valid. Nach Cavin (1995, 2001) zeichnet sich *Goulmimichthys* durch folgende Merkmale aus:

Supraoccipitale überragt das Neurocranium caudal.

Epioccipitale und Pteroticum bilden caudal weisende Sporne aus.

Exoccipitale erreicht das Parasphenoid nicht, und umschließt das Foramen magnum dorsal und ventral.

Das Parasphenoid besitzt zwei laterale Laminae.

Vomer mit kleinem rostralen Zahnfeld.

Fünf freie Infraorbitalia.

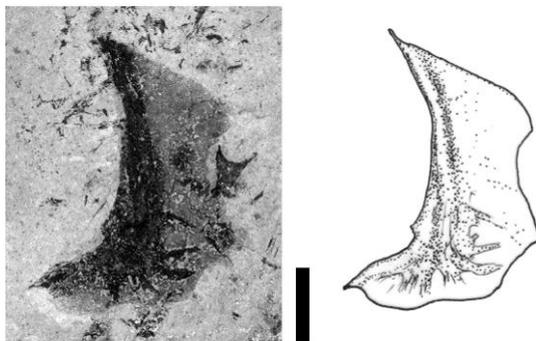
Entopterygoid mit kleinen Zähnen.

Palatinum mit breitem Maxillarprozessus.

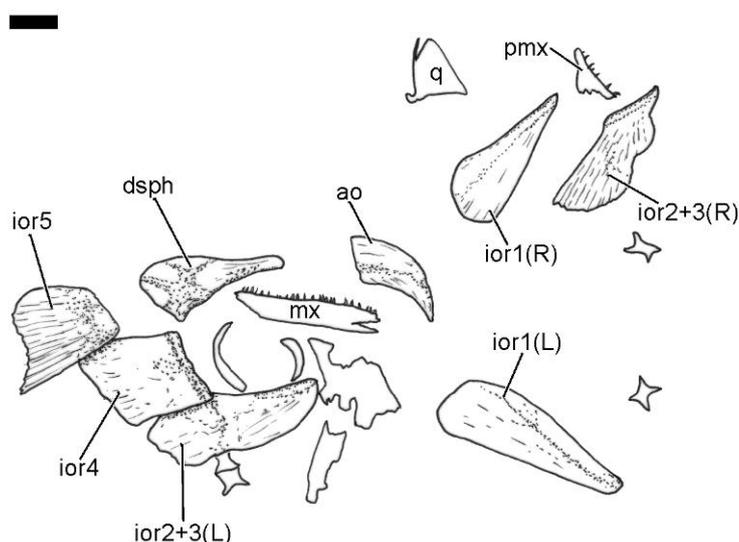
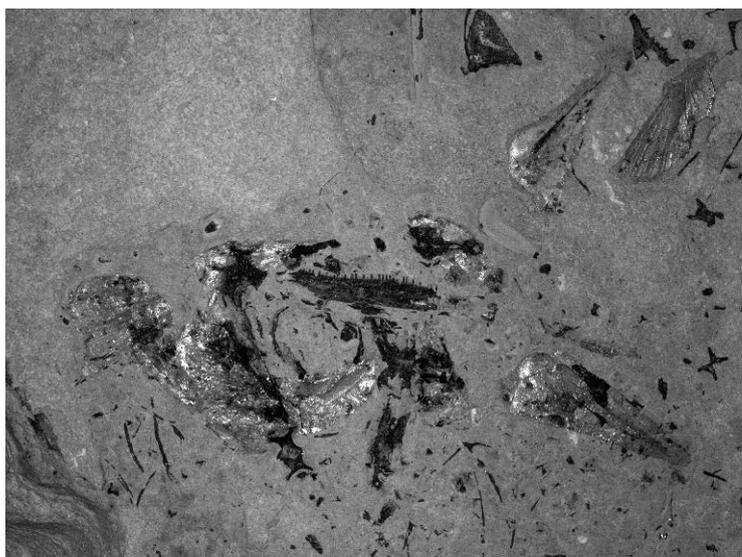
Präoperculum mit breitem, dorsalem Schenkel.

Beckenknochen mit dünnem, cranial weisendem Processus, stark vergrößerter, abgerundeter Ischial- und medial ausgedehnter Iliacregion.

Am vorliegenden Material endet der Supraoccipitalkamm caudal auf der Höhe des Epioccipitales. Ein das Neurocranium caudal überragendes Supraoccipitale ist nicht sichtbar. CPC-528 zeigt caudale Sporne an Exoccipitale und Pteroticum. Diese sind, wie in *Rhacolepis*, spitz und unterscheiden sich von *Goulmimichthys*, der neben einem spitzen Pteroticum-Caudalfortsatz, auch einen stumpf abgerundeten Fortsatz am Epioccipitale trägt. Das Exoccipitale und das Foramen magnum sind erkennbar. Vom Parasphenoid sind im vorliegenden Material die rostralen zwei Drittel sichtbar. Dieser Knochen ist im Bereich der Orbita dünn und leistenförmig und geht ohne laterale Verbreiterung in rostral in den Vomer über. Die ventrale Oberfläche des Vomer ist runzelig, ähnlich wie in *G. arambourgi*, und könnte hier winzige Zähne getragen haben.

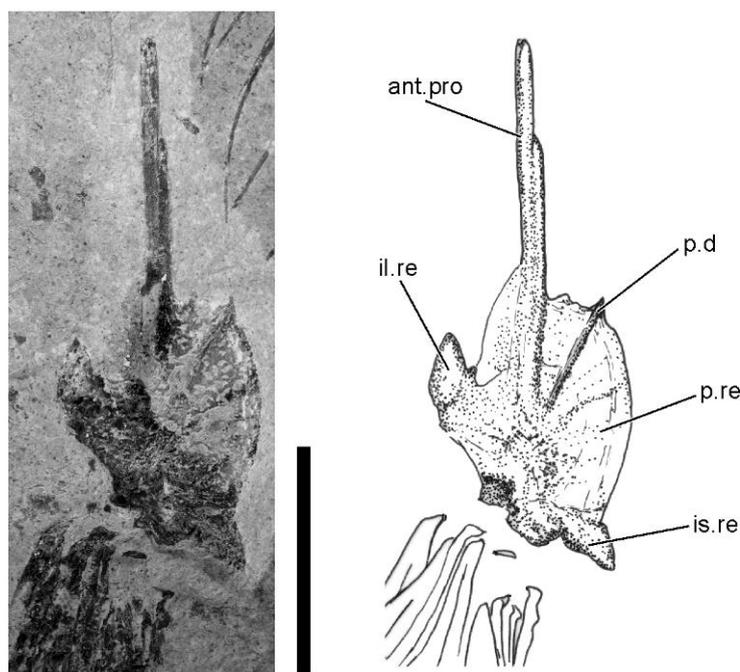


**Abb. 4.57.** CPC-531: *Rhacolepis* vel „*Goulmimichthys*“ *roberti*. Präoperculum. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 4.58.** CPC-532: *Rhacolepis* vel „*Goulmimichthys*“ *roberti*. Dermalknochen der Circumorbitalserie. Maßstab: 10 mm.

Der hier diskutierte Pachyrhizodontide besitzt vier freie Infraorbitalia. Zweites und drittes Infraorbitale sind verwachsen und bilden in der Caudoventralregion der Orbita eine große Infraorbitalplatte, die etwa dreimal so lang wie hoch ist. Der Dorsalrand der Orbita wird von einem breiten Dermosphenoticum gebildet, dessen caudale Partie fast so lang wie das vierte Infraorbitale ist. Die gleiche Anordnung findet sich an *Rhacolepis*. Das Entopterygoid ist unvollständig erhalten, scheint aber zahnlos und glatt zu sein. Die genaue Form und Dimension des Palatinum ist nicht erkennbar. Das Präoperculum besitzt, wie in *G. arambourgi* und *Rhacolepis*, ein Längen-Höhen-Verhältnis von etwa 1 : 1,2. Der Caudalrand ist, wie in *Rhacolepis*, konkav. Das rostrale Ende des horizontalen Schenkels zeigt eine rostroventral geöffnete halbkreisförmige Einbuchtung, wie sie auch für *G. arambourgi* und *Rhacolepis*, im Gegensatz zu *Pachyrhizodus*, kennzeichnend ist.

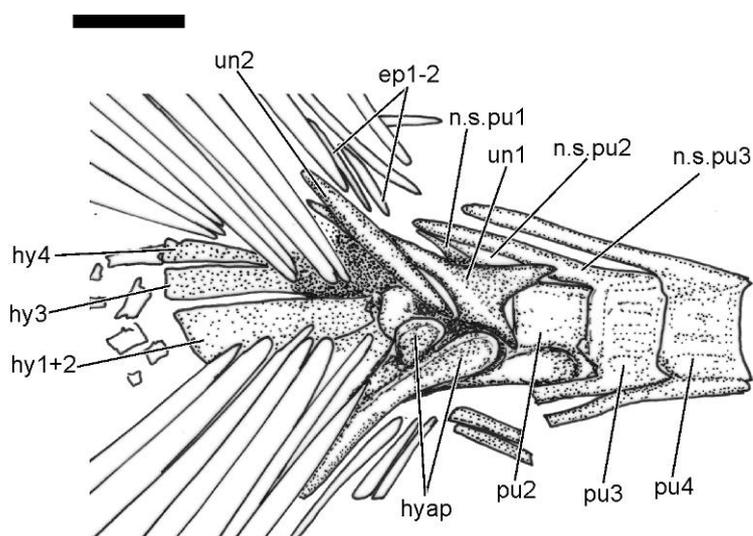
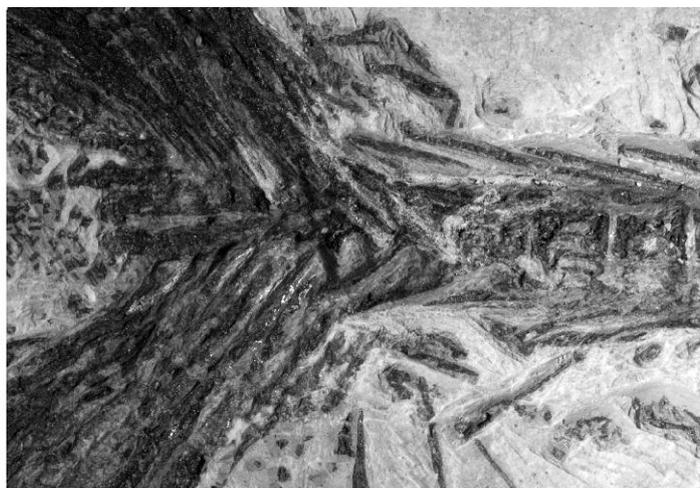


**Abb. 4.59.** CPC-530: *Rhacolepis* vel „*Goulmimichthys*“ *roberti*. Beckenknochen. Maßstab: 10 mm.

Der Beckenknochen des kleinen Pachyrhizodontiden aus Vallecillo besitzt einen cranial weisenden schlanken anterioren Processus, der auf zwei Dritteln seiner Länge frei steht. Im caudalen Drittel schließt sich medial die Pubisregion an. Diese Region ist eine medial rundlich umrissene Knochenlamelle, die von einem cranoimedial weisenden Pubis-Dorn durchquert wird. Dessen Spitze ragt etwas über Rand der Lamelle heraus. Die Ischiumregion ist stumpf abgerundet und verdickt. Lateral schließt sich die Ilium-Region an, deren laterale Kante cranial in eine cranial laterale weisende Spitze ausläuft.

Die Analyse des hier verwendeten Materials zeigt, dass sich nur wenige Merkmale der Diagnose für *Goulmimichthys* zuordnen lassen. Einzig die Bezahnung des Vomer und der freistehende anteriore Processus des Beckens sind in ähnlicher Form an *Goulmimichthys* zu finden und unterscheiden sich von *Rhacolepis*, dessen Vomer zwei einzelne, kräftige Zähne trägt. Am Beckenknochen von *Rhacolepis* ist die Pubisregion weit nach cranial ausgedehnt, und erreicht die Spitze des anterioren Processus. Allerdings gleicht die spitz ausgeformte Iliumregion des vorliegenden Pachyrhizodontiden der spitz zulaufenden Iliumregion in *Rhacolepis*. Weder *Goulmimichthys* noch *Rhacolepis* besitzen einen Pubisdorn. Dieses Merkmal hat der hier diskutierte Pachyrhizodontide mit *Tingitanichthys* gemeinsam, dessen Beckenknochen aber völlig anders proportioniert ist. Der Beckenknochen von *Pachyrhizodus* ist unbekannt. In den weiteren, für *Goulmimichthys* diagnostischen Merkmalen, unterscheidet sich das mexikanische Material und weist weitgehende Übereinstimmungen mit *Rhacolepis* auf. Neben den hier genannten Merkmalen, gibt es weitere Übereinstimmungen mit *Rhacolepis*: Die Zähne an Maxilla und Prämaxilla sind gleichgroß. *Pachyrhizodus* besitzt dagegen Prämaxillarzähne, die größer als die Maxillarzähne sind. *Tingitanichthys* besitzt eine gänzlich abweichende Bezahnung mit unterschiedlich großen Zähnen innerhalb der einzelnen Zahnreihen. Das Prämaxillare in *Goulmimichthys* ist unbekannt. Die Form der Artikulation des Maxillare mit dem Prämaxillare, welches durch einen rostral weisenden Processus am Maxillare gebildet wird, der an einem rundlichen Dorsalprocessus des Prämaxillare angreift, gleichen

sich in *Rhacolepis* und dem Vallecillo-Material vollkommen. Im Caudalskelett gleichen die relativ schmalen Hypuralia eher den entsprechenden Elementen an *Rhacolepis*, als denen an *Goulimichthys*, *Pachyrhizodus* und *Tingitanichthys*, deren Hypuralia durchweg breiter sind.



**Abb. 4.60.** CPC-430: *Rhacolepis* vel „*Goulimichthys*“ *roberti*. Caudalskelett. Maßstab: 10 mm.

Insgesamt ist „*Goulimichthys roberti*“ also *Rhacolepis* deutlich ähnlicher, als den anderen Gattungen der Pachyrhizodontidae. Da aber an Vomer und Becken und evtl. in der Pterygoid-Bezahnung Unterschiede zu *Rhacolepis* bestehen, wir hier noch auf eine Synonymisierung verzichtet, da die Diagnose der Familie einer Revision unter Einbeziehung des europäischen, nordamerikanischen und australischen Materials bedarf. Erst dann ist zu entscheiden, ob die osteologischen Unterschiede zu *Rhacolepis* Autapomorphien sind, oder eine neue Gattung begründen. Bis dahin wird der kleine Pachyrhizodontide aus Vallecillo als cf. *Rhacolepis* vel „*Goulimichthys*“ *roberti* bezeichnet.

Blanco-Piñon (2003) und Blanco & Cavin (2003: 302-303) nennen neun diagnostische Merkmale für *G. roberti*, die hier kurz einzeln diskutiert werden:

*Standardlänge 300-400 mm*

Unabhängig von der Tatsache, dass Standardlängen an Fischen generell ungeeignet für Artdefinitionen sind, gleicht die angegebene Länge der von *G. arambourgi* (und *Rhacolepis*).

*Prämaxilla mit Dorsalprocessus*

Dieses Merkmal findet sich formgleich auch an *Rhacolepis* und *Pachyrhizodus*.

*Maxilla mit rundlichem Processus in der Mitte der Länge des maxillaren Dorsalrandes.*

Der am Holotyp von *G. roberti* (UANL-FCT-280) beschriebene und abgebildete Processus liegt am Beginn des rostralen Drittels der Maxilla und nicht in der Mitte (vergl. Blanco & Cavin 2003: 3003, Abb. 3). Es ist der in allen Pachyrhizodontiden vorhandene Processus palatinale, der am Beginn des rostralen Maxillarprocessus liegt, welcher mit dem Prämaxillare artikuliert. Auch an den Paratypen, die alle gut erhaltene Maxillaria zeigen, ist dieser Processus in seiner rostral (also außerhalb) der Mitte liegenden Position sichtbar. Das am Holotyp leicht disartikulierte Prämaxillare suggeriert vermutlich dem Autor ein längeres, lateral durch das Prämaxillare verdecktes Maxillare. Kein einziges der sieben neu untersuchten Maxillaria trägt einen „Mittelprocessus“.

*Zahnloser Vomer*

Blanco-Piñon (2003) und Blanco & Cavin (2003) interpretieren den Dorsalprocessus des Prämaxillare des Holotyps fälschlicherweise als Vomer, während Blanco-Piñon (2003) das Dermethmoid als Prämaxillare fehlinterpretiert (vergl. Blanco-Piñon 2003: 149, Abb. 10.10.). Tatsächlich besaß *G. roberti* wahrscheinlich Zähne am Vomer, ähnlich *G. arambourgi* (s. o.).

*Konische, caudad gekrümmte Zahnkronen von 2 mm Länge in Maxilla und Mandibel.*

Diese finden sich formgleich in *Rhacolepis* (vergl. Forey 1977).

*Pectoralis eher schräg als horizontal zum Ventralrand des Körpers liegend.*

Bekanntlich handelt es sich bei der Pectoralis um ein bewegliches Organ, welches daher äußerst anfällig für taphonomische Prozesse ist. Es liegt daher auf der Hand, dass die Erhaltung in Plattenkalken (*G. roberti*) kompaktionsbedingt anders ist als eine dreidimensionalen Erhaltung in Konkretionen (*G. arambourgi*). Damit ist die unterschiedliche Stellung der Flosse im Bezug zum Ventralrand des Körpers zu erklären. Unabhängig davon sind im Material von *G. roberti* aufgrund der Rotationsfähigkeit der Flosse unterschiedlichste Stellungen der Pectoralis erhalten. Das Merkmal hat keine diagnostische Relevanz.

*Pectoralis mit 15-17 Strahlen.*

*Dorsalis mit 21 Strahlen.*

*Ventralis mit 16 Strahlen.*

Die Anzahl der Flossenstrahlen unterscheidet sich nur marginal von denen der anderen Gattungen der Pachyrhizodontidae. Auch *G. arambourgi* besitzt 15 Pectoralstrahlen. Die

Ventralstrahlzahl variiert in *G. roberti* zwischen 13 und 16 und unterscheidet sich damit nicht von *G. arambourgi*. Für die anderen Flossen fehlen innerhalb der Pachyrhizodontidae Vergleichszahlen.

Damit ist deutlich, dass die publizierte Art *G. roberti* aus Vallecillo bis jetzt unzureichend definiert ist. Eine Neufassung der Art muss im Zusammenhang mit der Revision der Pachyrhizodontidae geschehen. Dies bleibt zukünftiger Forschung vorbehalten.

#### 4.8. *Tingitanichthys heterodon* (Arambourg, 1954)

Unterordnung Pachyrhizodontoidei Forey 1977

Familie Pachyrhizodontidae Cope 1872

Genus *Tingitanichthys* Taverne, 1996

*Tingitaichthys heterodon* (Arambourg, 1954)

1954, *Histiothrissa heterodon*, Arambourg: Abb. 22; Tafel IV, 2; Tafel V, 1-2

1996, *Tingitanichtys heterodon*, Taverne: Abb. 1-5

##### Material

CPC-489, UANL-FCT-VC-243

Fundstelle: Vallecillo

Alter: Unterturonium

##### Diagnose (emendiert):

Kleiner, untersetzt-fusiformer Teleosteer mit breitem Kopf und SL bis 300 mm. Dermethmoid groß und flach. Schädel lateroparietal. Stirnregion konkav bis auf Höhe der Autosphenotica. Kleines Supraoccipitale ohne Mittelkamm. Palatinum, Vomer, Parasphenoid und Ectopterygoid zahnlos. Entopterygoid mit Dentikeln. Basaler Scleroticalknochen vorhanden. Buccalrand von Praemaxillare und Maxillare komplett bezahnt. Ein Supramaxillare. Dentale mit zwei unterschiedlich großen Zahntypen besetzt. Retroarticulare nicht an der Bildung der Articulationsfacette für das Quadratum beteiligt. Mandibel ohne deutlichen Processus coronoideus und am Quadratum ventral des Orbitahinterrandes artikuliert. Kein Antorbitale. Caudale Infraorbitale vergrößert, die Wangenregion bedeckend. Vertikaler Arm des Praeoperculum dreimal so lang wie horizontaler Arm. Posttemporale so lang wie Frontale. Ventral- und Dorsalarm des Cleithrum gleichlang. Postcleithrum vorhanden. Von 46 bis 50 praeuralen Wirbeln sind 19 caudal. Dorsalis lang, setzt dorsal des 10. oder 11. Wirbels an und besteht aus V+39 Strahlen. Analis setzt ventral des 34. oder 35. Wirbels an und besteht aus III+15 Strahlen. Dorsalis und Analis enden caudal an der Schwanzflossenbasis. Pectoralis so lang wie  $\frac{1}{4}$  SL. Ventralis in Abdominalposition. Caudalis besteht aus 19 Strahlen, 17 davon verzweigt. Praeurale, Urale I und Urale II nicht verwachsen. Neuralfortsatz an Praeurale II reduziert. Drei Paar Uroneuralia, das erste bildet ein großes Stegurale. Das zweite ist das längste. Parhypurale mit Praeurale I verwachsen. Hypurale I und II an ihrer Basis, und mit Urale I verwachsen. Praecaudalschuppen vorhanden. Körper mit kleinen Cycloidschuppen bedeckt.

#### 4.8.1. Beschreibung

##### Proportionen

*Tingitanichthys heterodon* ist ein kleiner, gedrungen-fusiformer Teleosteer mit einer Standardlänge von bis zu 230 mm. Die Länge des Kopfes nimmt ein Drittel der Standardlänge ein. Die maximale Körperhöhe liegt knapp caudal des Schultergürtels im Bereich des Dorsalflossenansatzes und entspricht knapp 40% der SL.

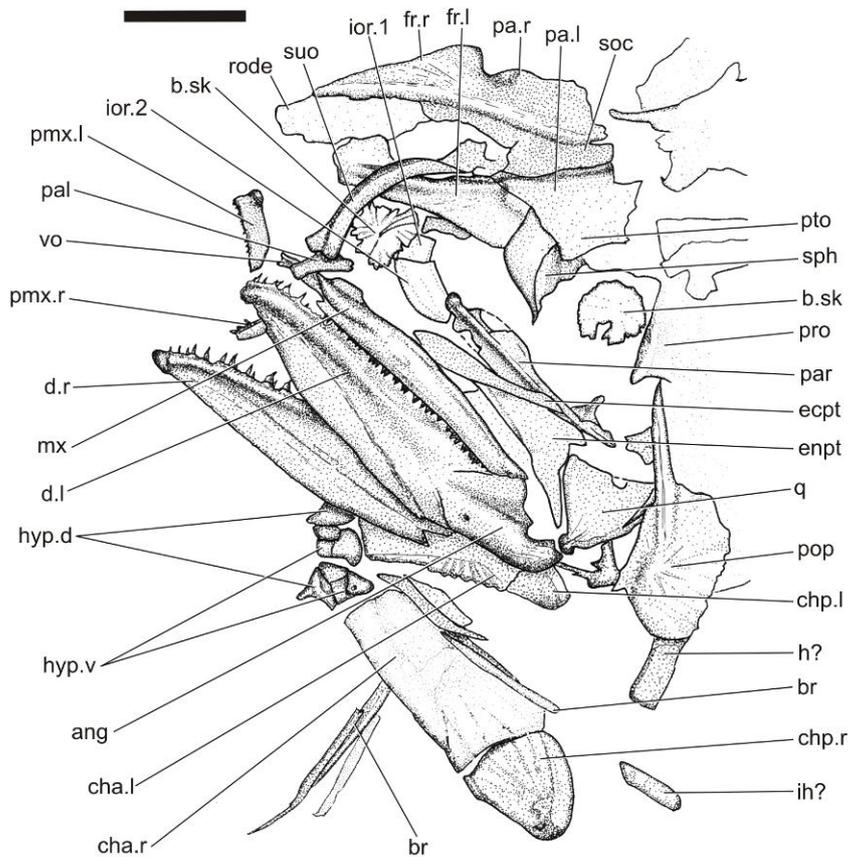
Am artikulierten Schädel in Lebendstellung endet die Maulspalte rostral terminal und verläuft, schräg nach ventrocaudal geneigt, bis unter die Mitte der Orbita.

##### Schädel

Der Schädel, insbesondere der Hirnschädel, ist im Gegensatz zu allen anderen Skelettregionen am vorliegenden Material disartikuliert und schlecht erhalten. Dieser Befund zeigt auf, dass *Tingitanichthys* einen, im Verhältnis zum Körper, breiten Schädel hatte. Dieser wurde bei lateraler Einbettung des Fisches während der frühdiagenetischen Kompaktion des umgebenden Sedimentes in verstärktem Maße verdrückt.

##### Schädeldach und Neurocranium

Das Frontale ist der größte Knochen des Schädeldaches. Das Frontale ist von dorsal gesehen keilförmig. Der mediane und laterale Rand divergieren im Winkel von etwa 30° nach caudal. Der Caudalrand verläuft rechtwinkelig zum Lateralrand. Hier schließt sich caudal das Autosphenoticum an. Der caudodorsale Rand des Frontale grenzt an Pteroticum und Parietale. Der Oberfläche des Frontale sitzt ein longitudinaler Grat auf. Dieser zieht von der rostralen Spitze des Knochens in schwach nach lateral geschwungenem Bogen bis zur dorsomedianen Ecke des Frontale. Von dorsal gesehen, ist die Stirnpartie zwischen den beiden Graten der Frontalia eine konkave, longitudinale Grube. Diese erreicht caudal den Rostralrand des Supraoccipitale. Das rostrale Drittel des Längsgrates ist nach lateral als Dach über den parallel zu dem Grat verlaufenden supraorbitalen Nervenkanal ausgezogen. Die caudalen zwei Drittel des Kanals liegen innerhalb des Knochens. Die lateral des Frontalgrates liegende Oberfläche des Knochens ist mit feinen Striae skulpturiert, die radial zur dorsomedianen Ecke des Frontale konvergieren. Zwischen den rostralen, spitz zulaufenden Enden der Frontalia liegen die caudalen zwei Drittel eines medianen Mesethmoid. Dieser Knochen ist eine dünne, schwach verknöcherte Platte, welche die rostrale Spitze des Schädeldaches bildet. Das Mesethmoid ist etwa doppelt so lang wie breit und rostral stumpf abgerundet. Lateral des rostralen Endes des Frontale liegt ein rechteckiges laterales Ethmoid. Dieser Knochen ist etwa doppelt so hoch wie lang. Rostraler und caudaler Rand des Knochens sind schwach konkav und konvergieren etwas nach dorsal. Die caudolaterale Partie des Schädeldaches wird vom Pteroticum gebildet. Dieser Knochen ist rechteckig und etwas länger als breit. Die Länge des Pteroticum entspricht etwa der Hälfte der Länge des Frontale. Die Oberfläche des Parietale zeigt eine feine Striation. Die radial angeordneten Striae konvergieren zur rostromedianen Ecke des Pteroticum. Der dorsale Rand des Pteroticum ist gerade und bildet eine Suture mit dem dorsomedial liegenden Parietale. Das Parietale hat von dorsal gesehen eine rechteckige Grundform und ist etwa dreimal so lang wie breit. Nach rostral



**Abb. 4.61.** CPC-489: *Tingitanichtys heterodon*. Details des Schädels. Maßstab: 10 mm.

wird das Parietale etwas breiter. Das Parietale trägt die caudale Fortsetzung des Frontalgrates und des supraorbitalen Nervenkanals. Der Grat flacht in der Mitte des Parietale ab und läuft zum Dorsalrand des Knochens hin aus. Rechtes und linkes Parietale sind durch ein medianes, nach caudal breiter werdendes und flaches Supraoccipitale getrennt. Damit liegt in *Tingitanichthys* der lateroparietale Zustand vor.

Das Autosphenoticum sitzt in einer dreieckigen Aussparung des lateralen Schädeldachrandes und wird rostral von Frontale und caudal von Pteroticum begrenzt. Der Caudalrand des Frontale und der Rostralrand des Pteroticum treffen in einem Winkel von etwa 80° aufeinander und umschließen die mediane Hälfte des Autosphenoticum. Das Autosphenoticum ist von dorsal gesehen rautenförmig und endet lateral in einem spitzen Fortsatz. Die Breite des Autosphenoticum entspricht der halben Länge des Frontale. Ventral des linken Frontale ist in CPC-489 der Ventralrand des Orbitosphenoid zu erkennen, ein Interorbitalseptum existiert aber nicht.

### **Schädelbasis**

Von der Schädelbasis sind Vomer, Parasphenoid und der rostroventrale Teil des Prooticum sichtbar. Dieser Teil des Prooticum ist eine dreieckige Knochenplatte, die im artikulierten Schädel die Orbita nach caudal abschließt. Der rostrale, nach dorsal verlaufende Rand ist durch einen lateral überragenden Grat verstärkt. Das Parasphenoid ist gerade und etwa so lang wie die Lateralkanten von Frontale und Autosphenoticum zusammen. Das Parasphenoid verbreitert sich ventral des caudalen Orbitalrandes nach dorsolateral in einen dreieckigen Processus, der in CPC-489 eine Breite von fünf mm einnimmt. Dieser artikuliert mit dem Prooticum und evtl. dem Pteroshenoticum. Ein Processus basiptygoideus ist nicht vorhanden. Das Parasphenoid ist im Querschnitt kreuzförmig mit zwei vertikalen, medianen Laminae, die dorsal und ventral einer horizontalen Lamina aufsitzen. Die dorsale mediane Lamina verbreitert sich nach rostral, im rostroventralen Bereich der Orbitae, bis auf eine Höhe von drei mm. Die lateral überstehenden (im Querschnitt horizontalen) Laminae des Parasphenoid reichen etwa zwei mm weiter nach rostral als die vertikalen Partien. Dieses rostrale Ende des Parasphenoid ist zu einem rostral abgerundeten Processus verlängert, der in die entsprechende konkave Aussparung am caudodorsalen Ende des Vomer passt. Der Vomer ist von lateral rechteckig, nach rostral etwas an Höhe zunehmend. Die caudoventrale Partie greift am artikulierten Schädel von ventral unter das abgerundete Ende des Parasphenoid. Die Länge des Vomer entspricht einem Drittel der Parasphenoidlänge. Lateral ist der Vomer von einer longitudinalen Rinne durchzogen.

Die zentrale, mediane Partie der Orbita wird von einer basalen, kreisförmigen Knochenscheibe eingenommen, die eine ins Kreiszentrum reichende Nut für den Durchtritt des Sehnervs besitzt. Dieser basale Orbitalknochen ist paarig und besitzt auf seiner lateralen Oberfläche eine Skulptur aus radial verlaufenden Striae, die in einen serraten Rand münden. Taverne (1996) interpretierte diesen Knochen am Holotyp von *Tingitanichthys* als medianes unpaares, ventral ein Interorbitalseptum bildendes Orbitosphenoid. CPC-489 aus Vallecillo zeigt aber, dass *Tingitanichthys* kein ventral verknöchertes Orbitosphenoid besitzt, und diese Struktur am lebenden Tier stattdessen eine paare, basale Knochenscheibe auf der Medianseite des Augapfels darstellte.

### **Orbitalserie**

Von den lateralen Zircumorbitalknochen ist wenig erhalten: Das Supraorbitale ist ein stabförmiger Knochen, der am artikulierten Schädel parallel zum lateralen Rand des Frontale liegt und an den Enden spitz zu läuft. Das Supraorbitale ist schwach gebogen und etwa zehnmal so lang wie breit. Sein rostrales Ende liegt lateral des lateralen Ethmoids, sein caudale Ende erreicht am artikulierten Schädel die rostrolaterale Ecke des Autosphenoticum. Von der Infraorbitalserie sind erstes und zweites Infraorbitale teilweise sichtbar: Das erste Infraorbitale ist gerundet rechteckig und begrenzt die Orbita nach rostral. Caudoventral schließt sich das zweite Infraorbitale an, welches etwa doppelt so lang wie das erste ist. Diese Knochenplatte hat einen konkaven Rostralrand. Der Ventralrand ist schwach konvex, der Dorsalrand konkav. Das zweite Infraorbitale wird nach caudal um etwa ein Viertel schmaler und besitzt einen konvexen Caudalrand.

### **Suspensorium und Hyopalatinumserie**

Vom Hyomandibulare ist am vorliegenden Material nur das ventrale Ende erkennbar. Dieses ist eine (im sichtbaren Bereich) gerade, vertikal stehende Knochenleiste, deren ventrales Ende rechteckig umrissen ist. Das Ventralende des Hyomandibulare ist in CPC-489 drei mm breit. Vom Metapterygoid sind dorsal des Quadratum undefinierbare Reste erkennbar. Das Quadratum ist ein gleichseitiges Dreieck von etwa zehn mm Kantenlänge. Seine ventrale Spitze ist etwas nach rostral verlängert und trägt den Gelenkkopf des Unterkiefergelenkes. Der Gelenkkopf ist rostroventral abgeplattet. Der schwach konvexe Ventralrand des Quadratum ist in seiner rostralen Hälfte durch einen lateralen Grat verstärkt. Dieser Grat läuft in der caudalen Hälfte des Randes in den Processus ventralis des Quadratum aus, der mit einer Länge von fünf mm den Dorsalrand des Quadratum nicht erreicht. Zwischen der caudalen Hälfte des Ventralrandes des Quadratum und dem Processus ventralis sitzt das keilförmige, maximal ein mm breite Symplecticum. Der Dorsalrand des Quadratum steht in Kontakt mit dem Metapterygoid und ist gerade. Am Rostralrand des Quadratum artikuliert die caudale Hälfte des stabförmigen Ectopterygoid, welches fast bis zum Gelenkkopf des Quadratum herab zieht. In seiner rostralen Hälfte knickt das im artikulierten Schädel nach rostradorsal weisende Ectopterygoid etwa um 10° nach rostral ab. Medial dieser Hälfte schließt sich das Entopterygoid an, welches von dorsolateral gesehen eine nach rostral spitz zulaufende, keilförmige Knochenplatte ist. Das Entopterygoid ist an seinem caudalen Ende etwa viermal so breit wie das Ectopterygoid und insgesamt so lang wie das Parasphenoid. Der Caudalrande des Ectopterygoid ist konvex. Ob das Entopterygoid medial bezahnt ist, kann nicht entschieden werden. (vergl. Taverne 1996). Das im artikulierten Schädel rostral an Ecto- und Entopterygoid anschließende Palatinum ist am vorliegenden Material disartikuliert und etwa 15 mm nach rostral verschoben. Dieser Knochen ist länglich-hakenförmig und etwa so lang wie die Höhe des lateralen Ethmoid. Das Palatinum besitzt auf halber Länge einen kleinen dreieckigen Processus, an den sich caudal im Dorsalrand des Knochens eine konkave Grube anschließt. Der genaue Kontakt zwischen Palatinum und lateralem Ethmoid, bzw. Prämaxillare, ist nicht mehr festzustellen. Die rostrale Hälfte des Palatinum ist zu einem rostrolateral weisenden, zwei mm langen Processus verlängert, der am artikulierten Schädel in die entsprechend nach rostral geöffnete Aussparung des Maxillare greift und so das Widerlager für die Drehbewegung des Oberkiefers bildet.

In CPC-489 sind die Ceratohyalia sichtbar: Das posteriore Ceratohyale ist gerundet-dreieckig und in etwa so groß wie das Quadratum. Der Dorsalrand des Knochens besitzt in seinem caudalen Drittel eine flache Eintiefung für die Artikulation des Interhyale. Rostral schließt sich das anteriore Ceratohyale an, welches doppelt so lang wie das posteriore Ceratohyale ist. Der Caudalrand ist gleichmäßig konkav und steht auf ganzer Länge in Kontakt mit dem entsprechend konvexen Rostralrand des posterioren Ceratohyale. Der Dorsalrand des anterioren Ceratohyale ist gerade, der Ventralrand schwach konkav. Beide Ränder konvergieren nach rostral im Winkel von etwa 20°. Im Ventralrand sind mindestens zehn halbrunde konvexe Gruben für die Artikulation der Branchiostegalia vorhanden, die der Ventralrand des Knochens ein serrates Aussehen verleihen. In der lateralen Oberfläche des anterioren Ceratohyale befindet sich eine flache Rinne. Diese verläuft auf drei Viertel der Höhe des Knochens parallel zum Dorsalrand des Knochens. Zusätzlich zieht ein flacher Grat von der rostroventralen zur caudodorsalen Ecke des anterioren Ceratohyale über die laterale Oberfläche. Der Rostralrand des anterioren Ceratohyale trägt die Artikulationsflächen für das dorsale und das ventrale Hypohyale. Das ventrale Hypohyale ist ein in etwa würfelförmiger Knochen, dessen Länge einem Viertel der Länge des anterioren Ceratohyale entspricht. Die Höhe des ventralen Hypohyale entspricht etwa drei Vierteln der Höhe des Rostralrandes des anterioren Ceratohyale. Der Caudalrand des ventralen Hypohyale ist konvex und artikuliert in einer entsprechenden flachen Grube in der Rostralseite des anterioren Ceratohyale. Rostral und lateral besitzt das ventrale Hypohyale eine umlaufende Grube, die auf der lateralen Oberfläche des Knochens zur caudodorsalen Ecke zieht. Das dorsale Hypohyale ist ein pyramidaler Knochen, dessen Basis die Länge des ventralen Hypohyale einnimmt und mit einer kleinen, zentralen konvexen Wölbung in eine flache Grube der dorsalen Oberfläche des ventralen Hypohyale artikuliert. Die Spitze des dorsalen Hypohyale trägt einen vertikal weisenden Processus von 1,5 mm Länge. In die laterale Oberfläche des dorsalen Hypohyale öffnet sich eine tiefe Grube.

### **Opercularserie**

Das Präoperculum ist schmal, dorsoventral gestreckt und etwa viermal so hoch wie lang. Der vertikale Schenkel ist etwa dreieinhalb Mal so lang wie der horizontale Schenkel. Die Rostralränder beider Schenkel treffen caudolateral des Unterkiefergelenkes im Winkel von 160° auf einander. Der Caudalrand ist gleichmäßig konvex und geht in der caudoventralen Partie des Praeoperculum in den stärker gekrümmten Ventralrand über. Der Rostralrand des Praeoperculum ist verdickt. In dieser lateral verstärkten Partie verläuft die Rinne für den Präoperculum-Nerv direkt parallel zum Rostralrand. Im ventralen Drittel des Praeoperculum zweigen etwa acht sekundäre Äste des Praeoperculum-Nervs radial in die Fläche des Knochens ab. Das Operculum ist der größte Knochen der Serie. Er hat einen unregelmäßig-ovalen Umriss und ist etwa doppelt so hoch wie lang. Rostral- und Caudalrand verlaufen parallel und in etwa senkrecht zur Wirbelsäule. Die Länge des Operculum nimmt etwas mehr als ein Drittel der gesamten Schädellänge ein. Ein Suboperculum scheint vorhanden zu sein, seine genaue Form ist aber nicht erkennbar. Von den Branchiostegalrippen sind nur Fragmente ohne spezifische Eigenschaften überliefert. Die größte Länge der einzigen potentiell vollständigen Branchiostegalrippe gleicht in etwa der Länge des anterioren Ceratohyale. Diese Branchiostegalrippe ist im proximalen Viertel schwach gekrümmt, ansonsten gerade.

## **Kiefer**

### **Oberkiefer**

Das Prämaxillare ist eine rechteckige Knochenleiste und etwa dreimal so lang wie hoch. Dorsal- und Ventralrand verlaufen in den rostralen drei Vierteln parallel. Im caudalen Viertel des Knochens biegt der Dorsalrand nach caudoventral. Das rostrale Viertel des Dorsalrandes wird von einem flachen, 1 mm hohen, lateral konkaven Processus eingenommen. Der Rostralrand des Praemaxillare ist schwach konkav. Der Ventralrand des Praemaxillare ist schwach konkav und trägt 17 spitzkonische Zähne. Die Zahnkronen sind nicht ganz einen Millimeter hoch und im Bezug zur Ventralrandkante des Praemaxillare etwa 5° – 10° nach caudal geneigt. Caudal des Praemaxillare liegt das leistenförmige Maxillare. Dieser Knochen ist dreimal so lang wie das Praemaxillare und etwa sechsmal so lang wie hoch. Der Ventralrand ist gerade, der Dorsalrand gleichmäßig konvex. Im rostralen Viertel nimmt der Knochen an Breite zu. Hier entspringt auf halber Höhe des Knochens der gerade nach rostral gerichtete Processus praemaxillaris, der etwa sieben mm lang ist und nach rostral in eine Spitze ausläuft. Medial dieses Processus verläuft eine longitudinale Grube, die den lateral liegenden Processus praemaxillaris von dem median liegenden dorsalen Processus articularis des Maxillare trennt. Dieser Processus ist flach (2 mm hoch) und dorsal ganz schwach konvex. Die gabelähnliche Struktur aus beiden Processus greift am artikulierten Schädel um den lateralen Processus des Palatinum und stellt damit den einzigen Artikulationspunkt des ansonsten freien Maxillare dar. Die mittlere Partie der lateralen Oberfläche des Maxillarknochens ist im caudalen Drittel schwach konvex nach lateral, im mittleren Drittel schwach konkav nach medial eingewölbt. Der Zahnrand des Maxillare trägt 34 spitzkonische Zähne, deren Kronenhöhe 1 mm erreicht und damit etwas höher als die der Prämaxillarzähne ist. Die Zähne des Maxillare stehen rechtwinkelig zum Zahnrand und besitzen unregelmäßige Zahnabstände, die zwischen 0,5 und 0,9 mm variieren. *Tingitanichthys* besitzt ein stabförmiges Supramaxillare, welches dorsal und parallel des dorsalen Maxillarrandes liegt. Die Länge des Supramaxillare entspricht zwei Dritteln der Maxillarlänge. Das Supramaxillare reicht vier mm weiter nach caudal als das Maxillare und ist etwa 20-mal so lang wie hoch.

### **Unterkiefer**

Der Unterkiefer ist keilförmig, mit geradem Ventral- und Dorsalrand und viermal so lang wie hoch. Ventral- und Dorsalrand konvergieren mit etwa 10° gegen die Symphyse. Der Processus coronoideus steht auf Höhe des caudalen Fünftels des Unterkiefers und hebt sich etwa 1 mm über den Alveolarrand heraus. Direkt caudal der Symphyse ist das Dentale schwach nach ventral gebogen. Die laterale Oberfläche des Dentale ist von zwei longitudinalen Gruben durchzogen, die gegen die Symphyse konvergieren. Die dorsale Grube ist flach und hoch und verläuft direkt ventral und parallel des Alveolarrandes. Im Bereich der Symphyse wird diese Grube sehr schmal (< 1mm), läuft aber bis auf die Rostralseite der Symphyse durch. Die ventrale Grube verläuft parallel zum Ventralrand des Dentale auf Höhe des ventralen Viertels des Knochens. Diese Grube ist nach ventrolateral offen und enthielt am lebenden Tier den Mandibular-Nerv. Die Symphysenfläche ist klein und hochoval mit einem maximalen Durchmesser von einem knappen Millimeter. Im Querschnitt besitzt das Dentale seine größte Breite direkt ventral des Alveolarrandes. Die Bukkalseite ist konvex, die Lingualseite konkav. Ventral dieser Partie konvergieren Bukkal- und Lingualseite nach ventral und enden in ventral

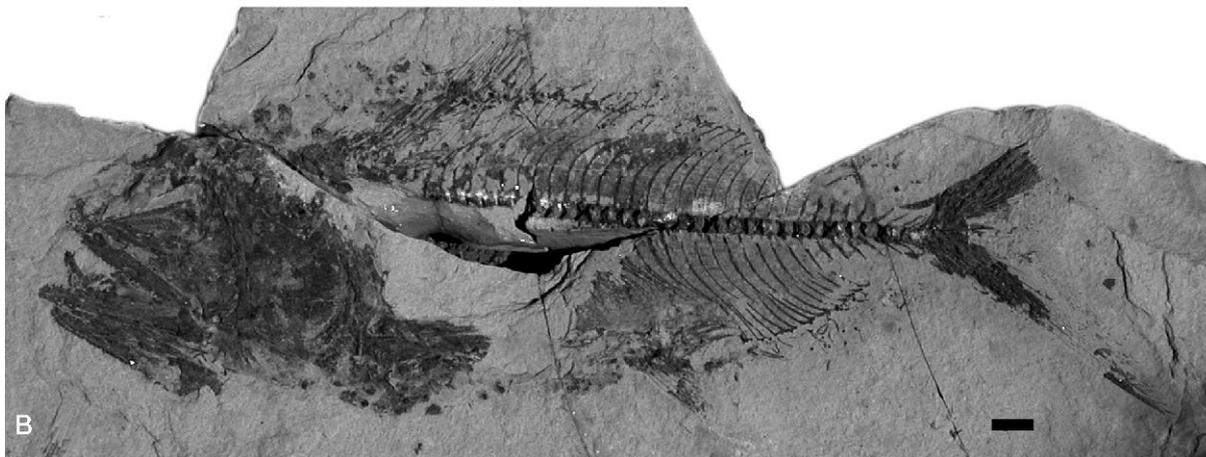
in einer dünnen, nach lingual gekrümmten Knochenplatte. Der Alveolarrand des Dentale trägt zwei Zahntypen: Größere Zähne mit einer Kronenhöhe von 1,5 mm und kleinere Zähne, deren Kronenhöhe 0,8 mm nicht übersteigt. Alle Kronen sind spitzkonisch. Die größeren Zähne stehen auf der Außenkante des Alveolarrandes in unregelmäßigen Abständen zwischen 1 und 2 mm und besitzen im basalen Fünftel breite Kronenbasen. Die Kronen dieser Zähne sind etwas nach lingual gekrümmt. Die kleineren Zähne stehen etwas lingual der größeren in deren Zwischenräumen ohne eine durchgehende linguale Zahnreihe zu bilden. Die genaue Anzahl der Zahnkronen ist nicht zu ermitteln, da am vorliegenden Material kein Alveolarrand komplett zu sehen ist. Eine Extrapolierung der sichtbaren Zahnabstände legt nahe, dass das Dentale mindestens 18 große und 25 kleine Zähne trägt.

Das Angulare nimmt knapp das caudale Drittel des Unterkiefers ein und greift mit seiner gerundeten rostralen Partie etwa 8 mm in den entsprechenden Sulcus im Caudalrand des Dentale. Die Ventralkante des Angulare läuft nach caudal in den Processus articularis des Unterkiefers aus, der ein Drittel der Länge des Angulare einnimmt. Die ventrocaudale Partie des Processus articularis wird von einem stabförmigen, 3 mm langen Retroarticulare gebildet. Das Retroarticulare ist nicht an der Bildung der Gelenkfläche für den Gelenkkopf des Quadratum beteiligt. Diese Gelenkfläche ist eine halbkreisförmige Eintiefung auf der Dorsalseite des Processus articularis. Die Caudalkante des Angulare ist schwach konkav und verläuft schräg vom Processus coronoideus zum Unterkiefergelenk. Diese Strecke entspricht einem Achtel der Unterkieferlänge.

### Wirbelsäule

Mit der Disartikulation des Hirnschädels sind an den vorliegenden Stücken auch die cranialen Wirbel disloziert und nicht vollständig überliefert. Die genaue Anzahl der Wirbelkörper ist daher nicht zu ermitteln. Die mit Hilfe der Wirbelkörpergröße rekonstruierte Wirbelsäule wird aus nicht weniger als 46, maximal aber aus 50 präuralen Centra bestanden haben. Davon sind 19 Centra caudal. Die Centra sind minimal höher als lang und sanduhrförmig eingeschnürt. Die Länge der Wirbel nimmt an den ersten beiden präuralen Centra um 40% ab. Die Hämapophysen nehmen von cranial nach caudal an Länge zu und erreichen an den beiden caudal liegenden Abdominalcentra eine Länge, die gut dem doppelten Wirbeldurchmesser entspricht. Innerhalb der Caudalwirbel nimmt die Länge der Hämalbögen nach caudal auf einen Bruchteil der Wirbeldurchmessers ab. Hämal- und Neuralbögen stehen an den cranialen Caudalwirbeln im rechten Winkel zur Hauptachse der Wirbelsäule. An den cranial liegenden Wirbeln sind die Hämapophysen und Neuralbögen um etwa zwei bis fünf Grad aus der Senkrechten im Bezug auf die Wirbelsäule nach caudal geneigt. Innerhalb der fünfzehn präuralen Wirbel neigen sich die Neural- und Hämalbögen, im Bezug auf die Wirbelsäule, von 90° auf 15° nach caudal. Neural- und Hämalfortsätze sind gleichmäßig nach caudal gebogen und maximal so lang wie sieben Wirbelkörper. Ab dem fünfzehnten präuralen Wirbel nimmt die Länge der Fortsätze nach caudal auf zwei Wirbeldurchmesser ab. Ab dem elften präuralen Wirbel sind die Fortsätze gerade. Die Rippen sind schwach und gleichmäßig gebogen und ihr Durchmesser nimmt nach distal gleichmäßig von 0,8 mm auf 0,1 mm ab. *Tingitanichthys* besitzt in der cranialen Körperhälfte eine Serie haarfeiner Epineuralia, deren Länge nach cranial von drei auf sieben Wirbelkörperlängen zunimmt. An CPC-489

sind zwischen 18. und 25. Wirbel ventral der Wirbelsäule die Reste einer Serie von Epipleuralia zu erkennen.



**Abb. 4.62.** *Tingitanichtys heterodon* aus Vallecillo. A: CPC-489. B: UANL-FCT-VC-243. Maßstab: 10 mm.

## **Gürtel und paare Flossen**

### **Schultergürtel und Pectoralis**

*Tingitanichtys* besitzt ein großes, unregelmäßig umrissenes Posttemporale, dessen Länge der des Frontale gleicht. Das Posttemporale ist etwa doppelt so lang wie hoch und besitzt in seinem Ventralrand drei konkave Einbuchtungen, die sich nach ventrorostral, ventral und ventrocaudal öffnen. Die ventrorostrale und ventrale Bucht sind durch Processus getrennt. Diese stehen am artikulierten Schädel mit dem Supraoccipitale und dem Epioccipitale in Kontakt. Ventral des Posttemporale ist in CPC-489 der ventrale Teil eines Supracleithrum zu erkennen: Dieser Knochen endet ventral in einer lanzeolaten Spitze. Das höchste Element des Schultergürtels ist das mondsichelförmige Cleithrum, dessen rostraler Rand die Krümmung des Caudalrandes von Operculum und Suboperculum nachzeichnet. Das Cleithrum ist fünfmal höher als breit und knapp so hoch wie der Schädel. Seine maximale Breite besitzt das Cleithrum auf halber Höhe. Der Caudalrand des Cleithrum verläuft in

seiner ventralen Hälfte, direkt dorsal der Scapula, halbkreisförmig konkav. In der Mitte des Caudalrandes sind Teile eines leistenförmigen Knochens sichtbar, die zu einem Postcleithrum gehören könnten. Die Scapula ist ein massives gleichseitiges Dreieck, dessen Caudalrand S-förmig geschwungen ist. Am Rostralrand öffnet sich das Scapularforamen, welches hier hochoval ist und einen Durchmesser besitzt, der einem Viertel der Länge des Rostralrandes entspricht. Die Scapula trägt einen, schwach nach caudal gebogenen dorsalen Processus. Die Pectoralflosse ist aus 17 Strahlen aufgebaut, wobei der erste Strahl der Längste ist. Seine Länge entspricht einem Viertel der Standardlänge. Der erste Strahl ist mehr als doppelt so breit wie der ventral Folgende und auf seinem distalen Fünftel segmentiert. Die ersten drei oder vier Strahlen scheinen ungeteilt zu sein. Die davon ventral stehenden verzweigen sich in ihrem distalen Drittel.

### **Becken und Ventralis**

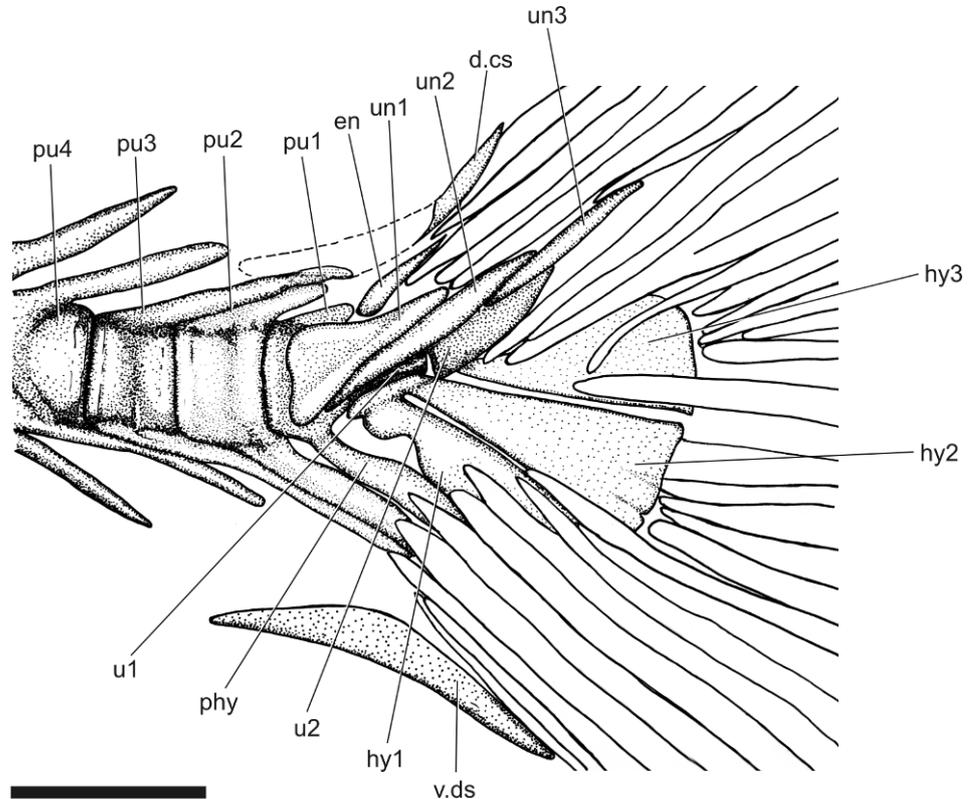
Das Basipterygium ist eine rhombische Knochenplatte, deren Länge etwa fünf Wirbelkörpern entspricht. Diese Platte spannt sich zwischen drei Processus auf. Der längste ist der Processus anterioris. Er weist nach rostral und trennt die median liegende Pubis- von der lateral liegenden Iliumregion. Der um die Hälfte kürzere Pubis-Processus verläuft diagonal von der caudalen Ecke bis in die Pubis-Region. In einem Winkel von 80° im Bezug auf den Pubis-Processus erstreckt sich der Ilium-Processus laterorostral bis an die Spitze der Ilium-Region. Die drei Processus laufen in der caudalen Ecke zusammen. Hier trägt das Basipterygium eine senkrecht zu seiner Fläche stehende, kreisförmige Scheibe, deren Durchmesser knapp einem Wirbelkörper entspricht. Die caudolaterale Oberfläche dieser Scheibe trägt die Artikulationsfacette für den ersten und kräftigsten Strahl der Ventralis. Medial davon sind am Caudalrand der Ischium-Region weitere Artikulationsfacetten angeordnet. Die Ventralflosse wird von 13 oder 14 Strahlen aufgebaut. Der längste Strahl ist so lang wie sechs abdominale Wirbel und artikuliert etwa ventral des 25. Wirbels. Er ist einmal geteilt. Der ventral liegende Teilstrahl ist unsegmentiert und endet auf zwei Drittel der Länge des ersten Strahls in einer Spitze. Der dorsal liegende Teilstrahl ist in seinem distalen Viertel segmentiert. Die Ventralflosse steht knapp caudal der longitudinalen Körpermitte.

### **Unpaare Flossen**

Die Dorsalflosse setzt sehr weit cranial, dorsal des 10. oder 11. Wirbels an und zieht nach caudal bis zur Basis der Schwanzflosse. Die Dorsalis besteht insgesamt aus 44 Strahlen, die von 40 Pterygophoren gestützt werden. Der längste Strahl ist der sechste mit einer Länge, die acht abdominalen Wirbeln entspricht. Sein distales Viertel ist segmentiert. Die fünf vorangestellten Strahlen nehmen nach cranial kontinuierlich in ihrer Länge ab und sind ungeteilt und nicht segmentiert. Nach caudal nimmt die Dorsalis vom siebten bis zum 17. Strahl auf eine Höhe ab, die der Länge von drei Wirbeln entspricht. Im caudal folgenden Abschnitt der Dorsalis verringert sich die Höhe der Flosse kaum. Dieser Teil nimmt die caudalen drei Viertel der Dorsalflosse ein. In diesem Abschnitt ist der Abstand zwischen den Pterygophoren und den entsprechenden Strahlen doppelt so groß wie im cranialen Viertel der Dorsalis. Caudal des 10. Strahls verzweigen sich die Strahlen am distalen Ende.

Die Analflosse besteht aus 16 Pterygophoren, an denen 18 Strahlen artikulieren. Der längste Strahl ist der Vierte, mit einer Länge von 2,5 Wirbelkörperlängen. Diesem sind drei ungeteilte,

unsegmentierte Strahlen vorangestellt. Der erste Analflossenstrahl artikuliert ventral des 34. oder 35. Wirbels. Die Flosse endet caudal an der Basis der Schwanzflosse. In der Analflosse stehen die ersten fünf Pterygophoren etwas enger als die caudal folgenden. Diese ersten fünf konvergieren gegen das distale Ende des ersten Hämalfortsatzes und erreichen diesen mit ihrem dorsalen Ende.



**Abb. 4.63.** CPC-489: *Tingitanichtys heterodon* aus Vallecillo. Caudalskelett. Maßstab: 10 mm.

### Caudalskelett und Schwanzflosse

Erstes, zweites und drittes Präurale, sowie erstes und zweites Urale stützen die Strahlen der Caudalflosse. In CPC-489 scheinen erstes Präurale und erstes Urale mit einander verwachsen zu sein. Große Teile dieser Wirbel sind allerdings unter einem breiten Stegurale verborgen. Das zweite Urale ist frei. Der Neuralfortsatz des zweiten Präurale ist reduziert und nur etwa halb so lang wie derjenige des dritten präuralen Wirbelzentrums. Das Parhypurale ist mit dem ersten Präurale verwachsen. Die distale Hälfte des ersten Hypurale ist durch die proximalen Enden der Strahlen des Ventrallobus' verdeckt. Der sichtbare Teil des ersten Hypurale legt nahe, dass diese dreieckige Platte geringfügig größer ist als das zweite Hypurale. Erstes und zweites Hypurale sind an ihren proximalen Enden verwachsen und besitzen eine gemeinsame Gelenkfläche mit dem ersten Urale. Das erste Hypurale besitzt eine Hypurapophyse, die den cranioventralen Teil der Gelenkfläche mit dem ersten Urale auf den Durchmesser des Wirbelkörpers verbreitert. Das dritte Hypurale ist autogen und gleicht in Form und Größe dem zweiten Hypurale. Viertes, fünftes und sechstes Hypurale sind teilweise durch die Strahlen des Dorsallobus verdeckt und offensichtlich miteinander verwachsen. *Tingitanichtys* besitzt drei Uroneuralia. Das erste bildet ein massives Stegurale, welches lateral große Teile des ersten präuralen Wirbelkörpers umfasst. Das zweite und das dritte Uroneurale sind spindelförmig. Das zweite Uroneurale ist das längste, etwa so lang wie zwei Wirbelkörper, und erreicht ventral die

ventrale Ecke des Stegurale. Dorsal des Stegurale liegen zwei Epuralia. Das erste ist etwa so lang wie zwei Wirbelkörper, das zweite ist etwas kürzer. Die Schwanzflosse ist homocerk. Der ventrale Lobus besteht aus 10 Hauptstrahlen, denen 5 ungeteilte Vorstrahlen vorangestellt sind. Der längste Strahl ist der erste Hauptstrahl, welcher ungeteilt, aber segmentiert ist. Seine Länge entspricht 17 Wirbelkörpern. Die dorsal folgenden 9 Hauptstrahlen sind geteilt. Der dorsale Lobus ist gleich aufgebaut, besteht allerdings nur aus neun Hauptstrahlen. Diesen sind dafür sechs Vorstrahlen vorangestellt. Die Schwanzwurzel ist dorsal und ventral durch je eine große Präcaudalschuppe geschützt. Diese Schuppe ist flach-kommaförmig geschwungen und so lang wie drei Wirbel.

### Schuppen

*Tingitanichthys* besitzt dünne Cycloidschuppen, deren Oberfläche konzentrische Circuli zeigt. Der Durchmesser einer Schuppe der lateralen Abdominalregion erreicht etwa zwei Drittel eines Wirbeldurchmessers.

**Tabelle 4.2.** Biometrische Parameter von *Tingitanichthys* aus Vallecillo

Nummer	TL [mm]	SL [mm]	HL [mm]	PD [mm]	PV [mm]	PA [mm]	TD [mm]	D.pt	D.f	A.pf	A.f
CPC-489	273	216	70	86	140	170	80	40	44	16	18
UANL-243	280	230	75	92	150	180	85			16	
Holotyp T 124	113	90	29	38		71	29		25		17

Nummer	vert	c.v	HL/SL	PD/SL	PV/SL	PA/SL	TD/SL	p.r	v.r
CPC-489	(47)	19	0,32	0,40	0,65	0,78	0,37	17	(13)
UANL-243	(47)	19	0,32	0,40	0,65	0,78	0,37		
Holotyp T 124	(49)	19	0,32	0,42		0,79	0,32	17	14?

**TL**, Gesamtlänge; **SL**, Standardlänge; **HL**, Schädelänge; **PD**, Prädorsale Länge; **PV**, Präventrale Länge; **PA**, Präanale Länge; **TD**, Maximale Körperhöhe; **D.pt**, Anzahl der dorsalen Pterygophoren; **D.f**, Anzahl der dorsalen Flossenstrahlen; **A.pf**, Anzahl der analen Pterygophoren; **A.f**, Anzahl der analen Flossenstrahlen; **vert**, Anzahl der präuralen Wirbel; **c.v**, Anzahl der caudalen präuralen Wirbel; **p.r**, Anzahl der Brustflossenstrahlen; **v.r**, Anzahl der Ventralflossenstrahlen.

### 4.8.2. Diskussion

*Tingitanichthys heterodon* ist von Arambourg (1954) als *Histiothrissa heterodon* beschrieben worden. Der Holotyp (T. 124) und der einzige Paratyp (T. 116) stammen vom Djebel Tselfat (Marokko), dessen fossilführende Schichten ein cenomanes bis unterturones Alter besitzen. Ausschließlich diese Stücke standen auch Taverne (1996) für eine Revision zur Verfügung, der das Material von *Histiothrissa* trennte und als neue Gattung *Tingitanichthys* in die Unterordnung Pachyrhizodontoidei stellte. Die Merkmale des hier beschriebenen Materials aus Vallecillo deckten sich größtenteils mit der von Taverne (1996) für *T. heterodon* aufgestellten Diagnose und erlauben die Zuordnung des

mexikanischen Materials auf Artniveau. Unterschiede zwischen dem hier vorliegenden und dem Typ-Material sind in der Unvollständigkeit des Typmaterials begründet. Der Größenvergleich mit dem mexikanischen Material zeigt, dass der Holotyp ein Jungtier darstellt. Dieses liegt unpräpariert auf Platte und Gegenplatte verteilt. Die mexikanischen Exemplare sind etwa ein Drittel größer und erlauben das Studium bisher unbekannter, und die Neuinterpretation einer Reihe wenig bekannter Merkmale.

*Tingitanichthys heterodon* aus Vallecillo zeigt eine bis auf Höhe des Autosphenoticum konkave mediane Stirnregion, besitzt ein Parasphenoid ohne Processus basiptyergoideus und ein Orbitosphenoid. Das Prämaxillare besitzt einen kleinen Dorsalprocessus, das Maxillare trägt nur eine Zahnreihe und ein stiftförmiges Supramaxillare. Epineuralia sind nur an abdominalen Wirbeln entwickelt. Im Caudalskelett ist das Parhypurale mit dem ersten Präuralcentrum verwachsen, erstes und zweites Hypurale, sowie das erste urale Wirbelzentrum sind miteinander verwachsen. Zwei craniale (anteriore) Uroneuralia sind vorhanden. Die Kombination dieser Merkmale zeigt, dass *Tingitanichthys* zur Unterordnung der Pachyrhizodontoidei zu stellen ist (Forey 1977, Cavin 2001). Eine Zugehörigkeit von *Tingitanichtys* zu den Pachyrhizodontoidei wurde schon von Taverne (1996) vermutet, allerdings sind die von ihm angegebenen Merkmale nur in Teilen diagnostisch für die Unterordnung.

Die Pachyrhizodontoidei werden nach Forey (1977) und Cavin (2001) von den Pachyrhizodontidae und Noteolpidae gebildet. Taverne (1996) stellt *Tingitanichthys* zu den Pachyrhizodontidae auf Grundlage folgender Merkmale: Der Schädel ist lateroparietal, das Palatinum kurz und zahnlos, Epineuralia sind vorhanden und der Neuralfortsatz des zweiten Präuralwirbels ist reduziert. Diese Merkmale zeigt auch das mexikanische Material. Andererseits stellt Taverne (1996) dar, dass sich *Tingitanichthys* durch folgende Merkmale von den Pachyrhizodontidae unterscheidet: Das Prämaxillare trägt keinen Dorsalfortsatz, das Dentale besitzt zwei Zahntypen und das Orbitosphenoid bildet ein Interorbitalseptum. Aufgrund dieses Befundes betrachtet Cavin (2001) die Gattung *Tingitanichthys* als Pachyrhizodontoidei incertae sedis. Am hier beschriebenen Material zeigt sich nun, dass das Prämaxillare in der Tat einen Dorsalfortsatz besitzt und dieser Knochen damit die typischen Merkmale der Pachyrhizodontidae aufweist (Forey 1977). Am Holotyp aus Marokko ist die gesamte Rostralregion zu schlecht erhalten um diese Struktur eindeutig zu identifizieren. Auch das Orbitosphenoid ist in Tavernes (1996) Darstellung falsch interpretiert.

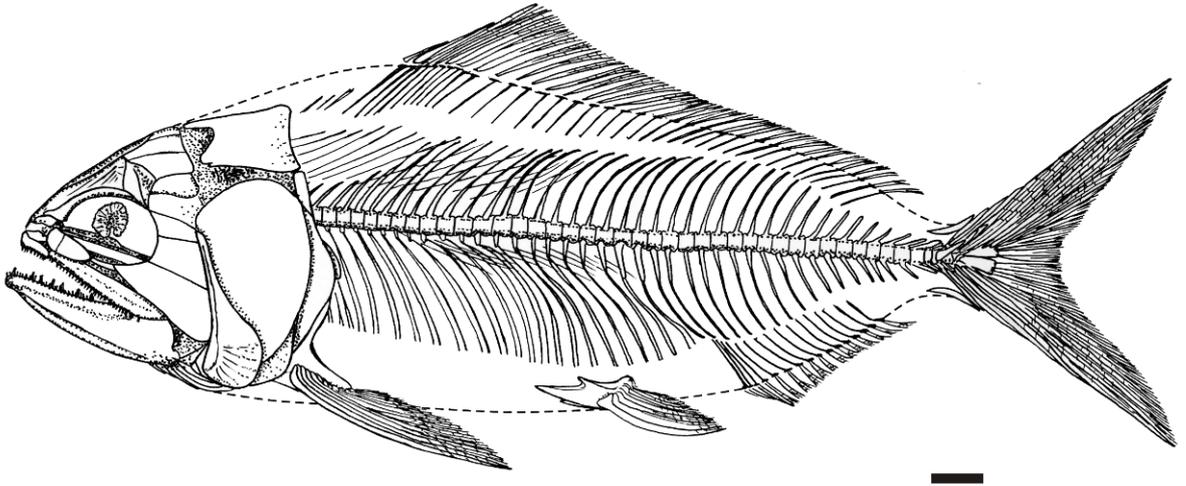


Abb. 4.64. *Tingitanichtys heterodon*: Rekonstruktion. Maßstab: 10 mm.

Die am Holotyp im rostroventralen Bereich der Orbita zu erkennende, nach dorsal abgerundete Knochenpartie stellt nicht den ventralen Teil eines Interorbitalseptum dar, sondern die dorsale Partie eines basalen Sklerotikal-Knochens. Diese kreisförmige paare Knochenscheibe ist frei und daher leicht postmortal dislozierbar. Tatsächlich besitzt *Tingitanichtys* ein Orbitosphenoid, dessen ventrale Partie nach ventral bis auf das dorsale Viertel der Orbitahöhe reicht. Ein vergleichbares Orbitosphenoid besitzen innerhalb der Pachyrhizodontidae die Gattungen *Pachyrhizodus* und *Rhacolepis* (vergl. Forey 1977: Abb. 20 und 26). Darüber hinaus zeigt *T. heterodon* aus Mexiko ein breites und konvexes Schädeldach in der Oticalregion und einen Unterkiefer, in dem das Retroarticulare nicht an der Gelenkfläche des Quadratum-Gelenkes beteiligt ist. Das sind nach Forey (1977) weitere Merkmale, die auf eine Zugehörigkeit dieses Fisches zu den Pachyrhizodontidae deuten. Weiterhin stimmen Proportion und Skulptur des anterioren Ceratohyale in *Tingitanichtys* und *Pachyrhizodus* weitestgehend überein (Giersch et al. 2010). Als Ergebnis seiner phylogenetischen Analyse von *Goulimimichthys* innerhalb der Pachyrhizodontidae benutzt Cavin (2001) allerdings nur noch Merkmale des Caudalskeletts zur Definition der Pachyrhizodontidae. Dazu gehören die Anwesenheit einer Hypuroapophyse, ein an seinem cranialen Ende gegabeltes erstes Uroneurale, sechs Hypuralia und evtl. Basen der dorsalen Prinzipalstrahlen der Schwanzflosse, die je einem dorsalen Hypurale zugeordnet sind. Das hier beschriebene Material besitzt eine Hypuroapophyse. Das erste Uroneurale ist in *Tingitanichtys* allerdings zu einem Stegurale verbreitert. Dabei sind die Übergänge zwischen einer cranialen Gabel und einer flächigen Verknöcherung lateral des ersten präuralen Wirbels (= Stegurale) innerhalb der Pachyrhizodontidae allerdings fließend (vergl. Forey 1977, Abb. 24 und 36). Die dorsalen Hypuralia sind am mexikanischen Material offensichtlich verwachsen, sodass weder ihre genaue Anzahl noch ihre Lage zu den Basen der Caudalstrahlen exakt bestimmt werden kann. Auf Grundlage der Definitionen von Forey (1977) und Cavin (2001) ist *Tingitanichtys heterodon* (Arambourg, 1954) also als Mitglied der Pachyrhizodontidae zu betrachten, welches durch seine unterschiedliche Unterkieferbezahnung, seine lange Dorsal- und Analflosse, seine gedrungene Körperform und durch das Vorhandensein von basalen Sclerotikalknochen gekennzeichnet ist.

Bis dato war *Tingitanichtys* nur aus Nordafrika (Marokko) bekannt. Der Nachweis dieser Art in Vallecillo erweitert das bekannte Verbreitungsgebiet bis in die westliche Tethys und liefert so ein weiteres Argument für die offensichtlich engen faunistischen Beziehungen zwischen Nordafrika und dem mesozoischen Golf von Mexiko während der unteren Oberkreide (siehe auch 6.3.3.).

#### 4.9. *Heckelichthys* sp. nov.

Division Teleostei Müller, 1844 (1846)  
 Super-Ordnung Osteoglossomorpha Greenwood et al., 1966  
 Ordnung Ichthyodectiformes Bardack & Sprinkle, 1969  
 Subordnung Ichthyodectoidei Romer, 1966  
 Familie Ichthyodectidae Crook, 1892  
 Genus *Heckelichthys* Taverne, 2008

##### Material

CPC-445; Vallecillo (Unterturon); nicht stratifizierbarer Haldenfund. Komplettes Exemplar; rekonstruierte SL: 210 mm. Das rostrale Drittel des Craniums fehlt. Die übrigen Cranialknochen und die rostrale Körperhälfte wurden nach der Retransfermethode präpariert. CPC-445 zeigt die rechte Seitenansicht. Der Schultergürtel und das Maxillare sind leicht disartikuliert. CPC-453 besteht aus einem isolierten, schlecht erhaltenen Kopf mit Brustflossen.

Fundort: Vallecillo

Alter: Unterturonium

*Heckelichthys* sp. nov.

##### Diagnose

*Heckelichthys* mit asymmetrisch-homocerker Schwanzflosse. Ventraler Lobus ist deutlich breiter und länger als dorsaler. Dorsalflosse setzt cranial der Analflosse ein. Analflosse mit mindestens 40 Strahlen.

#### 4.9.1. Beschreibung

##### Neurocranium

Die rostrale Hälfte des erhaltenen Teiles des Schädeldaches wird vom Frontale eingenommen. Die rostrale Spitze dieses Knochens ist abgebrochen. Nach caudal verbreitert sich das Frontale und zeigt einen konvexen Caudalrand, der in den entsprechend konkav geformten Rostralrand des Parietale und Pteroticum eingreift. Der Dorsalrand des Frontale ist schwach konkav geschwungen. Das caudale Drittel des Frontale trägt kurze longitudinale Höcker und Furchen auf seiner Oberfläche. Die ventrale Kante des Frontale bildet drei Viertel des dorsalen Orbitarandes. Das Parietale dominiert die Oticalregion. Es nimmt die Breite des Frontale ein und reicht nach caudal bis an den Caudalrand von Pteroticum bzw. Epioccipitale. Das Parietale trägt auf seiner Dorsalseite eine longitudinal verlaufende, flache Grube. Das Occiput schließt nach caudodorsal mit dem Supraoccipitale ab. Dieser Knochen ist am vorliegenden Exemplar nur in Fragmenten erhalten, die aber zeigen, dass der Supraoccipalkamm das Neurocranium nach caudal und dorsal überragte. Die caudale Partie des Supraoccipitalkammes ist durch ein großes Extrascapulare verdeckt. Ventral des

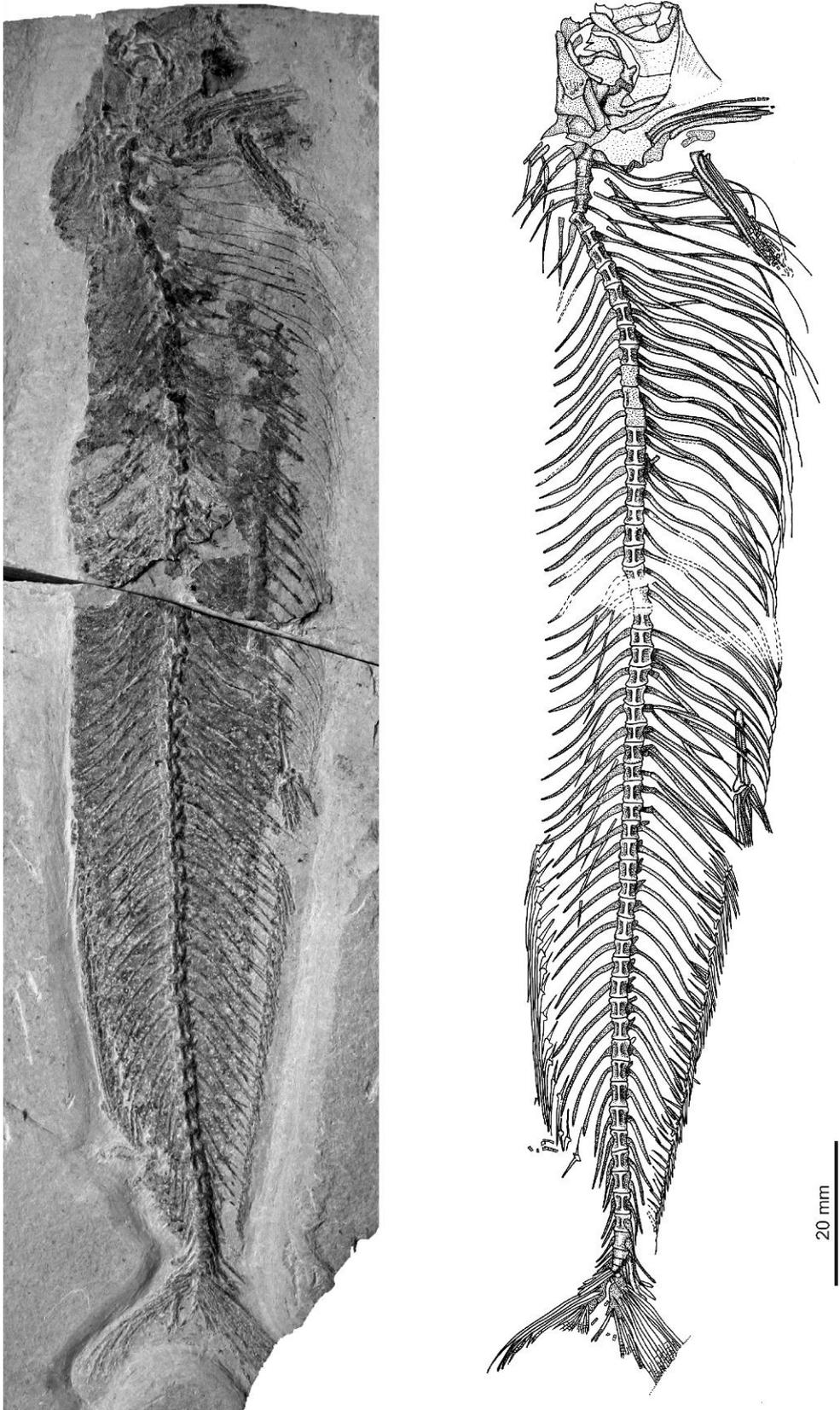
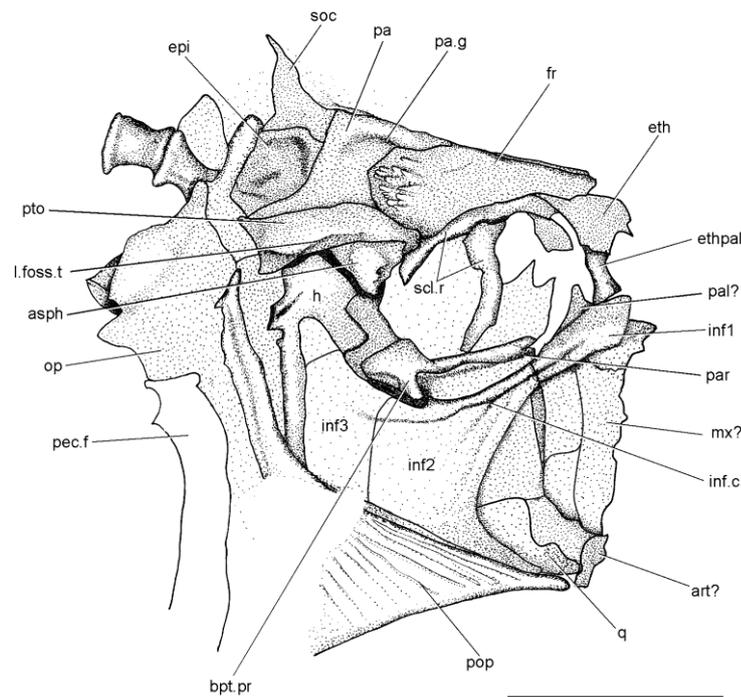


Abb. 4.65. *Heckelichthys* sp. nov. aus Vallecillo. Maßstab: 20 mm.

Supraoccipitale liegt das rechteckige Epioccipitale. Der caudodorsale Rand formt einen konvexen, flachen Epioccipitalkamm. Die rostradorsale Partie des Epioccipitale trägt eine longitudinale, rostral nach ventral umbiegende Grube. Das Pteroticum beschließt die Oticoccipitalregion nach lateroventral. Der Knochen erstreckt sich longitudinal vom Dorsalrand des Epioccipitale bis zur caudoventralen Ecke des Frontale. Der Dorsalrand ist gegen das Parietale gewölbt und konvergiert mit dem Ventralrand des Knochens nach rostral. Die caudale Hälfte des Ventralrandes begrenzt die Fossa hyomandibularis nach laterodorsal. Das mediane Drittel des Ventralrandes des Pteroticum überdacht die laterale Fossa temporale. Die rostrale Hälfte des Ventralrandes steht in Kontrakt mit dem Dorsalrand des Autosphenoticum. Das Autosphenoticum ist dreieckig und trägt einen stumpfen, nach lateroventral weisenden Processus. Das Autosphenoticum begrenzt die Orbita nach caudodorsal. Der rostradorsale Rand der Orbita wird von einem Knochen der Ethmoidalregion gebildet, von dem nur die caudalen Partien erhalten sind und der daher nicht eindeutig als Mesethmoid oder laterales Ethmoid bestimmbar ist. Dieser Knochen ist dorsal mit dem Frontale verbunden. Ventral des Ethmoid liegt ein rechteckig-stabförmiger Knochen, das Ethmopalatinum. Teile des stabförmigen Parasphenoid sind im Bereich der Orbita zu erkennen. Das Parasphenoid trägt auf Höhe des caudalen Orbitalandes den stumpfen, nach rostralateral weisenden Processus basipterygoideus.



**Abb. 4.66.** CPC-445: *Heckelichthys* sp. nov. Schädel. Maßstab: 10 mm.

### Viscerocranium

Vom Hyomandibulare ist in CPC-445 das dorsale Drittel erkennbar. Die dorsale Gelenkfläche ist longitudinal gestreckt und in caudalen und rostralen Bereich geteilt. Der caudale Bereich weist nach caudodorsal und artikuliert mit dem Pteroticum ventral der lateralen Fossa temporale. Der rostrale Teil der Gelenkfläche weist nach rostradorsal und artikuliert in der Fossa hyomandibularis ventral der caudalen Partie des Autosphenoticum. Caudaler und rostraler Bereich der Gelenkfläche treffen sich über der Mitte des Hyomandibulare in einem stumpfen Winkel von mehr als 45°. Der Caudalrand des

Hyomandibulare ist durch einen dorsoventral verlaufenden Wulst verstärkt und trägt auf Höhe der caudalen Orbitaecke einen rechteckigen Processus opercularis. Rostral diese Processus öffnet sich eine schmale, nach ventrodorsal weisende Grube. Die ventralen Bereiche des Hyomandibulare sowie weitere Teile des Suspensorium sind durch die Infraorbitalia verdeckt. An CPC-445 ist rostral des dritten Infraorbitales ein schmales dreieckiges Quadratum vorhanden, dessen Ventralrand fast horizontal liegt. Die rostrale, den Gelenkkopf tragende Partie ist bis auf Höhe des Ethmoid nach rostral gestreckt. Das Symplecticum ist nicht eindeutig identifizierbar. Rostrale Elemente des Suspensorium sind durch die Orbita hindurch erkennbar. Ein rechteckiger Knochen im Bereich der rostroventralen Orbitaecke könnte aufgrund seiner Lage zur dorsalen Partie des Palatinum gehören. Rostral des Gelenkkopfes des Quadratum ist ein Knochenfragment erhalten, welches aufgrund seiner Lage als caudaler Teil des Mandibulare gedeutet wird.

Dorsal des Mandibularrestes liegt eine rechteckige Knochenplatte, welche die dorsale Partie des Maxillares darstellen dürfte. Dieser rostrodorsal gerichtet Knochen trägt zwei gerundet-rechteckige Supramaxillaria. Das Maxillare ist rostral und dorsal fragmentiert und disartikuliert. An CPC-453 ist das Dentale in seiner originalen, schräg nach rostrodorsal geneigten Position erhalten. Der Ventralrand dieses Knochens ist schwach konkav. Die Symphyse ist gerade und misst etwa ein Viertel der Länge des Dentale. Die caudale Partie des Dorsalrandes ist erkennbar. Dieser ist zahnlos.

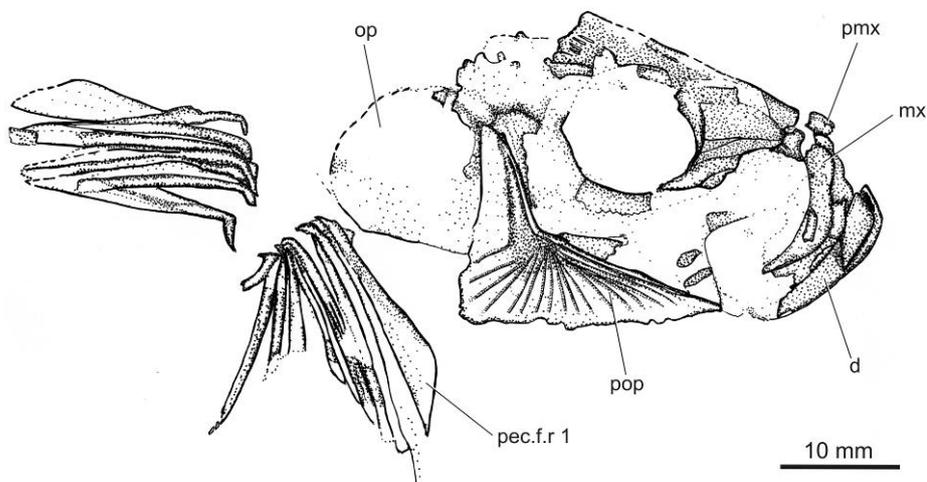


Abb. 4.67. CPC-453: *Heckelichthys* sp. nov. Schädel und Pectoralflossen. Maßstab: 10 mm.

### **Opercularserie**

Von der Opercularserie sind nur Praeoperculum und Operculum erkennbar. Das Praeoperculum ist in CPC-453 gut zu erkennen und zeigt einen dreieckigen Umriss mit gerader Caudal- und Ventralkante. Die Dorsalkante ist gleichmäßig konkav gekrümmt. Der horizontale und vertikale Arm des Praeoperculum sind etwa gleich lang. Der vertikale Arm ist rostral durch eine schmale und stabförmige Leiste gestützt. Er läuft nach dorsal in eine Spitze aus, die auf Höhe des ventralen Pteroticum-Randes endet. Der horizontale Arm ist breit und zeigt 18 gerade, radial zum Zentrum des Praeoperculum verlaufende Röhrchen für sekundäre Zweige des Praeoperculum-Nervs. Dieser Nervenkanal liegt in einem parallel zum Dorsalrand des Praeoperculum verlaufenden Sulcus. Das Operculum erreicht maximal die halbe Höhe des Praeoperculum. Am vorliegenden Material ist das Operculum stark fragmentiert und sein genauer Umriss nicht erkennbar.

### **Infraorbitalserie**

Vier Infraorbitalia sind vorhanden. Der rostroventrale Rand der Orbita wird durch das gerundet rechteckige erste Infraorbitale gebildet. Es ist etwa so lang wie die halbe Orbita. Das zweite Infraorbitale ist der größte Knochen der Infraorbitalserie. Es bildet die caudale Hälfte des ventralen Orbitalandes. Der Rostralrand des zweiten Infraorbitale ist konkav und zieht nach ventral etwa bis zur rostralen Spitze des Praeoperculum. Caudodorsal, abgetrennt durch eine senkrecht verlaufende Suture, schließt sich das dritte Infraorbitale an. Es zeigt einen trapezförmigen Umriss und bildet mit seinem Dorsalrand den caudoventralen Teil des Orbitalandes. Das zweite und dritte Infraorbitale sind etwa gleichgroß. Das vierte Infraorbitale ist halb so lang wie das dritte Infraorbitale. Der Kanal für den Infraorbitalnerv läuft parallel zum ventralen Orbitalrand durch einen in den Infraorbitalia 1 bis 3 deutlich sichtbaren Sulcus. In der rostrodorsalen Ecke des zweiten Infraorbitale zweigt ein sekundärer Ast des Infraorbitalnervs nach caudoventral ab. Der infraorbitale Nervenkanal endet blind im ersten Infraorbitale.

### **Gürtel und paarige Flossen**

Der Schultergürtel ist an CPC-445 nicht eindeutig zu erkennen. Beide Pectoralflossen liegen leicht disartikuliert ventral des rechten Operculum. Die Länge der Pectoralia entspricht in etwa der Höhe des Cranium. Die einzelne Pectoralis besteht aus neun oder zehn Strahlen. Der Hauptstrahl ist unsegmentiert und etwa dreimal so breit wie die caudal folgenden. Er ist nach distal spatelförmig verbreitert. Die breiteste Stelle liegt etwa bei drei Vierteln der gesamten Flossenstrahlänge (vergl. CPC-453).

Der Artikulationspunkt der Ventralflossen mit den Basipterygia liegt ventral des 35. Wirbels. Die Ventralis hat acht Flossenstrahlen und erreicht eine Länge von etwa drei Wirbelkörpern. Die stabförmigen Basipterygia erstrecken sich nach cranial bis auf Höhe des 31. Wirbelkörpers.

### **Unpaare Flossen**

Die Dorsalflosse befindet sich caudal der Körpermitte. Das craniale Ende der Basis liegt dorsal des 39. Wirbels. Die Dorsalflosse besteht aus 18 Flossenstrahlen. Die cranialen vier Strahlen sind unsegmentiert. Der fünfte Strahl ist der längste und erreicht die maximale Körperhöhe des Tieres.

Die Analflosse steht ventral der Dorsalflosse. Der erste Strahl der Analflosse artikuliert mit seinem Flossenträger ventral des 40. Wirbels. Die Analflosse ist sehr lang und besteht aus 42 Strahlen, die von 40 Pterygophoren gestützt werden. Die cranialen drei Strahlen sind ungeteilt und nehmen gegen den vierten Strahl an Länge zu. Der vierte Strahl ist der längste der Flosse. Seine Länge gleicht einem Fünftel der Körperhöhe.

### **Wirbelsäule**

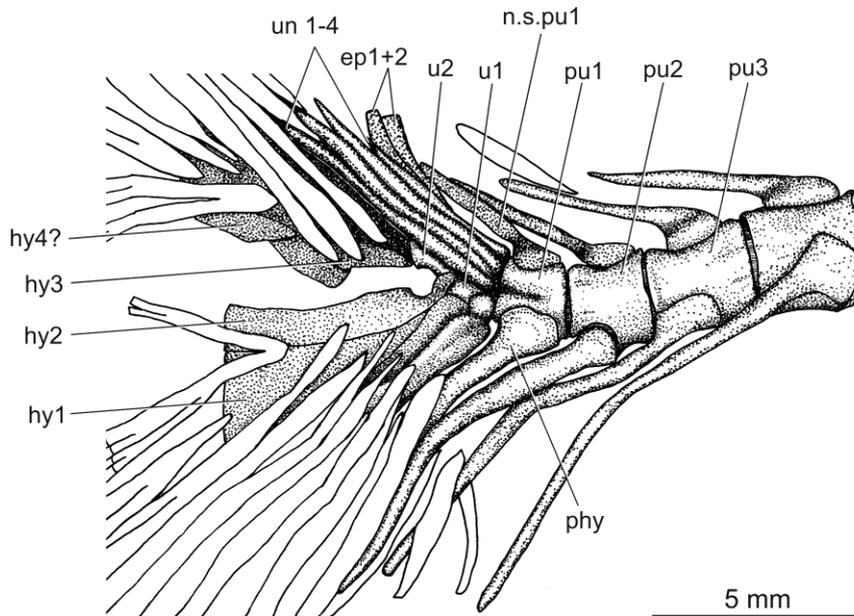
Die Wirbelsäule wird von 60 präuralen Wirbeln gebildet und besteht aus 36 Abdominal- und 24 Caudalwirbeln. Die Wirbelkörper sind lateral mit einem longitudinal verlaufenden Grat verstärkt, auf dessen Ventral- und Dorsalseite sich halbkreisförmige Gruben befinden. Am fünften praeuralen Wirbelzentrum sind diese Gruben flach. Die praeuralen Centra 4 bis 1 sind grubenfrei und verkürzen sich in ihrer Länge gegen das Urale auf 50% der Wirbellänge. Die Länge der rippentragenden Parapophysen der Abdominalwirbel erreicht fast die halbe Wirbellänge. Die Parapophysen weisen nach cranioventral und sind schwach dorsad gekrümmt. Stabförmige Epineuralia sind vom ersten bis auf Höhe des 43. Wirbels vorhanden. Die Länge der einzelnen Epineuralia entspricht der Länge von fünf bis sechs Wirbeln. CPC-445 besitzt 34 Rippenpaare.

### **Caudalskelett und Schwanzflosse**

Die Lepidotrichia der Schwanzflosse werden durch die uralen und den ersten und zweiten praeuralen Wirbel gestützt. Der erste Praeuralwirbel ist konisch und gegenüber dem zweiten Praeuralwirbel etwa  $10^\circ$  nach dorsal gebogen. Das verbreiterte, proximale Ende des Parhypurale nimmt fast die gesamte Länge des Wirbelkörpers ein. Der erste praeurale Wirbel trägt einen vollständigen Neuralfortsatz. Das erste und zweite Urale sind etwa  $30^\circ$  nach dorsal gebogen. Der größte Teil dieser Wirbelkörper ist durch eine Serie von vier stabförmigen Uroneuralia verdeckt. Die Uroneuralia reichen nach cranial bis an den Caudalrand des ersten Praeuralwirbels. Zwischen dem ersten Uroneurale und dem Neuralfortsatz des ersten Praeuralwirbels sind die distalen Enden von zwei leistenförmigen, schwach nach cranial gebogenen Epuralia zu erkennen. Der sichtbare ventrale Rand des ersten uralen Wirbelzentrums trägt die zwei ventralen Hypuralia. Die ventrale Partie des ersten Hypurale ist durch die proximalen Enden der ventralen Lepidotrichia verdeckt. Die Ventralkante des ersten Hypurale ist durch einen stabförmigen Grat verstärkt. Dieser verdickte Teil des Knochens ähnelt in Form und Verlauf dem Parhypurale. Caudodorsal schließt sich an diesen Grat eine dreieckige Knochenplatte an. Das proximale Ende des ersten Hypurale trägt einen kugelförmigen Gelenkkopf, mit dem das erste Hypurale im ersten Urale artikuliert. Auch das zweite Hypurale artikuliert im ersten Urale unmittelbar cranial des caudalen Endes dieses Wirbels. Das zweite Hypurale ist eine schmale Leiste. Die dorsalen Hypuralia sind an CPC-445 durch die proximalen Enden der dorsalen Caudal-Lepidotrichia überdeckt und daher nicht eindeutig identifizierbar.

Die Caudalflosse ist tief gegabelt. Die Caudalflosse besteht insgesamt aus 20 Lepidotrichia. Der dorsale Lobus besteht aus 9, der ventrale aus 11 Strahlen. Cranial der Hauptstrahlen sind dorsal zwei und ventral drei kurze, vorangestellte Strahlen erhalten. Der dorsale Lobus der Caudalflosse ist auf Höhe des proximalen Viertels nur etwa halb so breit wie der ventrale an der gleichen Stelle. Die distale Partie des ventralen Lobus fehlt. Wenn auch dadurch die Länge der Lobi nicht direkt verglichen

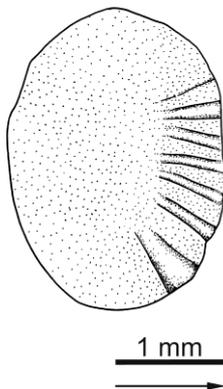
werden kann, so legen die überlieferten Teile trotzdem nahe, dass der Fisch eine asymmetrisch homocerce Schwanzflosse mit vergrößertem Ventrallobus besaß (Abb 4.67).



**Abb. 4.68.** CPC-445: Caudalskelett von *Heckelichthys* sp. nov. Maßstab: 5 mm.

### Beschuppung

Am vorliegenden Stück sind Teile des Schuppenkleides erhalten, wenn auch viele Details durch die Rekristallisierung der Knochensubstanz unkenntlich geworden sind. Die Schuppen sind hochoval im Verhältnis von 3/2. Das craniale Drittel der Oberfläche trägt 7 bis 10 zum Zentrum der Schuppe konvergierende Radii (Abb. 4.69.).



**Abb. 4.69.** CPC-445: *Heckelichthys* sp. nov. Schuppe aus der caudalen Körperhälfte. Pfeil weist nach cranial. Maßstab: 1 mm.

#### 4.9.2. Diskussion

Kleine Ichthyodectidae mit einer SL von weniger als einem Meter waren in den letzten Jahren Gegenstand verschiedener Revisionen (Taverne 1986, 2008, 2009, Cavin et al. im Druck). Taverne (2008) trennt *Chirocentrites vexillifer* und *C. microdon* Arten des neuen Genus *Heckelichthys* von *Chirocentrites* ab. Für neues Material aus dem Santon Südtaliens wurde die monospezifische Gattung *Garganoichthys* eingeführt (Taverne 2009). *Eubiodectes libanicus* Pictet & Humbert, 1866 aus dem Cenomanium des Libanon legten Cavin et al. (2012) eine Revision vor.

Größe und Morphologie des hier beschriebenen Materials eines kleinen Ichthyodectiformen aus Vallecillo wird durch die Gattungsdiagnose für *Heckelichthys* (Taverne 2008) eindeutig charakterisiert: Das Supraoccipitale überragt den caudalen Occipitalrand nach caudal und reicht weiter nach rostral als das Epitoticum. Das Frontale ist schwach konkav. Der Gelenkkopf des Quadratum liegt rostroventral des rostralen Orbitarandes. Die rostroventrale Ecke des zweiten Infraorbitale zieht nach rostral bis zum rostralen Ende des ventralen Armes des Praeoperculum. Das Operculum ist klein und erreicht maximal die halbe Höhe des Praeoperculum. Der erste Praeuralwirbel trägt einen vollständigen Neuralfortsatz. Die Anzahl der Wirbel in *Heckelichthys* ist identisch mit dem hier vorliegenden Material: Die Gesamtwirbelzahl beträgt 61 Centra und verteilt sich auf 36 Abdominal- und 25 Caudalwirbel. Auch die Gestalt der Schuppen zeigt die für Ichthyodectidae typische Ausprägung (Bardack 1965). Die geringe Anzahl von Radii und der gedrungen-ovale Umriss der Schuppen des mexikanischen Materials stimmen mit den von *Heckelichthys* und *Thrissops* bekannten Schuppen überein (Taverne 1977, 2008).

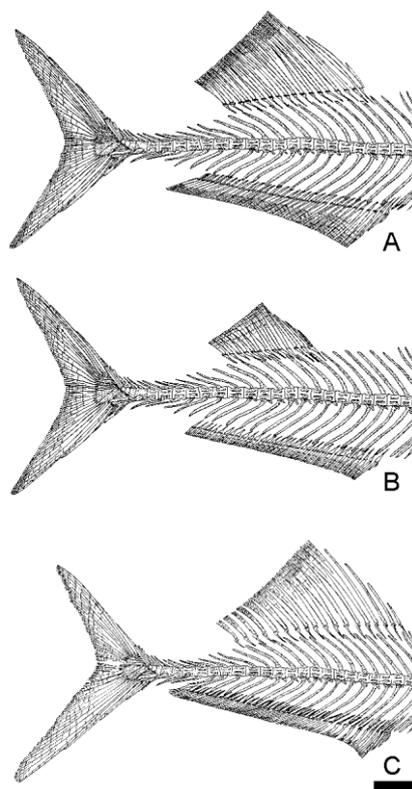
Folgende spezifische Übereinstimmungen mit *Heckelichthys vexillifer* sind am vorliegenden Material zu beobachten: Das caudale Drittel des Frontale zeigt kurze, longitudinal gerichtete Höcker und Furchen auf seiner Oberfläche und das Parietale trägt auf seiner Dorsalseite eine longitudinal verlaufende, flache Grube (vergl. Taverne 1986, Abb. 3 und 5; Taverne 2008, Abb. 6). Das Praeoperculum besitzt zahlreiche sekundäre Äste des Praeoperculum-Nerv. Der erste Strahl der Pectoralis ist distal spatelförmig verbreitert. Die hohe, aus 18 Strahlen aufgebaute Dorsalflosse des hier beschriebenen Stückes entspricht der Dorsalflosse an *H. vexillifer* und unterscheidet das mexikanische Stück von *H. microdon*, dessen Dorsalflosse vierzehn Strahlen zählt und etwa um die Hälfte niedriger ist (Taverne 2008).

Das Material aus Vallecillo weicht jedoch in einigen Merkmalen signifikant von der Diagnose der bekannten *Heckelichthys*-Arten ab:

1) Im Gegensatz zu *Heckelichthys vexillifer* und *H. microdon* besitzt die mexikanische Form eine asymmetrisch-homocerke Schwanzflosse mit breiterem Ventrallobus. Asymmetrische Schwanzflossen finden sich in verschiedenen Gattungen kleinwüchsiger Ichthyodectiformen: So besitzen neben der mexikanischen Form von *Heckelichthys* auch *Garganoichthys* (Taverne 2009) und *Eubiodectes* (Forey et al. 2003) homocerke Schwanzflossen mit verbreiterem Ventrallobus.

2) Am mexikanischen Material artikuliert der erste Strahl der Dorsalflosse auf Höhe des 39. Wirbels und damit cranial des ersten Analflossenstrahls, welcher in der hier beschriebenen Form sowie in anderen *Heckelichthys*-Arten auf Höhe des 40. Wirbels artikuliert. In *Heckelichthys vexillifer* setzt die Basis der Dorsalflosse caudal des ersten Analflossenstrahls auf Höhe des 42. – 43. Wirbels ein, in *H. microdon* auf Höhe des 46. Wirbels (vergl. Taverne 2008, p. 215, Fig. 5).

3) Die lange Analflosse mit 42 Strahlen unterscheidet das vorliegende Material von den bekannten Arten von *Heckelichthys*. In *Heckelichthys vexillifer* und *H. microdon* besitzt die Analflosse maximal 36 -37 Strahlen (Abb. 4.69).



**Abb. 4.70.** Die morphologischen Unterschiede der Unpaarflossen in *Heckelichthys*: A: *H. vexillifer*, B: *H. microdon*, C: *H. sp. nov.* aus Vallecillo. Maßstab: 10 mm.

Darüber hinaus zeigt das Praeoperculum des mexikanischen Materials einen breiteren Vertikal-Arm als *Heckelichthys vexillifer*. Die Signifikanz dieses Merkmals muss allerdings durch weiteres Material beider Arten überprüft werden, da unklar ist, inwieweit Erhaltungsartefakte des fragilen Praeoperculum-Caudalrandes den Umriss dieses Knochens verfälschen. Unabhängig davon erlauben die beobachteten Merkmale die Zuordnung des mexikanischen Ichthyodectiden zum Genus *Heckelichthys*, lässt sich jedoch zu keiner der bekannten Arten stellen. Die hier beschriebenen Unterschiede zu *Heckelichthys vexillifer* und *H. microdon* werden daher zur Begründung einer neuen Art herangezogen, die durch die oben genannte Diagnose gekennzeichnet ist.

*Heckelichthys* ist aus dem Cenoman von Slovenien und Marokko (Arambourg 1954) sowie aus dem Turon von Kroatien (D'Erasmus 1946) bekannt. Der Nachweis von *Heckelichthys* im Unterturon Nordost-Mexikos erweitert das bekannte Verbreitungsgebiet bis an den Westrand der kretazischen Tethys. Dieses Verteilungsmuster stützt die Hypothese einer ausgeprägten Ost-West-Vikarianz innerhalb der Tethys (Cavin 2008, Giersch et al. 2010).

#### 4.10. *Gillicus arcuatus* Cope, 1875

Familie Saurodontidae Cope, 1871

Genus *Gillicus* Hay, 1898

##### **Diagnose (emendiert)**

Langgestreckter Fisch mit einer SL zwischen 1,50 und 2 m. HL entspricht etwa einem Sechstel der SL, TD etwa einem Fünftel der SL. Die Höhe des Supraoccipitale entspricht der halben Höhe des Neurocranium. Die verwachsenen Parietalia bilden medial einen flachen Höcker rostral des Supraoccipitale. Das Parasphenoid besitzt ventral der Orbita einen rechteckigen Querschnitt. Der Winkel zwischen oticalem und orbitalem Teil des Parasphenoid beträgt 130°. Das Intercalare bildet etwa ein Viertel der Fossa hyomandibularis. Der Kanal für die seitliche Kopfvene tritt von caudal in die Fossa subtemporalis ein. Das Praemaxillare trägt 10 bis 17 Alveoli. Die Kronen der Praemaxillarzähne sind nie höher als 3 mm. Das caudale Ende des s-förmig geschwungenen Maxillare liegt ventral der Mitte der Orbita. Die Maxillarzähne sind winzig und sitzen in etwa 150 Alveoli. Der Symphysenrand des Mandibulare steht in etwa senkrecht zur Tangente des Ventralrandes des Dentale. Die Länge des Alveolarrandes entspricht dem 1,4- bis 1,7-fachen der Symphysenhöhe. Das Dentale trägt etwa 65 Alveoli. Die Mandibularzähne sind schwach nach medial gekrümmt. Die Wirbelsäule besteht aus 70-75 Centra, 27 davon sind Caudalwirbel. Die Flossenstrahlen sind longitudinal geteilt und fächern nach distal auf. Die Pectoralis besitzt 8-9 Strahlen. Die Ventralis besteht aus 7- 8 Strahlen, der erste Strahl artikuliert ventral des 47.-48. Wirbels. Die Analis ist langgestreckt mit mindestens 30 Pterygophoren, der erste Strahl artikuliert ventral des 54.-55. Wirbels. Die Dorsalis besteht aus 12 Pterygophoren, der erste Strahl artikuliert dorsal des 56.-57. Wirbels. Die Schuppen sind dorsoventral oval und tragen dichte Reihen von Punctae auf der caudalen Hälfte. Die craniale Hälfte trägt viele unterschiedlich langen Radii.

*Gillicus arcuatus* (Cope), 1875

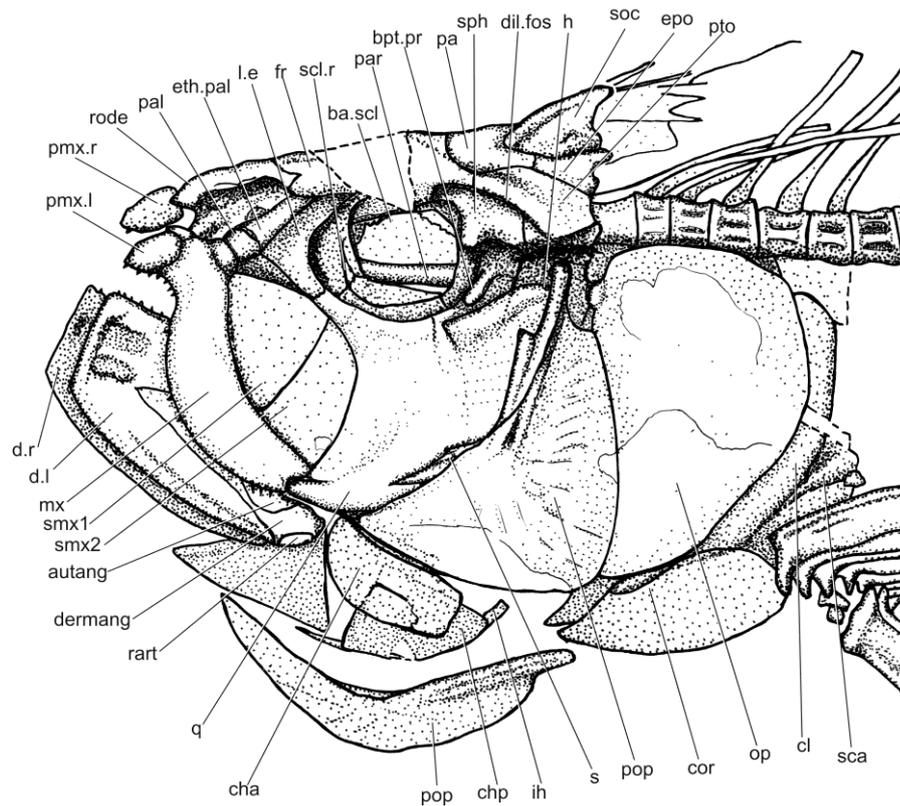
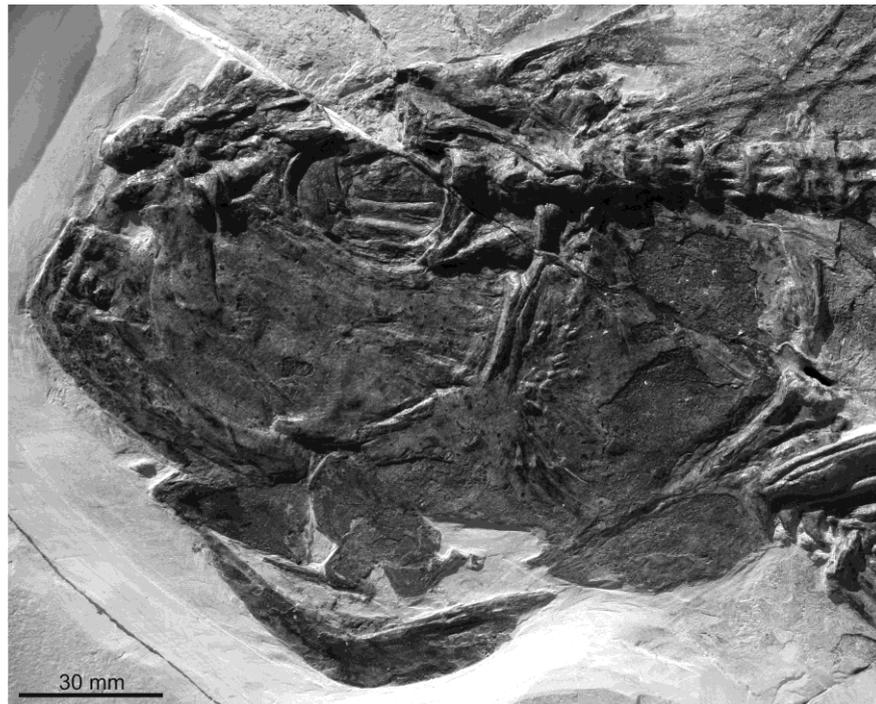
##### **Diagnose wie Genus**

##### **Material**

CPC-431: Primärfragment ohne Schwanzstiel und -flosse. Haldenfund. CPC-432: Kompletter Fisch. Der Ventrallobus der Caudalis, sowie die Wirbel 60 bis 66 sind nach ihrem erhaltenen Abdruck für Ausstellungszwecke ergänzt worden. Haldenfund. CMF: Kompletter Fisch. Distales Ende des dorsalen Caudalis-Lobus fehlt. Dieses Stück ist Bestandteil einer Privatsammlung in Monterrey, Nuevo León, Mexiko. Es wird hier für die biometrische Statistik benutzt, liegt aber nicht der Beschreibung zugrunde. Die Fundumstände sind unbekannt. UANL-FCT-VC-701: Abdominalregion mit disartikuliertem Schädel. Haldenfund. UANL-FTC-VC- 705: Schuppenkleid der Abdominalregion und Schädelknochen, Primärfragment. Fundumstände unbekannt.

Fundort: Vallecillo

Alter: Unterturonium



**Abb. 4.71.** CPC-432: *Gillicus arcuatus* aus Vallecillo. Schädel von lateral. Maßstab: 30 mm.

#### 4.10.1. Beschreibung:

Vorbemerkung: Eine ausführliche Revision von *Gillicus arcuatus* (Cope), 1875 wurde von Bardack (1965) anhand dreidimensional erhaltener Reste aus dem Niobrara Chalk (Santon) von Kansas durchgeführt. Weitere Informationen zur Morphologie und Systematik lieferten Cavender (1966), Patterson & Rosen (1977), Stewart (1999), Taverne (2008) sowie Cavin et al. (2012). Die publizierten Beschreibungen sind aber aufgrund des unvollständigen Materials lückenhaft. Dabei sind

besonders postcraniale Elemente von *Gillicus arcuatus* unsicher belegt. Das hier vorgestellte Material aus Vallecillo wird durch die von Bardack (1965) gegebene Diagnose eindeutig als *Gillicus arcuatus* charakterisiert und ermöglicht aufgrund seiner Vollständigkeit das Studium bisher unbekannter oder unsicher belegter anatomischer Details. Die Beschreibung beschränkt sich hier im Wesentlichen auf die Präzisierung der wenig bekannten Strukturen und auf neue Informationen.

### **Schädel**

Die Länge des Schädels einschließlich der Opercularserie beträgt das 1,4-fache der Schädelhöhe. Die Länge der Orbita zwischen Sphenoticum und lateralem Ethmoid beträgt etwa das 1,3-fache des Rostrum gemessen zwischen dem Ventralrand der Orbita und dem rostralen Ende des Rostrodermethmoid.

Der dorsale Rand des Supraoccipitale ist wulstartig verstärkt. Der Supraoccipitalkamm endet caudal auf Höhe des Neurocranium. Das Epioticum trägt einen vom Supraoccipitale deutlich abgesetzten dorsocaudalen Kamm, dessen Caudalrand s-förmig geschwungen ist. Der laterale Rand des Frontale biegt an seinem rostralen Ende scharf nach dorsomedial um und bildet dadurch eine rostral weisende Spitze.

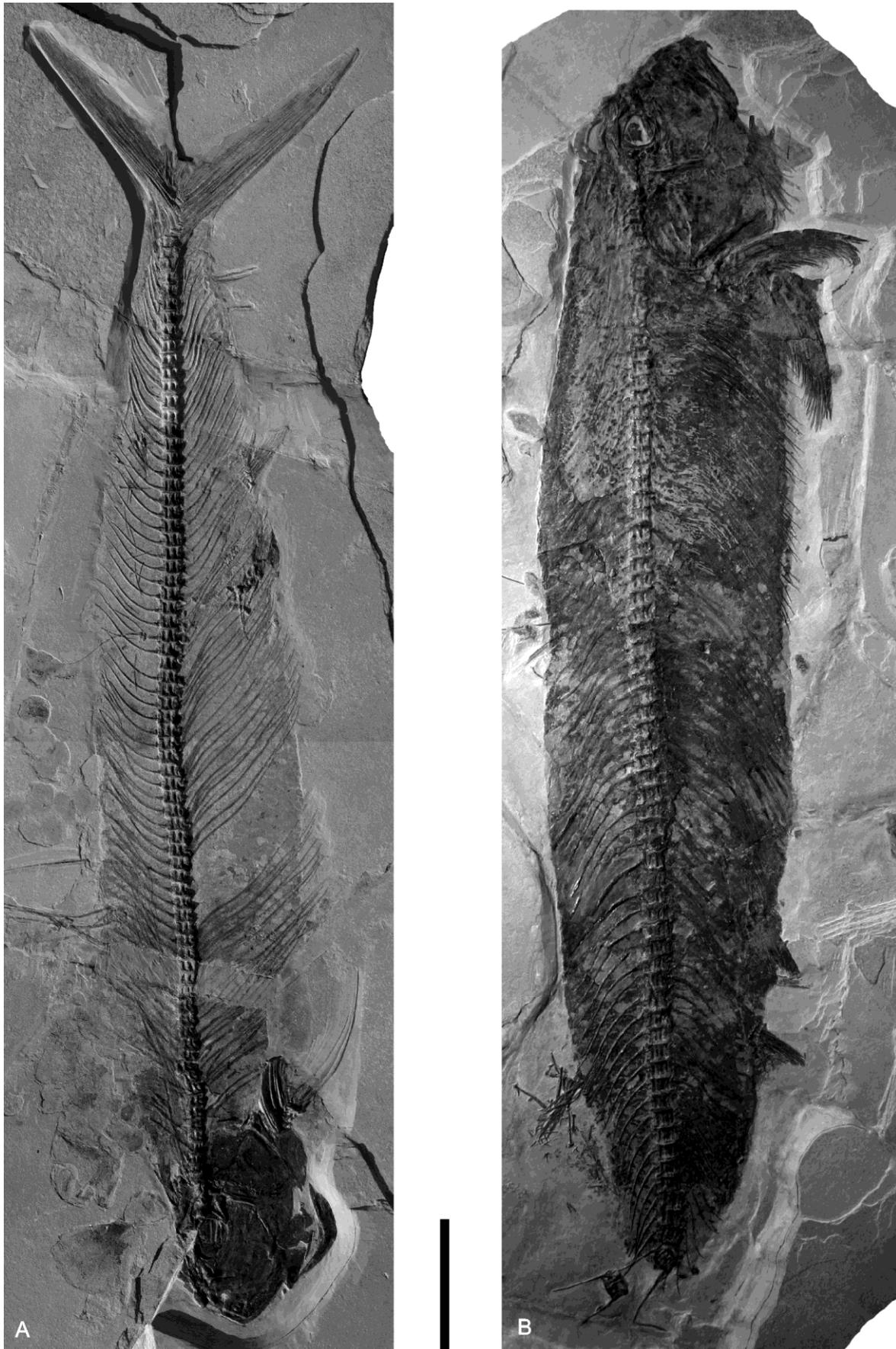
### **Hyopalatinum-Serie**

Vom Hyomandibulare ist die dorsale Hälfte sichtbar. Diese Hälfte ist T- oder hammerförmig umrissen. Der dorsal abgeflachte Kopf des T-förmigen Hyomandibulare ist longitudinal verbreitert und überragt den dorsoventral verlaufenden Schaft des Knochens rostral und caudal. Die Gelenkfläche mit dem Neurocranium ist 10°-15° nach rostral gegen den orbitalen Teil des Parasphenoid geneigt. Lateral ist das Hyomandibulare durch einen kräftigen, 5 mm breiten und 3 mm starken Wulst verstärkt. Unmittelbar ventral des caudodorsalen Endes des Knochens sitzt am Caudalrand die 12 mm hohe Gelenkfläche für das Operculum. Cranial dieser Fläche liegen caudal und cranial des lateralen Rückens zwei flache Gruben.

Vom Palatinum ist an den vorliegenden Stücken der für Ichthyodetifomes typische rostralaterale Fortsatz erkennbar. Dieser Fortsatz besitzt die Form eines Zylinders. Dorsal- und Ventralseite sind plan und bilden nach dorsal eine Gelenkfläche mit dem Ethmopalatinum, nach ventral eine Gelenkfläche mit dem Processus dorsalis des Maxillare. Beide Gelenkflächen sind von rostralateral nach caudomedial schwach konkav.

Das Ethmopalatinum bildet den Boden der Nasenkapsel und trägt einen säulenförmigen Lateralfortsatz, dessen Caudalrand mit dem lateralen Ethmoid artikuliert. An seiner planen Ventralseite trägt dieser Processus eine schwach konvexe Gelenkfläche, die mit dem rostralateralen Fortsatz des Palatinum artikuliert.

Die rostral der Orbita sichtbare Partie des lateralen Ethmoid ist eine dreieckige, nach ventrolateral weisende Knochenplatte, deren konkave caudale Kante den rostralen Rand der Orbita bildet. Die rostrale Partie dieses Knochens artikuliert mit dem Ethmopalatinum.



**Abb. 4.72.** *Gillicus arcuatus* aus Vallecillo. A: CPC-432 mit Ergänzungen an der Wirbelsäule. B: CPC-431. Diesem Fisch ist noch vor seiner endgültigen Einbettung die Caudalflosse abhanden gekommen. Maßstab: 100 mm.

### **Ceratomyalia**

CPC-432 zeigt Teile der Ceratomyalia: Das anteriore Ceratomyale ist eine gerundet-rechteckig umrissene Knochenplatte, etwa 1,8-mal so lang wie hoch. Der Ventralrand des anterioren Ceratomyale ist gleichmäßig konvex, der Dorsalrand flach konkav. Der Knochen besitzt in der Mitte ein longitudinal verlaufendes, schlitzartiges Foramen, welches sich etwa über ein Viertel der Gesamtlänge des Knochens erstreckt. Das posteriore Ceratomyale ähnelt einem gleichseitigen Dreieck, dessen Seitenlänge knapp der halben Mandibellänge entspricht. Ein 5 mm langes, stabförmiges Interhyale artikuliert an der nach caudal weisenden Spitze des posterioren Ceratomyale.

### **Kieferknochen**

Die Kiefer von *Gillicus* sind u. a. bei Bardack (1965) eingehend beschrieben. Hier erfolgt nur eine kurze Charakterisierung und Ergänzung. Ein herausragendes Charakteristikum von *Gillicus* ist das „säbelförmige“ Maxillare (z. B. Bardack 1965, Patterson & Rosen 1977, Taverne 2008, Alvarado-Ortega & Porras-Múzquiz 2009b). Dies bezieht sich auf die Krümmung des Knochens, dessen Ventralrand s-förmig geschwungen ist. Die caudalen vier Fünftel des Ventralrandes sind konvex gewölbt und bilden etwa einen Viertelkreis. Das rostrale Fünftel des Ventralrandes biegt scharf, um etwa 50° nach rostral um. Der ventrorostral gewölbte Teil des Ventralrandes trägt eine Reihe winziger, stiftförmiger Zähne mit einer Kronenhöhe von < 1 mm. Am vorliegenden Material sind diese Zähne nur vereinzelt erhalten. Der nach rostral umgebogene Teil des Ventralrandes trägt etwas längere Zähne mit einer Kronenhöhe von etwas über 1 mm. Der Dorsalrand des Maxillare verläuft in etwa parallel zum Ventralrand, ist aber insgesamt etwas schwächer gekrümmt. Er trägt in seinem rostralen Fünftel einen nach dorsal weisenden, von dorsal gesehen longitudinal ovalen Condylus, der mit dem Palatinum artikuliert. Der Rostralrand des Maxillarknochens wird von einem trapezoid umrissenen Praemaxillare überdeckt. Die Länge dieses Knochens entspricht etwa einem Fünftel der Maxillar-Länge. Sein Ventralrand trägt winzige Zähne, von denen an CPC-431 vier oder fünf erhalten sind. Das Maxillare trägt zwei Supramaxillaria, die zusammen eine halbkreisförmige Scheibe dorsal des Maxillare bilden. Die Supramaxillaria bedecken etwa die Hälfte der suborbitalen Fläche zwischen Praeoperculum und Maxillare.

Das Mandibulare ist annähernd rechteckig und etwa doppelt so lang wie hoch. Der Symphysenrand ist gerade und steht senkrecht zum Alveolarrand des Dentale. Die Länge des Alveolarrandes entspricht dem 1,4- bis 1,7-fachen der Symphysenhöhe und nimmt die rostralen zwei Drittel der gesamten Mandibellänge ein. Der Alveolarrand ist schwach konkav gewölbt. Angulare und Retroarticulare bilden den Processus articularis des Maxillare. Dieser weist gerade nach caudal und endet in einer gleichmäßigen Rundung. Das Retroarticulare ist ein schmaler, stabförmiger Knochen auf der Ventralseite des Processus articularis und nicht an der Gelenkfläche des Kiefergelenkes beteiligt. Der rostrale Teil des Angulare ist keilförmig und inseriert in der entsprechenden Aussparung des Dentale. Der Recessus am Dentale öffnet sich nach caudal und endet rostral der Mitte des Mandibulare. Mandibularzähne sind am vorliegenden Material aus Vallecillo nur vereinzelt erkennbar. Diese sind, wie die Maxillarzähne, sehr klein mit einer Kronenhöhe unter 1 mm. Die ventrolaterale Oberfläche des Mandibulare wird von einem parallel zum Ventralrand des Unterkiefers verlaufenden Sulcus durchzogen. Caudal des Symphysenrandes befinden sich im rostralen Drittel des Dentale zwei

flache, senkrecht übereinander stehende, elliptische Gruben. An CPC-432 sind beide Mandibularäste gegeneinander verschoben und geben den Blick auf die Medianseite der Symphyse des rechten Mandibulare frei: Der senkrechte Symphysenrand zeigt mehrere kleine Gruben und Rillen. Die auf der Außenseite des Mandibulare sichtbaren elliptischen Gruben finden auf der Medianseite des Knochens ihre Entsprechung. Hier sind gleichfalls, unmittelbar caudal des Symphysenrandes, Gruben sichtbar.

### **Opercularserie**

Das Praeoperculum ist eine gerundet dreieckige Knochenplatte. Der rostrale Rand ist tief konkav und teilt dadurch den Knochen in einen vertikalen und einen horizontalen Arm. Die Länge des nach dorsal weisenden Armes entspricht etwa dem 1,1-fachen des nach rostral weisenden Armes. Caudal- und Ventralrand des Praeoperculum stehen im Winkel von etwa 65° zueinander und gehen in der caudoventralen Ecke der Knochenplatte mit einer gleichmäßigen Rundung in einander über. Der Rostralrand des vertikalen Armes ist durch einen dorsoventral verlaufenden Grat verstärkt. Parallel zu diesem verläuft der Sulcus für den Nervenkanal des Praeoperculum. Der vertikale und der rostrale Teil des Sulcus treffen im Winkel von 125° aufeinander. Die Oberfläche des Praeoperculum trägt gerade, flache Sulci, die radial zur Mitte der Knochenplatte verlaufen und am lebenden Tier sekundäre Zweige des Praeoperculum-Nervs beherbergten.

Das Operculum ist der größte Knochen der Opercularserie. Sein Längsdurchmesser nimmt zwei Fünftel des gesamten Schädels ein. Die Höhe des Operculum entspricht drei Vierteln der Höhe des Schädels. Das Operculum ist asymmetrisch eiförmig. Sein rostraler und caudaler Rand konvergieren nach ventral. Im vierten Fünftel seiner Höhe trägt der Rostralrand den nach rostral weisenden Processus articularis für das Hyomandibulare. Die laterale Oberfläche des Operculum ist mit feinen Striae überzogen, die radial auf den Ansatz des Processus articularis konvergieren. Form und Lage von Sub- und Interoperculum sind am vorliegenden Material nicht erkennbar.

An CPC-431 sind mindestens 40 Branchiostegalia sichtbar. Diese sind sehr dünn und stab- bis fadenförmig: Die Branchiostegalia sind bis 50 mm lang und haben einen Querschnitt von < 1mm. Im proximalen Viertel verbreitert sich der Querschnitt auf 2 mm. Proximal terminieren die Branchiostegalia in einem flachen Caput articularis. Die genaue Lage der Branchiostegalia und ihr Bezug zur Ceratohyalserie sind nicht zu erkennen, da letztere durch das Praeoperculum verdeckt ist.

### **Wirbelsäule**

Die Wirbelsäule besteht bei *Gillicus arcuatus* aus Vallecillo aus 74 praeuralen Wirbeln, von denen 27 Caudalwirbel sind. Der Wirbeldurchmesser beträgt etwa das 1,6-fache der Wirbellänge. Die cranialen abdominalen Centra sind etwas kleiner als diejenigen der Körpermitte und der Caudalregion: Cranial des 15. Wirbels werden die Wirbelcentra um etwa 20% kleiner. Die Centra sind lateral und ventro-, sowie dorsolateral durch drei longitudinale Stege verstärkt, die jeweils durch zwei longitudinale Gruben getrennt sind. Die Breite der Gruben entspricht der Stärke des lateralen Steges. Die Stege und Gruben, erscheinen am zweiten Wirbel und sind ab dem dritten Wirbel voll ausgebildet. Caudal des vierten praeuralen Wirbels nimmt die Tiefe der Gruben deutlich ab.

## Gürtel und paarige Flossen

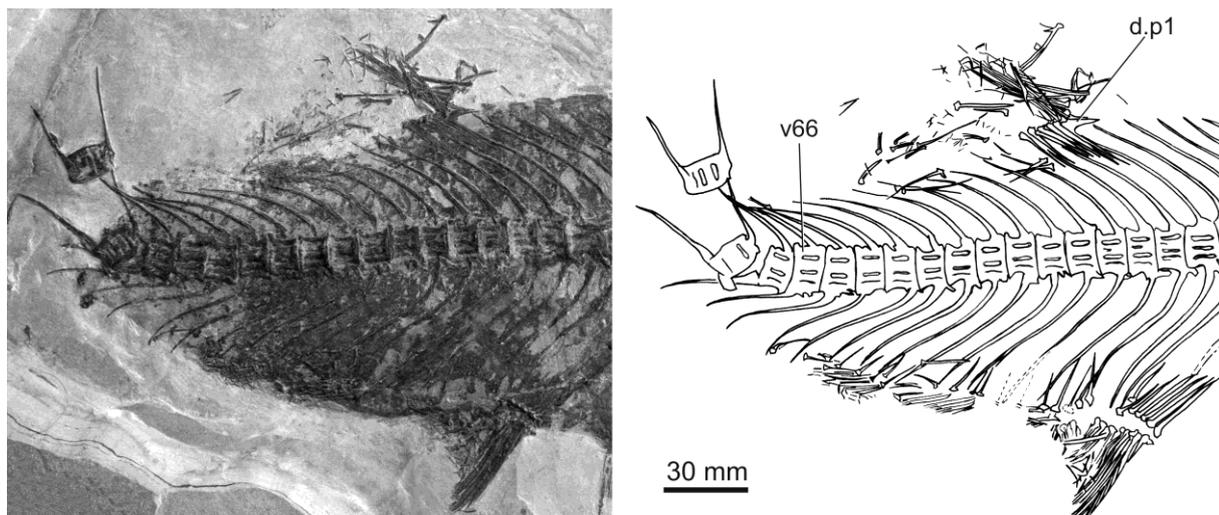
### Schultergürtel

Das Cleithrum ist der größte Knochen des Schultergürtels. Dieser bumerangförmige Knochen besitzt einen nach dorsal weisenden vertikalen und einen nach cranioventral weisenden horizontalen Schenkel. Die Länge des horizontalen Schenkels beträgt das 1,75-fache derjenigen des vertikalen Schenkels. Der vertikale Schenkel reicht nach dorsal fast bis auf Höhe der Wirbelsäule. Der Ventralrand des horizontalen Schenkels ist gerade und erhebt sich nach lateral deutlich (5 mm) über die sich ventral anschließende Knochenplatte des Coracoid. Das Coracoid ist spitz-eiförmig und nimmt die Länge des horizontalen Schenkels des Cleithrum ein. Das spitze Ende des Coracoid weist nach cranial. Rechtes und linkes Coracoid scheinen an ihrer jeweiligen Ventralkante verwachsen zu sein.

Form und genaue Position der Scapula bleiben am vorliegenden Material unklar, da diese Partie des Schultergürtels durch die Strahlen der Pectoralis verdeckt wird. Das Supracleithrum ist eine dorsoventral gestreckte, hochovale Knochenplatte mit einem geraden Cranialrand. Das ventrale Ende des Supracleithrum überdeckt ventral der Wirbelsäule das dorsale Ende des Cleithrum von lateral. Das Supracleithrum ist in dorsoventraler Richtung etwas höher als der vertikale Schenkel des Cleithrum. Das Posttemporale ist in CPC-431 nur partiell erkennbar. Die identifizierten Partien zeigen, dass dieser Knochen eine dreistrahlige Platte ist, deren genaue Umriss allerdings durch Schuppen verdeckt sind. Die caudoventrale Partie steht in Kontakt mit dem Supracleithrum, dessen dorsales Ende medial des Posttemporale bis auf Höhe der Mitte des Posttemporale reicht. Der ventrocraniale Arm des Posttemporale ist gerade und liegt horizontal. Dorsal davon verläuft der dorsocraniale Arm, der dreimal so breit wie der ventrocraniale Arm und nach dorsal gewölbt ist. Der dorsocaudale Rand des Posttemporale scheint unregelmäßig gelappt oder s-förmig geschwungen zu sein. Sein genauer Verlauf bleibt unklar. Die Pectoralis wird von acht oder neun Strahlen gebildet. Alle Strahlen sind längs geteilt und fächern von proximal nach distal in 5 bis 10 Strahlen auf. Der erste Strahl ist der breiteste und etwa 1,25-mal breiter als der caudal folgende zweite Strahl. Im Gegensatz zu den folgenden Strahlen teilt sich der erste Strahl nur einmal längs. In der cranialen Kante des ersten Strahles verläuft ein flacher Sulcus. Der erste Strahl endet in zwei Spitzen, die jeweils einen Winkel von etwa 20° einnehmen. Diese Spitzen weisen eine geringe diagonale Gliederung von drei bis fünf Gliedern auf. Alle anderen Flossenstrahlen bleiben bis in die distalen Enden unsegmentiert. Die proximale Basis der Strahlen ist hakenförmig nach ventral gebogen und verbreitert. Die Artikulationsflächen der Strahlen mit den Radien der Pectoralis liegen auf einer etwa 45° nach craniodorsal geneigten Linie. Die proximodistale Gesamtlänge der Pectoralis entspricht in etwa der Kopfhöhe des Tieres, wobei der zweite Strahl der längste ist.

Beckengürtel – Der Artikulationspunkt zwischen dem Basipterygium und dem ersten Flossenstrahl der Ventralis liegt ventral des 47. oder 48. Wirbels. Soweit am vorliegenden Material erkennbar, ist das Basipterygium eine keilförmige Knochenplatte, deren Spitze nach cranial weist und deren Länge jener von vier Wirbelkörpern entspricht. Der laterale und mediane Rand der Platte ist jeweils durch einen stabförmigen Grat verstärkt. Die Breite des caudalen Endes entspricht etwa einer Wirbellänge. Die Knochenplatte endet in drei kugelförmigen Prozessus, die caudolateral die Gelenkflächen für die Artikulation der Ventralis tragen. Der größte dieser Prozessus liegt am

caudoventrolateralen Rand des Gürtels, und hat an CPC-432 einen Durchmesser von 8 mm. Nach dorsomedian folgen weitere Prozessus, deren Größe abnimmt. Die genaue Lage und Form der Artikulationsfacetten ist am vorliegenden Material nicht mit Sicherheit bestimmbar. Die Ventralis wird von 7 oder 8 Strahlen gebildet, deren genereller Aufbau dem der Pectoralis gleicht. Der erste Strahl ist der breiteste und nur einmal längs geteilt. Das distale Ende des ersten Strahls läuft in eine Spitze aus und zeigt wenige ( $< 5$ ) diagonale Segmente. Die median liegenden Strahlen sind mehrfach längs geteilt und fächern nach distal auf. Der erste Flossenstrahl ist der längste und ist knapp halb so lang wie der längste Strahl der Pectoralis.

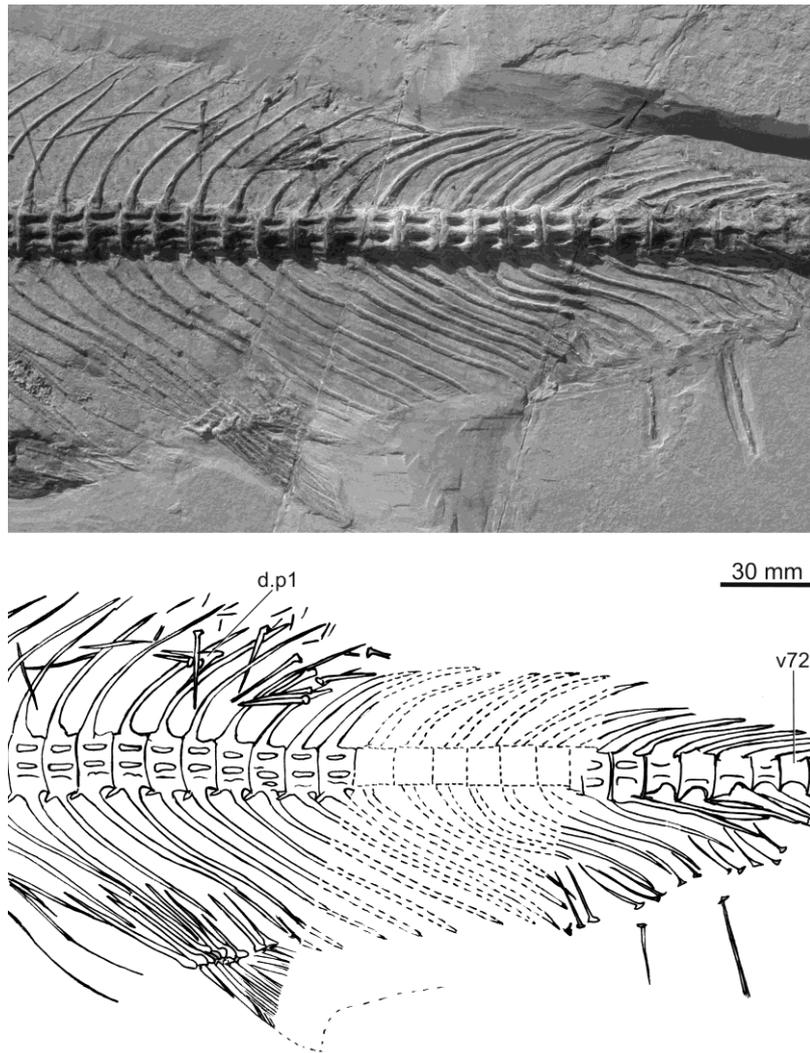


**Abb. 4.73.** CPC-431: *Gillicus arcuatus*. Caudale Rumpfparte mit Dorsal- und Analflosse. Maßstab: 30 mm.

### Unpaare Flossen

Die Analis ist an keinem der vorliegenden Stücke vollständig erhalten. Die vollständigste Analflosse zeigt CPC-432. Hier fehlt lediglich das mittlere Drittel, die Gesamtlänge der Flosse ist aber erkennbar. An diesem Stück sind 21 Pterygophoren der Analis überliefert. An CPC-431 sind die cranialen zwei Drittel der Analis mit 25 Pterygophoren sichtbar.

Der erste Strahl der Analflosse artikuliert ventral des 54. oder 55. Wirbels. In CPC-432 reicht die Analis nach caudal bis auf Höhe des 71. Wirbels. Die Strahlen 4 bis 6 sind die längsten und etwa so lang wie entsprechende Strahlen der Ventralis. Caudal des fünften Strahls nimmt die Länge der Strahlen auf ein Viertel der Maximallänge ab. Die ersten drei Strahlen sind ungeteilt und nehmen gegen den Vierten hin an Länge zu. Der vierte Strahl ist in der distalen Hälfte diagonal segmentiert, während alle caudal stehenden Strahlen längs geteilt sind. Ab dem siebten Strahl verkürzt sich gleichfalls die Länge der Pterygophoren auf etwa die Hälfte der Länge der cranialen sieben Pterygophoren. Die caudalen Pterygophoren sind fadenförmig. Aufgrund der erhaltenen Pterygophoren und Reste der Lepidotrichia ist für die Außenkante der Analis ein gestreckt falcater Umriss anzunehmen, d. h.: drei Viertel der Flossenkante verlaufen parallel zur Ventralis. Im cranialen Viertel biegt die Außenkante nach ventral in einen dreieckigen Flossenzipfel um. Die Länge der Flosse entspricht etwa der Länge von 17 Wirbelkörpern.



**Abb. 4.74.** CPC-432: *Gillicus arcuatus*. Caudale Rumpfpartie mit Dorsal- und Analflosse. Maßstab: 30 mm.

Die Dorsalis wird von 12 Pterygophoren gestützt. Die erste Pterygophore besitzt an ihrem distalen Ende einen nach cranial weisenden Dorn, der etwa die halbe Länge dieser Pterygophore aufweist. Das proximale Ende des Dorns ist flächig nach ventral verbreitert. Die Pterygophoren tragen mindestens 14 Strahlen, von denen der erste dorsal des 56. oder 57. Wirbels artikuliert. Die Dorsalis ist dreieckig umrissen und hat eine Basislänge, die der Länge von etwa vier Wirbeln entspricht. Die maximale Höhe dieser Flosse entspricht der Länge der Ventralis. Die Pterygophoren von Analis und Dorsalis greifen mit ihren proximalen Enden zwischen die Hämal- bzw. Neuralfortsätze ein.

Keine der vorliegenden Caudalflossen ist vollständig erhalten. An CPC-432 ist der dorsale Lobus überliefert. Der ventrale Lobus und große Teile des Caudalskelettes sind nur als Abdruck in der Trägerplatte des Fossils erhalten geblieben. Die homocerce Caudalflosse ist tief gegabelt: die Lobi sind etwa sechsmal so lang wie breit. Der dorsale Lobus besteht aus 10 Haupt und sieben Vorstrahlen. Die Vorstrahlen werden durch die Neuralbögen der praeuralen Wirbel 2 bis 4 unterstützt. Der erste Hauptstrahl ist der Längste. Seine distalen zwei Drittel sind diagonal segmentiert. Die ventral folgenden Strahlen sind längs geteilt und nach distal aufgefächert. Weitere Details des Caudalskelettes sind am mexikanischen Material nur unsicher identifizierbar oder nicht überliefert.

## Schuppen

*Gillicus* besitzt große Schuppen: Die Schuppen der Körpermitte sind 30mm hoch und 15 mm lang. Sie sind oval bis gerundet rhombisch und zeigen unregelmäßig verteilte Punktae auf der caudalen Hälfte der Oberfläche. Die craniale Hälfte ist mit vielen (>20) unterschiedlich langen Radii besetzt. UANL-FCT-VC-705 zeigt einen Teil des artikulierten Schuppenkleides: Lateral trägt der Körper von *Gillicus* 10 bis 12 Schuppenreihen.

### 4.10.2. Diskussion

Der hier beschriebene ichthyodectiforme Fisch besitzt offensichtlich zwei gegen einander bewegliche Mandibeläste, die durch einen Intermandibularmuskel verbunden waren. Dies ist durch die elliptischen Gruben auf der Lingualseite des mandibularen Symphysenrandes angedeutet. Dieser Merkmalskomplex rechtfertigt eine Zuordnung des Materials zu den Saurodontidae Cope, 1871 (Cavin et al. 2012).

Innerhalb der Saurodontidae ist das vorliegende Material aufgrund seines charakteristisch s-förmig geschwungenen Maxillare als *Gillicus* Hay, 1898 zu identifizieren (Taverne 2008). Weitere gattungstypische Merkmale unterstützen die Zuordnung des mexikanischen Materials zu *Gillicus*: Das Maxillare trägt zwei große, halbkreisförmige Supramaxillaria; die Zähne sind sehr klein; der vertikale Arm des Praeoperculum ist nach caudal verbreitert; der orbitale und der oticale Teil des Parasphenoid treffen in einem flachen Winkel von etwa 130° aufeinander (Taverne 2008). Am Material aus Vallecillo ist letzteres Merkmal zwar lateral verdeckt, an CPC-431 ist der Ventralrand der Oticalregion allerdings durch die laterale Kompaktion des Schädels durch das Hyomandibulare hindurch abgedrückt und damit sichtbar.

Nach Bardack (1965) ist neben *Gillicus arcuatus* (Cope), 1875 auch noch *Gillicus serridens* (Woodward), 1901 aus dem English Chalk in Kent (Alb) valid: „This species is tentatively considered distinct from *Gillius arcuatus*, primarily for reason of its geographic and geologic position” (Bardack 1965: 68). Bardack (1965) bezweifelt von Woodward (1901) und Hay (1903) zur Definition der Arten herangezogenen Unterschiede in Zahn- und Kieformorphologie und gibt folgende Artdiagnose für *G. serridens*: „Mouth cleft opens anteriorly; Orbit shorter than snout“. Diese Diagnose ist sowohl an der lithographischen Abbildung des Holotyps bei Woodward (1901) als auch an der Fotografie desselben Stückes (Bardack 1965: pl. 2a) nicht nachvollziehbar. Die Länge der Orbita zwischen Sphenoticum und lateralem Ethmoid beträgt etwa das 1,3-fache des Rostrum, gemessen zwischen dem Ventralrand der Orbita und dem rostralen Ende des Mesethmoid. Diese Verhältnisse finden sich auch bei *G. arcuatus*. Die Richtung der Mundspaltenöffnung variiert innerhalb des bekannten Materials von *Gillicus* deutlich. Hierbei handelt es sich jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit um ein Erhaltungsartefakt, da die am Fossilmaterial zu beobachtende Maulspalte jeweils von der relativen Lage von Mandibula, Maxillare und Praemaxillare zueinander abhängt. Alle drei Elemente sind gegeneinander beweglich und verschieben sich deshalb bei Einbettung und lateraler Kompaktion unterschiedlich gegeneinander. Von der Stellung der Kieferelemente und der daraus resultierenden Richtung und Form der Maulspalte kann daher kein spezifisches Merkmal abgeleitet werden.

Nach Cavin et al. (2012) trägt *G. serridens* im rostralen Viertel der Maulöffnung größere Zähne als im caudal folgenden Teil. Im vorliegenden Material sind die wenigen erkennbaren Zähne alle

gleichgroß. Weiterhin sind an *G. serridens* die cranialen Wirbel länger als hoch, während diese bei *G. arcuatus* höher als lang sind. Dieses Merkmal ist allerdings ontogenetischen Veränderungen unterworfen (Cavin et al. 2012). Da *G. serridens* nur durch ein Exemplar (BMNH P. 8633) bekannt ist, kann eine abschließende Bewertung dieser Merkmale nicht erfolgen. *Gillicus* aus Vallecillo unterscheidet sich in den genannten Merkmalen allerdings von *G. serridens* und lässt sich eindeutig *G. arcuatus* zuordnen.

Neben den von Taverne (2008) benannten Autapomorphien für *Gillicus* ist an den Stücken aus Vallecillo eine Reihe von bisher unbekanntem oder schlecht dokumentierten Strukturen zum ersten Mal beschreibbar:

Die stab- bis fadenförmigen Branchiostegalia sind innerhalb der Ichthyodectiformes nur von wenigen Genera bekannt: *Cladocylus* besitzt etwa 14 dieser Branchiostegalia auf jeder Seite (Maisey 1991), *Eubiodectes* besitzt eine ähnliche Anzahl (Cavin et al. 2012). Bei *Gillicus* CPC-431 aus Vallecillo sind etwa 40 Branchiostegalia sichtbar. Dieser Fisch trug also etwa 20 Branchiostegalia auf jeder Seite.

Die Gesamtzahl der Wirbelkörper variiert zwischen 69 und 74. Die von Bardack (1965) zum ersten und einzigen Mal publizierte Gesamtwirbelzahl von 69 Centra für *Gillicus* bezieht sich auf ein Exemplar (FHSM VP-334) aus dem Niobrara Chalk (Santon) und weicht um 5 Wirbel von *Gillicus* aus Vallecillo ab. Diese Variationsbreite der Wirbelzahl ist bei den Ichthyodectiformes üblich und für verschiedene Genera belegt (vergl. z. B. Forey et al. 2003, tab. 4, Blanco-Pinon & Alvarado-Ortega 2007, tab. 1). Es gibt also keinen Grund, *Gillicus* aus Vallecillo aufgrund der von Bardack (1965) gegebenen Diagnose von *Gillicus arcuatus* zu trennen.

Über die Form der Analflosse in *Gillicus* war in der Vergangenheit wenig bekannt: Einige Autoren lassen aufgrund des unvollständig erhaltenen Materials die Frage nach Form und Position der Analis offen (Bardack 1965, Patterson & Rosen 1977, Taverne & Chanet 2000, Blanco-Pinon & Alvarado-Ortega 2007, Taverne 2008, Cavin et al. 2012). Andere Autoren glauben in den überlieferten Resten von *Gillicus* eine kurze, von etwa zehn Pterygophoren getragene Analflosse zu erkennen, ähnlich der in *Xiphactinus* und *Ichthyodectes* (Maisey 1991, Stewart 1999, Alvarado-Ortega 2004). Patterson & Rosen (1977) ziehen hingegen sogar die Vollständigkeit der kurzen Analflosse von *Xiphactinus* in Frage und gehen auch hier von einem Erhaltungsartefakt aus. Allerdings sind zwischenzeitlich, bei verbesserten Berge- und Präparationsmethoden, neue vollständig artikulierte Skelette von *Xiphactinus* bekannt geworden, die alle eine kurze Analis zeigen. Damit gilt die kurze Analis innerhalb der Ichthyodectiformes zumindest für *Xiphactinus* als gesichert. Bei *Gillicus* muss dagegen eine kurze Analflosse als Erhaltungsartefakt gelten: Am mexikanischen Material ist die Analis zum ersten Mal so erhalten, dass Umriss und Lage eindeutig rekonstruierbar sind. Bei CPC-431 liegen Strahlen und Pterygophoren innerhalb der erhaltenen cranialen zwei Drittel der Analis in situ. CPC-432 liefert zusätzliche Daten zur Länge der Analis, die sich ab dem 54. Wirbel nach caudal bis fast bis zum Ansatz der Caudalflosse zieht. Der verlorene, aber nach dem Abdruck rekonstruierbare Zwischenteil der caudalen Rumpf-Partie in CPC-432 bietet Platz für etwa 10 Pterygophoren. Zusammen mit den überlieferten Resten zeigt *Gillicus* eine gestreckt-sichelförmige Analis, die von mindestens 30 Pterygophoren gestützt wird. Eine solche Analflosse ist an allen vollständiger überlieferten Ichthyodectiformes mit Ausnahme von *Xiphactinus* und *Ichthyodectes* ausgebildet.

Die Dorsalflosse ist am vorliegenden Material, wenn auch disartikuliert, erhalten. 12 Pterygophoren tragen 12 bis 14 Strahlen. An CPC-431 und CPC-432 ist die erste Pterygophore mit einem nach cranial weisenden Processus ausgestattet. Dieses Merkmal ist nach Taverne (2008) auf den jurassischen Ichthyodectiden *Thrissops* beschränkt, scheint aber auch bei kretazischen Formen aufzutreten: Neben *Gillicus* zeigen auch *Heckelichthys vexillifer* und *Chirocentrites coroninii* einen cranial weisenden Fortsatz am ersten Flossenträger der Dorsalis (Cavin et al. 2012). Eine vergleichbare Struktur scheint zudem an *Cladocyclus* vorhanden zu sein, wie der Abdruck eines entsprechenden Fortsatzes an einem Stück (SMNK-PAL. 6605) aus der Crato-Formation (Aptium, Brasilien) zeigt. Bei *Eubiodectes* ist dieser Fortsatz auf eine Verdickung des dorsalen Endes des ersten Flossenträgers reduziert (Cavin et al. 2012).

#### 4.11. *Vallecillichthys multivertebratum* Blanco & Cavin, 2003

Unterfamilie Prosaurodontinae subfam. nov.

*Vallecillichthys multivertebratum* Blanco & Cavin, 2003

##### Material

- CPC-001: Kompletter Fisch, caudales Drittel nicht geborgen.  
CPC-300: Kompletter Fisch, SL 1080 mm, Retransferpräparat. Als Dauerleihgabe im Centro Cultural, Nuevo Laredo, Tamaulipas, Mexiko.  
CPC-438: Kompletter Fisch, SL 730 mm, Präparat S. Unrein (UNI-Karlsruhe)  
CPC-446: Primärfragment, Schwanzflosse fehlt, Schädel: Retransferpräparat  
CPC-447: Primärfragment, Cranialer Abdominalteil, Schädelknochen disartikuliert.  
CPC-448: Caudales Körperdrittel mit medialen Flossen.  
CPC-449: Rostraler Schädelteil.  
CPC-450: Caudales Körperviertel, mit disartikuliertem Schwanzflossenskelett.  
CPC-451: Caudales Körperdrittel mit Schwanzflosse.  
CPC-452: Cranialer Körperteil mit Neurocranium und Hyopalatinumserie.  
UANL-FCT-VC 704: Kompletter Fisch, SL 980 mm, Rippen und Hämhalbögen disartikuliert.  
Fundort: Vallecillo  
Alter: Unterturonium

##### Diagnose, emendiert

Langer und schlanker Fisch mit einer SL bis zu 1200 mm. SL enthält die siebenfache Kopflänge. Orbitalregion und Präorbitalregion etwa gleich lang. Supraoccipitalkamm endet caudal auf Höhe des Caudalrandes des Intercalare und erreicht die halbe Höhe des Neurocranium. Parietalia verwachsen, nicht an der Bildung des Supraoccipitalkammes beteiligt. Winkel zwischen oticalem und orbitalem Teil des Parasphenoid beträgt 145°. Retroarticulare nicht an der Gelenkfläche für das Quadratum beteiligt. Artikulation des Mandibulare mit Quadratum ventral der Orbita-Mitte. Bezahnung anisodont. Zahnkronen konisch mit caudorostralen Carinae. Länge der occipitalen Epineuralia erreicht die Länge von 10 Wirbeln. Unterkiefer mit kleinem, dreieckigem Prädentale. Länge des Prädentale entspricht Symphysenhöhe. Wirbelsäule mit 100 Wirbeln. Wirbelcentra so lang wie hoch. Pectoralis mit 8 – 9 Strahlen. Dorsalis mit 15 Strahlen. Ventralis mit 6 – 8 Strahlen. Analis lang mit 45 Strahlen. Uroneurale 1 reicht nach cranial bis lateral von PU3.

### 4.11.1. Beschreibung

#### Proportionen

Langer und schlanker Fisch mit einer Standardlänge bis zu 1200 mm bei einer maximalen Körperhöhe von 120 mm. Die Kopflänge passt etwa siebenmal in die Standardlänge. Die Kopflänge entspricht der Länge zwischen der Schnauzenspitze und dem Caudalrand des Operculum. Die Oticalregion (Caudalrand des Intercalare-Autosphenoticum-Fortsatz), die Orbitalregion (Autosphenoticum-Fortsatz–Rostralrand der Orbita) und die Präorbitalregion (Rostralrand der Orbita–Rostrodermethmoid-Spitze) sind alle gleichlang. Die taphonomische Analyse zeigt, dass der Fisch lateral abgeplattet war (s. u.).

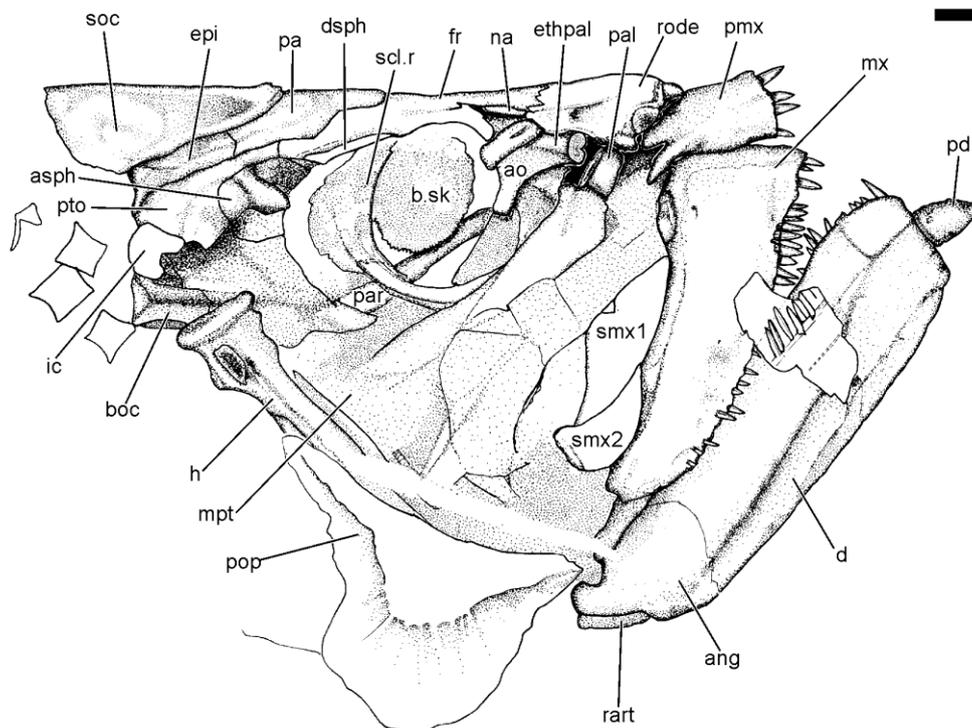
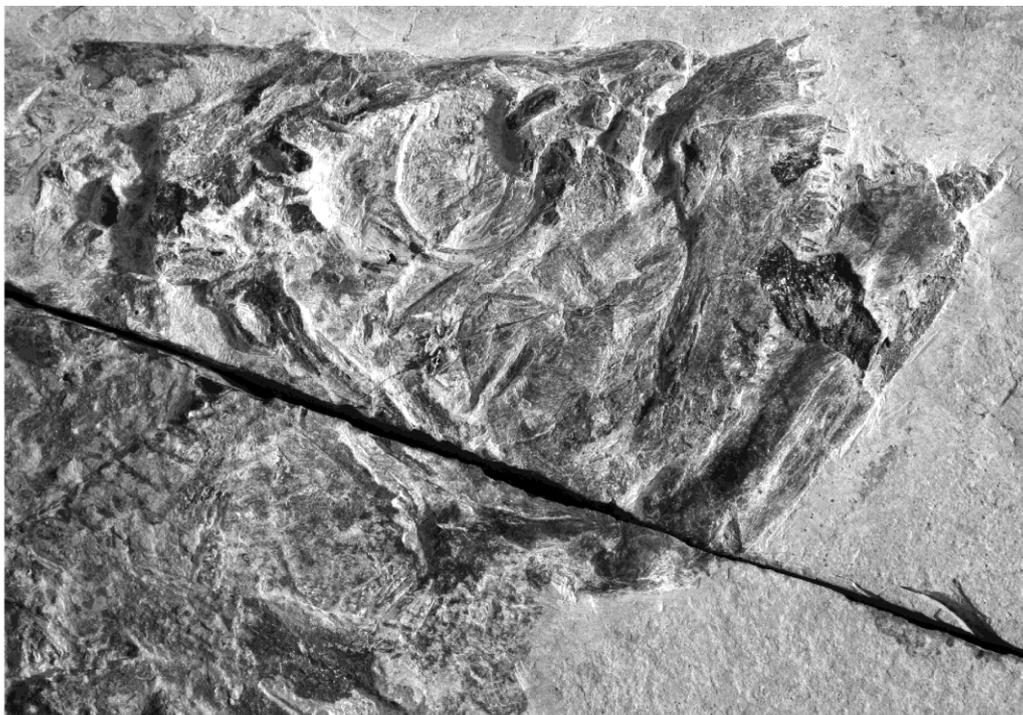
#### Schädel

##### Schädeldach und Neurocranium

Zu den Proportionen des Schädeldaches sind am vorliegenden Material keine genauen Angaben möglich, da die laterale Einbettung und Kompaktion der Fische die lateromedialen Maße verfälscht.

Prominentester Knochen der Occipitalregion ist das Supraoccipitale, welches einen hohen Supraoccipitalkamm trägt. Die Höhe des Kammes nimmt die halbe Höhe des Neurocranium ein. Die rostrale Kante des Supraoccipitalkammes ist gerade und hebt sich kaum vom Dorsalrand des Schädelprofils ab. Das caudale Ende des Kammes liegt caudal des Epioccipitale, reicht aber nach caudal nicht über das Intercalare hinaus. Die Parietalia sind medial verwachsen und zeigen eine flache mediolateral verlaufende Grube an der Basis des Supraoccipitalkammes. Die caudomediale Partie des Parietale in CPC-446 trägt eine kleine rostradorsal gerichtete, abgerundete mediane Ossifikation. Lateral zieht das Parietale bis ventral der Mitte des Supraoccipitale und schließt hier an das Epioccipitale an. Dieses bildet ventral des caudalen Viertels des Supraoccipitale einen kräftigen, nach caudodorsolateral weisenden Kamm, dessen dorsale Spitze etwa in der Mitte der Höhe des Neurocranium liegt. Rostral des Epioccipitalkammes verläuft ein longitudinaler Rücken, der von Parietale und der rostralen Hälfte des Epioccipitale gebildet wird. Das Pteroticum schließt ventral an das Epioccipitale an. Rostral wird das Pteroticum von Parietale und Autosphenoticum begrenzt und erreicht das Frontale rostral des Autosphenoticumfortsatzes. Nach caudolateral bildet das Pteroticum eine Suture mit dem Intercalare. Der am Schädeldach beteiligte Teil des Pteroticum hat, von dorsolateral gesehen, einen dreieckigen Umriss. Die dorsomediale und lateroventrale Kante konvergieren dabei nach rostral. Das Pteroticum besitzt an seiner lateroventralen Kante einen lateralen Processus, der unmittelbar caudal der Mitte zwischen Intercalare und Autosphenoticum steht. Die rostralaterale Kante des Pteroticum ist gleichmäßig konkav und bildet eine glatte Suture mit dem Autosphenoticum. Dieser gerundet dreieckige Knochen bildet die caudodorsale Ecke der Orbita und trägt in seiner Mitte einen kräftigen, nach lateral weisenden Processus. Von dorsal gesehen besitzt das Schädeldach im Bereich des Autosphenoticum und auf Höhe des Intercalare seine größte lateromediale Breite. Die caudolaterale Ecke des Neurocranium wird von einem unregelmäßig würfelförmigen Intercalare gebildet. Der rostroventrale Teil dieses Knochens bildet den caudalen Rand der Hyomandibulargrube. Der orbitale Teil des Schädeldaches wird vom Frontale eingenommen, welches rostral auf Höhe des lateralen Ethmoid mit dem Rostrodermethmoid verzahnt ist. Das

Schädeldach zeigt im Bereich der Frontalia eine flache, longitudinale Depression. Das caudale Ende des Frontale berührt das Pteroticum lateral des Parietale, bzw. medial des Autosphenoticum. Die laterale Kante des Frontale besitzt dorsal des rostralen Orbitalrandes eine Einschnürung, in die das caudale Ende des stabförmigen Nasale passt. Das Nasale ist dünn. Seine Länge entspricht einem Drittel der longitudinalen Ausdehnung des Rostrodermethmoid.



**Abb. 4.75.** CPC-446: *Vallecillichthys multivertebratum* aus Vallecillo. Schädel von lateral. Maßstab: 10 mm.

## **Ethmoidalregion**

Die Schnauzenspitze wird durch das Rostrodermethmoid gebildet, welches das rostrale Viertel des Schädeldaches einnimmt und sich in seiner rostralen Hälfte nach rostroventral wölbt. Von dorsal gesehen ist das Rostrodermethmoid fünfeckig. Die rostrale Spitze wird von einem medianen, nach rostral gerundeten Tuberkel gebildet. Von diesem Tuberkel aus divergieren die Kanten nach laterocaudal. Der lateroventrale Rand besitzt auf jeder Seite zwei direkt hintereinander liegende schwach konkave Gelenkflächen, mit denen die entsprechenden Processus der Prämaxillaria artikulieren. Dorsal des Ethmopalatinumkopfes biegt die laterale Kante des Rostrodermethmoid schwach konkav nach caudal um. Die dorsale Oberfläche des Rostrodermethmoid trägt auf ihren caudalen zwei Dritteln zwei longitudinale Furchen, die nach rostral in die nach rostroventral gewölbte Partie des Knochens auslaufen.

Der Boden der Nasenkapsel wird vom Ethmopalatinum gebildet, dessen laterale Ossifikationen am vorliegenden Material erkennbar sind: ventral des Nasale besitzt das Ethmopalatinum einen nach ventrolaterostral weisenden, säulenförmigen Processus, der in einer ovalen Gelenkfläche terminiert. Die ventrale Kante dieser Gelenkfläche besitzt mittig eine Einschnürung, welche die Fläche in einen laterocaudalen und einen mediorostralen Abschnitt unterteilt. Diese Gelenkfläche artikuliert mit dem lateralen Palatinumkopf. Die medial liegenden Partien des Ethmopalatinum sind verdeckt. Caudal ist das Ethmopalatinum mit dem lateralen Ethmoid verwachsen. Dieser Knochen bildet von lateral gesehen eine dreieckige Lamina, deren Caudalrand die Rostralkante der Orbita formt. Die rostroventrale Ecke des lateralen Ethmoid liegt caudal am Processus des Ethmopalatinum an.

## **Schädelbasis**

CPC-452 zeigt den Vomer von dorsolateral. Dieser Knochen ist gerundet rechteckig und terminiert rostral in einen rostrolateralen, stumpfen Fortsatz. Der Vomer ist caudal im Bereich des Ethmopalatinum mit dem Parasphenoid artikuliert, der genaue Übergang ist aber nicht erkennbar. Das stabförmige Parasphenoid ist wahrscheinlich rechteckig im Querschnitt. Der Winkel zwischen orbitalem und occipitalem Teil des Parasphenoid beträgt 140°. Das Parasphenoid verläuft nach caudal ventral des Prooticum bis an den rostralen Rand des Basioccipitale, erreicht den occipitalen Condylus jedoch nicht. Vom Basioccipitale ist in CPC-446 die lateroventrale Partie sichtbar. Diese bildet eine gerade Kante, die durch eine longitudinale Grube vom dorsal liegenden Exoccipitale getrennt ist. Die Fossa subtemporalis liegt in der rostralen Partie des Exoccipitale, ventral des Intercalare. Das Prooticum bildet den rostroventralen Bereich der Ohrkapsel und ist ventral des lateralen Pteroticum-Fortsatzes nach lateral gewölbt. Dorsal dieser Wölbung liegt die Fossa articularis für den Hyomandibularkopf. Diese Grube erstreckt sich longitudinal zwischen Intercalare caudal und ventralem Autosphenoticumrand rostral und steht parallel zum orbitalen Abschnitt des Parasphenoid. Ventral des caudalen Orbitalrandes besitzt *Vallecillichthys multivertebratum* einen prominenten, nach rostroventrolateral geneigten Basipterygoidfortsatz.

*Vallecillichthys multivertebratum* besitzt eine Sklerotikalring aus zwei halbkreisförmigen Ossifikationen. Die inneren Kanten sind durch einen Wulst verstärkt. Nach medial wurde der Augapfel durch eine kreisförmig umrissene Knochenscheibe gestützt. Dieser basale Sklerotikalknochen besitzt eine unregelmäßig gezähnte Außenkante.

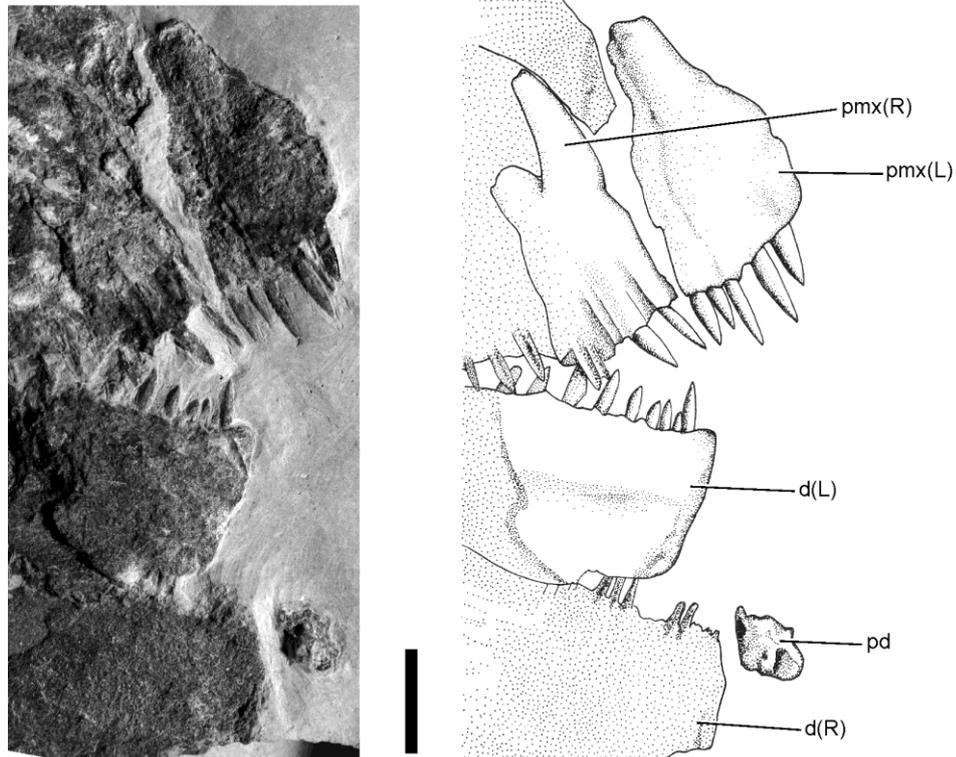
### **Hyopalatinumserie**

Das Hyomandibulare ist T-förmig und dreimal so hoch wie lang. Der dorsale Gelenkkopf steht rechtwinkelig zum Schaft des Knochens. Direkt ventral des caudalen Gelenkkopfes besitzt das Hyomandibulare an seinem caudalen Rand einen vertikalen Wulst, welcher caudal mit dem Hyomandibularprocessus des Operculum artikuliert. Rostral dieses Wulstes und caudal des mittleren Knochenschaftes besitzt das Hyomandibulare eine tiefe, hochovale Grube. Rostral des Schaftes wird das Hyomandibulare von einer fragilen Kochenlamina aufgebaut. Das ventrale Ende des Hyomandibulare ist rechteckig. Das Quadratum ist ein dreieckiger Knochen. Sein Gelenkkopf am ventralen Ende weist nach rostral und liegt ventral der Orbitamitte. Vertikaler (rostraler) und horizontaler (ventraler) Rand schließen einen Winkel von 70° ein (CPC-447, CPC-452). Der Ventralrand ist caudal durch einen lateralen Rücken verstärkt, der ventral des keilförmigen Symplecticum verläuft. Der Dorsalrand des Quadratum ist schwach konvex und artikuliert mit dem dorsal liegenden Metapterygoid. Dieser Knochen ist trapezförmig und berührt mit seinem Rostralrand Ento- und Ectopterygoid. Das Entopterygoid ist eine lang gestreckte, rechteckige Knochenleiste (CPC-447, CPC-452), die sich vom Rostralrand der Hyomandibulare bis ventral des rostralen Orbitarandes erstreckt. Der Dorsalrand ist im Bereich der Orbita leicht konkav, nach medial gewölbt und bildet den Großteil des Gaumendaches. Das rostrale Ende des Knochens artikuliert mit dem caudorostralen Rand des Palatinum und der medialen Partie des Ethmopalatinum. Das Entopterygoid besitzt ventral eine gerade Suture mit dem Ectopterygoid. Dieser Knochen ist ebenfalls eine rechteckige Leiste, deren gerader Dorsal- und Ventralrand leicht nach rostral konvergieren. Das Ectopterygoid ist ventral des rostralen Orbitarandes mit dem Palatinum verzahnt. Das Palatinum besteht aus einem flächigen caudalen Teil, der mit Ento- und Ectopterygoid artikuliert, und einem rostralen, massigen Teil, der ein Gelenk mit Ethmopalatinum, Maxillare und Prämaxillare bildet. Dieses Gelenk wird von einem zylindrischen oder scheibenförmigen Processus gebildet. Dieser Processus weist nach dorsorostrolateral und besitzt dorsal und ventral je eine longitudinal ovale, leicht konkave Artikulationsfacette. Beide Facetten liegen parallel zueinander und fallen am artikulierten Schädel nach ventromedial ein. An der dorsalen Facette artikuliert der ventrolateral gerichtete Processus des Ethmopalatinum. Die ventrale Facette des Palatinumkopfes bildet ein Gelenk mit dem dorsalen Processus des Maxillare. Der Palatinumkopf besitzt rostrolateral eine schwache Einbuchtung, in welche die caudodorsale Partie des nach dorsal weisenden Prämaxillarfortsatzes eingreift. Die medialen Partien von Palatinum und Ethmopalatinum bleiben unter dem Rostrodermethmoid verborgen. Einige Stücke (CPC-447, CPC-449, CPC-452) zeigen am Palatinum caudomedial des Palatinumkopfes eine nach dorsomedial weisende Knochenpartie, die am artikulierten Schädel medial am lateralem Ethmoid und/oder Ethmopalatinum artikulieren könnte.

### **Circumorbitalserie**

Die Knochen der Circumorbitalserie sind unvollständig überliefert. Eindeutig erkennbar ist caudal der Orbita ein in etwa quadratisch umrissenes viertes oder fünftes Infraorbitale (CPC-447, CPC-300). Vom dritten Infraorbitale sind an CPC-447 Reste erhalten, die nahe legen, dass dieser Knochen große Teile von Metapterygoid und Quadratum überdeckte. Ventrorostral der Orbita liegt ein

dünnes erstes Infraorbitale, in dessen Oberfläche der Verlauf des Infraorbitalkanals allerdings nicht zu erkennen ist. Der rostrale Orbitarand wird von einem schmalen Antorbitale eingenommen, welches lateral des lateralen Ethmoid liegt. Die rostradorsale Ecke der Orbita wird von einem longitudinal orientierten, stabförmigen Supraorbitale gebildet. Dieser Knochen ist rechteckig und etwa dreimal so lang wie breit. Ein schwach gebogenes Dermosphenoticum schließt sich caudal an das Supraorbitale an. Das Dermosphenoticum bildet den dorsalen Rand der Orbita und schließt caudal an die rostrale Partie des Autosphenoticum an. Das Dermosphenoticum wird schräg vom infraorbitalen Nervenkanal durchzogen. Die Fortsetzung dieses Kanals im sich mediorostral anschließenden Frontale ist nicht erkennbar.



**Abb. 4.76.** CPC-449: *Vallecillichthys multivertebratum*. Details der Bezahnung. Maßstab: 10 mm.

## Kiefer

### Prämaxillare

Das Prämaxillare hat von lateral gesehen den Umriss eines dorsoventral gestreckten asymmetrischen Fünfecks. Breite und Höhe stehen im Verhältnis 1:2. Caudale und rostrale Kanten liegen in etwa parallel zu einander und stehen rechtwinkelig auf dem Ventralrand, der Alveolen für sechs Zähne trägt. In der Regel sind vier bis fünf Alveolen mit Zähnen belegt. Die dorsale Partie des Prämaxillare besitzt eine rostradorsale, eine dorsale und eine caudodorsale Ecke, zwischen denen die Prämaxillarränder schwach konkav verlaufen. Das Prämaxillare besitzt einen nach caudodorsal weisenden Processus, der sich dorsal der caudodorsalen Ecke des Prämaxillarknochens erhebt. Dieser Processus reicht nach dorsal über die dorsale Spitze des Fünfecks hinaus. Das Prämaxillare artikuliert mit seiner dorsalen Spitze und seinem caudodorsalen Processus in entsprechende Gelenkgruben, die sich am rostroventrolateralen Rand des Rostrodermethmoid befinden. Das Prämaxillare liegt am artikulierten Schädel zum großen Teil lateral der rostralen Partie des Maxillare,

und war am lebenden Tier wohl locker mit diesem artikuliert. Generell waren die Prämaxillaria der kretazischen Ichthyodectiformes wohl sehr bewegliche Elemente, die über hochflexible und daher leicht zu disartikulierende Gelenke mit dem Schädel verbunden waren. Entsprechend sind im Fossilbericht die Prämaxillaria auch an ansonsten perfekt erhaltenen Schädeln häufig disartikuliert und disloziert.

### **Maxillare**

Das Maxillare ist, von lateral gesehen, asymmetrisch trapezoid. Ventral- und Dorsalrand divergieren nach rostral. Die rostrale Höhe beträgt etwa das Doppelte der caudalen und entspricht einem Viertel der Gesamtlänge des Knochens. Der Ventralrand ist gleichmäßig konvex und trägt insgesamt mindestens 36 Alveolen, die etwas nach rostral geneigte Zähne mit konischen Kronen enthalten. Der Dorsalrand des Maxillare ist konkav und geht in seinem rostralen Drittel in den nach dorsal weisenden Processus articularis über. Dieser Processus hat die Breite von einem Sechstel der Gesamtlänge des Maxillare und artikuliert mit dem dorsal liegenden Palatinalkopf. Rostral des Processus articularis setzt sich das Maxillare noch um ein Sechstel seiner Gesamtlänge fort. Das rostrale Ende ist eine rechteckig umrissene Knochenplatte, die im artikulierten Schädel zu großen Teilen medial des Prämaxillare liegt. Die dorsorostrale Partie dieser Knochenplatte artikuliert mit dem Vomer, der Ventralrand des Maxillare ist hier zahnlos. Die laterale Oberfläche des Maxillare besitzt in ihrem caudalen Drittel eine flache, longitudinale Rinne, die den Ventralrand des caudalen Supramaxillare aufnimmt. Das caudale Ende des Maxillare ist gleichmäßig gerundet und leicht nach dorsal gebogen.

### **Supramaxillare**

*Vallecillichthys multivertebratum* besitzt zwei Supramaxillaria. Das rostrale ist gerundet dreieckig, das caudale dagegen sichelförmig. Der ventrale Ast des caudalen Supramaxillare liegt lateroventral des rostralen Supramaxillare und greift ventrolateral in eine longitudinale Rinne des Maxillare.

### **Mandibula**

Die Mandibula ist in Lateralansicht rechteckig und etwa dreimal so lang wie hoch. Der Processus coronoideus liegt etwa auf gleicher Höhe wie das dorsale Ende der Symphyse. Die Länge des Processus articularis nimmt ein Sechstel der Mandibularlänge ein. Ventral des Processus articularis liegt am caudalen Rand des Angulare ein rechteckiges Retroarticulare. Das Angulare reicht bis knapp vor die Mitte der Mandibularlänge keilförmig nach rostral. Das Dentale bildet den Alveolarrand, der mindestens 30 Alveoli trägt. Der Alveolarrand ist gerade, fällt aber im rostralen Viertel schwach nach ventral ab. Das Dentale trägt eine einzelne Zahnreihe, deren Zähne rechtwinkelig zum Alveolarrand stehen. An manchen Stücken sind die Zähne auf dem rostralen Viertel des Alveolarrandes allerdings schwach nach caudal geneigt (CPC-300, CPC-446). Die Zahnkronen des rostralen Viertels des Dentale sind etwas schmaler und niedriger als die caudal folgenden. Die unmittelbar caudal der Symphyse stehende Zahnkrone ist etwa doppelt so lang wie die caudal auf dem rostralen Viertel des Dentale folgenden. Auf der Lateralfäche der Mandibula verläuft ein

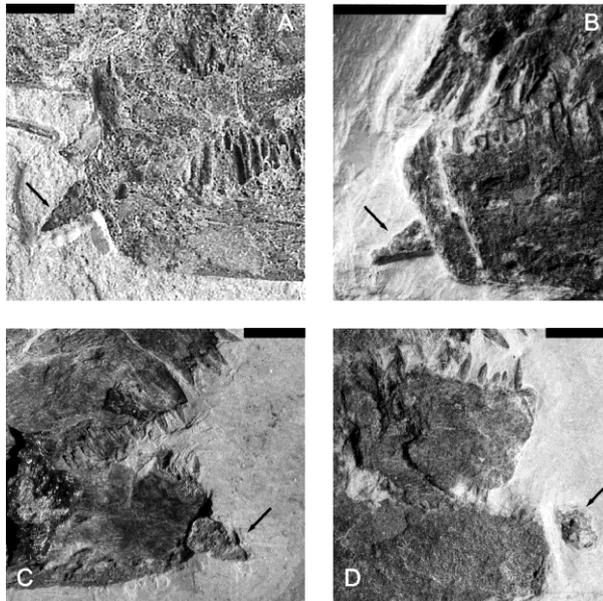
longitudinal orientierter Sulcus parallel zum, und dicht am Ventralrand des Knochens. Die Mandibularäste in CPC-300, CPC-438 und CPC-449 sind an der Symphyse getrennt und leicht gegeneinander verschoben. An diesen Stücken ist die Medialseite des Dentale sichtbar. Unmittelbar caudal der Symphyse befindet sich eine hochovale Grube, welche die rostradorsale Ecke des Dentale einnimmt. Der Symphysenrand ist gerade bis leicht konvex und schließt mit dem Ventralrand des Dentale einen Winkel von etwa  $105^\circ$  ein. Die rostrolaterale Oberfläche des Symphysenrandes ist rugos (CPC-300, CPC-446).

### Zähne

CPC-449 und CPC-300 zeigen unversehrte Zähne. Die Zahnkronen sind konisch mit Carinae auf ihrer Rostral- und Caudalseite, die an der apikalen Hälfte der Zahnkrone deutlicher hervortreten als an der Kronenbasis. Die Zähne des Prämaxillare sind etwa 30 % länger als die übrigen Zähne. Innerhalb der Prämaxillarbezahnung fallen der zweite und dritte Zahn durch eine gegenüber den randlichen Prämaxillarzähnen um mindestens 40% längere Zahnkrone auf.

### Prädentale

CPC-438, CPC-446 und CPC-449 besitzen rostral des Symphysenrandes einen kleinen Prädentalknochen. Dieser Knochen ist auch an UANL-FCT-VC 127 sichtbar (Blanco-Pinon & Alvarado-Ortega 2007, Abb. 4). Das Prädentale ist von lateral gesehen rechtwinklig-dreieckig. Der rechte Winkel liegt dabei in der caudoventralen Ecke. Die Länge des Prädentale entspricht knapp der Symphysenhöhe der Dentalia. Die caudale Suture zur Symphyse nimmt etwa ein Drittel des Symphysenrandes ein. Die Oberfläche des Knochens ist grobporig. Die Spitze des Prädentale weist, relativ zum Verlauf der Alveolarkante, leicht nach ventral.



**Abb. 4.77.** Das Prädentale in *Vallecillichthys multivertebratum* (Pfeile). A: UANL-FCT-VC-127. B: CPC-438. C: CPC-446. D: CPC-449. Maßstab: 10 mm.

### Opercularserie

Das Präoperculum ist L-förmig. Der vertikale Arm ist 1,75-mal länger als der horizontale Arm. Die rostralen Ränder des Präoperculum treffen sich in einem Winkel von  $135^\circ$ , während Caudal- und

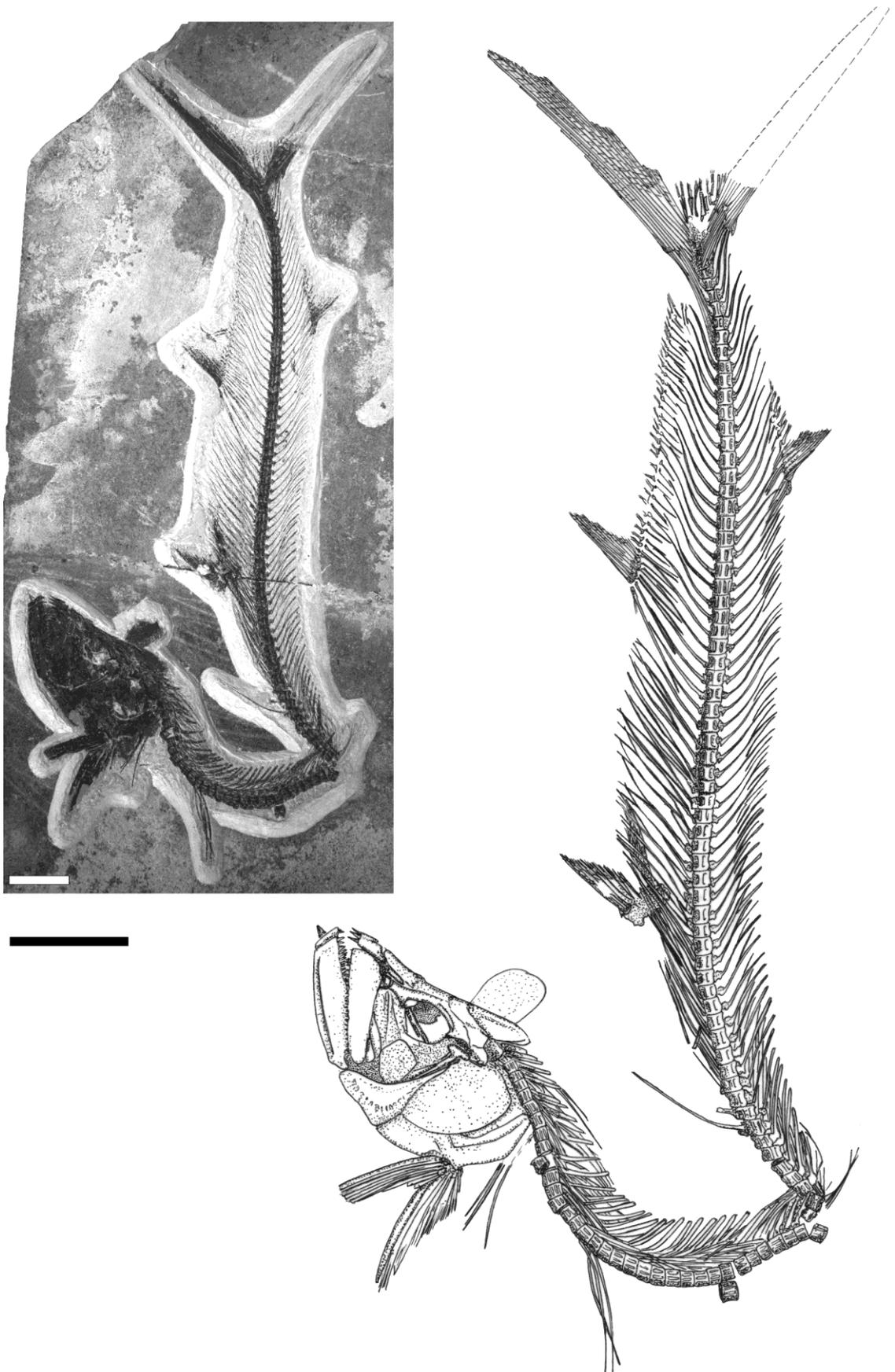
Ventralrand fast senkrecht aufeinander stehen. Der vertikale Arm ist in seiner caudalen Partie eine dünne Knochenlamina. Diese schließt nach rostral an eine lateral verstärkte Knochenpartie an, die nach dorsal in einen spitzen Processus ausläuft. Der caudale Rand dieses Processus verläuft sigmoidal nach caudoventral. Der Caudalrand des Präoperculum ist gerade bis schwach konkav. Die laterale Oberfläche des Präoperculum zeigt verschiedene Poren und Canaliculi für Nerven. Die Canaliculi verlaufen radial, die Poren sind parallel zu Caudal- bzw. Ventralrand des Knochens angeordnet. Die genaue Anzahl kann am vorliegenden Material nicht ermittelt werden.

Das Operculum ist D-förmig im Umriss und 1,3-mal so hoch wie lang. Caudalrand und Dorsalrand sind gleichmäßig gerundet. Der Ventralrand ist gerade und in etwa horizontal. Der schwach konvexe Ventralrand trägt einen flachen Processus, der am Opercularprocessus des Hyomandibulare artikuliert. Die Gelenkfläche des Operculum liegt auf Höhe von zwei Dritteln der Gesamthöhe des Knochens. Die laterale Oberfläche des Operculum trägt gerade Rillen und Furchen, die radial auf den Opercularprocessus hin konvergieren. Ventral des Operculum ist ein gerundet-rechteckiges Suboperculum zu erkennen, welches sich über die Gesamtlänge des Operculum erstreckt.

## **Gürtel und Paarflossen**

### **Schultergürtel und Pectoralflosse**

Der Schultergürtel ist über ein großes Posttemporale mit der Occipitalregion verbunden. Dieses ist eine längsovale, dünne Knochenplatte, deren maximaler Durchmesser der Länge von acht Wirbelkörpern entspricht. Der genaue Umriss ist nicht zu ermitteln, da das Posttemporale an allen vorliegenden Stücken zerbrochen ist. Am Cranialrand scheinen mehrere kurze Processus in Kontakt mit den Caudalrändern von Epi- und Supraoccipitale zu stehen. Die dorsale Oberfläche des Posttemporale ist radial gefurcht und teilweise durch flache Knochenleisten verstärkt. Ein eigenständiges Extrascapulare ist nicht erkennbar. Tatsächlich ist an allen untersuchten Schädeln von *Vallecillichthys multivertebratum* der Caudalteil der Occipitalregion gut erkennbar und ist nicht durch ein vergrößertes Extrascapulare verdeckt, wie es z. B. an *Xiphactinus* zu beobachten ist. Das Supracleithrum ist eine hochovale, trapez- bis eiförmige Knochenplatte, deren schlankes Dorsalende nach dorsal bis über die Mitte des Posttemporale reicht. Die Höhe dieses Knochens entspricht der Länge von sechs Wirbelkörpern. Das Supracleithrum liegt lateral von Posttemporale und Cleithrum. Das stumpfere Ventralende überdeckt dabei den Dorsalrand des vertikalen Cleithrumarmes. Das bumerangförmige Cleithrum ist der größte Knochen des Schultergürtels. Der horizontale Arm ist so lang wie neun Wirbel und besitzt ein spatelförmiges, nach cranioventral gebogenes Ende, welches die craniale Spitze des Coracoid umgreift. Der vertikale Arm ist etwas kürzer und trifft den horizontalen Arm in einem Winkel von 110° auf Höhe des Ansatzpunktes des größten Flossenstrahls der Pectoralflosse. Das Längenverhältnis von vertikalem zu horizontalem Arm beträgt 1: 1,3. Die caudoventrale Ecke des Cleithrum zwischen horizontalem und vertikalem Arm wird vom Scapulare eingenommen. Das Scapulare besitzt von lateral gesehen einen gerundet dreieckigen Umriss. Die caudale Hälfte des Scapulare trägt eine laterale Erhebung, an deren Caudalrand die Radii der Pectoralflosse artikulieren. Im Cranialrand dieser Erhebung öffnet sich das Scapularfenster nach mediocaudal. Die genaue Lage der Artikulationsfacetten für die Radii ist nicht erkennbar.



**Abb. 4.78.** CPC-438: *Vallecillichthys multivertebratum*. Maßstab: 50 mm.

Disartikulierte Pectoralflossen zeigen, dass der erste Pectoralstrahl von einem würfelförmigen Radius gestützt wird.

Cleithrum und Scapulare sind ventral mit dem Coracoid verwachsen. Das Coracoid ist eine spitz-eiförmig umrissene Knochenplatte und etwa 2,6-mal so lang wie hoch. Die Dicke des Knochens nimmt nach caudodorsal zur Suture mit dem Scapulare hin zu. Der Ventralrand des Coracoid ist gerade und bildete im lebenden Tier offensichtlich eine mediale Suture mit dem gegenüberliegenden Coracoid. Caudal von Supracleithrum und vertikalem Arm des Cleithrum liegen zwei hochovale Postcleithra, deren Höhe etwa der Länge von drei Wirbeln entspricht.

Die Pectoralflosse wird von sieben oder acht Strahlen gebildet. Alle Strahlen sind der Länge nach geteilt, fächern nach distal auf und sind schwach nach caudal gekrümmt. Der äußerste, erste Strahl ist der breiteste und etwa 1,2-mal so breit wie der medial folgende Strahl. Auf Höhe des proximalen Drittels zeigt der erste Strahl ein gerundet dreieckiges Profil. Der erste Strahl ist der längste und etwa 3,5-mal so lang wie der mediale, achte Strahl der Pectoralis. Der proximale Gelenkkopf des ersten Flossenstrahls ist durch eine Einschnürung vom Schaft des Strahls abgesetzt und hakenförmig nach medial verlängert. Die Gelenkfläche mit dem ersten Radius ist dadurch oval umrissen. Die craniale Kante des äußeren Flossenstrahles ist von einer Rinne durchzogen.

### **Beckengürtel und Ventralflosse**

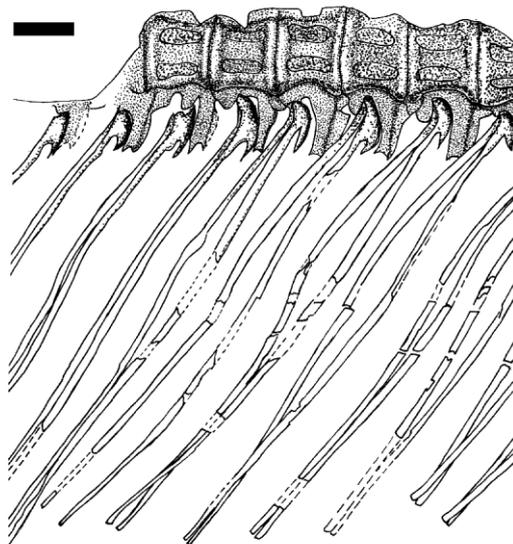
Die Ventralflosse liegt etwa in der Mitte der Gesamtlänge des Fisches. Die Ventralflosse artikuliert ventral des 57. bis 58. Wirbels mit dem Basipterygium. Die Basipterygii besitzen einen langen, nach cranial weisenden Dorn, der eine Länge von fünf Wirbeln aufweist und bogenförmig nach medial gekrümmt ist. Die Längsseiten des Dorns tragen tiefe, longitudinale Rinnen, die diesem Knochen einen triradiaten Querschnitt verleihen. Der Cranialdorn ist caudal mit einem gerundeten Knochenquader verwachsen, der an seiner Caudalseite die Artikulationsfacetten für die Strahlen der Ventralflosse trägt. Craniolateral dieses Knochens steht eine horizontale, ovale Knochenplatte, die medial mit dem Cranialdorn des Basipterygium verwachsen ist. Die ventrale Oberfläche der Knochenplatte ist radial gestreift, die Ränder dieser Knochenplatte sind unregelmäßig gesägt oder ausgefranst. Der Caudalrand dieser Horizontalplatte ist an der Artikulationsfläche für den ersten Flossenstrahl beteiligt. Beide Basipterygii berühren einander medial im Bereich der caudalen Knochenpartie, sowie an der Spitze des Cranialdornes. Der caudale Teil der medialen Suture verläuft schwach gewellt. Die Ventralflosse wird von acht Strahlen gebildet, die der Länge nach geteilt sind und nach distal auffächern. Der erste, lateral stehende Strahl ist der längste und etwa so lang wie fünf Wirbel. Sein proximales Ende trägt einen nach medial verbreiterten Gelenkkopf, der cranial mit dem Basipterygium artikuliert.

### **Wirbelsäule**

Die Wirbelsäule wird von 100 Wirbeln aufgebaut. 69 davon sind abdominale, 31 sind caudale Wirbel. Die Länge der ersten drei Wirbelcentra nimmt nach caudal zu. Dabei ist das Verhältnis von Länge zu Durchmesser an den Centra 1 bis 3: 0,5:1; 0,8:1; 1:1. Die Lateralfächen der ersten beiden Centra tragen flache Gruben. Ab dem dritten Centrum sind alle Wirbelkörper etwa so hoch wie lang

und tragen tiefe Lateralgruben, die durch einen kräftigen, longitudinalen Rücken getrennt sind. Die Höhe des Rückens entspricht der dorsoventralen Grubenbreite. Die Tiefe der Lateralgruben nimmt ab dem fünften präuralen Centrum nach caudal ab. Ab dem zweiten präuralen Centrum sind keine Lateralgruben mehr vorhanden. Die ersten beiden präuralen Centra sind gegenüber den cranial davon liegenden Centra etwas kürzer. Im Bereich der caudalen drei Centra ist die Wirbelsäule schwach dorsad gekrümmt.

Ab dem vierten Centrum sind rippentragende Parapophysen vorhanden. Alle Parapophysen, Hämal- und Neuralbögen sind autogen. Die Parapophysen teilen sich in eine craniale und eine caudale Partie. Die craniale Partie ist eine rhomboidale Knochenlamina, die lateroventral an der cranialen Hälfte des abdominalen Centrum artikuliert und in einen cranialen, einen ventralen und einen caudoventralen Dorn ausläuft. Die cranioventrale Kante der Lamina ist sigmoidal geschwungen. Ihre caudale Kante ist lateral durch einen Wulst verstärkt und konkav. Hier artikuliert der entsprechend konvexe Gelenkkopf der Rippe. Die caudale Partie der Parapophyse ist eine nach ventral abgerundete Knochenlamina, deren ventrale Höhe etwa einem Drittel der cranialen entspricht. Zwischen cranialer und caudaler Parapophysenpartie artikuliert die Rippe, deren proximales Ende ein flach konvexer, beilförmiger, nach cranial weisender Gelenkkopf ist. Die ventrale Kante der Gelenkfläche ist in einen nach ventral weisenden Processus verlängert. Die Gesamthöhe des Parapophysen-Rippengelenkkomplexes entspricht in etwa einem halben Wirbeldurchmesser. Die 66 Paar Rippen sind lang und erreichen den ventralen Rand der rekonstruierten Körperhöhle, wie es der Vergleich mit erhaltenem Mageninhalt zeigt. Lediglich das letzte Rippenpaar ist etwas kürzer. Die Rippen sind schwach gekrümmt; gegen das caudale Ende des Abdomen sind sie gerade. Der Durchmesser der Rippen bleibt auf ihrer ganzen Länge gleich, abgesehen vom proximalem Kopf und der distalen Spitze. In der Regel liegen rechte und linke Rippe an perfekt artikulierten Exemplaren exakt aufeinander oder parallel eng nebeneinander. Offenbar hatte die laterale Kompaktion wenig Einfluss auf die Rippen. Daher war der Körperquerschnitt von *Vallecillichthys multivertebratum* wahrscheinlich lateral abgeflacht und hochoval (siehe oben).



**Abb. 4.79.** CPC-445: zeigt die Artikulation der Rippen in *Vallecillichthys multivertebratum*. Maßstab: 10 mm.

Die Hämalbögen zeigen eine ähnliche Form wie die Parapophysen mit einer, zu einer cranioventral gerichteten Spitze ausgezogenen cranialen Partie und einer caudoventral orientierten gerundeten Partie. Die Hämalfortsätze sind sigmoidal gekrümmt und im Mittel etwa 45° nach caudal gegen die Wirbelsäule geneigt. Diese Neigung nimmt ab dem 90. Wirbel zu. Ab dem 95sten Wirbel liegen die Hämalfortsätze parallel zur Wirbelsäule.

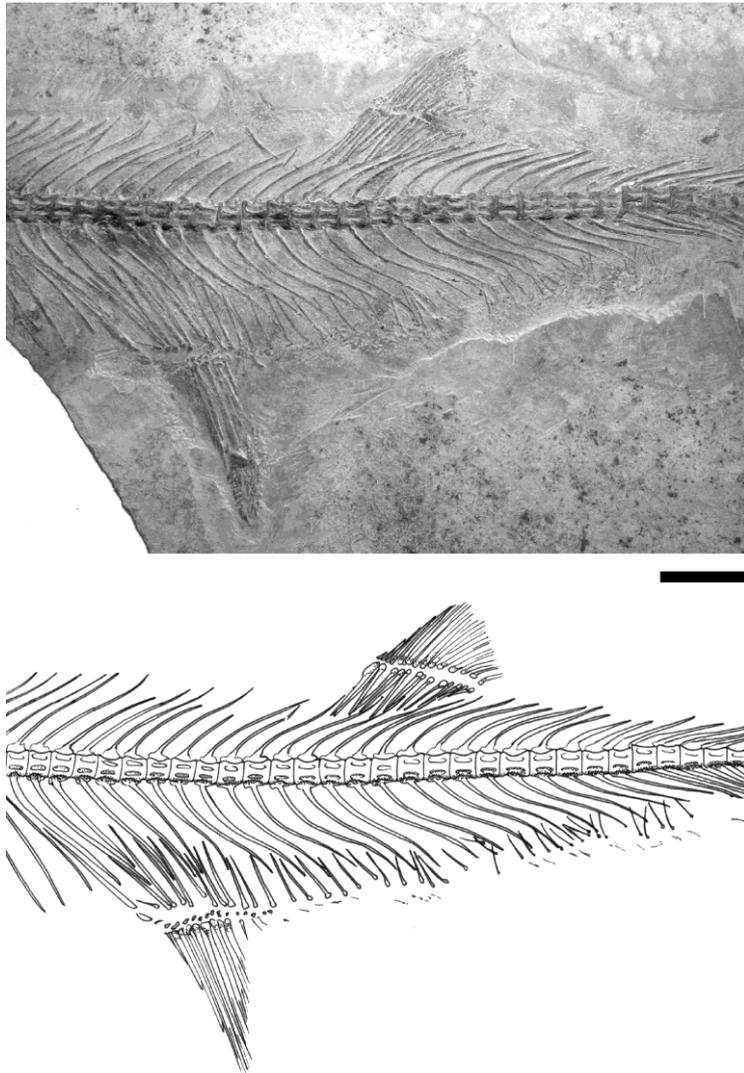
Die Neuralbögen sind aus caudal und cranial gerundeten Laminae aufgebaut, deren Höhe etwa einem halben Wirbeldurchmesser entspricht. Die Lamina ist nach cranial und caudal in parallel zur Wirbelsäule liegende Processus ausgezogen. An den cranialen 30 Neuralbögen berühren diese Processus einander dorsal der Wirbelgelenke. Caudal des 30. Wirbels existiert dieser Knochenkontakt nicht. Die Neuralfortsätze sind gerade bis schwach sigmoidal gekrümmt und im Mittel etwa um 35° gegen die Wirbelsäule nach caudal geneigt. Caudal der Dorsalflosse nimmt diese Neigung auf 25° zu. Der Durchmesser der Neuralfortsätze entspricht demjenigen der Rippen und Hämalfortsätze und bleibt über den gesamten Verlauf des Fortsatzes gleich.

Dorsal der Abdominalwirbelsäule sind bis in Höhe des 48. Wirbels lange, stabförmige Epineuralia ausgebildet. Diese sind im Mittel auf etwa 15° bis 20° nach dorsocaudal gegen die Wirbelsäule geneigt. Die Länge der Epineuralia entspricht im rostralen Abdominalbereich etwa 10 Wirbellängen und verkürzt sich nach caudal auf fünf Wirbellängen.

*Vallecillichthys multivertebratum* besitzt zwischen Nacken und Dorsalflosse eine komplette myotomale Serie von stabförmigen Supraneuralia. Diese stehen im Winkel von etwa 45° nach dorsocaudal zur Wirbelsäule und sind schwach nach dorsal gebogen. Die Länge dieser Knochenstäbe entspricht etwa drei Wirbellängen. Die Breite der Supraneuralia nimmt nach caudal ab. Zwischen dem ersten und dem 40. Wirbel entspricht die Breite der Supraneuralia dem vierfachen Durchmesser der Neuralfortsätze. Zwischen dem 40. und 60. Wirbel nimmt diese Breite auf das Dreifache des Neuralfortsatzdurchmessers ab. Ab dem 60. Wirbel entspricht die Breite der Supraneuralia dem Durchmesser der Neuralfortsätze.

### **Unpaarflossen**

Die Dorsalflosse steht sehr weit caudal mittig dorsal der Analflosse und ist im Umriss dreieckig. Der Artikulationspunkt des ersten Strahls mit der ersten Pterygophore liegt dorsal des 84. oder 85. Wirbels. Die Flossenbasis ist knapp so lang wie sechs Wirbel. 13 bis 15 Pterygophoren stützen 16 bis 18 Strahlen. Der fünfte Strahl ist der längste und entspricht der Länge von fünf Wirbelkörpern. Die cranialen sechs Strahlen sind ungeteilt, wobei die Strahlen Vier und Fünf diagonal segmentiert sind. Die trapezförmigen Segmente sind durch zickzackförmige Suturen getrennt. Jede Pterygophore der Dorsalflosse ist aus einem langen proximalen und einem sehr kurzen medialen Radiale zusammengesetzt. Die cranialen 12 Pterygophoren sind in Gruppen zu viert angeordnet, die jeweils die Zwischenräume zwischen zwei aufeinander folgenden Neuralfortsätzen ausfüllen. Die erste Pterygophore ist so lang wie drei Wirbel. Sie überlappt zu zwei Dritteln das distale Ende der Neuralfortsätze. Der Grad der Überlappung von Neuralfortsätzen und Pterygophoren verringert sich bis zur 12. Pterygophore auf ein Viertel der Radiallänge. Die 13. und 14. Pterygophore liegen dorsal der distalen Neuralfortsatzenden und erreichen ein Drittel der Länge der ersten Pterygophore. Das erste proximale Radiale ist an seinem dorsalen Ende zu einer dünnen, nach cranial weisenden



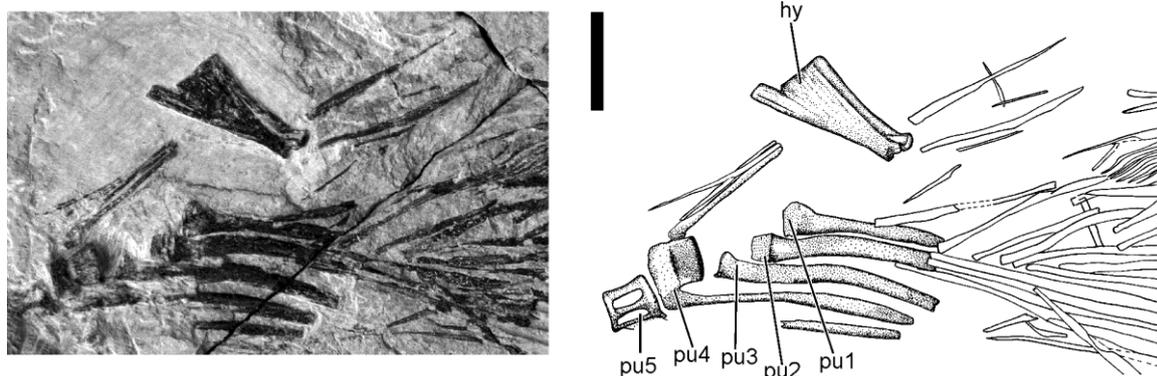
**Abb. 4.80.** CPC-448: *Vallecillichthys multivertebratum*. Form und Anordnung von Dorsal- und Analflosse in *Vallecillichthys*. Maßstab: 50 mm.

Knochenlamina verbreitert. Ein von dieser Lamina ausgehender nach cranial weisender Sporn, wie er etwa bei *Gillicus* oder *Thrissops* existiert, ist in *Vallecillichthys multivertebratum* nicht nachweisbar.

Die Analflosse ist lang gestreckt und hat einen gestreckt sichelförmigen Umriss. Die Flossenbasis erstreckt sich über eine Länge von 20 Wirbelkörpern. Der erste Strahl der Analflosse artikuliert ventral des 76. – 77. Wirbels. Insgesamt werden die bis zu 46 Strahlen der Analflosse von 41 bis 43 Pterygophoren gestützt. Der craniale, dreieckige Teil der Flosse wird von 12 Strahlen gebildet, innerhalb derer der fünfte und sechste Strahl die längsten sind. Ihre Länge entspricht etwa sieben Wirbeln. Die ersten fünf Strahlen sind ungeteilt. Der fünfte Strahl ist in seiner distalen Hälfte diagonal segmentiert. Caudal des sechsten Strahls nimmt die Länge der Strahlen auf ein Fünftel der Maximallänge ab. Ab hier sind alle Strahlen an ihrem distalen Ende verzweigt. Ab dem siebten Strahl verkürzt sich auch die Länge der Pterygophoren auf etwa die Hälfte der Länge der cranialen zehn. Die caudalen Pterygophoren sind fadenförmig. Die proximalen Radialia der Pterygophoren greifen in die Zwischenräume zwischen den Hämalfortsätzen ein. Dabei überlappen die proximalen Radialia die Hämalfortsätze zu drei Vierteln. Die erste Pterygophore ist etwa fünfmal so lang wie die letzte.

### Caudalskelett und Caudalflosse

Die ersten vier präuralen Wirbelcentra sind in die Schwanzflosse einbezogen. Die Hämalfortsätze dieser Centra sind gegenüber den cranial liegenden Fortsätzen um das Dreifache verbreitert und tragen die Vorstrahlen des Ventrallobus, dessen Hauptstrahlen vom ersten und zweiten Hypurale gestützt werden. Diese artikulieren ihrerseits mit dem ersten uralen Centrum. Dem ersten uralen Centrum folgt ein Zweites. Das erste Hypurale ist durch ein Kugelgelenk mit dem ersten uralen Centrum verbunden. Das erste Hypurale ist eine dreieckig umrissene Knochenplatte, deren craniodorsad weisende Spitze einen nach cranial gewölbten Gelenkkopf trägt. Ventral dieses Gelenkkopfes besitzt das erste Hypurale einen kurzen, nach cranioventral weisenden Fortsatz. Die caudoventrale Ecke des ersten Hypurale trägt einen rechteckigen Fortsatz, der die Länge der Knochenplatte um ein Fünftel nach caudal überragt. Der Verlauf und die Gesamtlänge der Ventralkante des ersten Hypurale gleichen somit dem cranial liegenden Parhypurale. Der ventrale Rand des ersten Hypurale ist durch einen lateralen Rücken verstärkt. Die Länge des ersten Hypurale entspricht in etwa der Länge von drei Wirbeln, die Höhe der Knochenplatte etwa einer Wirbellänge. Dorsal des ersten Hypurale liegt ein stabförmiges zweites Urale, dessen craniales Ende nach dorsal umgebogen ist und spitz ausläuft. Es ist unmittelbar dorsal des Gelenkkopfes des ersten Hypurale mit der caudoventralen Ecke des ersten uralen Centrum artikuliert. Die Höhe des zweiten Hypurale entspricht einem Fünftel der Höhe des ersten Hypurale. Die genaue Anzahl der dorsalen Hypuralia am vorliegenden Material nicht zu ermitteln. Die Lage und Größe des dritten und vierten Hypurale lassen vermuten, dass *Vallecillichthys multivertebratum* insgesamt nicht mehr als sieben Hypuralia besitzt. Das Caudalskelett von *Vallecillichthys multivertebratum* zeigt fünf stabförmige Uroneuralia. Die cranialen vier liegen mit ihren proximalen Enden lateral der ersten präuralen Wirbelcentra. Das längste Uroneurale reicht nach cranial bis über die caudale Hälfte der Lateralfäche des dritten präuralen Wirbelcentrum. Die Existenz von Urodermalia ist am vorliegenden Material nicht sicher nachweisbar.



**Abb. 4.81.** CPC-450: *Vallecillichthys multivertebratum*. Das disartikulierte Caudalskelett dieses juvenilen Exemplars zeigt das für Ichthyodectiformes typische erste Hypurale mit der verlängerten Rostralkante. Maßstab: 20 mm.

Die homocerce Schwanzflosse ist tief gegabelt. Der dorsale Lobus wird von acht Vorstrahlen, einem ungeteiltem Hauptstrahl und neun geteilten Hauptstrahlen gebildet. Der ventrale Lobus wird von neun Vorstrahlen, einem ungeteilten Hauptstrahl und acht geteilten Hauptstrahlen gebildet. Die medialen sechs Hauptstrahlen sind kurz und pinselförmig. Diese Strahlen stehen auf Lücke, während

alle anderen Strahlen ohne Zwischenräume aneinander liegen. Die Länge der sechs medialen Strahlen erreicht jeweils etwa ein Sechstel der Länge des ersten Hauptstrahls. Die proximalen Enden der medialen Strahlen sind löffelförmig verbreitert. Die beiden caudalen Vorstrahlen und die cranialen vier bis fünf Hauptstrahlen der Schwanzflossenlobi sind in ihrer distalen Hälfte diagonal segmentiert. Dabei verlaufen die Suturen zwischen den Segmenten zickzack- oder treppenförmig. Die inneren sechs Strahlen sind quer segmentiert. Dorsal des dritten und vierten präuralen Wirbels ist der Ansatz des dorsalen Schwanzflossenlobus durch eine mediane Kielschuppe bedeckt.

### **Schuppenkleid**

*Vallecillichthys multivertebratum* besitzt große Schuppen. In der Körpermitte sind sie 19 mm hoch und 12 mm lang. Sie sind oval bis gerundet rautenförmig und tragen feine, konzentrische Anwachsstreifen und unregelmäßig verteilte kreisrunde Poren (Punctae) im zentralen Drittel ihrer Oberfläche. Schwache Radialfurchen (Radii) sind an wenigen Schuppen der abdominalen dorsalen Körperpartie nachweisbar. Die Radii sind auf das craniale Viertel der Schuppenoberfläche beschränkt. Eine Ornamentierung mit „anterior punctae and posterior radii [sic!], as in the most derived ichthyodectiforms“ (Blanco-Pinon & Alvarado-Ortega, 2007: 458), ist am vorliegenden Material nicht festzustellen.

## **4.11.2. Diskussion**

### **Taxonomie**

Die Zugehörigkeit von *Vallecillichthys multivertebratum multivertebratum* zur Unterordnung der Ichthyodectoidei innerhalb der Ichthyodectiformes ist bereits von Blanco & Cavin (2003), bzw. Blanco-Pinon & Alvarado-Ortega (2007) hinreichend dargelegt worden. Die Auffassung der o. g. Autoren, die im Wesentlichen der taxonomischen Definition von Patterson & Rosen (1977) folgen, wird durch das präparierte und hier beschriebene Material bestätigt. Die Familienzugehörigkeit von *Vallecillichthys multivertebratum* wurde bisher allerdings unterschiedlich bewertet: Blanco & Cavin (2003) weisen *Vallecillichthys multivertebratum* einen unklaren Familienrang zu (familia incertae sedis) während Blanco-Pinon & Alvarado-Ortega (2007) *Vallecillichthys multivertebratum* zu den Ichthyodectidae Crook, 1892 stellen. Dieser Auffassung folgt auch Taverne (2008, 2009) und vereint *Vallecillichthys multivertebratum* mit *Ichthyodectes* und *Xiphactinus* zu der Unterfamilie Ichthyodectinae Taverne & Chanet, 2000 (Taverne 2008). Die in dieser Arbeit untersuchten vollständigen und präparierten Exemplare von *V. multivertebratum* bestätigen diese taxonomische Zuordnung nicht.

### ***Vallecillichthys multivertebratum* und die Saurodontidae**

*Vallecillichthys multivertebratum* besitzt ein Prädentale, was bedeutet, dass dieser Fisch nicht zu Ichthyodectidae *sensu* Crook (1892), Patterson & Rosen (1977), Taverne & Chanet (2002), Taverne (2008) gehört. Ein Prädentale ist innerhalb der Ichthyodectiformes kennzeichnend für die Saurodontidae Cope, 1871. Darüber hinaus zeigt *Vallecillichthys multivertebratum* weitere diagnostische Merkmale der Saurodontidae *sensu* Bardack & Sprinkle (1969) und Stewart (1999):

*Supraoccipital with prominent crest:* Die Höhe des Supraoccipitalkammes entspricht der halben Höhe des Neurocranium. Der caudale Rand dieses Kammes liegt zwar dorsal des ersten Wirbels, reicht aber nach caudal nicht über das Intercalare und Basioccipitale hinaus. Lage und Form des Supraoccipitalkammes entsprechen der Situation in *Prosaurodon* (Stewart 1999: 338, Abb. 3-4). Einen das Occiput überragenden Supraoccipitalkamm, den Taverne (2008) an *Vallecillichthys multivertebratum* feststellt und als „primitiven Merkmalsstatus“ wertet, ist nicht vorhanden.

*Epioccipital with large posterior crest:* *Prosaurodon* und *Vallecillichthys multivertebratum* zeigen den gleichen Epioccipitalkamm, der nach caudodorsal in einem rundlichen Tuberkel terminiert (vergl. Stewart 1999: 338, Abb. 3-4).

Prominent posttemporal fossa, subtemporal fossa and hyomandibular fossa: Alle drei Fossae sind an *Vallecillichthys* vorhanden.

Ethmopalatine anteroposteriorly elongated with large flat face for palatine directed anteriorly. Palatine with large, hammerlike head: Ethmopalatium und Palatinum sind an *Vallecillichthys multivertebratum* ähnlich geformt.

*Single row of laterally compressed teeth in all jaws:* Der Grad der lateralen Abflachung variiert innerhalb der Saurodontidae (Cavin et al. 2012). *Saurodon* und *Saurocephalus* besitzen lateral abgeflachte Kronen, deren Querschnitt an der Kronenbasis flach linsenförmig ist. In *Prosaurodon* und *Vallecillichthys multivertebratum* ist der basale Kronenquerschnitt rund bis schwach oval. Die linguale und labiale Fläche der Krone bilden in der apikalen Kronenhälfte eine rostrale und caudale Carina.

*Vertebral column up to 100 centra:* Dieses Merkmal ist keine Homoplasie zwischen *Vallecillichthys multivertebratum* und den Saurodontidae (vergl. Taverne 2008: 225, character 75) sondern unterstreicht die Zugehörigkeit von *Vallecillichthys multivertebratum* zu den Saurodontidae. Die Wirbelzahl von *Vallecillichthys multivertebratum* ist also neben dem Prädentale eine weitere Synapomorphie der Saurodontidae.

Basal sclerotic with serrate margins, gape of mouth directed slightly upward, anterior end of dentary projects beyond upper jaw, Premaxilla and Maxilla border upper jaw, first hypural expanded posteriorly, pectoral fin with blade-like undivided anterior ray: Diese Merkmale sind nicht auf die Saurodontidae beschränkt und finden sich an *Vallecillichthys multivertebratum* genauso wie an den Ichthyodectidae.

Darüber hinaus gibt es weitere Übereinstimmungen zwischen *Vallecillichthys* und den Saurodontidae:

Das Rostrodermethmoid besitzt caudal der rostrolateralen Artikulationsfacetten schwach konkave, nach caudal divergierende Lateralkanten. Dieses Muster findet sich auch bei *Saurodon* und *Saurocephalus* (vergl. Stewart 1999: Abb. 7, Blanco-Pinon & Alvarado-Ortega 2007: Abb. 9) und

unterscheidet diese Gattung von *Xiphactinus*, *Cladocyclus* und *Ichthyodectes*, deren Rostrodermethmoid in seiner caudalen Hälfte eine laterale Einschnürung um bis zu ein Viertel der Gesamtbreite dieses Knochens besitzt. (Contra Blanco-Pinon & Alvarado-Ortega 2007: Abb. 9 und Taverne 2008: 223, character 80, stellt die Abbildung 7 in Stewart 1999 nicht *Prosaurodon* sondern *Saurocephalus* dar [vergl. Stewart 1999: 340 und Abb. 7, Bildunterschrift]).

Der Winkel zwischen dem orbitalen und oticalen Teil des Parasphenoid beträgt in *Vallecillichthys* 145° und gleicht dem entsprechenden Winkel bei den Saurodontidae (Bardack & Sprinkle 1969). Bei den Ichthyodectidae ist dieser Winkel flacher: 149°-160° in *Xiphactinus* und *Ichthyodectes* (Bardack 1965, Taverne 1986, Maisey 1991).

### ***Vallecillichthys multivertebratum* und die Ichthyodectidae**

*Vallecillichthys multivertebratum* zeigt aber auch Merkmale, die der bisherigen Diagnostik der Saurodontidae nicht entsprechen, sich aber an den Ichthyodectidae finden. Saurodontidae sind durch einen im Vergleich zu den Ichthyodectidae und *Vallecillichthys multivertebratum* longitudinal gestreckten Schädel gekennzeichnet, an welchem die Präorbitalregion gegenüber der Orbitalregion verlängert ist. In *Vallecillichthys multivertebratum* sind Präorbital- und Orbitalregion gleich lang, ähnlich wie bei den Ichthyodectidae. Entsprechend enthält die Standardlänge von *Vallecillichthys multivertebratum* das Siebenfache der Schädelänge. Bei den Saurodontidae dagegen entspricht die Standardlänge dem Sechsfachen der Schädelänge.

Die Artikulation des Unterkiefers liegt bei *Vallecillichthys multivertebratum* mittig ventral der Orbita. Bei den Saurodontidae liegt dieser Punkt dagegen stets ventral des rostralen Orbitarandes. Die Längsachse der Fossa hyomandibularis verläuft bei *Vallecillichthys multivertebratum* parallel zum orbitalen Teil des Parasphenoid, genau wie bei *Xiphactinus* und *Ichthyodectes*. Bei den Saurodontidae ist diese Achse dagegen schräg nach rostroventral geneigt. Bei den Saurodontidae reichen die Uroneuralia nach cranial bis lateral des vierten Präauralwirbels. In *Vallecillichthys multivertebratum*, *Xiphactinus* und *Ichthyodectes* wird nur der dritte oder zweite Präauralwirbel erreicht. *Vallecillichthys multivertebratum* trägt also Merkmale beider Familien. Dieses Phänomen ist auch bei *Prosaurodon* fest zu stellen (Cavin et al. 2012).

### ***Vallecillichthys multivertebratum* und *Prosaurodon*:**

Wie *Prosaurodon* Stewart, 1999 hat *Vallecillichthys multivertebratum* ein von lateral gesehen rechtwinkelig dreieckiges Prädentale, dessen rechter Winkel in der caudoventralen Ecke liegt. Die konischen Zahnkronen tragen caudorostrale Carinae. Lingual der dentalen Zahnreihe zeigt der Alveolarrand, im Gegensatz zu *Saurodon* und *Saurocephalus*, keine Foramina für Ersatzzähne. Das Rostrodermethmoid endet rostral in einem keilförmigen Fortsatz. Der ventrale Arm des caudalen Supramaxillare liegt in einer lateralen Grube des Maxillare und verläuft lateroventral des rostralen Supramaxillare nach rostral. Trotz dieser Übereinstimmungen zwischen *Vallecillichthys multivertebratum* und *Prosaurodon* gibt es signifikante Unterschiede zwischen den beiden Gattungen:

Der Schädel von *Prosaurodon* ist im Vergleich zu demjenigen von *Vallecillichthys multivertebratum* longitudinal gestreckt (siehe oben). In *Prosaurodon* liegt der Quadratumkopf ventral des rostralen Orbitarandes, bei *Vallecillichthys multivertebratum* ventral der Orbitamitte.

In *Prosaurodon* besitzt das Prädentale caudal die gleiche Höhe wie die Mandibularsymphyse. In *Vallecillichthys multivertebratum* nimmt die caudale Sutura zur Symphyse nur etwa ein Drittel des Symphysenrandes ein.

In *Prosaurodon* reicht das Dentale um ein Viertel seiner Länge nach rostral über den Oberkiefer hinaus. Bei *Vallecillichthys multivertebratum* beträgt dieser Überstand nur ein Achtel bis Zehntel der Dentallänge.

Um die oben genannten Merkmalsausprägungen innerhalb der Ichthyodectiformes zu integrieren, wird folgende diagnostisch begründete Klassifikation der Saurodontidae vorgeschlagen:

### **Saurodontidae**

Prädentale vorhanden; Wirbelsäule mit 100 Wirbeln; Supraoccipitale mit hohem Kamm; Epioticum mit Längskamm; Fossa posttemporalis, -hyomandibularis und -subtemporalis vorhanden; Ethmopalatinum mit longitudinal ovaler Artikulationsfacette für Palatinumkopf; Palatinum mit mächtigem, hammerförmigem Kopf; Rostrales Ende der Mandibula reicht weiter nach rostral als das Prämaxillare; Prämaxillare und Maxillare bilden den zahntragenden Rand des Oberkiefers; Zähne in tiefen Alveolen; Zahnkronenquerschnitt oval bis flach linsenförmig; erstes Hypurale nach caudal verlängert; Pectoralis mit ungeteiltem erstem Strahl.

#### **Saurodontinae subfam. nov.**

Prädentale ist in Lateralansicht gleichseitig dreieckig; caudales Supramaxillare größer als rostrales; lingualer Alveolarrand des Dentale mit Foramina für Ersatzzähne; Zahnkronen an der Basis mit linsenförmigem Querschnitt; alle Zähne des Dentale gleich hoch.

*Saurodon* (vergl. Bardack & Sprinkle 1969)

*Saurocephalus* (vergl. Bardack & Sprinkle 1969)

#### **Prosaurodontinae subfam. nov.**

Prädentale in Lateralansicht rechtwinkelig dreieckig; rostrales Supramaxillare größer als caudales; caudales Supramaxillare mit ventrorostralem Arm; lingualer Alveolarrand des Dentale ohne Foramina für Ersatzzähne; Zahnkronen an der Basis mit ovalem Querschnitt; apikale Kronenhälfte mit Carinae; Dentale trägt im rostralen Viertel kleinere Zähne als caudal.

#### ***Prosaurodon*:**

Präorbitale Schädelpartie länger als orbitale; Quadratumpopf liegt ventral des rostralen Orbitarandes; Prädentale gleich hoch, wie Mandibularsymphyse; Prädentallänge entspricht etwa 50% der Dentallänge; Dentale reicht um ein Viertel seiner Länge nach rostral über den Oberkiefer hinaus; Zähne des rostralen Viertels des Dentale nach caudal geneigt; caudale Dentalzähne nach rostral geneigt.

***Vallecillichthys multivertebratum:***

Präorbitale Schädelparie und orbitale Schädelpartie gleichlang; Quadratumkopf ventral der Orbitamitte; Mandibularsymphyse dreimal höher als Prädentale; Prädentallänge entspricht etwa 12% der Dentallänge; dentale reicht um ein Achtel seiner Länge nach rostral über den Oberkiefer hinaus; alle Dentalzähne stehen rechtwinkelig zum Alveolarrand.

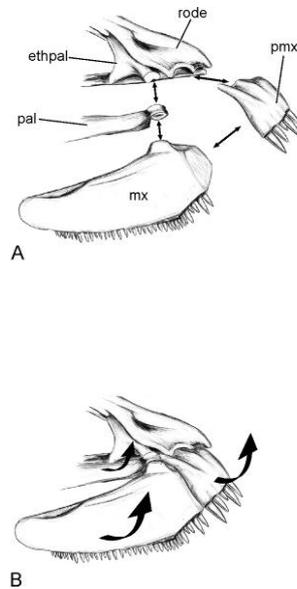
**4.11.3. Funktionsmorphologische Aspekte der Ichthyodectiformes****1) Kiefermechanik und Nahrungsaufnahme:**

Die Ichthyodectiformes werden umgangssprachlich als „Bulldoggenfische“ bezeichnet. Diese Benennung bezieht sich auf die ausgeprägt oberständige Maulstellung, die durch den nach rostradorsal weisenden, das Prämaxillare rostral überragenden Unterkiefer, hervorgerufen wird. Neben der charakteristischen Maulstellung der Ichthyodectiformes sind an Schädel und Suspensorium eine Reihe anatomischer Besonderheiten zu beobachten, die auf eine einzigartige Kiefermechanik in dieser Fischgruppe hinweisen:

**Oberkiefer:**

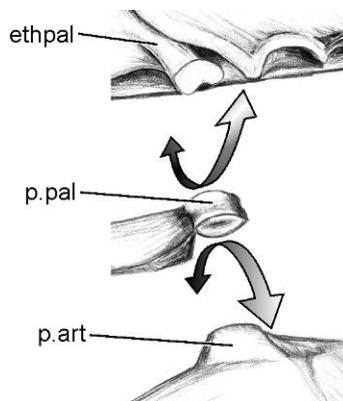
Bei den meisten primitiven Teleostern, wie z. B. bei *Amia*, artikuliert das Maxillare mit seinem rostralen Ende in einer Gelenkgrube, die von Vomer, Prämaxillare und dem Ethmoidkomplex gebildet wird (Grande & Bemis 1998). Dieses Gelenk ermöglicht dem Maxillarknochen eine Rotation in der Parasagittalebene (Lauder 1980). Dabei ist das caudale, freie Ende des Maxillare mit dem Maxillomandibularligament verbunden, dessen ventrales Ende in der Regel an einem deutlich hervortretenden Coronoid-Prozess des Unterkiefers inseriert. Dieses Ligament stabilisiert die Bewegung des Oberkiefers während des Maulöffnens und spannt mit rostroventraler Zugrichtung die bei geschlossenem Maul eingefaltete Wangenhaut. Die Rotation des Oberkiefers bei gleichzeitiger Entfaltung der Wangenhaut erzeugt eine plötzliche Volumenvergrößerung der Mundhöhle. Der dadurch erzeugte Unterdruck wird durch einen einwärts gerichteten Wasserstrom ausgeglichen. Die überwiegende Anzahl primitiver Teleostei sind also Saugschnapper (Lauder 1980, 1982). Die Ichthyodectiformes zeigen dagegen Strukturen, die andere Bewegung der Kieferknochen und damit eine andere Ernährungsweise nahe legen: Ein ordnungsspezifische Merkmal der Ichthyodectiformes ist das Ethmopalatinum, ein Knochen, der den Boden der Nasenkapsel bildet und lateral einen Processus mit einer Gelenkfläche für das Palatinum besitzt. Die dorsale oder dorsocaudale Partie dieses Processus wird vom lateralen Ethmoid gebildet. Die Gelenkfläche des Ethmopalatinum weist nach ventrolateral und ist längsoval bis nierenförmig im Umriss. Das Palatinum artikuliert mit dem Ethmopalatinum mit einem zylindrischen bis hammerförmigen Processus, dessen Dorsal- und Ventralseite parallel und schwach konkav sind. An der Ventralseite dieses Processus artikuliert das Maxillare mit seinem dorsalen Processus articularis, dessen Gelenkfläche ebenfalls längsoval umrissen ist. Die Gelenkflächen zwischen Ethmopalatinum und Palatinum, sowie zwischen Palatinum und Maxillare, sind also beide longitudinal gestreckt und schwach lateromedial gewölbt. Die so geformten Gelenkflächen ermöglichen eher ein Schwenken des Oberkiefers nach lateral in eine horizontale Position als das bei Saugschnappern übliche Rotieren des Maxillare in einer Parasagittal-

Ebene nach rostroventral. Die Rostralrotation ist durch die längsovalen Gelenkflächen stark eingeschränkt oder sogar gesperrt.



**Abb. 4.82.** Der Oberkiefer in *Vallecillichthys*. A: Pfeile zeigen die Beziehungen der Gelenkflächen zu einander an. B: Die aus der Form und Lage der Gelenkfacetten zu einander resultierende, mögliche Bewegung der Oberkieferelemente ist durch Pfeile angedeutet.

Das Prämaxillare ist bei ursprünglichen Teleostei in der Regel fest mit dem Neurocranium verbunden. Dagegen ist das Prämaxillare der Neoteleostei hoch beweglich, was mit der Vorstülpbarkeit des Maules zusammenhängt. Die Beweglichkeit dieser Prämaxillarknochen wird durch einen langen, caudodorsal orientierten Processus ermöglicht, der während der Ausstülpbewegung des Maules eine an sich stabile, aber caudorostral bewegliche Verbindung der Oberkieferknochen mit dem Neurocranium hält. Das Prämaxillare der Ichthyodectiformes nimmt im Bezug auf seine Beweglichkeit eine Mittelstellung zwischen ursprünglichen Teleostei und Neoteleostei ein. Es besitzt einen kurzen caudodorsalen Processus, der in einer entsprechenden Struktur des Rostrodermethmoids artikuliert und mit diesem offensichtlich ein durch Ligamente stabilisiertes Scharniergelenk bildete.

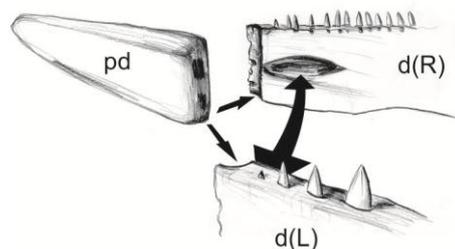


**Abb. 4.83.** Das Oberkiefergelenk in *Vallecillichthys*. Die länglich-ovale Form des Palatinumkopfes ermöglicht eher ein laterales Ausstrülpfen des Oberkiefers als eine Bewegung in der Sagittal-Ebene.

Bei vielen ansonsten gut artikulierten Skeletten von Ichthyodectiformen sind die Prämaxillaria disartikuliert. Dieser Befund deutet auf eine lockere Verbindung des Prämaxillare mit dem Neurocranium und Maxillare und damit auf eine hohe Beweglichkeit hin. Das rostrale Ende des Maxillare der Ichthyodectiformes bildet rostral des dorsalen Palatinumgelenkkopfes eine Gelenkfläche, die medial des Prämaxillare liegt. Wenn das Maxillare bei der Maulöffnungsbewegung nach lateral schwenkt, wird das rostral-lateral des Maxillare liegende Prämaxillare mitgezogen. Die lockere Bindung zwischen Maxillare und Prämaxillare ermöglicht, dass das Maxilloprämaxillargelenk als Scher- und Gleitfläche dient, deren ventrale Partie bei zunehmender Horizontalstellung des Maxillare unter dem Prämaxillare auftaucht. Bei geöffnetem Kiefer mit lateral geschwenktem Ventralrand des Maxillare, bzw. nach rostral geschwenktem Ventralrand des Prämaxillare, zeigen insbesondere die etwas vergrößerten Prämaxillar-Zähne speerartig nach rostral.

### Unterkiefer:

An vielen Ichthyodectiformes sind trotz perfekter Erhaltung die Unterkieferäste im Symphysenbereich disartikuliert und gegen einander verschoben. Die Symphyse selbst ist eine schmale, gerade Leiste, welche die gesamte Rostralkante des Dentale einnimmt. Der taphonomische Befund und die kleine Symphysenfläche lassen den Schluss zu, dass die beiden Unterkieferhälften der Ichthyodectiformes gegeneinander beweglich waren. Die beiden Mandibeläste wurden in der Symphyse vermutlich durch Ligamente und nicht durch eine Syndesmose zusammengehalten. Die längsovalen Gruben, die sich auf der Lingualseite dieser Dentalia befinden, sind sehr wahrscheinlich die Ansatzstellen für einen kräftigen Musculus intermandibularis, der die beiden Unterkieferäste zusammenhielt. Die bei den Ichthyodectiformes vorhandene schmale und gerade Symphyse ist also funktionell ein Scharniergelenk, welches dem Tier die Möglichkeit gab, seine Unterkieferäste beim Maulöffnen nach lateral aufzuklappen, wobei sich durch die Rotation der Unterkiefer um die Rotationsachse in der Symphyse die Maulspalte transversal verbreiterte. Innerhalb der Ichthyodectiformes besitzt die Familie der Saurodontidae ein Prämaxillare, welches das Symphysengelenk des Unterkiefers schützt und stützt.



**Abb. 4.84.** Die Unterkiefersymphyse in saurodontiden Fischen. Das proximale Ende des Prädentale bildet mit den Unterkieferästen ein Scharniergelenk, welches offensichtlich durch einen Intermandibularmuskel kontrolliert wurde. Die tiefen Muskelansatzgruben auf der Innenseite des Unterkiefers vieler saurodontider Fische deuten auf die Möglichkeit einer aktiven Weitung der Unterkieferäste hin (z. B. Abb 4.85: foss.m).

### Suspensorium

Folgende Strukturen legen nahe, dass die Öffnung der Maulspalte in den Ichthyodectiformes mit einer Lateralrotation der knöchernen lateralen Mundhöhlenwände einherging: Der Condylus des Quadratum liegt dorsomedial bis medial des Processus articularis des Angulare, was auf eine

mediolaterale Kraftübertragung zwischen Mandibulare und Quadratum hindeutet. Zusätzlich ist durch die T-förmige Gestalt des Hyomandibulare die rostrocaudale Bewegungskomponente des Suspensorium, die für das Saugschnappen unerlässlich ist, unterbunden. Dagegen ermöglicht der longitudinal gestreckte, horizontal stehende dorsale Gelenkkopf des Hyomandibulare der Ichthyodectiformes ein transversales Ausklappen des Suspensoriums und der Kiemendeckel, was insgesamt zu einem reusenartig geöffneten Maul führt. Die lateral abgespreizten Kiemendeckel ermöglichten dabei den Austritt des Wasserstroms aus der Mundhöhle. Auch die nur haarfeinen Branchiostegal-Rippen dieser Fische deuten an, dass der Boden der Pharyngealregion sehr beweglich und damit lateral erweiterbar war.

### **Rekonstruktion der Muskeln**

Die prominenten Processus des Autosphenoticum und Palatium deuten darauf hin, dass hier ein kräftiger *M. levator arcus palatini* inserierte, der bei Kontraktion das Palatinum um das Ethmopalatinumgelenk nach dorsolateral rotierten ließ und damit auch den Rostralteil des Suspensoriums lateral dehnte.

Der prominente Supraoccipitalkamm und kräftige, sich deutlich über das Schädeldach erhebende Epioccipitalkämme, die durch tiefe Rinnen vom Supraoccipitale getrennt sind, boten eine große Oberfläche für die Insertion einer sehr kräftigen cranialen Epaxialmuskulatur. Darauf deuten auch die langen und dicht stehenden Epi- und Supraneuralia hin. Diese Muskulatur stand wohl über kräftige Ligamente mit dem Hinterhaupt in Kontakt. Es ist also anzunehmen, dass sie durch das Anheben und Kippen des gesamten Neurocranium maßgeblich für die vertikale Komponente der Öffnungsbewegung des Mauls verantwortlich war. Eine ähnliche Kiefer-Schädelmechanik ist von den acanthomorphen Teleostei bekannt (Lauder & Liem 1983). Die Existenz kräftiger Ligamente im cranialen Teil der Epaxialmuskulatur ist auch taphonimisch belegbar. Ein Großteil der komplett artikulierten Skelette der Ichthyodectiformes zeigt eine Wirbelsäule in deren cranialen Viertel bei ansonsten perfekter Artikulation ein bis drei Wirbelkörper schwach disloziert sind. Diese Dislokation ist durch eine Stauchung der Wirbelsäule, wahrscheinlich infolge postmortaler Ligamentverkürzung entstanden (vergl. Weigelt 1999). Um in den massigen Paketen der epaxialen Muskulatur eine Verschiebung einzelner Wirbelkörper zu erzeugen, sind kräftige und vor allem lange Ligamentstränge nötig.

### **Osteologische Besonderheiten des Postcranium**

Der Körperquerschnitt der Ichthyodectiformes war hochoval. Darauf deuten die konsequent laterale Einbettung aller bekannten Fossilien dieser Ordnung und der hohe Grad an Parallelität der Rippenpaare hin, d.h. die Rippen wurden nach der Einbettung kaum durch die Sedimentkompaktion aus ihrer ursprünglichen Lage bewegt.

Die proximalen Enden der Rippen mit ihren Kugelgelenken, die zwischen lamellenförmigen Parapophysen offensichtlich hochbeweglich mit den Wirbelkörpern artikulierten, deuten darauf hin, dass die Ichthyodectiformes in der Lage gewesen sein müssen, ihre Bauchhöhle bei Nahrungsaufnahme aktiv zu weiten. Die verbreiterten Parapophysen sind wahrscheinlich Ansatzstellen für eine entsprechende Rumpfwandmuskulatur.

Insgesamt ist damit bei den Ichthyodectiformes folgender Bewegungsablauf bei der Öffnung der Mundhöhle wahrscheinlich: Um das Maul zu öffnen wurde der Kopf des Tieres durch die Kontraktion der Nackenmuskulatur angehoben, d. h. das Rostrum rotierte nach dorsal. Die Maxillaria schwenkten dabei nach lateral, und die Prämaxillaria nach laterorostral in eine horizontale Position. Zudem wurden die Wangenpartien transversal gedreht, was eine Weitung des Winkels zwischen den Unterkieferästen zur Folge hatte. Damit war die Mundhöhle reusenartig geweitet.

## 2) Lokomotion:

Die Ichthyodectiformes sind durch lateral abgeplattete und z. T. extrem lang gestreckte, fusiforme Körper gekennzeichnet. Einige Formen, wie die Saurodontidae, besitzen mehr als hundert Wirbel. Trotz dieser lang gestreckten Körper ist eine laterale Undulation, wie sie rezent bei *Osteoglossum bicirrhosum* (Gabelbart, Osteoglossomorpha) auftritt, als Vortriebsmechanismus der Ichthyodectiformes auszuschließen. Eine laterale Auslenkung der Wirbelsäule wurde mit Sicherheit durch die extrem verlängerten, im Extremfall bis über 10 Wirbelkörper reichenden Epineuralia blockiert. Lediglich das caudale Körperdrittel, in dem keine intermuskulären Knochen nachweisbar sind, konnte lateral undulieren. Diese Bewegung wird hier zum seitlichen Abschlag der Schwanzflosse gedient haben. Deren Stiel weist weiter keine Spezialisierung für schnelle Dauerschwimmer auf, also etwa reduzierte Post- und Präzygapophysen, ein Knickgelenk innerhalb der ersten Präuralwirbel oder laterale Kiele. Die Schwanzflosse selber ist groß und besitzt eine Spannweite, bei der die distalen Drittel der Lobi vermutlich außerhalb der durch den Körper induzierten Turbulenzzone lagen. Das Seitenverhältnis der Schwanzflosse vieler Ichthyodectiformes liegt bei 1:6 und damit im oberen Bereich der für schnelle Dauerschwimmer bekannten Werte, die zwischen 1:4 und 1:6 liegen (Hildebrand & Goslow 2004). *Vallecillichthys multivertebatum* zeigt z. B. ein Schwanzflossen-Seitenverhältnis von 1:5,8. Der hauptsächliche Vortrieb wurde bei den Ichthyodectiformes also durch die Schwanzflosse in Verbindung mit der lateralen Auslenkung des caudalen Rumpfdrittels erzeugt. Diese suboszillatorische Körperbewegung deutet an, dass die Ichthyodectiformes *sensu* Reif (1981) den carangiformen Schwimmern zuzuordnen sind.

Die Brustflossen der Ichthyodectiformes besitzen einen verstärkten ersten Strahl, der dem Flossenquerschnitt ein Tragflächenprofil verleiht. Die mächtigen, median verwachsenen Coracoidea boten die Ansatzfläche für eine kräftige Pectoralmuskulatur, die für eine Stabilisierung während der Vorwärtsbewegung des lateral abgeflachten Körpers sorgten. Die Brustflossen übten dabei wahrscheinlich eine Höhenleitwerksfunktion aus und waren damit vermutlich das wichtigste Auftriebsorgan dieser Fische. Die Ventralflossen, die lediglich ein Viertel der Brustflossengröße erreichen, wurden vermutlich während der Fortbewegung eng an den Körper angelegt. Die Anal- und Dorsalflosse liegen bei den Ichthyodectiformes weit caudal im Bereich des für den Vortrieb mitverantwortlichen caudalen Körperdrittels. Hier sorgten sie für eine Vergrößerung der für den Vortrieb verantwortlichen lateralen Körperoberfläche der caudalen Rumpfreion.

## 3) Nahrungsaufnahme:

Viele, wenn nicht alle Ichthyodectiformes, waren Raubfische. Dafür sprechen die vielen fossil überlieferten Exemplare, die artikulierte Beutefische als Mageninhalt zeigen. Berühmt ist das vier

Meter lange Exemplar von *Xiphactinus* des Sternberg-Museums (Kansas), welches einen kompletten Gillicus von über einem Meter Länge enthält (Schwimmer et al. 1997). Nicht selten sind Exemplare von Ichthyodectiformes, die mehrere Fische der gleichen Art als Mageninhalt zeigen. So befinden sich z. B. bei einem Exemplar von *Eubiodectes* (BMNH P.62691) 14 Exemplare von *Gaudryella* in der Magengegend (Forey et al. 2003). Von *Vallecillichthys multivertebratum* sind drei Exemplare bekannt, die zwischen drei und sechs Exemplare von *Rhynchodercetis* enthalten. Sowohl *Gaudryella*, als auch *Rhynchodercetis* waren Fische, die allem Anschein nach in Schwärmen nahe der Wasseroberfläche lebten. Dieser Befund legt den Schluss nahe, dass die Ichthyodectiformes bevorzugt Jagd auf oberflächennah lebende Schwarmfische machten. Das extrem oberständige Maul der Ichthyodectiformes prädestiniert diese Fische zum Angriff auf Beuteschwärme von unten. Vermutlich wurde der Beute enthaltende, einwärts in das reusenartig geöffnete Maul gerichtete Wasserstrom dabei hauptsächlich durch die Schwimmbewegung des gesamten Tieres und weniger durch einen durch die Maulöffnungsbewegung induzierten Unterdruck erzeugt. Einen den Beutezustrom steuernden Unterdruck erzeugten die Ichthyodectiformes wahrscheinlich zusätzlich durch die aktive Weitung der Bauchhöhle. Die Ichthyodectiformes waren so in der Lage, größere Mengen an Beutetieren, bzw. mehrere Beutetiere gleichzeitig zu schlingen. Das ist bei den Ichthyodectiformes durch fossile Mageninhalt belegt: Die in der Gastralregion von *Vallecillichthys multivertebratum* überlieferten Exemplare des dercetiden Schwarmfisches *Rhynchodercetis* liegen auf gleicher Höhe parallel zu einander. In *Vallecillichthys multivertebratum* CPC-001 sind direkt hinter der gemeinsam geschluckten Gruppe an *Rhynchodercetis* Reste stärker verdauter Individuen dieser Fischform erhalten, während die craniale Abdominalregion des Jägers vor der *Rhynchodercetis*-Gruppe ein unversehrtes, juveniles Exemplar von *Tselfatia formosa* enthält.

## 4.12. *Saurodon cf. leanus*

Ordnung Ichthyodectiformes Bardack & Sprinkle, 1969

Unterordnung Ichthyodectoidei Romer, 1966

Familie Saurodontidae Cope, 1871

*Saurodon cf. leanus*

### Material

CPC-452 Platte und Gegenplatte. Disartikulierte Mandibularäste und rechtes Maxillare.

Fundort: ?Carranza

Alter: Coniacium

### 4.12.1. Beschreibung:

Alle Knochen sind von lingual sichtbar. Die Mandibeläste sind an der Symphyse getrennt und gegeneinander verschoben. Das caudale Drittel beider Mandibeläste ist verwittert und daher nur als Abdruck überliefert. Der einzelne Mandibelast ist rechteckig und etwa viermal so lang wie hoch. Ventralrand und Alveolarrand konvergieren schwach nach rostral. Der Symphysenrand ist gerade und steht im Rechten Winkel zum Ventralrand. Die Symphyse ist eine nach mediorostral offene, vertikal verlaufende Rinne (Symphysensulcus), deren Durchmesser etwa einem Fünftel ihrer Höhe entspricht. Die Oberfläche dieser Rinne wird von etwa neun caudorostral verlaufenden Gruben durchzogen, die dem rostralen Symphysenrand einen serrates Aussehen verleihen. Die Oberfläche des medianen Rinnenrandes ist rugos und bildet *in situ* die Kontaktfläche zwischen beiden Dentalia (vergl. z.B. Bardack & Sprinkle 1969). Unmittelbar caudal der Symphysenrinne öffnet sich eine longitudinal ovale Fossa mandibularis in der dorsoventralen Mitte der lingualen Oberfläche des Dentale. Die Länge dieser Grube entspricht in etwa der Symphysenhöhe. Die Höhe der Grube entspricht einem Drittel der Symphysenhöhe. Der Alveolarrand des Dentale nimmt die rostralen zwei Drittel des Dorsalrandes des Mandibelastes ein. Der Alveolarrand ist von 34 Alveolen durchbrochen, von denen jede zweite mit ausgewachsenen Zähnen bestückt ist. Der linguale Rand der einzelnen Alveolen zieht etwa 2 mm U-förmig nach ventral und öffnet dadurch auf der lingualen Seite der Zahnkronenbasis eine kleine Pore. Das rechte Dentale trägt 20 Zähne. 17 davon zeigen eine einheitliche Kronenhöhe von 6 mm. Zusätzlich sind in den Zwischenalveolen drei Zähne mit geringerer Kronenhöhe, d.h. Ersatzzähne vorhanden. Die Zahnkronen sind spitzkonisch und labiolingual abgeflacht. Die rostralen und caudalen Kanten sind mit Carinae bewehrt. Die Zähne zeigen an der Kronenbasis einen längs orientierten linsenförmigen Querschnitt. Die Kronen sind um etwa 3° - 5° nach rostral geneigt.

Das Maxillare ist im Umriss keilförmig und schwach nach caudodorsal gekrümmt. Die rostrale Höhe des Maxillare entspricht einem Drittel der Länge des Knochens. Dorsal- und Ventralrand konvergieren nach caudal. Der Ventralrand ist schwach konkav und biegt in seinem caudalen Sechstel nach dorsal um. Etwa die mittleren drei Fünftel des Ventralrandes tragen Zähne. Am

vorliegenden, lateral aufgebrochenen Material sind 22 Alveolen erkennbar, von denen, wie im Unterkiefer, jede Zweite mit einem Zahn besetzt war. Von diesen Zähnen sind nur drei erhalten. Diese zeigen stumpfkönische, labiolingual abgeflachte Kronen von 3 bis 4 mm Höhe. Die rostr dorsale Ecke des Maxillare trägt einen flachen Gelenkkopf für die Artikulation mit dem Palatinum. Die nach dorsal weisende Artikulationsfacette ist längsoval, 9 mm lang und etwa 2,5 mm breit. Caudal der Artikulationsfacette verläuft der Dorsalrand des Maxillare gleichmäßig konkav nach caudal. Das rostrale Fünftel des Maxillare ist nach rostral konvex und formt eine Fläche, die am artikulierten Skelett medial des Prämaxillare liegt.

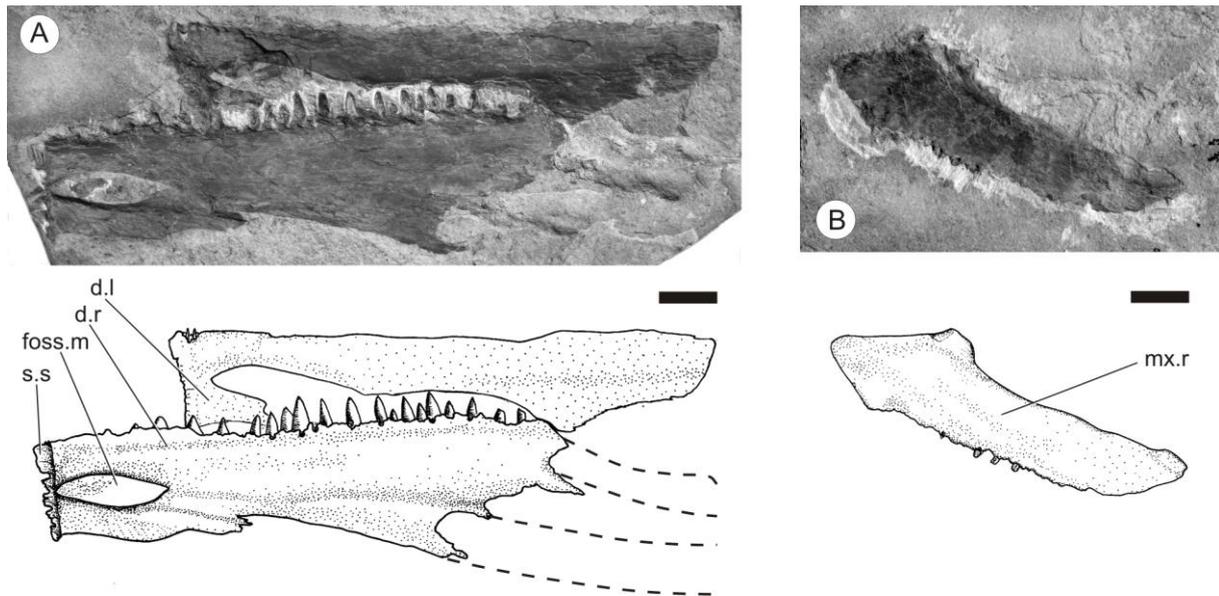


Abb. 4.85. CPC-452: *Saurodon cf. leanus*. Dentalia und rechtes Maxillare aus ?Carranza. Maßstab: 10 mm.

#### 4.12.2. Diskussion:

Das vorliegende Material zeigt folgende diagnostische Merkmale für Saurodontidae: Das Mandibulare ist rechteckig und trägt labiolingual abgeflachte, spitzkönische Zähne. Die rugosen Symphysenrinne ist ein Indiz für das Vorhandensein eines medianen Prädentale, was für Saurodontidae diagnostisch ist (Bardack & Sprinkle 1969, Stewart 1999). Zudem zeigt CPC-452 die mediane, längsovale Grube auf der Lingualseite der Mandibularia, die in dieser Form und Lage nur von Saurodontidae bekannt ist (Bardack & Sprinkle 1969, Cavin et al. im Druck). In dieser Grube inserierte am lebenden Tier wohl ein kräftiger *Musculus intermandibularis*. Der Alveolarrand an CPC-425 zeigt auf der Lingualseite der Zahnkronen kleine Gruben, durch welche die Spitzen der Ersatzzahnkronen treten. Dieses Muster ist diagnostisch für die Gattung *Saurodon* und unterscheidet das vorliegende Stück von *Prosaurodon* und *Saurocephalus*, deren Alveolarränder kontinuierlich verlaufen (Bardack & Sprinkle 1969, Stewart 1999). Maße und Proportionen der Knochen von CPC-452 sind identisch mit den für die Nominal-Art *Saurodon leanus* Hay, 1830 veröffentlichten Daten (Bardack & Sprinkle 1969: 217, Table 2). Das Material ist daher sehr wahrscheinlich konspezifisch mit *Saurodon leanus*.

Saurodontidae sind ein typisches Element der oberkretazischen Fischfaunen des Western Interior Seaway; sie sind von dort aus Sedimenten des Coniacium bis hinein in das Maastrichtium bekannt (Schultze et al. 1982, Stewart 1999).

Das vorliegende Stück ist der zweite Nachweis dieser Art in Mexiko. Die erste Beschreibung von *Saurodon cf. leanus* erfolgte an einem Unterkieferfragment, welches gleichfalls aus der Region Muzquiz stammt (Alvarado-Ortega et al. 2006). Als Fundort geben Alvarado-Ortega et al. den Steinbruch „La Mula“ ohne genauere Stratifizierung an. Aufgrund der Anwesenheit von *Inoceramus labiatus* in „La Mula“ vermuten Alvarado-Ortega et al. (2006) ein turones Alter für ihren Fund von *Saurodon*. Das von Alvarado-Ortega et al. (2006: 109, Fig. 2) abgebildete Profil stammt aus dem Steinbruch „La Mula“ *sensu stricto* und besitzt damit cenomanes Alter (Giersch et al. 2011). Sowohl die Beschreibung des Sediments als auch der Erhaltungszustand des Stückes legen nahe, dass der von Alvarado-Ortega et al. (2006) veröffentlichte mexikanische Erstfund mit hoher Wahrscheinlichkeit aus dem Steinbruch „Carranza“ stammt, der stratigraphisch ins Unterconiac einzuordnen ist (siehe Kapitel 3; Stinnesbeck et al. 2005).

Das hier beschriebene Stück wurde von in der Region tätigen Steinbrucharbeitern gesammelt. Eine genaue Fundortangabe fehlt daher. Die Sedimenttextur entspricht den in den Steinbrüchen „Carranza“ und „El Rosario“ anstehenden laminierten bis plattigen Kalken. Eine biostratigraphische Einordnung von CPC-452 mit Hilfe von Dünnschliffen steht z. Z. noch aus. Es ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt davon auszugehen, dass die aus der Region Muzquiz bekannt gewordenen Belege für *Saurodon* zeitliche Äquivalente zu den nördlichen Vorkommen im Western Interior Seaway sind.

#### 4.13. *Dixonanogmius* sp. nov.

Ordnung Tselfatiiformes *sensu* Taverne & Gayet, 2005

Familie Plethodidae Loomis, 1900

Genus *Dixonanogmius* Taverne, 2000

*Dixonanogmius* sp. nov.

##### **Material**

CPC-514 Subkompletter Fisch, rostrale Schädelpartie sowie ein Teil der rostralen Abdominalregion fehlen.

Alter: Mittel- bis Obercenomanium

Fundort: La Mula, Region Muzquìz

##### **Diagnose:**

*Dixonanogmius* mit einer Standardlänge von 50 cm. Die maximale Körperhöhe entspricht 60 % der SL. Wirbelsäule mit 46 Wirbeln. Processus opercularis auf halber Höhe des Hyomandibulare ansetzend. Vertikaler Arm des Präoperculum kürzer als horizontaler Arm.

##### **4.13.1. Beschreibung:**

Der Fisch ist von seiner rechten Seite sichtbar. Die erhaltene Schädelpartie ist post mortem durch Sedimentkompaktion lateral zerdrückt worden. Ein Großteil der Schädelknochen ist daher in situ fragmentiert, habituell aber erhalten. Der Schädel ist durch die Präparation dreidimensional freigelegt worden. Beide Seiten des kompaktierten Schädels stehen somit der Untersuchung und Beschreibung zu Verfügung.

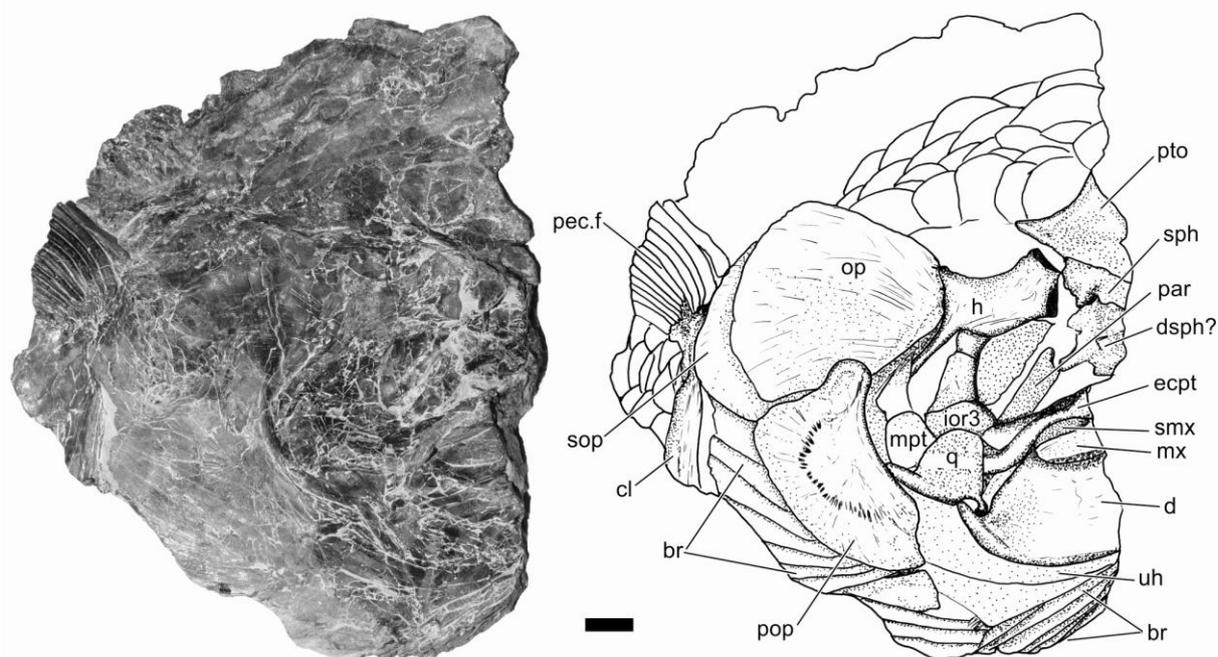
##### **Schädeldach**

Vom Schädeldach sind Sphenoticum und Pteroticum erhalten. Das Sphenoticum ist ein stumpf-dreieckiger Knochen, der dorsal der Orbitamitte lateral über den Schädel herausragt. Das sich caudomedial anschließende Pteroticum ist eine trapezförmige Platte, deren schräger, caudoventral verlaufender, gerader Caudalrand lateral durch einen Wulst verstärkt ist und so den freistehenden Pteroticum-Kamm bildet. Die caudale Hälfte des Ventralrandes des Pteroticum ist schwach konkav und bildet das Dach für die sich ventral anschließende Dilatator-Fossa. Der rostrale Teil des Ventralrandes ist gleichfalls schwach konkav und schließt sich mit einer glatten Suture an den Medialrand des Sphenoticum an. Parietale, Frontale und die Rostralregion sind nicht erhalten.

##### **Suspensorium**

Vom Suspensorium sind Teile von Hyomandibulare, Ento- und Ectopterygoid, sowie Quadratum und Symplecticum sichtbar. Zusätzlich ist der Querschnitt des Parasphenoid erkennbar. Das Hyomandibulare ist schmal und hoch. Die Höhe erreicht gut die Hälfte der gesamten Schädelhöhe. Die maximale Breite des Knochens im Bereich des Processus opercularis entspricht einem Viertel der

Höhe. Die ventrale Hälfte des Knochens ist stabförmig. Dieser Stab verbreitert sich im Bereich des Processus opercularis, der knapp dorsal der halben Höhe am Caudalrand des Knochens liegt. Dorsal des Processus ist das Hyomandibulare caudorostral tailliert, aber an der engsten Stelle doppelt so breit wie die ventrale Hälfte des Knochens. Das Hyomandibulare terminiert dorsal in einer konvex gewölbten Artikulationsfacette, deren rostrales Drittel lateral verbreitert ist.



**Abb. 4.86.** CPC-514: *Dixonanogmius* sp. nov. Schädel von lateral. Maßstab: 10 mm.

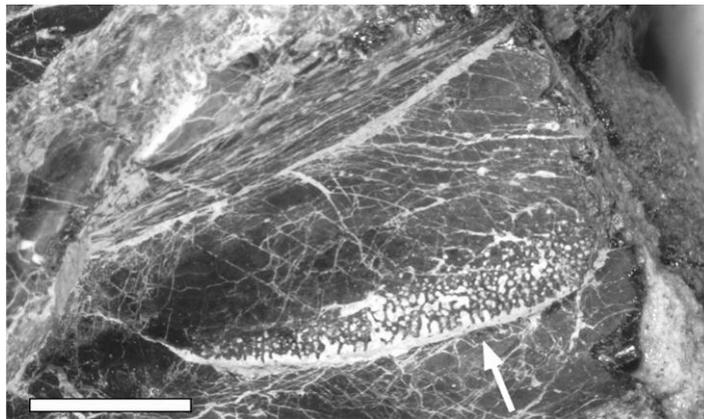
Die Entopterygoidea bilden mit dem medial liegenden Parasphenoid ein breites und massives Gaumendach, dessen rekonstruierte laterale Ausdehnung etwa einem Drittel der Schädelhöhe entspricht. Die Entopterygoidea sind kräftige Knochenleisten und im Querschnitt viermal so breit wie hoch. Sie sind auf ihrer Ventralseite dicht mit Dentikeln besetzt. Das Parasphenoid ist doppelt so breit wie die lateral liegenden Ectopterygoidea und besitzt auf der Dorsalseite einen longitudinalen, medialen Steg, der im artikulierten Schädel über eine Suture mit der ventralen Partie des Orbitosphenoid zu einem Interorbitalseptum verbunden war. Lateroventral des Entopterygoid liegt ein schmales Ectopterygoid, dessen Breite einem Viertel des Entopterygoids entspricht. Caudal terminiert das Entopterygoid in einem ventral gerichteten, sich zur Spitze hin verjüngendem Haken, dessen Caudalrand eine Suture mit dem Ventralrand des Quadratum bildet. Das Quadratum ist eine gerundet-dreieckige Knochenplatte, dessen Länge etwa seiner Höhe entspricht. Der Dorsalrand ist konvex. Der nach ventral weisende Condylus des Unterkiefergelenkes ist klein. Seine Länge entspricht 10% der maximalen Länge des Quadratum. Das Symplecticum ist ein schmaler Stab, der parallel zum Caudalrand des Quadratum in einer nach ventral spitz zulaufenden Apertur in der lateralen Oberfläche des Quadratum artikuliert. Etwa die Hälfte des Symplecticum ragt nach caudodorsal über den Dorsalrand des Quadratum hinaus.

### Infraorbitalserie

Von dieser Serie sind drittes bis fünftes Infraorbitale erhalten. Diese Infraorbitalia sind trapezförmig bis annähernd rechteckig umrissene Platten, die den Caudalrand der Orbita bilden. Das dritte Infraorbitale ist das größte. Es ist doppelt so lang wie hoch. Seine Länge entspricht etwa der Orbitahöhe. Die dorsal folgenden Infraorbitalia sind etwas kürzer und zunehmend trapezförmig. Ihre Höhe entspricht in etwa dem dritten Infraorbitale.

### Kiefer

Von Ober- und Unterkiefer sind jeweils die caudalen Partien erhalten. Das Maxillare ist caudal abgerundet und besitzt einen schwach konvexen Ventralrand. Dieser Rand trägt eine etwa 2 mm hohe Leiste, die dicht mit Dentikeln besetzt ist. Caudal endet diese Leiste 6 mm rostral des Caudalrandes des Maxillare. Der Caudalrand des Maxillare ist durch longitudinale Striae skulpturiert. Der Dorsalrand des Maxillare ist gerade und trägt ein nach dorsal halbkreisförmiges Supramaxillare. Caudal terminiert das Supramaxillare auf gleicher Höhe mit dem Maxillare. Das Supramaxillare ist etwa dreimal so lang wie hoch. Die Höhe dieses Knochens entspricht der halben Höhe des Maxillare.



**Abb. 4.87.** CPC-514: *Dixonanogmius* sp. nov. Caudale Partie des Maxillare mit dentikelförmigen Zähnnchen. Maßstab: 10 mm.

Vom Unterkiefer sind das Angulare und Teile des Dentale erhalten. Das Angulare besitzt einen steil aufsteigenden Caudalrand und damit einen weit caudal liegenden Processus coronoideus. Die caudale Artikulationsfacette des Kiefergelenkes liegt im ventralen Drittel des Caudalrandes. Ventral der Artikulationsfacette trägt das Angulare einen nach caudodorsal weisenden Processus postarticularis, dessen Länge einem Viertel der Unterkieferhöhe entspricht. Ob ventral dieses Processus ein separates Retroarticulare existiert, oder dieses mit dem Angulare verwachsen ist (vergl. Taverne 2000 b), ist aufgrund der vielen Bruchlinien des fragmentierten Unterkiefers nicht entscheidbar. Das caudale Ende des Dentale reicht weit nach caudal bis unter den Processus coronoideus. Der Dorsalrand des Dentale ist durch das Maxillare verdeckt. Der Unterkiefer besitzt einen leicht konvexen Ventralrand.

## **Opercularserie**

Die Opercularserie ist vollständig. Das Präoperculum nimmt drei Viertel der Schädelhöhe ein. Der vertikale Arm des hakenförmigen Knochens ist schmal und etwas kürzer als der horizontale Arm. Der horizontale Arm ist nach caudoventral verbreitert und etwa doppelt so breit wie der vertikale Arm. Der Caudalrand des vertikalen Präoperculum-Arms ist gerade. Die caudoventrale Partie des Präoperculum ragt nach caudal über den geraden Caudalrand hinaus. Die rostralen Kanten der beiden Arme stehen im Winkel von etwa 100° aufeinander. Die laterale Oberfläche des horizontalen Armes trägt eine Serie aus schmalen Gruben in denen die sekundären Äste des Präoperculum-Nervs lagen. Diese Gruben laufen radial auf das Ossifikationszentrum des Knochens in der Mitte des horizontalen Arms des Präoperculum zu.

Das Operculum ist groß, D-förmig und ein Drittel höher als lang. Die Höhe des Operculum entspricht knapp der halben Schädelhöhe. Der Rostralrand des Operculum ist teilweise durch das Präoperculum verdeckt. Die Artikulationsfacette für das Hyomandibulare liegt im dorsalen Viertel des Rostralrandes. Der Caudalrand ist gleichmäßig gerundet. Die laterale Oberfläche der dorsocaudalen Partie des Operculum besitzt eine feine, longitudinale Striation. Der Dorsalrand liegt auf gleicher Höhe wie der Ventralrand des Sphenoticum.

Ventral des Operculum ist die ventrale Partie des Suboperculum sichtbar. Dieser Knochen ist so lang wie das Operculum und besitzt einen geraden Ventralrand. Die sichtbare Höhe des Suboperculum entspricht etwa einem Viertel des Operculum. Die Oberfläche des Knochens ist glatt. Die ventrale Partie des Interoperculum ist ventral der rostralen Hälfte des Präoperculum sichtbar. Der Ventralrand des Interoperculum ist gleichmäßig gerundet. Die rostrale Partie des sichtbaren Teiles dieses Knochens ragt 5 mm nach rostral über die rostrale Spitze des Präoperculum hinaus.

## **Postcranium**

### **Wirbelsäule**

Die Wirbelsäule besteht aus 46 Wirbeln von denen 24 caudal sind. Der Durchmesser der abdominalen und der cranialen Caudal-Wirbelkörper entspricht etwa dem 1,7-fachen der Wirbelkörperlänge. Im Bereich der drei präuralen Wirbelkörper verringert sich der Durchmesser der Wirbelsäule nach caudal um etwa 70 %. Diese Präuralwirbel entsprechen daher Kegelstümpfen.

*Dixonanogmius* n. sp. besitzt kräftige Rippen und Hämal- bzw. Neuralfortsätze: Die Durchmesser der proximalen Enden der Hämal- und Neuralfortsätze entsprechen etwa einem Drittel der Wirbelkörperlänge. Die Neuralfortsätze sind sichelförmig gebogen und nach cranial gewölbt. D.h.: die Neuralfortsätze der cranialen 30 Wirbel weisen mit ihren proximalen Partien schwach nach craniodorsal, mit ihren zentralen Partien dorsal und mit ihren distalen Partien nach caudodorsal. An den Wirbeln 31 bis 34 stehen die proximalen Enden der gebogenen Neuralfortsätze vertikal zur Längsachse der Wirbelsäule. Die caudal folgenden Neuralfortsätze sind zunehmend nach caudal bis auf etwa 40° im Bezug auf die Wirbelsäule geneigt. Die Krümmung dieser Fortsätze nimmt nach caudal ab. Die Durchmesser der Neuralfortsätze nehmen nach distal um 75% ab. Die kräftigen, proximalen Hälften der Neuralfortsätze sind an ihrer cranialen Seite jeweils durch eine mediane Knochenlamelle verstärkt.



**Abb. 4.88.** CPC-514: *Dixonanogmius* sp. nov. aus La Mula, Mittelcenomanium. Maßstab: 50 mm.

Die Hämalfortsätze sind gerade und etwa 45° nach caudal geneigt. Der Durchmesser ihrer proximalen Enden entspricht einem Drittel einer Wirbelkörperlänge. Der Durchmesser der Hämalfortsätze nimmt nach distal um etwa 50% ab.

Die Rippen besitzen an ihren proximalen Enden die gleiche Ausrichtung wie die Hämalfortsätze, sind aber nach distal zunehmend ventrad bis cranioventrad gekrümmt.

Die Neural- und Hämalfortsätze sind nicht mit den Wirbelcentra verwachsen. Ihre proximalen Enden artikulieren in entsprechenden Gruben auf der Ventral- bzw. Dorsalseite der Centra. Die Artikulationsflächen der caudalen Hämal- und Neuralbögen sind longitudinal verbreitert und bedecken einen Großteil der dorso- bzw. ventrolateralen Flanken der Wirbelcentra.

In CPC-514 sind im Bereich der cranialen 15 Wirbel zwölf sehr lange, stäbchenförmige, schwach gekrümmte Epineuralknochen zu erkennen. Die cranialen Enden dieser Epineuralia sind durch den Schultergürtel und die Opercularserie verdeckt und die genaue Länge daher nicht sichtbar. Das caudal liegende Epineurale ist aber mindestens so lang wie zehn Wirbelkörper.

### **Gürtel und Paarflossen**

Vom Schultergürtel ist nur ein Fragment des Cleithrum sichtbar. Dieses deutet an, dass das Cleithrum in *Dixonanogmius* n. sp. ein schmaler, vertikaler Knochenstab mit einer Breite von etwa einem Wirbeldurchmesser ist.

Die Pectoralis sitzt hoch am Körper, knapp dorsal der Wirbelsäule. Sie besteht aus 12 Strahlen. Die distale Partie der Pectoralis ist nicht erhalten. Die Länge der drei medialen Strahlen entspricht fünf Wirbeln.

Die Ventralflosse sitzt am Ventralrand des Abdomens, ventral des 18. und 19. Wirbels im Bereich der maximalen Körpertiefe des Fisches. Die Ventralflosse ist klein, d.h., ihre Länge entspricht etwa drei Wirbelkörperlängen. Die Ventralflosse wird von 9 Strahlen aufgebaut, die sich nach distal verzweigen, jedoch nicht segmentiert sind. Der Flossenumriss ist nicht eindeutig zu erkennen, da die Ventralis teilweise durch Schuppen bedeckt ist.

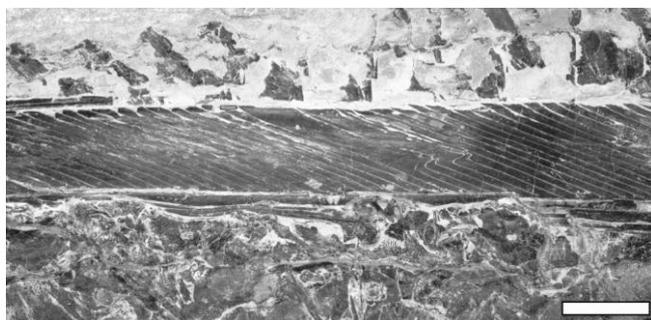
### **Unpaare Flossen**

Die Anal- und Dorsalflosse sind in CPC-514 eingefaltet und liegen eng an den entsprechenden Körperpartien an. Der kräftige, segmentierte erste Flossenstrahl der unpaaren Flossen ist aber zu erkennen und ermöglicht eine Rekonstruktion der Höhe von Dorsal- und Analflosse.

### **Dorsalflosse**

Die Basis der Dorsalflosse erstreckt sich über fünf Sechstel der Dorsalseite des Fisches. Das proximale Ende des ersten Flossenstrahls fehlt. Entsprechend seiner Lage und der Gesamtproportion des Fisches artikuliert der erste Dorsalstrahl aber wahrscheinlich sehr weit cranial, dorsal des fünften oder sechsten Wirbels. Der letzte, caudale Flossenstrahl artikuliert dorsal des 39. Wirbels unmittelbar cranial des Schwanzflossenstiels. Der erste Flossenstrahl ist etwas länger als die maximale Körperhöhe des Tieres. Dieser Flossenstrahl ist geteilt und gliedert sich in einen proximodistal durchlaufenden Knochenstab aus zwei Hemilepidotrichia, dem cranial ein diagonal gegliedertes Feld

aus paarigen Knochenstäbchen (*Pseudofulcra sensu* Taverne & Gayet 2005) vorgelagert ist. Die einzelnen Segmente dieses gegliederten, cranialen Teiles des ersten Flossenstrahls sind etwa 25-mal so lang wie hoch und nach dorsal  $45^\circ$  gegen die durchgehende Basis des Strahls geneigt. Auch wenn die caudal folgenden Strahlen der Dorsalflosse nur teilweise zu sehen sind, ist, analog zu *Tselfatia*, dem Schwester-Taxon zu *Dixonanogmius* (Taverne & Gayet 2005), davon auszugehen, dass der erste Flossenstrahl der längste ist und damit die Gesamthöhe der aufgestellten Flosse bestimmt. Diese entspricht im vorliegenden Fall etwa der maximalen Körperhöhe. Die sichtbaren Partien der caudalen Flossenstrahlen der Dorsalis zeigen fadenförmige, unsegmentierte Knochenstäbe von etwa einem Millimeter Durchmesser. Am vorliegenden Fossil sind 29 dorsale Pterygophoren erhalten. Die vollständige Flosse dürfte insgesamt 33 oder 34 Pterygophoren besessen haben. Die proximalen Enden der Pterygophoren erstrecken sich weit nach ventral zwischen die Neuralfortsätze und erreichen am caudalen Ende der Flosse fast die Wirbelsäule. Der Abstand der Pterygophoren entspricht in etwa einer Wirbellänge, sodass Neuralfortsätze und Pterygophoren im dorsalen postcranialen Skelett von *Dixonanogmius* regelmäßig alternieren.



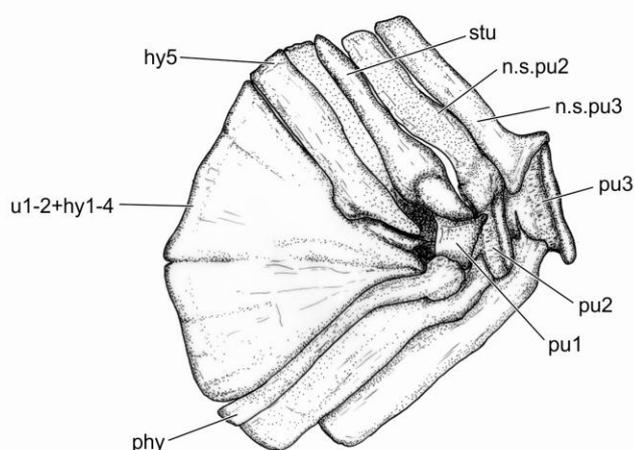
**Abb. 4.89.** CPC-514: *Dixonanogmius* sp. nov. aus La Mula. Eng stehende Pseudofulcra bilden den prinzipalen Flossenstrahl der Dorsal- und Analflosse. Maßstab: 10 mm.

### **Analflosse**

Die Strukturen von Strahlen und Pterygophoren der Analflosse entsprechen denen der Dorsalflosse. Der erste Flossenstrahl der Analis artikuliert ventral des 21. Wirbels unmittelbar caudal der Ventralflosse am tiefsten Punkt des Abdomens. Caudal endet die Basis der Analflosse ventral des 38. Wirbels. Die Höhe der Flosse entspricht, abgeleitet von der Länge des ersten Strahls, knapp der maximalen Körperhöhe, ist also in ihrer vertikalen Ausrichtung etwas kürzer als die Dorsalflosse. Gestützt wird die Analflosse durch 19 stabförmige Pterygophoren, die sich, analog zur Dorsalflosse, weit zwischen die Hämalfortsätze erstrecken. Die Ausrichtung der Pterygophoren verändert sich von cranial nach caudal, sodass die Pterygophoren radial nach proximal konvergieren. Die erste Pterygophore steht dabei in etwa vertikal zur Wirbelsäule, die letzte schließt mit der Wirbelsäule einen Winkel von etwa  $20^\circ$  ein.

### **Caudalskelett und Schwanzflosse**

Das Caudalskelett von *Dixonanogmius* ist durch eine Reduktion der Elemente aufgrund von Knochenfusionen gekennzeichnet: Die zwei uralen Centra und das erste bis vierte Hypurale sind zu einer dreieckigen, dorsoventral symmetrischen Hypuralplatte verwachsen, die das caudale Ende der



**Abb. 4.90.** CPC-514: *Dixonanogmius* sp. nov. Skelett der Caudalflosse. Maßstab: 10 mm.

Wirbelsäule bildet und am ersten präuralen Wirbelzentrum artikuliert. In der lateralen Oberfläche der Hypuralplatte ist der Bereich der ehemaligen Suture zwischen zweitem und drittem Hypurale durch eine longitudinal durchlaufende Rille in der Verlängerung der Wirbelsäule nachgezeichnet. Diese Rille teilt die Oberfläche der Hypuralplatte in zwei dorsoventral symmetrische Bereiche. Am cranialen Ende dieser Rille sitzt ein kurzer, cranial weisender Sporn, der lateral über die Gelenkfläche der Hypuralplatte und des ersten Präuralcentrums hinausreicht. Das fünfte Hypurale steht frei. Sein Ventralrand läuft parallel zum Dorsalrand der Hypuralplatte und greift an seinem cranialen Ende mit einer schmalen Apophyse auf die Hypuralplatte über. Ventral der Hypuralplatte ist ein schmales Parhypurale erhalten, das an seinem proximalen Ende auf der Ventralseite eine kleine Gelenkfläche, die Hypuroapophyse, besitzt, die in eine flache Grube des Hämalfortsatzes des zweiten präuralen Wirbelcentrums eingreift.

Das erste präurale Centrum besitzt lateral einen kurzen Processus, der sich nach cranial bis zur Mitte des zweiten präuralen Centrums erstreckt. Dem ersten Präuralcentrum sitzt dorsal ein stabförmiges Stegurale (Pseudoneuralfortsatz *sensu* Taverne & Gayet 2005) auf, dessen proximales Ende ein dorsolateral auf das Wirbelzentrum übergreifender Wulst ist. Die Neural- und Hämalfortsätze des zweiten bis vierten Präuralwirbels sind zu rechteckigen Platten verbreitert, die die Ansatzstellen der Caudalflossenstrahlen bilden.

Die Caudalis ist homocerk mit sichelförmigem Umriss. Der dorsale Lobus besteht aus zehn Hauptstrahlen, denen 13 Vorstrahlen vorgelagert sind. Der ventrale Lobus ist aus neun Hauptstrahlen und zwölf Vorstrahlen zusammengesetzt. Die längsten Strahlen beider Lobi sind jeweils die ersten Hauptstrahlen, die, wie alle Vorstrahlen, ungeteilt sind. Alle anderen Hauptstrahlen sind distal verzweigt und, wie die übrigen Strahlen, unsegmentiert. Die Gesamthöhe der Caudalflosse entspricht gut der maximalen Körperhöhe.

#### 4.13.2. Diskussion

Die an CPC-514 erhaltenen Merkmale lassen eine genaue taxonomische Einordnung des Stückes zu: Die massiven Schädelknochen und insbesondere das sehr breite, mit winzigen Zähnen besetzte Gaumendach sowie die Konfiguration des Caudalskelettes, in dem die uralen Centra und die ersten vier Hypuralia zu einer massiven dreieckigen Hypuralplatte verwachsen sind, weisen das Stück eindeutig den Plethodidae zu. Innerhalb der Plethodidae sind gegenwärtig 17 Gattungen beschrieben (Taverne 2000a, Taverne & Gayet 2005). CPC-514 besitzt an Dorsal- und Analflosse einen aus unsegmentierten Hemilepidotrichia und diagonal segmentierten Plättchen zusammengesetzten ersten Hauptflossenstrahl. Dieses Merkmal ist innerhalb der Plethodidae nur von *Tselfatia* und *Dixonanogmius* bekannt. Folgende Autapomorphien unterscheiden beide Gattungen und stellen das vorliegende Stück zu *Dixonanogmius*:

*Aufbau des Hauptflossenstrahls in Dorsal- und Analflosse:* Die Segmente des gegliederten Teiles des ersten Hauptflossenstrahls an Dorsalis und Analis sind in *Dixonanogmius* deutlich schmaler als in *Tselfatia* (Taverne 2000 b: Fig. 6, 122). In *Tselfatia* zeigen die Segmente ein Längen-Höhen-Verhältnis von 3:1 bis 5:1. Bei *Dixonanogmius* liegt dieses Verhältnis bei 20:1 bis 25:1. Die Flossenstrahlsegmente von CPC-514 die letztere Konfiguration.

*Die Lage der Pectoralflosse:* In *Dixonanogmius* artikuliert die Pectoralflosse sehr hoch am Körper: Ihre Basis liegt unmittelbar dorsal der Wirbelsäule (Bardack & Teller-Marschall 1980). In *Tselfatia* liegt die Ansatzstelle der Pectoralis ventral der Wirbelsäule etwa bei zwei Dritteln der Körperhöhe, wie es z.B. UANL-FTC-VC 068 aus Vallecillo zeigt. An CPC-514 ist die Wirbelsäule im Bereich der Pectoralis und der Opercularserie schwach disartikuliert. Die rekonstruierte Lage der Wirbel zeigt aber, dass in CPC-514 die Pectoralis unmittelbar dorsal der Wirbelsäule ansetzt.

*Das Verhältnis von Körperhöhe zu Standardlänge:* *Dixonanogmius* zeichnet sich innerhalb der Plethodidae durch seinen kurzen, gedrungenen Körper mit tiefer Abdominalregion aus: Die maximale Körperhöhe entspricht 60% - 66% der SL (Bardack & Teller-Marschall 1980). Das hier beschriebene Stück zeigt ebenfalls ein Verhältnis von 60% und unterscheidet sich damit deutlich von der

schlankeren Gattung *Tselfatia*, bei der die maximale Körperhöhe 40-45% der Standardlänge entspricht.

*Die Stellung der Pterygophoren der Anal- und Dorsalflosse:* Die Pterygophoren greifen bei *Dixonanogmius* weit zwischen die Neural- bzw. Hämalfortsätze: Die caudalen Pterygophoren liegen dabei auf bis zu 90% ihrer Länge parallel zu einander. Dieses Verhältnis nimmt nach cranial auf 3% ab. In *Tselfatia* ist die Verzahnung von Pterygophoren und Wirbelfortsätzen deutlich weniger ausgeprägt. Die caudalen Pterygophoren liegen hier auf etwa 40% ihrer Länge parallel zu den Wirbelfortsätzen. Nach cranial nimmt dieser Wert deutlich ab und in der Regel ist am cranialen Drittel der Dorsal- und Analflosse keine Verzahnung von Fortsätzen und Pterygophoren mehr vorhanden.

Ein weiteres Merkmal ist die Existenz eines Parhypurale im Caudalskelett. Nach Taverne (2000a) und Taverne & Gayet (2005) besitzen die abgeleiteten Formen der Plethodidae wie *Tselfatia* und *Dixonanogmius* kein Parhypurale mehr. Kontra Taverne weisen Bardack & Teller-Marshall (1980) auf die Existenz dieses Knochens in *D. dalmatius* hin. Das hier vorliegende Fossil trägt zweifelsfrei ein Parhypurale am ersten uralen Centrum und unterscheidet sich somit von *Tselfatia*, bei der dieser Knochen zurückgebildet ist (Taverne 2000a).

Die Gattung *Dixonanogmius* wurde von Taverne (2000b) im Zuge der Revision der Plethodidae aufgestellt und enthält die Gattungen *D. oblongus* und *D. dalmatius*. Die Typusart *D. oblongus* enthält Teile des von Dixon (1850) als *Plethodus oblongus* beschriebenen Materials aus der englischen Kreide (Chalk Marl, Obercenomanium) und ist auf zwei subkomplette Schädel, einige Wirbel und Teile der charakteristischen Flossenstrahlen beschränkt. Von der zweiten Art *D. dalmatius* (Bardack & Teller-Marschall 1980) aus dem Cenomanium des nordöstlichen Mittelmeerraumes (Kroatien) liegen wenige schlecht erhaltene aber habituell komplette, juvenile Exemplare vor. Darüber hinaus ordnet Taverne (2000b) einige Fragmente der charakteristischen Flossenstrahlen und ein Dentale aus der Niobrara-Formation (Turonium – Santonium) aus Kansas (USA) der Gattung zu.

Das hier vorgestellte Stück zeigt deutliche osteologische Unterschiede sowohl zu *D. dalmatius* als auch zu *D. oblongus*: Im Gegensatz zur hier beschriebenen Form aus Mexiko, deren Wirbelsäule 46 Centra zählt, besitzt *D. dalmatius* 64 Wirbel und damit 18 Wirbel mehr. Dieser Unterschied liegt weit über den bekannten intraspezifischen Variationsbreiten der Wirbelanzahl in den Teleostei (vergl. z. B. Orton 1916, Ford 1942, Krajnović-Ozretić & Žikić, 1978) und wird daher als spezifischer Unterschied zwischen beiden Formen gewertet. Zu *D. oblongus* bestehen folgende Unterschiede: Das Präoperculum der mexikanischen Form besitzt einen Vertikalarm, der kürzer als der Horizontalarm ist. An *D. oblongus* herrscht das umgekehrte Verhältnis: der Vertikalarm des Präoperculum ist fast doppelt so lang wie der Horizontalarm (Taverne 2000 b: Fig. 3, 105). Ein weiterer Unterschied ist am Hyomandibulare festzustellen: In *D. oblongus* sitzt der Processus opercularis unmittelbar ventral des dorsalen Gelenkkopfes des Hyomandibulare. In der neuen mexikanischen Form ist dieser Processus dagegen deutlich nach ventral verschoben und setzt knapp dorsal der halben Höhe des Knochens an.

Aufgrund der osteologischen Unterschiede kann das mexikanische Material keiner der bekannten *Dixonanogmius*-Arten zugeordnet werden. Vielmehr stellt die mexikanische Form eine neue Art dar, die durch folgende Diagnose gekennzeichnet ist:

*Dixonanogmius* mit einer Standardlänge von 50 cm. Die maximale Körperhöhe entspricht 60 % der SL. Wirbelsäule mit 46 Wirbeln. Processus opercularis setzt auf halber Höhe des Hyomandibulare an. Vertikaler Arm des Präoperculum kürzer als horizontaler Arm.

Ob die Reste von *Dixonanogmius* sp. aus der Niobrara-Formation von Kansas (Taverne 2000b, Shimada & Fielitz 2006) zur hier beschriebenen Form gehören, kann erst anhand vollständigerer Exemplare aus dieser Fundregion bestimmt werden.

Die Konfiguration der Schwanzflosse in *Dixonanogmius* deutet auf einen schnellen Schwimmer hin, ähnlich den rezenten Scombridae. Im Bereich des Schwanzstieles sind die Hämal- und Neuralbögen kurz, kräftig und weit nach caudal geneigt. Dadurch entsteht ein dorsoventral schlanker Schwanzflossenansatz. Lateral ist die Schwanzflossenwurzel durch kleine longitudinale Kiele am ersten präuralen Wirbelzentrum verstärkt, welche die Lateralbewegung des ersten gegen den zweiten Präuralwirbel verhindern. Die größte Beweglichkeit der Schwanzflosse herrschte offensichtlich im Bereich zwischen dem dritten und sechsten präuralen Wirbel. Diese Wirbelkörper besitzen nur wenig entwickelte Prä- und Postzygapophysen, was ihre laterale Beweglichkeit erhöht. Ergänzt durch die sichelförmige Schwanzflosse liegt bei *Dixonanogmius* die typische Skelettmorphologie eines carangiformen Schwimmers vor, der diese Fischform als hochpelagischen Dauerschwimmer ausweist (Giersch et al. 2011).

#### 4.14. *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943

Ordnung Tselfatiiformes *sensu* Taverne & Gayet, 2005

Familie Plethodidae Loomis, 1900

Genus *Tselfatia* Arambourg, 1943

*Tselfatia formosa* Arambourg, 1943

##### Material

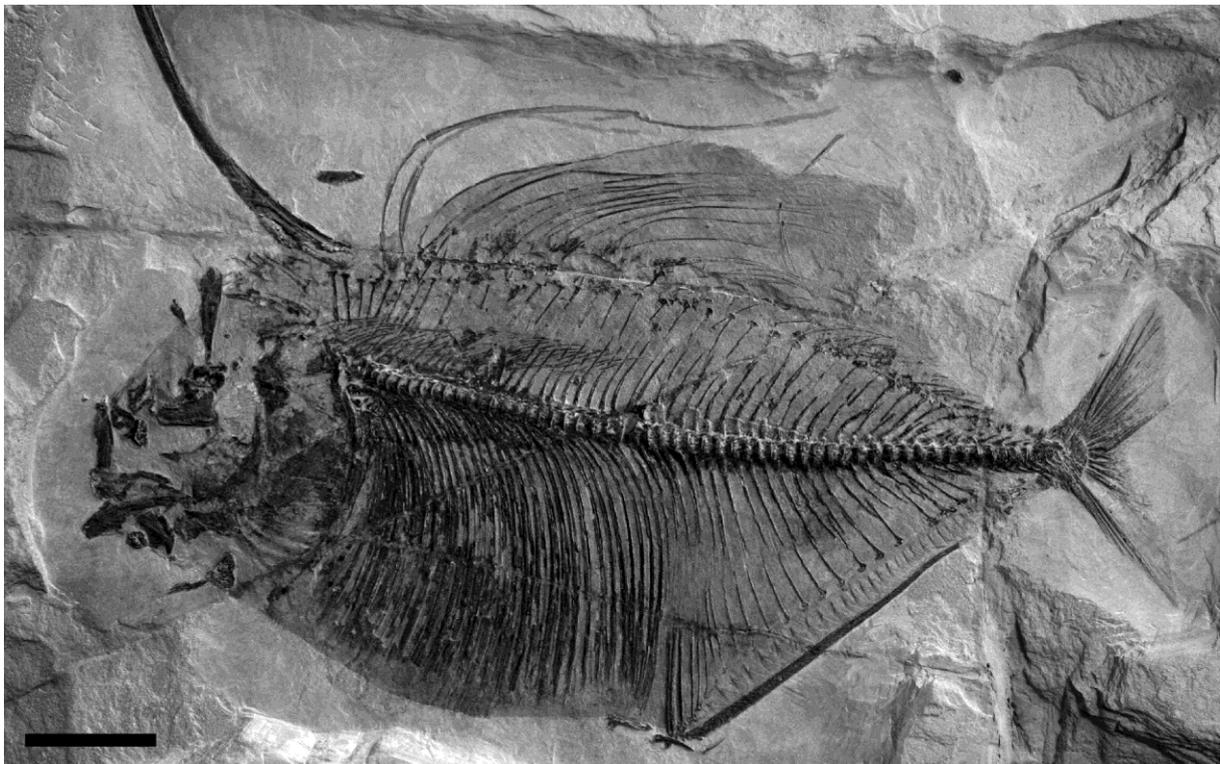
CPC-429, Kompletter Fisch, Schädel leicht zertrüben. CPC-534, Sekundärfragment. CPC-535, Sekundärfragment CPC-536, Sekundärfragment mit Farbmustererhaltung

Alter: Unterturonium

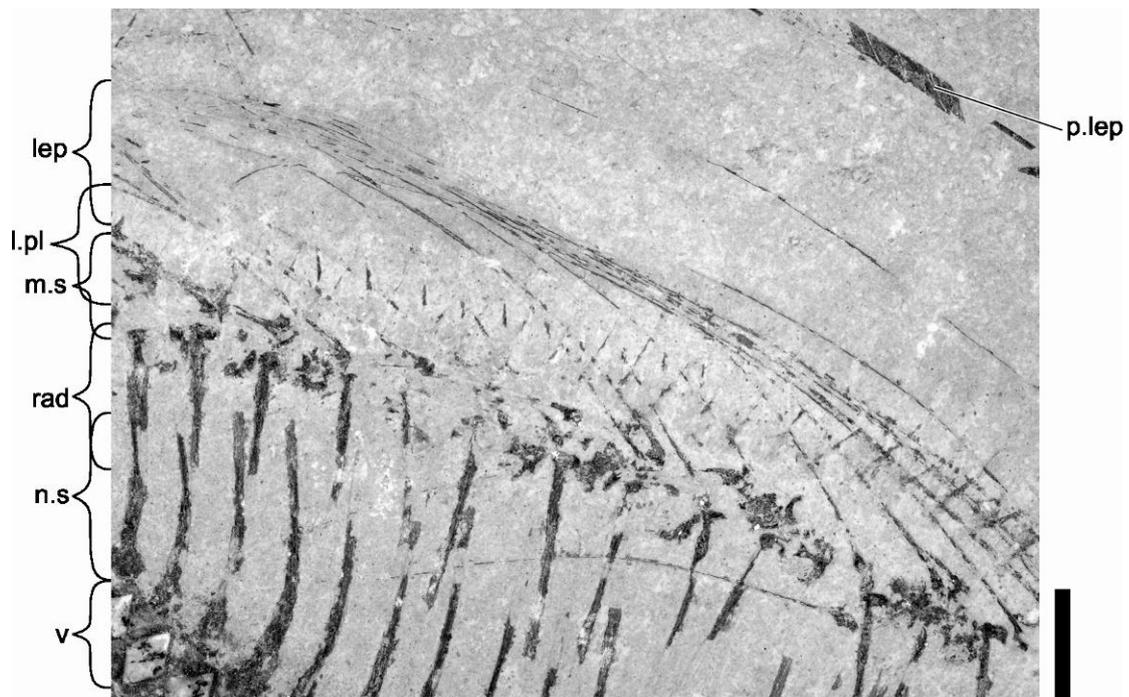
Fundort: Vallecillo

##### 4.14.1. Beschreibung und Diskussion

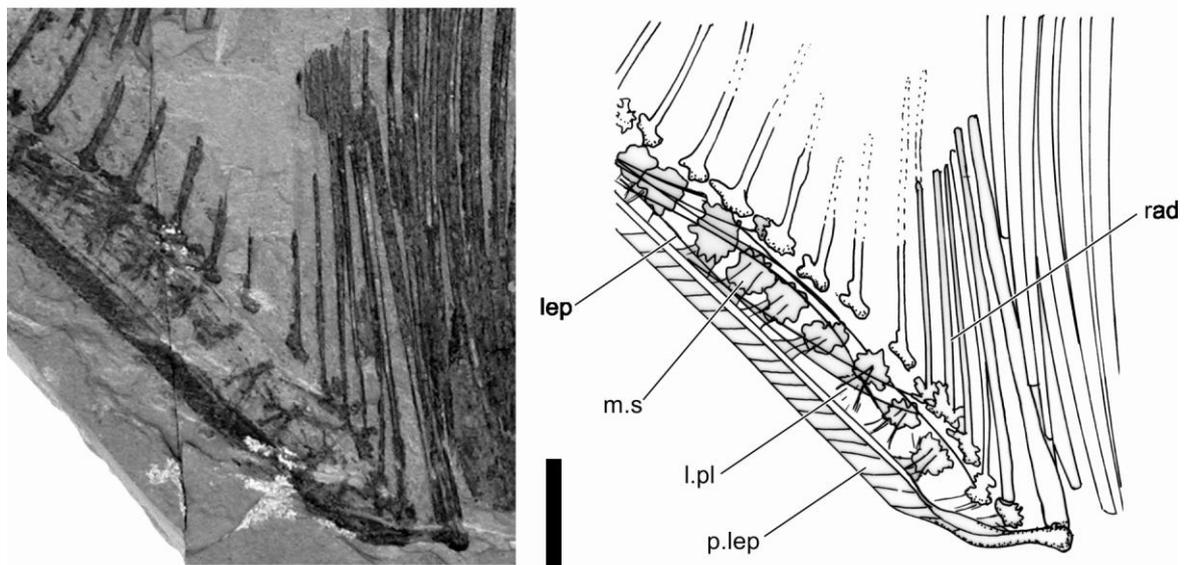
Eine ausführliche osteologische Beschreibung der *Tselfatia* aus Vallecillo gibt Blanco-Piñón (2003). Der Autor weist nach, dass es sich um *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943 handelt, deren Typuslokalität der Djebel Tselfat in Marokko ist (Arambourg 1943, 1954). Auf eine grundlegende osteologische Analyse wird daher hier verzichtet. Das im Rahmen der Arbeit neu gewonnene Material zeigt bisher wenig beachtete Merkmale der Dorsal- und Analflosse, sowie der Beschuppung, und erlaubt eine Ergänzung der publizierten Anatomie sowie der Rekonstruktion des Tieres und seiner Paläobiologie (vergl. Bardack & Teller-Marshall 1980, Taverne 2000, Blanco-Piñón 2003, Taverne & Gayet 2005).



**Abb. 4.91.** CPC-429: *Tselfatia formosa* aus Vallecillo. Cranialskelett leicht disartikuliert. Maßstab: 50 mm.



**Abb. 4.92.** CPC-534: *Tselfatia formosa*. Anordnung der Skelettelemente der Dorsalflosse. Maßstab: 10 mm.



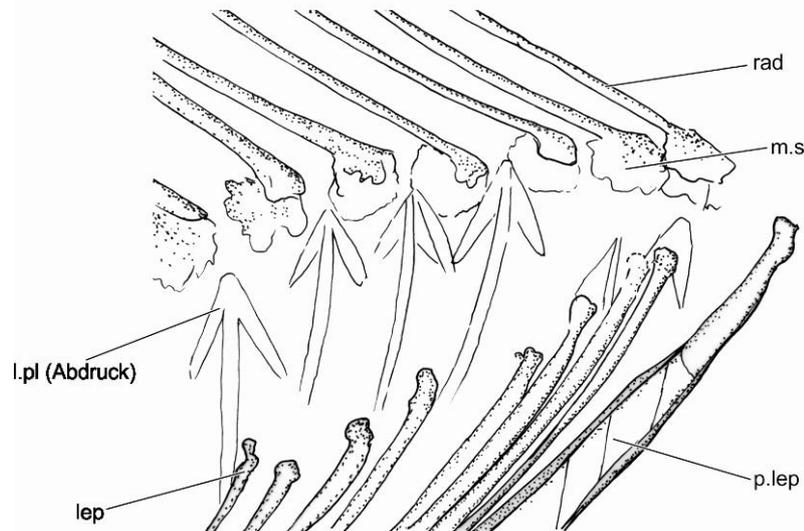
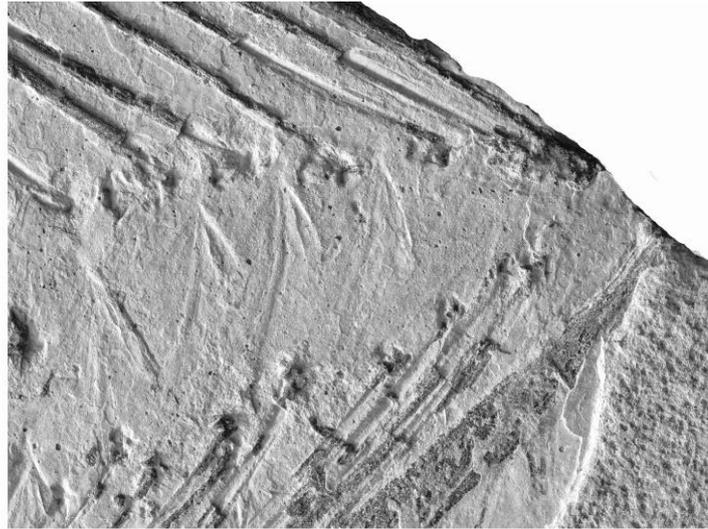
**Abb. 4.93.** UANL-FCT-VC-082: *Tselfatia formosa*. Anordnung der Skelettelemente der eingefalteten Analflosse. Maßstab: 10 mm.

## Unpaarflossen

Die unpaaren Flossen von *Tselfatia formosa* zeigen einen Aufbau, der bis jetzt von keinem anderen Teleosteer bekannt ist: Die stabförmigen Pterygophoren sind kräftig und greifen mit ihren proximalen Enden bis etwa zur Hälfte ihrer Höhe zwischen die Neural-, bzw. Hämalfortsätze. Dabei wird jeder Interhämal-, bzw. Interneuralraum von jeweils einer Pterygophore eingenommen. Die Artikulationsköpfe der Pterygophoren sind nach distal halbkreisförmig abgerundet. Caudal der Köpfe artikulieren die Mittelsegmente der Radii. Diese sind in *Tselfatia formosa* rundliche, scheibenförmige Elemente mit ausgefranzten Rändern. Am craniodistalen Rand der einzelnen Scheibe artikuliert der sehr dünne Flossenstrahl, der auf seiner gesamten Länge (contra Taverne 2000) weder verzweigt noch segmentiert ist. Der einzelne Flossenstrahl besteht aus zwei Hemilepidotrichia, die sich post mortem leicht von einander lösen. Viele schwach disartikulierte Stücke zeigen die leicht zerfallenen Strahlen, deren getrennt liegende Hemilepidotrichia eine apikale Verzweigung der Strahlen vortäuschen. Markant für *Tselfatia formosa* ist der erste Hauptflossenstrahl der unpaaren Flossen, welcher etwa 10 – 15-mal so breit wie die benachbarten Strahlen ist, und dessen Hemilepidotrichia caudal jeweils eine Reihe rautenförmige Pseudofulcren (*sensu* Taverne 2000) tragen. Das proximale Ende verjüngt sich und endet in einem Kugelkopf, der mit der entsprechenden Gelenkpfanne des Flossenträgers ein Kugelgelenk bildet.

Das distale Ende der Pterygophore trägt neben dem scheibenförmigen Mittelsegment zwei V-förmige Knochenlamellen. Diese standen nach der Interpretation der taphonomischen Befunde, am artikulierten Skelett wohl lateral des Flossenstrahls und flakierten dessen proximales Zehntel lateral. Diese Strukturen fielen schon Arambourg (1954) auf, der darauf hinweist, dass diese Knochenlamellen und die proximalen Partien der Flossenstrahlen in lateraler Ansicht übereinander liegen. Dies zeigt an, dass der proximale Beginn der Flossenstrahlen außerhalb des Rumpfes und die äußere Körperkontur nicht identisch sind. Vielmehr liegt der Flossenansatz innerhalb der äußeren Körperkontur an der Basis der V-förmigen Knochenlamellen. Die Strukturen der Flossenbasis der unpaaren Flossen an *Tselfatia formosa* legen folgende Anatomie nahe: Die Pterygophoren stützen lateral der Flossenstrahlen jeweils eine durch Knochenlamellen stabilisierte Körperpartie, in deren Mitte sich eine taschenartige Rinne befindet. Am Grunde der Rinne setzt die Dorsal-, bzw. die Analflosse an. Durch ein Zurückklappen der Flossenstrahlen können die unpaaren Flossen vollständig in die jeweilige Mitteltasche eingefaltet werden.

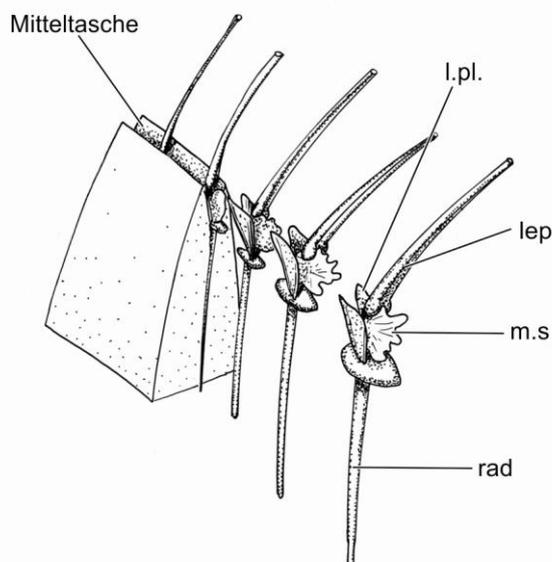
Aus dem Vallecillo-Material sind mehrere Stücke von *Tselfatia* bekannt, an denen die feinen Flossenstrahlen als Bündel parallel zur Körperkontur innerhalb der Knochenlamellen liegen, also in die Mitteltasche eingelegt waren (Abb. 4.90). An der überwiegenden Anzahl der Stücke sind die einzelnen drahtförmigen Flossenstrahlen allerdings individuell verschieden stark gekrümmt und in unregelmäßigen Abständen sowie in gekreuzten Positionen überliefert. Dieser taphonomische Befund kann sich erst einstellen, nach dem sich der Verbund von Lepidotrichia und Flossenhaut weitestgehend aufgelöst hat. Die unregelmäßige Anordnung der Flossenstrahlen ist so auffällig, dass unklar ist, in wie weit die Lepidotrichia prae mortem überhaupt durch eine Flossenhaut verbunden waren. Die Länge und Höhe der einzelnen Flossen, die weite Teile der gesamten Körperkontur einnehmen, bzw. die Rumpfhöhe überragen, stellen, als „klassische“ flächige Flossen rekonstruiert, mächtige Antriebsorgane dar. Solche „Segelflossen“ sind insbesondere bei der Nutzung von



**Abb. 4.94.** CPC-535: *Tselfatia formosa*. Anordnung der Skelettelemente der Analflosse. Die leicht disartikulierten Strahlen zeigen die V-förmigen Stücklamellen am proximalen Ende der Lepidotrichia. Maßstab: 10 mm.

Strömungen effektiv. Entsprechend hohe Widerstände müssen bei aktiver Fortbewegung überwunden werden. Hier sind, ähnlich wie z. B. bei der rezenten Makrele (*Scomber scombrus*) zurückschlagbare Unpaarflossen günstig. Eine mit Hilfe einer Flossenhaut aufgebauten Unpaarflosse von der an *Tselfatia* beobachteten Form und Dimension ist aber nicht mehr ohne weiteres zurückzulegen und einzufalten: Bei einer Einschlagbewegung müssen die Lepidotrichia z. T. um mehr als 90° gegen die Flossenbasis nach caudal geneigt werden. Dabei verschieben sich die Lepidotrichia notwendigerweise gegeneinander. Diese Relativbewegung der Lepidotrichia untereinander würde aber durch eine zwischen den Lepidotrichia segelartig aufgespannte Flossenhaut gesperrt. (vergl. auch das „Membranproblem“ in *Coelurosauravus*, Frey et al.1997). Fische mit großen unpaaren Segelflossen, wie z. B. die Istiophoridae (Speerfische) besitzen gerade, radial angeordnete Lepidotrichia, die ein partielles Einfalten der Flosse ermöglichen. Im Allgemeinen sind die Flossenhäute dieser Fische schon zu Lebzeiten der Tiere tief zwischen den Lepidotrichia eingerissen oder zurückgebildet. Die bogenförmigen und parallel angeordneten Flossenstrahlen in *Tselfatia formosa* erlauben keine analoge Rekonstruktion. Vielmehr ist davon auszugehen, dass die

Flossenstrahlen dieser Fische weitestgehend frei standen. Eine ähnliche Flossenform findet sich in der rezenten Fischfauna verbreitet an Tiefseefischen, z. B. innerhalb der Lophiiformes.



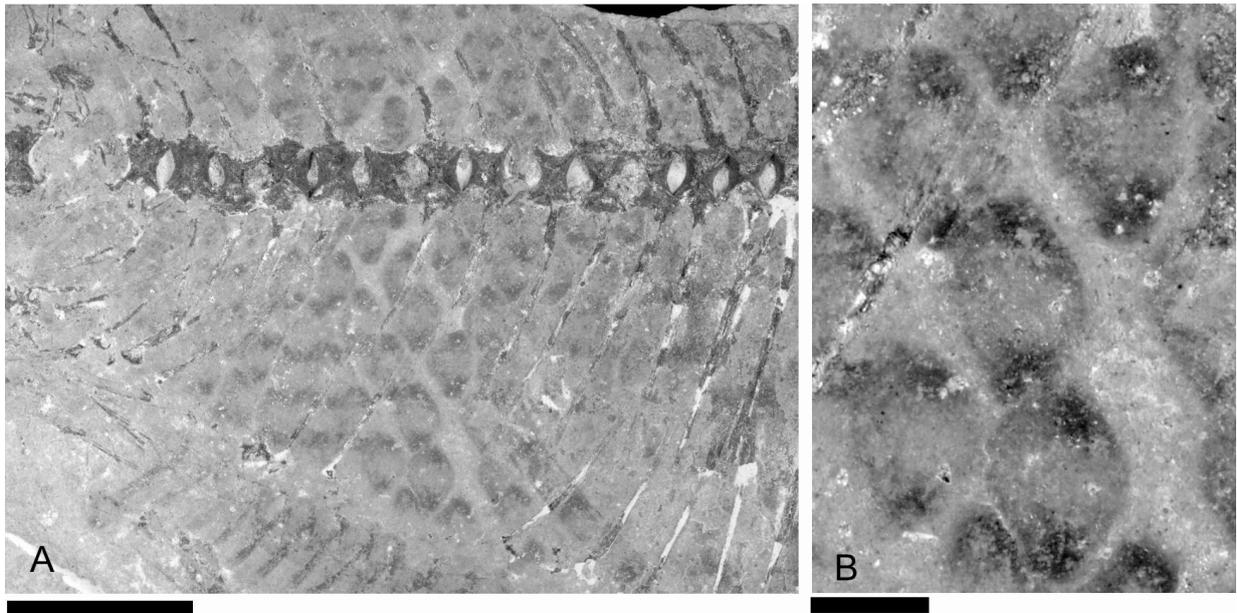
**Abb. 4.95.** *Tselfatia formosa*. Rekonstruktion der Anordnung der Skelettelemente der Unpaarflossen bei aufgestellter Position. Die V-förmigen Lateralplatten stützen die mediane Kante des Fischkörpers. In ihrer Mitte öffnet sich Bereich von Dorsal- und Analflosse eine Rinne (Mitteltasche), in welche die Flossenstrahlen durch Zurückneigen eingelegt und vollständig versenkt werden können.

### Schuppen

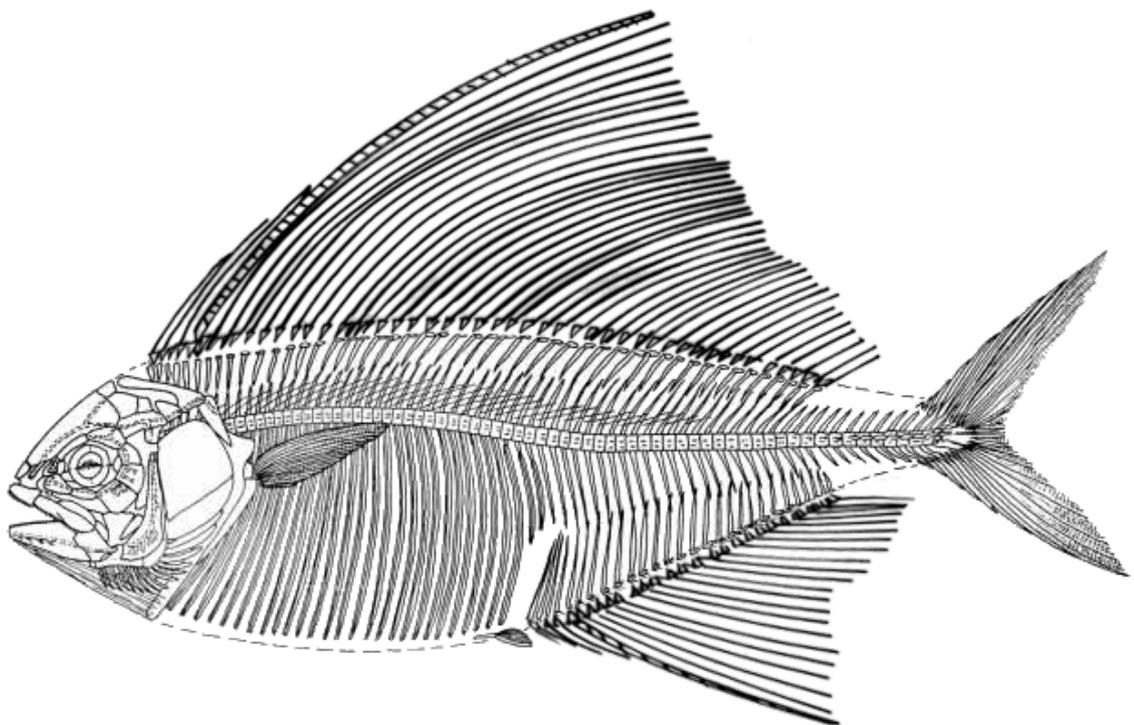
CPC-536 zeigt in der präcaudalen Partie des Rumpfes einen Teil des Schuppenkleides, welches aus dünnen Cycloidschuppen besteht. Mit einer rekonstruierten Standardlänge von 150 mm handelt es sich bei diesem Stück um ein Jungtier. Entsprechend sind auch die Schuppen noch kleinwüchsig und überlappen an ihren Rändern noch nicht. Das an den Schuppen zu beobachtende Farbmuster kann daher nicht durch die unterschiedlichen Materialstärken im Bereich der Überlappungszonen der Schuppen hervorgerufen worden sein. Solche taphonomischen Artefakte, die durch die Überlappung von Schuppenrändern erzeugt werden, können bei fossilen Fischen Farbmuster vortäuschen (eigene Beobachtungen, bzw. Frickhinger 1991). Die einzelnen Schuppen sind rhombisch und besitzen ein Längen-Höhenverhältnis von 1 : 1,4. Am vorliegenden Stück sind 25 Schuppenreihen rekonstruierbar, von denen 16 oder 17 die Ventralseite des Körpers bedecken. Alle Schuppenrhomben sind im Bereich ihrer Dorsal- und Ventralspitze dunkel gefärbt.

Dadurch entstehen durchgehende, horizontal angeordnete Längsstreifen. Solche Streifenmuster sind an vielen, relativ hochrückigen Schwarmfischen bekannt (z. B. Sparidae, Holocentridae, Lutjanidae). Streifenmuster aus Längsstreifen dienen nach der gängigen Interpretation der Tarnung durch Somatolyse im Schwarm. Sie führen zu einer optischen Auflösung des Individuums im Schwarm und machen dieses dadurch für potentielle Jäger als Angriffspunkt unkenntlich.

Insgesamt ist somit für *Tselfatia formosa* ein Vorkommen in epi- bis mesopelagial verbreiteten Schwärmen anzunehmen. Diese Rekonstruktion deckt sich sowohl mit den taphonomischen Befunden als auch mit der paläogeographischen Lage des Fundortes.



**Abb. 4.96.** CPC-536: *Tselfatia formosa*. A: In der Abdominalregion sind Reste der Schuppenfärbung erhalten. B: Die Vergrößerung zeigt die einzelnen pigmentierten Bereiche der sich nicht überlappenden, noch einzeln liegenden Schuppen dieses Jungtieres. Maßstab: A: 10 mm. B: 1 mm.



**Abb. 4.97.** *Tselfatia formosa*. Rekonstruktion des Skelettes. Nach Taverne (2000) ergänzt.

#### 4.15. *Rhynchoder cetis yovanovitchi* Arambourg, 1943

Ordnung Aulopiformes Rosen, 1973  
Unterordnung Cimolichthyoidei Goody, 1969  
Familie Dercetidae Pictet, 1850  
*Rhynchoder cetis* Arambourg, 1943

Diagnose siehe Chalifa 1989

*Rhynchoder cetis yovanovitchi* Arambourg, 1943

1954 *Rhynchoder cetis yovanovitchi* Arambourg: Abb. 47-57; Tafel X, Abb.3; Tafel XII, Abb. 1-3; Tafel XIII, Abb. 1-6

1969 *Rhynchoder cetis yovanovitchi* Arambourg; Goody: Abb. 29

2003 *Rhynchoder cetis* cf. *yovanovitchi* Arambourg; Forey et al: Abb. 65

2003 *Rhynchoder cetis* sp. Blanco-Piñón: Abb. 11.7-11.11

2006 *Rhynchoder cetis regio* Blanco & Alvarado-Ortega: Abb. 2-4

**Material** CPC-435, CPC-510, CPC-508, CPC-512. Dazu 154 Stücke für die statistische Auswertung.

Fundstelle: Vallecillo

Alter: Unterturonium

#### **Emendierte Diagnose**

*Rhynchoder cetis* mit einer maximalen Standardlänge (SL) von 500 mm. Schädelänge entspricht 34%-41% der SL. Präorbitalregion entspricht 69%-79% der Schädelänge. SL enthält das 20,5-fache der Schädelhöhe. Rostrales Ende der Mandibel liegt caudal der longitudinalen Mitte der Präorbitalregion. Wirbelsäule aus 60-65 Wirbeln bestehend. Pectoralflosse aus zehn Strahlen bestehend. Dorsalflosse mit acht Strahlen, zwischen 24. und 26. Wirbel artikulierend. Ventralflosse aus sieben Strahlen, ventral des 25. Wirbels inserierend. Analflosse mit 15 Strahlen, zwischen 45. und 50. Wirbel artikulierend.

#### **Bemerkung**

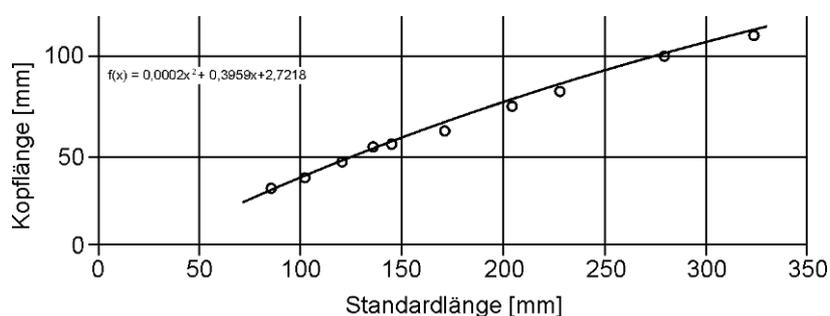
*Rhynchoder cetis yovanovitchi* ist von Arambourg (1943, 1954) ausführlich beschrieben worden. Daneben liegt von Blanco-Piñón (2003) und Blanco & Alvarado-Ortega (2006) eine umfassende Beschreibung des Schädels der *Rhynchoder cetis*-Form aus Vallecillo vor. Die Beschreibung beschränkt sich daher im Rahmen dieser Arbeit auf die postcranialen Skelettelemente, die von der mexikanischen Form bis jetzt nur unzureichend bekannt sind.

#### 4.15.1. Beschreibung:

##### Standardlänge und Proportionen

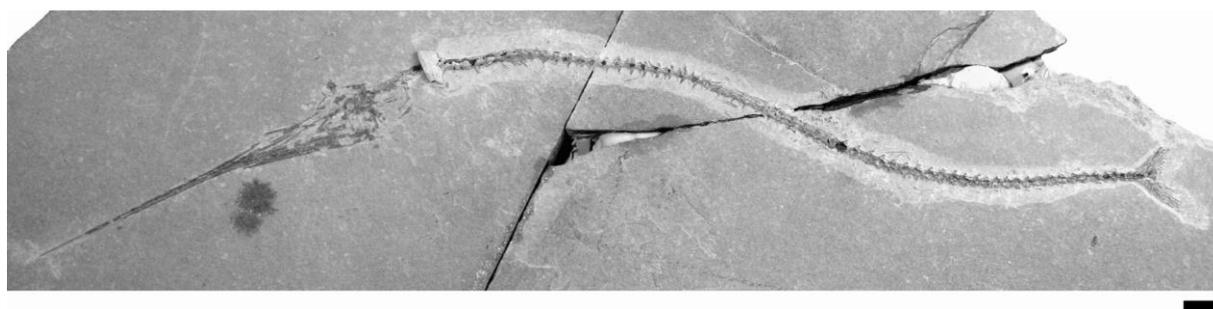
Es liegen 10 Exemplare mit vollständig erhaltener Wirbelsäule vor. Die Standardlänge variiert innerhalb dieses Materials von 85 mm bis 332 mm. Reste von größeren Exemplare zeigen an, dass der *Rhynchodercetis* von Vallecillo eine SL von bis zu 500 mm erreichte. Die Schädelänge entspricht 34%-41% SL ein. Dabei besitzen kleinere Exemplare proportional längere Schädel als größere. Das Verhältnis von KL  $f(x)$  und Schädelänge ( $x$ ) verändert sich mit zunehmender Größe der Tiere und folgt dabei der quadratischen Funktion:

$$f(x) = 0,0002x^2 + 0,3959x + 2,7218$$

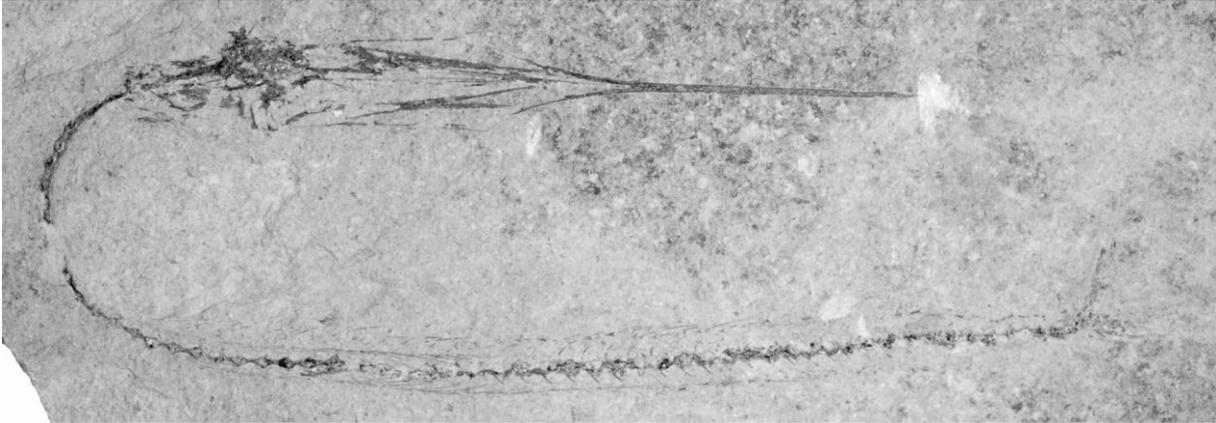


**Abb. 4.98.** Ontogenetische Allometrie in *Rhynchodercetis yovanovitchi*., Die relative Länge des Kopfes nimmt mit zunehmendem Alter im Verhältnis zur Gesamtlänge des Tieres ab.

Die Länge der Präorbitalregion entspricht am vorliegenden Material zwischen 68% und 79% der Schädelänge. Dabei ist ein schwacher Trend zu beobachten, nachdem größere Schädel eine etwas kürzere Präorbitalregion besitzen als kleinere.



**Abb. 4.99.** CPC-435: *Rhynchodercetis yovanovitchy* von Vallecillo. Maßstab: 10 mm.



**Abb. 4.100.** CPC-510: *Rhynchodercetis yovanovitchy*, Jungtier. Maßstab: 10 mm.

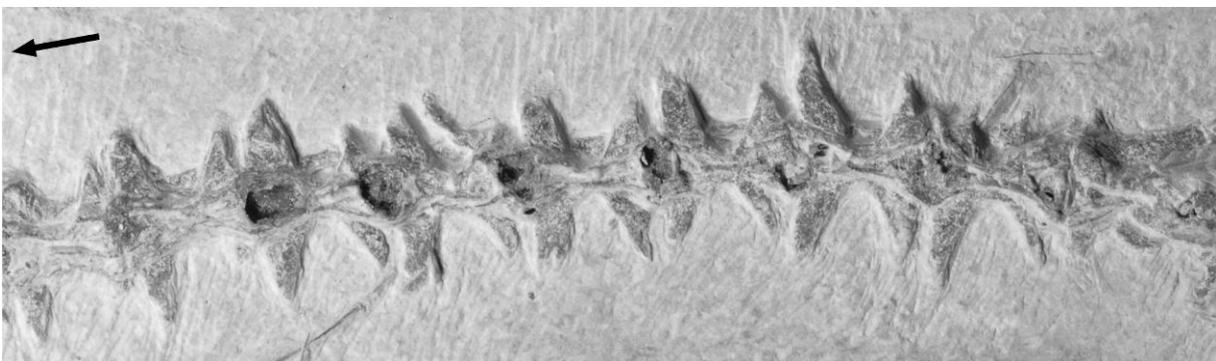
### Schädel

Siehe Arambourg (1954) sowie Blanco-Piñón (2003) und Blanco & Alvarado-Ortega (2006).

### Postcranium

#### Wirbelsäule

Die Anzahl der Wirbel variiert zwischen 60 und 65 präuralen Wirbeln. Durchschnittlich besitzt der *Rhynchodercetis* aus Vallecillo 63 Wirbel. Die Anzahl der caudalen Wirbel variiert zwischen 24 und 27. Die Wirbelcentra sind gestreckt-sanduhrförmig. Die Länge der Centra beträgt dabei das 1,5-fache des Durchmessers. Die cranialen drei Wirbel sind doppelt so lang wie die caudal folgenden, ihre Länge beträgt entsprechend das Dreifache des Durchmessers. Die abdominalen Wirbelcentra besitzen zwei Paar lamellärer transversaler Processus. Von dorsal gesehen sind diese Processus spitz-dreieckig, wobei der Caudalrand der cranialen Processus gleichmäßig konkav in den Ventralrand der caudalen Processus übergeht. Die cranialen Processus sind etwa doppelt so lang wie die caudalen Processus. Ihre Länge beträgt das Doppelte eines Wirbeldurchmessers. An den distalen Enden der cranialen Processus artikulieren die Rippen, deren Länge etwa sechs Wirbellängen entspricht.



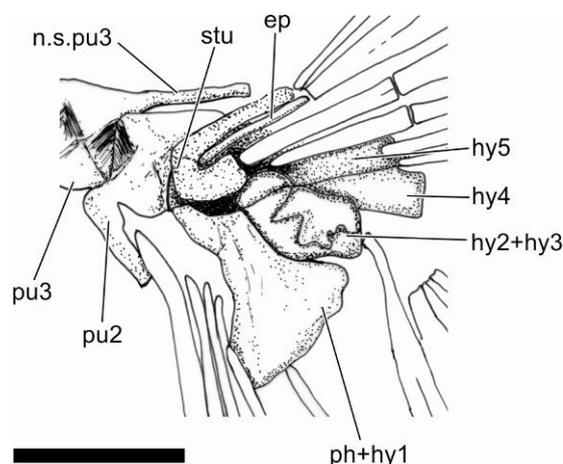
**Abb. 4.101.** CPC-435: *Rhynchodercetis yovanovitchy*. Details der Wirbelsäule mit horizontalen Laminae an den Wirbeln. Der Pfeil weist nach cranial. Maßstab: 5 mm.

## Flossen

Die paarige Ventralflosse ist dreieckig und artikuliert ventral des 25. Wirbels. Sie besteht aus sieben Strahlen, von denen der Längste etwa so lang wie zwei Wirbel ist. Die Ventralflosse wird von einem dreieckigen Basipterygium gestützt, welches ventral des 24. und 25. Wirbel liegt. Der ventrocaudal verlaufende Lateralrand des Basipterygium wird dorsal von einem parallelen Grat verstärkt, der caudal die Artikulationsfacette für den ersten Ventralflossenstrahl trägt.

Die Dorsalflosse ist dreieckig und steht dorsal der Ventralflosse auf Höhe des 24. bis 26. Wirbels. Sie besteht aus acht Strahlen, deren distale Fünftel segmentiert sind. Die Höhe der Dorsalflosse entspricht etwa der Körperhöhe des Fisches.

Die Analflosse artikuliert ventral des 45. bis 50. Wirbels. Die mindestens 15 Strahlen werden von 15 Pterygophoren gestützt. Die genaue Anzahl der Strahlen ist nicht festzustellen. Die ersten sechs Strahlen sind kräftiger und stehen etwas enger zusammen als die caudal folgenden Strahlen. Die distalen Enden der Analflossenstrahlen sind segmentiert. Die Höhe der Analflosse entspricht der Höhe der Dorsalflosse.

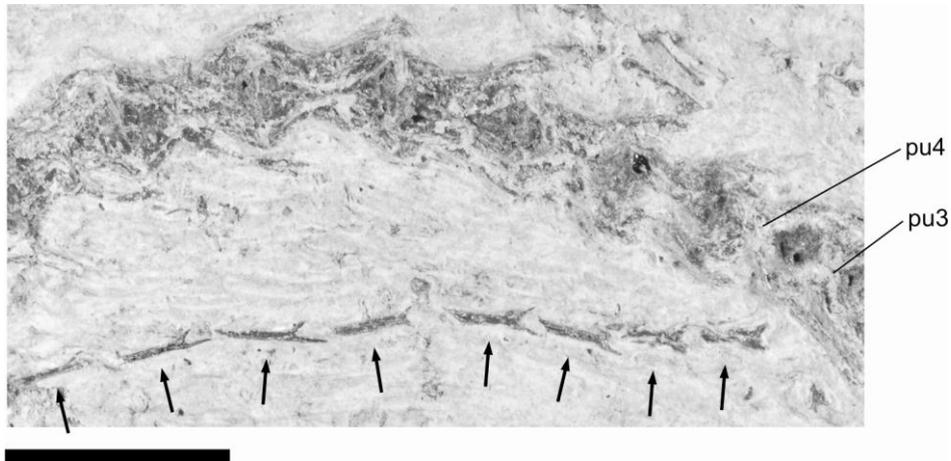


**Abb. 4.102.** CPC-435: *Rhynchodercetis yovanovitchy*. Caudalskelett. Maßstab: 2 mm.

Die Caudalflosse ist homocerc mit distal abgerundeten Lobi. Die Lobi bestehen aus 9 segmentierten Prinzipalstrahlen, von denen die sieben inneren Strahlen distal dichotom verzweigt sind. Jedem Lobus sind fünf ungeteilte Vorstrahlen vorangestellt, deren Länge zur Schwanzflossenwurzel hin kontinuierlich abnimmt. Die proximalen Enden der Caudalflossenstrahlen überdecken das Caudalskelett lateral. Das durch destruktive Präparation an CPC-435 freigelegte Endoskelett zeigt fünf hypurale Elemente. Die größte Hypuralplatte wird durch die Fusion von Parhypurale mit dem ersten Hypurale gebildet. Zweites und drittes Hypurale sind durch eine sinusförmig verlaufende Suture mit einander verzahnt und bilden dadurch eine mediane, in der Verlängerung der Körperachse stehende Platte. Die Verzahnung verbindet das Stützskelett des ventralen und dorsalen Flossenlobus und stabilisiert vermutlich die tief gegabelte Schwanzflosse gegen Verwindung. Eine zentrale, verzahnte Hypuralplatte ist auch von *Rhynchodercetis gracilis* und *Dercetoides venator* bekannt (vergl. Chalifa 1989). Dorsal der zentralen Hypuralplatte sind im Material aus Vallecillo noch ein viertes und fünftes Hypurale zu erkennen. Der erste Präuralwirbel und die Uralwirbel sind lateral von einem proximal verbreiterten Stegurale verdeckt. Ein Epurale ist zu erkennen.

## Schuppen

An dem *Rhynchodercetis* aus Vallecillo sind einige der caudal gegabelten, liegend-Y-förmigen Schuppen des Seitenlinienorgans erhalten. Die Länge einer Schuppe entspricht in etwa einer halben Wirbellänge.



**Abb. 4.103.** CPC-508: *Rhynchodercetis yovanovitchy*. Details der präcaudalen Wirbelsäule. Die Pfeile kennzeichnen die Seitenlinienschuppen. Caudalskelett. Maßstab: 5 mm.

**Tabelle 4.3.** Biometrische Parameter von *Rhynchodercetis* aus Vallecillo

Inventar- nummer	SL	KL	KL/SL	KH	SL/KH	POL	POL/KL	Vert
CPC-504	85	35	0,41	6	14	25	0,71	60
CPC-505	102	41	0,4			29	0,7	62
CPC-509	120	48	0,4	7	17	35	0,72	62
CPC-506	136	54	0,39	7	19	38	0,7	
CPC-510	170	64	0,37	8,5	20	48	0,75	63
CPC-507	230	85	0,36	10	20	66	0,77	61
CPC-508	303	108	0,35			75	0,69	61
CPC-511	324	111	0,34	16	20,3	76	0,68	65
CPC-435	332	114	0,34	16	20,7	78	0,68	65
T9 Arambourg	145	57	0,39	7,4	19,5	42	0,73	61
SMNK-m2	204	75	0,36	10	20,4	54	0,72	63
SMNK-6621	227	83	0,36			58	0,69	63
SMNK-m2	278	100	0,36	13,5	20,5	75	0,75	61

**SL:** Standardlänge [mm]; **KL:** Kopflänge [mm]; **KH:** Kopfhöhe [mm]; **POL:** Präorbitallänge [mm];  
**Vert:** Wirbelanzahl.

#### 4.15.2. Diskussion

Blanco und Alvarado-Ortega (2006) beschrieben die *Rhynchodercetis*-Form aus Vallecillo als neue Art *R. regio*. Die eigene Untersuchung des Materials von *Rhynchodercetis* inkl. des Holotyps von *R. regio* ergab, dass zwischen *R. regio* und der von Arambourg (1943) beschriebenen Form *R. yovanovitchi* aus Marokko keine signifikanten morphologischen Unterschiede existieren, welche die Errichtung einer neuen Art rechtfertigen würden. Blanco und Alvarado-Ortega begründen die neue Art mit einer „exclusive combination of a series of characters only present in this species.“ (Blanco & Alvarado-Ortega 2006: 556) Im Einzelnen werden folgende Merkmale genannt:

Die Schädellänge beträgt 35% der SL

Die SL beträgt das 20,5-fache der Schädelhöhe

Die Präorbitalregion nimmt 75%-80% der Schädellänge ein

Ein Infraoperculum ist vorhanden

Die Mandibel ist kurz

Die Wirbelsäule besteht aus 65 Vertebrae

Die Analflosse wird von mindestens 10 Pterygophoren gestützt.

Blanco und Alvarado-Ortega beziehen sich in der Differenzialdiagnose für *R. regio* auf die von Chalifa (1989) publizierten Daten für *Rhynchodercetis yovanovitchi* Arambourg, 1943. Ein Vergleich mit den Originalpublikationen zu *R. yovanovitchi* (Arambourg 1943, 1954) zeigt, dass bereits Chalifas Datenkompilation (1989) unvollständige Angaben über *R. yovanovitchi* enthält. Diese wurden in der Folge von Blanco und Alvarado-Ortega (2006) in die Argumentation übernommen. Die widersprüchlichen Literaturangaben einerseits und die neuen Daten des mexikanischen Materials andererseits machen daher eine ausführliche Diskussion der einzelnen Merkmale erforderlich:

Die Schädellänge als % der SL:

Nach Blanco und Alvarado-Ortega (2006) beträgt die Schädellänge in *R. regio* 35% der SL und unterscheidet sich damit deutlich von *R. yovanovitchi*, dessen Schädellänge 44%-50% der SL (zitiert nach Chalifa 1989) einnimmt. Chalifa (1989) übernimmt in ihrer Tabelle 3 (1989, 317) angeblich Daten von Arambourg (1954) und gibt einen Wert von „almost 50%“ für dieses Merkmal in *R. yovanovitchi* an. Die von Arambourg (1954: 116) publizierten Daten (SL = 145 mm, Schädellänge = 57 mm) zeigen aber, dass in *R. yovanovitchi* die Schädellänge 39% der SL einnimmt. (vergl. auch Forey et al. 2003: 291, Tabelle 13). Die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführte biometrische Analyse von *R. regio* ergab, dass die Schädellänge dieses Fisches zwischen 34% und 42% der SL variiert. Dabei besitzen kleinere Individuen proportional längere Schädel (Abb.4.95). Dieses Phänomen ist typisch für eine ontogenetische Allometrie und stützt die Interpretation, nach der die unterschiedlich großen Exemplare des *Rhynchodercetis* aus Vallecillo konspezifisch und Vertreter einer ontogenetischen Reihe sind. Die von Arambourg (1954) publizierten Daten und Vergleiche mit *R. yovanovitchi* (SMNK-PAL. 6621) aus Marokko zeigen, dass die Größenklassen und die entsprechenden Schädellängen in *R. regio* und *R. yovanovitchi* übereinstimmen. Darüber hinaus zeigt sich auch, dass dieses Merkmal nur bei genauer Kenntnis der spezifischen ontogenetischen Allometrien zu Artendifferenzierung

herangezogen werden kann. D. h., die Vergleiche von Einzelwerten besitzen keine diagnostische Aussagekraft.

b) Schädelhöhe:

Die SL von *R. regio* entspricht dem 20,5-fachen der Schädelhöhe (Blanco und Alvarado-Ortega 2006: 556). Diese Angabe wird durch die eigenen Messungen bestätigt und stimmt mit dem an *R. yovanovitchi* festgestellten Längen-Höhenverhältnis überein (Tabelle 4.3.).

c) Länge der Präorbitalregion:

Die Präorbitalregion nimmt in *R. regio* 75%-80% der Schädellänge ein (Blanco und Alvarado-Ortega 2006, 556). Die eigenen Messungen zeigen, dass dieser Wert zwischen 69% und 79% variiert (Tabelle 4.3.). In der von Chalifa (1989) publizierten und von Blanco und Alvarado-Ortega (2006) übernommenen Biometrie-Tabelle verschiedener Arten von *Rhynchodercetis* ist für *R. yovanovitchi* die Länge der Präorbitalregion mit 60% der Schädellänge angegeben. Die von Arambourg (1954) publizierten Messungen (1954: 116 „Longueur totale de la tête = 57 mm; distance préorbitaire = 42 mm“) belegen, dass die Präorbitalregion in *R. yovanovitchi* tatsächlich 74% der Schädellänge einnimmt. Dieser Wert liegt innerhalb der an dem mexikanischen Material bestimmten Werte. Ein signifikanter Unterschied zwischen *R. regio* und *R. yovanovitchi* ist auch an Hand dieses Merkmals nicht festzustellen.

d) Interoperculum

Sowohl *R. yovanovitchi* als auch *R. regio* besitzen ein Interoperculum und unterscheiden sich dadurch von *R. hakelensis* und *R. gortani*, denen dieser Knochen fehlt (Chalifa 1989, Blanco & Alvarado-Ortega 2006).

e) Mandibel:

*R. regio* besitzt eine „kurze“ Mandibel. Dies bedeutet, dass die Mandibel caudal der longitudinalen Mitte der Präorbitalregion endet. Damit unterscheidet sich das mexikanische Material laut Blanco und Alvarado-Ortega (2006) angeblich von *R. yovanovitchi*, dessen Mandibel nach Chalifa (1989) rostral der Mitte der Präorbitalregion endet. Chalifa, sowie in Folge Blanco und Alvarado-Ortega beziehen sich offensichtlich nur auf den Holotyp (T 9), dessen Rostrum unvollständig ist und daher ein falsches Bild der Schädelproportionen liefert. Darauf weist Arambourg (1954) allerdings selbst in seiner Fußnote 1 auf Seite 116 hin: „...L'extrémité du rostre manque sur notre type T. 9. La longueur corrigée a été obtenue par comparaison avec des spécimens dont la tête est complète.“ Tatsächlich ist im Verhältnis der Mandibellänge zur Länge der Präorbitalregion kein Unterschied zwischen *R. yovanovitchi* und *R. regio* festzustellen (vergl. Arambourg 1954: Tafel XII, Abb. 2; Tafel XIII, Abb. 5 und 6).

f) Wirbelanzahl:

Die Gesamtzahl der Wirbel der mexikanischen Form stimmt mit der Wirbelanzahl in *R. yovanovitchi* überein. Sowohl in *R. regio* als auch in *R. yovanovitchi* variiert die Anzahl der Wirbel

zwischen 60 und 65 (Tabelle 4.3., Arambourg 1954, Forey et al. 2003, Blanco & Alvarado-Ortega 2006).

g) Analflosse:

Arambourg beschreibt die Analflosse von *R. yovanovitchi* folgendermaßen: „Elle est, comme la dorsale, formée de rayons robustes articulés distalement et ne s'étend que sur une faible longueur; elle comprend environ 15 rayons dont les 6 ou 7 premiers atteignent à peu près la longueur de 3 vertèbres caudales; les suivants s'atténuent très rapidement“ (1954: 115). Die mexikanische Form besitzt mit mindestens 15 Strahlen eine vergleichbar gebaute Analflosse. Chalifa (1989: 317) bezeichnet allerdings eine Analflosse, die aus 6-7 Strahlen besteht, als diagnostisch für *R. yovanovitchi* und gibt als Datenquelle Arambourg (1954) an. Dieses offensichtlich unvollständig übertragene Zitat wird im Folgenden von Blanco und Alvarado-Ortega 2006 als Argument für die Artentrennung benutzt, die an der (unvollständig erhaltenen) Analflosse der mexikanischen Form „at least 10 pterygophores“ (2006: 566) feststellen.

Darüber hinaus stimmt der *Rhynchodercetis* aus Vallecillo in folgenden Punkten mit *R. yovanovitchi* überein: Die Dorsalflosse besteht aus acht Strahlen und artikuliert zwischen dem 24. und 26. Wirbel. Die Ventralflosse artikuliert ventral des 25. Wirbels und besteht aus 7 Strahlen. Damit unterscheidet sich die vorliegende Form von *R. gracilis*, an der die Dorsalflosse dorsal des 29. Wirbels artikuliert, die Ventralflosse dagegen ventral des 30. Wirbels ansetzt. Der erste Strahl der Analflosse artikuliert in *R. yovanovitchi* ventral des 45. Wirbels, in *R. gracilis* dagegen ventral des 52. Wirbels (Chalifa 1989, Forey et al. 2003).

Insgesamt zeigt der Vergleich des mexikanischen Materials mit *R. yovanovitchi* aus Marokko, dass zwischen beiden Formen keine Unterschiede bestehen, die die Definition einer eigenen mexikanischen Art begründen könnten. Beide Formen sind also konspezifisch und, der nomenklatorischen Prioritätsregel (ICZN, Art. 23) folgend (Kraus 2000), als *Rhynchodercetis yovanovitchi* Arambourg, 1943 zu bezeichnen.

#### **4.16. *Enchodus cf. venator* Arambourg, 1954**

Ordnung Aulopiformes Rosen, 1973  
Unterordnung Enchodontoidei Berg, 1940  
Familie Enchodontidae Woodward, 1901  
*Enchodus* Agassiz, 1835

*Enchodus cf. venator* Arambourg, 1954

1976 *Enchodus venator* Arambourg; Sorbini

##### **Material**

CPC-513, Schädel ohne Schultergürtel, Caudodorsale Partien von Opercularserie und Neurocranium fehlen. Re-Transferpräparat.

Fundort: Vallecillo

Alter: Unterturonium

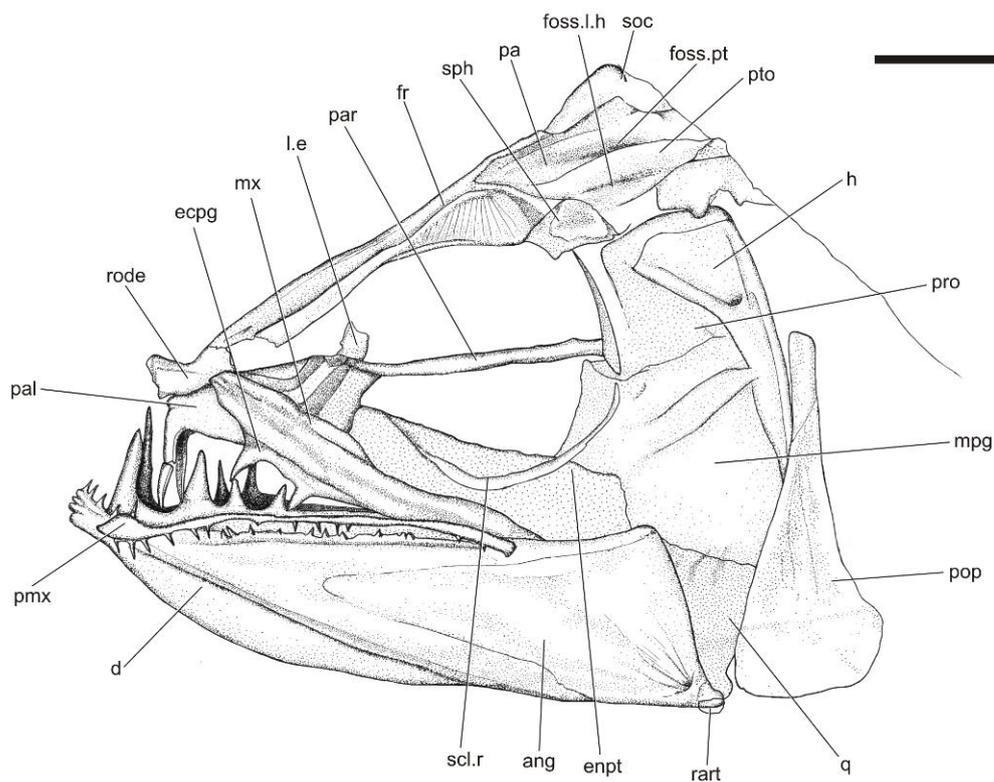
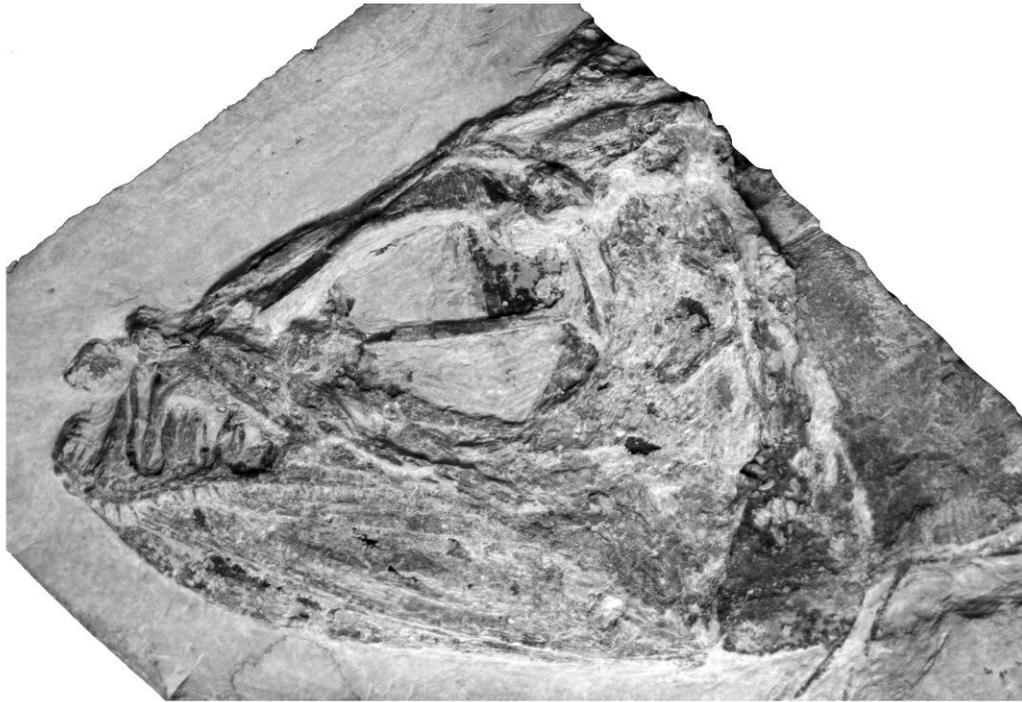
##### **Emendierte Diagnose**

*Enchodus* mit leistenförmigem Prämaxillare, dessen rostrales Ende nach dorsal verbreitert ist, jedoch ohne Processus ascendens. Palatinalzahn schwach caudad gebogen mit lateraler und medialer Carina. Kronenhöhe der Mandibularzähne caudal des größten Zahnes caudad abnehmend. Lateraler Dorsalrand des Dentale mit zusätzlicher Zahnreihe.

#### **4.16.1. Beschreibung**

##### **Schädeldach und Neurocranium**

Das Frontale nimmt etwa 80% des Schädeldaches ein. Die rostrale Hälfte des Frontale ist longitudinal-rechteckig, d.h., Lateral- und Medialrand verlaufen parallel zueinander und liegen rechtwinkelig zum Rostralrand. Dorsal der caudalen Hälfte der Orbita verbreitert sich das Frontale nach lateral. Zwischen der Mitte der Orbita und dem Sphenoticum ist der laterale Rand des Frontale konkav. Die dorsale Oberfläche des Frontale trägt medial einen longitudinalen Grat, der sich dorsal der caudalen Orbitahälfte gabelt. Der laterale Ast zieht bis zum Sphenoticum, der mediale bis an den Rostralrand des Parietale. Dorsal der caudalen Orbitahälfte ist das Frontale durch feine Striae skulpturiert, die vom Lateralrand ausgehend, gegen den Gabelpunkt des medialen Grates des Frontale konvergieren. Das Sphenoticum besitzt einen stumpfen lateralen Prozessus, der nach caudoventrolateral weist. Mediocaudal des Sphenoticum liegt das Pteroticum, welches von laterodorsal gesehen rechtwinkelig und etwa viermal so lang wie hoch ist. Die rostrale Hälfte der lateralen Oberfläche des Pteroticum ist konkav eingebuchtet und bildet hier den Boden der Fossa des Musculus levator hyomandibulae, die zwischen Sphenoticum und Pteroticum liegt. Dorsomedial des Pteroticum öffnet sich die Fossa posttemporalis. Die Länge dieser Fossa entspricht der Länge des Pteroticum. Der Dorsalrand dieser Fossa wird rostral durch das Frontale und caudal



**Abb. 4.104.** CPC-513: *Enchodus cf. venator* aus Vallecillo. Schädel. Maßstab: 10 mm.

durch das Parietale gebildet. Die Lage der Sutura zwischen beiden Knochen ist nicht erkennbar. Die caudale Partie des Neurocranium ist nicht erhalten. Parietale, Epioticum und Supraoccipitale sind daher unvollständig. Letztes liegt dorsal der caudalen Hälfte der Fossa posttemporalis. Der Dorsalrand des Supraoccipitale liegt, von lateral gesehen, auf einer Linie mit dem Frontale. Das Frontale ist rostral über ein schmales und langes Rostrodermethmoid mit dem Palatinum-Vomerblock verbunden. Die Länge des Rostrodermethmoid entspricht einem Viertel der Länge des Frontale. Das

Rostrodermethmoid wird rostral breiter. Die caudale Partie des Rostrodermethmoid und die mediale Partie des rostralen Frontaledrittels tragen dorsal ein stabförmiges Nasale, dessen Länge knapp der Hälfte des Frontale entspricht. Länge und Höhe des Nasale stehen im Verhältnis von 10 : 1. Ventrolateral des Frontale liegt unmittelbar rostral der Orbita das laterale Ethmoid. Dieser Knochen ist rechteckig und etwa anderthalb mal so hoch wie lang.

Von der Schädelbasis ist die orbitale Partie des Parasphenoid erkennbar. Dieser Knochen ist ein dünner Knochenstab mit einem rechteckigen, 1 mm hohen Querschnitt. Ventral des Sphenoticum ist der Rostralrand des Prooticum erkennbar, der vertikal auf dem Parasphenoid steht.

Hyopalatinumserie: Das Hyomandibulare ist etwa dreimal so hoch wie lang und nimmt 70% der Schädelhöhe ein. Das Hyomandibulare besitzt einen konvexen Caudalrand und ist gleichmäßig nach rostral gekrümmt. Der dorsale Caput articularis ist dreieckig. Der Dorsalrand des Caput articularis liegt parallel zum Dorsalrand des Pteroticum. Ventral des dorsalen Kopfes zieht am Rostralrand des vertikalen Schaftes eine dünne Knochenlamelle nach ventral. Das Hyomandibulare besitzt auf halber Höhe einen stabförmigen Processus, der vom senkrechten Schaft aus schräg nach rostroventral weist. In der lateralen Oberfläche des Hyomandibulare öffnet sich unmittelbar ventral des Caput articularis das Foramen hyomandibularis. Die ventrocaudale Partie des Hyomandibulare ist nicht erhalten. Vom Metapterygoid ist der rostradorsale Rand erkennbar. Dieser ist gerade und verläuft in einem Winkel von 60° bezogen auf das Parasphenoid durch den ventrocaudalen Quadranten der Orbita. Die dreieckige Platte des Quadratum ist so orientiert, dass der Condylus articularis des Kiefergelenkes vertikal nach ventral weist. Das Endopterygoid ist langgestreckt mit parallelem Medial- und Lateralrand. Die Länge dieses Knochens entspricht einem Drittel der Schädelhöhe. Der Dorsalrand ist gerade und schließt mit dem Dorsalrand des Metapterygoid einen Winkel von 100° ein. Ventral des Endopterygoid liegt das Ectopterygoid. Von diesem Knochen ist am vorliegenden Stück die rostrale Hälfte sichtbar. Das Ectopterygoid ist eine gerade Knochenleiste, die auf ihrem ventralen Rand eine Reihe großer Zähne trägt. Die Zahnkronenhöhe entspricht in etwa der Länge des lateralen Ethmoid. Der Abstand zwischen den Zähnen entspricht in etwa der Kronenhöhe. Die Kronen sitzen auf rundlichen Sockeln. Die Kronen selber sind spitzkonisch und apikal schwach caudad gekrümmt. In CPC-513 sind nur die rostralen beiden Ectopterygoidalzähne sichtbar. Vom dritten Zahn ist die Basis erkennbar. Die caudale Partie dieser Zahnreihe ist durch das Maxillare verdeckt. Rostromedial des Ectopterygoid liegt das Palatinum, welches rostral einen Palatinalzahn trägt. Die Höhe des Palatinum entspricht 42% seiner Länge. Die caudale Hälfte des Dorsalrandes ist konkav. Die ventrale Hälfte ist konvex und geht rostral gleichmäßig gewölbt in die Kronenbasis des kräftigen Palatinalzahns über. Im caudalen Drittel des Knochens öffnet sich eine Grube nach dorsolateral, die caudal von einem vertikalen, schwach caudal gekrümmten Wulst begrenzt wird. Unmittelbar caudal dieses Wulstes verläuft der Caudalrand des Knochens, der dorsal auf das dorsomedial liegende Parasphenoid trifft. Die caudoventrale Partie des Palatinum ist durch das Ectopterygoid verdeckt. Der sichtbare Bereich des Ventralrandes des Palatinum ist gerade und biegt rostral scharf nach ventral in die Kronenbasis der Palatinalzahns um. Der Palatinalzahn ist spitzkonisch und apikal schwach nach caudal gekrümmt. In CPC-513 ist der Apex der Zahnkrone abgebrochen und durch die laterale Kompaktion minimal nach rostral versetzt. Dadurch wird die ursprüngliche Krümmung der Zahnkrone verfälscht. Die Länge der Zahnkrone entspricht 75% der Länge des Palatinum. Der Querschnitt des Zahnes ist im basalen

Drittel der Krone gerundet rhombisch bis linsenförmig. Die Krone besitzt eine laterale und eine mediale Carina, die jeweils vom Apex bis zur Kronenbasis ziehen.

### **Oberkiefer**

Das Prämaxillare ist ein dünner, gerader Stab, dessen rostrales Ende schwach nach dorsal gekrümmt ist. Die Länge des Prämaxillare entspricht etwa einem Drittel der Schädellänge. Die Höhe des Prämaxillare entspricht 5% seiner Länge. Das rostrale Sechstel des Prämaxillare ist nach dorsal verbreitert und entspricht hier 12% der Länge des Knochens. Ventral trägt das Prämaxillare 20 spitzkonische Zähnchen, deren Kronenhöhe maximal einem Sechstel des Palatinalzahnes entsprechen. Nach caudal nimmt die Höhe der Prämaxillarzähne leicht ab.

Das Maxillare ist eine gerade Leiste, deren Länge knapp der Hälfte der Schädellänge entspricht. Die Höhe des Maxillare entspricht 6%-7% seiner Länge. In CPC-513 sind Prämaxillare und Maxillare disartikuliert, sodass ihre genaue Lage zueinander nicht festzustellen ist.

### **Unterkiefer**

Der Unterkiefer ist keilförmig mit einem geraden Dentalrand und einem konvexen Ventralrand. Der Processus coronoideus liegt sehr weit caudal, etwa in den caudalen 18% des Unterkiefers und dorsal auf gleicher Höhe mit dem Dentalrand. Die caudale Hälfte des Dentalrandes ist durch das Prämaxillare und Maxillare verdeckt. Die rostrale Hälfte trägt eine Reihe spitzkonischer Zähne, die auf verbreiterten Basen stehen. In CPC-513 sind vier dieser Zähne sichtbar. Der erste Zahn (Hauptzahn) ist der Längste. Seine Kronenhöhe entspricht in etwa derjenigen des Palatinalzahnes. Die caudal folgenden Zahnkronen nehmen caudad kontinuierlich an Höhe ab. Rostral des Hauptzahnes stehen drei nadelförmige Zähnchen, deren Kronenhöhe einem Drittel der Hauptzahnhöhe entsprechen. Der Dentalrand des Unterkiefers trägt lateral der Hauptzahnreihe eine zusätzliche Reihe winziger Zähnchen, deren Kronenhöhe maximal 1 mm erreicht. Von diesen Zähnchen sind in CPC-513 im mittleren Abschnitt des Dentalrandes elf Stück sichtbar. Die Symphysenregion des Unterkiefers trägt, von rostral gesehen, drei horizontale, im Querschnitt rundliche Wulste, die durch tiefe Furchen getrennt sind. Unmittelbar caudal der Symphysenregion ist der Ventralrand des Unterkiefers, von lateral gesehen, konkav eingeschnürt. Die laterale Oberfläche des Unterkiefers ist mit longitudinalen Striae skulpturiert, die gegen den Processus articularis des Angulare konvergieren. Der Processus articularis wird lateral von einer 4 mm langen, longitudinal verlaufenden Knochenleiste verstärkt.

### **Opercularserie**

Von der Opercularserie sind Präoperculum und Teile des Operculum erhalten. Allerdings sind von den beiden aufgespaltenen Knochen nur die Umrissform erkennbar, da die Gegenplatte dieser Elemente nicht für eine Re-Transferpräparation zur Verfügung stand. Das Präoperculum ist ein hoher, schmaler dreieckiger Knochen, dessen Höhe etwa der halben Schädelhöhe entspricht. Der Rostral- und der Caudalrand sind schwach konkav und divergieren nach ventral. Am Ventralrand, welcher konvex ist, besitzt das Präoperculum seine maximale Länge, die knapp der halben Höhe des Knochens entspricht.

Vom Operculum ist die rostrale Partie erhalten. Diese zeigt den geraden Rostralrand des Operculum, an dessen dorsalem Ende die Articulationsfacette für den Processus opercularis des Hyomandibulare sitzt. Ventral- und Dorsalrand des Operculum sind schwach konvex. Im Bereich des Rostralrandes ist das Operculum so hoch wie zwei Drittel der Schädelhöhe.

#### 4.16.2. Diskussion

Die taxonomische Einordnung von CPC-513 folgt der Diagnostik von Fielitz (2004). CPC-513 besitzt ein bezahntes Ectopterygoid, welches einen Teil des Gaumendaches bildet. Das unbezahnte Maxillare bildet einen Teil der Maulspalte. Diese Merkmale kennzeichnen das vorliegende Stück als Mitglied der Überfamilie Enchodontoidea Nelson, 1994. Die Existenz eines einzelnen Palatinalzahnes dessen Höhe die Länge des Palatium nicht übersteigt, charakterisiert CPC-513 als Mitglied der Familie Enchodontidae Woodward, 1901. Nach Fielitz (2004) bestehen die Enchodontidae aus vier Unterfamilien, von denen die Enchodontinae durch folgende Synapomorphien gekennzeichnet sind: a) Parasphenoid wird ventral der Orbita breiter, b) Angulare mit lateraler Leiste am Processus articularis, c) Präoperculum mit ventrad divergierendem Caudal- und Rostralrand, d) Ventrale Partie des Cleithrum rostrad breiter werdend. Ein im Bereich der Orbita breiter werdendes Parasphenoid ist in CPC-513 nicht festzustellen. Am vorliegenden Stück ist das Parasphenoid eine sehr dünne Leiste. Es ist davon auszugehen, dass dieses Merkmal der lateralen Kompaktion während der Fossil-Diagenese zum Opfer fiel. Die ventrale Knochenleiste am Processus articularis des Angulare ist dagegen in CPC-513 vorhanden. Der Enchodontide aus Vallecillo besitzt zudem ein Präoperculum mit ventrad divergierendem Caudal- und Rostralrand. Das vierte Merkmal ist nicht verifizierbar, da der Schultergürtel fehlt. Die genannten Merkmale stützen die Zuordnung diese mexikanischen Enchodontiden zu den Enchodontinae. Die monotypische Unterfamilie der Enchodontinae ist durch die Gattung *Enchodus* vertreten, die z. Z. zehn valide Arten enthält (Fielitz 2004, Fielitz & Gonzalez-Rodriguez 2010).

Der *Enchodus* aus Vallecillo zeigt folgende Merkmalskombination: Das Prämaxillare ist stabförmig und am rostralen Ende verbreitert, besitzt aber keinen Processus ascendens. Der Palatinalzahn ist schwach caudad gebogen und besitzt eine laterale und eine mediale Schneidekante. Die Kronenhöhe der Mandibularzähne caudal des Hauptzahnes nehmen caudad ab. Der laterale Dorsalrand des Dentale trägt eine zusätzliche Zahnreihe aus winzigen Zähnchen. Der phylogenetischen Analyse von Fielitz (2004) folgend ist diese Merkmalskombination diagnostisch für *Enchodus venator*. Diese Art wurde 1954 von Arambourg an Hand von Material aus dem Djebel Tselfat in Marokko beschrieben. Arambourgs (1954) Beschreibung stimmt in allen Punkten mit dem hier beschriebenen Material überein. Da allerdings am Material aus Vallecillo die postcranialen Elemente unbekannt sind, ist dieser *Enchodus* vorläufig als *E. cf. venator* zu bezeichnen. Fielitz (2004) stellt die zentraltethysche Art *E. venator* als Schwestertaxon der nordamerikanischen Art *E. shumardi* Leidy, 1856 dar, die sich nur durch die Form des Prämaxillare unterscheiden: Dem stabförmigen Prämaxillare in *E. venator* steht ein keilförmiges Prämaxillare in *E. shumardi* gegenüber. Das hier beschriebene Material von *E. venator* zeigt, dass sich beide Formen in einem weiteren Merkmal unterscheiden: In *E. shumardi* beträgt die Länge des Palatinum 75% des Palatinumzahnes

(Goody 1976:105). Dagegen besitzt *E. venator* ein Palatinum, das deutlich länger als der Palatinumzahn ist.

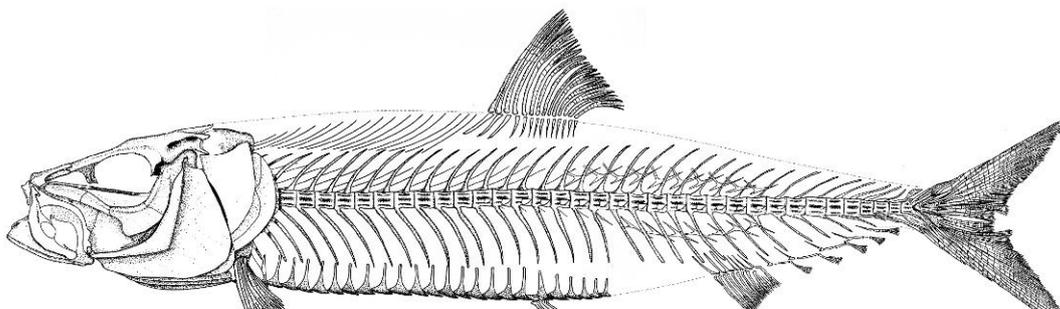
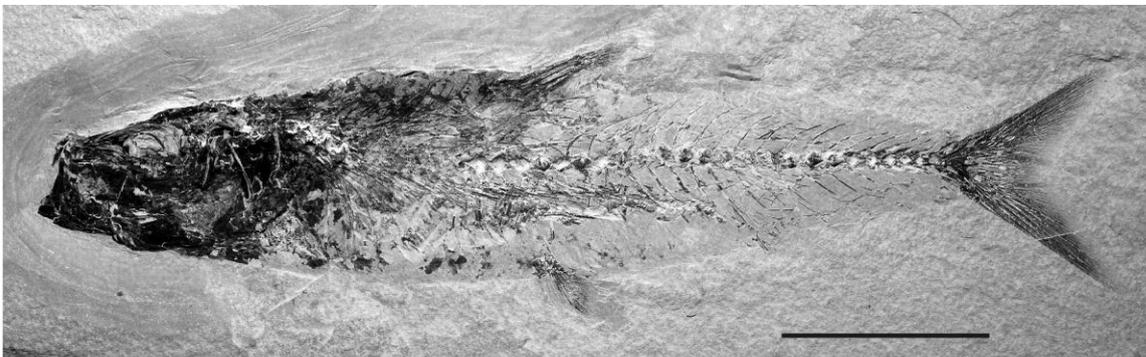
*E. venator* ist bis jetzt ausschließlich aus Fundstellen der zentralen Tethys in Marokko und Italien bekannt (Rindone 2008). Der Fund aus Vallecillo belegt hier zum ersten Mal eine Verbreitung dieser Art bis in den westlichen Protoatlantik. Cavin et al. (im Druck) erkennen ein ost-westlich orientiertes Vikarianzevent zwischen dem zentraltethyschen *E. venator* und dem nordamerikanischen *E. shumardi*. Allerdings ist ein synchrones Auftreten beider Formen nicht eindeutig belegt. Die biostratigraphische Reichweite von *E. venator* beschränkt sich auf den Bereich der Cenomanium-Turoniumgrenze, während *E. shumardi* vom Turonium bis in das Maastrichtium reicht (Cavin et al. im Druck). Das Auftreten von *E. venator* an der Cenomanium-Turoniumgrenze in Nordamerika stützt die Hypothese eines Ausbreitungsevents zur Zeit der maximalen Transgression im unteren Unterturonium von der zentralen in die westliche Tethys und den Protoatlantik. Der hier beschriebene, nordamerikanische *E. cf. venator* könnte dann die Ausgangsform für die Evolution des biostratigraphisch jüngeren *E. shumardi* gewesen sein, der sich im Laufe der Oberkreide aus dem Golf von Mexiko nach Norden in den Western Interior Seaway ausbreitete.

**4.17. *Scombroclupea occidentalis* Giersch et al., 2011**

Subcohorte Clupei Wiley & Johnson, 2010  
Ordnung Clupeiformes Goodrich, 1909  
Subordnung Clupeoidei Bleeker, 1859  
Superfamilie Clupeoidea (*sensu* Grande 1985)  
Familie incertae sedis  
Genus *Scombroclupea* Kner, 1863

*Scombroclupea occidentalis* Giersch et al., 2011

Dieser Fisch ist bei Giersch et al. 2011 im Anhang V beschrieben.



**Abb. 4.105.** CPC-433: *Scombroclupea occidentalis*. Typusexemplar aus La Mula und Rekonstruktion.  
Maßstab: 30 mm.

#### 4.18. Holocentridae gen. nov. sp. nov.

Sept. Acanthomorpha *sensu* Johnson & Patterson, 1993  
Überordnung Acanthopterygii *sensu* Johnson & Patterson, 1993  
Serie Euacanthopterygii *sensu* Johnson & Patterson, 1993  
Ordnung Beryciformes *sensu* Johnson & Patterson, 1993  
Überfamilie Holocentroidea Richardson, 1864  
Familie Holocentridae *sensu* Gayet, 1980  
gen. nov.

##### Diagnose

Kleiner, holocentriker Fisch mit Standardlänge von 35 mm. Maximale Körperhöhe entspricht der halben SL; Schädelänge ist ein Drittel der SL; Ventrocaudalrand des Operculum mit acht kräftigen Dornen besetzt, deren Länge nach ventral abnimmt; Präoperculum kommaförmig, vertikaler Arm doppelt so lang wie der horizontale; beide schließen einen Winkel von 130° ein; Caudalrand des Präoperculum mit 27 kurzen Dornen bestückt, von denen die vier caudoventral stehenden geringfügig kräftiger sind; Wirbelsäule mit 27 Wirbeln, 11 davon abdominal; Hämal- und Neuralfortsatz des vierten präuralen Wirbels distal verbreitert; Ventralis thorakal; Dorsalis mit sieben Stachel- und 11 Weichstrahlen, Analis mit 4 Stachel- und acht Weichstrahlen.

sp. nov.

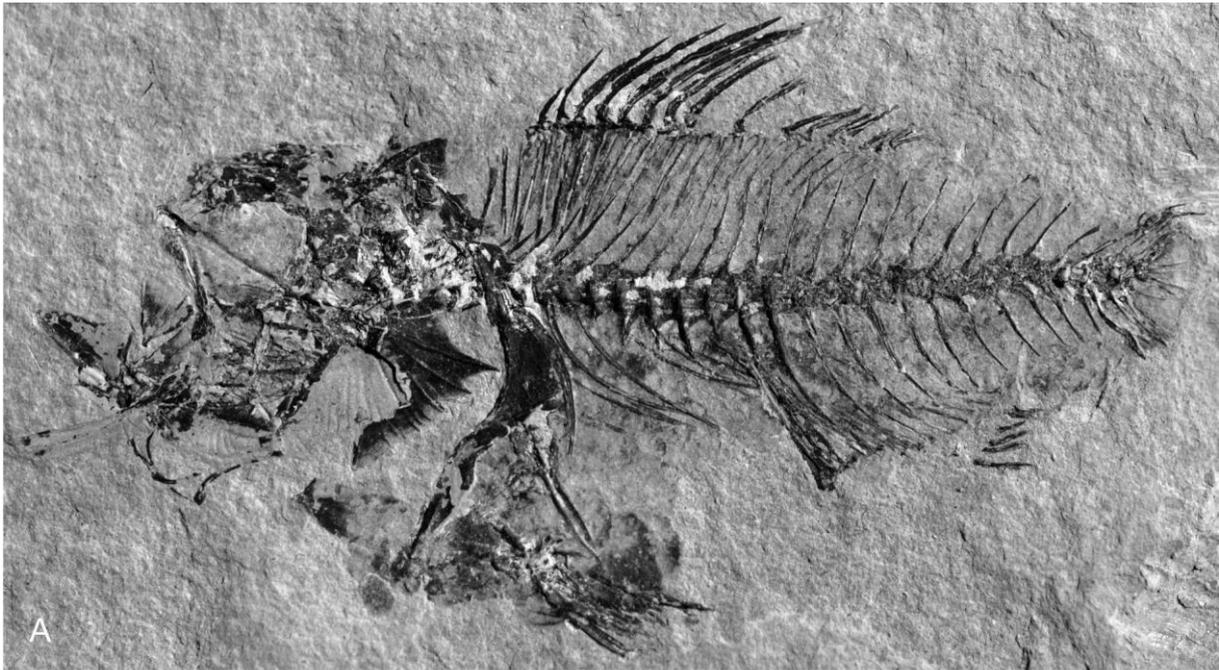
##### Diagnose wie für Genus

Material  
CPC-490, A und B  
Fundstelle: La Mula  
Alter: Mittel- bis Obercenomanium

#### 4.18.1. Beschreibung:

##### Erhaltung

Das Skelett ist fast vollständig und weitgehend artikuliert erhalten. Teile davon sind allerdings auf Platte und Gegenplatte verteilt, wobei einige Partien vollständig auf A- oder B-Platte mit einem entsprechenden Abdruck auf der Gegenplatte erhalten sind, wie das Supraoccipitale, die Opercularserie, der abdominale Teil der Wirbelsäule und die Dorsalis. Andere Elemente des Skelettes sind innerhalb der Knochen zerbrochen und auf Platte und Gegenplatte verteilt wie das Schädeldach, welches schräg eingebettet ist, die Ethmoidalregion und die Kiefer, sowie der caudale Teil der Wirbelsäule mit der Schwanzflossenbasis. Teile des Suspensoriums und des Unterkiefers, sowie der Opercularserie sind disartikuliert oder fehlen. Die Strahlen von Brust- und Schwanzflosse fehlen ebenfalls.



**Abb. 4.106.** CPC-490: Holocentridae gen. nov, sp. nov. von La Mula. A: Hauptplatte, B: Gegenplatte. Maßstab: 5 mm.

### Proportionen

CPC-490 ist ein kleiner Teleosteer mit einem Rumpfstreckungsverhältnis von 2:1 bei einer Standardlänge von 35 mm und einer maximalen Körperhöhe etwa 16 mm. Die Schädellänge beträgt ein Drittel der SL. Die Ventralis steht thorakal.

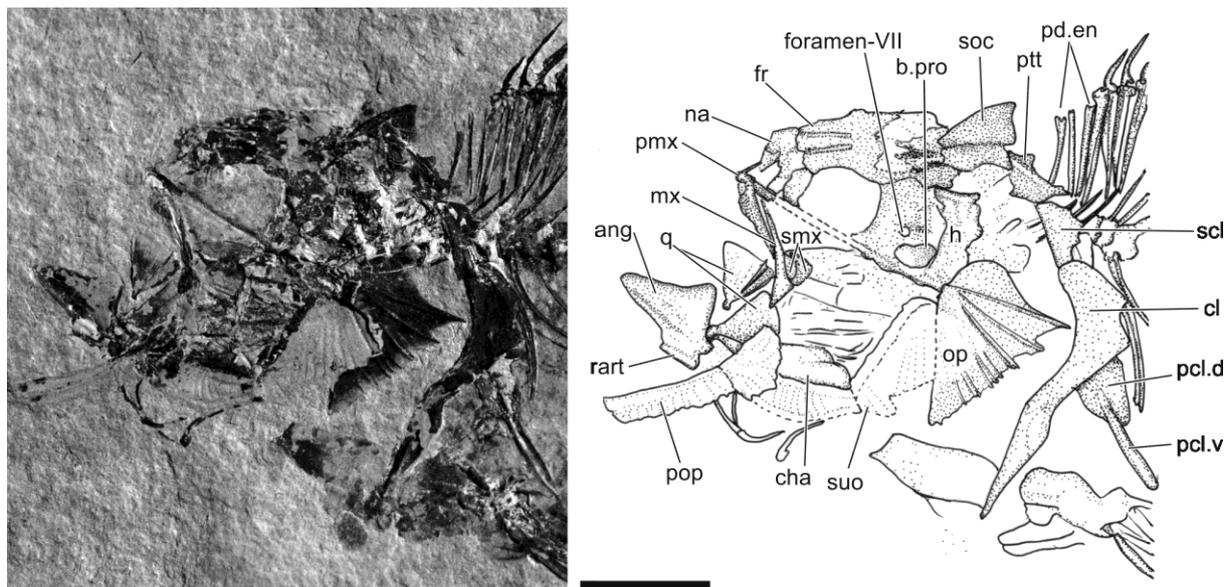


Abb. 4.107. CPC-490A: Holocentridae gen. nov, sp. nov. Schädel. Maßstab: 5 mm.

## Osteologie

### Schädeldach

Die caudale Hälfte der Frontalia und weite Teile der Oticalregion sind stark zerbrochen und auf Platte und Gegenplatte verteilt, sodass nur wenige Details sichtbar sind.

Das Frontale ist der größte Knochen des Schädeldachs. Seine Länge ist etwa halb so lang wie der gesamte Schädel. Von lateral gesehen ist das Frontale konvex gewölbt, reicht nach caudal bis an den Rostralrand des Supraoccipitale und überdeckt von dorsolateral her die rostralen Partien von Parietale und Pteroticum. Von dorsal gesehen entspricht die rostrale Breite des Frontale knapp der Hälfte seiner caudalen Breite. Die maximale Breite des Frontale entspricht knapp seiner halben Länge. Der Rostralrand des Frontale verläuft etwa im rechten Winkel zur rotralen Partie des Lateralrandes. Die lateralen Ränder der Frontalia konvergieren nach rostral. Die rostrale Hälfte des Schädeldaches trägt zwei flache, longitudinale Wulste, die nach rostral konvergieren und etwa ein Drittel der Breite der Frontalia einnehmen. Diese Wulste biegen auf Höhe der caudalen Orbitahälfte nach lateral gegen die Sphenoticalregion um. Jeder der beiden Wulste besitzt im rostralen Drittel der Lateralwand eine longitudinale Grube, die von einem dorsolateralen Grat überdacht wird. Der mediane Bereich des Schädeldaches zwischen beiden Wulsten ist in transversaler Richtung konkav.

Das caudale Viertel des Schädeldaches wird vom Supraoccipitale eingenommen. Dieser Knochen besitzt einen kräftigen, dreieckigen Kamm, der von lateral gesehen, deutlich über das dorsale Profil des Schädeldaches nach dorsal herausragt. Die rostrale Kante dieses Kammes ist wulstartig verstärkt und schwach konvex gebogen. Nach ventrorostral wird der Wulst breiter. Der Supraoccipitalkamm ragt nach caudal über die Hinterkante des Schädels heraus.

Die ventrorostral des Supraoccipitale liegende Oticalregion ist stark zerbrochen, sodass Umriss und Skulptur von Parietale, Pteroticum und Exoccipitale nicht sicher identifizierbar sind. Das Parietale liegt vollständig lateral des Supraoccipitale und endet nach dorsal in einem flachen Wulst. Die Fossa posttemporalis liegt mediocaudal der caudalen Hälfte des Pteroticum. Ihre Länge entspricht maximal

der halben Supraoccipitalkamm-Länge. Die ventrale Partie des Pteroticum ist im Bereich der Hyomandibulargrube vollständig zerbrochen.

Das rostrale Sechstel des Schädeldaches wird von der Ethmoidalregion eingenommen. Das Nasale ist ein gerader Zylinder, der etwa dreimal so lang wie breit ist. Es artikuliert caudodorsal mit dem geraden Rostralrand des Frontale. Medial des Nasale liegt ein gerundet-quadratisches laterales Ethmoid, dessen Länge der Hälfte des longitudinalen Orbitadurchmessers entspricht.

### **Schädelbasis**

Von der Schädelbasis ist das Parasphenoid erhalten. Dieser dünne Knochenstab ist gerade und besitzt im Bereich der Orbita einen flach-elliptischen Querschnitt. Der laterodorsal weisende Processus dorsalis des Parasphenoid liegt ventral des Prooticum. Dieser Processus ist dreieckig und flach mit breiter Basis. Seine Höhe und seine basale Länge entsprechen der Breite des Parasphenoid im Bereich der Orbita. Rostral des Processus dorsalis des Parasphenoid ist auf Höhe des caudalen Orbitarandes ein Basiphenoid vorhanden. Die Höhe des Rostralrandes dieses nach dorsal spitz zulaufenden Knochens entspricht dem halben Orbita-Durchmesser. Caudal des Basisphenoid liegt in einer halbkreisförmigen, nach caudodorsal geöffneten Grube, das Foramen für hyomandibularen Ast des Nervus facialis. Dorsal des caudalen Endes des Parasphenoid befindet sich in der lateralen Wand der Oticalregion das flach-ovale Fenster der Bulla otica, welches wohl lateral mit einer Knochenmembran verschlossen war. Teile dieser Membran sind in der caudalen Hälfte des Fensters erhalten. Basi- und Exoccipitale, sowie das Intercalare sind durch das dorsale Ende des Hyomandibulare verdeckt.

### **Suspensorium**

Das dorsale Ende des Hyomandibulare wird vom breiten Gelenkkopf für die Artikulation mit dem Pteroticum gebildet. Die Gelenkfläche ist longitudinal schwach konvex und etwas länger als der halbe Orbitadurchmesser. Die ventralen Partien des Hyomandibulare sind schlecht erhalten und durch das Operculum verdeckt. Die Pterygoidea sind nicht erkennbar. Das Quadratum ist von lateral gesehen ein gleichseitiges Dreieck mit einer Kantenlänge, die etwa der Länge von zwei Wirbeln entspricht. Die ventrorostrale Ecke trägt einen zierlichen Caput articularis, der leicht nach ventral geneigt ist. Der Processus ventralis endet caudal auf Höhe des Caudalrandes des Quadratum. Der dorsal des Processus liegende Sulcus, in dem das keilförmige Symplecticum artikuliert, nimmt ein Viertel der Fläche des Quadratum ein.

Von der ventralen Hyomandibularserie ist lediglich das Urohyle erhalten. Dieser Knochen ist eine rechteckige Platte mit einer Länge von vier Wirbeln und einem Längen-Höhenverhältnis von 3:2. Der Ventralrand und der Dorsalrand konvergieren nach rostral im Winkel von 5°. Die rostroventrale Ecke trägt einen kurzen, stumpfen, nach rostral weisenden Processus. Die Branchiostegalia sind disartikuliert. Ihre genaue Anzahl ist nicht rekonstruierbar.

### **Infraorbitalserie**

Von der Infaorbitalserie sind nur wenige Teile der Knochen-Umrisse erhalten. Der größte Knochen ist das zweite Infraorbitale. Es ist etwa so lang wie der halbe Orbita-Durchmesser und

doppelt so lang wie hoch. Das zweite Infraorbitale bildet die caudoventrale Partie des Orbitarandes. Der Dorsalrand des Knochens wird von einer membranartigen Knochenlamelle gebildet („Suborbital shelf“ *sensu* Patterson 1964). Eine vergleichbare Knochenlamelle bildet auch den Dorsalrand des ersten Infraorbitale, dessen genauer Umriss allerdings nicht erhalten ist. Dorsal des zweiten Infraorbitale sind Reste des dritten und vierten Infraorbitale erhalten. Diese Knochen waren nur etwa halb so groß wie das zweite Infraorbitale und besaßen keinen lamellären Suborbitalrand.

## **Kiefer**

### **Oberkiefer**

Der Oberkiefer besteht aus Prämaxillare und Maxillare, sowie dem anterioren und posterioren Supramaxillare. Diese Knochen sind an CPC-490 z. T. in sich gebrochen und auf Platte und Gegenplatte verteilt, sodass nur wenige Details erkennbar sind. Das Prämaxillare ist eine schmale Leiste, welche die rostralen 60 % der Oberkieferlänge einnimmt. Die Ventralseite des Prämaxillare wird nach rostral breiter und ist mit winzigen Zähnen besetzt. Das Prämaxillare besitzt einen gleichmäßig gerundeten Rostralrand. Der Processus dorsalis steht im rechten Winkel zum Ventralrand des Prämaxillare. Die Höhe des Processus dorsalis entspricht etwa einem Drittel der Länge des Prämaxillare. Der Processus articularis steht direkt caudal des Processus dorsalis und ist etwas kürzer als letzterer.

Das Maxillare ist knapp so lang wie vier Wirbel und besitzt einen schwach konkaven Ventralrand. Die Höhe des Maxillare nimmt innerhalb der caudalen Hälfte nach caudal zu. Seine maximale Höhe entspricht einem Viertel der Länge des Knochens. Der Caudalrand des Maxillare ist gerade. Dorsal der verbreiterten caudalen Hälfte des Maxillare sitzt das ovale posteriore Supramaxillare, welches etwa so hoch wie die maximale Höhe des Maxillare ist. Die rostrale Spitze ist zu einem Processus verlängert, der das stabförmige anteriore Supramaxillare auf dessen Dorsalseite umgreift. Das anteriore Supramaxillare ist halb so lang wie das posteriore und etwa dreimal so lang wie hoch.

### **Unterkiefer**

Vom Unterkiefer sind nur das Angulare und das Retroarticulare erhalten. Das Angulare bildet ein rechtwinkeliges Dreieck, dessen Hypotenuse die caudale Hälfte des Ventralrandes des Unterkiefers einnimmt. Höhe und Länge des Angulare stehen im Verhältnis 2:3. Der Processus coronoideus ist breit und flach und nimmt das caudale Drittel des Dorsalrandes ein. Die caudale Spitze des Angulare ist zum Processus articularis für das Quadratum verlängert. Dieser Processus nimmt ein Siebtel der Länge des Angulare ein und endet caudal in einem gleichmäßig gerundeten Kopf. Ventrorostral des Processus articularis artikuliert an der caudoventralen Ecke des Unterkiefers das kleine, unregelmäßig-dreieckige Retroarticulare. Ein Dentale ist nicht erhalten.

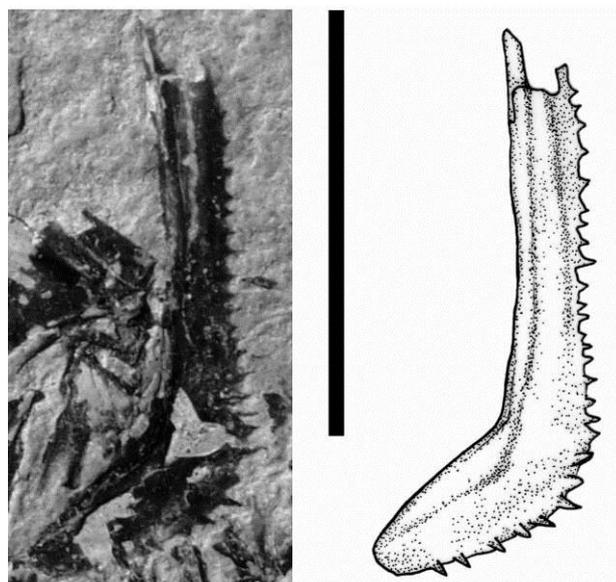
### **Opercularserie**

Das Operculum ist der größte Knochen der Serie und sieht einem rechtwinkligen Dreieck ähnlich. Die Höhe des Operculum entspricht knapp der halben Körperhöhe des Tieres. Der Cranialrand des Knochens bildet die Hypotenuse des Dreiecks und steht senkrecht zur Wirbelsäule.

Dieser Rand ist durch einen Grat verstärkt, der ventral in einen Dorn ausläuft. Der Hyomandibularfortsatz liegt auf Höhe des dorsalen Viertels des Cranialrandes. Das dorsal liegende Viertel des Cranialrandes biegt nach dorsocaudal um und geht in einer gleichmäßigen Rundung in den Caudodorsalrand über. Dieser Rand ist deutlich und gleichmäßig konkav und läuft nach caudal in einen nach caudal weisenden Dorn aus. Von diesem Dorn aus verläuft ein gerader, longitudinaler Grat über die laterale Oberfläche des Operculum bis zur Ansatzstelle des Hyomandibularfortsatzes. Dieser Grat steht im rechten Winkel zum Cranialrand. Von der Ansatzstelle des Hyomandibularfortsatzes ziehen ventral des longitudinalen Hauptgrates sieben weitere Grate radial divergierend nach ventrocaudal über die laterale Oberfläche des Operculum und enden jeweils in einem kräftigen Dorn. Zwischen diesen Dornen, deren Abstände unregelmäßig sind, ist der Ventrocaudalrand des Operculum tief konkav eingebuchtet. Die insgesamt acht Dornen verleihen dem Ventrocaudalrand des Operculum ein unregelmäßiges, grob gezahntes Aussehen. Dabei nimmt die Stärke der Dornen nach ventral ab. Auf der lateralen Oberfläche des Operculum sind unmittelbar caudal des Hyomandibularfortsatzes zwei Schuppen vorhanden.

Vom Suboperculum ist nur der Abdruck erhalten. Das Suboperculum ist eine unregelmäßig-ovale Platte, die etwa doppelt so lang wie hoch ist. Die laterale Oberfläche ist von neun oder zehn feinen, geraden Graten überzogen, die nach dorsal schwach konvergieren. Reste des Ventralrandes des Suboperculum an CPC-490 B deuten an, dass diese Grate, wie am Operculum, in Dorne mündeten, die den Ventralrand bewehrten. Das Interoperculum ist gleichfalls nur als Abdruck erhalten. Dieser Knochen war unregelmäßig gerundet-rechteckig und etwa dreimal so lang wie hoch und dabei etwas länger als das Suboperculum. Der Ventralrand ist in seiner caudalen Hälfte konkav, in seiner rostralen konvex. Die laterale Oberfläche ist mit leicht nach caudoventral geschwungenen Graten besetzt, die gegen den Dorsalrand konvergieren und am Ventralrand in kleine Dornen auslaufen. Das caudale Drittel des Interoperculum ist schwach nach caudoventral vergrößert. In dieser Partie sitzen die kräftigsten Dornen des Interoperculum.

Das Präoperculum ist disartikuliert und ist, um etwa 180° gedreht, auf der Gegenplatte CPC-490 B erhalten. Das Präoperculum ist schmal und kommaförmig und etwa so hoch wie das Operculum. Der vertikale Arm des Präoperculum ist doppelt so lang wie der horizontale. Beide Arme treffen im Winkel von 133° aufeinander. Der Caudalrand des Knochens ist schwach konkav. Caudal- und Ventralrand tragen insgesamt 27 kurze Dornen. In der caudoventralen Ecke des Präoperculum stehen die vier kräftigsten Dornen. Diese gehen auf der lateralen Präoperculum-Oberfläche in nach rostradorsal konvergierende Grate über.



**Abb. 4.108.** CPC-490B: Holocentridae gen. nov, sp. nov. Präoperculum. Maßstab: 5 mm.

## Schultergürtel

Das Cleithrum ist der größte Knochen des Schultergürtels. Es ist flach sigmoidal geschwungen. Die ventrale, nach rostral konvexe Partie ist länger als die dorsale, nach rostral konkave Partie, die nach caudal zu einer sichelförmigen Platte vergrößert ist. Die Breite dieser Platte entspricht zwei Wirbellängen. Die Gesamthöhe des Cleithrum erreicht knapp ein Drittel der SL. Der gesamte Rostralrand ist wulstig verstärkt. Am Ventralrand der dorsalen Platte des Cleithrum artikuliert ein ovales dorsales Postcleithrum, dessen maximaler Durchmesser etwa anderthalb Wirbelkörpern entspricht. An der caudoventralen Partie des dorsalen Postcleithrum artikuliert das nach caudoventral weisende, stabförmige ventrale Postcleithrum. Die Länge dieses Knochens entspricht fünf Wirbelkörpern. Das ventrale Postcleithrum ist etwa so breit wie ein halber Wirbelkörper und läuft nach ventral spitz zu. Die laterale Oberfläche dieses Knochenstabes ist konkav.

Dorsal des Cleithrum liegt das dreieckige Supracleithrum, dessen ventrale Spitze lateral der rostradorsalen Ecke des Cleithrum liegt. Das Supracleithrum ist so hoch wie zwei Wirbeldurchmesser und besitzt einen geraden Rostralrand. Der Dorsalrand ist konvex und biegt an der caudalen Spitze des Dreiecks nach ventrorostral um. In der Mitte der dorsalen Hälfte der lateralen Oberfläche befindet sich eine flache Grube, in deren Grund das nach caudal geöffnete Foramen für den Durchtritt des Seitenlinienorgans liegt.

Dorsomedial des Supracleithrum befindet sich das Posttemporale. Dieser unregelmäßig-rechteckige Knochen besitzt einen, stabilen, nach rostradorsal weisenden Processus, der rostral mit dem Epioccipitale artikuliert. Dieser Processus nimmt die Hälfte der Gesamtlänge des Knochens ein und ist etwa so lang wie anderthalb Wirbelkörper. Der Dorsalrand des Posttemporale ist in seiner rostralen Hälfte konkav, in seiner caudalen Hälfte gezähnt. Scapula, Coracoid und Pectoralis sind nicht erhalten.

## Wirbelsäule

Die Wirbelsäule besteht aus 27 Wirbeln. Davon sind 16 caudal. Die caudalen Wirbel gliedern sich in 14 präurale und zwei urale Wirbel. Die Wirbelkörper sind etwa so lang wie hoch und besitzen lateral eine flache Grube. Die Rippen der caudalen fünf Abdominalwirbel artikulieren an den distalen Enden der Parapophysen, deren Länge vom siebten bis zum elften Wirbel zunimmt und maximal einen Wirbeldurchmesser erreicht. Die Rippen sind kurz und reichen nach ventral etwa bis auf die halbe Höhe der Bauchhöhle. Es sind Epineuralia vorhanden, die zwischen dem vierten und dreizehnten Wirbel in einem Horizontalseptum verlaufen. An den ersten drei Wirbeln ist die entsprechende Partie durch das Supracleithrum verdeckt. Die Ansatzstellen der cranialen Epineuralia liegen bis zum neunten Wirbel auf der Ventralseite der Wirbelsäule. Die Neural- und Hämalfortsätze stehen im caudalen Teil der Wirbelsäule in einem Winkel von etwa 70° zur Hauptachse der Wirbelsäule und enden jeweils in einer Spitze. Am vierten präuralen Wirbel verbreitern sich Neural- und Hämalfortsatz allerdings nach distal etwa auf das Doppelte ihres Durchmessers und enden stumpf. In CPC-490 sind cranial der ersten Pterygophore der Dorsalflosse drei stabförmige Supraneuralia vorhanden, die in etwa senkrecht zur Wirbelsäule stehen. Das Arrangement der Supraneuralia und dorsalen Pterygophoren im Bezug auf die Neuralfortsätze ist durch folgende Prädorsalformel charakterisiert: /0+0+0/1/1/1. (vergl. Ahlstrom et al. 1976).

### **Becken und Ventralflosse**

Das Basipterygium liegt ventral des Cleithrum und ist dreieckig. Die Strahlen der Ventralis artikulieren an der caudalen Ecke dieses Dreieckes. Medial der Ventralis sitzt ein nach caudal weisender Processus, der so lang wie ein Wirbel ist und in einer Spitze terminiert. Der dorsocaudale Rand des Basipterygium ist durch einen lateralen Wulst verstärkt.

Die Ventralis besteht aus einem Stachelstrahl und sieben Weichstrahlen. Der längste Strahl der Flosse ist der erste Weichstrahl, der den Stachelstrahl um etwa ein Drittel seiner Länge überragt.

### **Dorsal- und Analflosse**

Die Dorsalflosse besteht aus sieben Stachelstrahlen und 11 Weichstrahlen, deren distale Enden segmentiert sind. Die Weichstrahlen sind am vorliegenden Stück nicht vollständig erhalten. Ihre Zahl lässt sich aber aus der Anzahl der Pterygophoren rekonstruieren. Der erste Strahl der Dorsalis artikuliert dorsal des dritten Wirbels. Die Stachelstrahlen nehmen von cranial nach caudal an Länge zu und erreichen maximal die Länge von sieben Wirbeln. Die Stachelstrahlen sind an ihrem proximalen Ende nach ventral gebogen und lateral verbreitert. Das proximale Ende der Stachelstrahlen trägt eine Perforation, durch welche das distale Ende des mittleren Radiale von ventrocranial nach dorsocaudal hindurchgreift. Dadurch sind die Stachelstrahlen kettengliederartig mit den Pterygophoren verbunden. Die erste Pterygophore der Dorsalis ist die längste und endet ventral zwischen den distalen Enden des ersten und zweiten Neuralfortsatzes. Von der Analis ist, neben fünf Weichstrahlen, der komplette Satz von Pterygophoren erhalten. Die ersten drei sind besonders kräftig. Das legt nahe, dass hier drei oder vier Stachelstrahlen artikulierten. Insgesamt bestand die Analis aus zwölf Strahlen. Der erste Strahl artikuliert ventral des 14. Wirbels.

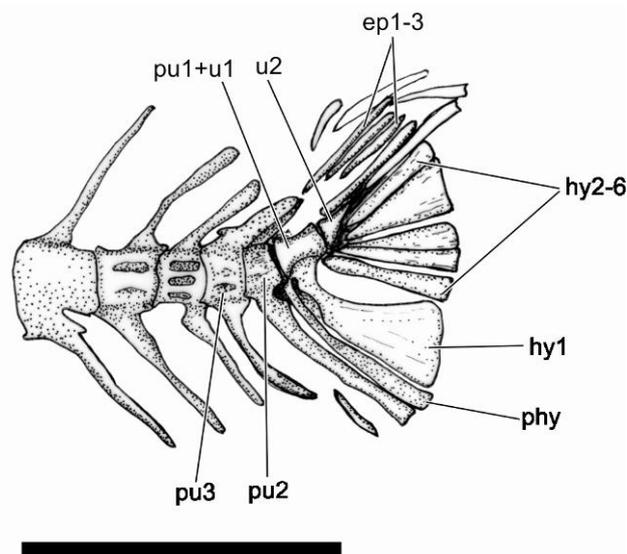
### **Caudalskelett**

Die Schwanzflosse wird von zwei präuralen und zwei uralen Wirbelcentra gestützt. Der erste Präuralwirbel ist mit dem ersten Uralwirbel verwachsen. Zwischen dem ersten und zweiten Uralwirbel knickt die Wirbelsäule um 35° nach dorsal und endet mit dem zweiten Uralwirbel, der nach caudal in einer Spitze terminiert. Der Hämalfortsatz des zweiten präuralen Wirbels ist etwa doppelt so breit wie der entsprechende Fortsatz des dritten. Das Parhypurale entspricht in seinen Dimensionen dem Hämalfortsatz des zweiten Präuralwirbels und ist zusammen mit dem ersten und zweiten Hypurale mit dem Verbund aus dem ersten präuralen und dem ersten uralen Wirbel verwachsen. Das erste Hypurale ist dreieckig und an seinem Distalrand viermal so breit wie das Parhypurale. Das zweite Hypurale bildet eine rechteckige Leiste, deren Breite ein Drittel der Distalrandlänge des ersten Hypurales erreicht. Die dorsale Hypuraleserie besteht aus dem dritten bis sechsten Hypurale. Das vierte und fünfte Hypurale sind distal etwa dreimal so breit wie das dritte und das sechste Hypurale, erreichen aber jeweils die Breite des ersten Hypurales nicht ganz. Das vierte Hypurale besitzt auf seiner lateralen Oberfläche einen longitudinal verlaufenden Steg. Dieser Steg teilt das dritte Hypurale in eine dorsale und eine ventrale Hälfte. Dorsal der uralen Wirbel liegen zwei Uroneuralia. Das erste Uroneurale ist an seinem cranialen Ende zu einem Stegurale verbreitert und greift lateral über die dorsale Hälfte des jeweils ersten präuralen und uralen Wirbels. Cranial erreicht es den zweiten

präuralen Wirbel. Das zweite Uroneurale ist spindelförmig und endet cranial dorsal des zweiten uralen Wirbels.

Der Neuralfortsatz des zweiten präuralen Wirbels ist reduziert und erreicht eine dorsoventrale Länge von einem Drittel der Länge des cranial benachbarten Neuralfortsatzes. Der Neuralfortsatz des zweiten präuralen Wirbels ist verbreitert und erreicht eine maximale Breite, welche der distalen Verbreiterung des vierten präuralen Neuralfortsatzes entspricht. Dorsal des zweiten präuralen Neuralfortsatzes liegen drei Epuralia. Das cranial liegende ist so lang wie zwei Wirbelkörper, die beiden caudal folgenden sind etwas kürzer.

Die Caudalflosse ist wohl schon vor der Einbettung des Stückes zerfallen. An CPC-490 sind lediglich im Bereich der distalen Enden des zweiten präuralen Hämalfortsatzes und des dritten präuralen Neuralfortsatzes zwei, bzw. drei basale Fulcra erhalten geblieben, welche die cranialen Ansatzstellen der Caudalflossenlobi andeuten.



**Abb. 4.109.** CPC-490A: Holocentridae gen. nov, sp. nov. Caudalskelett. Maßstab: 2 mm.

### Schuppen

Die Schuppen sind ctenoid. Die erkennbaren Schuppen und ihr Abstand zu einander lassen den Schluss zu, dass CPC-490 sehr wahrscheinlich von 12 bis 15 Schuppenreihen bedeckt war.

### 4.18.2. Diskussion

Die taxonomische Einordnung des hier beschriebenen Materials folgt der Analyse und Definition acanthomorpher Fische von Johnson & Patterson (1993). Das vorliegende Stück ist ein acanthomorpher Teleosteer. CPC-490 besitzt Stachelstrahlen in der Dorsalis. Die entsprechenden Strahlen der Analis sind nicht erhalten, doch zeigen die kräftigen Pterygophoren mit ihren perforierten distalen Enden die ursprüngliche Anwesenheit von Stacheln in der Analis an. Der rostradorsale Arm des Posttemporale ist stabil am Epioccipitale verankert, was auf eine unbewegliche Verbindung zwischen den beiden Elementen hinweist. Weitere Merkmale, wie die durchgehende Verknöcherung des medialen Processus am Basipterygium, oder die spezialisierten Artikulationsfacetten des ersten

Wirbels zum Exoccipitale sind am vorliegenden Material nicht sichtbar. Der lange caudale Processus am Basipterygium und die ventral der Wirbel liegenden Ansatzstellen der Epineuralia zeigen, dass CPC-490 zu den Euacanthomorpha zu stellen ist. Innerhalb der Euacanthomorpha bestehen die Euacanthopterygii aus den Beryciformes und Percomorpha. Von den fünf diagnostischen Synapomorphien der Euacanthopterygii zeigt das vorliegende Stück folgende vier: Ventralis mit einem cranialen Stachelstrahl, der wie auch die Stacheln der Dorsalis kettenartig mit den dazugehörigen Pterygophoren verbunden ist. Die Supraneuralia sind bis in ihre dorsalen Enden verknöchert und die cranialen Epineuralia liegen ventral der Rippen.

Die Percomorpha werden durch folgende Apomorphien von den Beryciformes getrennt: Im Caudalskelett ist das zweite urale Wirbelzentrum zurückgebildet; die Hypuralserie ist auf fünf oder weniger reduziert; die Ventralis besitzt weniger als fünf Weichstrahlen; die Schuppen sind modifiziert ctenoid (Johnson & Patterson 1993). Dagegen besitzt der hier beschriebene Euacanthopterygier zwei urale Centra und sechs Hypuralia im Caudalskelett. Die Ventralis besteht aus einem Stachelstrahl und sieben Weichstrahlen und die ctenoide Beschuppung ist mit einer einzigen Reihe gleichgroßer Zähne ursprünglich aufgebaut. Diese Unterschiede zu den Percomorpha zeigen, dass der vorliegende Euacanthopterygier ein Vertreter der Beryciformes ist.

Gemeinsam mit anderen Acanthomorpha treten auch die Beryciformes in der unteren Oberkreide (Albium-Cenomanium) in Erscheinung. Die Beryciformes der Oberkreide werden in die Holocentroidei und die Trachichthyoidei unterteilt (Patterson 1993, Forey et al. 2003). Den Diagnosen von Patterson (1964) und Gayet (1980) folgend, zeigt der hier beschriebene Fisch folgende Merkmale der Holocentroidei:

Körper ist mäßig hoch, d.h., die maximale Körperhöhe entspricht der halben SL; Dorsalflosse mit sieben Stachelstrahlen; caudal folgende Strahlen sind in harte und weiche Partien unterteilt; Ventralis thorakal und aus einem Stachelstrahl und sieben Weichstrahlen zusammengesetzt; Schädeldach mit breiten, flachen longitudinalen Graten, kleiner Fossa subtemporalis und kräftigem Supraoccipitalkamm; Frontalia reichen nach caudal über Parietale und Pteroticum hinaus; Bulla otica mit ovalem Fenster, welches teilweise mit einer Knochenmembran verschlossen ist; Suborbitalknochen flach, mindestens zwei davon mit Subocular-Rand; Maxillare nach caudal tiefer werdend mit zwei Supramaxillaria; Operculum mit einigen Schuppen auf seiner rostralen Oberfläche, Wirbelsäule aus 27 Wirbeln, 11 davon abdominal; caudale Rippen artikulieren an Processus transversus; distal verbreiteter Neural- und Hämalfortsatz des vierten präuralen Wirbels (siehe auch Stewart 1984).

Oberkretazische Holocentridae sind vor allem aus dem Libanon bekannt. Der hier beschriebene Holocentride aus La Mula zeigt große Ähnlichkeit mit der Gattung *Ctenocephalichthys* aus dem Santonium des Libanon. Beide Formen stimmen in allen postcranialen Merkmalen überein. Auch die Prädorsalformel (/0+0+0/1/1/1) ist identisch (Patterson 1993). Die Unterschiede in der Opercularserie widersprechen aber einer Zuordnung des vorliegenden Materials zu *Ctenocephalichthys*. Während der Caudalrand von Operculum und Präoperculum am hier beschriebenen Material wenige deutliche, aber nur nahezu gleichgroße Dornen trägt, besitzen die entsprechenden Knochen von *Ctenocephalichthys* serrate Caudalränder, die durch jeweils einen prominenten Dorn unterbrochen werden (Gaudant 1969, Abb. 7 und 8). Die hier vorliegende Morphologie der Dornen der Opercularserie zeigt dagegen

Ähnlichkeiten mit dem untercenomanen Acanthomorphen *Xenyllion* aus Nordamerika, der allerdings zu Paracanthopterygii gehört (Wilson & Murray 1996, Stewart & Hakel 2006).

Die innerhalb der kretazischen Holocentridae unbekannt Morphologie der Opercularserie des mexikanischen Materials verlangt daher die Aufstellung einer neuen Gattung, die durch folgende Diagnose charakterisiert ist:

Kleiner, holocentrider Fisch mit Standardlänge von 35 mm; maximale Körperhöhe entspricht der halben SL; Schädelänge ein Drittel der SL;. Ventrocaudalrand des Operculum mit acht kräftigen Dornen besetzt; Länge der Dornen nach ventral abnehmend; Präoperculum kommaförmig: vertikaler Arm doppelt so lang wie horizontaler; beide Arme schließen Winkel von 130° ein; Caudalrand des Präoperculum mit 27 kurzen Dornen, wobei die caudoventral stehenden Vier geringfügig kräftiger sind; Wirbelsäule mit 27 Wirbeln, 11 davon abdominal. Ventralis thorakal, Dorsalis mit sieben Stachel- und 11 Weichstrahlen, Analis mit 4 Stachel- und acht Weichstrahlen. Hämal- und Neuralfortsatz des vierten präuralen Wirbels distal verbreitert.

Acanthomorpe Fische sind in Nordamerika im Vergleich zu anderen Regionen der Welt unterrepräsentiert. Aus der gesamten nordamerikanischen Kreide sind bis heute nur zwei Acanthopterygierfamilien, eine Paracanthopterygerfamilie und eine polymixiide Familie bekannt. Im Gegensatz dazu sind allein aus dem Cenomanium des Libanon zwei Paracanthopterygier- und vier Acanthopterygierfamilien nachgewiesen (Stewart 1996). Der Nachweis acanthomorpher Fische setzt in Nordamerika an der Grenze zwischen Albium und Cenomanium mit dem paracanthomorphen Sphenocephaliden *Xenyllion zonensis* (Stewart & Hakel 2006) und dem nicht näher klassifizierbaren acanthomorphen Fisch *Muhichthys cordobai* (Gonzalez Rodriguez & Fielitz 2008) ein. Euacanthopterygier sind bis heute aus dem Cenomanium Nordamerikas nicht bekannt. Diese Gruppe tritt im nordamerikanischen Fossilbericht erst im Mittelturonium von Kansas in Form eines unbeschriebenen Holocentriden auf (Stewart 1996, Arratia & Chorn 1998). Vom Letzteren unterscheidet sich der hier beschriebene Holocentride deutlich durch eine abweichende Prädorsalfornel. Damit ist der hier beschriebene Holocentride aus Nordost-Mexiko der älteste bekannte Nachweis eines Euacanthopterygiers in Nordamerika und belegt, dass diese Überordnung im Cenomanium auch am Westrand des oberkriedezeitlichen Atlantiks verbreitet war. Neben *Scombroclupea occidentalis* (Giersch et al. 2011) und *Dixonanogmius* ist damit ein weiteres Faunenelement im Cenomanium Nordost-Mexikos nachgewiesen, welches die paläobiogeographischen Beziehung der Region zur Zentraltethys beweist.

## 5. Stratigraphische Entwicklung der mexikanischen Knochenfisch-Vergesellschaftungen in der Kreidezeit

Die im systematischen Teil beschriebenen Fische stammen aus Fundstellen unterschiedlichen Alters. Die Vergleiche der einzelnen Fischgesellschaften untereinander geben Aufschluss über ihre zeitliche Entwicklung und ermöglichen Einblicke in die Evolution mariner Faunen am Westrand des Golfes von Mexiko von der oberen Unterkreide bis in die mittlere Oberkreide. Neben der hier vorgestellten Datengrundlage existieren z. Z. in Mexiko noch die Actinopterygierfaunen aus Tlayua (Puebla) und Múhi (Hidalgo), deren taxonomische Aufarbeitung ein vergleichbares Niveau erreicht hat, sodass sie in die hier aufgestellte Reihung einbezogen werden können.

Der betrachtete Zeitraum zwischen Albium und Santonium umfasst etwa 22 Mio. Jahre und wird durch acht Fundstellen aus sechs unterschiedlichen stratigraphischen Niveaus repräsentiert.

### 5.1. Datengrundlage: Stratigraphische Niveaus, Fundstellen und Faunenlisten

#### 5.1.1. Mittleres Albium: Tlayua (18°35'5" N, 97°54'35" W)

Die Fundstelle Tlayua liegt in der Nähe des Dorfes Tepexi de Rodríguez (Puebla) und wurde 1959 entdeckt. Erste paläontologische Forschungsergebnisse lagen 1982 vor und beschreiben Tlayua als „erste echte Fossil-Lagerstätte Mexikos“ (Applegate & Espinoza-Arrubarrena 1982). In der Fundstelle stehen rötlich-gelbe Plattenkalke an, die eine diverse Fossilgemeinschaft aus marinen und terrestrischen Elementen enthalten (Applegate 1996). Fische sind die häufigsten Wirbeltierfossilien dieser Konservat-Lagerstätte. Bis heute sind etwa 3000 Exemplare fossiler Osteichthyes geborgen worden, die sich 33 nominalen Formen zuordnen lassen. Eine ausführliche osteologisch-taxonomische Bearbeitung liegt inzwischen für zehn Arten vor (Alvarado-Ortega 2004, González-Rodríguez et al. 2004, González-Rodríguez & Reynoso 2004, Espinosa-Arrubarrena & Alvarado-Ortega 2010, López-Arbarello & Alvarado-Ortega 2011). Biostratigraphische (Seibertz & Spaeth 2002) und magnetostratigraphische Daten (Benammi et al. 2006) belegen eine Altersstellung der Fundschichten ins mittlere Albium. Die paläogeographische Lage der Fundstelle ist bis heute Gegenstand der Diskussion: Applegate et al. (2006) interpretieren die Tlayua-Kalke als lagunäre Bildungen in unmittelbarer Küstennähe. Kashiyama et al. (2004) argumentieren dagegen, dass die Kalke als Sturm-induzierte Sedimente in einem offenermarinen Becken mit einem stagnierenden, stratifizierten Tiefenwasserkörper zur Ablagerung gekommen seien. Für eine größere Küstennähe spricht allgemein der Anteil terrestrischer Elemente in der Taphocoenose, der diese Fossilagerstätte von den hier beschriebenen nordost-mexikanischen Fundstellen deutlich unterscheidet. Allerdings deutet die Häufigkeit terrestrischer Formen im Fossilbericht bestenfalls auf einen relativen Entfernungsunterschied zur Küste hin und belegt nicht explizit einen Ablagerungsraum in unmittelbarer Küstennähe z.B. im Back-Reef-Bereich. Da Nachweise für Riffe und benachbarte Lagunen fehlen (Applegate et al. 2006), ist für Tlayua auch die Bildung von laminierten Kalken unter offenen Schelf-Bedingungen denkbar (vergl. Ifrim 2006: 120).

**Fischtaxa:**

Kennzahlen nach Applegate (1996):

Osteichthyes: ca. 52 species

83% Teleostei (inkl. Teleostomorpha)

17% Nonteleostei (Halecostomi, Halecomorphi)

Osteichthyes	Sp.1 groß Sp. 2 klein
Sarcopterygii <i>Axelrodichthys</i> cf. <i>A. arapiensis</i> Espinoza-Arrubarrena et al., 1996	Ordnung Ionoscopiformes Ophiopsidae <i>Teoichthys kallistos</i> Applegate, 1988 <i>Quetzalichthys perrilliatae</i> Alvarado-Ortega & Espinosa-Arrubarrena, 2008
Actinopterygii Halecostomi incertae sedis Ordnung Semionotiformes Semionotidae <i>Tlayuamichin itztli</i> Lopez-Arbarello & Alvarado-Ortega, 2011	Teleostomorpha Ordnung Aspidorhynchiformes Aspidorhynchidae <i>Vinctifer</i> <i>Belonostomus</i> sp. 1 <i>Belonostomus</i> sp. 2
Ordnung Pycnodontiformes Pycnodontidae <i>Tepexiichthys aragunotum</i> Applegate, 1992 <i>Neoproscinetes</i> sp. Undescribed Taxon B Undescribed Taxon C	Ordnung Pholidophoriformes Pholidophoridae?
Ordnung incertae sedis <i>Macrosemiocotzus americanus</i> González-Rodríguez, Applegate & Espinosa-Arrubarrena, 2004  <i>Notagodus novomundi</i> González-Rodríguez & Reynoso, 2004 Gen et sp. nov. A Sp. nov. B Sp. nov. C	Ordnung Ichthyodectiformes Unamichthyidae <i>Unamichthys espinosai</i> Alvarado-Ortega, 2004 Kleinzähnige Form  Überordnung Elopomorpha <i>Megalops</i> -ähnliche Form <i>Brannerion</i> -ähnliche Form <i>Paraelops</i> -ähnliche Form
Halecomorphi Ordnung Amiiformes Amiidae	Überordnung Osteoglossomorpha Pletothidae <i>Bananogmius</i> -ähnliche Form

Unterordnung Pachyrhizodontoidei	Incertae sedis
<i>Michin scernai</i> , Alvarado-Ortega, Mairinck & Brito, 2008	Clupei indet.
<i>Notelops</i> sp.	Ordnung Gonorhynchiformes
	Nov. gen. et sp.
Überordnung Ellimmichthyiformes	
Ellimmichthyidae	Ordnung Aulopiformes
<i>Ellimmichthys</i> sp. 1	<i>Yarbudichthys</i> -ähnliche Form
<i>Ellimmichthys</i> sp. 2	<i>Enchodus</i> -ähnliche Form
<i>Armigatus</i> sp.	

### 5.1.2. Albium-Cenomanium: Múhi (20°44'40" N, 99°21'6" W)

Die Fundstelle „Múhi“ befindet sich in der Nähe der Stadt Zimapan (Hidalgo) in Zentralmexiko und schließt die dünnbankigen, hellgrauen Kalksteine der El Doctor-Formation auf. Unter den etwa 1000 Fossilien, die seit 1998 zu wissenschaftlichen Zwecken gesammelt wurden, finden sich einige Hundert fossile Knochenfische, die sich 12 nominalen Formen zuordnen lassen. Genaue taxonomisch-osteologische Bearbeitungen liegen für drei Formen vor (Gonzalez-Rodriguez & Fielitz 2008, Bravo-Cuevas et al. 2009). Das Alter der El Doctor-Formation wird mit Albium bis Cenomanium angegeben (Carrasco 1970). Die Lithologie und Mikropaläontologie der Fundstelle weisen auf ein offenermarines Ablagerungsmilieu am äußeren Schelfrand hin (Bravo-Cuevas et al. 2009).

#### Fischtaxa

Osteichthyes	Ordnung Aulopiformes:
Teleostomorpha	<i>Enchodus zimapanensis</i> Fielitz & Gonzalez-
Aspidorhynchidae	Rodriguez, 2010
Sp. non det.	<i>Ichthyotringa mexicana</i> Fielitz & Gonzalez-
	Rodriguez, 2008
Ichthyodectiformes	
Sp. non det.	Abteilung Acanthomorpha
	<i>Muhichthys cordobai</i> Gonzalez-Rodriguez &
Pachyrhizodontidae	Fielitz, 2008
<i>Pachyrhizodus</i> sp.	Agonidae gen. et sp. nov. Gonzalez-Rodriguez
	& Schultze, 2010

### 5.1.3. Mittelcenomanium: La Mula (29°9'29" N, 102°30'59" W)

Die Fundstelle „La Mula“ gehört zur Fundregion Muzquiz. Die Rekonstruktion der paläogeographischen Position legt nahe, dass die nordwestliche Küste des kreidezeitlichen Golfes von Mexiko zwischen dem Cenomanium und Santonium etwa 200-300 km westlich der Fundregion verlief (Stinnesbeck et al. 2005, Ifrim et al. 2007). Die paläogeographischen, sedimentologischen und

taphonomischen Daten legen nahe, dass die Plattenkalke der Fundregion Muzquiz in einer offen-marinen Umgebung auf dem äußeren Schelf abgelagert wurden (vergl. Kapitel 3 und Ifrim 2006).

#### Fischtaxa

Chondrichthyes:	<i>Dixonanogmius</i> sp. nov.
<i>Squalicorax falcatus</i>	Clupeiformes
<i>Squalicorax curvatus</i>	<i>Scombroclupea occidentalis</i>
<i>Cretoxyrhina mantelli</i>	Aulopiformes
<i>Ptychodus</i> sp.	<i>Prionolepis</i> sp. (Alvarado-Ortega & Porras-Muzquiz 2009a)
Osteichthyes	Acanthomorpha
Ichthyodectiformes	Holocentridae gen. et sp. nov.
cf. <i>Gillicus arcuatus</i>	
Tselfatiiformes	

#### 5.1.4. Mittel- Obercenomanium: Tanque Nuevo südl. Cuatro Cienegas (26°33'58" N, 102°30'59" W)

Die sedimentologischen Daten dieser Fundstelle legen einen offen-marinen Sedimentationsraum nahe, der sich, der paläogeographischen Lage zufolge, am Rande der gefluteten Coahuila-Plattform befunden haben muss. Die paläogeographische Rekonstruktion zeigt, dass die Küste zum Zeitpunkt der Ablagerungen mindestens 100 km westlich verlief (Fuchs et al. 2010).

#### Fischtaxa

Osteichthyes	
Elopomorpha	
cf. <i>Ctenodentelops</i> sp.	
Clupeiformes	
<i>Scombroclupea occidentalis</i>	
Teleostei non det. (Zur Ergänzung der Faunenliste bedarf es weiterer Präparationsarbeit).	

#### 5.1.5. Cenomanium-Turonium-Grenze-Unterturonium: Vallecillo (26°39'19" N, 100°0'57" W)

Als Sedimentationsraum für die Plattenkalke der Fundstelle Vallecillo wird der äußere Schelfrand, ca. 300 km östlich der Küste angegeben (Salvador 1991, Ifrim 2006).

#### Fischtaxa:

Sarcopterygii	Ichthyodectiformes
Latimeriidae gen. et sp. nov.	<i>Gillicus arcuatus</i>
Pachycormiformes	<i>Vallecillichthys multivertebatum</i>
sp. non det.	<i>Heckelichthys</i> n. sp.
Pycnodontiformes	Protobramoidei
<i>Nursallia gutturosum</i>	<i>Araripichthys</i> sp.
Aspidorhynchidae	Tselfatiiformes
<i>Belonostomus longirostris</i>	<i>Tselfatia formosa</i>

Pachyrhizodontoidei	sp. non det.
<i>Pachyrhizodus caninus</i>	Aulopiformes
<i>Tingitanichthys heterodon</i>	<i>Rhynchodercetis yovanovitchy</i>
„ <i>Goulmimichthys</i> “ <i>roberti</i> vel <i>Rhacolepis</i>	<i>Enchodus venator</i>
Pachyrhizodontidae sp. B	Acanthomorpha
Pachyrhizodontidae sp. C	sp. non det.
Clupeiformes	

Für die Fischfauna vom Vallecillo-Typ sind im Verlaufe der Bearbeitung zwei weitere Fundorte, „Sierra Arteaga“ und „Ciudad Victoria“, in Nordostmexiko bekannt geworden. Auch wenn im Rahmen dieser Arbeit noch keine eingehende taxonomische Auswertung vorgenommen werden konnte, so zeigt eine erste Übersicht, dass in diesen Fundstellen die gleichen Fischarten wie in der Vallecillo-Fauna auftreten. Auch die Individuen-Häufigkeit innerhalb der identifizierten Arten scheint ähnlich wie in Vallecillo zu sein. In beiden Fundstellen dominieren *Tselfatia formosa* und *Nursallia gutturosum*. Die neuen Fundstellen belegen, dass die typischen Arten der Vallecillo-Fauna regional auf mindestens 350 km entlang der Golfküste verbreitet waren.

#### 5.1.6. Fundstelle „Sierra Arteaga“ (25°15'28" N, 100°24'16" W)

##### Fischtaxa : (Abb. 5.1.)

Sarcopterygii	<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>
Latimeriidae gen. et sp. nov.	Tselfatiiformes
Pycnodontiformes	<i>Tselfatia formosa</i>
<i>Nursallia gutturosum</i>	Pachyrhizodontoidei
Aspidorhynchidae	„ <i>Goulmimichthys</i> “ sp.
<i>Belonostomus</i> sp.	Aulopiformes
Ichthyodectiformes	<i>Rhynchodercetis</i> sp.

#### 5.1.7. Fundstelle „Ciudad Victoria“ (23°44'09" N, 99°09'00" W)

##### Fischtaxa: (Abb.5.2.)

Pycnodontiformes
<i>Nursallia gutturosum</i>
Tselfatiiformes
<i>Tselfatia formosa</i>
Pachyrhizodontoidei
„ <i>Goulmimichthys</i> “ <i>roberti</i>

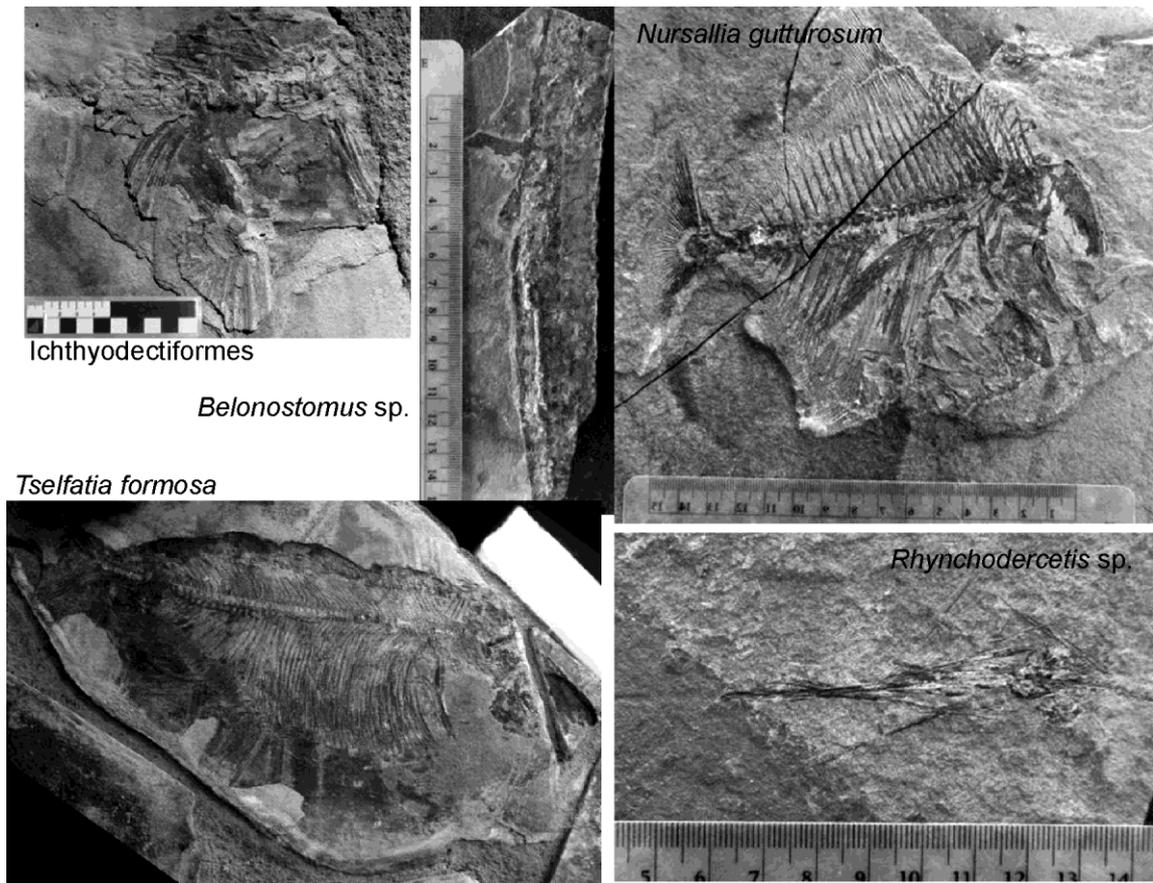


Abb. 5.1. Fossilien der "Fauna vom Vallecillo-Typ" aus der Sierra Arteaga.

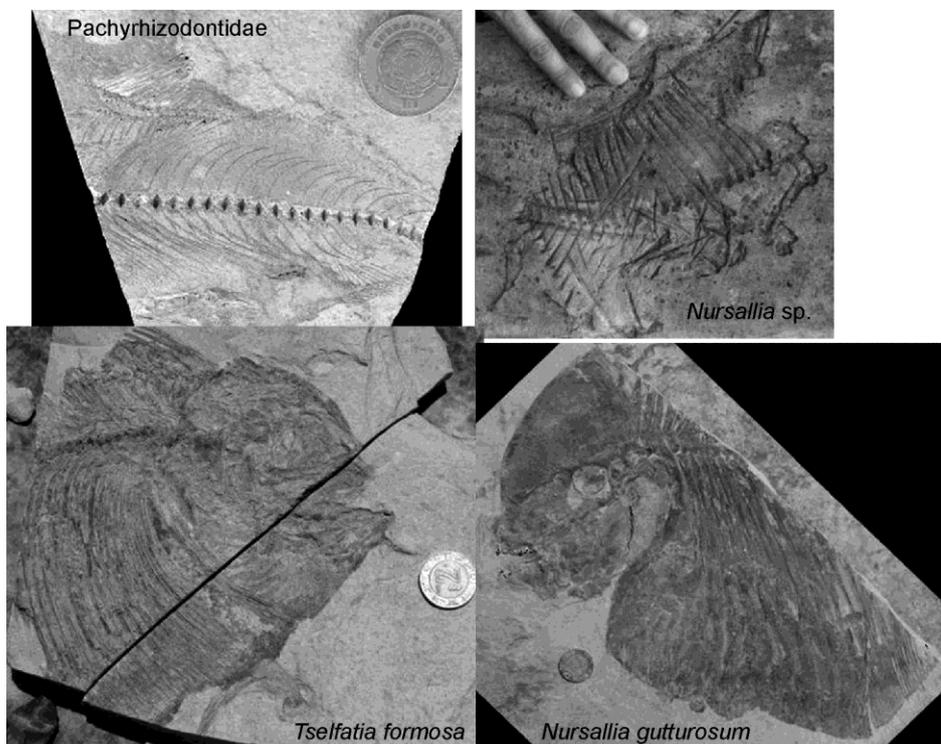


Abb. 5.2. Fossilien der "Fauna vom Vallecillo-Typ" aus der Nähe von Ciudad Victoria.

**5.1.8. Turonium-Coniacium-Grenze: El Rosario (28°52'31" N, 102°24'14" W)**

Die Fundstelle liegt innerhalb der Fundregion Muzquiz. Die paläogeographische Lage ist unter Kapitel 3 beschrieben.

**Fischtaxa**

Chondrichthyes	Tselfatiiformes
<i>Ptychodus decurrens</i>	<i>Tselaftia formosa</i>
Osteichthyes	Crossognathidae
Ichthyodectiformes	<i>Laminospondylus transversus</i>
<i>Gillicus arcuatus</i>	<i>Apsopelix</i> sp.
<i>Saurodon leanus</i>	Aulopiformes
	<i>Enchodus</i> cf. <i>gladiolus</i>

**5.1.9. Turonium-Coniacium-Grenze: Carranza (29°10'22" N, 102°27'46" W)**

Die Fundstelle liegt innerhalb der Fundregion Muzquiz. Die paläogeographische Lage ist unter Kapitel 3 beschrieben.

**Fischtaxa**

Osteichthyes	<i>Laminospondylus transversus</i>
Ichthyodectiformes	Aulopiformes
<i>Gillicus arcuatus</i>	<i>Enchodus</i> cf. <i>gladiolus</i>
Tselfatiiformes	Acanthomorpha
<i>Tselfatia formosa</i>	gen. et sp. non det.
Crossognathidae	

**5.1.10. Mittel-Obersantonium: Los Temporales (28°57'23" N, 102°18'3" W)**

Die Fundstelle liegt innerhalb der Fundregion Muzquiz. Die paläogeographische Lage ist unter Kapitel 3 beschrieben.

**Fischtaxa**

Ichthyodectiformes
<i>Saurodon leanus</i>
Tselfatiiformes
<i>Tselfatia formosa</i>
<i>Luxilites</i> cf. <i>striolatus</i>
Crossognathidae
<i>Laminospondylus transversus</i>
Pachyrhizodontoidei
<i>Pachyrhizodus caninus</i>
Pachyrhizodontidae sp. C
Aulopiformes
<i>Enchodus gladiolus</i>

## 5.2. Ergebnisse

### 5.2.1. Stand der taxonomischen Bearbeitung

Der Fossilinhalt der genannten mexikanischen Fundstellen umfasst insgesamt 69 Osteichthyes-Arten (Abb. 5.3.), von denen für 33 Arten eine publizierte, bzw. in dieser Arbeit erstellte oder revidierte Definition auf Artniveau vorliegt. Für 19 Arten wurde eine Gattungsdiagnose, aber nur eine vorläufige Differentialdiagnose erstellt. 17 weitere Formen sind in erster Näherung einer Ordnung und/oder Familie zugeordnet. Die unterschiedliche Präzision der taxonomischen Bearbeitung ist in unvollständig erhaltenem oder nicht ausreichend präpariertem Material begründet. Die vorläufigen taxonomischen Bearbeitungen der Fundstellen Tlayua und Múhi wurden aus der Literatur übernommen.

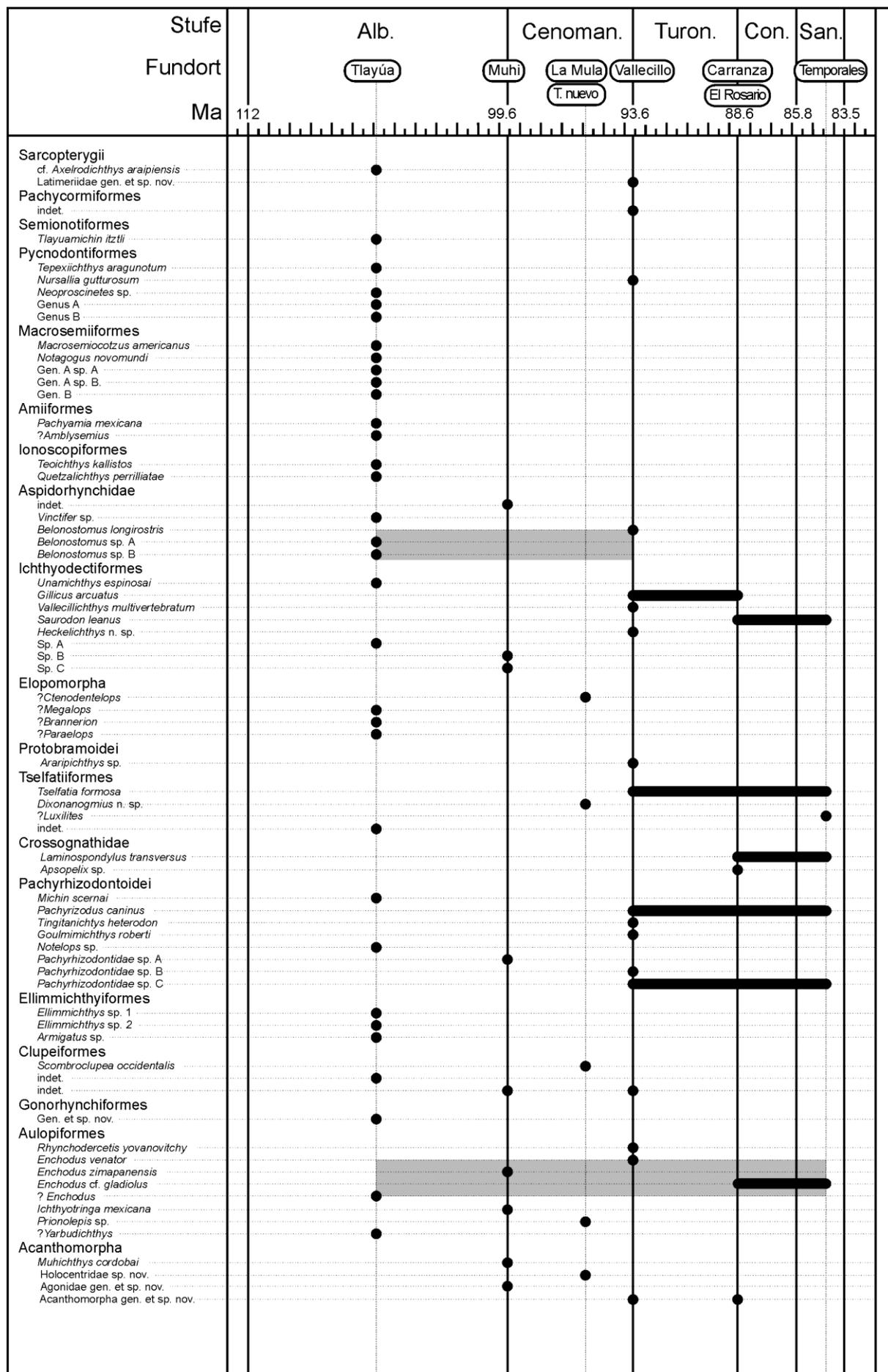
### 5.2.2. Stratigraphische Reichweiten einzelner Arten

In Abb. 5.3 sind die stratigraphischen Reichweiten der einzelnen Arten innerhalb der betrachteten Fundstellen-Sequenz aufgelistet. Die Abfolge von Osteichthyes-Vergesellschaftungen im westlichen Golf von Mexiko zeigt zwischen dem Albium und dem Santon folgende Charakteristika: Die Faunen zwischen Albium und Cenomanium besitzen keinerlei taxonomische Übereinstimmungen auf Artniveau, d.h. die stratigraphischen Reichweiten beschränken sich auf die Profile der jeweiligen Fundstellen. Auf Gattungsniveau liegen mit *Belonostomus* und *Enchodus* zwei Formen vor, die in mehreren Fundstellen auftreten. Ab der Cenomanium-Turonium-Grenze setzten in der Region Arten ein, deren Vorkommen nicht auf eine Fundstelle beschränkt ist und die längere stratigraphische Reichweiten aufweisen.

Damit sind in den ca. 10 Mio. Jahren zwischen Mittelalbium und Obercenomanium in der Region vier marine Fischfaunen mit völlig verschiedenem Artenspektrum anzutreffen.

In den darauffolgenden 10 Mio. Jahren bis zum Obersantonium ist innerhalb der jüngeren drei Faunen eine große Übereinstimmung des Artenspektrums und damit eine Reduktion von zeitlichen Endemismen von 100% im Obercenomanium auf 14% im Obersantonium festzustellen (Abb. 5.4.). Insgesamt ist die Evolution der Fischfaunen im Golf von Mexiko also im Albium und Cenomanium durch eine sehr hohe Arten-Austausch-(Turnover)-Rate ( $\beta$ -Diversität) *sensu* Wilson & Schmida (1984) geprägt. Ab dem Unterturonium verringert sich die Turnover-Rate durch eine Zunahme der taxonomischen Stabilität und Kontinuität innerhalb der Fischfaunen (Abb. 5.4.).

**Abb. 5.3.** (Nächste Seite) Stratigraphische Position und Reichweite kreidezeitlicher Osteichthyes in Mexiko. Schwarze Punkte und Linien markieren Artnachweise, graue Rechtecke markieren die Reichweite von Gattungen.



### 5.3. Diskussion und Schlussfolgerungen

#### 5.3.1. Signifikanz der Ergebnisse

Die Fundstellen sind nicht innerhalb eines Profils aufgeschlossen, sondern lateral von Nordost- bis Zentralmexiko über eine Strecke von 1200 km angeordnet. Damit stellt sich die Frage, in wie weit die einzelnen Fossilberichte hinsichtlich einer stratigraphischen Aussage mit einander vergleichbar sind, ob also die einzelnen Fundstellen jeweils als repräsentativ für die gesamte Region gelten können, oder ob das Evolutions- und Diversitätsmuster (=Taxonomische Veränderung entlang der Stratigraphie) der Region durch lokale paläoökologische Unterschiede, Arten-Areal-Effekte (Smith 2001) und/oder Lagerstätten-Effekte *sensu* Cavin & Forey (2007) beeinflusst wird.

Zur Abschätzung dieser Fehlergrößen wird hier ein qualitativer Vergleich der Fundstellen (Tabelle 5.1.) vorgenommen, da statistisch relevante Daten z. B. zur Funddichte bisher nur aus der Fundstelle Vallecillo vorliegen (Ifrim 2006).

Um paläoökologische Effekte abschätzen zu können, werden hier die paläogeographische Lage, die rekonstruierte Entfernung zur Paläo-Küste und der dadurch zu bestimmende Ablagerungsraum als Vergleichsgrößen herangezogen. Damit kann in erster Näherung der Einfluss unterschiedlicher mariner Lebensräume, die i. d. R. durch Bathymetrie und Küstenabstand gekennzeichnet sind (Moore 1958), auf die  $\beta$ -Diversität der Region abgeschätzt werden. Argumente zur Einschätzung von Lagerstätten-Effekten auf die  $\beta$ -Diversität liefert ein Vergleich von Sediment und Lagerstätten-Typ. Dadurch werden mögliche unterschiedliche Erhaltungsbedingungen und deren Einfluss auf die überlieferte Paläo-Diversität sichtbar. Weiterhin deuten Daten zu Fundmenge, Sammlungs-, bzw. Bearbeitungszeitraum und Steinbruchgröße an, in wie weit Arten-Areal-Effekte und Beprobungs-Artefakte den Fossilbericht verzerren.

**Tabelle 5.1.** Vergleich der kretazischen Fischfossilagerstätten in Mexiko.

Fundstelle	Tlayua	Muhi	La Mula	Tanque Nuevo	Vallecillo	Carranza	El Rosario	Temporales
Alter	Albium	Albium-Cenomanium	Cenomanium	Cenomanium	Unter-turonium	Tur-Con-Grenze	Tur-Con-Grenze	Ober-santonium
Paläogeograph. Lage	Westlicher Golf von Mexiko							
Rekonstr. Entfernung zur Küste	1-100 km	100-200 km	200-300 km	100 km	300 km	200-300 km	200-300 km	200-300 km
Ablagerungsraum	Lagune oder Schelf	Äußerer Schelf	Äußerer Schelf	Schelf	Schelfrand	Äußerer Schelf	Äußerer Schelf	Äußerer Schelf
Sedimenttyp	Plattenkalk							
Lagerstättentyp	Stagnations-Konservat-Lagerstätte							
Anzahl identifizierbarer Fischfunde	3000	500-1000	50	20	1000	20	30	20
Steinbruchgröße	11000 m <sup>2</sup>	4800 m <sup>2</sup>	5600 m <sup>2</sup>	1000 m <sup>2</sup>	18000 m <sup>2</sup>	5000 m <sup>2</sup>	8000 m <sup>2</sup>	7000 m <sup>2</sup>
Wissenschaftl. Bearbeitung seit	1981	1998	2005	2007	1998	2005	2005	2005

### 5.3.2. Vergleich der Paläoökologie

Alle Fundstellen repräsentieren die in etwa gleiche tektonische, paläogeographische und bathymetrische Situation im pelagischen, offenmarinen Milieu auf dem äußeren Schelf oder Schelfrand, 100–300 km vor der kreidezeitlichen Ostküste Nordamerikas. Die Taphocoenosen in den Fundstellen bestehen überwiegend aus autochthonen Elementen, repräsentieren also Faunen im eigentlichen Sinne. Deutlich wird dies an der Prädominanz schnellschwimmender Arten (vergl. 7.), von denen in mehreren Fällen unterschiedliche ontogenetische Stadien belegt sind (vergl. 4. und 7., Applegate 1996, Fielitz & Gonzalez-Rodriguez 2010). Damit ist ein direkter Hinweis auf die Nähe zwischen Lebensraum und Einbettungsort gegeben.

Einzig der Fauneninhalt der Fundstelle Tlayua lässt auch eine Interpretation nach dem Lagunen-Modell (Applegate 1996) in Küstennähe zu, sodass die faunistischen Unterschiede dieser Fundstelle zu anderen Fundstellen auch durch ökologische Unterschiede beeinflusst sein könnten.

Als „dormant ocean basin“ zeigt der Golf von Mexiko seit dem Oberjura eine außerordentliche tektonische Stabilität, die es erlaubt, den kretazischen Golf auch bezüglich seines Fauneninhaltes direkt mit dem heutigen Golf zu vergleichen, da sich die Geometrie und Topographie des Wasserkörpers und damit die Lage und Größe der potentiellen Areale seither kaum verändert haben. Die Verbreitungs-Charakteristika der rezenten pelagischen Fischfauna werden daher als Modell-Größen für die Arealgröße der kretazischen Fischfaunen im Golf herangezogen.

Die rezente Fischfauna des Golfes von Mexiko besteht aus 1443 Arten (McEachran & Fehhelm 2005, Froese & Pauly 2012). Davon sind 1377 Arten (95,4 %) im gesamten Golf und darüber hinaus verbreitet. Lediglich 66 Arten (4,6%) sind endemisch für den Golf. Diese charakterisieren innerhalb des Golfes drei faunistische Unterregionen. Die östliche Unterregion erstreckt sich von der Südspitze Floridas etwa 1100 km parallel zur Küste nach Westen bis zur Mobile Bay. Die nordwestliche Unterregion nimmt den 1600 km langen Schelfbereich zwischen Mobile Bay und Cape Rojo (Veracruz) ein, während sich die südliche Unterregion auf 1200 km zwischen Cape Rojo und Cape Catoche (Yucatan) erstreckt (McEachran & Fehhelm 2005). Damit ist deutlich, dass auch die Arten, die nur in Teilbereichen des Golfes verbreitet sind, heute Areale besiedeln, deren Größe in etwa mit dem durch die o. g. kretazischen Fundstellen gekennzeichneten Paläo-Verbreitungsgebiet übereinstimmt. Das kretazische Verbreitungsgebiet entspricht in seiner geographischen Position und Nord-Süd-erstreckung in etwa der rezenten nordwestlichen Unterregion. Die insgesamt kaum veränderte Paläogeographie berechtigt zu der Annahme, dass Fische im kretazischen Golf ähnlich große Verbreitungsgebiete besaßen. Dabei ist eine größere regionale Verbreitung der fossilen Faunen teilweise direkt durch den Fossilbericht belegt:

Der clupeiforme Fisch *Scombroclupea occidentalis* kommt in den mittelcenomanen Fundstellen „La Mula“ und „Tanque Nuevo“ vor. Die Entfernung zwischen beiden Fundpunkten beträgt etwa 300 km und ist, bedingt durch die tektonische Stabilität des Golfes, mit der Paläo-Entfernung der beiden Fundpunkte identisch.

In der unterturonen Vallecillo-Fauna dominieren Arten wie *Nursallia gutturosum*, *Tselfatia formosa*, *Rhynchodercetis yovanovitchy* oder *Goulmimichthys* sp. Diese Arten sind auch aus einer 160 km von der Typ-Lokalität entfernten Fundstelle in der Sierra Arteaga südlich von Monterrey, bzw.

aus einer etwa 330 km entfernten Fundstelle nahe Ciudad Victoria (Tamaulipas) bekannt. Auch hier sind identische Paläo-Entfernungen anzunehmen.

Aufgrund der weiten regionalen Verbreitung der fossilen Arten und in Analogie zu den rezenten Verbreitungsmustern im Golf ist davon auszugehen, dass der Fossilbericht der einzelnen Fundstellen die gesamte Fundregion im jeweiligen Stratum repräsentiert. Eine Verbreitung über den Golf hinaus, wie sie rezent für pelagische Formen bekannt ist (Froese & Pauly 2012), ist auch für die kretazischen pelagischen Arten anzunehmen und teilweise nachzuweisen (vergl. 6.). Regionale paläoökologische Unterschiede, die im hier betrachteten Maßstab zu einer lateralen Differenzierung der Faunen hätten beitragen könnten, sind demnach auszuschließen. Die unterschiedliche geographische Lage (Raumkomponente) der Fundstellen in Mexiko hat daher vermutlich keinen signifikanten Einfluss auf die taxonomischen Unterschiede der Faunen.

### **5.3.3. Vergleiche von Erhaltungsbedingungen und Lagerstättentyp**

In allen hier betrachteten Fundstellen stehen Plattenkalke an. Diese entstehen in Milieus, die sich generell durch sehr gute Erhaltungsbedingungen auszeichnen. So ist z. B. an den Fischen die Erhaltung von Weichteilen, wie Muskelfasern oder Kiemenfilamenten, sowie die Überlieferung von Farbmustern des Schuppenkleides nachgewiesen (Alvarado-Ortega et al. 2007, Bravo-Cuevas et al. 2009, bzw. 4. 14.). Weiterhin sind Ammonoideen in diese Fundstellen i. d. R. schlecht, d.h. in Form von deformierten Steinkernen oder nur durch Siphon-Erhaltung überliefert (Stinnesbeck et al. 2005, Ifrim 2006, Bravo-Cuevas et al. 2009, Espinosa-Arrubarrena & Alvarado-Ortega 2010, sowie 3.4.). Die durch diese Erhaltung belegte, hohe Aragonit-Löslichkeit während der Frühdiagenese bei gleichzeitiger Erhaltung besonders von calcium-phosphatischen Strukturen ist typisch für Konservat-lagerstätten vom Stagnationstyp (Seilacher et al. 1976). Weitere Merkmale dieses Lagerstättentyps sind: Erstens die weitgehende Abwesenheit von autochthonen benthonischen Organismen und Lebensspuren, zweitens die Dominanz von Fischen unter den Wirbeltierresten, die oft artikuliert vorliegen, sowie drittens eine Lamination des durch kalkiges Nanoplankton dominierten Sediments (Seilacher et al. 1976: 20). Diese Merkmale finden sich in unterschiedlicher Ausprägung in allen hier beschriebenen Fundstellen, die damit insgesamt als Stagnations-Konservat-Lagerstätten zu klassifizieren sind.

Innerhalb der Fundstellen-Sequenz ist also von ähnlichen Erhaltungsbedingungen auszugehen, sodass erhaltungsbedingte Lagerstätten-Effekte systematisch sind und damit nicht zur Begründung der taxonomischen Unterschiede zwischen den Fundstellen herangezogen werden können.

### **5.3.4. Vergleiche der Probengröße**

Zwischen den Fundstellen bestehen deutliche Unterschiede im Probenumfang, wobei durch die zufällige Fundverteilung im Sediment ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Bearbeitungszeitraum, Aufschlussgröße, Fundmenge und Artenzahl besteht. So sind die 2003 entdeckten Fundstellen der Region Muzquiz deutlich geringer beprobt als die seit den 1980er Jahren aktiven Steinbrüche wie Tlayua oder Vallecillo. Die geringen Artenzahlen der Fundregion Muzquiz und der Fundstelle Tanque Nuevo muss in erster Linie auf die im regionalen Vergleich kurze Sammeltätigkeit zurückgeführt werden. Die  $\alpha$ -Diversitäten der Fundstellen sind von Probennahme-

Artefakten beeinflusst, die in den geringer bearbeiteten Fundstellen einen Arten-Areal-Effekt erzeugen. Es ist davon auszugehen, dass bei fortgesetzter Sammeltätigkeit die taxonomischen Neunachweise in den Muzquiz-Fundstellen stärker ansteigen werden als in Tlayua oder Vallecillo.

Auffällig ist, dass Arten mit längeren stratigraphischen Reichweiten, die ab der Cenomanium-Turonium-Grenze auftreten, in ihrer Mehrzahl aus den gering beprobten Fundstellen stammen. Dagegen besitzen die Fundstellen Tlayua, Muhi und Vallecillo keine übereinstimmenden Arten, obwohl aus diesen Fundstellen nach intensiver Bearbeitung große Fundmengen vorliegen (vergl. Tabelle 5.1.). Dieser Befund zeigt, dass die hohe Turnoverrate im Albium und Obercenoman, sowie die Abnahme stratigraphischer Endemismen, bzw. die Zunahme von Arten mit längerer stratigraphischer Reichweite zwischen Obercenoman und Santon wohl tatsächlich einen natürlichen Trend darstellt, der unabhängig von den geringen Probengrößen aus den stratigraphisch jüngeren Fundstellen sichtbar wird.

Die Vergleiche zeigen also, dass innerhalb der Fundstellen weitgehend gleiche Paläo-Umwelt- und Erhaltungsbedingungen herrschten und die Fossilberichte regionale Gültigkeit besitzen. Dies ist aus dem rezenten Befund abgeleitet. Bei der Interpretation der Ergebnisse werden daher lokale paläoökologische Effekte sowie Lagerstätteneffekte als insignifikant betrachtet. Die Arten-Areal-Effekte in den stratigraphisch jüngeren Fundstellen zeigen offenbar keinen Einfluss auf das Merkmal der taxonomischen Gemeinsamkeiten. Diese Gemeinsamkeiten werden offensichtlich durch die in den Fundstellen dominanten Arten erzeugt und bereits bei geringer Probengröße sichtbar. Damit ist deutlich, dass der beobachtete Verlauf der  $\beta$ -Diversität der Fischvergesellschaftungen im kretazischen Golf von Mexiko in seiner Gesamtheit als natürlichen Trend zu interpretieren ist.

## 5.4. Interpretation

### 5.4.1. Umweltveränderungen in der Oberkreide

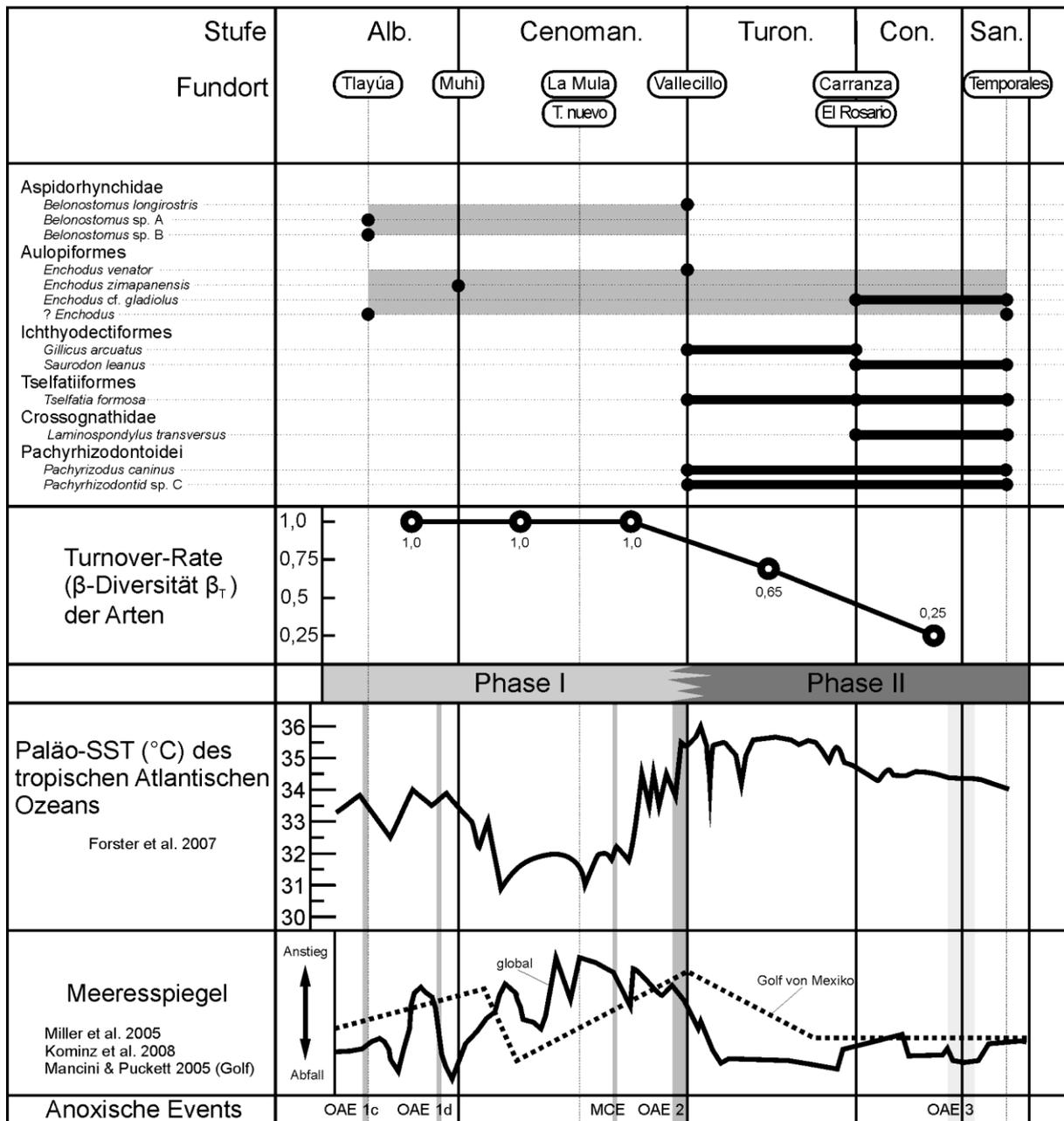
Innerhalb des hier bearbeiteten Zeitraumes sind besonders das jüngere Albium und das Cenomanium durch erhebliche Umweltveränderungen gekennzeichnet: Verstärkter Vulkanismus an den mittelozeanischen Rücken und erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen der Atmosphäre führten durch Überlagerung mit Milankovitch-Zyklen zu extremen globalen Klimafluktuationen, aus denen signifikante Schwankungen der Temperatur der oberen Wasserschichten der Ozeane (sea surface temperature: SST) und des Meeresspiegels (sea level: SL) resultieren. Unter extremen Treibhausbedingungen entstanden dabei mehrere globale anoxische Events in den Ozeanen (OAEs) (z. B. Gale et al. 2002; Miller et al. 2005, Forster et al. 2007, Kominz et al. 2007, Keller 2008, Monnet 2009, Hu et al. 2012). Nach einer Abkühlungsphase mit einer evtl. polaren Eiskappenbildung im Untercenomanium (Gale 2003) kam es im Mittel- und Obercenomanium zu einem extremen Anstieg der SST. Dieser Anstieg erfolgte in drei Zyklen und mündete an der Cenomanium-Turonium-Grenze in die wärmste Phase der letzten 100 Mio. Jahre, während der im Unterturonium in den Tropen eine SST von 36-42 °C herrschte (Abb.5.4.); Bice et al. 2006, Forster et al. 2007). Nach einem kurzen Temperatur-Rückgang am Ende des Unterturonium bleibt die SST im Mittel- und Oberturonium konstant. Ab dem Ende des Oberturonium und während des Coniacium und Santonium nimmt die SST allmählich um ca. 1,5°C ab (Forster et al. 2007).

Der globale Meeresspiegel unterliegt in der Mittel- und Oberkreide einer ähnlichen Dynamik: Nach starken, vermutlich sogar glazieostatischen Schwankungen im oberen Albium und Cenomanium steigt der SL in mehreren Zyklen im Obercenomanium auf den höchsten Stand der gesamten Kreidezeit (Miller et al. 2005, Kominz et al. 2007, Galeotti et al. 2009). Im Übergang zum Unterturonium fällt der SL auf das Niveau des Mittelalbium und bleibt im Mittel- und Oberturonium, sowie im Coniacium und Santonium stabil auf niedrigem Niveau. Im nördlichen Golf von Mexiko weicht der Verlauf der Transgressions-Regressionen-Zyklen etwas vom globalen Mittel ab. Hier fällt der oberkreidezeitliche Höchststand auf die Cenomanium-Turonium-Grenze, während spätere Zeiten des Turonium durch fallende SL gekennzeichnet sind. Aber auch hier schließt sich ab dem Oberturonium eine Phase mit stabilem SL an, die bis ins Obersantonium andauert (Mancini & Puckett 2005).

Die Dynamik der Umweltbedingungen lässt sich in der Mittel- und Oberkreide also in zwei Phasen einteilen: Phase 1 umspannt Albium, Cenomanium und Unterturonium und ist von starken Klimaschwankungen und der Entwicklung extremer Treibhausbedingungen gekennzeichnet, die zu hohen Amplituden der Umweltfaktoren SST und SL führen. In Phase 1 ereignen sich auch die anoxischen Events OAE 1c, OAE 1d, MCE und OAE 2 (z.B. Coccioni & Galeotti 2003, Keller 2008). In Phase 2, die vom MittelTuronium bis zum Beginn des Obersantons dauert, herrschen generell stabilere Umweltbedingungen, was durch die schwache Dynamik von SST und SL angedeutet wird (Forster et al. 2007, Miller et al. 2005, Mancini & Puckett 2005). In Phase 2 fällt das „OAE 3“, welches aber wesentlich undeutlicher als die vorangegangenen OAEs ausgeprägt ist. Es besteht aus einer Reihe diachroner Lokal-Events, die im Einzelnen kaum signifikante Anreicherungen des Kohlenstoffisotops  $^{13}\text{C}$  zeigen (Wagreich 2012).

#### **5.4.2. Korrelation zwischen Klimadynamik und $\beta$ -Diversität**

Die Zwei-Phasen-Dynamik von Klima und Meeresspiegel korreliert zwischen Albium und Santon mit der zeitgleichen Dynamik der Actinopterygier-Evolution in den mexikanischen Fundstellen (Abb. 5.4.). Im Albium und Cenomanium findet im Golf von Mexiko unter extremen Klima- und Meeresspiegelschwankungen ein mehrfacher Turnover der Fischarten mit Raten von bis zu 100% statt. Im Laufe des Turonium stabilisieren sich die Umweltbedingungen. Entsprechend existieren im Turonium, Coniacium und Santonium stabilere Fischpopulationen und –faunen, was in der längeren stratigraphischen Reichweite der Arten, bzw. in der niedrigeren  $\beta$ -Diversität ab dem Turonium seinen Ausdruck findet.



**Abb. 5.4.** Stratigraphische Reichweiten der Actinopterygii im Golf von Mexiko (Darstellung ohne Endemismen), Verlauf der  $\beta$ -Diversität und Verlauf der Dynamik der Wasseroberflächentemperaturen der Meere (SST) und Meeresspiegellhöhen. Weitere Erläuterungen imText.

Wie aktuelle Forschungen zeigen, haben Klimaveränderungen direkte Auswirkungen auf die Verbreitung von Fischen und damit auf die taxonomische Zusammensetzung von Faunen (z.B. Roessig et al. 2005, Pörtner & Knust 2007). Die Verbreitung von Fischen innerhalb der Ozeane ist primär durch die physiologischen Leistungsgrenzen der Fische bestimmt. Dabei besteht ein direkter Zusammenhang zwischen der Atmung, bzw. der Sauerstoffversorgung der Fische und der Wassertemperatur (Brett 1969, Pörtner et al. 2001). Insbesondere das Zusammenspiel von Sauerstoffangebot im Wasser und der Kapazität des aeroben Metabolismus bewirkt, dass die Temperaturtoleranz von Fischen auf wenige Grade beschränkt ist (Pörtner 2006, Pörtner & Knust 2007). Diese engen Temperaturtoleranzbereiche gelten auch für eurytherme Fischarten: Genauere Untersuchungen zeigen, dass sich diese Arten aus stenothermen Populationen zusammensetzen,

deren Temperaturoptima entlang des Temperaturgradienten im Verbreitungsgebiet der Art variieren und der Verbreitung der jeweiligen Population entsprechen. Die unterschiedlichen Temperaturtoleranzfenster sind dabei auf Populationsebene genetisch fixiert (Pörtner et al. 2001).

Fische reagieren also unmittelbar auf geringe Veränderungen der Wassertemperatur und zeichnen in ihrem Verhalten selbst kleinere klimatisch induzierte Temperaturschwankungen wie dekadische Klimaschwankungen nach, wie z. B. die El-Niño-Oszillation oder die Nord-Atlantik-Oszillation (Cushing 1982, Root et al. 2003, Stenseth et al. 2003). Neben der unmittelbaren Abhängigkeit ihrer Verbreitungsgrenzen vom Klimafaktor Temperatur sind Fischarten nachgeordnet z. B. durch Veränderungen des Wasserchemismus (CO<sub>2</sub>, pH, Salzgehalt) (Pörtner 2006) beeinflusst, oder mittelbar durch z. B. klimainduzierte Veränderungen der Nahrungsketten (Cushing 1995). Längerfristig, d. h. im Verlauf mehrerer Generationen, wird die Verbreitung von Fischarten auch durch sich ändernde Strömungsregime oder Meeresspiegelhöhen kontrolliert. Veränderungen der Bathymetrie und Hydrographie haben Auswirkungen auf den Nahrungs- und Energiehaushalt benthonischer und planktischer Organismen und Ökosysteme. Ausgehend von veränderter Primärproduktion beeinflussen sie die Nahrungsnetze und haben dadurch signifikante Auswirkungen auch auf pelagische Fischfaunen. (Reid et al. 2001, Roessig et al. 2005). Bekannte negative Effekte sind neben der allgemeinen Reduktion des Nahrungsangebotes auch der Verlust von strömungsgesteuerten Migrationspfaden (Kim et al. 2007), der Verlust von Laichgründen oder die Abnahme der Synchronisierung („mismatch“) von Lebenszyklen der Larven und deren Nahrungsgrundlage (Grbek et al. 2002).

Die Auswirkungen von Umweltveränderungen auf die Physiologie und Ökologie verursachen bei Fischen eine Abnahme der Wachstumsrate, eine Verringerung der Fruchtbarkeit und/oder eine erhöhte Mortalität der Larven (Pörtner et al. 2001). Wie Feldbeobachtungen in jüngerer Zeit deutlich zeigen, reagieren marine Fischpopulationen auf Klimaveränderungen mit der latitudinalen Verlagerung ihrer Verbreitungsgebiete oder sie sterben ab, was im Extremfall zum Verlust der Art führt (Root et al. 2003, Cahill et al. 2012).

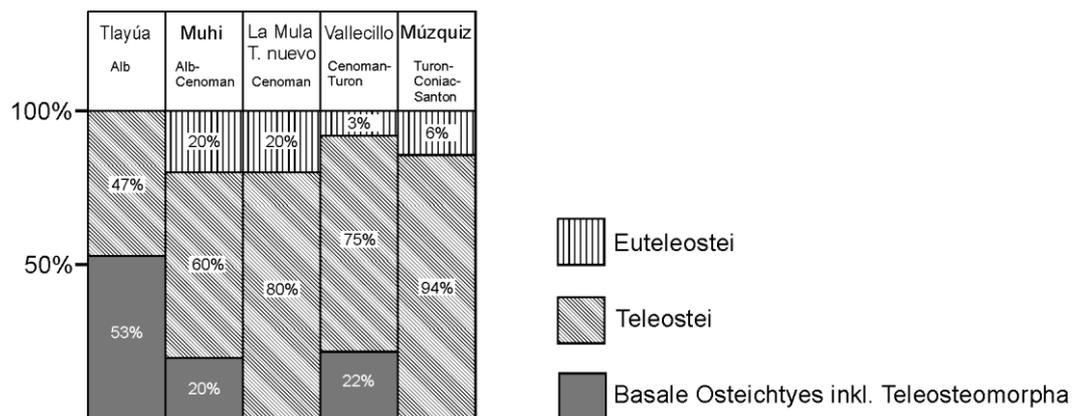
Aufgrund der Abhängigkeit insbesondere von spezifischen Temperaturverhältnissen ist davon auszugehen, dass Fischfaunen in geologischen, bzw. evolutiv wirksamen Zeiträumen auf größere Klimaschwankungen signifikant mit erhöhten Turnover-Raten, d. h. mit erhöhten Austerberaten vs. Artbildungs- bzw. Einwanderungsraten reagieren. Dabei scheinen besonders steigende Wassertemperaturen die Artbildungsrate zu erhöhen, da das gesteigerte Energieangebot zu schnellerem Wachstum, einer früheren Geschlechtsreife und einer höheren Mutationsrate führt (Rohde 1992). Darauf deutet z. B. die positive Korrelation zwischen dem vermehrten Auftreten neuer Fischarten und dem Anstieg der SST während des Klimaoptimums in der „mittleren“ Kreidezeit hin (Cavin et al. 2007).

## **5.5. Die Evolution der mexikanischen Fischfaunen im Vergleich zum globalen Trend**

Die Untersuchungen von Cavin et al. (2007) zur globalen Diversität der mesozoischen Actinopterygii zeigen, dass besonders der Zeitraum zwischen Aptium und Santonium eine Zeit ausgedehnter Radiationsereignisse war, die zu einer signifikanten Zunahme der marinen Genera führten. Der Höhepunkt der globalen Diversität liegt dabei im Cenomanium. Dieser Trend ist im

regionalen Maßstab in Mexiko (noch) nicht nachvollziehbar. Die  $\alpha$ -Diversität der cenomanen Fundstellen ist hier niedriger als die  $\alpha$ -Diversität der Fundstellen in Albium und Turonium. Hierfür wird allerdings der z. Z. unzureichend untersuchte Fossilbericht der mexikanischen Cenomanium-Fundstellen verantwortlich sein. Trotz der gegenläufigen Trends der  $\alpha$ -Diversität zeigen auch die mexikanischen Funde, dass die Actinopterygier-Faunen zwischen Albium und Turonium einer hohen Turnover-Rate unterliegen, die mit veränderten Umweltbedingungen korreliert. Die taxonomischen Veränderungen der Fischfaunen in Mexiko folgen dabei dem globalen Trend der Evolution der Knochenfische in der Oberkreide: zwischen Albium und Coniacium geht die Anzahl basaler Osteichthyes inklusive der Teleostomorpha zurück. Im gleichen Zeitraum nimmt die Diversität der Teleostei zu. Zeitgleich zu anderen Regionen der Erde sind auch in Mexiko ab der Albium-Cenomanium-Grenze die ersten Euteleostei („crown-group-teleosts“: Arratia 2004) in Gestalt der basalen Acanthomorpha nachweisbar (Abb. 5.5. und 4.18.).

Im Cenomanium durchlaufen die basalen Acanthomorpha besonders in der zentralen Tethys eine schnelle Radiation und stellen z. B. in den Fundstellen des Libanon im Schnitt 35 % der Teleostei (Johnson & Patterson 1993, Patterson 1993, Forey et al. 2003). Im Gegensatz dazu liegt der Anteil acanthomorpher Gattungen in den Fundstellen des Cenomanium in Mexiko durchschnittlich nur bei 14% (Abb. 5.3. und 5.5.). Dabei ist anzumerken, dass, abgesehen von einem Einzelnachweis aus den USA (Wilson & Bruner 2004), entsprechende Fundstellen im Cenomanium außerhalb Mexikos fehlen. Diese geringe Anzahl acanthomorpher Gattungen in der westlichen Hemisphäre stützt vorläufig die Hypothese von Cavin et al. (2005, 2007), nach der die zentrale Tethys zu Beginn der Oberkreide ein Ursprungszentrum der Euteleostei gewesen sein könnte. Eine befriedigendere Bewertung kann allerdings erst vorgenommen werden, wenn durch zukünftige Funde, bzw eine höhere Datendichte die niedrige Diversität der cenomanen Euteleostei außerhalb der zentralen Tethys statistisch abgesichert werden kann.



**Abb. 5.5.** Prozentuale Verteilung basaler und abgeleiteter Osteichthyes in den betrachteten Fundstellen.

## 6. Paläobiogeographie der mexikanischen Fischfaunen

Um die paläobiogeographischen Beziehungen der Actinopterygii des oberkretazischen Golfes von Mexiko zu analysieren, werden die mexikanischen Fundstellen mit Fundstellen außerhalb des Golfes verglichen. Tabelle 6.1. zeigt die biogeographischen Regionen, in denen Fundstellen für marine Fischfaunen liegen, die stratigraphische Bezüge zum Golf von Mexiko aufweisen.

### 6.1. Vergleichsregionen und -fundstellen:

#### 6.1.1. Western Interior Seaway (WIS):

Während der Oberkreide steht der Golf von Mexiko mit dem sich nördlich anschließenden Epikontinental-Meer des Western Interior in Verbindung. Der WIS dringt während der Unterkreide als schmale Meeresbucht von der borealen Küste Kanadas nach Süden vor und flutet das Vorlandbecken-System des Cordilleren-Orogens am Westrand des nordamerikanischen Kontinents (Kaufmann 1984). An der Albium-Cenomanium-Grenze besteht zum ersten Mal eine Öffnung des WIS in den Golf von Mexiko, durch die während der Oberkreide atlantisch-tethyale Einflüsse in unterschiedlicher Intensität nach Norden vordringen (Young 1972). Subsidenz des Western Interior-Beckens und eustatische Meeresspiegelanstiege erzeugten ausgedehnte marine Sedimentserien, die unterschiedlich alte Fundstellen für Knochenfische enthalten. Einige davon sind aufgrund ihrer Datierung und taxonomischen Bearbeitung für Faunen-Vergleiche zu verwenden (Tabelle 6.1.).

Fundstellen mittelcenomanen Alters finden sich im Greenhorn-Limestone in Colorado; aus ihnen sind elf Taxa von Osteichthyes beschrieben (Shimada et al. 2006). Wenige (zwei bis sechs) Taxa sind aus Fundstellen des Unter- und Mittelturonium bekannt. Diese liegen im nördlichen und mittleren Abschnitt des WIS, Lac des Bois (Waldman 1969, Fielitz 1996; Kanguk Formation: Wilson 1978) Kaskapau Formation (Wilson & Chalifa 1989). Die reichhaltigsten Actinopterygier-Faunen des Western Interior stammen aus den klassischen Fundstellen der Niobrara-Formation in Kansas, deren fossilführende Member vom obersten Turonium bis in das Campanium reichen. Aus diesen Fundstellen sind seit dem 19. Jahrhundert 52 Knochenfisch-Arten beschrieben worden (Cope 1871, 1872, 1875, Crook 1892, Loomis 1900, Hay 1903, Schultze et al. 1982 Fielitz & Shimada 1999, Taverne 2000b, 2001, 2004). Die stratigraphische Reichweite dieser Taxa erstreckt sich über das Coniacium und Santonium (Loomis 1900, Wilson & Bruner 2004, Everhart 2005).

#### 6.1.2. Südatlantik:

Der westliche Schelfrand des sich in der Oberkreide öffnenden Südatlantiks wird durch Fundstellen in Nordost-Brasilien repräsentiert. Im Araripe-Becken liegen die Konservatlagerstätten der Crato- und der Santana-Formation, aus denen 24 Osteichthyes-Arten bekannt sind (Brito & Yabumoto 2011). Die etwas ältere Cratoformation wird aus Plattenkalken aufgebaut, die überlagernde Santanaformation besteht aus geschichteten Mergeltonen, in denen vor allem das Romualdo-Member reich an fossilführenden Kalkkonkretionen ist (Martill 2007). Das Alter der Fundstellen lässt sich bis heute nur unbefriedigend bestimmen und wird auf Aptium bis Albium eingegrenzt, wobei das Top der Santanaformation auch einem cenomanen Alter entsprechen könnte (Martill 2007). Aufgrund ihrer exquisiten Erhaltung ist die Fischfauna der Crato- und der Santana-Formation bereits seit Mitte des

19. Jahrhunderts Gegenstand wissenschaftlicher Bearbeitung. Den ersten taxonomischen Arbeiten von Gardner und Agassiz folgten bis heute zahlreiche Revisionen (für eine bibliographische Übersicht siehe Martill 2007). Aktuelle monographische Bearbeitungen der Fischfauna legten Maisey (1991), Martill et al. (2007) und Brito & Yabumoto (2011) vor.

### 6.1.3. Tethys

Die kretazischen Actinopterygier-Faunen der Tethys lassen sich aufgrund ihres Grades an Endemismen zwei biogeographischen Regionen *sensu* Kauffman (1973) zuordnen, der westlichen und der zentralen Tethys,

### 6.1.4. Westliche Tethys

Die biogeographische Region der westlichen Tethys liegt heute im westlichen Mittelmeerraum und Nordafrika und umfasst Fundstellen in Italien, Portugal und Marokko. Eine faunistische Übereinstimmung von über 90 % besitzen die Fundstellen Floresta (Sizilien), Cinto Euganeo (Norditalien) und Djebel Tselfat (Marokko) (Rindone 1988, Rindone 2008). In diesen Fundstellen sind schwarze Tonmergel aufgeschlossen, deren Bildung mit dem globalen anoxischen Event OAE II in Verbindung stehen. Damit ist eine Altersstellung zwischen oberem Obercenomanium und Unterturonium wahrscheinlich (Rindone 2008, Khalloufi et al. 2010a). Typlokalität für diese westtethyale Fauna ist der Djebel Tselfat in Marokko, dessen 22 Taxa aus zwei Fundstellen durch Arambourg (1943, 1954) monographisch bearbeitet wurden. Cavin et al. (2010) beschreiben zwei weitere marine Actinopterygier-Fundstellen aus Marokko: In den hellen Plattenkalken von Agoult/Gara Sbaa sind nach vorläufiger Zuordnung elf Taxa nachzuweisen. Eine lithostratigraphische Analyse legt ein obercenomanes bis unterturonisches Alter nahe (Murray & Wilson 2009, Cavin et al. 2010, Martill et al. 2011). Etwas jünger ist die Goulmima-Fauna aus Marokko, deren Fossilien das obere Unterturon repräsentieren und aus der fünf Knochenfisch-Taxa bekannt sind (Cavin 1995, Cavin 1997, Cavin 2001, Cavin et al. 2010).

Aus Portugal sind zahlreiche Fundstellen aus zwei Horizonten nordwestlich von Lissabon bekannt, die dem Mittel- bis Obercenomanium zuzuordnen sind (Jonet 1981). Ausführlichere taxonomische Bearbeitungen liegen für neun Taxa vor (vergl. Forey et al. 2003: Tabelle 17, p. 312). Diese Fundstellen werden in Tabelle 6.1. als „Portugal“ zusammengefasst.

### 6.1.5. Zentrale Tethys

Die zentraltethyale Region umfasst die klassischen kretazischen Fisch-Fundstellen in den Plattenkalken des nördlichen Libanons und Israels, sowie der dalaminischen Küste (Komen, Slovenien). Aufgrund der ausführlichen taxonomischen Bearbeitung zeigen die Faunen aus den libanesischen Fundstellen bis heute die höchste Knochenfisch-Diversität der gesamten Kreidezeit. Aus dem obere Untercenomanium von Haqel und Hajoula sind 59, bzw. 49 Arten bekannt; in Namoura (Mittelcenomanium) wurden 28 Arten und in Sahel Alma (Santonium) 45 Arten nachgewiesen (Hay 1903, Gaudant 1969, Hückel 1970, Gaudant 1975, Gayet 1980, Forey et al 2003, Bannikov & Bacchia 2005).

Die israelischen Plattenkalk-Vorkommen liegen alle in der Nähe von Jerusalem und sind in Tabelle 6.1. unter der Lokalität „Ein Yarbud“ zusammengefasst. Die Knochenfische dieser Fundstellen stammen aus der mittelenomanen Aminadav- und Bet Meir-Formation. Bis heute ist nur ein geringer Teil der Fauna beschrieben, darunter 15 Knochenfisch-Arten (Chalifa 1989, Grande & Bemis 1998, Forey et al. 2003, Khalloufi et al. 2010b)

Die Fundstellen entlang der Karbonatplattformen an der dalmatischen Küste werden unterschiedlichen Stufen zwischen Cenomanium und Campan zugeordnet und sind in Tabelle 6.1. unter der Lokalität „Komen“ zusammengefasst. Die genaue Herkunft ist für die meisten, oft aus historischen Aufsammlungen stammenden Arten, nicht mehr eindeutig nachvollziehbar. Von den bei Forey et al. (2003) gelisteten 26 Gattungen aus dem Komen-Plateau sind nach Cavin et al. (2000) nur 9 Gattungen stratigraphisch zuzuordnen. Eine Rekonstruktion der historischen Fundumstände legt allerdings nahe, dass die bei Forey et al. (2003) und Palci et al. (2008) kompilierten Gattungen mit hoher Wahrscheinlichkeit aus Fundstellen in der unmittelbaren Umgebung der Ortschaft Komen stammen (Kner 1863, D'Erasmus 1946, Forey et al. 2003, Palci et al. 2008). Die dort anstehenden Plattenkalke wurden im Mittel- bis Obercenomanium in einem Intra-Plattformbecken der Komen-Karbonatplattform gebildet (Palci et al. 2008).

#### **6.1.6. Europäisches Boreal**

Klassische Fundstellen für kretazische Fische aus höheren Breitengraden befinden sich im südostenglischen Chalk. In diesen bereits seit dem 18. Jahrhundert bearbeiteten Fundstellen stehen Sedimente mit cenomanem bis campanem Alter an. Für viele der Fischfunde fehlen genaue stratigraphische Angaben, was den biogeographischen Vergleich erschwert. Die hier verwendeten Daten beziehen sich auf Forey et al. (2003, Tabelle 17, p. 312), die Daten zu 40 Knochenfisch-Arten aus dem Cenomanium des English Chalk kompilieren.

Daneben sind aus dem Böhmischem Kreidebecken in Tschechien Reste von sieben Teleostei-Gattungen bekannt (Ekrt et al. 2008) Diesen Funden aus den hemipelagischen Karbonaten des Beckens wird ein oberturonisches Alter zugewiesen (Wiese et al. 2004).

Zum europäischen Boreal zählt auch die Teleostei-Fauna von Sendenhorst in Nordwestdeutschland. Diese in Tiefwasser-Kalkmergeln überlieferte Fauna wird dem Campanium zugeordnet und ist also stratigraphisch nicht direkt mit den hier bearbeiteten Fundstellen im Golf von Mexiko vergleichbar (Siegfried 1954). Da die Fauna aus Sendenhorst aber taxonomische Bezüge zur santonen Fundstelle „Sahel Alma“ in der Zentraltethys aufweist (Dietze 2009), wird sie hier ergänzend mit einbezogen.

**Tabelle 6.1.** Alter und regionale Zuordnung der paläobiogeographischen Vergleichsfundstellen.

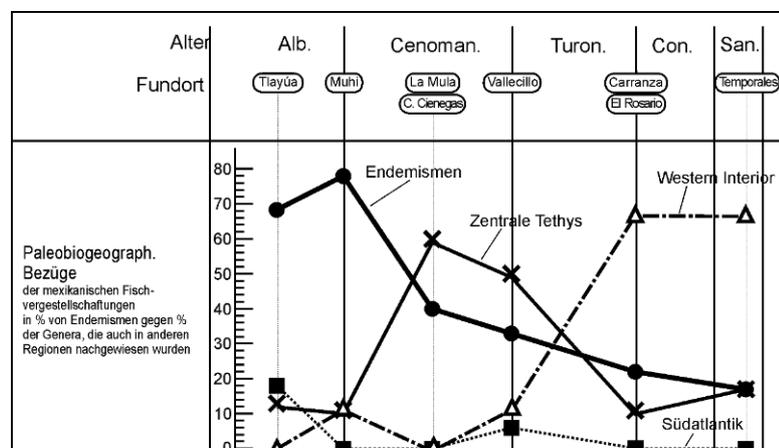
	Golf von Mexiko	West. Interior Seaway	Südatlantik	Westliche Tethys	Europäisches Boreal	Zentrale Tethys
Santonium o m u	Temporales	Niobrara Formation Smoky Hill Chalk			Sendenhorst↑	Sahel Alma
Coniacium o m u	Carranza	Niobrara Formation Fort Hays Limestone			(English Chalk)	(Komen)
Turonium o m u	El Rosario	Austin Chalk			Böhmisches Kreidebecken	(Komen)
	Vallecillo	Carlile Shale		Goulmima Djebel Tselfat	(English Chalk)	
Cenomanium o m u	La Mula T. nuevo	Lac de Bois		Cinto Euganeo Floresta Gara Sbaa/ Agoult	English Chalk	Komen
	Muhi	Greenhorn Formation		Portugal		Ein Yarbud Namoura
Albium o m	Tlayua		Santana-Fm. Crato-Fm.			Haquel Hadjoula

## 6.2. Paläogeographische Entwicklung der Vergleichsregionen während der Oberkreide

Das Auseinanderbrechen von Pangaea führt schon im Unter- und Mittelmesozoikum zur Ausbildung schmaler Meeresstraßen und tiefer Buchten im Bereich der Riftsysteme zwischen Laurasia und Gondwana. Im Mitteljura trennt eine schmale Bucht Nordwestafrika vom südöstlichen Kontinentalrand Nordamerikas und markiert den Beginn der Öffnung des zentralen Atlantischen Ozeans. Diese Bucht entwickelt sich im Oberjura und der Unterkreide zu einem äquatorialen Seeweg, dem „hispanic corridor“, der die westliche Tethys mit dem Golf von Mexiko und dem pazifischen Ozean verbindet (Hallam 1983). Während der Unterkreide beginnt zudem mit der Ausbildung einer Riftzone zwischen Südamerika und Afrika der Zerfall von Gondwana. In der oberen Unterkreide besteht bereits eine Flachmeer-Verbindung zwischen Zentralatlantik und dem antarktischen Teil des initialen Indischen Ozeans, in deren südlicher Hälfte sich die erste ozeanische Kruste des Südatlantiks bildet. Die Mittel- und Oberkreidezeit ist durch erhöhte Aktivität an den mittelozeanischen Rücken und eine gesteigerte Produktion ozeanischer Kruste gekennzeichnet. Der Zerfall von Gondwana geht von der Rift- in eine hochaktive Driftphase über, was während der Oberkreide zu einer schnellen Öffnung des Südatlantiks und einer Verbreiterung des Zentralatlantiks führt. Die im Süden beginnende Öffnung des Südatlantiks resultiert in einer Drehung der afrikanischen Platte gegen den Uhrzeigersinn. Dadurch konvergieren der nördliche Kontinentalrand Afrikas und der Südrand Eurasiens. In der Oberkreide wird damit die Verengung und Schließung der Tethys eingeleitet (Golonka 2000, Stanley 2001).

Während der unteren Oberkreide bilden sich unter dem Einfluss der höchsten Meeresspiegel des gesamten Phanerozoikums ausgedehnte Flachmeere, die sich weit auf die Kontinente ausdehnen und wichtige Karbonat-Sedimentationsräume darstellen (Steuber 2002).

Insgesamt resultiert die tektonische Dynamik zwischen Albium und Santonium in einer ost-west-gerichteten, kontinuierlichen Divergenz der Fundstellen westlich und östlich des sich öffnenden Zentralatlantiks. Die longitudinale Entfernung zwischen westlicher Tethys und dem Golf von Mexiko nimmt im betrachteten Zeitraum etwa um 700 km zu. Im selben Zeitraum nähern sich Nord- und Südküste der Tethys um etwa 400 km an (vergl. Golonka 2000).



**Abb. 6.1.** Prozentuale Anteile von Gattungen unterschiedlicher Regionen in den betrachteten Fischfundstellen in Mexiko.

## 6.3. Ergebnisse

### 6.3.1. Albium - Unterocenomanium: Tlayua und Muhi

Die Fischfaunen aus dem Albium bis Unterocenomanium des Golfes von Mexiko sind durch einen hohen Grad an endemischen Gattungen gekennzeichnet: In Tlayua zeigen 68% der Knochenfisch-Gattungen keinerlei Bezüge zu anderen Fundstellen, in Muhi liegt die Anzahl der endemischen Gattungen bei 78% (Abb. 5.3. und 6.1.). In Tlayua treten mit 19 % untergeordnet Gattungen auf, die einen Bezug zu den Faunen der Crato- und Santana-Formation im nördlichen Südatlantik besitzen. So sind aus der südatlantischen Fauna die größtenteils monospezifischen Gattungen *Neoproscinetes*, *Vinctifer*, *Notelops*, *Brannerion* und *Paraelops* bekannt, die in der Tlayua-Fauna wohl durch neue Arten vertreten sind (Espinosa-Arrubarrena & Alvarado-Ortega 2010). Daneben sind mit *Pachyamia mexicana*, *Armigatus* sp. und ?*Yarbudichthys* Formen nachgewiesen, deren Schwestertaxa aus den unter- und mittelcenomanen Fundstellen der Zentraltethys bekannt sind (Abb. 6.2.).

Einen Bezug zur Zentraltethys zeigt auch die alb-cenomane Fauna aus Muhi. Mit *Ichthyotringa mexicana* wurde in Muhi ein Vertreter der aus dem oberen Unterocenomanium von Haqel und Hajoula (Libanon) bekannten Gattung *Ichthyotringa* nachgewiesen (Fielitz und Gonzalez-Rodriguez 2008). Die Muhi-Fauna, die vermutlich jünger als die Tlayua-Fauna ist (Bravo-Cuevas et al. 2009), zeigt keine Bezüge zum Südatlantik.

### 6.3.2. Mittel- Obercenomanium: La Mula und Tanque Nuevo

Die Fauna aus den mittelcenomanen Fundstellen La Mula und Tanque Nuevo zeigt mit einem Anteil an Schwesterarten von 60% Ähnlichkeiten mit den Faunen aus der West- und Zentraltethys sowie des europäischen Boreals (Abb. 6.1.). Die neuen Nachweise aus Mexiko zeigen, dass Arten von *Scombroclupea*, *Ctenodentelops*, *Prionolepis* und *Dixonanogmius* auch westlich des cenomanen Zentralatlantiks verbreitet waren. Die Schwesterart zur mexikanischen *Scombroclupea occidentalis*, *Scombroclupea macrophthalma*, ist vom Nordrand der Zentraltethys (Komen) bis in deren Zentrum (Libanon) verbreitet. Eine ähnliche Verbreitung, die bis in das europäische Boreal reicht, zeigen auch die Gattungen *Prionolepis* und *Dixonanogmius*, deren Schwesterarten im cenomanen Golf von Mexiko nachzuweisen sind (Abb. 6.3.).

Obwohl sich im Oberalbium - Unterocenomanium der Western Interior Seaway in den Golf von Mexiko öffnet, (Kauffman 1984, Golonka 2000), bestehen im Cenomanium auf Gattungsebene keine signifikanten faunistischen Ähnlichkeiten zwischen beiden Regionen. Die in der unteren Oberkreide für beide Regionen nachgewiesenen Gattungen *Belonostomus* und *Enchodus* besitzen zu dieser Zeit bereits eine weltweite Verbreitung und sind daher biogeographisch insignifikant (Nelson & Platnick 1978, Wilson & Bruner 2004).

Albium - Untercentomanium  
 Tlayua - Muhi

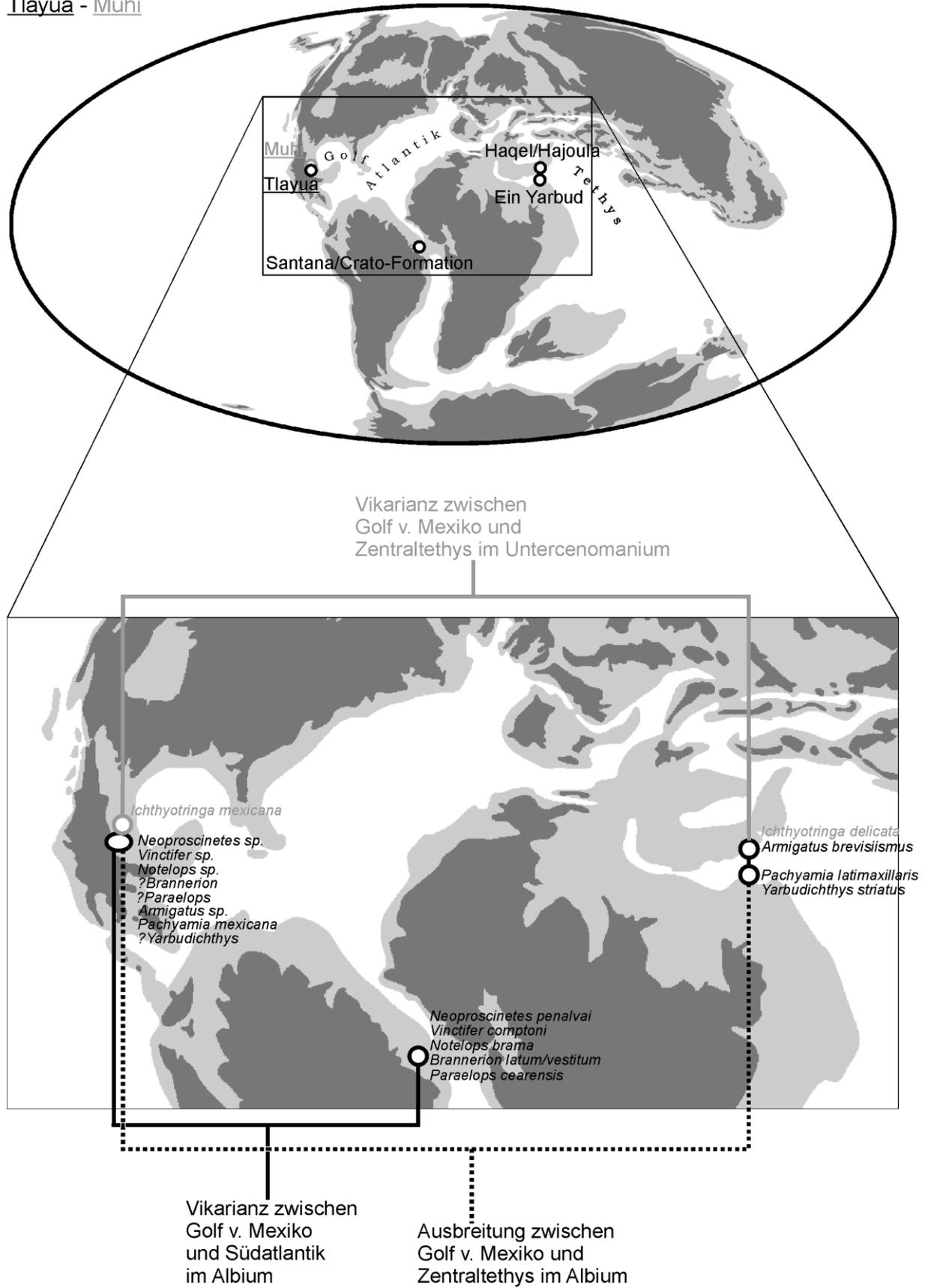


Abb. 6.2. Vikarianzen der im Albium und Untercentomanium in Mexiko vorkommenden Knochenfischgattungen.

Oberes Untercentomanium - Obercentomanium  
 La Mula und Tanque nuevo

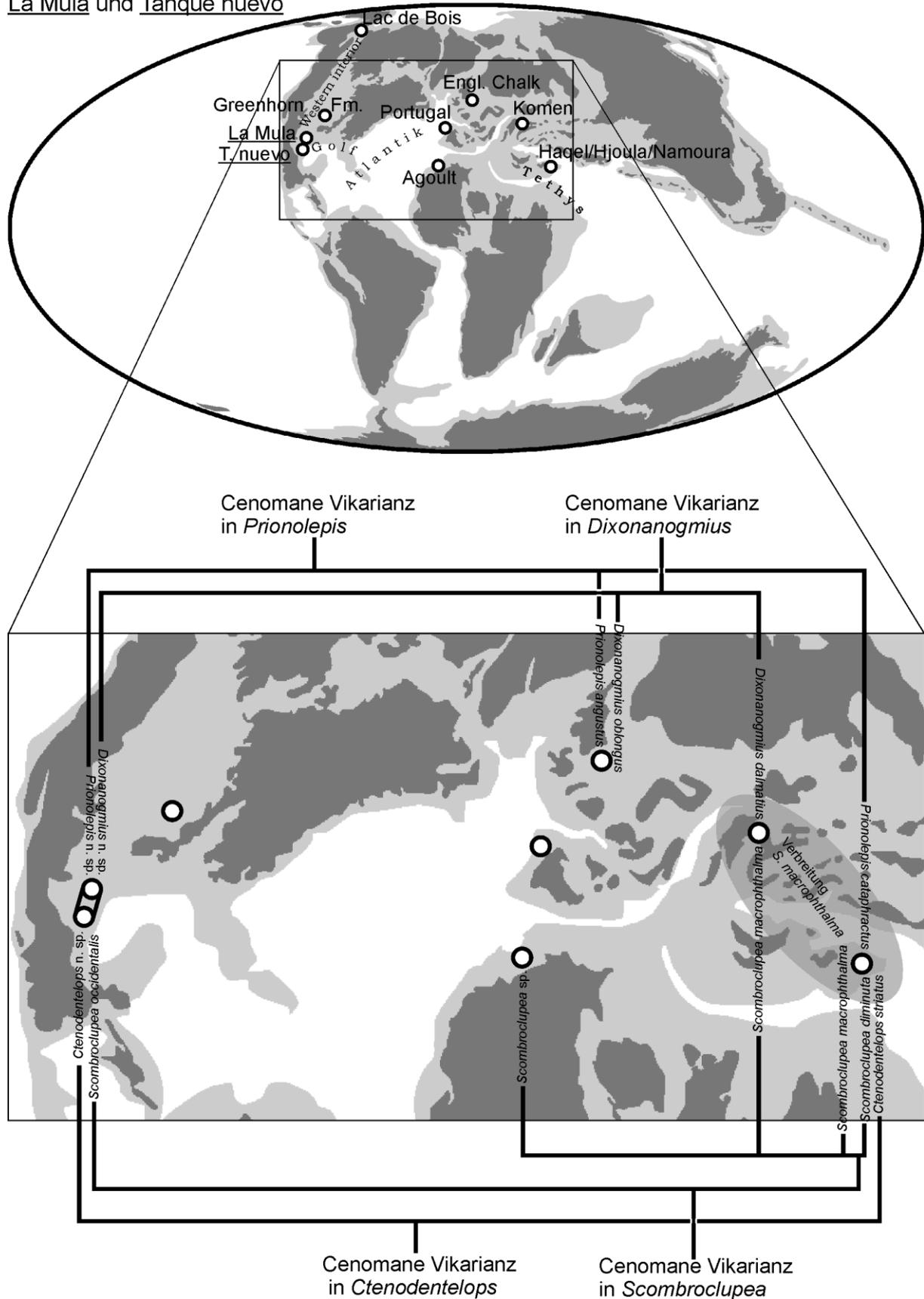


Abb. 6.3. Vikarianzen der im Mittel- und Obercentomanium in Mexiko vorkommenden Knochenfischgattungen.

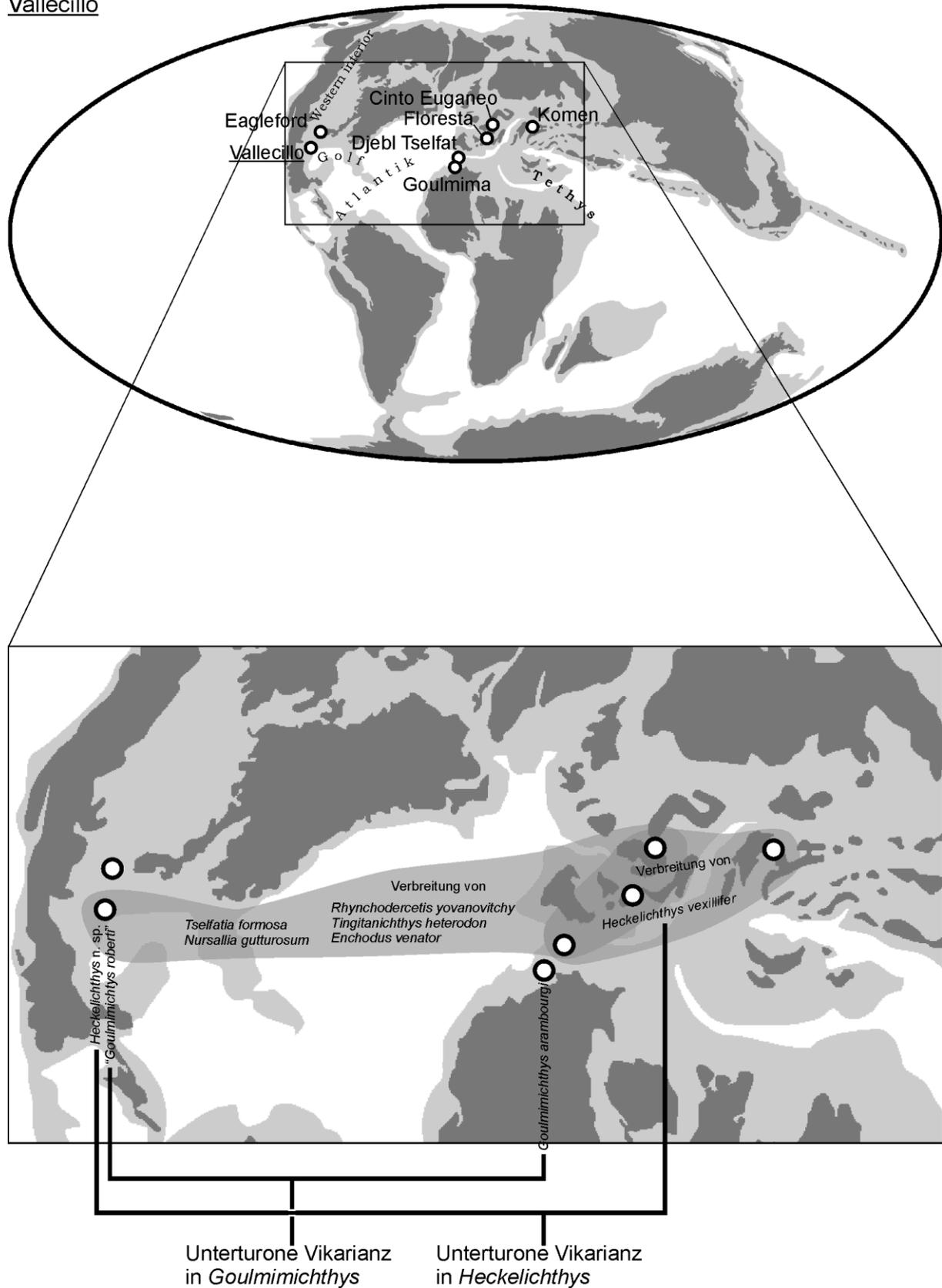
### 6.3.3. Oberes Obercenomanium – Unterturonium: Vallecillo

An der Cenomanium-Turonium-Grenze und im Unterturonium nehmen die faunistischen Ähnlichkeiten zwischen dem Golf und der Tethys im Vergleich zu den älteren Faunen zu. Mit *Nursallia gutturosum*, *Tingitanichthys heterodon*, *Tselfatia formosa*, *Rhynchodercetis yovanovitchy* und *Enchodus venator* liegen Nachweise von Übereinstimmungen auf Artniveau zwischen dem Golf von Mexiko (Vallecillo) und der westlichen Tethys (Djebel Tselfat) vor (Abb. 6.4.). Die Hälfte der in Vallecillo nachgewiesenen Gattungen, bzw. 28% der Arten sind aus der westlichen Tethys bekannt (Abb. 6.1.). Neben der spezifischen Übereinstimmung der genannten Regionen, bestehen mit *Heckelichthys* n. sp. und evtl. *Goulmimichthys* Schwesterart-Beziehungen zwischen dem Golf und der westlichen bis zentralen Tethys (Abb.6.4.). In der Vallecillo-Fauna tauchen mit *Gillicus arcuatus* und *Pachyrhizodus caninus* Arten auf, die später, ab dem Oberturonium, häufige Faunenelemente des Western Interior Seaways werden (Everhart 2005).

### 6.3.4. Oberturonium – Santonium: El Rosario, Carranza, Temporales

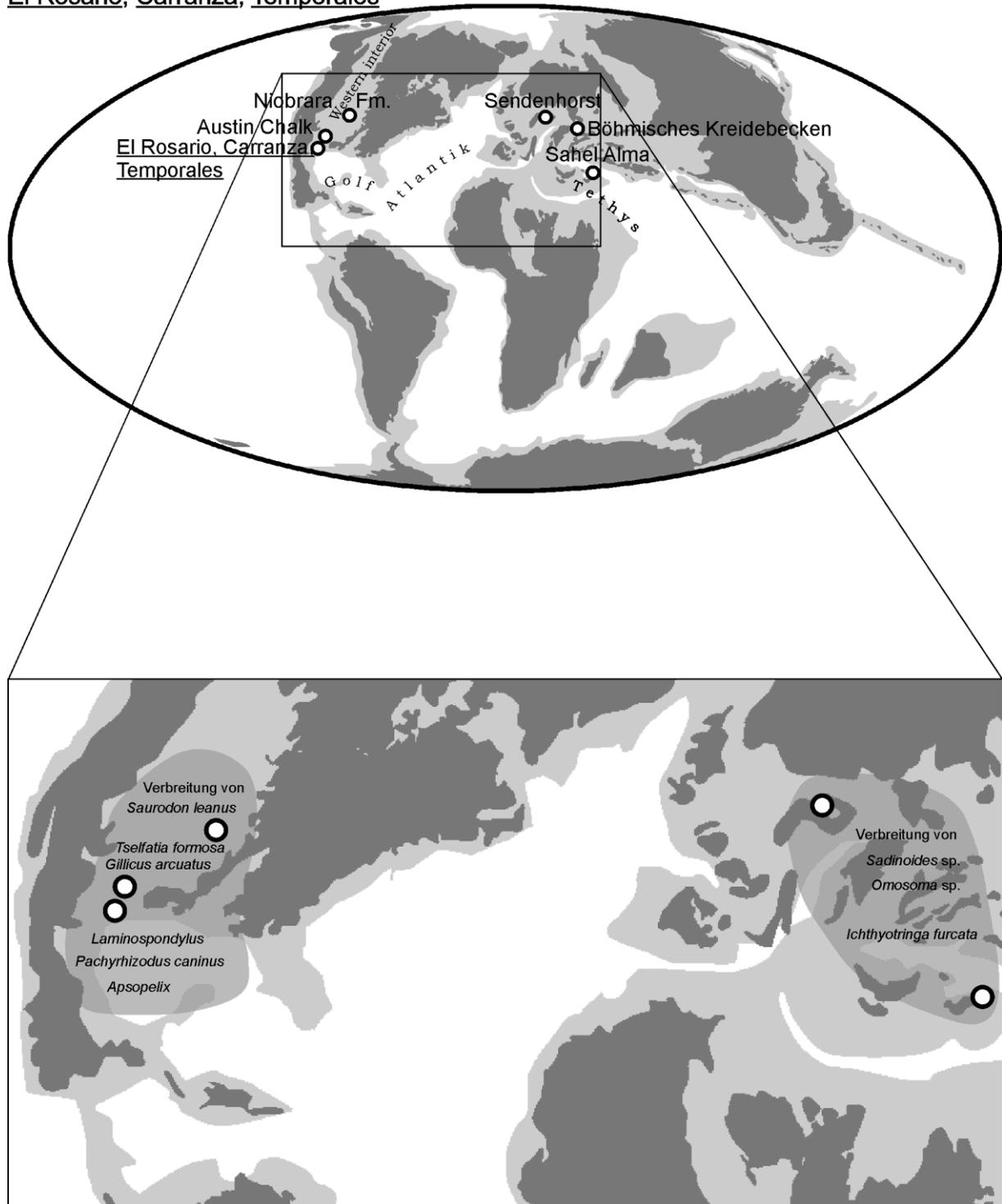
In der mittleren Oberkreide sind die taxonomischen Übereinstimmungen zwischen dem Golf von Mexiko und dem Western Interior Seaway voll entwickelt. Die Verbreitung der Arten *Tselfatia formosa*, *Gillicus arcuatus*, *Saurodon leanus*, *Pachyrhizodus caninus*, *Laminospondylus transversus* und *Apsopelix anglicus* ist vom Golf bis in den zentralen Western Interior (Kansas) belegt. Zeitgleich nimmt die faunistische Ähnlichkeit zu Fundstellen der Tethys deutlich ab und zeigt im Santon keine Bezüge auf Gattungsebene mehr. (Abb. 6.1. und 6.5.)

Oberes Obercenomanium - Unterturonium  
Vallecillo



**Abb. 6.4.** Vikarianzen und Verbreitung der an der Cenomanium-Turonium-Grenze und im Unterturonium in Mexiko vorkommenden Knochenfischgattungen.

Oberes Oberturonium - Santonium  
El Rosario, Carranza, Temporales



**Abb. 6.5.** Verbreitung der vom Oberturonium bis zum Santonium in Mexiko, bzw. in der Tethys vorkommenden Knochenfischgattungen.

#### 6.4. Interpretation

Die in Tlayua und der Crato-/Santanaformation auftretenden Schwesterarten belegen nordwestlich-südöstlich gerichtete Vikarianzen zwischen dem Golf von Mexiko und dem Südatlantik. Diese Vikarianz-Richtung stimmt mit der Öffnungsrichtung des Zentralatlantiks überein und verweist auf eine Ursprungsfauuna, die ab dem Oberjura den sich von Osten nach Westen öffnenden äquatorialen Seeweg des initialen Zentral-Atlantiks besiedelte. Die beobachteten, nordwestlich-südöstlichen Vikarianzen bildeten sich im Laufe der Unterkreide zwischen den Teilpopulationen der Ursprungsfauuna aus. Hinweise auf eine von Osten eingewanderte jurassische Ursprungsfauuna geben auch die Nachweise ursprünglicher Neopterygier, wie z. B. aspidorhynchiforme, semionotiforme und amiiforme Fische aus Tlayua. Die Gattungen *Aspidorhynchus* und *Belonostomus* sind bereits im Oberjura von der Tethys bis in die Proto-Karibik verbreitet (Brito 1999b). Unter der fortschreitenden Öffnung des Atlantiks bilden dann die Arten der abgeleiteten Gattung *Vinctifer* die oben genannte Vikarianz, während sich die kretazische Art von *Belonostomus*, *B. longirostris*, über weite Teile der westlichen Hemisphäre, vom nördlichen Western Interior bis in den östlichen Schelf des Südpazifiks (Chile) verbreitet (Brito und Suárez 2003, Arratia und Schultze 1997b). Der in Tlayua nachgewiesene semionotiforme Fisch *Tlayuamichin itztlí*, besitzt größte Ähnlichkeit mit *Lepidotes minor* aus dem Barremium der nördlichen Westtethys (López-Arbarelo und Alvarado-Ortega 2011) und entstammt somit wahrscheinlich auch einer von Osten eingewanderten Formengruppe. Einen paläobiogeographischen Bezug nach Osten zeigt auch der aus Tlayua bekannte amiiforme Neopterygier *Pachyamia mexicana*. Dessen Schwesterart, *Pachyamia latimaxillaris*, wurde in der Zentraltethys (Israel) nachgewiesen (Grande & Bemis 1998). Darüber hinaus wird die Hypothese einer Ausbreitung jurassischer Faunen von der Tethys nach Westen auch durch die Paläobiogeographie und Phylogenie basaler, oberjurassischer Teleostei gestützt (Arratia 1994).

Die Vikarianzen in *Yarbudichthys* und *Armigatus* aus der Tlayua-Fauna, bzw. in *Ichthyotringa* aus der Muhi-Fauna zeigen, dass der sich kontinuierlich öffnende Zentralatlantik zu einem Migrationspfad für die Teleostei wird. Die Evolution der Teleostei durchläuft während der Unterkreide eine erste Radiation (Cavin et al. 2007). Die Ausbreitung von Teleostei-Populationen in ost-westlicher Richtung führt dazu, dass sich zwischen der zentralen Tethys (Libanon) und dem Golf von Mexiko die beobachteten Vikarianzen entwickeln können.

Der seit der Unterkreide bestehende Migrationspfad zwischen Tethys und Golf von Mexiko wird auch im Cenomanium für einen Faunen-Austausch genutzt, der im Folgenden zu Vikarianzen zwischen beiden Regionen führte. Der Fossil-Bericht aus den Fundstellen La Mula und Tanque Nuevo im Golf von Mexiko dokumentiert diese Vikarianzen in den Gattungen *Scombroclupea*, *Ctenodentelops*, *Prionolepis* und *Dixonanogmius*.

Die Vikarianzen in den Teleostei des Albium und Cenomanium im Golf von Mexiko sind indirekte Nachweise für vorangegangene Migrationen von Populationen durch den Zentralatlantik. Mit der faunistischen Übereinstimmung von 28% der Arten zwischen der unterturonen Vallecillo-Fauna und den gleich alten Faunen aus Marokko und Italien liegen dagegen direkte Nachweise für eine Ausbreitung von Populationen über große Entfernungen (long-distance-dispersal) vor. Die Fossilberichte der Fundstellen für die Vallecillo-Fauna und den marokkanischen und italienischen Fundstellen zeigen, dass im Unterturonium ein Austausch von Teleostei-Populationen zwischen der

westlichen Tethys und dem Golf von Mexiko stattfand. Neben den o. g. Art-Übereinstimmungen dokumentieren die Fossilberichte in den Gattungen *Heckelichthys* und *Goulimichthys* auch im Unterturonium Vikarianzen zwischen dem Golf und der zentralen Tethys.

Ab dem Oberturonium existieren zwischen dem Golf von Mexiko und der Tethys keine paläobiogeographischen Bezüge innerhalb von Teleostei-Gattungen mehr. In der mittleren und oberen Oberkreide entwickeln sich die Teleostei in westlich und östlich des Atlantiks unterschiedlich, da ein Faunenaustausch offensichtlich nur noch untergeordnet stattfindet. Stattdessen dokumentieren die Fossilberichte, dass einzelne Arten in den Regionen weite Verbreitungen erlangen. Westlich des Atlantiks belegen die Nachweise von *Tselfatia formosa*, *Gillicus arcuatus*, *Saurodon leanus*, *Pachyrhizodus caninus*, *Laminospondylus transversus* und *Apsopelix anglicus* einen nordsüdlich gerichteten Faunenaustausch zwischen dem Golf von Mexiko und dem Western Interior Seaway. Östlich des Atlantiks zeigen in der Oberkreide *Hoplopteryx leweiensis*, *Dercetis elongatus* und *Halec sternbergi* eine weite Verbreitung innerhalb des Europäischen Boreals (Ekrt et al. 2008). *Sardinoides* sp., *Omosoma* sp. und *Ichthyotringa furcata* sind sogar vom Europäischen Boreal bis in die zentrale Tethys nachweisbar.

## 6.5. Diskussion

### 6.5.1. Ursachen der biogeographischen Muster: Vikarianz oder Migration über weite Entfernung?

Die tektonische Entwicklung des betrachteten Raumes ist während der gesamten Kreidezeit durch die anhaltende, kontinuierliche Öffnung des Atlantiks geprägt (vergl. 3.). Nach dem Vikarianzmodell wäre, entsprechend der räumlichen Divergenz der verglichenen Regionen, im Verlaufe der Oberkreide eine kontinuierliche Abnahme faunistischer Ähnlichkeiten zwischen den östlichen und westlichen Faunen zu erwarten. Tatsächlich ist aber zwischen Mittelenomanium und Unterturonium eine Zunahme faunistischer Ähnlichkeiten zwischen dem Golf von Mexiko und der westlichen, bzw. der zentralen Tethys zu beobachten. Im Mittel- und Obercenomanium treten in beiden Regionen Faunen auf, die vikariierende Arten enthalten (Abb.6.1.). Diese Faunen werden im Unterturonium in ihrer jeweiligen Region östlich und westlich des Zentralatlantiks durch Faunen ersetzt, die z. T. die gleichen Arten aufweisen. Dieses paläobiogeographische Muster zwischen Marokko, bzw. Italien (Tethys) und der nordostmexikanischen Fundstelle Vallecillo entstand am wahrscheinlichsten durch einer Migration von Populationen zwischen beiden Fundregionen. (Theoretisch könnte auch eine synchrone Entstehung homöomorpher Anatomien in der Tethys und dem Golf von Mexiko zu einer Steigerung faunistischer Ähnlichkeiten führen. Vergleichbare Phänomene sind von Invertebrata bekannt (McKenzie 1982). Homöomorphe Entwicklungen sind aber innerhalb der Vertebrata aufgrund der komplexen Strukturen generell sehr unwahrscheinlich und im vorliegenden Fall, in dem mehrere Arten betroffen sind, auszuschließen).

Das Auftreten von Schwester-Arten in allen hier untersuchten oberkretazischen Faunen westlich und östlich des Atlantiks, deutet an, dass, vor dem Hintergrund der kontinuierlichen Öffnung des Atlantiks, Migration ein wesentlicher Faktor beim Zustandekommen biogeographischer Muster ist. Das wiederholte Entstehen von Schwesterarten im betrachteten Zeitraum setzt einen zumindest

sporadischen Faunenaustausch zwischen den betrachteten Regionen voraus. Dieser Faunenaustausch führte mehrfach zu einer Steigerung der faunistischen Ähnlichkeiten, bzw. zu biogeographischen Konvergenzen (Cecca et al. 2011), und überprägte so die mit der Öffnung des Atlantik eingeleitete Divergenz der westlichen und östlichen Faunen.

Die Ergebnisse zeigen zudem, dass auch zwischen dem Golf von Mexiko und dem Western Interior Seaway in der Oberkreide biogeographische Konvergenz stattfand: Ab dem Obercenoman im Golf bekannte Arten sind ab dem Turonium zunehmend auch aus dem Western Interior bekannt. Die Zunahme der faunistischen Ähnlichkeiten zwischen Golf und Western Interior belegt auch hier einen Faunenaustausch, wobei das zeitversetzte, spätere Erscheinen der Arten im WIS eine Migration von Süden wahrscheinlich macht.

Grundsätzlich zeigen die Ergebnisse, dass zur Erklärung biogeographischer Muster neben Vikarianz auch Ausbreitung als mögliche Ursachen herangezogen werden muss, und dass Ausbreitung eine Voraussetzung für das Entstehen vikariierender Taxa sein kann.

Die Ergebnisse stützen damit die Hypothesen von de Quieroz (2005) und Heads (2005) sowie Upchurch et al. (2011) zur Rekonstruktion der historischen Biogeographie. Diese Autoren gehen davon aus, dass die Evolution der marinen Zoogeographie und Diversität auf eine Mixtur von Vikarianz- und Ausbreitungsereignissen zurückzuführen ist. Besonders in Forschungen zur Biogeographie der Fische wird marine Ausbreitung zunehmend als Ursache und Voraussetzung für das Entstehen von Vikarianz-Mustern in Betracht gezogen (z.B. Burrige et al. 2012). Aber auch in der Rekonstruktion historischer Biogeographie-Muster für terrestrische Vertebrata bleibt die marine Ausbreitung in bestimmten Fällen die wahrscheinlichste Erklärung. Dies zeigen z. B. Raxworthy et al. (2002) für rezente Chamaeleonidae oder Smith et al. (2011) für paläogene Mammalia in Zentralamerika. Durch den hier als gleichberechtigt angesehenen Erklärungsansatz der Ausbreitung erfährt das in der biogeographischen Methodik prädominante Vikarianzparadigma (z. B. Croizat et al. 1974) eine grundlegende Ergänzung.

### **6.5.2. Marine Ausbreitung in der Oberkreide**

Seit der Validierung der Plattentektonik und der Formulierung der Vikarianzbiogeographie wurde der Ausbreitung von Organismen durch, bzw. entlang von Meeresströmungen kaum noch Bedeutung für die Erklärung disjunkter Areale zugemessen (de Quieroz 2005). Neuere molekulargenetische Untersuchungen zeigen aber, dass den Strömungsregimen der Ozeane eine entscheidende Rolle beim Zustandekommen biogeographischer Muster zukommt (de Quieroz 2005, White et al. 2010). Dies gilt insbesondere für Fische, deren planktonische Eier und Larven, bzw. Jungtiere, z. T. weit mit Meeresströmungen verdriftet werden können (Heads 2005).

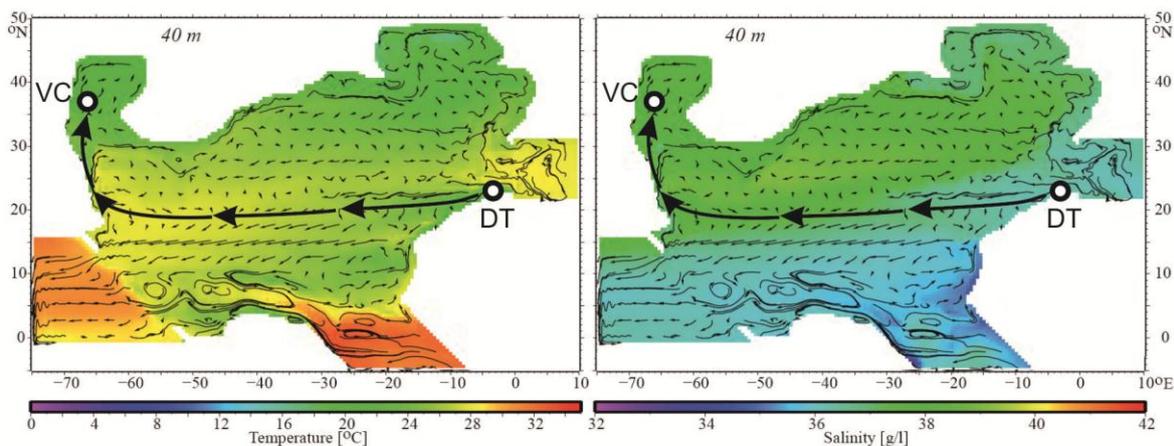
In der Paläoozeanographie erfolgt die Rekonstruktion von Meeresströmungen mit Hilfe proxy-basierter Daten, wie der Verbreitung fossiler Taxa oder Isotopen-Signaturen, sowie mit Hilfe numerischer Modelle (Johnson 1999, Coulson et al. 2011). Um Zirkelschlüsse zu vermeiden, werden hier für die Untersuchung der Korrelation von Meeresströmungen und Verteilungsmustern von Paläotaxa numerische Strömungsmodelle und Isotopen-Verteilungen herangezogen.

Das globale ozeanische Strömungsregime der Kreidezeit ist durch eine zirkumäquatoriale Westströmung geprägt, die warme Wassermassen durch die Tethys, den sich öffnenden

Zentralatlantik und den Pazifik transportiert (Baumgartner et al. 2013). Diese seit der Öffnung des hispanic corridors im Oberjura bestehende Strömung bildet ein potentielles Medium für die Ausbreitung von Organismen z. B. in Form von verdrifteten Larven und Jungtieren in westliche Richtungen.

Während der oberen Unterkreidezeit verbindet der zentralatlantische Teil der Zirkumäquatorial-Strömung die südlichen Schelfregionen der westlichen Tethys mit der Protokaribik und bietet somit eine naheliegende Erklärung für das sporadische Auftreten tethyalen Faunenelemente in der Protokaribik, im Golf von Mexiko und im Western Interior Seaway (Kauffman 1973, 1984, Johnson 1999, Monnet 2009). Das Modell von Poulsen et al. (1998) zeigt einen Abstrom der Äquatorialströmung aus der Protokaribik nach Südwesten in den pazifischen Ozean. Dabei erreichen die nördlichen Teile dieser Strömung in geringem Maße den Golf von Mexiko. Diese Situation korreliert mit dem taxonomischen Befund der Fischfaunen aus Tlayua und Muhi, die sich neben einem hohen Grad an Endemismen zu einem geringen Anteil (bis 10%) aus in der Zentraltethys nachgewiesenen Gattungen zusammensetzen.

Topper et al. (2011) haben für den Atlantik auf Grundlage des Globalen Community Climate System-Modells (CCSM3, Collins et al. 2006) ein Regionalmodell erstellt, welches die ozeanographischen Verhältnisse im Zeitraum zwischen Obercenomanium und Unterturonium rekonstruiert (Abb. 6.6.).



**Abb. 6.6.** Ergebnisse des CCSM3-basierten Regionalmodells für den Atlantik zur Zeit der Cenomanium-Turoniumgrenze. Links: Strömungsverhältnisse und Wassertemperatur in 40 m Wassertiefe. Rechts: Strömungsverhältnisse und Salinität in 40 m Wassertiefe. Die größeren Pfeile markieren einen möglichen Ausbreitungspfad für Knochenfische zwischen Nordafrika (Djebel Tselfat, DT) und dem Golf von Mexiko (Vallecillo, VC). Verändert nach Topper et al. 2011.

Dieses Regionalmodell zeigt die äquatoriale Westströmung als Oberflächenstrom bis 300 m Tiefe. Sie verlässt die westliche Tethys durch den Paläo-Isthmus von Gibraltar verlässt, streift die nordafrikanische Küste, und quert den Zentralatlantik bis in die Proto-Karibik. Die südliche Hälfte der Strömung verlässt den Zentralatlantik nach Südwesten in den Pazifik, während die nördliche Hälfte der Strömung nach Norden in den Golf von Mexiko umbiegt. Diese nördliche Strömung fließt entlang der nordostmexikanischen Küste nach Norden, verlässt den Golf von Mexiko in nordöstlicher Richtung

entlang der nordamerikanischen Ostküste und wird zu einem sich im Uhrzeigersinn drehenden Groß-Wirbel, der die gesamte Nordhälfte des Zentralatlantiks erfasst. Die Modell-generierte Temperatur des Oberflächenwassers der Äquatorialströmung ist 3-6 °C wärmer als die Wassertemperaturen nördlich und südlich davon. Darüber hinaus zeigen die Modellierungsergebnisse eine scharfe thermohaline Grenze zwischen dem nördlichen und südlichen Teil des Zentralatlantiks an. Der südliche Teil des Zentralatlantiks ist durch den Einstrom von Wasser aus dem Pazifik um bis zu 8°C kälter und besitzt eine um bis zu 3 ‰ geringere Salinität als der nördliche Zentralatlantik und die westliche Tethys. Diese Verhältnisse korrelieren mit der aus dieser Zeit nachgewiesenen Verbreitung von Fischfaunen östlich und westlich des Atlantiks.

Im Verlauf des Cenomanium ist eine Zunahme der tethyalen Fische im Golf von Mexiko zu beobachten. Die Zunahme beruht vermutlich auf dem Weststrom mit seiner ausgeprägten Nordkomponente, die ein effektives Förderband für tethyale Faunenelemente in diese Region gewesen sein könnte. Die deutlichste Verbindung zwischen der Westtethys und dem Golf von Mexiko besteht zur Zeit des Meeresspiegelhöchststandes um die Cenomanium-Turonium-Grenze: 50% der Arten der nordostmexikanischen Vallecillo-Fauna sind auch aus der gleich alten Fauna des Djebel Tselfat in Nord-Marokko bekannt. Johnson (1999) zeigt mit ihrer auf der Verbreitung von Rudisten beruhenden Rekonstruktion der atlantischen Strömungsverhältnisse, dass im Unterturonium der nordwärts gerichtete Einstrom von Atlantikwasser in den Golf von Mexiko besonders deutlich ausgeprägt ist, während es für eine südwestliche Strömung in Richtung Pazifik wenige Indizien gibt. Diese Beobachtung stimmt mit dem ausgeprägten Austausch von Fischarten zwischen Westtethys (Djebel Tselfat) und dem Golf von Mexiko (Vallecillo) überein und deckt sich auch mit der weiten nord-südlichen Regionalverbreitung der Vallecillo-Fauna. Diese Fauna ist in Nordostmexiko innerhalb eines etwa 350 km langen Gebietes entlang der Golfküste aus drei Fundstellen nachgewiesen (5.1.)

Trotz der insgesamt geringen latitudinalen Klimaunterschiede in der Oberkreide, die für eine verstärkte Ausbreitung von Organismen entlang der Breitengrade sprechen würden (Huber et al. 1995), scheinen die ozeanografischen Faktoren im Atlantik besonders im Cenomanium und Unterturonium eine Ausbreitung von Fischen in ostwestlicher Richtung befördert zu haben. Die Strömungsrichtung und die Salinitäts- und Wassertemperaturunterschiede innerhalb des Zentralatlantiks führten offensichtlich am Übergang vom Cenomanium zum Turonium zu einer biogeographischen Konvergenz zwischen der Tethys und dem Golf von Mexiko. Im Gegensatz dazu sind in diesem Zeitabschnitt in nordsüdlicher Richtung, zwischen der zentralen Tethys und ihren Nordrändern bis zum europäischen Boreal (Portugal-England) nur wenige faunistische Ähnlichkeiten auf Gattungsniveau, bzw. keine Übereinstimmungen auf Artniveau nachgewiesen.

Ab dem Oberturonium veränderten sich die Strömungen im oberkretazischen Atlantik sukzessive. Der äquatoriale Weststrom durch den Paläo-Isthmus von Gibraltar bestand während des Coniacium und Santonium weiter, allerdings ist seine Existenz im Atlantik nur entlang der nordwestafrikanischen Küste nachgewiesen (Pucéat et al. 2005). Zeitgleich wird das gesamte zentralatlantische Strömungsregime durch die Öffnung des Südatlantiks beeinflusst. Die Öffnung des Südatlantiks ist ab dem Oberturonium soweit fortgeschritten, dass kaltes Tiefenwasser ungehindert in den Zentralatlantik einfließen kann (Pletsch et al. 2001, Friedrich et al. 2012). Dieser Einstrom verändert den Energiehaushalt des atlantischen Ozeans. Das von breitenkreisparallelen Strömungen

dominierte Zirkulationsregime wandelte sich graduell in ein meridional orientiertes System um (MacLeod et al. 2011).

Die veränderten Strömungsbedingungen korrelieren ab dem Oberturonium auch mit den Verbreitungsdaten der Actinopterygii-Faunen: Im Golf von Mexiko werden tethyale Formen selten und machen im Coniacium und Santonium nur noch 10 – 15 % der Gattungen aus. Im Gegensatz zum Unterturonium ist ein Vorkommen identischer Arten westlich und östlich des Atlantiks jetzt nicht mehr festzustellen. Stattdessen nimmt ab dem Oberturonium die Herausbildung von Faunenprovinzen zu (Abb. 6.5. und Kapitel 6.6.).

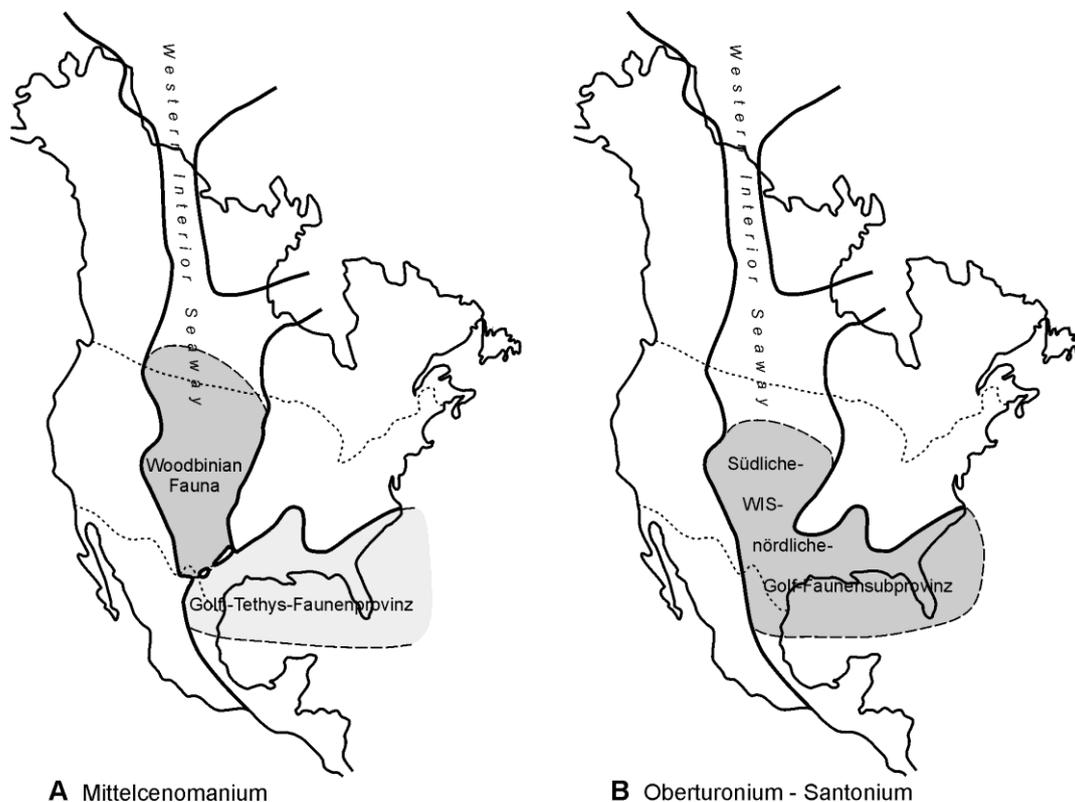
## **6.6. Die Entwicklung der Südliche Western Interior- Nördliche Golf-Subprovinz**

Die taxonomischen Gemeinsamkeiten zwischen cenomanen und frühturonen Actinopterygiern der Tethys und dem Golf von Mexiko stehen im Gegensatz zu den deutlichen Unterschieden zwischen dem Golf und dem nach Norden anschließenden Western Interior Seaway (WIS). Lediglich die Gattungen *Belonostomus*, *Enchodus* und *Pachyrhizodus* sind aus beiden Regionen bekannt. Diese Gattungen zeigen aber in der „Mittelkreide“ eine weltweite Verbreitung in warmgemäßigten Meeren. Der WIS ist seit dem Untercenomanium Verbreitungsgebiet der „Woodbinian fauna“ (Cumbaa et al. 2010), die sich aus Kosmopoliten zusammensetzt und in der Formen mit einer Golf-Tethys-Verbreitung charakteristischer Weise fehlen (Wilson & Chalifa 1989, Wilson & Bruner 2004, Shimada et al. 2006).

Der WIS steht seit dem frühen Cenomanium mit dem Golf von Mexiko in direkter Verbindung (Kauffman 1984). Allerdings ist der südliche Ausgang des WIS in den Golf von Mexiko während des Cenomanium durch geringe Wassertiefen und ausgedehnte Barriere-Riffvorkommen gekennzeichnet (Young 1972). Diese Flachmeerbedingungen gehen mit einer im Verhältnis zum Golf reduzierten Wassertemperatur und Salinität im WIS einher (Kauffman 1984, Arthur & Sageman 2004, Topper et al. 2011). Wahrscheinlich verhindern sowohl das Relief des Meeresbodens am Eingang des WIS als auch die unterschiedlichen Umweltbedingungen, dass die pelagischen Fischfaunen des Golfes während des Cenomanium nach Norden vordringen.

Im Golf von Mexiko sind ab dem späten Obercenomanium *Gillicus arcuatus* und *Pachyrhizodus caninus*, und ab dem späten Oberturonium *Saurodon leanus*, *Laminospondylus transversus* und *Apsopelix* sp. mit stratigraphischen Reichweiten bis ins Mittelsantonium nachzuweisen. Diese Arten sind charakteristische Elemente der „Niobrara-Fauna“, welche im WIS die „Woodbinian Fauna“ ab dem Turonium ersetzt (Shimada & Fielitz 2006, Cumbaa et al. 2010). Die Zunahme faunistischer Ähnlichkeiten zwischen dem Golf und dem WIS deutet an, dass sich ab dem Turonium ein Faunenaustausch zwischen dem Golf und dem WIS über die südliche Schwelle des WIS hinweg entwickelte. Der Beginn dieser faunistischen Verbindung korreliert mit dem Meeresspiegelmehrstand im Golf an der Cenomanium-Turonium-Grenze, der die südliche WIS-Schwelle überflutet und ein Vordringen tethyaler Umweltbedingungen nach Norden ermöglicht (Kauffman 1984). Der zunehmende Faunenaustausch zwischen dem Golf und dem WIS etabliert im Oberturonium einen gemeinsamen Verbreitungsraum, der durch das Auftreten der nordamerikanischen Saurodontidae inklusive *Gillicus arcuatus*, dem Pachyrhizodontiden *Pachyrhizodus caninus* sowie den Crossognathiden *Apsopelix* sp. und *Laminospondylus transversus* charakterisiert ist. Diese über die genannten Knochenfische

definierte paläobiogeographische „Südliche Western Interior–Nördliche Golf-Subprovinz“ deckt sich zum großen Teil mit der von Nicholls & Russell (1990) an Hand der Verbreitung mariner Reptilien definierten „Southern Interior Subprovince“. Im Unterschied zur letztgenannten ist die Südliche Western Interior – nördliche Golf-Subprovinz in nord-südlicher Richtung weiter ausgedehnt und reicht von Kansas (USA) bis nach Coahuila und Nuevo León in Mexiko (Abb 6.7.).



**Abb. 6.7.** Veränderung der Faunenprovinzen im oberkretazischen Golf von Mexiko und dem WIS. A: Faunenprovinzen im Mittelcenomanium. B: Faunenprovinzen ab dem Oberturonium.

## 7. Bemerkungen zur Paläoökologie der Fundstelle Vallecillo

### 7.1. Die Zusammensetzung der Fossil-Vergesellschaftungen – Taphocoenose oder Fauna?

Soweit fossile Fische in marinen Konservatlagerstätten betroffen sind, ist diese Frage in der Regel nicht zu beantworten, da der Sedimentationsort immer auch der potentielle Lebensraum der Fische ist. Charakteristisch für Konservatlagerstätten sind Artnachweise, die meist auf Einzelfunden beruhen. Das hat in der Vergangenheit dazu geführt, dass auch für Fundstellen mit langer Sammelhistorie kaum Fundstatistiken über relative Häufigkeiten einzelner Arten existieren. Anhaltspunkte, in wie weit die Taphocoenose die Struktur der ehemaligen Fauna widerspiegelt, bzw. in wie weit der ehemalige Wasserkörper im Einzugsbereich der heutigen Fundstelle tatsächlich der Lebensraum und überwiegende Aufenthaltsort der zur Ablagerung gekommenen Fische war, lassen sich aber gerade in Stagnationskonservatlagerstätten über Häufigkeitsverteilungen gewinnen. Zusätzlich lassen sich über die funktionsmorphologisch rekonstruierbaren Autökologien der Arten die Autochtonie einzelner Formen abschätzen.

Für die Fundstelle Vallecillo liegt nach neun wissenschaftlichen Grabungen (Ifrim 2006), bzw. der Auswertung der zwei wichtigsten Sammlungen im Museo del Desierto, Saltillo, und in der UANL in Linares ein Datensatz über 387 Stücke vor. Dieser wird ergänzt durch fundstatistisch erfasste, aber nicht geborgene, bzw. noch nicht sicher identifizierte Stücke.

Die Häufigkeiten der Arten im Fossilbericht der Fundstelle Vallecillo zeigt Abb.7.1. Auffällig ist, dass die häufigsten drei Arten 72 %, bzw. die häufigsten fünf Arten 90% der Funde ausmachen. Die restlichen 10% der Arten sind nur durch wenige (< 20) Fundstücke belegt. Wenn man die taphonomischen Rahmenbedingungen einer Stagnationskonservatlagerstätte voraussetzt (Seilacher et al. 1976), dann gibt die Häufigkeit der Funde Auskunft über die Häufigkeit der Artenverteilung zu Lebzeiten der Fauna. Demnach hätten die Arten *Rhynchodercetis yovanovitchy*, *Nursallia gutturosum*, *Tselfatia formosa* „*Goulimichthys*“ *roberti* und *Vallecillichthys multivertebratum* die Vallecillo-Fauna dominiert. Andere Arten waren entweder eher sporadische Gäste im Vallecillo-See, oder hatten kleine Populationen, bzw. niedrige Reproduktionsraten.

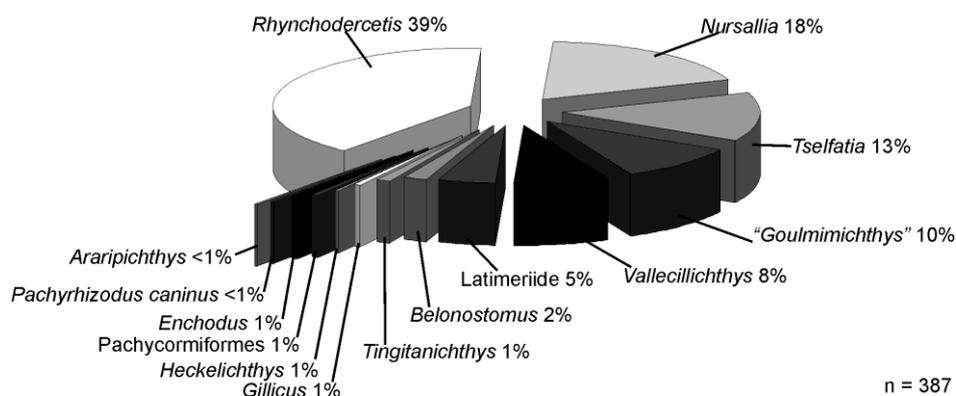
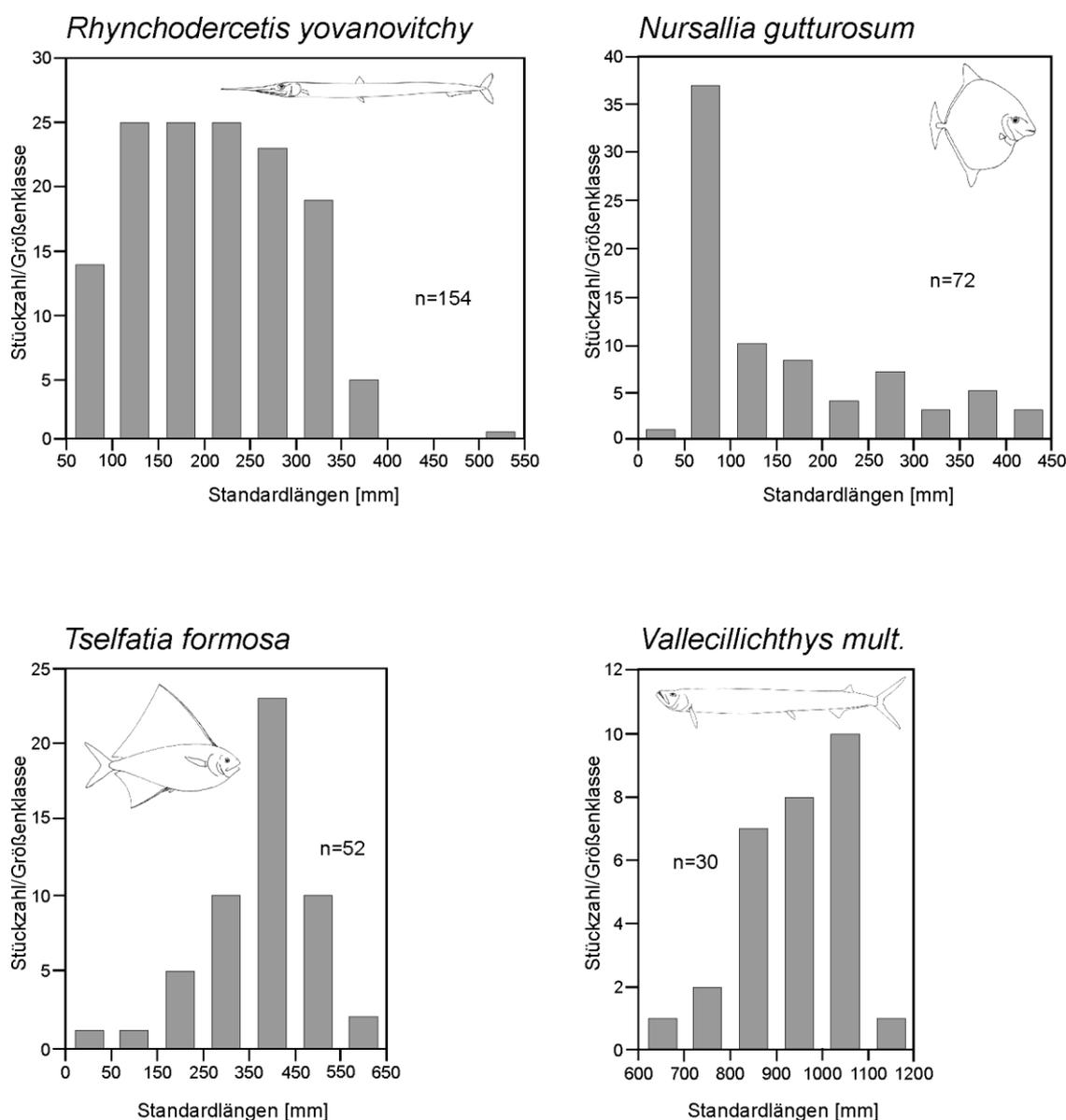


Abb. 7.1. Prozentuale Zusammensetzung der Knochenfisch-Vergesellschaftung in der Fundstelle Vallecillo.

Die Analyse der Standardlängenvariationen der einzelnen Arten gibt Auskunft über die Altersstruktur der Populationen. Diese liefert Informationen darüber, inwieweit einzelne Arten ihren Lebenszyklus im Einzugsbereich der Fundstelle verbrachten. Die Abbildung 7.2. zeigt die Verteilungen der Individuen auf Größenklassen innerhalb der drei häufigsten Arten und *Vallecillichthys*.



**Abb. 7.2.** Standardlängenvariationen, und Häufigkeiten bzw. Altersstrukturen der Populationen häufiger Knochenfische in der Fundstelle Vallecillo.

Der Fossilbericht von *Rhynchodercetis* und *Nursallia* ist durch eine hohe Anzahl junger Individuen geprägt. Bei *Nursallia* sind Individuen mit einer Standardlänge von  $\leq 100$  mm viermal häufiger als Individuen mit Standardlängen von über 100 mm. Die größten Individuen erreichen eine Standardlänge von 450 mm. Bei *Rhynchodercetis* ist der Anteil juveniler und subadulter Tiere mit Standardlängen von 100 – 300 mm in etwa gleich hoch. Individuen mit Standardlängen  $> 300$  mm

werden mit ansteigenden Längenmaßen zunehmend seltener. Die größten Exemplare erreichen eine Standardlänge von 520 mm.

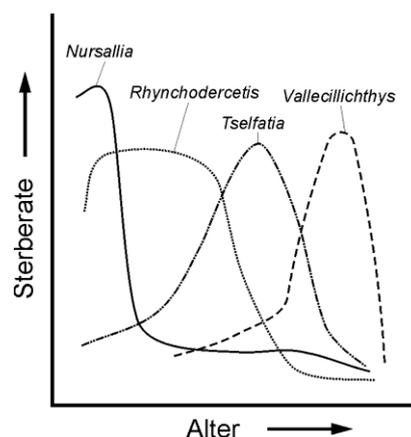
In *Tselfatia* steigt die Individuenhäufigkeit in Größenklassen bis zu einer Standardlänge von 450 mm kontinuierlich an, und fällt bei größeren Standardlängen wieder ab. Tiere mit einer Standardlänge von 350 - 450 mm sind doppelt so häufig wie Tiere in den sich jeweils anschließenden Größenklassen. Die größten Individuen von *Tselfatia* messen etwa 650 mm.

Ein ähnliches Verteilungsmuster wie *Tselfatia* zeigt *Vallecillichthys multivertebratum*. Am häufigsten sind Individuen mit Standardlängen zwischen 1000 und 1100 mm zu finden. Allerdings sind größere Exemplare bis zu einer Maximallänge von 1200 mm selten. Die Exemplare von „*Goulimichthys*“, der vierthäufigsten Form in Vallecillo, sind alle etwa gleich groß. Individuen mit Standardlängen größer als 300 mm, bzw. kleiner als 280 mm sind nicht bekannt.

Wenn man die unterschiedlichen Häufigkeiten der verschieden alten Individuen als Ausdruck der unterschiedlichen Mortalitätsraten innerhalb der Populationen annimmt, dann sind folgende Interpretationen möglich (Abb. 7.3.):

*Nursallia* und *Rhynchodercetis* waren reproduktionsbiologische r-Strategen. Diese sind durch hohe Nachkommenzahlen und hohe Juvenilsterblichkeit gekennzeichnet (Sommer 2005). Das Spektrum der beobachteten Standardgrößen deutet an, dass diese Arten ihren gesamten Lebenszyklus im Vallecillo-Meer verbrachten. Das pelagische Milieu am äußeren Schelfrand setzt damit voraus, dass diese Arten Öleier legten, die ohne weitere Brutpflege zur Reifung in der Wassersäule schwebten. r-Strategen kommen insgesamt besser mit variablen Umweltbedingungen zurecht (Townsend et al. 2003). Darin könnte ein Grund liegen, warum die pycnodonte Art *Nursallia* den Verlust der ihr üblicherweise zugeschriebenen Habitate in Riffen (Nursall 1996) beim Meeresspiegelanstieg im Obercenomanium überlebte und offensichtlich zu einer pelagischen Lebensweise überging.

Bei *Tselfatia* und *Vallecillichthys multivertebratum* wird die Populationsstruktur durch erhöhte Altersterblichkeit bestimmt. Die Standardlängenvariation in *Tselfatia* deutet an, dass diese Art ebenfalls ihren gesamten Lebenszyklus im Einzugsbereich der Fundstelle verbrachte und evtl. Brutpflege betrieb, was die Juvenilsterblichkeit herabsetzte (Sommer 2005) und so die relative Anzahl von Jungtieren im Fossilbericht verringerte. Dagegen fehlen von *Vallecillichthys multivertebratum* juvenile Stadien mit Standardlängen unter 600 mm. Vermutlich hatte diese Raubfischart getrennte Brut- und Jagdreviere und ist erst ab einer bestimmten ontogenetischen Stufe in das Vallecillomeer eingewandert. Gleiches gilt für den Raubfisch „*Goulimichthys*“, von dem nur ein Altersstadium bekannt ist.



**Abb. 7.3.** Von der Häufigkeit im Fossilbericht abgeleitete Populationsdynamik verschiedener Knochenfische des Vallecillomeeres.

Es ist davon auszugehen, dass die fossil überlieferten Populationsstrukturen untergeordnet auch durch Fraß und taphonomische Prozesse beeinflusst wurden, welche verstärkt die Individuenzahlen der Jungtiere herabsetzten.

Insgesamt sind also die drei häufigsten Arten autochthone Elemente in der Fundstelle. Aufgrund ihrer Häufigkeit gilt das in gleichem Maße für die Adultstadien der Raubfische. Unter den durch wenige Funde belegten Arten stellt der Latimeriide vermutlich auch ein autochthones Element der Fauna dar. Die insgesamt 18 Funde verweisen auf eine Variation der rekonstruierten Standardlängen von 100 mm bis 600 mm. Damit sind sowohl Juvenil- als auch Adultstadien in der Fundstelle belegt. Wenn man *Latimeria chalumnae* mit ihrer geringen Reproduktionsrate und ausgeprägten Standorttreue (Forey 1998, Uyeno & Yabumoto 2007) als biologisches Modell für den Vallecillo-Latimeriiden heranzieht, dann ist die Vallecilloform auch bei geringer Funddichte als autochthones Element einzuordnen. Die anderen, seltenen Arten sind vermutlich allochthone Faunenelemente, wenn sich im Laufe der weiteren Forschung ihre Seltenheit zunehmend bestätigen sollte. Dabei ist zu erwähnen dass insbesondere die großen Beutegreifer generell selten sind und daher ein autochthones oder allochthones Vorkommen statistisch nur undeutlich abgebildet wird.

## **7.2. Körperform und Schwimmleistung – funktionsmorphologische Analyse der Lokomotionsapparate der Vallecillo-Fischfauna.**

Der Zusammenhang zwischen Körperform, Schwimmstil und Autökologie von Fischen ist immer wieder festgestellt worden (Kramer 1960, Walters 1962, Gosline 1971, Reif 1981, Wainwright & Richard 1995, Giersch 2013). Dieser Zusammenhang ermöglicht es, überlieferten Körperformen spezifische Schwimmleistungen und potentiell Verhalten zuzuordnen und so Argumente für eine Rekonstruktion der paläoökologischen Parameter zu finden (Giersch 2004).

Kramer (1960) teilt die Knochenfische experimentell und nach Feldbeobachtungen in Ökotypen ein, die durch spezifische Flossenformen und –anordnungen charakterisiert sind. Der Klassifikation Kramers (1960) folgend überwiegen in der Vallecillofauna die pelagischen Schnellschwimmer (carangiforme Schwimmer *sensu* Reif 1981), deren Lokomotionsapparat durch eine tief gegabelte Schwanzflosse und eine längenmittig stehende Dorsalflosse gekennzeichnet ist (*Enchodus*, „*Goulimichthys*“, *Pachycormus*, *Pachyrhizodus*, *Rhynchodercetis*, *Tingitanichthys*, *Tselfatia*). Daneben existieren Arten wie *Belonostomus* und die Ichthyodectiformes, die eine weit caudal stehende Dorsalflosse besitzen. Diese ist typisch für Fische, die zur schnellen Beschleunigung etwa zum Beutefang, oder zur Flucht fähig sind. Aufgrund der sehr langgestreckten Körper sind diese Fische eher subundulatorisch bis suboscillatorisch (*sensu* Reif 1981) geschwommen. Sie waren wohl pelagische Dauerschwimmer, deren Geschwindigkeiten, abgesehen von der kurzzeitigen Jagdbeschleunigung aber nicht an die vorgenannte Gruppe heran reichten. Untergeordnet sind mit *Nursallia* und *Araripichthys* Arten vertreten, die aufgrund ihrer hohen, discoiden Körperform, relativ zu den vorgenannten Formen, als langsame subundulatorisch-paraxiale Schwimmer zu charakterisieren sind. Fische mit solchen Lokomotionsapparaten sind gute Manövrierer und typischerweise standorttreue Fische, die in einem strukturarmen pelagischen Habitat naturgemäß unterrepräsentiert sind. Eine gänzlich abweichende Lokomotion besaß der Latimeriide, dessen Flossenform und –anordnung dasselbe Muster wie bei *Latimeria chalumnae* zeigt. Aufgrund der Übereinstimmungen

wird für den Quastenflosser aus Vallecillo eine mit *Latimeria* vergleichbare Fortbewegungs- und Lebensweise angenommen.

Insgesamt ist die Fischfauna aus Vallecillo eine durch pelagische Arten gekennzeichnete Fauna. Dieses Ergebnis deckt sich mit der paläogeographischen Lage der Fundstelle, deren Position am äußeren Schelfrand etwa 300 km von der nächsten Küste entfernt lag (Ifrim 2006).

### 7.3. Das Nahrungsnetz im Vallecillomeer

In der Fundstelle Vallecillo sind gut erhaltene, d. h. identifizierbare Mageninhalte ein nicht selten anzutreffendes Phänomen. Der Fossilbericht gibt somit direkte Auskunft über Räuber-Beute-Beziehungen.

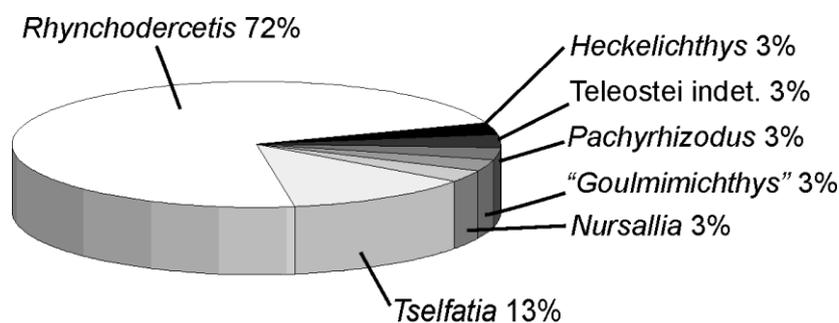


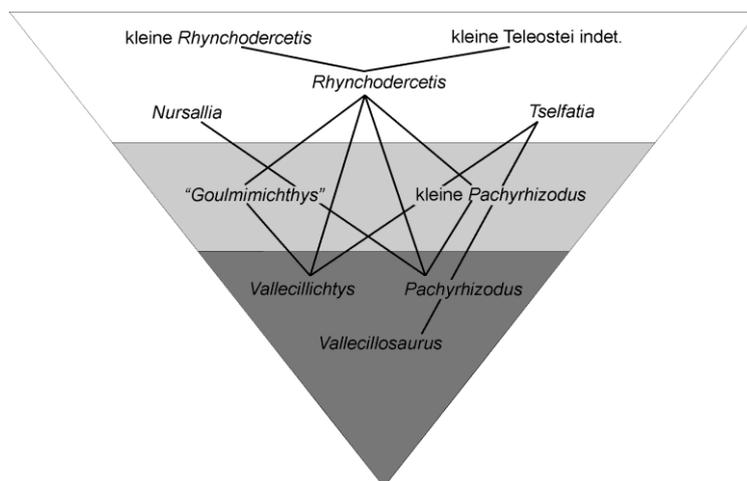
Abb. 7.4. Häufigkeiten verschiedener Beutfische in Magenhalten in Prozent.

Der in Abb. 7.5. dargestellten Rekonstruktion des Nahrungsnetzes liegt die Analyse von 15 Stücken zugrunde (vergl. Anhang IV). Insgesamt sind Mageninhalte für sechs unterschiedliche Arten, fünf Fische und ein Reptil nachgewiesen. Die identifizierbaren Mageninhalte lassen sich sieben unterschiedlichen Formen zuweisen. Wie Abb. 7.4. zeigt, ist *Rhynchodercetis* der häufigste Beutfisch. Diese Beobachtung korreliert mit der herausragenden Häufigkeit dieses Fisches im Fossilbericht (Abb. 7.1.) *Rhynchodercetis* wird vermutlich in großen Schwärmen die oberen Wasserschichten des Vallecillomeeres besiedelt haben und war so eine Hauptnahrungsquelle für viele Tertiär- und Quartärkonsumenten und höhere Glieder der Nahrungskette. *Rhynchodercetis* selbst gehörte offensichtlich zu den piscivoren Raubfischen, der kleine Teleostei, u. a. auch Jungtiere der eigenen Art fraß. Damit ist er selbst ein sekundäres, oder ein tertiäres Glied der Nahrungskette. Die primären Glieder der Nahrungskette wie Plankton oder Mikronekton sind erhaltungsbedingt nicht nachzuweisen (vergl. Ifrim 2006).

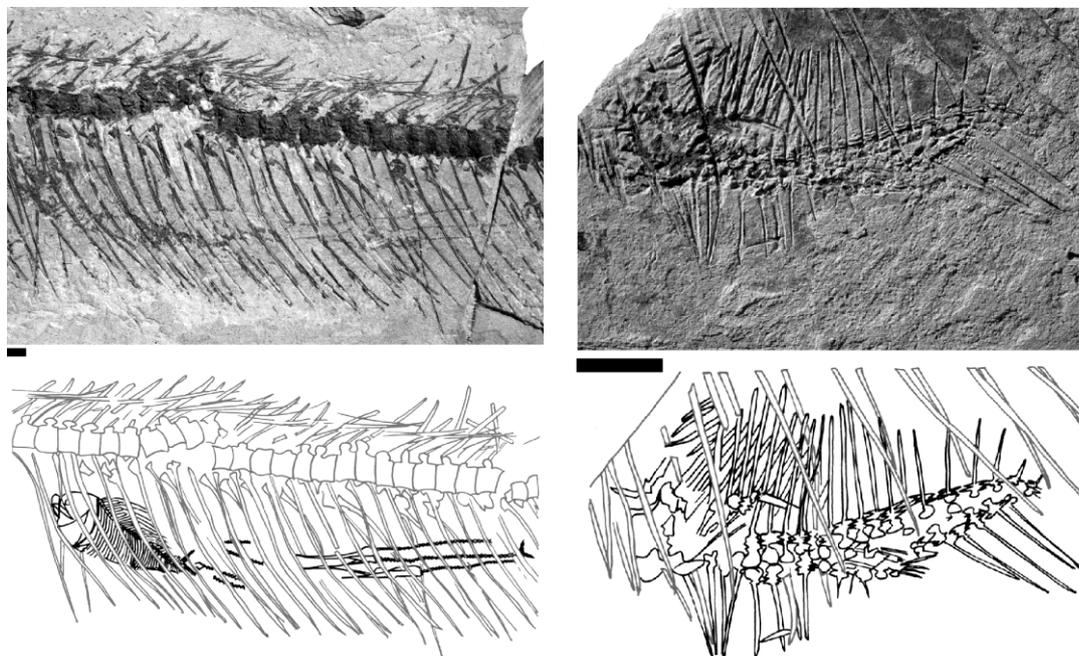
Innerhalb der nachgeordneten Konsumenten sind alle häufigen, autochthonen Fische der Vallecillo-Fauna wie *Tselfatia*, *Nursallia* oder „*Goulmimichthys*“ als Mageninhalte nachweisbar. Als Endglieder der Nahrungskette, bzw. Alpha-Prädatoren sind die großen Raubfische wie *Vallecillichthys multivertebatum*, *Pachyrhizodus* sp., sowie der aigialosauride *Vallecillosaurus* einzustufen. Diese Tiere konsumierten sowohl kleinere Raubfische wie „*Goulmimichthys*“ als auch die wahrscheinlich *Tselfatia*. Von *Tselfatia formosa* liegen mehrere Stücke vor, die eine einheitliche, feinkörnige Masse in der rekonstruierten Magengegend zeigen. Leider sind Feinstrukturen, die eine nähere Identifizierung ermöglicht hätten, der Diagenese zum Opfer gefallen. *Tselfatia* selber ist als Mageninhalt von

*Vallecillosaurus donrobertoi* nachweisbar und bestätigt damit die vermutete piscivore Lebensweise dieser Meeresreptilien.

Der durch die Räuber-Beute-Beziehungen nachweisbare Teil der Nahrungskette zeigt das typische, auf piscivorer Ernährung beruhende Muster, welches für pelagische Ökosysteme kennzeichnend ist und unterstreicht einmal mehr den pelagischen, landfernen Charakter der Fauna, bzw. der Fundstelle.



**Abb. 7.5.** Nachgewiesene Räuber-Beutebeziehungen und trophische Niveaus (Graustufen) im Nahrungsnetz des Vallecillomeeres.



**Abb. 7.6.** Beispiele für Mageninhalte in der Vallecillofauna: Links: *Tselfatia* und *Rhynchodercetis* im Magen von *Vallecillichthys*. Rechts: *Nursallia* im Magen von *Pachyrhizodus* sp. Maßstab: 10 mm.

## 8. Schlussfolgerungen

### 8.1. Geologischer Rahmen

Die an der Fundstelle La Mula durchgeführte wissenschaftliche Grabung zeigt, dass es sich bei dieser Fundstelle um eine Konservatlagerstätte vom Stagnationstyp handelt. Die taphonomische Analyse ergibt, dass die hohe Dichte an organischen Resten durch eine relative Anreicherung aufgrund einer reduzierten Karbonatsedimentation verursacht wurde und nicht das Ergebnis von Massensterben-Events darstellt. Der Fauneninhalt belegt ein mittelcenomanes Alter der Schichten und widerlegt die Angaben von Blanco-Piñon & Alvarado-Ortega (2005b) und Alvarado-Ortega et al. (2006a), die der Fundstelle ein turones Alter zuordnen. Die in La Mula anstehenden Gesteine bilden das südliche Äquivalent zum unteren Eagleford Shale.

Die Fundstelle Carranza ist über einen regionalen Leithorizont direkt mit dem Profil der Fundstelle El Rosario korreliert und bildet ein südliches Äquivalent der Austin Group. Biostratigraphisch repräsentiert die Fundstelle den Grenzbereich zwischen Oberturonium und Unterconiacium.

Die biostratigraphische Einstufung der Ammonitenfauna aus der Fundstelle Los Temporales ergibt ein obersantonisches Alter für diese Fundstelle.

### 8.2. Revision der oberkreidezeitlichen Knochenfischvorkommen in Nordostmexiko

Insgesamt wurden 18 Taxa bearbeitet. Für das Untersuchungsgebiet wurden neun neue Taxa beschrieben. Davon sind sieben Erstnachweise für die westliche Hemisphäre. Unter diesen finden sich vier neue Arten, die im Rahmen dieser Arbeit errichtet wurden. Zusätzlich wurden sechs für das Untersuchungsgebiet publizierte Arten revidiert. Für zwei aus dem Untersuchungsgebiet bekannte Arten wurden erweiterte stratigraphische Reichweiten, bzw. eine neue paläogeographische Position nachgewiesen. Eine Art wurde zum ersten Mal einer Familie zugeordnet. Darüber hinaus wurden zwei Unterfamilien neu definiert. Insgesamt ergaben die Analysen eine Vielzahl von paläobiologischen und autökologischen Schlussfolgerungen für die hier bearbeiteten Arten, die den einzelnen Diskussionen zu entnehmen sind.

### 8.3. Stratigraphische Entwicklung der mexikanischen Actinopterygier-Vergesellschaftungen in der Kreidezeit

Die Evolutionsdynamik der Fischfaunen ist vom Albium bis zum Santonium durch zwei Phasen gekennzeichnet: Während des Albium und Cenomanium kommt es unter stark schwankenden Umweltbedingungen mehrmals zu hundertprozentigen Turnover der Arten. Die  $\beta$ -Diversität liegt bei 1,0. Ab der Cenomanium-Turonium-Grenze stabilisieren sich die Faunen in der Region. Einzelne Arten besitzen während der mittleren Oberkreidezeit längere stratigraphische Reichweiten, die Turnover-Rate sinkt. Diese Phase korreliert mit insgesamt geringeren Schwankungen des Meeresspiegels, sowie der Paläooberflächentemperatur der Meere. Aufgrund der hohen Sensitivität von Fischen gegenüber veränderten Umweltbedingungen wird ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Evolutionsdynamik und der Fluktuation der Umgebungsbedingungen vermutet.

#### 8.4. Paläobiogeographie der mexikanischen Fischfaunen

Die paläobiogeographischen Muster der mexikanischen Fischfaunen entstanden durch eine Abfolge von Vikarianz- und Ausbreitungsereignissen, die durch die Öffnung des Atlantiks, bzw. durch Klima und Ozeangeometrie-gesteuerten Strömungsregime erzeugt wurden. Im Albium besitzen die Faunen des Golfes von Mexiko einen hohen Anteil an endemischen Formen, die als Reminiszenz an die erste Phase der Öffnung des Atlantiks Vikarianzen mit dem nördlichen Südamerika aufweisen. Zusätzlich weisen einzelne Arten auf vergangene Einwanderungsereignisse von Osten durch den hispanischen Korridor in den Golf hin. Im Cenomanium verstärkt sich im Golf die Einwanderung von Arten aus der westlichen und zentralen Tethys. Das führt in Folge der unterschiedlichen evolutiven Veränderung der Arten auf beiden Seiten des Atlantiks zu einer Reihe von Vikarianzen zwischen den Golf- und den Tethysfaunen. Mit dem Meeresspiegelhöchststand an der Cenomanium-Turonium-Grenze und der Etablierung eines ausgeprägten, westwärts gerichteten, äquatorialen Strömungsregimes durch den Zentralatlantik, nehmen die Einwanderungsereignisse von Osten in den Golf wieder zu. Im Golf, sowie in nordafrikanischen Fundstellen des Unterturonium sind vermehrt die gleichen Arten fest zu stellen. Zu dieser Zeit beginnen auch vermehrt Arten über die im Zuge des Meeresspiegelanstiegs abgesunkene südliche Schwelle vom Golf in den Western Interior Seaway einzuwandern. In der Zeitspanne vom Oberturonium bis ins Santonium existieren kaum noch direkte biogeographische Bezüge zwischen den Faunen östlich und westlich des Atlantiks. Eine Abnahme des äquatorialen Weststroms des Atlantiks, die durch die Öffnung des Südatlantiks verursacht wird, führt zur Abnahme der Arteneinwanderungen in den Golf und bedingt eine Herausbildung von Faunenprovinzen auf beiden Seiten des Atlantiks. Unterstützt durch geringe latitudinale Klimagradiënten kommt es im Coniacium und Santonium zu regionalen Ausbreitungen in nord-südlicher Richtung, welche z. B. in der hier definierten Südlichen Western Interior-Nördlichen Golf-Subprovinz ihren Ausdruck finden.

Insgesamt stellt sich die Evolution und Zusammensetzung der kreidezeitlichen Knochenfischfaunen im Golf von Mexiko als Ursache eines komplizierten Zusammenspiels von wiederholten Einwanderungsereignissen und nachfolgenden Vikarianz- und Aussterbeereignissen dar. Die Geschwindigkeit der Faunenveränderung korreliert dabei mit der Frequenz der Umweltveränderungen.

#### 8.5. Paläoökologie der Fundstelle Vallecillo

Die Fauna des frühturonen Vallecillomeeres besteht aus mindestens vier autochthonen Arten, die ihren gesamten Lebenszyklus im Einzugsbereich der Fundstelle verbrachten (*Rhynchodercetis*, *Nursallia*, *Tselfatia*, Latimeriide). Zusätzlich verbrachten mindestens drei weitere Arten Teile ihres Lebenszyklusses im Vallecillomeer („*Goulimimichthys*“, *Vallecillichthys multivertebatum*, *Belonostomus*). Die weiteren Arten sind entweder sporadische Gäste, oder durch geringe Populationsgrößen gekennzeichnet. Die Analyse der Lokomotionsapparate der vertretenen Arten, sowie die Mageninhalte und die davon abgeleiteten Räuber-Beute-Beziehungen weisen die Vallecillofauna als typische hochpelagische, küstenferne Fischfauna aus, die von schnellschwimmenden Schwarmfischen und Hochseeraubfischen dominiert wurde.

## 9. Literatur

- Agassiz, J. L. R. (1833 -1844). *Recherches sur les Poissons Fossiles*. Petitpierre, Neuchâtel.
- Ahlberg, E. P. (1992): *Coelacanth fins and evolution*. – *Nature* 358: 459.
- Ahlstrom, E. H., Butler, J. L. & Suminda, B. Y. (1976): Pelagic Stromateoid Fishes (Pisces, Perciformes) of the Eastern Pacific: Kind, Distributions, and early life histories and observations on five of these from the Northwest Atlantic. – *Bulletin of Marine Science*, 26/3: 285-402.
- Alvarado-Ortega, J. (2004): Description and relationships of a new ichthyodectiform fish from the Tlayúa Formation (Early Cretaceous: Albian), Puebla, Mexico. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 802-813.
- Alvarado-Ortega, J., Blanco-Piñón, A. & Porras Múzquiz, H. (2006a): Primer registro de Saurodon (Teleostei: Ichthyodectiformes) en la cantera La Mula, Formación Eagle Ford (Cretácico Superior: Turoniano), Múzquiz, Estado de Coahuila, México. – *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 23 (1): 107-112.
- Alvarado-Ortega, J., González-Rodríguez, K. A., Blanco-Piñón, A., Espinosa-Arrubarrena, L. & Ovalles-Damián, E. (2006b): Mesozoic Osteichthyans of Mexico. – In: Vega, F. J., Nyborg, T. G., Perrilliat, M. D. C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Quiroz-Barroso, S. A. (Eds.): *Studies on Mexican Paleontology*. Springer, 169-207.
- Alvarado-Ortega, J., Espinosa-Arrubarrena, L., Blanco, A., Vega, F. J., Benammi, M. & Briggs, D. E. G. (2007): Exceptional preservation of soft tissues in Cretaceous fishes from the Tlayúa Quarry, central Mexico. – *Palaos* 22: 682-685.
- Alvarado-Ortega, J. & Porras-Múzquiz, H. (2009a): Sobre la ocurrencia del pez *Prionolepis* en Mexico. – XI. Congreso Nacional de Paleontología 2009, Linares: Poster.
- Alvarado-Ortega, J. & Porras-Múzquiz, H. (2009b): On the occurrence of *Gillicus arcuatus* (Cope, 1875) (Pisces, Ichthyodectiformes†) in Mexico. – *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 61 (2): 215-224.
- Andrews, J. D. (1982): Anaerobic mortalities of oysters in Virginia caused by low salinities. – *Journal of Shellfish Research* 2(2): 127-132.
- Applegate, S. P. (1996): An overview of the Cretaceous fishes of the quarries near Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. - In: Arratia, G. & Viohl, G.: *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*. Verlag Dr. F. Pfeil, München: 529-538.
- Applegate, S. P. & Espinoza-Arrubarrena, L. (1982): Lithographic limestone like deposits in Tepexi de Rodríguez, Puebla, Mexico. – 42th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Mexico City, Field guide for the excursion: 1-39.
- Applegate, S. P., Espinoza-Arrubarrena, L., Alvarado-Ortega, J. & Benammi, M. (2006): Revision of the recent investigations in the Tlayúa quarry. – In: Vega, F. J., Nyborg, T. G., Perrilliat, M. D. C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Quiroz-Barroso, S. A. (Eds.): *Studies on Mexican Paleontology*. Springer: 275-304.
- Arambourg, C., (1943): Notes préliminaire sur quelques poissons fossiles nouveaux. – *Bulletin de la Société géologique de France* 13: 281-285.
- Arambourg, C., (1954), Les poissons crétacés du Jebel Tselfat (Maroc): Notes et Mémoires. - Service des Mines et de la Carte Géologique du Maroc 118: 1-188.
- Arratia, G. (1991): The caudal skeleton of Jurassic teleosts; a phylogenetic analysis. – In: Chang, M.-M., Liu, Y.-H. & Zhang, G.-R. (eds.): *Early Vertebrates and Related Problems in Evolutionary Biology*, Beijing: 249-340.
- Arratia, G. (1994): Phylogenetic and palaeobiogeographic relationships of the varasichthyid group (Teleostei) from the Jurassic of Central- and southamerica. – *Revista Geológica de Chile* 21,1: 119-155.
- Arratia, G. (2001): The sister-group of Teleostei: *Consensus* and disagreements. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(4): 767-773.

- Arratia, G. (2004): Mesozoic halecostomes and the early radiation of teleosts. - In: Arratia, G. & Tintori A. (eds.): Mesozoic Fishes 3, Systematics, Paleoenvironment & Biodiversity, Dr. Friedrich Pfeil, München: 279-315.
- Arratia, G. & Chorn, J. (1998): A new primitive acanthomorph fish from the Greenhorn Formation (Late Cretaceous) of Nebraska). - Journal of Vertebrate Paleontology 18(2):301-314.
- Arratia, G. & Herzog, A. (2007): A new Halecomorph fish from the Middle Triassic of Switzerland and its systematic implications. – Journal of Vertebrate Paleontology 27(4):838–849.
- Arratia, G. & Schultze, H.-P. (Eds. 1997): Mesozoic fishes 2 – Systematics and Fossil Record. - Friedrich Pfeil, München: 1-604.
- Arratia, G. & Schultze, H.-P. (1997b): Mesozoic fishes from Chile. – in: Arratia, G. & Schultze, H. P. (Eds.): Mesozoic fishes 2 – Systematics and Fossil Record. - Friedrich Pfeil, München:565-593.
- Arratia, G., Schultze, H.-P. & Casciotta, J. (2001): Vertebral column and associated elements in Dipnoans and comparison with other fishes: development and homology. – Journal of Morphology 250: 101-172.
- Arratia, G. & Viohl, G. (Eds. 1996): Mesozoic Fishes – Systematics and Paleocology. – Friedrich Pfeil, München: 1-576.
- Arthur, M. A. & Sageman, B. B. (2004): Sea-level control on source-rock development: Perspectives from the Holocene Black Sea, the Mid-Cretaceous Western Interior Basin of North America, and the Late Devonian Appalachian Basin. – The Deposition of Organic-Carbon-Rich Sediments: Models, Mechanisms, and Consequences SEPM Special Publication 82: 35-59.
- Ax, P. (1984): Das phylogenetische System. – Fischer: 349 pp.
- Bailey, R. G. (2002): Ecoregions. – In Orme, A. R. (2002): The Physical Geography of North America. – Oxford University Press: 235 - 248.
- Bannikov, A. F. & Bacchia, F. (2005): New species of the Cenomanian Eurypetygii (Pisces, Teleostei) from Lebanon. – Palaeontological Journal 39 (5): 514-522.
- Bardack, D. (1965): Anatomy and evolution of chirocentrid fishes. – The university of Kansas paleontological contributions 10: 1-88.
- Bardack, D. (1968): *Belonostomus* sp., the first holostean from the Austin Chalk (Cretaceous) of Texas. – Journal of Paleontology 42(5): 1307-1309.
- Bardack, D. & Sprinkle, G. (1969): Morphology and Relationships of Saurocephalid Fishes. - Fieldiana Geology 16: 297-340.
- Bardack, D. & Teller-Marshall, S. (1980): Tselfatia, a Tethyan Cretaceous Teleost: First records from North America and Yugoslavia. – Journal of Paleontology 54/5: 1075-1083.
- Barthel, K. W., Swinburne, N. H. M. & Conway-Morris, S. (1990): Solnhofen, a study in Mesozoic palaeontology. – Cambridge University Press, Cambridge: 1-236.
- Baumgartner, P. O., Rojas-Agramonte, Y., Sandoval-Gutierrez, M., Urbani, F., Garcia-Delgado, D., Garban, G. & Perez Rodriguez, M. (2013): Late Jurassic breakup of the Proto-Caribbean and circum-global circulation across Pangea. – Geophysical Research Abstracts 15.
- Baur, G. (1886): Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. Biologisches Centralblatt 6, 332-342.
- Benammi, M., Alvarado-Ortega, J. & Urrutia-Fucugauchi, J. (2006): Magnetostratigraphy of the lower Cretaceous strata in Tlayúa Quarry, Tepexi de Rodriguez, State of Puebla, Mexico. – Earth, Planets & Space 58/10: 1295-1302.
- Bice, K. L., Birgel, D., Meyers, P. A., Dahl, K. A., Hinrichs, K.-U. & Norris, R. D. (2006): A multiple proxy and model study of Cretaceous upper ocean temperatures and atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. – Paleoceanography 21. doi:10.1029/2005PA001203.
- Blanco-Piñón, A. (2003): Peces Fósiles de la Formación Agua Nueva (Turoniano) en el Municipio de Vallecillo, Nuevo León, NE-México. PhD Thesis, Universidad Autónoma de Nuevo León, Linares, 1-343.

- Blanco-Piñón, A., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J. G., Frey, E., Adatte, T. & González, A. H. (2002): Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico Tardío en el noreste de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 18: 196-199.
- Blanco-Piñón, A., Frey, E., Stinnesbeck, W. & López-Oliva, J. G. (2002): Late Cretaceous (Turonian) fish-assembly from Vallecillo, Northeastern Mexico. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 225: 39-54.
- Blanco-Piñón, A. & Alvarado-Ortega, J. (2005a): New dercetid fish (Aulopiformes: Teleostei) from the early Turonian of Vallecillo, NE Mexico. – In: Poyato-Ariza, F. J. (Ed.): *Fourth international Meeting on Mesozoic Fishes – Systematics, Homology, and Nomenclature; extended abstracts*, Madrid (UAM Ediciones): 43-46.
- Blanco-Piñón, A. & Alvarado-Ortega, J. (2005b): Fishes from La Mula Quarries, a new Late Cretaceous locality from the vicinity of Múzquiz, Coahuila, NE Mexico. – In: Poyato-Ariza, F. J. (Ed.): *Fourth international Meeting on Mesozoic Fishes – Systematics, Homology, and Nomenclature; extended abstracts*, Madrid (UAM Ediciones): 37-41.
- Blanco-Piñón, A. & Alvarado-Ortega, J. (2007). Review of *Vallecillichthys multivertebatum* multivertebatum (Teleostei: Ichthyodectiformes), a Late Cretaceous (early Turonian) “Bulldog fish” from northeastern Mexico. – *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 24: 450-466.
- Blanco-Piñón, A., Garibay-Romero, L.M., & Alvarado-Ortega, J. (2007): The oldest stratigraphic record of the Late Cretaceous shark *Ptychodus mortoni* Agassiz, from Vallecillo, Nuevo León, northeastern Mexico. – *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 24(1): 25-30.
- Blanco, A. & Cavin, L. (2003): New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico). – *Palevol* 2: 299 - 306.
- Blanco, A. & Alvarado-Ortega, J. (2006): *Rhynchodercetis* regio, sp. nov., a dercetid fish (Teleostei, Aulopiformes) from Vallecillo, Nuevo León state, northeastern Mexico. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (3): 552-558.
- Blanco, A., Alvarado-Ortega, J. & Gallo, V. (2008): *Robertichthys riograndensis* from the Lower Turonian (Upper Cretaceous) Vallecillo Lagerstätte, NE-Mexico: Description and relationships. – In: Arratia, G., Schultze, H.-P. & Wilson, M. V. H. (Eds.): *Mesozoic Fishes 4 - Homology and Phylogeny*: 389-397. München (Verlag Dr. F. Pfeil).
- Blot, J. (1987): L'ordre des Pycnodontiformes. – *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca V. Museo civico di storia naturale*: 1-169.
- Bock, W. J. (1979): The synthetic explanation of macroevolutionary change – A reductionistic approach. – *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 13: 20-69.
- Bravo-Cuevas, V. M., González-Rodríguez, K. A., Esquivel-Macías, C. & Fielitz, C. (2009): Advances on Stratigraphy and Paleontology of the Muhi Quarry from the Mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) of Hidalgo, Central Mexico. - *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61/2: 155-165.
- Brett, J. R. (1969): Temperature and fish. – *Chesapeake science* 10: 275-276.
- Brito, P. M. (1997): Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque: ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques. – *Geodiversitas* 19/4: 681-768.
- Brito, P. M. (1999): The caudal skeleton complex of aspidorhynchids (Actinopterygii, Halecostomi): phylogenetic implications. – in: Arratia, G. & Schultze, H.-P. (eds.): *Mesozoic fishes 2 – Systematics and Fossil Record*: 249-264; Friedrich Pfeil, München.
- Brito, P. M. (1999b): Description of *Aspidorhynchus arawaki* from the Late Jurassic of Cuba (Actinopterygii: Halecostomi). – in: Arratia, G. & Schultze, H.-P. (eds.): *Mesozoic fishes 2 – Systematics and Fossil Record*: 239-248; Friedrich Pfeil, München.
- Brito, P. M. & Suárez, M. E. (2003): Late Cretaceous *Belonostomus* (Pisces, Actinopterygii, Aspidorhynchidae) from Algarrobo, Chile, with comments on aspidorhynchid paleodistribution in South America. – *Revista Geológica de Chile* 30/1: 117-127.
- Brito, P. M. & Yabumoto, Y. (2011): An updated review of the fish faunas from the Crato and Santana formations in Brazil, a close relationship to the Tethys fauna. – *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History Ser. A*, 9: 107–136.

- Brundin, L. (1972): Phylogenetics and Biogeography. – *Systematic Biology* 21: 69-79.
- Buchy, M.-C., 2007, Mesozoic marine reptiles from north-east Mexico: description, systematics, assemblages and palaeobiogeography: University of Karlsruhe, Germany, unpublished PhD thesis, 87 pp. Available online at: <http://digbib.ubka.uni-karlsruhe.de/volltexte/1000007307>
- Buchy, M.-C., Smith, K. T., Frey, E., Stinnesbeck, W., González González, A.H., Iffrim, C., López Oliva, J.G. & Porras-Muzquiz, H. (2004): Preliminary catalogue of marine squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of northeastern Mexico. – First Mosaraur Meeting, Abstractbook and Fieldguide: Netherlands, Maastricht, Naturhistorisch Museum Maastricht, 17-23.
- Buchy, M.-C., Smith, K.T., Frey, E., Stinnesbeck, W., González González, A.H., Iffrim, C., López Oliva, J.G. & Porras-Muzquiz, H. (2005): Annotated catalogue of marine squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of northeastern Mexico. – *Netherlands Journal of Geosciences* 84(3): 195-205.
- Buchy, M.-C., Smith, K.T. (2011): New portions of the holotype of *Vallecillosaurus donrobertoi* (Squamata, Mosasauoidea) from the early Turonian (Upper Cretaceous) of Mexico. – In Calvo, J., Porfiri, J., González Riga, B., Dos Santos, D. (Eds.). – *Paleontología y dinosaurios desde América Latina: Mendoza, Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo*: 47-55.
- Burrell, V. G., Jr. (1986): Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (South Atlantic) – American oyster. – U.S. Fisheries Wildlife Service Biological Report 82 (11.57). U.S. Army Corps of Engineers Tr EL-82-4: 1-17.
- Burridge, C. P., McDowall, R. M., Craw, D., Wilson, M. V. H. & Waters, J. M. (2012): Marine dispersal as a pre-requisite for Gondwanan vicariance among elements of the galaxiid fish fauna. – *Journal of Biogeography* 39: 306-321.
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Ryu, H. Y., Sbeglia, G. S., Spagnolo, F., Waldron, J. B., Warsi, O. & Wiens, J. J. (2012): How does climate change cause extinction? – *Proceedings of the Royal Society B*. published online: doi: 10.1098/rspb.2012.1890.
- Carrasco, B. (1970): La Formación El Abra (Formación el Doctor) en la Plataforma Valles-San Luis Potosí. – *Revista del Instituto Mexicano del Petróleo* 2: 97-99.
- Casamiquela, R. M. (1992): Notas sobre vertebrados de la frontera Cretácica-Terciaria II. La Presencia del Aspidorrinquido (Osteichthyes, Aspidorhynchiformes) en la Formation Coli Toro (Maastrichtiense) ingeniero jacobacci, Rio Negro. – *Mundo Ameghiniano* 11: 9-18.
- Cavender, T. (1966) The caudal skeleton of the Cretaceous teleosts *Xiphactinus*, *Ichthyodectes*, and *Gillicus*, and its bearing on their relationships with *Chirocentrus*. – *Occasional papers of the Museum of zoology, University of Michigan* 650:1-15.
- Cavin, L. (1995): *Goulimimichthys arambourgi* n. g., n. sp., un Pachyrhizodontidae (Actinopterygii, Teleostei) d'une nouvelle localité à nodules fossilifères du Turonien inférieur marocain. – *Comptes Rendus de Academie de la Science Paris, Sciences de la terre et des planets* 321: 1049-1054.
- Cavin, L. (1997): Nouveaux Teleostei du gisement du Turonien inférieur de Goulmima (Maroc). – *Comptes Rendus de Academie de la Science Paris, Sciences de la terre et des planets* 325: 719-724.
- Cavin, L. (2001): Osteology and phylogenetic relationship of *Goulimimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. – *Eclogae Geologicae Helveticae* 94: 509-535.
- Cavin, L. (2008): Palaeobiogeograph of Cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii). In Cavin, L., Longbottom, A. & Richter, M. (eds.): *Fishes and the Break-up of Pangaea*. Geological Society, London, Special Publications 295, 165-183.
- Cavin, L., Alexopolos, A. & Piuze, A. (2012): Late Cretaceous (Maastrichtian) ray-finned fishes from the Island of Gavdos, southern Greece, with comments on the evolutionary history of the aulopiform teleost *Enchodus*. – *Bulletin de la Société Geol. France*.
- Cavin, L. & Forey, P. L. (2007): Using ghost lineages to identify diversification events in the fossil record. – *Biology letters* 3: 201-204.

- Cavin, L., Forey, P. L. & Lécuyer, C. (2007): Correlation between environment and Late Mesozoic ray-finned fish evolution. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 245: 353-367.
- Cavin, L., Forey, P. L., Buffetaut, E. & Tong, H. (2005): Latest European coelacanth shows Gondwanan affinities. – *Biology letters* 2005,1: 176-177.
- Cavin, L., Forey, P. L. & Giersch, S. (2012): Osteology of *Eubiodectes libanicus* (Pictet & Humbert, 1866) and some other ichthyodectiformes (Teleostei): phylogenetic implications. – *Journal of Systematic Paleontology*: DOI:10.1080/14772019.2012.691559.
- Cavin, L. & Grigorescu, D. (2005): A new *Crossognathus* (Actinopterygii, Teleostei) from the Lower Cretaceous of Romania with comments on Crossognathidae relationships – *Geodiversitas* 27 (1): 5-16.
- Cavin, L., Jurkovsek, B. & Kolar-Jurkovsek, T. (2000): Stratigraphic succession of the Upper Cretaceous fish assemblages of Kras (Slovenia). – *Geologija* 43 (2): 165-195.
- Cavin, L., Tong, H., Boudad, L., Meister, C., Piuz, A., Tabouelle, J., Aarab, M., Amiot, R., Buffetaut, E., Dyke, G., Hua, S. & Le Loeuff, J. (2010): Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: An overview. – *Journal of African Earth Sciences* 57: 391–412.
- Cecca, F., Morrone, J. J., & Ebach, M. C. (2011): Biogeographical Convergence and Time-Slicing. Concepts and Methods in Comparative Biogeography. – In: Upchurch, P., McGowan, A. J. & Slater, C. S. C. (Eds.): *Palaeogeography and Palaeobiogeography*. – CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton: 1-12.
- Chalifa, Y. (1989): Two new species of longirostrine fishes from the Early Cenomanian (Late Cretaceous) of Ein-Yarbud, Israel, with comments on the phylogeny of the Dercetidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (3): 314-328.
- Clement, G. (2005): A new Coelacanth (Actinistia, Sarcopterygii) from the Jurassic of France, and the question of the closest relative fossil to Latimeria. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (3): 481-491.
- Clement, G. (2006): *Swenzia*, n. nov., a replacement name for the preoccupied coelacanth genus *Wenzia* CLEMENT, 2005. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (2): 461.
- Coccioni, R. & Galeotti, S. (2003): The mid-Cenomanian Event: prelude to OAE 2. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 190: 427-440.
- Collins, W. D., Bitz, C. M., Blackmon, M. L., Bonan, G. B., Bretherton, C. S., Carton, J. A., Chang, P., Doney, S. C., Hack, J. J., Henderson, T. B., Kiehl, J. T., Large, W. G., McKenna, D. S., Santer, B. D., & Smith, R. D. (2006): The Community Climate System Model Version 3 (CCSM3). - *Journal of Climate* 19: 2122–2143.
- Cope, E. D. (1871): On the fossil reptiles and fishes of the Cretaceous rocks of Kansas. – U. S. Geological Survey Wyoming 4th Annual Report: 385-424.
- Cope, E. D. (1872): On the families of fishes of the Cretaceous Formation of Kansas. - *Proceedings of the American Philosophical Society* 12: 327-357.
- Cope, E. D. (1875): The Vertebrata of the Cretaceous Formations of the West. - *Report of the U.S. Geological Survey of the Territories* 2: 1-303.
- Correns, C. W. (1949): *Einführung in die Mineralogie (Kristallographie und Petrologie)*. Springer, Berlin: 1-458.
- Coulson, A. B., Kohn, M. J. & Barrick, R. E. (2011): Isotopic evaluation of oceanic circulation in the Late Cretaceous North American seaway. – *Nature Geoscience* 4: 852-855.
- Crisci, J. V., Katinas, L. & Posadas, P. (2003): *Historical Biogeography, an introduction*. Harvard University Press, 250 pp.
- Croizat, L. (1958): *Panbiogeography*. – Published by the Author, Caracas.
- Croizat, L., Nelson, G. & Rosen, D., E. (1974): Centers of origin and related concepts. – *Systematic Zoology* 23: 265-287.

- Crook, A. R. (1892): Über einige fossile Knochenfische aus der mittleren Kreide von Kansas. – Inaugural-Dissertation in der Ludwig-Maximilian-Universität zu München, *Palaeontographica* 39: 107-124.
- Cumbaa, S. L., Shimada, K. & Cook, T. D. (2010): Mid-Cenomanian vertebrate faunas of the Western Interior Seaway of North America and their evolutionary, paleobiogeographical, and paleoecological implications. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 295: 199–214.
- Cushing, D. H. (1982): *Climate and Fisheries*. – Academic Press, London.
- Cushing, D. H. (1995): The long-term relationship between zooplankton and fish. - *ICES Journal of Marine Science* 52: 611-626.
- D'Erasmus, G. (1946): L'Ittiofauna Cretacea dei Dintorni do Comeno nel Carso Triestino. *Atti della Regia Accademia delle Scienze fisiche e matematiche della Società Reale di Napoli* II, 1-134.
- De Queiroz, A. (2005): The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. - *Trends in Ecology and Evolution* 20: 68–73.
- Di Dario, F. (2002): Evidence Supporting a Sister-Group Relationship between Clupeoidea and Engrauloidea (Clupeomorpha). *Copeia* 2002, 2, 496-503.
- Dietze, K. (2009): Morphology and phylogenetic relationships of certain neoteleostean fishes from the Upper Cretaceous of Sendenhorst, Germany. – *Cretaceous Research* 30: 559-574.
- Dixon, F. (1850): *Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. - 422 pp.; London (Longman, Brown, Green, and Longmans).
- Dunham, R. J. (1962): Classification of carbonate rocks according to depositional texture. – In: Ham, W. E. (Ed.): *Classification of Carbonate Rocks*. – American Association of Petroleum Geologists Memoir 1: 108-121.
- Ekrt, B., Martin Kost'ák, M., Mazuch M., Voigt, S. & Wiese, F. (2008): New records of teleosts from the Late Turonian (Late Cretaceous) of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) – *Cretaceous Research* 29: 659-673.
- Elder, R. L. & Smith, G. R. (1988): Fish taphonomy and environmental inference in paleolimnology. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 62: 577-592.
- Erba, E. (2004): Calcareous nannofossils and Mesozoic oceanic anoxic events. - *Marine Micropaleontology* 52: 85-106.
- Erdmann, M. V., Caldwell, R. L. & Kasim Moosa, M. K. (1998): Indonesian “king of sea” discovered. – *Nature* 395: 335.
- Espinosa-Arrubarrena, L. & Alvarado-Ortega, J. (2010): Field trip to the Tlayúa quarry. – In González-Rodríguez, K. & Arratia, G.: *Fifth international meeting on Mesozoic fishes – Universidad Autonoma de Estado de Hidalgo*: 89-113.
- Estes, R. (1964): Fossil vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation eastern Wyoming. – *University of California publications in geological sciences* 49: 1-180.
- Fierstine, H. L. & Walters, V. (1968): Studies in locomotion and anatomy of scombroid fishes. – *Memoirs of the Southern California Academy of Science* 6: 1-34.
- Fielitz C. (1996): A Late Cretaceous (Turonian) ichthyofauna from Lac des Bois, Northwest Territories, Canada, with paleobiogeographic comparisons with Turonian ichthyofaunas of the Western Interior Seaway. – *Canadian Journal of Earth Science* 33 (10): 1375-1389.
- Fielitz C. (2004): The phylogenetic relationships of the Enchodontidae (Teleostei: Aulopiformes). – In: G. Arratia, M.V.H. Wilson & R. Cloutier, Eds., *Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates*, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 619-634.
- Fielitz C. & Shimada, K. (1999): A new species of *Bananogmius* (Teleostei: Tselfatiformes) from the upper Cretaceous Carlile Shale of Western Kansas. – *Journal of Paleontology* 73 (3): 504-511.
- Fielitz C. & González-Rodríguez K. A. (2008): A new species of *Ichthyotringa* from the El Doctor Formation (Cretaceous), Hidalgo, Mexico. – In: Arratia, G., Schultze, H.-P. & Wilson, M. V. H.

- (Eds.): Mesozoic Fishes 4 - Homology and Phylogeny: 373-388. München (Verlag Dr. F. Pfeil).
- Fielitz C. & González-Rodríguez K. A. (2010): A New Species of *Enchodus* (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Cretaceous (Albian to Cenomanian) of Zimapán, Hidalgo, México. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 5: 1343-1351.
- Fillon, R. H. (2007): Mesozoic Gulf of Mexico basin evolution from a planetary perspective and petroleum system implications. - *Petroleum Geoscience* 13/2:105-126
- Ford, E. (1941): Vertebral variation in Teleostean fishes. II. The Herring (*Clupea harengus* L.). *Journal of the Marine Biological Association* 25, 151-172.
- Forey, P. L. (1973): A revision of the Elopiform fishes fossil and recent. – *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology Supplement* 10: 1-222.
- Forey, P. L. (1977): The Osteology of Notelops WOODWARD, *Rhacolepis* AGASSIZ and *Pachyrhizodus* DIXON (Pisces: Teleostei). - *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 28: 125-204.
- Forey, P. L. (1988): Golden jubilee for the coelacanth *Latimeria chalumnae*. – *Nature* 336, 6201: 727-732.
- Forey, P. L. (1998): History of the Coelacanth fishes. – 419 pp.; Chapman & Hall.
- Forey, P. L., Yi, L., Patterson, C. & Davies, C. E. (2003): Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Journal of Systematic Palaeontology* 1, 227-330.
- Forster, A., Schouten, S., Baas, M. & Sinninghe Damsté, J. S. (2007): Mid-Cretaceous (Albian-Santonian) sea surface temperature record of the tropical Atlantic Ocean. – *Geology* 35: 919-922.
- Frey, E. & Herkner, B. (1993): Artbegriff versus Evolutionstheorie? – *Carolinea Beiheft* 8: 86 pp.
- Frey, E., Sues, H.-D. & Munk, W. (1997): Gliding Mechanism in the Late Permian Reptile *Coelurosauravus*. - *Science* 275: 1450- 1452.
- Frey, E., Buchy, M.-C., Stinnesbeck, W., González-González, A. H. & di Stefano, A. (2006): *Muzquizopteryx coahuilensis* n.g., n. sp., a nyctosaurid pterosaur with soft tissue preservation from the Coniacian (Late Cretaceous) of northeast Mexico (Coahuila). – *Oryctos* 6, 19-39.
- Frey, E., Elgin, R. A., Stinnesbeck, W., Padilla-Gutiérrez, J.-M., Ifrim, C., Giersch, S. & González-González, A. H. (2012): A new specimen of nyctosaurid pterosaur, cf. *Muzquizopteryx* sp. from the Late Cretaceous of northeast Mexico. – *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 29/1: 131-139.
- Friedrich, O., Richard D. Norris, R. D. & Erbacher, J. (2012): Evolution of middle to Late Cretaceous oceans - A 55 m.y. record of Earth's temperature and carbon cycle. – *Geology* 40: 107-110.
- Frickhinger, K. A. (1991): *Fossilienatlas Fische*. – Mergus, Melle: 1-1088.
- Frickhinger, K. A. (1999): *Die Fossilien von Solnhofen, Band 2*. – Goldschneck-Verlag, Korb: 1-190.
- Froese, R. & D. Pauly (Eds.): (2012): *FishBase*. - World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (08/2012).
- Fuchs, D., Stinnesbeck, W., Ifrim, C., Giersch, S., Padilla Gutierrez, J. M. & Frey, E. (2010): *Glyphteuthis rhinophora* n. sp., a trachyteuthidid (Coleoidea, Cephalopoda) from the Cenomanian (Late Cretaceous) of Mexico. – *Paläontologische Zeitschrift* 84/4: 523-532.
- Gale, A. S. (2000): The Cretaceous world. – in Culver, S. J. & Rawson, P. F.: *Biotic response to global change. The Last 145 Million years*. Cambridge, The Natural History Museum: 1-19.
- Gale, A. S. (2003): A short cold event in the Mid Cenomanian; evidence of ice? - EGS - AGU - EUG Joint Assembly, Abstracts from the meeting held in Nice, France, 6 – 11.
- Gale, A.S., Hardenbol, J., Hathway, B., Kennedy, W. J., Young, J. R. & Phansalkar, V. (2002): Global correlation of Cenomanian (Upper Cretaceous) sequences: Evidence for Milankovitch control on sea level. – *Geology* 30: 291–294.
- Galeotti, S., Rusciadelli, G., Sprovieri, M., Lanci, L., Gaudio, A. & Pekar, S. (2009): Sea-level control on facies architecture in the Cenomanian–Coniacian Apulian margin (Western Tethys): A

- record of glacio-eustatic fluctuations during the Cretaceous greenhouse? – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 276, 1–4: 196–205.
- Galtsoff, P. S. (1964): The American oyster, *Crassostrea virginia* Gmelin. – U.S. Fisheries Wildlife Service Bulletin 64: 1-480.
- Gaudant, M. (1969): Sur quelques nouveaux poissons Bérycoïdes Crétacés du Mont Liban. – *Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient* 10: 273-283.
- Gaudant, M. (1975): Sur la découverte de deux nouveaux Coelacanthes fossiles au Liban et la disparition apparente des Actinistiens au Crétacé. – *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris, Série D, Sciences naturelles*, 280: 959-962.
- Gayet, M. (1980): Contribution à l'Étude anatomique et systématique des poissons Cénomaniens du Liban, Anciennement Placés dans les Acanthoptérygiens. - *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 44, Série C: 1-149.
- Giersch, S. (2004): Die Fauna aus den mittelmiozänen Krokodilschichten der Bohlinger Schlucht, ein Beitrag zur Biostratigraphie und Paläoökologie der Oberen Süßwassermolasse. – *Carolinea* 62: 5-50.
- Giersch, S. (2013): Fische – die unendliche Vielfalt des Schwimmens. – In: Lenz, N. & Frey, E. (Hrsg.): *Bodenlos – Durch die Luft und unter Wasser*. – *Karlsruher Naturhefte* No. 5. Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe: 56-85.
- Giersch, S., Frey, E., Stinnesbeck, W. & Gonzalez Gonzalez, A. H. (2010a): *Pachyrhizodus caninus* Cope, 1872 (Teleostei, Crossognathiformes) from the early Turonian of Vallecillo (Mexico). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 258/2: 219-228.
- Giersch, S., Padilla Gutierrez, J. M., Frey, E., Ifrim, C., Stinnesbeck, W. & González-González, A. H. (2010b): Preparation of fossil fishes from Vallecillo - improved methods allows for detailed anatomical studies. – *Fifth international meeting on Mesozoic fishes - Universidad Autonoma de Estado de Hidalgo, Abstract book*: 44.
- Giersch, S., Frey, E., Ifrim, C. & Stinnesbeck, W. & Padilla-Gutiérrez, J. M. (2011): *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. (Clupeiformes, Teleostei) from the Late Cretaceous (Cenomanian) Plattenkalk deposits of Coahuila (NE Mexico). – *Swiss Journal of Geosciences* 104 (Suppl.1): 73-84.
- Götte, M. (1990): Halotektonische Deformationsprozesse in Sulfatgesteinen der Minas Viejas-Formation (Ober-Jura) in der Sierra Madre Oriental, Nordost-Mexiko. – *Dissertation, Technische Hochschule Darmstadt*: 1-268.
- Goldhammer, R. K. (1999): Mesozoic sequence stratigraphy and paleogeographic evolution of north east Mexico. – In C. Bartolini, J. L. Wilson, and T. F. Lawton (eds.), *Sedimentary and tectonic history of north central Mexico*. Geological Society of America Special Paper 340: 1–31.
- Goldhammer, R. K. & Johnson, C. A. (2001): Middle Jurassic – Upper Cretaceous paleogeographic evolution and sequence-stratigraphic framework of the northwest Gulf of Mexico rim. – In: Bartolini, C., Buffler, R. T. & Cantú-Chapa (Eds.): *The western Gulf of Mexico basin: tectonics, sedimentary basin and petroleum systems*. – *The American Association of Petroleum Geologists Memoir* 75: 45-81.
- Golonka, J. (2000): *Cambrian – Neogene Paleotectonic Maps*. – *Habilitationsschrift an der Universität Jagiellonski Kraków*: 1-125 & 36 Tafeln.
- González Rodríguez, K. A., Applegate, S. P. & Espinosa-Arrubarrena, L. (2004): A New World Macrosemiidae (Neopterygii: Halecostomi) genus in the Albian of Tepexi de Rodríguez, Puebla, Central Mexico. – *Journal of vertebrate paleontology* 24/2: 281-289.
- González Rodríguez, K. A. & Reynoso, V. H. (2004): A new Notagogus (Macrosemiidae: Halecostomi) species from the Albian Tlayúa quarry, Central Mexico. – In: Arratia, G. & Tintori, A. (Eds.): *Mesozoic Fishes – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. München (Verlag Dr. F. Pfeil): 265-278.
- González Rodríguez, K. A. & Fielitz, C. (2008): A new species of acanthomorph fish from the Upper Cretaceous Muhi Quarry, Hidalgo, Central Mexico. – In: Arratia, G., Schultze, H.-P. & Wilson, M. V. H. (Eds.): *Mesozoic Fishes 4 - Homology and Phylogeny*: 399-411. München (Verlag Dr. F. Pfeil).

- Goody, P. (1969): The Relationships of certain Upper Cretaceous Teleosts with special reference to the Myctophoids. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Supplement 7, 1-255.
- Goody, P. (1976): *Enchodus* (Teleostei: Enchodontidae) from the Upper Cretaceous Pierre Shale of Wyoming and South Dakota with an evaluation of the North American Enchodontid species. – *Palaeontographica Abt. A* 152, 4-6: 91-122.
- Gosline, W. A. (1971): *Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes*. – University of Hawaii: 1-216.
- Grande, L. (1985a). Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 181, 231-372.
- Grande, L. (1985b): The use of paleontology in systematics and biogeography, and a time control refinement for historical biogeography. – *Paleobiology* 11(2): 234-243.
- Grande, L. & Bemis, W. E. (1998): A comprehensive phylogenetic study of Amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, Supplement Memoir 4, 18 (1): 1-690.
- Grasshoff, M. (1993): Taxonomie im Konflikt mit Evolutionsdenken. - In: Frey, E. & Herkner, B. (Eds.): *Artbegriff versus Evolutionstheorie?* – *Carolinea Beiheft* 8: 45-52.
- Grbec, B., Dulcic, J. and Morovic, M. (2002): Long-term changes in landings of small pelagic fish in the eastern Adriatic – possible influence of climate oscillations over the Northern Hemisphere. – *Climate Research* 20: 241–252.
- Hakel, M. & Stewart, J. (2003): A nearly complete skeleton of *Pachyrhizodus caninus*. - *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 58A.
- Hallam, A. (1983): Early and mid-jurassic molluscan biogeography and the establishment of the central Atlantic seaway. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 43, 3–4: 181–193.
- Hancock, J. M. (1991): Ammonite scales for the Cretaceous System. – *Cretaceous Research* 12, 259-291.
- Hart, M. B. & Leary, P. N. (1991): Stepwise mass extinctions: the case for the Late Cenomanian event. - *Terra nova* 3: 142-147.
- Hay, O. P. (1898): Notes on species of *Ichthyodectes*, including the new species *I. cruentus*, and on the related and herein established genus *Gillicus*. – *American Journal of Science* 6: 225-232.
- Hay, O.P. (1903): On a collection of Upper Cretaceous fishes from Mount Lebanon, Syria, with descriptions of four new genera and nineteen new species. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* 19: 395-451.
- Heads, M. (2005): Towards a panbiogeography of the seas. – *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 675-723.
- Helfman, G. S., Collette, B. B. & Facey, D. E. (1997): *The diversity of fishes*. Blackwell Science, 1-528.
- Hennig, W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag Berlin O 17: 370 pp.
- Hofbauer, G. (2001): Aktualismus und die Prinzipien erdgeschichtlicher Forschung. – *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften*: 152: 109-127.
- Hu, X., Wagreich, M. & Yilmaz, I. O. (2012): Marine rapid environmental/climatic change in the Cretaceous greenhouse world. – *Cretaceous Research* 38: 1-6.
- Huber, B. T., Hodell, D. A. & Hamilton, C. P. (1995): Middle - Late Cretaceous climate of the southern high latitudes: Stable isotopic evidence for minimal equator-to-pole thermal gradients. - *GSA Bulletin* 107: 1164–1191.
- Hückel, U. (1970): Die Fischschiefer von Haqel und Hjoula in der Oberkreide des Libanon. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 135 (2): 113-149.
- Hunn, C. A. & Upchurch, P. (2001): The importance of Time/Space in Diagnosing the Causality of Phylogenetic Events: Towards a “Chronobiogeographical” Paradigm? – *Systematic Biology* 50(3): 391-407.

- Ifrim, C. (2006) The Fossilifers at Vallecillo, north-eastern Mexico: Pelagic Plattenkalks related to Cenomanian-Turonian boundary anoxia. – PhD Thesis, Universität Karlsruhe: 1-151.
- Ifrim, C., Stinnesbeck, W. & Frey, E. (2007): Upper Cretaceous (Cenomanian-Turonian and Turonian-Coniacian) open marine Plattenkalk deposits in NE Mexico. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 245: 71-81.
- Ifrim, C. & Stinnesbeck, W. (2008): Cenomanian-Turonian high-resolution biostratigraphy of north-eastern Mexico and its correlation with the GSSP and Europe. – *Cretaceous Research* 29(5/6): 943-956.
- Ifrim, C., Buchy, M.-C., Smith, K. T. & Giersch, S. (2008): Paleoenvironment and preliminary description of Early Turonian (Late Cretaceous) aquatic squamates from Vallecillo, North-Eastern Mexico. – *Fort Hays Studies, Special Issue 3*: 47-62.
- Ifrim, C., Giersch, S., González González, A. H., Stinnesbeck, W., Frey, E. & López-Oliva, J. G. (2010): The Turonian platy limestone at Vallecillo, Nuevo León, and its fishes. – In González-Rodríguez, K. & Arratia, G. – Fifth international meeting on Mesozoic fishes – Universidad Autónoma de Estado de Hidalgo, Abstract book: 119 – 134.
- Ifrim, C., Götz, S., Stinnesbeck, W., (2011): Fluctuations of the oxygen minimum zone at the end of OAE 2 reflected by benthic and planktic fossils. *Geology* 39, 1043-1046.
- Ingersoll, R. V. & Busby, C. J. (1995): Tectonics of sedimentary basins. – In: Busby, C. J. & Ingersoll, R. V. (Eds.): *Tectonics of sedimentary basins*. Blackwell Science: 1-51.
- Inoue, J. G., M. Miya, B. Venkatesh and M. Nishida (2005): The mitochondrial genome of Indonesian coelacanth *Latimeria menadoensis* (Sarcopterygii: Coelacanthiformes) and divergence time estimation between the two coelacanths. – *Gene* 349: 227 - 235.
- Johnson, C. C. (1999): Evolution of Cretaceous surface current circulation patterns, Caribbean and Gulf of Mexico. – In: Barrera, E. & Johnson, C. C. (Eds.): *Evolution of the Cretaceous Ocean-Climate System*. – The geological Society of America Special Paper 332: 329-343.
- Johnson, G. D. & Patterson, C. (1993): Percomorph Phylogeny: a survey of Acanthomorphs and a new proposal. – *Bulletin of Marine Science*, 51/1: 554-626.
- Jordan, D.S. (1924): A collection of fossil fishes in the University of Kansas, from the Niobrara Formation of the Cretaceous. – *The Kansas University Science Bulletin* 15 (2): 219-233.
- Kashiyama, Y., Fastovsky, D.E., Rutherford, S., King, J. & Montellano, M. (2004): Genesis of a locality of exceptional fossil preservation: paleoenvironments of Tepexi de Rodríguez (mid-Cretaceous, Puebla, Mexico). – *Cretaceous Research* 25: 153-177.
- Kauffman, E. G. (1973): Cretaceous Bivalvia. – In: Hallam, A. (Ed.): *Atlas of Paleobiography*. Elsevier, Amsterdam, London, New York: 353-383.
- Kauffman, E. G. (1984): Paleobiogeography and evolutionary response dynamic in the Cretaceous Western Interior Seaway of North America. – In: Westermann, G. E. G. (Ed.): *Jurassic-Cretaceous Biochronology and Paleogeography of North America*. – Geological Association of Canada Special Paper 27: 273-306.
- Keller, G. (2008): Cretaceous climate, volcanism, impacts, and biotic effects: - *Cretaceous Research* 29: 754-771.
- Kennedy, W. J. & Cobban, W. A. (1990): Cenomanian ammonite faunas from the Woodbine formation and the lower part of the Eagle ford group, Texas. – *Paleontology* 33: 55–154.
- Kennedy, W. J. & Cobban, W. A. (1991a): Upper Cretaceous (upper Santonian) Boehmoceras fauna from the Gulf Coast region of the United States. – *Geological Magazine*, 128 (2): 167-189.
- Kenedy, W. J. & Cobban, W. A. (1991b): Stratigraphy and interregional correlations of the Cenomanian-Turonian transition in the Western Interior of the United States near Pueblo, Colorado; a potential boundary stratotype for the base of the Turonian stage. – *Newsletters on Stratigraphy* 24, 1-33.
- Kennedy, W. J., Walaszczyk, I. & Cobban, W. A. (2000): Pueblo, Colorado, USA, candidate global boundary stratotype section and point for the base of the Turonian stage of the Cretaceous, and for the base of the middle Turonian substage, with a revision of the Inoceramidae (Bivalvia). – *Acta Geologica Polonica* 50: 295-334.

- Kennedy, W. J., Cobban, W. A., Hancock, J. M. & Gale, A. S. (2005): Upper Albian and Lower Cenomanian ammonites from the Main Street Limestone, Grayson Marls and Del Rio Clay in northeast Texas. *Cretaceous Research* 26, 394-428.
- Khalloufi, B., Ouarhache, D. & Lelièvre, H. (2010a): New paleontological and geological data about Jbel Tselfat (Late Cretaceous of Morocco). – *Historical Biology* 22: 50-77.
- Khalloufi, B., Zaragüeta-Bagils, R. & Lelièvre, H. (2010b): *Rhombichthys intocabilis*, gen. et sp. nov. (Ellimmichthyiformes, Clupeomorpha, Teleostei) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Ein Yarbud, Middle East: Anatomical description and phylogenetic implications. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (1): 57-67.
- Kim, H., Kimura, S., Shinoda, A., Kitagawa, T., Sasai, Y., & Sasaki, H. (2007): Effect of El Niño on migration and larval transport of the Japanese eel (*Anguilla japonica*). – *ICES Journal of Marine Science* 64: 1387–1395.
- Kner, R. (1863): Über einige fossile Fische aus den Kreide- und Tertiärschichten von Comen und Podsusued. – *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Wien* 48: 126-148.
- Kötter, R. (2001): Zur methodologischen Struktur des Aktualismusprinzips. – *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften* 152: 129-141.
- Kominz, M. A., Browning, J. V., Miller, K. G., Sugarman, P. J., Mizintsevaw S. & Scotese, C. R. (2008): Late Cretaceous to Miocene sea-level estimates from the New Jersey and Delaware coastal plain coreholes: an error analysis. – *Basin research* 20: 211-226.
- Kramer, E. 1960: Zur Form und Funktion des Lokomotionsapparates der Fische. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 163, 1-36.
- Krajnović-Ozretić, M. & Žikić, R. (1978): Analysis of vertebral number of the sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) from the Adriatic Sea. *Thalassia Jugoslavica* 14, 313-321.
- Kraus, O. (2000): Internationale Regeln für die zoologische Nomenklatur. – *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 34: 1-232.
- Kriwet, J. & Klug, S. (2008): Diversity and biogeography patterns of Late Jurassic neoselachians (Chondrichthyes, Elasmobranchii). – In Cavin, L., Longbottom, A. & Richter, M. (eds.): *Fishes and the Break-up of Pangaea*. – Geological Society, London, Special Publications: 295: 55-69.
- Kühne, W. G. 1961: Präparation von flachen Wirbeltierfossilien auf künstlicher Matrix. – *Paläontologische Zeitschrift* 35(3/4), 251-252.
- Laitiy, J. E. (2002): Desert Environments. – In: Orme, A. R. (2002): *The Physical Geography of North America*. – Oxford University Press: 380-401.
- Lambe, L. M. (1902): New genera and species from the Belly River series (Mid-Cretaceous). – in: Osborn, H. F. & Lambe, L. M.: *Contributions to Canadian Paleontology, Volume III, Part II*. – Geological Survey of Canada, Separate Report 774: 25-81.
- Lambers, P. H. (1996): A redescription of the coelacanth *Macropoma willemoesii* VETTER from the lithographic limestone of Solnhofen (Upper Jurassic, Bavaria). - in: Arratia, G. & Viohl G. (eds.): *Mesozoic fishes – Systematics and Paleoecology*: 395-407; Friedrich Pfeil.
- Lauder, G. V. (1980): Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus* and *Amia*. – *Journal of Morphology* 163: 283-317.
- Lauder, G. V. (1982): Patterns of evolution in the feeding mechanism of actinopterygian fishes. – *American Zoologist* 22: 275 - 285.
- Lauder, G. V. & Liem, K. F. (1983): The evolution and interrelationship of the actinopterygian fishes. – *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 150: 95-197.
- Leckie, D. A., Singh, C., Bloch, J., Wilson, M. & Wal, J. (1992): An anoxic event at the Albian-Cenomanian boundary: the Fish Scale Marker Bed, northern Alberta, Canada. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 92: 139-166.
- Leckie, R. M., Bralower, T. J. & Cashman, R. (2002): Oceanic anoxic events and plankton evolution: Biotic response to tectonic forcing during the mid-Cretaceous. – *Paleoceanography* 17, 1041:

- Loomis, F. B. (1900): Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochenfische aus der Kreide-Formation von Kansas. USA. - *Palaeontographica* 46: 213-283.
- López-Arbarello, A. & Alvarado-Ortega, J. (2011): New semionotiform (Neopterygii) from the Tlayúa Quarry (Early Cretaceous, Albian), Mexico. - *Zootaxa* 2749: 1–24.
- MacLeod, K. G., Isaza Londoño, C. Martin, E. E., Jiménez Berrocoso, Á. & Basak, C. (2011): Changes in North Atlantic circulation at the end of the Cretaceous greenhouse interval. – *Nature Geoscience*: 779-782.
- Maisey, J. G. (1991): *Santana Fossils: an illustrated Atlas*. – 495 pp; TFH Publications.
- Mancini, E. A. & Puckett, T. M. (2005): Jurassic and Cretaceous Transgressive-Regressive (T-R) Cycles, Northern Gulf of Mexico, USA. – *Stratigraphy* 2 (1): 31-48.
- Martill, D. M. (2007): The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat-Lagerstätte of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota. – *Cretaceous Research* 28: 895-920.
- Martill, D. M., Bechly, G. & Loveridge, R. F. (2007): *The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World*. – Cambridge University Press: 1- 624.
- Mayr, E. (2005): *Konzepte der Biologie*. Hirzelverlag, Stuttgart, 247 pp.
- McEachran, J. D. & Feckhelm, J. D. (2005): *Fishes of the Gulf of Mexico. Volume 2, Scorpaeniformes to Tetraodontiformes*. – University of Texas Press, A & M University, Corpus Cristi: 1-1004.
- McKenzie K. G. (1982): Homeomorphy: Persistent joker in the taxonomic pack, with the description of *Bradleycypris* gen.nov. – In: Bate, R. H., Robinson, E. & Sheppard, L. M. (eds) *Fossil and Recent Ostracods*: 407-438. Ellis Horwood Ltd., Chichester.
- Miller, K. G., Kominz, M. A., Browning, J. V., Wright, J. D., Mountain, G. S., Katz, M. E., Sugarman, P. J., Cramer, B.S., Christie-Blick, N. & Pekar, S. F. (2005): The Phanerozoic record of global sea-level change. – *Science* 310: 1293-1298.
- Monnet, C. (2009): The Cenomanian–Turonian boundary mass extinction (Late Cretaceous): New insights from ammonoid biodiversity patterns of Europe, Tunisia and the Western Interior (North America) - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 282: 88-104.
- Moore, H. B. (1958): *Marine Ecology*. – John Wiley & Sons inc. New York: 1-493.
- Müller, G., Gastner, M. (1971): The “Karbonat-Bombe”, a simple device for the determination of the carbonate in sediments, soil and other materials. – *Neues Jahrbuch für Mineralogie* 10: 466-469.
- Murray, A. M. & Wilson, M. V. H. (2009): A new Late Cretaceous Macrosemiid fish (Neopterygii, Halecostomi) from Morocco with temporal and geographical extensions for the family. – *Paleontology* 52 (2): 429-450.
- Nauen, J. C. & Lauder, G. V. (2001a): Locomotion in Scombrid fishes: Visualization of flow around the caudal peduncle and finlets of the Chub Mackerel *Scomber japonicus*. *The Journal of Experimental Biology* 204: 2251-2263.
- Nauen, J. C. & Lauder, G. V. (2001b): Three-Dimensional Analysis of finlet kinematics in the Chub Mackerel *Scomber japonicus*. *Biological Bulletin* 200: 9-19.
- Nelson, G. J. (1972): Phylogenetic relationship and classification. – *Systematic Zoology* 21 (2): 227-231.
- Nelson, G. J. & Platnick, N. (1978): The Perils of Plesiomorphy: Widespread Taxa, Dispersal and Phenetic Biogeography. – *Systematic Zoology* 27 (4): 474-477.
- Nelson, G. J. & Platnick, N. (1981): *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, 567 pp.
- Nelson, J. S., Schultze, H.-P. & Wilson, M. V. H. (eds; 2010): *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. Honoring Gloria Arratia*. - Proceedings of the international symposium at the ASIH Annual Meeting in St. Louis, Missouri, 2007. Verlag Friedrich Pfeil, München: 480 pp.

- Nicholls, E. L. & Russel, A. P. (1990): Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: the vertebrate evidence. - *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 79: 149-169.
- Nursall, J. R. (1996): Distribution and ecology of pycnodont fishes. – In: Arratia, G. & Viohl, G.: *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleocology*. Verlag Dr. F. Pfeil, München: 115-124.
- Nybelin, O. (1971): On the caudal skeleton in Elops with remarks on other Teleostean fishes. – *Acta Regiae societatis scientiarum et litterarum Gothoburgensis Zoologica* 7: 3-53.
- Orton, J. H. (1916): An account of the Researches on Races of Herrings. *Journal of the Marine Biological Association* 9, 71-121.
- Palci, A., Jurkovsek, B., Kolar-Jurkovsek, T. & Caldwell, M. W. (2008): New palaeoenvironmental model for the Komen (Slovenia) Cenomanian (Upper Cretaceous) fossil lagerstätte. *Cretaceous Research* 29, 316-328.
- Patterson, C. (1964): A review of Mesozoic Acanthopterygian Fishes, with special reference to those of the English Chalk. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B*, 247-428.
- Patterson, C. & Rosen, D. E. (1977): Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. – *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158: 83-172.
- Peters, D. S. (1976): Evolutionstheorie und Systematik. – *Journal of Ornithology* 117: 329-344.
- Pletsch, T., Erbacher, J., Holbourn, A. E. L., Kuhnt, W., Moullade, M., Oboh-Ikoenubede, F. E., Söding, E. & Wagner, T. (2001): Cretaceous separation of Africa and South America: the view from the West African margin (ODP Leg 159). – *Journal of South American Earth Sciences* 14: 147-174.
- Pörtner, H.-O. (2006): Auswirkungen von Temperaturerhöhung und CO<sub>2</sub>-Eintrag auf die marine Biosphäre. - Expertise im Auftrag des Wissenschaftlichen Beirats der Bundesregierung Globale Umweltveränderungen (WBGU), Berlin: 1-68.
- Pörtner, H.-O., Berdal, B., Blust, R., Brix, O., Colosimo, A., DeWachter, B., Giuliani, A., Johansen, T., Fischer, T., Knust, R., Naevdal, G., Nedenes, A., Nyhammer, G., Sartoris, F. J., Serendero, I., Sirabella, P., Thorkildsen, S. & Zakhartsev, M. (2001): Climate induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). - *Continental Shelf Research* 21, 1975–1997.
- Pörtner, H.-O. & Knust, R. (2007): Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. - *Science* 315: 95-97.
- Poulsen, C. J., Seidov, D., Barron, E. J. & Peterson, W. H. (1998): The impact of paleogeographic evolution on the surface oceanic circulation and the marine environment within the mid-Cretaceous Tethys. – *Paleoceanography* 13(5): 546-559.
- Poyato-Ariza, F. J. & Wenz, S. (2002): A new insight into pycnodontiform fishes. – *Geodiversitas* 24 (1): 139-248.
- Pucéat, E., Lécuyer, C., & Reisberg, L. (2005): Neodymium isotope evolution of NW Tethyan upper oceanwaters throughout the Cretaceous. – *Earth and Planetary Science Letters* 236:705–720.
- Raup, D. M. & Sepkoski, J. J. (1986): Periodic extinction of families and genera. – *Science* 231: 833-836.
- Raxworthy, C. J., Forstner, M. R. & Nussbaum, R. A. (2002): Chameleon radiation by oceanic dispersal. – *Nature* 415(6873): 784-787.
- Reid, P. C., de Fatima Borges, M. & Svendsen, E. (2001): A regime shift in North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. – *Fishery Research* 50: 163– 171.
- Reif, W.-E. (1981): Biophysik und Morphologie schneller Schwimmer. In: Reif, W.-E. (Ed.): *Paläontologische Kursbücher, Band 1 – Funktionsmorphologie*. Paläontologische Gesellschaft, München, 233-259.

- Reis, O. M. (1888): Die Coelacanthinen, mit besonderer Berücksichtigung der im Weissen Jura Bayerns vorkommenden Gattungen. - *Palaeontographica*, 35: 1-95.
- Remane, J. (1985): Der Artbegriff in Zoologie, Phylogenetik und Biostratigraphie. – *Paläontologische Zeitschrift* 59 (3/4): 171-182.
- Rieppel, O. (1983): Kladismus oder die Legende vom Stammbaum. – Birkhäuser, Basel, Boston, Stuttgart: 1-190.
- Riess, J. (1993): Artkonzept und Evolutionstheorie – ein Kommentar. - In: Frey, E. & Herkner, B. (Eds.): *Artbegriff versus Evolutionstheorie?* – *Carolinea Beiheft* 8: 75-77.
- Rindfleisch, A. (2004): Das El Rosario Profil (Muzquiz, Coahuila), Sedimentologie und Fazies-Entwicklung. - Unveröffentlichte Diplomarbeit am Institut für Regionale Geologie der Universität Karlsruhe: 1-94.
- Rindone, A. (1988): *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943 (Pisces-Osteichthyes): presente nel Cretaceo di Floresta (Messina). – *Bolletino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* 15: 554-556.
- Rindone, A. (2008): L'ittiofauna Cretacica della Sicilia Nord-Orientale. Nota preliminare. – *Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste* 53:49–66.
- Rocha, L. A. (2003): Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. – *Journal of Biogeography* 30: 1161-1171.
- Roessig, J. M., Woodley, C. M., Cech, J. J. Jr., & Hansen, L. J. (2005): Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. - *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 14: 251–275.
- Rohde, K. (1992): Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. – *Oikos* 65: 514–527.
- Ronquist, F. (1997): Dispersal-Vicariance Analysis: A new approach to the quantification of Historical Biogeography. – *Systematic Biology* 46(1): 195-203.
- Rojo, A. L. (1991): *Dictionary of evolutionary Fish Osteology*. – CRC Press: 1-273.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. – *Nature* 421: 57-60.
- Salvador, A., (1991): Origin and development of the Gulf of Mexico basin, in Salvador, A., ed., *The Gulf of Mexico basin: Boulder, Colorado, Geological Society of America, The Geology of North America*, v. J.
- Schlee, D. (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit HENNIG's Prinzip. – *Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, Kramer, Frankfurt am Main*, 62 pp.
- Schmidt, H. (2004): Sedimentologisch-biostratigraphische Untersuchungen der Plattenkalk-Fossilagerstätte El Rosario / Sierra del Carmen (oberes Turon – mittleres Coniac). – Unveröffentlichte Diplomarbeit am Institut für Regionale Geologie der Universität Karlsruhe: 1-111.
- Schwimmer, D. R., Stewart, J. D. & Williams, G. D. (1994): Giant fossil coelacanths of the Late Cretaceous in the eastern United States. – *Geology*, 22: 503-506.
- Schwimmer, D. R., Stewart, J. D. & Williams, G. D. (1997): *Xiphactinus vetus* and the distribution of *Xiphactinus* species in the Eastern United States. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 610-615.
- Schultze, H. P. (2004): Mesozoic sarcopterygians. – In: Arratia, G. & Tintori A. (eds.): *Mesozoic Fishes 3, Systematics, Paleoenvironment & Biodiversity*, Dr. Friedrich Pfeil, München: 463-492.
- Schultze, H.-P., Stewart, J. D. & Neuer, A. M. (1982): Type and figured specimens of fossil vertebrates in the collection of the University of Kansas Museum of Natural History. Part I. Fossil fishes. – *The University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications* 73: 1-53.
- Schultze, H.-P., Fuchs, D., Giersch, S., Ifrim, C. & Stinnesbeck, W. (2010): *Palaeoctopus pelagicus* from the Turonian of Mexico reinterpreted as a Coelacanth (Sarcopterygian) Gular plate. – *Palaeontology*, 53/3: 689-694.
- Seibertz, E. & Spaeth, C. (2002): Cretaceous belemnites of Mexico III. The Albian Neo- and Mesohibolites of the "Mexican Solnhofen" Tepexi de Rodríguez (state of Puebla) and their

- biostratonomie (Lower Cretaceous). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 225/1:55-74.
- Seilacher, A., Andalib, F., Dietl, G. & Gocht, H. (1976): Preservational history of compressed Jurassic ammonites from Southern Germany. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Anhandlungen 152/3: 307-356.
- Seilacher, A., Reif, W.-E. & Westphal, F. (1985): Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. – Philosophical transactions of the Royal Society of London, B 311: 5-23.
- Shani, A. & Chowdhury, T. R. 1971: Lower Eocene fishes from Barmer, South-western Rajasthan, India. - Proceedings of the Natural Science Academy 38, 97-102.
- Shimada, K. & Fielitz, C. (2006): Annotated Checklist of fossil fishes from the Smoky Hill Chalk of the Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) in Kansas. – In: Lucas, S.G. & Sullivan, R. M. (eds.): Late Cretaceous vertebrates from the Western Interior. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 35, 192-213.
- Shimada, K., Schumacher, B. A., Parkin, J. A. & Palermo, J. M. (2006): Fossil marine vertebrates from the lowermost Greehorn Limestone (Upper Cretaceous: Middle Cenomanian) in southeastern Colorado. – Journal of Paleontology, Supplement 2 to Volume 80, Memoir 63: 1-45.
- Siegfried, P. (1954): Die Fisch-Fauna des Westphälischen-Obersenons. – Palaeontographica A 106: 1-36.
- Smith, A. B. (2001): Large scale heterogeneity of the fossil record: implications for Phanerozoic biodiversity studies. – Philosophical Transactions of the Royal Society, London 356: 351-367.
- Smith, M. & Heemstra, P. C. (1986): Smith's sea fishes. – Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1- 1047.
- Smith, K. T. & Buchy, M.-C. (2008): A New Aigialosaur (Squamata: Anguimorpha) with Soft Tissue Remains from the Upper Cretaceous of Nuevo León, Mexico. - Journal of Vertebrate Paleontology 28(1):85-94.
- Smith, K. T., Jiménez Hidalgo, E., Alvarado-Ortega, J. (2011): Biogeographic implications of the first Paleogene vertebrate locality in tropical North America – 22nd LAK Heidelberg, Gaea heidelbergensis 18: 115.
- Smith, S. D., Monson, R. K. & Anderson, J. E. (1997): Physiological Ecology of North American Desert Plants. – Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York: 1-286.
- Sommer, U. (2005): Biologische Meereskunde. – Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York: 1-412.
- Sommerhoff, G. & Weber, C. (1999): Mexiko. – Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 1-396.
- Springer, V. G. 1957: A new Genus and Species of Elopoid Fish (*Laminospondylus transversus*) from the Upper Cretaceous of Texas. Copeia 1957, 2: 135-140.
- Springer, V. G. (1999): Are the Indonesian and western Indian Ocean coelacanths conspecific: a prediction. – Environmental Biology of fishes 54: 453-456.
- Stanley, S. M. (2001): Historische Geologie. – Spektrum Akademischer Verlag: 1 – 710.
- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.-S., Yoccoz, N. G. & Aedlandsvik, B. (2003): Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Nino Southern Oscillation and beyond. – Proceedings of the Royal Society of London B 270: 2087–2096.
- Stern, R. J., Anthony, E. Y., Ren, M., Lock, B. E., Norton, I., Kimura, J.-I., Miyazaki, T., Hanyu, T., Chang, Q. & Hirahara, Y. (2011): Southern Louisiana salt dome xenoliths: First glimpse of Jurassic (ca. 160 Ma) Gulf of Mexico crust. – Geology 39/4: 315-318.
- Steuber, T. (2002): Plate tectonic control on the evolution of Cretaceous platform- carbonate production. – Geology 30 (3): 259-262.
- Stewart, J. D. (1984): Taxonomy, paleoecology, and stratigraphy of the halecostome- inoceramid associations of the North American Upper Cretaceous Epicontinental Seaways. – Unpublished Ph.D. dissertation, University of Kansas: 201 pp; Lawrence.

- Stewart, J. D. (1996): Cretaceous acanthomorphs of North America. – in: Arratia, G. & Viohl G. (eds.): Mesozoic fishes – Systematics and Paleoecology.: 383-394; Friedrich Pfeil.
- Stewart, J. D. 1999. A new genus of Saurodontidae (Teleostei: Ichthyodectiformes) from Upper Cretaceous rocks of the Western Interior of North America. – in: Arratia, G. & Schultze, H.-P. (eds) Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record. Dr. Friedrich Pfeil, München: 335-360.
- Stewart, J. & Bell, G. L. (1994): North America's oldest Mosasaurs are Teleosts. – Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 441: 1-9.
- Stewart, J. & Hakel, M. (2005): A review of *Pachyrhizodus* species from the USA, with comments on those of other countries. – In: Poyato-Ariza, F. J. (Ed.): Fourth international Meeting on Mesozoic Fishes – Systematics, Homology, and Nomenclature; extended abstracts, 235-238; Madrid (UAM Ediciones).
- Stewart, J. D. & Hakel, M. (2006): Ichthyofauna of the Mowry Shale (Early Cenomanian) of Wyoming. – in: Lucas, S. G. & Sullivan, R. M. (eds.): Late Cretaceous vertebrates of the Western Interior. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 35: 161-163.
- Stinnesbeck, W., Ifrim, C., Schmidt, H., Rindfleisch, A., Buchy, M.-C., Frey, E., González González, A. H., Vega, F. J., Cavin, L., Keller, G. & Smith, K. T. (2005): A new lithographic limestone deposit in the Upper Cretaceous Austin Group at El Rosario, county of Múzquiz, Coahuila, northeastern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 22: 401-418.
- Stinnesbeck, W., López-Oliva, J. G., Frey, E., Ifrim, C. & Giersch, S. (2008): Comment on "The oldest stratigraphic record of the Late Cretaceous shark *Ptychodus mortoni* Agassiz, from Vallecillo, Nuevo León, northeastern Mexico" by Blanco-Piñón et al., *Rev. Mex. Cienc. Geol.* (2007), 24, 25-30. – *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 25,2: 365-366.
- Stow, D. A. V. (2008): *Sedimentgesteine im Gelände*. – Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg: 1-320.
- Sudhaus, W. & Rehfeld, K. 1992: *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. – Fischer, 241 pp.
- Taverne, L. (1977) *Ostéologie et position systématique du genre *Thrissops* AGASSIZ, 1833 (sensus stricto) (Jurassique supérieur de l'Europe occidentale) au sein des Téléostéens primitifs*. – *Geobios* 10: 5-33.
- Taverne, L. (1986) *Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* du Crétacé supérieur de la Mésogée Eurafrique. Considérations sur la phylogénie des Ichthyodectiformes, Poissons Téléostéens du Jurassique et du Crétacé*. – *Annales de la Société royale zoologique de Belgique* 116: 33-54.
- Taverne, L. (1989): *Crossognathus* Pictet, 1858 du Cretace inferieur de l'Europe et systematique, paleozoogeographe et biologie des Crossognathiformes nov. ord. (Teleosteens) du Cretace et du Tertiaire. – *Palaeontographica A* 207: 79-105.
- Taverne, L. (1996): Révision de *Tingitanichthys heterodon* (Arambourg, 1954) nov. gen. (Teleostei, Pachyrhizodontoidei) du Crétacé Supérieur marin du Maroc. – *Bologisch Jaarboek Dodonaea* 63, 1995: 133-151.
- Taverne, L. (2000): *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiformes au Bananogmiiformes: *Geodiversitas*, 22/1: 5-22.
- Taverne, L. (2000 b): *Osteologie et position systematique du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marines du Cretace (Teleostei, Tselfatiiformes)*. – *Biol. Jaarboek Dodonaea* 67/1: 94-123.
- Taverne, L. (2001): Révision du genre *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et d'Europe. – *Geodiversitas* 23 (1): 17-40.
- Taverne, L. (2004): *Ostéologie de *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877) n. comb. (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin des États-Unis. Remarques sur la systématique du genre *Pentanogmius* Taverne, 2000*. – *Geodiversitas* 26(1): 89-113.
- Taverne, L. (2008): Considerations about the Upper Cretaceous genus *Chirocentrites* and erection of the new genus *Heckelichthys* (Teleostei, Ichthyodectiformes). A new visit inside the ichthyodectid phylogeny. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 81: 209-228.

- Taverne, L. (2009): Les poissons du Santonien (Crétacé supérieur) d'Apricena (Italie du Sud). 2. *Garganoichthys decosmoi* gen. et sp. nov. (Teleostei, Ichthyodectiformes, Ichthyodectidae). – *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* 33: 27-39.
- Taverne, L. & Chanet, B. (2000): *Faugichthys loryi* n. gen., n. sp. (Teleostei, Ichthyodectiformes) de l'Albien terminal (Crétacé inférieur marin) et considérations sur la phylogénie des Ichthyodectidae. – *Geodiversitas* 22: 23-34.
- Taverne, L. & Gayet, M. (2005): Phylogenetical relationships and palaeozoogeography of the marine Cretaceous Tselfatiiformes (Teleostei, Clupeocephala). – *Cybiurn* 29/1: 65-87.
- Teller-Marshall, S. & Bardack, D. (1978): The Morphology and Relationship of the Cretaceous Teleost *Apsopelix*. – *Fieldiana Geology* 41/1: 1-35.
- Thomson, J. (1971): The adaption and evolution of early fishes. – *Quarterly review of Biology* 46: 139-166.
- Toombs, H. A. & Rixon, A. E. (1950): The use of plastic in the "Transfer Method" of preparing fossils. – *The Museums Journal* 50(5), 105-107.
- Topper, R. P. M., Trabucho Alexandre, J., Tuenter, E. & Meijer, P. Th. (2011): A regional ocean circulation model for the mid-Cretaceous North Atlantic Basin: implications for black shale formation. – *Climate of the Past* 7: 277-297.
- Townsend, C., Begon, M & Harper J. L. (2003): *Ökologie*. – Springer, Berlin Heidelberg New York: 1-622.
- Trabucho Alexandre, J., Tuenter, E., Henstra, G. A., van der Zwan, C. J., van de Wal, R. S. W., Dijkstra, H. A., & de Boer, P. L. (2010): The mid-Cretaceous North Atlantic nutrient trap: blackshales and OAEs, *Paleoceanography* 25(4).
- Trewartha, G. T. (1968): *An Introduction to Climate*. – McGraw-Hill, New York: 1-408.
- Upchurch, P., McGowan, A. J. & Slater, C. S. C. (Eds.) (2011): *Palaeogeography and Palaeobiogeography*. – CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton: 1-233.
- Uyeno, T. & Yabumoto, Y. (2007): Part I: Zoogeography of Coelacanth. – In: Moosa, M. K., Mahika, C. G., Taki, Y., Abe, Y., Uyeno, T., Yabumoto, Y. & Ribbink, T.: *The coelacanth, fathom the mystery 2007*. *Proceedings of the Int. Coelacanth Symposium, Fukushima, Japan*: 24-26.
- Veron, J. E. N. (1995): *Corals in space and time. The Biogeography and Evolution of the Scleractinia*. – Ithaca, Cornell University press, Sydney: 323 pp.
- Viohl, G. (1994): Fish taphonomy of the Solnhofen plattenkalk – an approach to the reconstruction of the palaeoenvironment. – *Géobios Mémoires spéciales* 16: 81-90.
- Wagreich, M. (2012): "OAE 3" – regional Atlantic organic carbon burial during the Coniacian–Santonian. - *Climate of the Past* 8: 1447–1455.
- Wahlert, von G. & H. (1962): Funktion und biologische Bedeutung der Quastenflossen. – *Natur und Museum* 92 (1): 7-12.
- Wainwright, P. C. & Richard, B. A. (1995): Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. – *Environmental biology of fishes* 44: 97-113.
- Waldman, M. (1969): *Ichthyodectes* and *Holcolepis* from the Cretaceous Lac des bois, Northwest Territories, Canada. – *Canadian Journal of Earth Science* 6 (5): 1316-1319.
- Walters, V. (1962): Body form and swimming performance in the scombroid fishes. *American Zoologist* 2, 143-149.
- Weigelt, J. (1999): *Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläontologische Bedeutung*. Nachdruck der 3. Auflage „Vom Sterben der Wirbeltiere“ von 1930: 1- 288.
- Weingarten, M. & Gutmann, M. (1993): *Artbegriffe und Evolutionstheorie. Die Erzeugung der Arten und die Art der Erzeugung*. - In: Frey, E. & Herkner, B. (Eds.): *Artbegriff versus Evolutionstheorie?* – *Carolinea Beiheft* 8: 60-74.
- Wenz, S. (1965): Les poissons albiens de Vallentigny (Aube). - *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 51 (1): 3-23.

- White, C., Selkoe, K. A., Watson, J., Siegel, D. A., Zacherl, D. C. & Toonen, R. J. (2010): Ocean currents help explain population genetic structure. – *Proceedings of the Royal Society of London B*: doi: 10.1098/rspb.2009.2214.
- Whitehead, P.J.P. (1985): Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. In: *FAO species catalogue. Clupeoid fishes of the world.* – *FAO Fisheries synopsis* 1257: 1- 1303.
- Whittaker, R. H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. – *Taxon* 21: 213-251.
- Wiley, E. O. (1980): Is the Evolutionary Species Fiction? – A consideration of Classes, Individuals and Historical Entities. – *Systematic Zoology* 29(1): 76-80.
- Wiley, E. O. (1988): Vicariance Biogeography. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 513-542.
- Wiley, E. O. & Johnson, D. G. (2010): A Teleost classification based on monophyletic groups. – In: Nelson, J. S., Schultze, H.-P. & Wilson, M. V. H. (eds.): *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts.* - Verlag Friedrich Pfeil, München: 123-182.
- Willmann, R. (1985): *Die Art in Raum und Zeit – Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie.* Parey, Berlin und Hamburg: 1-207.
- Willmann, R. (1993): Arten als dynamische Einheiten der Natur. – In: Frey, E. & Herkner, B. (Eds.): *Artbegriff versus Evolutionstheorie?* – *Carolinea Beiheft* 8: 23-30.
- Wilson, M.V.H. (1978): Upper Cretaceous marine Teleostei from the basal Kanguk Formation, Banks Island, Northwest Territories. – *Canadian Journal of Earth Science* 15(11): 1799-1807.
- Wilson, M.V.H. (1987): Predation as a source of fish fossils in Eocene lake sediments. – *Palaios* 2: 497-504.
- Wilson, M. V. & Shmida, A. (1984): Measuring Beta-diversity with presence absence data. – *Journal of Ecology* 72: 1055-1064.
- Wilson, M. V. H. & Chalifa, Y. (1989): Fossil marine actinopterygian fishes from the Kaskapau Formation (Upper Cretaceous, Turonian) near Watino, Alberta, Canada. – *Canadian Journal of Earth Science* 26(12): 2604-2620.
- Wilson, M. V. H. & Murray, A. M. (1996): Early Cenomanian acanthomorph teleost in the Cretaceous Fish Scale Zone, Albian/Cenomanian boundary, Alberta, Canada. – in: Arratia, G. & Viohl G. (eds.): *Mesozoic fishes – Systematics and Paleoecology*: 369-382; Friedrich Pfeil.
- Wilson, M. H. V. & Bruner, J. C. (2004): Mesozoic fish assemblages of North America. – In Arratia, G. & Tintori (Eds.): *Mesozoic fishes 3 – Systematics, Paleoenvironment and Biodiversity*: 575-595; Friedrich Pfeil.
- Winkler, C. D. & Buffler, R. T. (1988): Paleogeographic evolution of early deepwater Gulf of Mexico and Margins, Jurassic to Middle Cretaceous (Comanchenan). – *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 72: 318-346.
- Winsemann, J. (1994): Origin and tectonic history of the western Caribbean region. – *Profil* 7: 1-15.
- Woodward, A. S. (1901): *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum, Part IV*, London, 1-636.
- Woodward, A. S. (1942): Some new and little known Upper Cretaceous Fishes from the Mount Leban. – *The Annals and Magazine of Natural History*, 11, 56: 537-568.
- Young, K. (1963): Upper Cretaceous Ammonites from the Gulf Coast of the United States. – *Bureau of Economic Geology, University of Texas Publication* 6304: 1-373.
- Young, K. (1972): Cretaceous Paleogeography: implications of endemic Ammonite faunas. – *Bureau of Economic Geology, University of Texas, Geological Circular* 72 (2): 1-13.
- Ziegler, P. A. (1988): Evolution of the Arctic-North Atlantic and the Western Tethys. – *American Association of Petroleum Geologists Memoir* 43: 1-198.

## Anhang I

### Systematische Übersicht

Klasse Sarcopterygii Romer, 1955

    Infraklasse Actinistia Cope, 1871

        Ordnung Coelacanthiformes *sensu* Forey, 1998

            Latimerioidei Schultze, 1993

                Familie Latimeriidae Berg, 1940

                    Gen. nov.

                        Sp. nov.

Klasse Osteichthyes Huxley, 1880

Unterklasse Actinopterygii Cope, 1887

    Division Halecostomi Regan, 1923

        Ordnung Pycnodontiformes Berg, 1937

            Unterordnung Pycnodontoidei *sensu* Nursall, 1996

                Familie Pycnodontidae *sensu* Nursall, 1996

                    Unterfamilie Nursalliinae *sensu* Poyato-Ariza & Wenz, 2002

                        Gattung *Nursallia* Blot 1987 *sensu* Poyato-Ariza & Wenz, 2002

*Nursallia gutturosum* (Arambourg, 1954)

Teleosteomorpha *sensu* Arratia, 2001

    Familie Aspidorhynchidae Nicholson & Lydecker, 1889

        Genus *Belonostomus* Agassiz, 1834

*Belonostomus longirostris* Lambe, 1902

Infraklasse Teleostei Müller, 1844 *sensu* Arratia, 1999

    Supraordnung Elopomorpha Greenwood et al., 1966

        Ordnung Elopiformes Greenwood et al., 1966

            Familie Elopidae Bonaparte, 1846

                cf. *Ctenodentelops* Forey et al., 2003

Teleostei *incertae sedis*

    Familie Crossognathidae *sensu* Rosen & Patterson, 1977

        Genus *Laminospondylus* Springer, 1957

*Laminospondylus transversus* Springer, 1957

Teleostei *incertae sedis sensu* Forey, 1977

    Subordnung Pachyrhizodontoidei FOREY, 1977

        Familie Pachyrhizodontidae COPE, 1872

Genus *Pachyrhizodus* DIXON, 1850

*Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872

Genus cf. *Rhacolepis* Agassiz, 1841 vel *Goulmimichthys* Cavin,  
1995

„*Goulmimichthys*“? *roberti* Blanco & Cavin, 2003

Genus *Tingitanichthys* Taverne, 1996

*Tingitanchichthys heterodon* (Arambourg, 1954)

*Plesion* Ordnung Ichthyodectiformes Bardack & Sprinkle, 1969

Subordnung Ichthyodectoidei Romer, 1966

Familie Ichthyodectidae Crook, 1892

Genus *Heckelichthys* Taverne, 2008

*Heckelichthys* sp. nov.

Familie Saurodontidae Cope, 1871

Genus *Gillicus* Hay, 1898

*Gillicus arcuatus* Cope, 1875

Subfamilie Prosaurodontinae subfam. nov.

Genus *Vallecillichthys multivertebratum* Blanco & Cavin,  
2003

*Vallecillichthys multivertebratum multivertebratum*  
Blanco & Cavin, 2003

Subfamilie Saurodontinae subfam. nov.

Genus *Saurodon* Hays, 1830

*Saurodon* cf. *leanus* Hays, 1830

Ordnung Tselfatiiformes *sensu* Taverne & Gayet, 2005

Familie Plethodidae Loomis, 1900

Genus *Dixonanogmius* Taverne, 2000

*Dixonanogmius* sp. nov.

Genus *Tselfatia* Arambourg, 1942

*Tselfatia formosa* Arambourg, 1942

Subcohorte Clupei WILEY & JOHNSON, 2010

Ordnung Clupeiformes GOODRICH, 1909

Subordnung Clupeoidei BLEEKER, 1859

Superfamilie Clupeoidea (*sensu* GRANDE 1985)

Familie *incertae sedis*

Genus *Scombroclupea* KNER, 1863

*Scombroclupea occidentalis* Giersch et al., 2011

Subcohorte Euteleostei

Ordnung Aulopiformes Rosen, 1973

Subordnung Cimolichthyoidei Goody, 1969

Familie Dercetidae Pictet, 1850

Genus *Rhynchodercetis* Arambourg, 1943

*Rhynchodercetis yovanovitchi* Arambourg, 1943

Subordnung Enchodontoidei Berg, 1940

Familie Enchodontidae Woodward, 1901

Genus *Enchodus* Agassiz, 1835

*Enchodus cf. venator* Arambourg, 1954

Sept. Acanthomorpha *sensu* Johnson & Patterson, 1993

Acanthopterygii *sensu* Johnson & Patterson, 1993

Serie Euacanthopterygii *sensu* Johnson & Patterson, 1993

Ordnung Beryciformes *sensu* Johnson & Patterson, 1993

Überfamilie Holocentroidea Richardson, 1864

Familie Holocentridae *sensu* Gayet, 1980

Gen. nov.

Sp. nov.

## Anhang II

## Ergebnisse der Karbonatanalyse

Grabung La Mula LM II		Referenzprofil							
Karbonatproben- Nummer	Profilhöhe Z	Gasdruck CO <sub>2</sub> [mm Hg] nach:				Korrektur 10-Sek.- Wert	Gesamt- Karbonat [%] korrigiert	Klassifikation nach Correns (1949)	
		10 Sek.	5 Min.	10 Min.	15 Min.				
Eichprobe		110	110	110	110	100	100		
26	1,80	49	51	51	51	39	41	Kalkmergel	
25	1,78	58	60	60	60	48	50	Kalkmergel	
24	1,74	52	54	54	54	42	44	Kalkmergel	
23	1,72	56	64	64	64	46	54	Kalkmergel	
22	1,70	49	53	53	53	39	43	Kalkmergel	
21	1,69	58	60	60	60	48	50	Kalkmergel	
20	1,65	58	59	59	59	48	49	Kalkmergel	
19	1,61	58	59	59	59	48	49	Kalkmergel	
18	1,53	56	60	60	60	46	50	Kalkmergel	
17	1,50	73	74	74	74	63	64	Mergelkalk	
16	1,43	56	59	59	59	46	49	Kalkmergel	
15	1,40	62	63	63	63	52	53	Kalkmergel	
14	1,38	48	49	49	49	38	39	Kalkmergel	
13	1,36	50	55	55	55	40	45	Kalkmergel	
12	1,34	47	52	52	52	37	42	Kalkmergel	
11	1,32	39	53	53	53	29	43	Kalkmergel	
10	1,30	52	58	58	58	42	48	Kalkmergel	
9a	1,20	101	106	106	106	91	96	Kalk	
9	1,08	62	64	64	64	52	54	Kalkmergel	
8	1,03	55	67	67	67	45	57	Kalkmergel	
7	0,98	53	67	67	67	43	57	Kalkmergel	
6	0,84	57	62	62	62	47	52	Kalkmergel	
5	0,82	48	55	55	55	38	45	Kalkmergel	
4	0,80	40	58	58	58	30	48	Kalkmergel	
3	0,77	65	70	70	70	55	60	Kalkmergel	
2	0,74	68	73	73	73	58	63	Mergelkalk	
1	0,71	55	64	64	64	45	54	Kalkmergel	

### Anhang III

#### Anhang B:

Berechnung der Turnover-Rate ( $\beta$ -Diversität) nach Wilson & Schmida (1984):

$$\beta_T = [g(H) + l(H)] / 2 \bar{a}$$

mit  $g(H)$  = Anzahl der im Zeitraum H neu hinzugekommenen Arten

$l(H)$  = Anzahl der im Zeitraum H verlorenen Arten

$\bar{a}$  = Summe der Artenzahlen der im Zeitraum H betrachteten Fundstellen, dividiert durch die Summe der Fundstellen

Verlauf der $\beta$ -Diversität											
	Tlayua		Muhi		La Mula Tanque		Vallecillo		Carranza El Rosario		Temporales
Alpha-Diversität (Artenzahlen n)	33		9		5		18		9		7
Fundstellenpaare (H)											
$\bar{a}$		21		7		12		14		8	
Neue Arten $g(H)$		9		5		18		5		1	
Verlorene Arten $l(H)$		33		9		5		13		3	
$\beta_T$		1		1		1		0,65		0,25	

## Anhang IV

Mageninhalte Fische/Reptilien Vallecillo			
Räuber		Mageninhalt / Beute	
Art	Nummer	Art	Anzahl
<i>Goulimimichthys</i>	UANL-FCT-VC-169	<i>Rhynchodercetis</i>	4
<i>Pachyrhizodus</i>	UANL-FCT-VC-201	<i>Nursallia</i>	1
<i>Pachyrhizodus</i>	UANL-FCT-VC-171	<i>Pachyrhizodus</i>	1
<i>Goulimimichthys</i>	UANL-FCT-VC-167	<i>Rhynchodercetis</i>	2
		<i>Tselfatia</i>	1
<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	UANL-FCT-VC-095	<i>Goulimimichthys</i>	1
		<i>Rhynchodercetis</i>	3
<i>Goulimimichthys</i>	UANL-FCT-VC-287	<i>Rhynchodercetis</i>	1
<i>Tselfatia</i>	UANL-FCT-VC-082	Mikrostrukturen indet.	
<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	CPC-001	<i>Tselfatia</i>	1
		<i>Rhynchodercetis</i>	6
<i>Rhynchodercetis</i>	UANL-FCT-VC-032	<i>Rhynchodercetis</i>	1
<i>Rhynchodercetis</i>	UANL-FCT-VC-009	Kleiner Teleosteer	1
<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	?	<i>Rhynchodercetis</i>	4
<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	CPC-446	<i>Heckelichthys</i>	1
<i>Vallecillichthys multivertebratum</i>	CPC-537	<i>Rhynchodercetis</i>	1
<i>Pachyrhizodus</i>	VC-VIII-069	<i>Tselfatia</i>	1
<i>Vallecillosaurus</i>	UANL-FCT-R27	<i>Tselfatia</i>	1

**Anhang V**  
**Publikationen**

## ***Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872 (Teleostei, Crossognathiformes) from the early Turonian of Vallecillo (Mexico)**

**Samuel Giersch, Eberhard Frey, Karlsruhe, Wolfgang Stinnesbeck, Heidelberg,  
and Arturo H. González González, Saltillo**

With 5 figures

---

GIERSCH, S., FREY, E., STINNESBECK, W. & GONZÁLEZ GONZÁLEZ, A. H. (2010): *Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872 (Teleostei, Crossognathiformes) from the early Turonian of Vallecillo (Mexico). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **258**: 219–228; Stuttgart.

**Abstract:** In this paper we report on a specimen of *Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872 (Teleostei, Crossognathiformes) from the early Turonian of Vallecillo (North-eastern Mexico). *P. caninus* is considered to be a typical faunal element of the Western Interior Seaway, however, its occurrence in Vallecillo shows that this species was not restricted to the Seaway realm. The described specimen is the stratigraphically oldest record of this species. Comparisons with the European type species *Pachyrhizodus basalis* (DIXON, 1850) show that both *P. caninus* and *P. basalis* are valid species. The occurrence of a Western Interior faunal element in the assemblage of Vallecillo underlines the importance of this locality in understanding the palaeobiogeographical relations of the Western Tethys and adjacent realms in the late Cretaceous.

**Key words:** *Pachyrhizodus caninus*, early Turonian, north-eastern Mexico, palaeobiogeography.

---

### **1. Introduction**

Pink to yellow coloured platy marl and limestone at Vallecillo, Nuevo León, Mexico (Fig. 1), is quarried for commercial purpose since the 1980ies. Sediments are intensively laminated and reach a visible thickness of ca. 8 m (Fig. 2). They contain abundant invertebrates as well as fishes and reptiles. First results on the faunal assemblage and stratigraphy at Vallecillo show that the locality is one of the most important fossil lagerstätten in Mexico (BLANCO et al. 2001, 2003; BLANCO-PIÑÓN 2003; BLANCO-PIÑÓN et al. 2002; BUCHY et al. 2003, 2005; BUCHY & SMITH 2005; IFRIM 2006; IFRIM et al. 2005, 2008; IFRIM & STINNESBECK 2007). The invertebrate assemblage consists of inoceramids, ammonoids and cirripeds and indicates an uppermost Cenomanian to lower Turonian age (upper Cenomanian *Inoceramus pictus* – early Turonian *Mytiloides kossmati* inoceramid zones or

*Watinoceras devonense* – *Mammites nodosoides* ammonite zones). Coeval planktic foraminifers indicate that the *Whitenella archaeocretacea* and *Helvetoglobotruncana helvetica* zones are present (IFRIM 2006; IFRIM & STINNESBECK 2007, 2008).

The vertebrate assemblage from Vallecillo includes fishes and marine reptiles. The latter belong to pliosaurs, turtles and different taxa of aigialosaurids and early mosasaurids, which are currently under study (BUCHY 2007; BUCHY & SMITH 2005; BUCHY et al. 2007).

The fossil fish assemblage is dominated by actinopterygian taxa. Chondrichthyes occur more rarely and are represented by durophagous Selachii like *Ptychodus decurrens* (GIERSCH et al. 2008) and two undeterminable species of lamniform sharks. The actinopterygian assemblage consists of 14 different taxa:

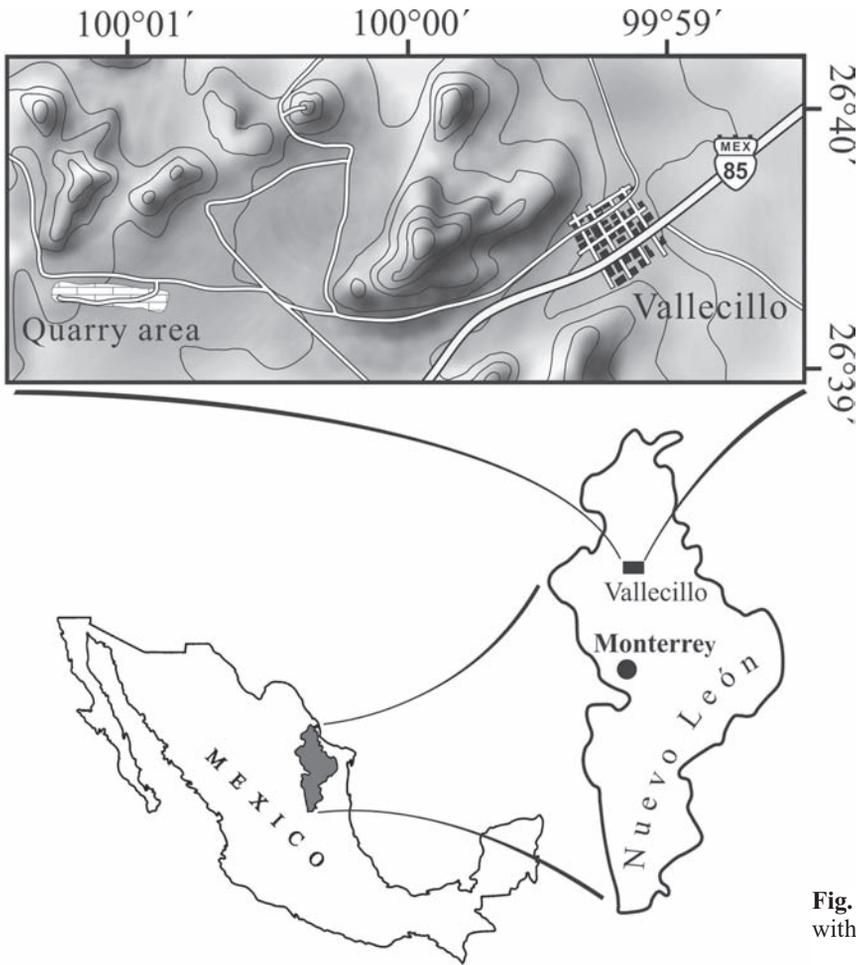


Fig. 1. Geographic location of Vallecillo within Mexico and Nuevo León.

Pycnodontiformes  
 Pycnodontidae *Nursallia guttuosum* ARAMBOURG, 1954

Pachycormiformes  
 Pachycormidae indet.

Aspidorhynchiformes  
 Aspidorhynchidae *Belonostomus* sp.

Tselfatiiformes  
 Tselfatiidae: *Tselfatia formosa* ARAMBOURG, 1954

Ichthyodectiformes  
 Ichthyodectiform indet.  
 Ichthyodectidae: *Vallecillichthys multivertebratum* BLANCO & CAVIN, 2003  
*Gillicus arcuatus* (COPE, 1875)

Elocephala incertae sedis  
 Araripichthyidae: *Araripichthys* sp.

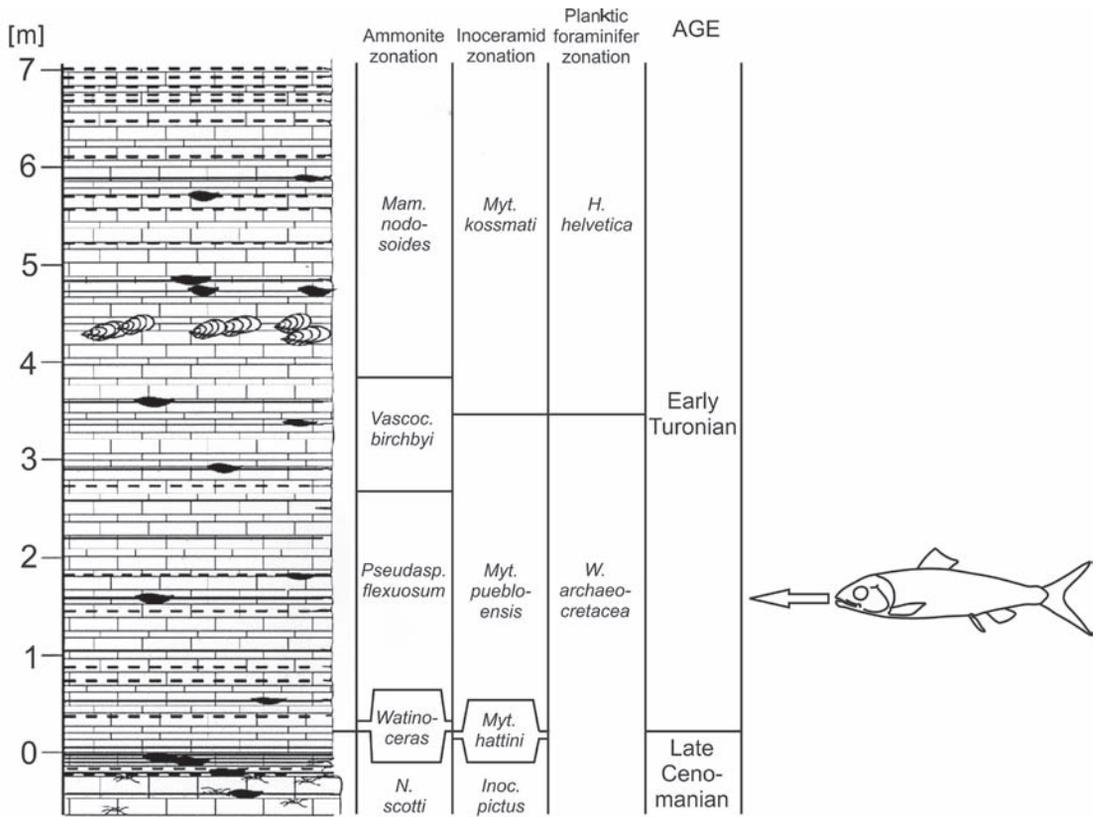
Elopiiformes  
 Elopiiform indet.

Crossognathiformes  
 Pachyrhizodontidae *Goulmimichthys roberti* BLANCO & CAVIN, 2003  
 Pachyrhizodontoidei indet.

Aulopiformes  
 Dercetidae *Rhynchodercetis regio* BLANCO & ALVARADO-ORTEGA, 2006

Coelacanthiformes indet.

Remarks – Another dercetid *Robertichthys riograndensis* BLANCO & ALVARADO-ORTEGA, 2005 has been described for this locality (BLANCO & ALVARADO-ORTEGA 2005; BLANCO et al. 2008). A re-examination of the holotype of *Robertichthys riograndensis* UANL-FCT-187, which is housed in the palaeontology collection of the Facultad de Ciencias de la Tierra of the Universidad Autónoma de Nuevo León in Linares, Mexico, shows that this fish exhibits external moulds and remains of dorsoventrally elongate lateral body scales. Most details of skull and postcranial elements are not preserved. However, an oblique, anteroventrally directed suture is visible in the proximal third of the mandible, which marks the contact between dentaries and predentary. These characters



**Fig. 2.** Composite section of layers exposed in the Vallecillo quarries, with biostratigraphic zonation. Arrow marks the position of *Pachyrhizodus caninus* CPC-301 within the section. (Modified after IFRIM 2006).

together with the general proportions of this fish prove that *Robertichthys riograndensis* is not a dercetid, but in fact must be referred to Aspidorhynchidae, probably *Belonostomus*. However, a revision of the original material is pending in order to confirm this.

In the present paper we document on a third pachyrhizodontid species from the Vallecillo platy limestone. *Pachyrhizodus caninus* was previously known from the Niobrara Chalk of Kansas, but has never been reported from Mexico.

## 2. Material and methods

**Referred material:** The *Pachyrhizodus caninus* specimen CPC-301 is housed in the Colección Paleontológica de Coahuila in the Museo del Desierto in Saltillo, Coahuila, Mexico.

**Age and horizon:** Early Turonian, ammonite biozone of *Pseudaspidoceras flexuosum*, or inoceramid biozone of *Mytiloides puebloensis*, respectively.

**Preparation methods:** The broken limestone slab was glued with epoxy resin. Bones were cleaned with steel needles and scalpels and needed to be fixed with Movilit.

**Institutional abbreviations:** BSPG, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie München, Germany; CPC, Colección Paleontológica de Coahuila of the Museo del Desierto in Saltillo, Coahuila, Mexico; GLAHM, Hunterian Museum, Glasgow, UK; MUDE, Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, Mexico.

**Comparative material:** *Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872: BSPG 1893 X 47, BGSP 1893 X 517, BGSP 1893 X 518, BGSP 1893 X 519/1-5, Upper Cretaceous, Niobrara Chalk, Logan County, Kansas, USA.

*Pachyrhizodus kingii* COPE, 1872: BSPG 1893 X 50, BSPG 1893 X 513, BSPG 1893 X 514, BSPG 1893 X 515, BSPG 1893 X 516, Upper Cretaceous, Niobrara Chalk, Logan County, Kansas, USA.

*Pachyrhizodus basalis* (DIXON, 1850): GLAHM V3830, GLAHM V3835, GLAHM V3836, Lower Chalk, Lewes, Sussex, U.K.

### 3. Systematic palaeontology

Order Crossognathiformes TAVERNE, 1989

Suborder Pachyrhizodontoidae FOREY, 1977

Family Pachyrhizodontidae COPE, 1872

Genus *Pachyrhizodus* DIXON, 1850

*Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872

Figs. 3-4, 5B

**Preservation:** A limestone slab, 680 mm long and 480 mm wide, contains seven disarticulated skull bones of *Pachyrhizodus caninus*: the right premaxillary, the left mandibular ramus, the right quadrate, both ceratohyals, as well as fragments of a sclerotic ossicle and another flat bone, probably a broken infraorbital. Part of the left premaxillary is preserved as an imprint in the weathered external mould of the slab.

During excavation by the quarry workers, the compact bone was damaged on the majority of the bones. Only the right premaxillary and the left ceratohyal, which were covered by sediment prior to preparation, preserved their original surface structure.

The original calcium phosphate of the bones was replaced by dark grey calcite during late diagenesis.

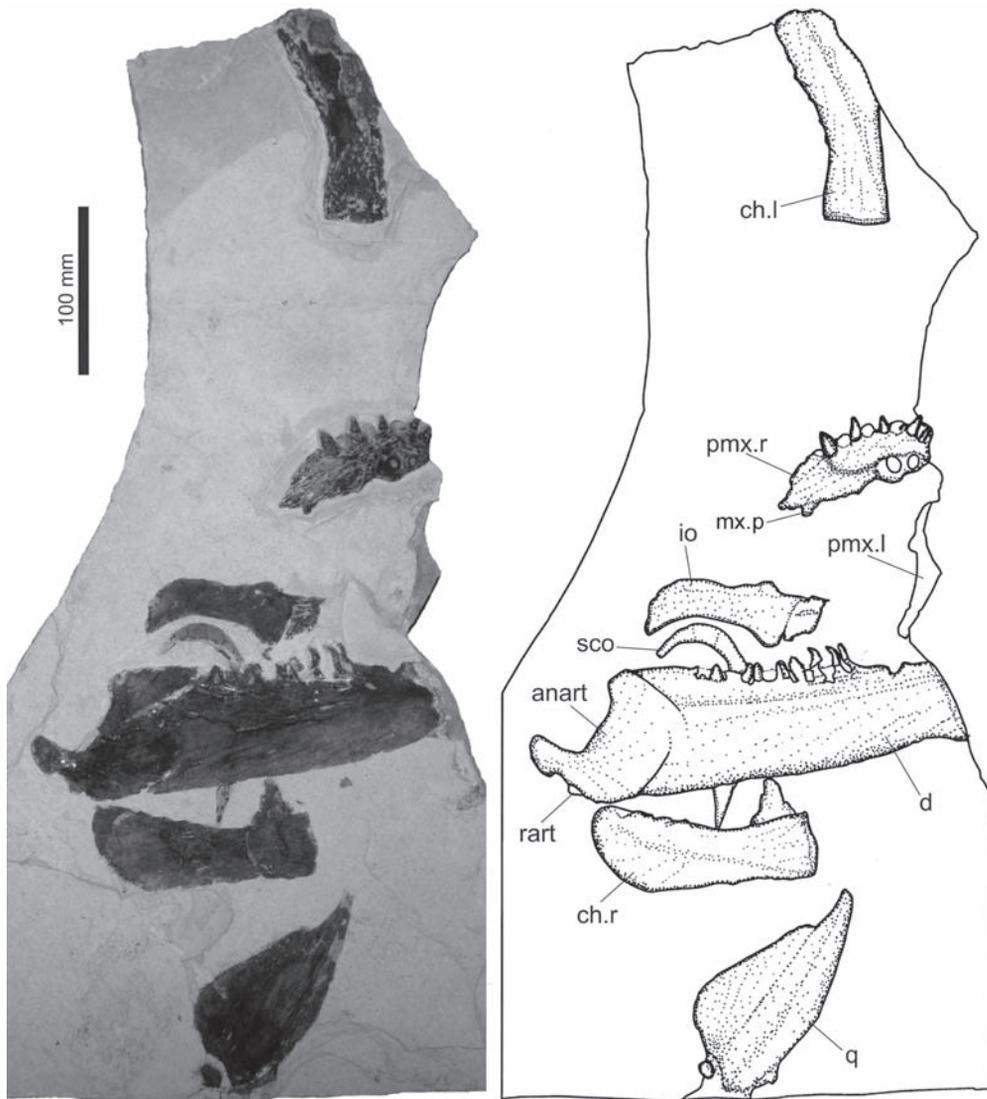
**Description:** Right premaxillary. – The bone is 100 mm long, 45 mm wide and is visible from the ventral side (Figs. 3-4). It has an elongated elliptic outline. The posterior half of the ventral face of the premaxillary is flat and terminates posteriorly in a process. The posterior half of the premaxillary shows a longitudinally striated surface, while the anterior part of the bone surface is wrinkled. The articular surfaces with the ethmoid and maxilla are serrated on the posterior half of the lingual margin of the premaxillary. The 5 mm long maxillary process arises from the lingual margin of the premaxillary, 15 mm anteriorly to the posterior tip of the bone. The anterior two thirds of the labial margin of the premaxillary diverge into a bulging tooth ridge, which contains eight circular alveoli. Five of them bear caniniform teeth. The anterior end of the bone as well as the anterior-most tooth is missing. A tip of a replacement tooth is visible on the bottom of the anterior-most empty alveolus. The premaxillary shows a 20 mm long and 8 mm deep groove in the middle of its lingual margin. An oval bony bulbous tubercle is present anterior to this groove. The tubercle bears two teeth, which are anterioposteriorly in line with the margin of the premaxillary symphysis. The basal diameter of the crowns of these medial teeth measures 10 mm and is therefore one third bigger than the diameter of the marginal premaxillary teeth. The crowns of the medial teeth are broken at their bases. The marginal premaxillary teeth are 12-15 mm long and bear conical, slightly medially curved crowns covered with smooth enamel. The cross-section shows a one mm thick dentine layer under the enamel forming the wall of a deep pulp cavity.

**Mandible.** – The left mandibular ramus is visible from its lingual side (Fig. 3). The anterior third is missing; the fracture surface is weathered and most of the lingual compact bone is lost. Only the labial part of the bone is preserved on the ventral half of the mandible. The mandible is nearly rectangular in shape, but the straight ventral and dorsal margin converge anteriorly. The coronoid process sets level on the alveolar ridge. The anguloarticular forms the posterior 60 mm of the mandible and articulates with the dentary in a convex semicircular suture. The anterodorsal edge of the anguloarticular overlaps the posterodorsal edge of the dentary lingually, while the anteroventral edge of the anguloarticular lies labially on the posteroventral edge of the dentary. The ventral third of the anguloarticular forms the postarticular process. The postarticular process is offset by the ventral margin of the mandible in an angle of 45°. The anterodorsal half of the retroarticular is preserved on the ventral side of the postarticular process. The preserved part of the dentary bears 9 teeth. Two of them completely preserve their conical crowns, which are slightly lingually curved and are covered with smooth enamel. The labial alveolar wall of the dentary reaches 6 mm further dorsally compared with the lingual alveolar wall. The cylindrical basal sockets of the teeth are implanted at the lingual side of the labial alveolar wall forming a pleurodont aspect of dentition (Figs. 3, 5B). The basal sockets have a diameter similar to the crown bases and do not project above the labial alveolar wall.

**Quadrate.** – The right quadrate is visible from its internal face. Most of its compact bone is lost. The anterior portion of the bone is broken and lost with the counter slab. The lateral part of the condyle is preserved anteroventral to the posterior portion of the quadrate. The quadrate shows a rounded triangular outline, which is posteriorly elongated to an attenuated posterior process of about 25 mm length. Dorsal to this process a slightly concave depression marks the opening of the symplectic groove. The dorsal edge of the bone is rounded. The ventral margin of the quadrate is slightly convex.

**Sclerotic ossicle.** – One half of a sclerotic bone is preserved (Fig. 3). The ring-shaped bone shows a reconstructed maximum diameter of 55 mm. The width of this discoid ring measures approximately 12 mm.

**Anterior ceratohyal.** – Both anterior ceratohyals are visible in medial view (Fig. 3). The right ceratohyal shows its complete outline but most of its original surface is lost. The original surface is only visible on the left anterior ceratohyal, but the posterodorsal margin of this bone is missing. The anterior ceratohyal is a 130 mm long flat bone, approximately 3.5 times longer than wide at its anterior end and diverges towards posterior to 2.5 times its width. The bone anteriorly terminates in a slightly convex articular surface with the hypohyal. The straight dorsal margin of the anterior ceratohyal forms an angle of 90 degrees with the anterior articular surface. The posterior edge of the ceratohyal is 60 mm wide, with a semicircular outline. Its ventral margin is notched by the articulation points of the branchiostegal rays. The medial side of the anterior ceratohyal bears a longitudinal sulcus, which runs diagonally from the



**Fig. 3.** Disarticulated skull bones of *Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872 (CPC-301) from the early Turonian of Vallecillo and explanatory drawing. Abbreviations: anart, anguloarticular; ch.l, left ceratohyal; ch.r, right ceratohyal; d, dentary; io, infraorbital; mx.p, maxillary process; pmx.l, left premaxillary; pmx.r, right premaxillary; q, quadrate; rart, retroarticular; sco, sclerotic ossicle.

anteroventral to the posterodorsal corner. The bone surface is longitudinally striated.

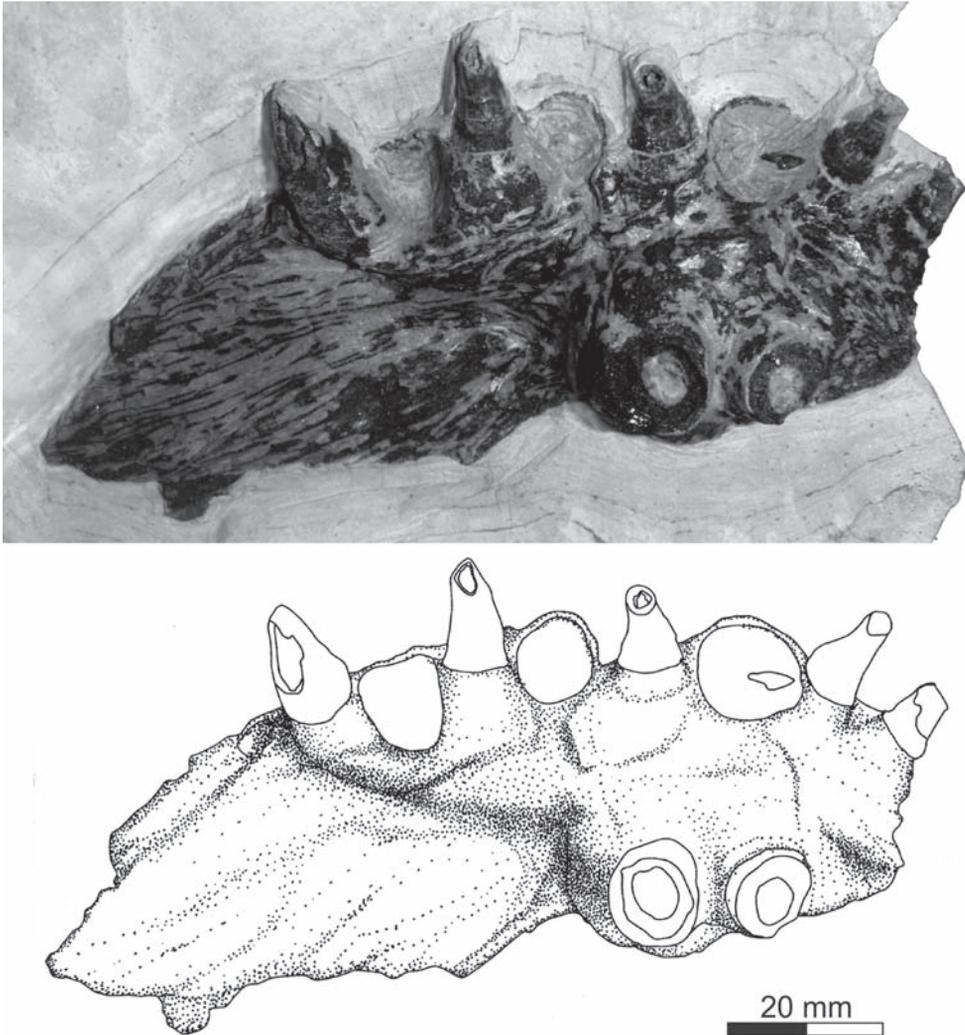
#### 4. Discussion

The disarticulated cranial bones of CPC-301 belong to one individual. Referring to comparisons with *P. caninus* from the Niobrara Chalk in Kansas the dimensions of all bones indicate their affiliation to an individual of about 2 m in length.

The specimen is placed within *Pachyrhizodus*

(DIXON, 1850) based on the pleurodont dentition with caniniform teeth located in basal sockets, the flat premaxillary with medial teeth, as well as the large and nearly rectangular shaped mandible with dentary and anguloarticular showing a “reverse overlap” (sensu FOREY 1977) on their suture (WOODWARD 1901; APPLIGATE 1970; FOREY 1977).

*Pachyrhizodus* was established in 1850, but a revision of the alpha taxonomy and intercontinental comparison of species referred to this genus are still pending. For North America, two or three species are

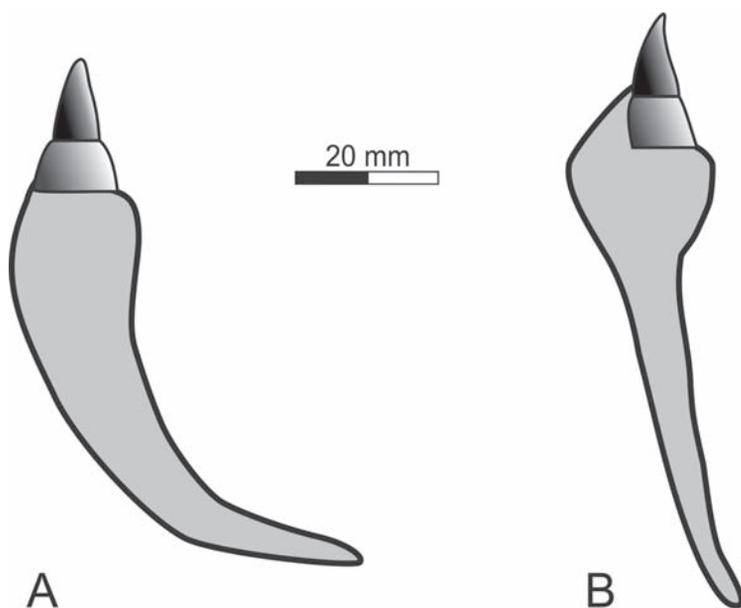


**Fig. 4.** Right premaxillary of *Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872 (CPC-301) from ventral view and explanatory drawing.

considered to be valid (e.g.: APPLIGATE 1970; FOREY 1977; STEWART & BELL 1994; HAKEL & STEWART 2003; EVERHART 2005; STEWART & HAKEL 2005). EVERHART (2005: 83) differentiates *Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872, *Pachyrhizodus minimus* STEWART, 1899 and *Pachyrhizodus leptopsis* COPE; 1875, while STEWART and HAKEL (2005: 235) mention the incorrect placement of *P. leptopsis* in the genus without including it to another genus or erecting a new genus.

Following COPE (1872, 1875) the specimen CPC-301 shows features diagnostic for the North American *Pachyrhizodus caninus* such as two medial premaxillary teeth. LOOMIS (1900: 259) demonstrated that this character is also present in the similar sized European *Pachyrhizodus basalis* (DIXON, 1850). All other spe-

cies show one single medial premaxillary tooth. The Vallecillo specimen confirms an isochronous appearance of large forms of *Pachyrhizodus* in North America and Europe and raises the question of their specific validity. Referring to jaw-fragments, COPE mentioned the following difference: “[*P. caninus*] differs from the type *P. basalis*, DIXON, in that the radical portion of the tooth is less swollen and more conic, and does not project above the exterior alveolar wall, as in that fish” (COPE 1875: 222). We re-examined this character on *Pachyrhizodus* material from the Niobrara Chalk (Kansas, USA) and from the Lower Chalk (England). The mandible shows the following differences:



**Fig. 5.** Schematic drawing of transversal cross section of the left mandible of the large *Pachyrhizodus* species showing the differences in the outline. **A** – *Pachyrhizodus basalis* (after GLAHM V3830 from the Lower Chalk, Lewes, Sussex, U.K.). **B** – *Pachyrhizodus caninus* (after BGSP 1893 X 519/3 from the Upper Cretaceous, Niobrara Chalk, Logan County, Kansas, USA).

A) The *P. basalis*-mandible shows a consistent, labial convexly curved crescent outline in transversal cross-section. The ventral portion of the mandible is strongly medially inflected (Fig. 5A). In contrast the transversal cross-section of the mandible of *P. caninus* shows a dorsal half with a trapezoidal outline. This part is ventromedially continued by a thin plate which shows a thickness between one third to one half of the cross-section of the trapezoid dorsal part of the bone. The ventral margin of this plate shows only a slight medial inflection (Fig. 5B).

B) The tooth-sockets in *P. basalis* are cone-shaped and higher than the labial alveolar ridge. In *P. caninus* the tooth-sockets are more cylindrical and its tip, i.e. the visible contact-line between socket and crown, lies lower than the dorsal edge of the labial alveolar wall (see Fig. 5).

Although these preliminary observations are not statistically confirmed so far, these characters look strong enough to confirm the validity of both *P. caninus* and *P. basalis*. The visible characters of the Vallecillo specimen closely agree with *Pachyrhizodus caninus*. In particular the mandible of the Vallecillo specimen shows differences to the European *P. basalis* in the characters mentioned above. The marginal premaxillary tooth row of the Vallecillo specimen has

nine tooth positions instead of ten described for the type material of *Pachyrhizodus caninus* (COPE 1872), but this could be attributed to intraspecific variation as already observed by LOOMIS (1900). The quadrate and the anterior ceratohyals from the Vallecillo specimen coincide in morphology with the respective bones in *P. caninus* from the Campanian of Alabama, as figured by APPLGATE (1970: fig. 193B, D). The longitudinal sulcus on the ceratohyal (LOOMIS 1900) and its notched ventral margin (HAKEL & STEWART 2003) are further diagnostic features of *P. caninus*, which allow the identification of the Vallecillo-specimen as *Pachyrhizodus caninus*.

*Pachyrhizodus caninus* is known from the Coniacian to Campanian in North American localities (COPE 1872, 1875; LOOMIS 1900; APPLGATE 1970; EVERHART 2005; SHIMADA & FIELITZ 2006). The *Pachyrhizodus caninus* specimen from Vallecillo comes from a layer also containing *Pseudaspidoceras flexuosum*. This ammonite is indicative for the early Turonian (KENNEDY et al. 2005; IFRIM & STINNESBECK 2008). CPC-301 therefore represents the stratigraphically oldest record of this species in North America.

*P. caninus* is considered to be a typical faunal element of the Western Interior Seaway and was thought to be restricted to this area (e.g. JORDAN 1924;

EVERHART 2005). The discovery of a mandibular fragment of *Pachyrhizodus* cf. *caninus* from the Maastrichtian of Guerrero (south central Mexico) by ALVARADO-ORTEGA et al. (2006) and the specimen from Vallecillo (north-eastern Mexico) described here extend the distribution range of *Pachyrhizodus caninus* into the Western Tethyan faunal province.

The palaeogeographical position of the Vallecillo deposits in the ancient Gulf of Mexico at the junction between the Western Tethys and the Western Interior Seaway appears as an imperative for the intermixture of both faunal realms. This hypothesis was already confirmed for ammonites and inoceramids (IFRIM & STINNESBECK 2007, 2008). The occurrence of *Pachyrhizodus caninus* in Vallecillo is the first early Turonian vertebrate that proves evidence for faunal exchange between the Western Interior Seaway Faunal Provinces (NICHOLLS & RUSSELL 1990) and Western Tethyan Faunal Provinces. Until now fish faunal similarities between the Western Interior Seaway and the Western Tethys provinces were based on occurrences sharing a familial rank, e.g. Ptychodontidae, Nursallidae and Dercetidae, (BLANCO-PIÑÓN et al. 2002), which is of little information, especially when referring to widespread families. The presence of *P. caninus*, a typical Western Interior Seaway taxon, in North Eastern Mexico will help to clarify the faunal interchange with the Western Tethys. In this context, Vallecillo is a key outcrop in understanding palaeobiogeographical controlling factors of late Cretaceous teleost fishes. Referring to other pachyrhizodontid specimen from Vallecillo, which show well preserved fishes within their intestinal content it is evident that *Pachyrhizodus* was a predator which fed primarily on fish. The reconstructed size of CPC-301 indicates that *Pachyrhizodus caninus* clearly belonged to the alpha-predators within the macronectonic food chain (GIERSCH et al. 2009).

In general Pachyrhizodontidae are known from the early Aptian to the middle Eocene (TAVERNE 1987; STEWART & BELL 1989). However, some pachyrhizodontoid remains were reported from the Tithonian of Chile as being the oldest record of this group (ARRATIA & SCHULTZE 1999).

The Pachyrhizodontidae apparently are most diverse in the Western Hemisphere: during the Cretaceous four of five known genera occur in South and/or North America (CAVIN 2001; CUMBAA & MURRAY 2008). *Rhacolepis* WOODWARD, 1901 is known from the Albian of the Santana Formation in Brazil. The faunal assemblages from the Cenomanian (SHIMADA

et al. 2006) into the Maastrichtian of the Western Interior Seaway are characterised by the occurrence of *Pachyrhizodus* DIXON, 1850 which also appears in the Turonian of the ancient Gulf of Mexico together with *Goulmimichthys* CAVIN, 1995 (CAVIN 2008). *Aquilopiscis* CUMBAA & MURRAY, 2008 occurs in the Turonian of Lac des Bois, Canada (NW Territories), which represents the boreal part of the Western Interior Seaway (CUMBAA & MURRAY 2008). The first occurrence of Pachyrhizodontidae in the Late Jurassic of Chile (ARRATIA & SCHULTZE 1999) together with its diversity in the Western Hemisphere may indicate a Gondwanan origin of the Pachyrhizontoidei. However, *Goulmimichthys* and *Pachyrhizodus* are not restricted to New World localities: *Goulmimichthys* is described from Cenomanian-Turonian sediments of Morocco (CAVIN 1995) and the occurrence of *Pachyrhizodus* in Australia, New Zealand, England and Italy indicates a cosmopolitan distribution of this genus. The only genus within Pachyrhizodontidae which is unknown from the Western Hemisphere until now is *Nardopiscis* from the Campanian-Maastrichtian of Southern Italy (TAVERNE 2008).

## 5. Conclusions

The discovery of a specimen of *Pachyrhizodus caninus* COPE, 1872 in the early Turonian locality of Vallecillo in North Eastern Mexico indicates that this species was not restricted to the Western Interior Seaway and occurred also in the Mesozoic Gulf of Mexico. The specimen which comes from a well dated stratigraphical framework represents the oldest record of this species. Studies of the jaw morphology of the North American *Pachyrhizodus caninus* and the European *Pachyrhizodus basalis* suggest that the two similar sized species show morphological differences, at least in their dentition. The occurrence of a true Western Interior faunal element within the fish assemblage of Vallecillo underlines the importance of this locality in understanding the palaeobiogeographical relations of the Western Tethys and adjacent realms in the late Cretaceous.

## Acknowledgements

The authors are grateful to ROBERTO GONZALES and his family, Vallecillo, Mexico, for the permission to work in the quarries and for their unrestricted collaboration. We thank JOSÉ MANUEL PADILLA GUTIERREZ (MUDE) for his support in the field and lab and the possibility to work in the Coahuila State Collection of fossils. We thank JEFF LISTON

for photographs of comparative material and fruitful discussions. We gratefully acknowledge careful and constructive reviews of this manuscript by LIONEL CAVIN and LOUIS TAVERNE. Financial support was provided by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG FR 1314/10-1).

## References

- ALVARADO-ORTEGA, J., GARIBAY-ROMERO, L. M., BLANCO-PIÑÓN, A., GONZÁLES-BARBA, G., VEGA, F. J. & CENTENO-GARCÍA, E. (2006): Los Peces fósiles de la Formación Mexcala (Cretácico Superior) en el Estado de Guerrero, México. – *Revista Brasileira de Paleontologia*, **9**: 261-272.
- APPLEGATE, S. (1970): The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. – *Fieldiana, Geology, Memoirs*, **3**: 383-433.
- ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (1999): Mesozoic fishes from Chile. – In: ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P. (Eds.): *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record*, 565-593; München (Pfeil).
- BLANCO, A. & ALVARADO-ORTEGA, J. (2005): New dercetid fish (Aulopiformes: Teleostei) from the early Turonian of Vallecillo, NE Mexico. – In: POYATO-ARIZA, F. J. (Ed.): *Fourth International Meeting on Mesozoic Fishes – Systematics, Homology, and Nomenclature; extended abstracts*, 43-46; Madrid (UAM Ediciones).
- BLANCO, A., ALVARADO-ORTEGA, J. & GALLO, V. (2008): *Robertichthys riograndensis* from the Lower Turonian (Upper Cretaceous) Vallecillo Lagerstätte, NE-Mexico: Description and relationships. – In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H.-P. & WILSON, M. V. H. (Eds.): *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*, 389-397; München (Pfeil).
- BLANCO, A. & CAVIN, L. (2003): New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico). – *Comptes Rendus Palevol*, **2**: 299-306.
- BLANCO, A., STINNESBECK, W., LÓPEZ-OLIVA, J. G., FREY, E., ADATTE, T. & GONZÁLES GONZÁLES, A. H. (2001): Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico Tardío en el noreste de México. – *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **18**: 186-199.
- BLANCO-PINÓN, A. (2003): Peces fósiles de la formación Agua Nueva (Turoniano) en el municipio de Vallecillo, Nuevo León, NE-México. – Unpublished Ph.D. Thesis, Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias de la Tierra, 342 pp.
- BLANCO-PINÓN, A., FREY, E., STINNESBECK, W. & LÓPEZ-OLIVA, J. G. (2002): Late Cretaceous (Turonian) fish assemblage from Vallecillo, Northeastern Mexico. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **225**: 39-54.
- BUCHY, M.-C. (2007): Mesozoic marine reptiles from north-east Mexico: description, systematics, assemblage and palaeobiogeography. – Ph.D. Thesis, Universität Karlsruhe (TH), 89 pp.
- BUCHY, M.-C. & SMITH, K. T. (2005): An aigialosaur (Squamata: Anguimorpha) with soft-tissue preservation from the Upper Cretaceous of Nuevo León, Mexico. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**: 40A.
- BUCHY, M.-C., SMITH, K. T., FREY, E., STINNESBECK, W., GONZÁLES GONZÁLES, A. H., IFRIM, C., LÓPEZ-OLIVA, J. G. & PORRAS-MUZQUIZ, H. (2003): Preliminary catalogue of marine squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of northeastern Mexico. – First Mosasaur Meeting, Maastricht (The Netherlands), Abstract Book: 17-23.
- (2005): Annotated catalogue of marine squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of northeastern Mexico. – *Netherlands Journal of Geosciences*, **84**: 195-205.
- BUCHY, M.-C., SMITH, K. T., IFRIM, C. & GIERSCH, S. (2007): Basal mosasaurids from the Turonian of Vallecillo, Nuevo León, Mexico. – In: EVERHART, M. J. (Ed.): *The second Mosasaur meeting*, Abstract booklet, Fort Hays, 8.
- CAVIN, L. (1995): *Goulmimichthys arambourgi* n. g., n. sp., un Pachyrhizodontidae (Actinopterygii, Teleostei) d'une nouvelle localité à nodules fossilifères du Turonien inférieur marocain. – *Comptes Rendus de l'Académie des sciences*, **321**, série IIA: 1049-1054.
- (2001): Osteology and phylogenetic relationship of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* CAVIN, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. – *Eclogae geologicae Helvetiae*, **94**: 509-535.
- (2008): Palaeobiogeography of Cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii) – In: CAVIN, L., LONGBOTTOM, A. & RICHTER, M. (Eds.): *Fishes and the Break-up of Pangaea*. Geological Society, London, Special Publications, 295, 165–183.
- COPE, E. D. (1872): On the families of fishes of the Cretaceous Formation of Kansas. – *Proceedings of the American Philosophical Society*, **12**: 327-357.
- (1875): The Vertebrata of the Cretaceous Formations of the West. – *Reports of the U.S. Geological Survey of the Territories* **2**: 1-303.
- CUMBAA, S. L. & MURRAY, A. M. (2008): New Late Cretaceous pachyrhizodontid and enchodontoid fishes and associated ichthyofauna from the Northwest Territories, Canada. – In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H.-P. & WILSON, M. V. H. (Eds.): *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*, 389-397; München (Pfeil).
- DIXON, F. (1850): *Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. – 422 pp.; London (Longman, Brown, Green & Longmans).
- EVERHART, M. J. (2005): *Oceans of Kansas—A Natural History of the Western Interior Sea*. – 322 pp.; Bloomington (Indiana University Press).
- FOREY, P. L. (1977): The Osteology of *Notelops* WOODWARD, *Rhacolepis* AGASSIZ and *Pachyrhizodus* DIXON (Pisces: Teleostei). – *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, **28**: 125-204.
- GIERSCH, S., FREY, E., IFRIM, C., STINNESBECK, W. & GONZÁLES GONZÁLES, A. H. (2009): Size-range and intestinal content – hints on the palaeoecology of the fossil ichthyofauna from the Late Cretaceous locality Vallecillo (North eastern Mexico). – In: SCHWARZWINGS, D., WINGS, O. & SATTLER, F. (Eds.): *7th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists*. Abstract Volume, 33; Aachen (Shaker).

- GIERSCH, S., FREY, E., STINNESBECK, W. & GONZÁLES GONZÁLES, A. H. (2008): Fossil fish assemblages of north eastern Mexico: New evidence of Mid Cretaceous Actinopterygian radiation. – 6<sup>th</sup> Meeting of the European Association of Vertebrate Paleontologists, Muzeum Spisa, Spišská Nová Ves, Slovak Republic, Abstracts Volume, 43-45.
- HAKEL, M. & STEWART, J. (2003): A nearly complete skeleton of *Pachyrhizodus caninus*. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**: 58A.
- IFRIM, C. (2006): The fossil *lagerstätte* at Vallecillo, North-Eastern Mexico: pelagic *plattenkalks* related to the Cenomanian-Turonian boundary anoxia. – Ph.D. Thesis, University of Karlsruhe (TH), 152 pp.
- IFRIM, C., BUCHY, M.-C., SMITH, K. T. & GIERSCH, S. (2008): Paleoenvironment and preliminary description of early Turonian (Late Cretaceous) aquatic squamates from Vallecillo, North-eastern Mexico. – In: EVERHART, M. J. (Ed.): Proceedings of the second Mosasaur Meeting. – Fort Hays Studies, Special Issue, **3**: 47-62.
- IFRIM, C., FREY, E., STINNESBECK, W., BUCHY, M.-C., GONZÁLES GONZÁLES, A. H., & LÓPEZ-OLIVA, J. G. (2005): The fish assemblage in Early Turonian carbonates at Vallecillo, N. L., México. – *Paleos Antiquo*, **2005** (1): 43-51.
- IFRIM, C. & STINNESBECK, W. (2007): Early Turonian ammonites from Vallecillo, north-eastern Mexico: taxonomy, biostratigraphy and palaeogeographical significance. – *Cretaceous Research*, **28**: 642-664.
- (2008): *Cenomanian-Turonian high-resolution biostratigraphy of north-eastern Mexico and its correlation with the GSSP and Europe*. – *Cretaceous Research*, **29**: 943-956.
- JORDAN, D. S. (1924): A Collection of Fossil Fishes in the University of Kansas from the Niobrara Formation of the Cretaceous. – *The Kansas University Science Bulletin*, **15**: 219-245.
- KENNEDY, W. J., WALASZCZYK, I. & COBBAN, W. A. (2005): The Global Boundary Stratotype Section and Point for the base of the Turonian Stage of the Cretaceous: Pueblo, Colorado, U.S.A. – Episodes, **28**: 93-104.
- LOOMIS, F. B. (1900): Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochenfische aus der Kreide-Formation von Kansas. USA. – *Palaeontographica*, **46**: 213-283.
- NICHOLLS, E. L. & RUSSEL, A. P. (1990): Paleobiogeography of the Cretaceous Western Interior Seaway of North America: the vertebrate evidence. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **79**: 149-169.
- SHIMADA, K. & FIELTIZ, C. (2006): Annotated checklist of fossil fishes from the Smoky Hill chalk of the Niobrara chalk (Upper Cretaceous) in Kansas. – In: LUCAS, S. G. & SULLIVAN, R. M. (Eds.): Late Cretaceous vertebrates from the Western Interior. – *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **35**: 193-213.
- SHIMADA, K., SCHUMACHER, B. E., PARKIN, J. A. & PALERMO, J. M. (2006): Fossil Marine Vertebrates from the Lowermost Greenhorn Limestone (Upper Cretaceous: Middle Cenomanian) in Southeastern Colorado. – *Journal of Paleontology*, **80**, Supplement to No. 2: 1-45.
- STEWART, A. (1899): *Pachyrhizodus minimus*, a new species of fish from the Cretaceous of Kansas. – *Kansas University Quarterly*, **8**: 37-38.
- STEWART, J. & BELL, G. L. (1989): The earliest reputed North American mosasaur records are not mosasaurs. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, Supplement, **9**: 39A.
- (1994): North America's oldest Mosasaurs are Teleosts. – *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, **441**: 1-9.
- STEWART, J. & HAKEL, M. (2005): A review of *Pachyrhizodus* species from the USA, with comments on those of other countries. – In: POYATO-ARIZA, F. J. (Ed.): Fourth international Meeting on Mesozoic Fishes – Systematics, Homology, and Nomenclature; extended abstracts, 235-238; Madrid (UAM Ediciones).
- TAVERNE, L. (1987): On the cranial and caudal osteology of the marine teleost *Pachyrhizodus* (Pachyrhizodontidae, Crossognathiformes). – *Biologisch Jaarboek Dodonaea*, **55**: 136-145.
- (1989): *Crossognathus* PICTET, 1858 du Cretace Inferieur de l'Europe et systematique, paleozoogeographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord. (Teleosteens) du Cretace et du Tertiaire. – *Palaeontographica*, (A), **207**: 79-105.
- (2008): Les poissons crétacés de Nardò. 29. *Nardopiscis cavini* gen. et sp. nov. (Teleostei, Crossognathiformes, Pachyrhizodontidae). – *Bollettino del Museo di Storia Naturale di Verona*, **32**: 19-28.
- WOODWARD, A. S. (1901): Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History), Part IV. – 636 pp.; London (Longmans & Co.).

Manuscript received: July 30th, 2009.

Revised version accepted by the Stuttgart editor: October 29th, 2009.

#### Addresses of the authors:

SAMUEL GIERSCH, EBERHARD FREY, Referat für Paläontologie und Evolutionsforschung, Staatliches Museum für Naturkunde, Erbprinzenstrasse 13, D-76133 Karlsruhe, Germany;

e-mail: samuel.giersch@smnk.de

WOLFGANG STINNESBECK, Universität Heidelberg, Institut für Geowissenschaften, Im Neuenheimer Feld 236, D-69120 Heidelberg, Germany;

ARTURO H. GONZÁLES GONZÁLES, Museo del Desierto, Prol. Pérez Treviño 3745, Centro Metropolitano Parque Las Maravillas, 25015 Saltillo, Coahuila, Mexico.

# *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. (Clupeiformes, Teleostei) from the Cenomanian (Cretaceous) Plattenkalk deposits of NE Mexico

Samuel Giersch · Eberhard Frey · Wolfgang Stinnesbeck ·  
Christina Ifrim · José Manuel Padilla Gutierrez

Received: 24 November 2009 / Accepted: 29 September 2011 / Published online: 12 November 2011  
© Swiss Geological Society 2011

**Abstract** A new species of the clupeid genus *Scombroclupea* is described from the Upper Cretaceous (Cenomanian) Plattenkalk locality “Loma la Mula” in Coahuila, northeastern Mexico. The material provides new osteological data for the genus, which clarify its systematic position. The Mexican *Scombroclupea* points to an occurrence of the genus in the western Tethys and indicates a vicariant event between *S. macrophthalma* from Lebanon and Croatia and the new species described herein. The analysis of the functional morphology of *Scombroclupea* supports the reconstruction of an oscillatory locomotion mode in this genus.

**Keywords** *Scombroclupea* · Western Tethys ·  
Upper Cretaceous · Northeastern Mexico ·  
Functional morphology

## Abbreviations

CPC State collection for Palaeontology of Coahuila,  
Museo del Desierto, Saltillo, Mexico

---

Editorial handling: Jean-Paul Billon-Bruyat.

---

S. Giersch (✉) · E. Frey  
Referat für Paläontologie und Evolutionsforschung, Staatliches  
Museum für Naturkunde, Erbprinzenstrasse 13, 76133  
Karlsruhe, Germany  
e-mail: samuel.giersch@smnk.de

W. Stinnesbeck · C. Ifrim  
Ruprecht-Karls-Universität, Institut für Geowissenschaften, Im  
Neuenheimer Feld 234, 69120 Heidelberg, Germany

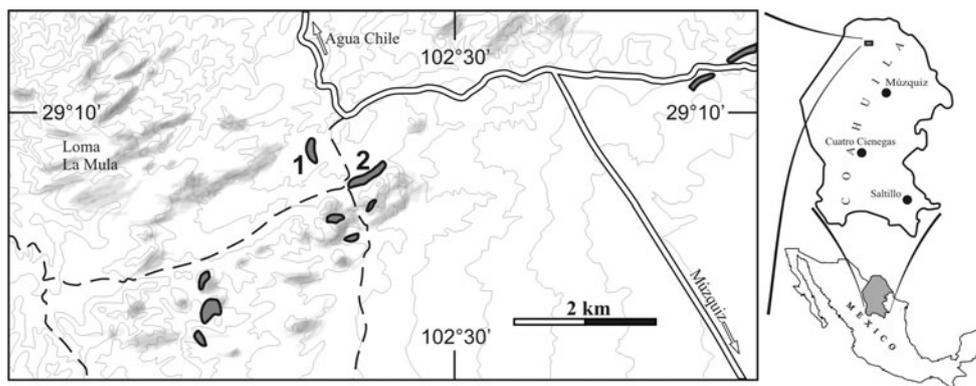
J. M. Padilla Gutierrez  
Museo del Desierto, Prol. Pérez Treviño 3745, Centro  
Metropolitano Parque Las Maravillas, 25015 Saltillo,  
COAH, Mexico

MB.f. Museum für Naturkunde, Berlin, Germany  
SMNK Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe,  
Germany  
SMNS Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart,  
Germany

## Introduction, geological and stratigraphical setting

Fossiliferous Upper Cretaceous pelagic Plattenkalk deposits show a wide regional distribution throughout NE Mexico (Stinnesbeck et al. 2005; Ifrim et al. 2007). Most localities are located in the states of Nuevo León and Coahuila. In particular northern Coahuila is rich of small quarries, which produce laminated limestone with an exceptionally well-preserved fossil content. The fossils described herein were in part discovered by quarry men in a quarry field 170 km northwest of Múzquiz, but some also result from scientific excavations in the same locality on the eastern slope of the “Loma La Mula” mountain (Fig. 1). In this area, at least eight quarries unearth Upper Cretaceous sediments within an area of 20 km<sup>2</sup>. The quarried limestone ranges from Cenomanian to Coniacian ages. In this paper, we describe a new species of the fossil clupeomorph genus *Scombroclupea*. The holotype material of the new species *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. was found in a small quarry at 29°09′43.7″N, 102°31′22.5″W (Fig. 1-1). Isolated fish-scales are abundant in the sediments exposed in this locality. However, only a few articulated remains of fishes were found. Ammonites and inoceramids are associated with the fish remains, pointing to a hemipelagic palaeoenvironment. The large size of the inoceramids (shell height up to 200 mm), their shape and the type of ornamentation closely associate the

**Fig. 1** Map of the “Loma La Mula” quarry field within Coahuila, NE Mexico. Dark grey areas display Plattenkalk quarries. 1 and 2 Cenomanian localities that yield *Scombroclupea occidentalis* sp. nov.



specimens with *Inoceramus pictus*, although a precise assignation to species or subspecies level is not possible at present. There are acanthoceratid ammonites present throughout the approximately 2 m high section. Near the base of the section schloenbachiids, baculitids, and turrilitid ammonites, likely *Mariella (Wintonia) bosquensis* (ADKINS 1920) (Kennedy et al. 2005) among them, are present in limestone concretions. According to this invertebrate assemblage, we preliminarily assign a Middle to Late Cenomanian age to the layers of origin of *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. described herein.

## Materials and methods

The material of *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. is housed in the State collection for Palaeontology of Coahuila in the Museo del Desierto, Saltillo, Mexico. The material, which has been examined for this paper comprises seven specimens: CPC-433a, b, CPC-434, CPC-436, CPC-439, CPC-441, CPC-443 and CPC-444. The comparative material of the type species, *Scombroclupea macrophthalma*, belongs to the following institutions and comprises the following specimens: Staatliches Museum für Naturkunde in Karlsruhe: SMNK-PAL. 6593/1, SMNK-PAL. 6593/2; Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart: SMNS 12500 and Museum für Naturkunde in Berlin: MB.f. 16169, MB.f. 16172, MB.f. 16173, MB.f. 16174, MB.f. 16179, MB.f. 16182, MB.f. 16183, MB.f. 16184, MB.f. 16186, MB.f. 16189, MB.f. 16190, MB.f. 16191, MB.f. 16194.

Because of the high fragility of skeletons, only CPC-434 was transferred to epoxy resin. All specimens were cleaned with scalpel and steel needles under a binocular microscope (Leica MS5). Drawings and digital photos were made by the corresponding author using a camera lucida and a digital camera Canon EOS 350D. The anatomical nomenclature follows Grande (1985) and Rojo (1991). We dissected caudal parts of recent *Clupea harengus* and *Scomber scombrus* to study the structure and function of body parts, which are responsible for propulsion. A

comparison of these structures with accordant structures in *Scombroclupea* was used for a reconstruction of the locomotion type for this fossil fish.

## Systematic palaeontology

Infraclass	Teleostei MÜLLER 1845 (sensu ARRATIA 1999)
Subcohort	Clupei WILEY & JOHNSON 2010
Order	Clupeiformes GOODRICH 1909
Suborder	Clupeoidei BLEEKER 1859
Superfamily	Clupeoidea (sensu GRANDE 1985)
Family	<i>Incertae sedis</i>
Genus	<i>Scombroclupea</i> KNER 1863

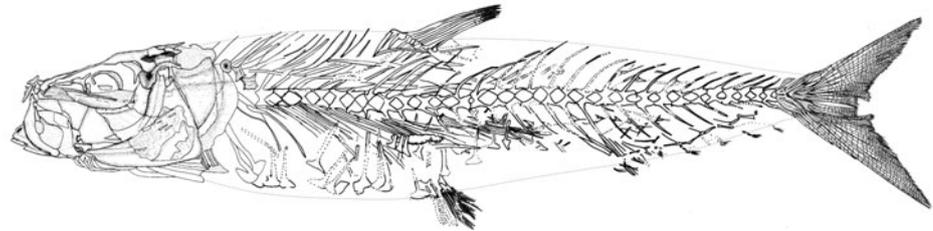
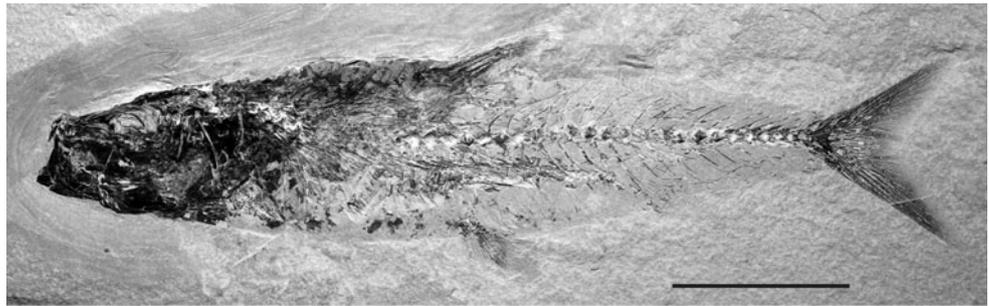
**Remark** The genus *Scombroclupea* includes the type species *S. macrophthalma* and *S. dimiuta* (Forey et al. 2003). The emended diagnosis for the genus mentions edentulous jaws (Forey et al. 2003, p. 283). The re-examination of the type species, *S. macrophthalma*, and the study of the species described herein shows that both species bear a comb-like dentition with minute teeth on the posterior half of the margin of the maxilla (Fig. 6). This confirms the former diagnosis given by Woodward (1901, p. 135), which mentions minute, or absent teeth. Therefore we provide the following generic diagnosis:

Emended diagnosis: clupeoid with two supramaxillae; minute teeth on caudal half of maxilla forming a comb-like dentition; absence of dorsal scutes; transverse processes of the anterior few caudal vertebrae forming horizontal laminae; epineural and epipleural intermusculars in caudal region flattened; anal fin divided posteriorly into series of anal finlets each of which formed by a multibranching fin ray.

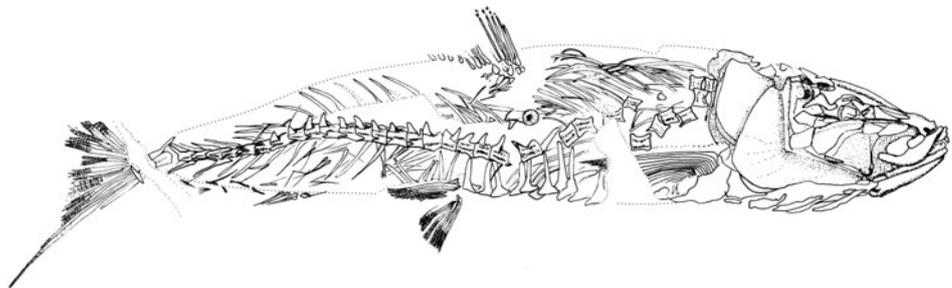
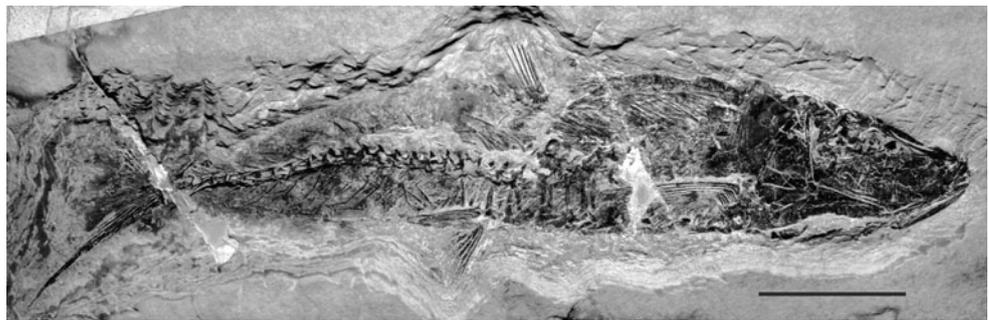
## *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. (Figs. 2–11; Tables 1, 2)

**Diagnosis** Large *Scombroclupea* reaching 250 mm standard length (SL); vertebral column consists of 36 preural

**Fig. 2** *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. (Cenomanian, Loma la Mula, Coahuila, NE Mexico), CPC-433 (Holotype), main slab. Scale bar 30 mm



**Fig. 3** *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. (Cenomanian, Loma la Mula, Coahuila, NE Mexico), CPC-434. Scale bar 30 mm

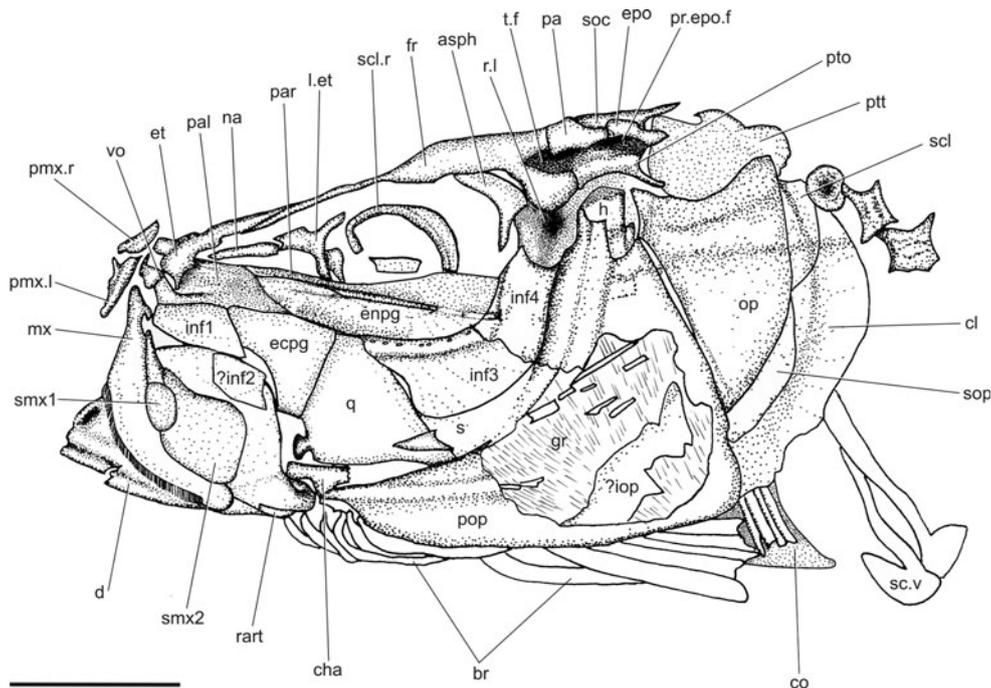


vertebrae, 16 are caudal; vertebrae 14–31 bear lanceolate horizontal laminae; mediolateral length of laminae is about the diameter of the vertebral centrum; 6–7 postpelvic scutes; caudal part of anal fin formed by 5 finlets; epural 1 reaches the dorsal margin of ural centrum 1; trailing-edge of caudal fin with two tuft-like lobes formed dorsally by the 7th lepidotrichium and ventrally by the 8th lepidotrichium.

*Types and material* Holotype: CPC-433a and CPC-433b (slab and counterslab), complete, subadult specimen of 150 mm SL, from Cenomanian deposits at Múzquiz, Coahuila, northeastern Mexico; CPC-434, CPC-436, CPC-439, CPC-441 (Paratypes), from Cenomanian deposits at Loma la Mula, Coahuila, northeastern Mexico.

*Etymology* *Occidentalis* is the Latin word for occidental, belonging to the occident. This refers to the western Tethysian occurrence of the species.

*Description* All specimens are preserved in lateral view. The description is based mainly on the holotype CPC-433a and also on paratype CPC-434. The holotype is almost completely articulated and is visible from its left side (Fig. 2). Only the mandible and the second infraorbital lost contact and shifted 5 mm ventrally. The bones of the nasal and occipital region are badly crushed. However, in most parts the skull is three-dimensionally preserved and allows the reconstruction of most of the skull bones. Ventral scutes are shifted dorsally and the caudal part of the dorsal



**Fig. 4** Skull anatomy of *Scombroclupea occidentalis* sp. nov., CPC-433 (Holotype). Camera lucida drawing in left lateral view. *ang* angular, *asph* autosphenotic, *br* branchiostegal rays, *cbr* ceratobranchials, *cha* anterior ceratohyal, *cl* cleithrum, *co* coracoid, *d* dentary, *ecpg* ectopterygoid, *enpg* entopterygoid, *epo* epiotic, *et* ethmoid, *fr* frontal, *gr* gill rakers, *h* hyomandibula, *?iop* interopercle, *inf*

infraorbital (numbered), *l.et* lateral ethmoid, *mx* maxilla, *na* nasal, *op* opercle, *pa* parietal, *pal* palatine, *par* parasphenoid, *pmx.l/r* left/right premaxilla, *pop* preopercle, *pr.epo.f* pre-epiotic fossa, *pto* pterotic, *ptt* post-temporal, *q* quadrate, *rart* retroarticular, *r.l* recessus lateralis, *s* symplectic, *scl* supraclithrum, *scl.r* sclerotic ring, *sc.v* ventral scutes, *smx* supramaxilla (numbered). Scale bar 10 mm

fin is disarticulated. CPC-434 is visible from its right side. Some abdominal vertebrae and ribs, as well as the posterior ventral scutes are disarticulated. The distal portions of the pectoral, the dorsal, and the caudal fin are lost (Fig. 3).

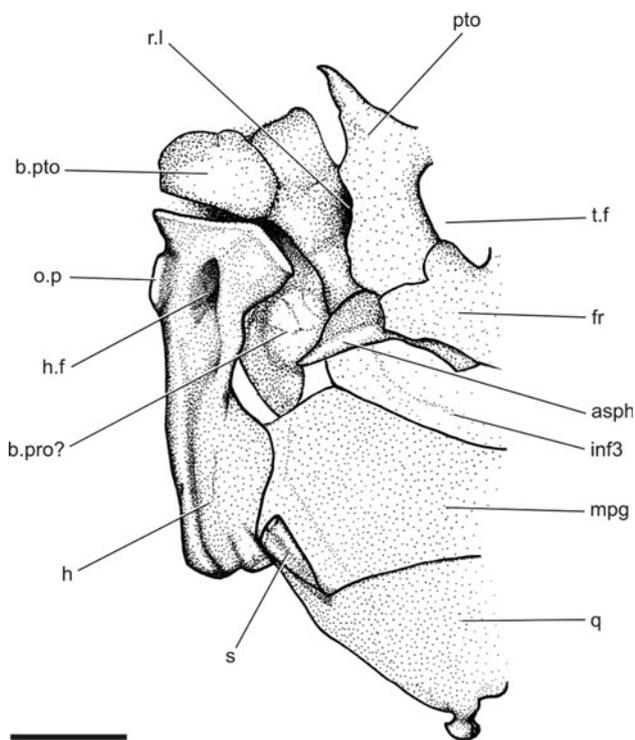
**Dimensions and proportions** The SL of six specimens varies between 145 and 250 mm. The average SL of this fusiform fish is about 200 mm. The skull occupies 28% of SL. The maximum depth of the body is one quarter of SL. The origin of the dorsal fin lays approximately level with the mid-SL. The pelvic fin originates ventral to the caudal half of the dorsal fin. The anal fin originates in the middle between the pelvic fin and the base of the caudal fin.

**Neurocranium** As in most clupeomorphs, the oticooccipital region is short in comparison with the orbital and ethmoid regions and it occupies 25% of the skull length (Fig. 4). The frontal is the largest bone in the skull roof. It runs from the middle of the nasal region up to the middle of the otical region. The frontal is a narrow bar dorsal to the orbit. It carries the anteroposteriorly running sulcus for the supraorbital sensory canal. The frontal broadens posteriorly and splits in lateral and medial parts anterior to the temporal foramen. The temporal foramen (Figs. 4, 5) is surrounded dorsally by the medial part of the frontal and by a short parietal, which measures approximately one-fifth of the frontal in length. The temporal foramen is floored by

the posterolateral portion of the frontal and by the pterotic. The pterotic ends posterolaterally in a spine, which occupies one-third of the total length of this bone. The ventrolateral portion of the pterotic is uniformly concave and borders the hyomandibular fossa laterally. Posterior to this margin, the bone surface of the pterotic shows an anterolateral inflation, which probably indicates the presence of a pterotic bulla (Fig. 5).

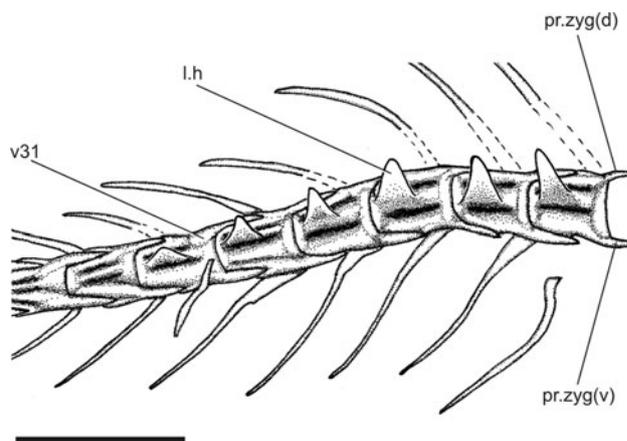
The posterolateral part of the braincase shows a pre-epiotic fossa, which is developed between pterotic, parietal and epiotic posterior to the temporal foramen. The pre-epiotic fossa is roofed by the posterior half of the parietal and the epiotic, which terminates posterior in a short attenuate process. The pterotic forms the ventral margin of the pre-epiotic fossa. The supraoccipital (Fig. 4) separates the parietals and meets anteriorly with the frontals. The supraoccipital does not project beyond the posterior profile of the braincase. The rest of the braincase remains unknown, being crushed or invisible in the available specimens.

The posterodorsal part of the orbit is roofed by a broad and hook-shaped sphenotic (Figs. 4, 5), which terminates laterally with an acuminate, ventrally directed process. The recessus lateralis opens between this process and the pterotic anterior to the dorsal tip of the preopercle.



**Fig. 5** *Scombroclupea occidentalis* sp. nov., CPC-443. Camera lucida drawing of details of the slightly disarticulated skull. *asph* autosphenotic, *b.pro* prootic bulla, *b.pto* pterotic bulla, *fr* frontal, *inf3* third infraorbital, *h* hyo-mandibula, *h.f* hyomandibular foramen, *mpg* metapterygoid, *o.p* opercular process, *pto* pterotic, *q* quadrate, *r.l* recessus lateralis, *s* symplectic. Scale bar 5 mm

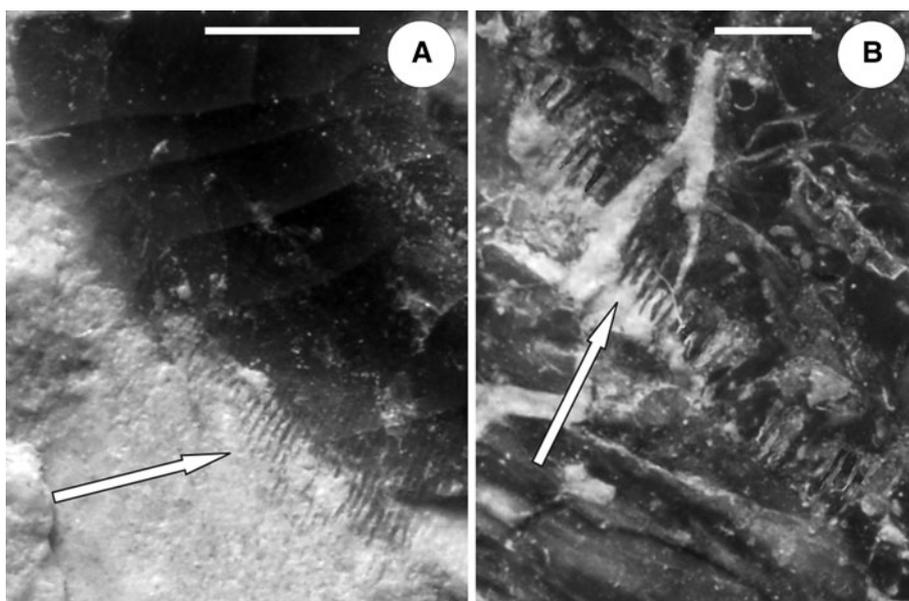
The anterior portion of the orbit is bordered by a short and slender lateral ethmoid (Fig. 4), which bears a laterally directed club-shaped process. The length of the lateral ethmoid is one quarter of the length of the frontal.

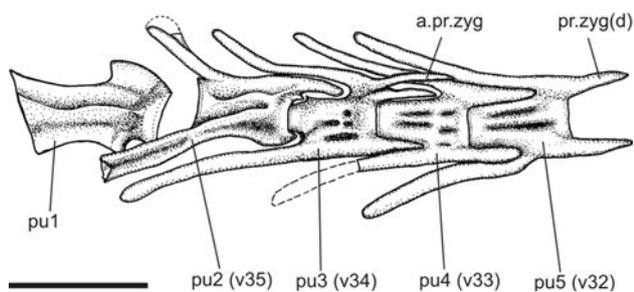


**Fig. 7** *Scombroclupea occidentalis* sp. nov., CPC-434. Camera lucida drawing of caudal vertebrae showing horizontal laminae and elongated prezygapophyses. *l.h* horizontal laminae, *pr.zyg(d)* dorsal prezygapophysis, *pr.zyg(v)* ventral prezygapophysis, *v31* 31st vertebra. Scale bar 10 mm

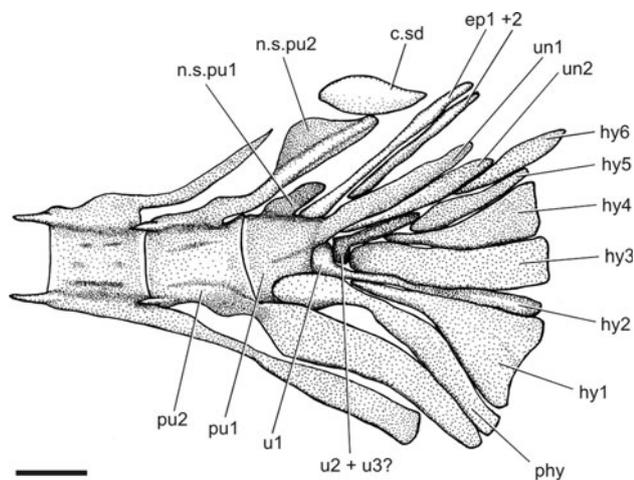
The anterior part of the skull roof is formed by the large ethmoid. The longitudinal dimension of this bone equals half of the length of the frontal. The ethmoid broadens anteriorly and its anterior third diverges into a lateral wing, which has a rounded rectangular outline. The ethmoid terminates anteriorly in an anterodorsally directed knob. The posterior half of the ethmoid is flanked by a rod-shaped nasal, which articulates posteriorly with the lateral ethmoid. Some specimens show part of the vomer that suggests that the bone is edentulous. The parasphenoid is a slender and edentulous rod-shaped bone. On CPC-439 the parasphenoid extends laterally into a pair of short and blunt basisphenoid processes posteriorly adjacent to the orbit. The surface of all skull bones is smooth.

**Fig. 6** Details of the oral margin of the maxilla in *Scombroclupea*. Arrows pointing on the comb-like dentition. **a** *Scombroclupea macrophthalmia* SMNK-PAL. 6539/2. **b** *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. CPC-433 (Holotype). Scale bar 0.3 mm

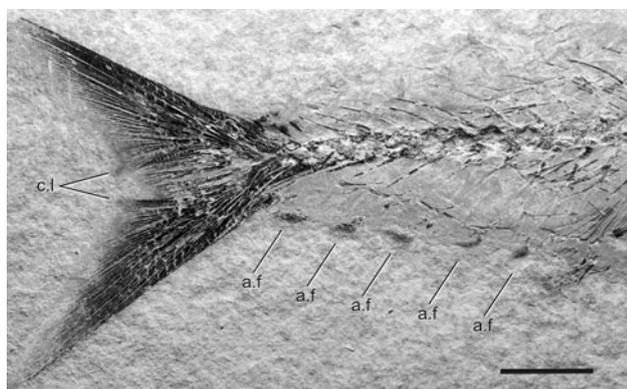




**Fig. 8** *Scombroclupea occidentalis* sp. nov., CPC-434. Camera lucida drawing of preural vertebrae showing accessory prezygapophyses. *a.pr.zyg* accessory prezygapophysis, *lh* horizontal laminae, *pr.zyg(d)* dorsal prezygapophysis, *pr.zyg(v)* ventral prezygapophysis, *pu* preural vertebra (numbered), *v* vertebra (numbered). Scale bar 5 mm



**Fig. 9** Caudal skeleton of *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. CPC-433 (Holotype). *c.sd* dorsal caudal scute, *ep* epural, *hy* hypural (numbered), *n.s.pu* neural spine of preural centrum (numbered), *phy* parhypural, *pu* preural centrum (numbered), *u* ural centrum (numbered), *un* uroneural (numbered). Scale bar 2 mm



**Fig. 10** Details of anal and caudal fin of *Scombroclupea occidentalis* sp. nov. CPC-433b (counter slab of the Holotype). *a.f* anal finlet, *c.l* caudal lobe on the trailing edge of the caudal fin. Scale bar 10 mm

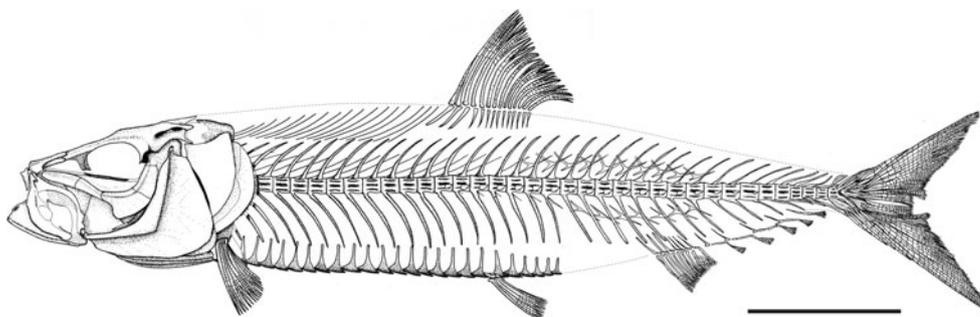
**Suspensorium** The hyomandibula (Fig. 5) has a narrow vertical shaft reinforced by a lateral ridge, which broadens dorsally and terminates into an articular head, which shows an anterior and a posterior articular facet. The anterior facet articulates onto the posteroventral face of the sphenotic, and the posterior one articulates within the ventral groove of the pterotic. Both articular facets merge at the middle of the bone at a blunt angle. Ventrally to the contact point, the hyomandibular head is pierced a hyomandibular foramen. The posterior margin of the bone bears a short rectangular opercular process in its dorsal quarter. The anteroventral portion of the hyomandibula shows a thin membranous wing, which meets with the metapterygoid and the symplectic. The hyomandibular shaft is slightly anteroventrally curved and terminates in a rounded articular surface for the interhyal. Ventral to the orbit, the large metapterygoid (Figs. 4, 5) is mostly camouflaged by the third infraorbital. Its slightly concave anterior margin meets with the quadrate. The outline of the quadrate (Fig. 4) resembles an equilateral triangle. The anteroventral edge is formed by the anteriorly pointing condyle of the mandibular joint. The ventral margin of the bone lies horizontally and ends posteriorly in the posterior process that margins the wedge-shaped symplectic groove ventrally (Fig. 5). The symplectic terminates anteriorly at the level of the centre of the orbit. The jaw articulation is located ventral to the lateral ethmoid. The anterior margin of the quadrate is straight and meets with the longitudinally elongate triangular ectopterygoid, which is slightly smaller than the quadrate. Parts of the small palate are visible ventral to the lateral wings of the ethmoid. The palate and the ethmoid are of equal length. The dorsal margins of the palate, the ectopterygoid, and the metapterygoid contact with the broad entopterygoid, which is twice as long as the palate.

**Jaws** The upper jaw consists of premaxilla, maxilla and two supramaxillae (Figs. 4, 6). The premaxilla is a wedge-shaped bone, which tapers ventrad. Its length equals one-third of the length of the maxilla. At the symphyseal suture between both premaxillae there is a small concave depression ventral to a knob-like process at the antero-dorsal corner of the bone.

The maxilla is a crescent-shaped blade of bone, which tapers anteriorly. At the symphysis, it bears a hooked ethmoid head pointing posterodorsad and a palatal head pointing anteriorly. The vertical anterior third of the oral margin of the maxilla is straight, edentulous, and matches the posterior margin of the premaxilla. The posterior portion of the oral margin bears a comb of approximately 100 min, rod-shaped teeth (Fig. 6b).

The teeth are parallel with each other and they are dorsoventrally orientated independently from the curvature of the ventral margin of the maxilla. There are two supramaxillae. The anterior supramaxilla shows an

**Fig. 11** *Scombroclupea occidentalis* sp. nov.  
Restoration of the skeleton in left lateral view based on the proportions shown in CPC-433 (Holotype). Scale bar 30 mm



**Table 1** Biometric parameters of *Scombroclupea occidentalis* sp. nov.

Number	TL (mm)	SL (mm)	HL (mm)	PD (mm)	PV (mm)	PA (mm)	TD (mm)	D.pt	D.f	A.pf	A.f	a.fin
CPC-433	180	145	43	74	82	115	36		13	12	15	5
CPC-434	245	205	58	108	124	168	42	13	13		15	5
CPC-439		(196)	(52)	(97)	(103)	(144)	40			12	15	5
CPC-436	(230)	(194)	(50)	(92)	(102)		40	14	14	11		5
CPC-441	(230)	(194)	(50)	(92)	(102)	(137)	39			12	15	5
CPC-444	(285)	240	65	128	139	178	56	14	14	12		5

Number	vert	c.v	ful.d/v	HL/SL	PD/SL	PV/SL	PA/SL	TD/SL	d.v	a.v	v.v	p.r	v.r	Prep	Postp
CPC-433	36	16	6/4	0.28	0.51	0.56	0.77	0.24	13	26	16	12	6	19	6
CPC-434	36		?/4	0.29	0.53	0.6	0.82	0.21	15	29	18	17	7		7
CPC-439	36	16		(0.27)	(0.5)	(0.53)	(0.73)	(0.20)	15	28	18	13	7		6
CPC-436	(36)	16	6/4	(0.26)	(0.47)	(0.53)		(0.2)				14	7		7
CPC-441	(35)	15		(0.26)	(0.47)	(0.53)	(0.71)	(0.2)				12	6	18	6
CPC-444	36	15		0.27	0.53	0.57	0.74	0.23	15	26	17		6	17	6

*TL* total length, *SL* standard length, *HL* skull length, *PD* predorsal length, *PV* preventral length, *PA* preanal length, *TD* maximum depth of body, *D.pt* number of dorsal pterygophores, *D.f* number of dorsal fin rays, *A.pf* number of anal pterygophores, *A.f* number of anal fin rays, *a.fin* number of anal finlets, *vert* number of preural vertebrae, *c.v* number of preural caudal vertebrae, *ful.d/v* number of dorsal and ventral procurrent caudal rays, *d.v* vertebral number above which dorsal fin originates, *a.v* vertebral number below which anal fin originates, *v.v* vertebral number below which pelvic fin originates, *p.r* number of pectoral fin rays, *v.r* number of pelvic fin rays, *prep* number of prepelvic scutes, *postp* number of postpelvic scutes

**Table 2** Comparison among characteristics of *Scombroclupea* species

	<i>Scombroclupea macrophthalma</i>	<i>Scombroclupea diminuta</i>	<i>Scombroclupea occidentalis</i> n. sp.
Number of vertebrae	39–42	39–40	35–36
Number of anal finlets	6	2–6	5
Number of postpelvic scutes	7–10	10–11	6–7
Pleural rib/preural vert. ratio	0.58	0.59	0.56
Posterior margin of caudal fin	Straight	Straight	Lobed
Neural spine of pu2	Distally broadened	Needle-shaped	Distally broadened
Maximum lateral extension of horizontal laminae	Reaches ¾ of vertebral diameter	Unknown	Equals vertebral diameter

asymmetrical ovoid outline and rests laterally on the anterior portion of the posterior supramaxilla dorsal to middle portion of the maxilla. The posterior supramaxilla is about three times larger than the anterior supramaxilla. Its anteriorly directed process is weak and runs along the

dorsal margin of the anterior supramaxilla. In the available specimens, the upper jaw covers much of the mandible so that details are not seen. The mandible shows a semicircular outline and is 1.6 times longer than high. The ventral margin of the dentary is straight. The sensory canal runs in

a deep ventrolateral sulcus. The sulcus terminates anteriorly in a concave notch adjacent to the anterolateral corner of the mandible. Dorsal to this notch the symphyseal margin shows an elliptic groove, which opens laterally. The posterior part of the ventral margin of the angular is flanked by a rod-like retroarticular. However, the articular process for the quadrate head is formed by angular only. The mandible is edentulous.

**Hyoid arch and gill arches** Most of these arches are covered by the opercular series. In CPC-433 the anterior part of the anterior ceratohyal is visible ventral to the quadrate (Fig. 4). The berycoid foramen seems to be absent. There are ten spatulate branchiostegal rays. The two anterior most are located anterior to the level of the mandibular joint. Parts of the gill arches are visible in the holotype: the ceratobranchials of the anterior most arch seems to be slightly more slender than the following ones.

**Opercular series** The preopercle is the largest bone of the entire fish. The crescent-shaped bone shows a horizontal limb 1.2 times longer than the vertical limb. The preopercular sensory canal passes through a narrow and deep sulcus, which runs along the anterior margin of the vertical limb and the dorsal margin of the horizontal limb. The opercle is a triangular plate being 1.8 times deeper than long. Its ventroposterior margin is gently rounded ventrally and straight posteriorly. The opercle shows a concave dorsal margin and a straight anterior margin. The opercle overlaps most of the subopercle and the interopercle is entirely covered by the preopercle.

**Infraorbitals** These bones are poorly preserved and partially dislocated in the available specimens. There are at least four infraorbitals. A probably existing fifth infraorbital remains unknown due to the poor preservation. The largest is the third one (Fig. 4), which shows a ventral wing. The S-shaped anterior margin of the wing continues into a gently rounded ventral margin. The orbital margin of third infraorbital is occupied by a slightly curved canal for the infraorbital sensory tube. The tube is pierced by a line of eight elliptic pores. The first and second infraorbitals are narrower than the third but equal in length. The first infraorbital terminates anteriorly at the level of the anterior end of the nasal.

**Girdles and paired fins** The pectoral girdle consists of the post temporal, ventrally followed by the supracleithrum, the cleithrum and the endoskeletal coracoid and possibly a scapula, but the latter is not definitively identifiable on the available material (Fig. 4). Several rod-like bony elements occur next to the supracleithrum, but their original shape and position remains unclear to identify them as postcleithra.

The post temporal is a fragile plate showing an ovoid outline. Its longitudinal diameter equals the width of the opercle. Supracleithrum and cleithrum form a narrow,

crescent-like and anteroventrally inflected arch of which the supracleithrum occupies the dorsal quarter. The coracoid is triangular in lateral view with a ventral margin parallel to the ventral body outline. The pectoral fin counts 12 lepidotrichia and articulates in ventral position. The longest lepidotrichium is as long as the length of seven vertebrae.

The pelvic fin originates ventral to the 17th vertebra and slightly posterior to the mid-length of the body and shows six lepidotrichia. Its length is half that of the pectoral fin. The basipterygium is minute and wedge-shaped and as long as two vertebrae.

**Vertebral column** The vertebral column consists of 36 vertebrae of which 16 are caudal. The centra are hourglass-shaped with three ridges on either side. The length of the centra is 1.2 times their diameter. From the 13th or 14th vertebra to the 31st vertebra, the centra bear laterally expanded ridges forming horizontal laminae (Fig. 7; see remark below). The lateral extension of these lanceolate laminae reaches its maximum size between the 16th and 25th vertebrae and equals the diameter of a vertebral centrum. Then, the lateral extension of the laminae continuously decreases caudally to the 25th vertebra. The dorsal and ventral prezygapophyses (Figs. 7, 8) are long and lie horizontally. Anteriorly, they reach the mid level of the preceding centrum, except on the two posteriormost centra, that show reduced prezygapophyses.

**Remark** A generic feature of *Scombroclupea* is the presence of lanceolate horizontal laminae, which originate from the lateral face of the precaudal centra. Similar structures, which are usually termed “transversal processes”, occur isolated within different orders of fossil and extant teleosts, e.g. in Elopiformes, Syngnathiformes and Aulopiformes (e.g. Springer 1957; Goody 1969; Chalifa 1989; Forey et al. 2003). According to Rojo (1991), in fish anatomy a transverse process is used synonymous to the parapophyse, which is articulated with the epipleurals. In a general sense of vertebral anatomy the term “transverse process” *sensu stricto* characterises a lateral protrusion of the roof of the neural arch (Baur 1886). Apparently the transverse processes in *Scombroclupea* neither are parapophyses nor match the latter definition. So we propose the term “laminae horizontales” referring to the horizontal orientation of these thin bony structures.

**Median fins** The dorsal fin originates dorsal to the 14th vertebra, which is approximately in the middle of the SL. The fin is formed of 15 fin rays and is slightly higher than long. The rays are supported by 13 pterygiophores. The first ray is the longest. The anal fin originates ventral to the 24th vertebra, and reaches the caudal fin. It shows 12 pterygiophores supporting 15 fin rays. The seven anteriormost pterygiophores stand close to each other between the haemal arches of the 24th and 26th vertebrae. The five

posteriormost pterygiophores consist of long proximal radials, which are widely spaced between 26th and the 32nd haemal arch. They support elongated middle radials, which are pointing caudally resulting in widely spaced successive fin rays. The distal radials are missing. They are either no distinct elements because of fusion with the middle radials or they are not preserved because they were cartilaginous. The associated finrays are multibranching at the insertion point and form five triangular finlets (Fig. 10).

**Caudal skeleton and fin** Three preural and two ural vertebrae support the caudal fin. The length of the three preural centra gradually decreases caudad, down to 80% of the average centrum length (Fig. 9). The distal half of the second preural neural spine extends anterodorsad into a semicircular wing. The first preural centrum bears a reduced preural neural arch and is fused with the first uroneural. The caudally following first ural centrum is small and its length equals one-third of the preural centrum length. It rests at the posteroventral edge of the first preural centrum and is medially fused with the latter (Schultze and Arratia 1989). Posteriorly, the first ural centrum is fused with a narrow, rod-like second hypural. Minute and probably fused second and third ural centra are visible. A second uroneural is located just ventral to the first uroneural. The triangular first hypural is the largest in the hypural series. Its proximal end fails to contact the first ural centrum. The rectangular third hypural is horizontally orientated and shows a weak interlobar notch on the distal third of its ventral margin. The fourth hypural shows an elongated triangular outline. Hypurals 5 and 6 are fusiform. Two rod-shaped epurals are located dorsal to the first uroneural. The proximal end of the first epural reaches the dorsal margin of the first preural centrum.

The caudal fin is composed of nine dorsal and ten ventral fin rays. Additionally the caudal fin shows six procurrent dorsal and four procurrent ventral rays. The two principal rays are unbranched. The trailing edge of the caudal fin shows two tuft-like lobes (Figs. 10, 11), which are formed dorsally by the 7th lepidotrich and ventrally by the 8th.

### Systematic discussion

The genus *Scombroclupea* was erected by Kner (1863) for the type species *S. macrophthalma* and was revised by Woodward (1901). Woodward (1901) included the species *S. gaudryi* (Pictet & Humert) and *S. scutata* WOODWARD 1908. However, *S. scutata* from the Lower Cretaceous of Brazil shows distinct morphological differences that separate it from *Scombroclupea* (Figueiredo 2005). Therefore already Woodward (1942) himself erected a new clupeomorph genus, *Scombroclupeoides*, for this species.

Moreover, *S. gaudryi* from the Cenomanian of Lebanon was excluded from *Scombroclupea* by Patterson (1967), who erected the new genus *Gaudryella* (Patterson 1970). The occurrence of a *Scombroclupea*, *S. murlii* in early Eocene deposits from India remains questionable, because diagnostic characters of the fragmentary material are neither described nor figured (Shani and Chowdhury 1971). According to Forey et al. (2003), the genus *Scombroclupea* includes the valid species *S. macrophthalma* and *S. diminuta*.

*Scombroclupea* is characterized by a maxilla that bears two supramaxillae and shows a comblike dentition on its caudal half. Additionally, the postcranium of the genus is characterized by transverse processes of the anterior few caudal vertebrae forming horizontal laminae and a series of flattened epineural and epipleural intermuscular bones in caudal region. However, the most distinct character in *Scombroclupea* is the anal fin that is divided posteriorly into series of finlets each of which formed by a multi-branched fin ray. Showing all these characters, the material from northeastern Mexico described herein unequivocally belongs to *Scombroclupea*.

However, in addition to the distinctly larger SL, the Mexican *Scombroclupea* shows a couple of morphological characters, which separate this material from the published species: the Mexican specimens show 35–36 preural vertebrae and therefore five vertebrae less than the average count of vertebrae in the type species. In *S. macrophthalma* and *S. diminuta* the number of vertebrae varies between 39 and 42. A comparable small variation in the number of vertebrae exists in extant clupeoids (Orton 1916; Ford 1941; Krajnović-Ozretić and Žikić 1978). Hence, we regard the smaller number of vertebrae as a diagnostic character of *S. occidentalis* sp. nov. Moreover, in the Mexican *Scombroclupea*, there are constantly five finlets in the caudal part of the anal fin. In contrast, *S. macrophthalma* and *S. diminuta* show six and two to six anal finlets, respectively. There is a difference in the lateral extension of the lanceolate horizontal laminae. The maximum lateral extension equals the diameter of a vertebral centrum in the Mexican material. In *S. macrophthalma* the maximum extension of laminae is shorter, reaching only three quarters of a vertebral diameter as is seen in MB.f. 16182. The existence of horizontal laminae remains unknown in *S. diminuta*. Additionally, the number of postpelvic scutes is reduced to six or seven in the Mexican species and the trailing edge of caudal fin bears two tuft-like lobes formed dorsally by the 7th lepidotrichium and ventrally by the 8th lepidotrichium. The accordant trailing edges in *S. macrophthalma* and *S. diminuta* are straight. Based on these differences (see also Tables 1, 2), we regard the Mexican *Scombroclupea* as a new species.

*Scombroclupea* is a common fish of Cenomanian localities (see below). However, its systematic position

within the subcohort Clupei remains uncertain due to the high fragility of the skeleton, which prevents the investigation of many details. Grande (1985) questioned an affinity with the suborder Clupeoidei, whereas Forey et al. (2003) argued for including *Scombroclupea* within the suborder Clupeoidei. The Mexican material supports an inclusion of *Scombroclupea* within the superfamily Clupeoidea based on diagnostic characters given by Grande (1985), Di Dario (2002) and Wiley and Johnson (2010):

Subcohort Clupei: Abdominal scutes are present. The second hypural is fused with the first ural centrum. The ventrolateral surface of the pterotic shows a convex portion, which probably represents an ossified pterotic bulla also mentioned by Forey et al. (2003).

Order Clupeiformes: A recessus lateralis is present. The parietals are separated by the supraoccipital. A beryciform foramen in the anterior ceratohyal is probably absent.

Suborder Clupeoidei: The braincase shows a temporal foramen and a preepiotic fossa. The first uroneural is fused with the first preural centrum. The size of the first ural centrum is distinctly reduced compared to the size of the first preural centrum. The parhypural remains separated from the first preural centrum.

Superfamily Clupeoidea: The ratio of pleural ribs to preural vertebrae (approximately 0.58) is within the range given for Clupeoidea (0.47–0.71) by Grande (1985). Additionally, *Scombroclupea* shows an interzygapophysal articulation formed by elongate and horizontally orientated neural and hemal prezygapophyses. This character occurs only within Clupeoidea, Engrauloidea and *Chirocentrus* (Di Dario 2002). *Scombroclupea* does not show any other diagnostic characters of neither engrauloidea nor *Chirocentrus* is therefore assigned to the Clupeoidea.

The only diagnostic character of Clupeidae mentioned by Grande (1985) is the presence of two rod like postcleithra. This character remains unclear in *Scombroclupea* due to the poor preservation. Hence we place *Scombroclupea* as Clupeoidea *incertae sedis*. The relationship of *Scombroclupea* to one of the extant clupeid subfamilies still remains uncertain and is discussed in detail by Forey et al. (2003).

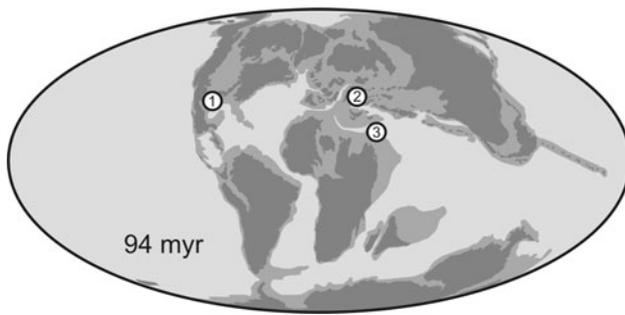
### Functional morphology

Body shape and arrangement of the fins in *Scombroclupea* are strikingly similar to those of extant Clupeidae (Figs. 2, 3, 11). Thus, in analogy to those, an axial carangiform locomotion mode could be assumed for *Scombroclupea* as is seen e.g. in *Clupea harengus*. In carangiform swimming teleosts the thrust generating part of the body is restricted to the caudal third including the caudal fin (Reif 1981). *Scombroclupea* shows features in this body region, which

are unique within Clupeiformes and demonstrate that *Scombroclupea* could have been able to produce a modified carangiform swimming style, probably even a thunniform. This locomotion style is seen in swimmers that can swim permanently at high velocity and is found among Teleostei within Scombridae (e.g. *Scomber*, *Thunnus*). In thunniform swimmers, the thrust is mainly generated by the lateral movement of the tail peduncle and the semi-lunar tail fin. A scombrid construction is characterised by the following features aligned with the style of locomotion: (a) Stiff caudal third of the vertebral column; (b) Trunk converges into a slim tail peduncle (“narrow necking”); (c) Caudal fin shows a large lateral mobility against the tail peduncle; (d) Vertical finlets along the tail peduncle. *Scombroclupea* shows similar characteristics:

(a) Stiff caudal third of the vertebral column. Pre- and postzygapophyses of the vertebrae of Clupeoidea und Engrauloidea are orientated horizontally. The prezygapophyses are prolonged onto the cranially adjacent vertebra to articulate with the stubby postzygapophyses (Di Dario 2002). In *Scombroclupea* the prezygapophyses are long and reach cranial until half of the length of the cranial adjacent vertebra (see Figs. 7, 8). This interdigitation mechanically reduced the lateral excursion of the vertebral column of *Scombroclupea*. Elongated prezygapophyses, which support stiffness, are present within recent Scombridae in the black scipjack *Euthynnus lineatus* and the frigate mackerel *Auxis thazard* (Firestine and Walters 1968). Additionally, Firestine and Walters (1968) described the presence of accessory prezygapophyses in some scombrids. This feature also seems to be present in *Scombroclupea* (Fig. 8). Furthermore, the lateral mobility was reduced by the laminae horizontalia on the caudal abdominal vertebrae of *Scombroclupea*. Such laminae are unknown from extant Clupei, but a comparable structure exists e.g. within Elopiformes: in *Megalops atlanticus* these laminae are connected with the epicentralia, which are embedded in the septum horizontale (Springer 1957). Position and orientation of the laminae in *Scombroclupea* suggest that they were also integrated in the septum horizontale. The bony laminae protruding laterally into the connective tissue certainly reinforced the caudal region of *Scombroclupea*. Extant Scombridae do not possess comparable horizontal laminae, but bear horizontally orientated rod-like epicentralia within the septum horizontale, which are rigidly fused with the lateral faces of the vertebrae by means of ligaments. These epicentralia are braced against each others with ligaments running diagonally inside the septum horizontale and thus cause the stiffness of the tail peduncle of the scombrid construction.

(b) Trunk converges into a slim tail peduncle. The slim tail peduncle as it occurs especially within Scombridae (Helfman et al. 1997), to a lesser extent is also present in



**Fig. 12** Palaeogeographical map of the Cenomanian showing the distribution of *Scombroclupea*. 1 *S. occidentalis* sp. nov., NE Mexico. 2 *S. macrophthalma*, Comen, Slovenia. 3 *S. macrophthalma*, and *S. diminuta*, Lebanon

*Scombroclupea*. In *Scombroclupea* the skeleton of the tail peduncle is morphologically very similar to that of scombrids. The neural spines caudal to vertebra 30 are inclined caudally about 30°–25° with respect to the long axis of the vertebral column. The hemal arches in *Scombroclupea* are inclined even more caudally and run almost parallel to the vertebral columns caudal to vertebra 33 (Fig. 11).

(c) Caudal fin shows a large lateral mobility against the tail peduncle. The concentration of the lateral axial undulation in the posterior end of the caudal peduncle and the caudal fin in the thunniform locomotion style requires a free mobility of the first preural and the ural centra (Firestone and Walters 1968). In *Scombroclupea*, the prezygapophyses of the second preural centrum are reduced and they are absent in the first preural centrum (Fig. 8). The lack of an interdigitation of these two vertebrae indicates a high mobility at the base of the caudal fin.

(d) Vertical finlets along the tail peduncle. The vertical finlets along the dorsal and ventral edge of the tail peduncle posterior to anal and second dorsal fin is one of the most distinct characters in Scombridae. Similarly *Scombroclupea* shows a row of five to six finlets along the ventral edge of the tail peduncle as is suggested by the genus name given by Kner (1863). In *Scombroclupea* the finlets are formed by distally branched lepidotrichia, which forms an obtuse triangle. In contrast, the finlets of extant *Scomber* are supported by five to six straight lepidotrichia, which are basally united at the insertion point of the finlets. Despite their anatomical differences, the outline of the finlets nearly coincides in both groups. Therefore, we assume a hydrodynamical role for the finlets in *Scombroclupea* similar to those in the extant *Scomber*. Many authors suggested that the finlets influence the swimming capacity of the Scombridae by reducing the drag by smoothening the wakes (e.g. Kramer 1960; Walters 1962; Reif 1981). The finlet effect on the circumfluction of the body was experimentally tested with *Scomber japonicus* by Nauen and Lauder (2000, 2001a, b). They demonstrated that

especially the caudal finlets deviate the wake caused by the horizontal circumfluction along the tail peduncle during the lateral oscillation of the caudal fin, and, thus, possibly increases the thrust generated by the caudal fin (Nauen and Lauder 2001a, b). Furthermore it was shown that the wake deviation induced by the finlets is more expressed along the ventral side of the tail peduncle than along its dorsal side (Nauen and Lauder 2001a). Interpreted in terms of the principle of optimal design within functional morphology (e.g. Dullemeijer and Barbel 1977), the occurrence of ventral finlets in *Scombroclupea* seems, thus, to be a consequent step in the development of this construction capable of swimming in a sub-oscillatory to oscillatory locomotion mode.

## Conclusions

The type species *Scombroclupea macrophthalma* KNER 1863 is known from Slovenia (Kner 1863; D'Erasmus 1946; Palci et al. 2008), and Lebanon (Woodward 1901; Forey et al. 2003), i.e. from marine deposits of the central and eastern Tethys. Additionally, *S. diminuta* FOREY, YI, PATTERSON, DAVIES 2003 occurs in the locality Namoura (Lebanon). The material described herein proves the occurrence of *Scombroclupea* within the western Tethys and thus the western Hemisphere (Fig. 12). The global and biostratigraphical distribution pattern of *Scombroclupea* is indicative of a vicariant event between *S. macrophthalma* in the central Tethys and *S. occidentalis* species in the western Tethys. This pattern supports an east–west vicariant event, which is probably a characteristic of Tethyan fish faunas throughout the mid-Cretaceous (Cavin 2008).

Within northeastern Mexico the new species occurs in “Loma la Mula”, northern Coahuila and also in a new Cenomanian locality at Cuatro Ciénegas in Central Coahuila (Fuchs et al. 2010). The distance of about 300 km between both areas suggests a wide regional distribution of this fish during the Cenomanian.

The occurrence of *Scombroclupea* is apparently restricted to Cenomanian deposits and therefore the genus probably represents a biostratigraphically useful index fossil for this Late Cretaceous stage.

The systematic analysis of the genus shows that *Scombroclupea* should be placed within the superfamily Clupeoidea. The construction of *Scombroclupea* suggests that this fish was likely capable for fast permanent locomotion with a sub-oscillatory to oscillatory locomotion mode.

**Acknowledgments** We thank Arturo H. González González (MUDE) for all his support and the possibility to work in the Coahuila State Collection. We gratefully acknowledge careful and constructive

reviews of the manuscript by Olga Otero and Hans-Peter Schultze. Financial support was provided by the Deutsche Forschungsgemeinschaft (German Research Foundation, DFG FR 1314/10-1, 1314/10-2).

## References

- Baur, G. (1886). Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. *Biologisches Centralblatt*, 6, 332–342.
- Cavin, L. (2008). Palaeobiogeography of Cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii). In L. Cavin, A. Longbottom, & M. Richter (Eds.), *Fishes and the break-up of Pangaea* (Vol. 295, pp. 165–183). London: Geological Society, Special Publications.
- Chalifa, Y. (1989). Two new species of longirostrine fishes from the Early Cenomanian (Late Cretaceous) of Ein-Yarbud, Israel, with comments on the phylogeny of the Dercetidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9, 314–328.
- D'Erasmo, G. (1946). L'Ittiofauna Cretacea dei Dintorni do Comeno nel Carso Triestino. *Atti della Regia Accademia delle Scienze fisiche e matematiche della Società Reale di Napoli*, 11, 1–134.
- de Figueiredo, F. J. (2005). Reassessment of the morphology of *Scombroclupeoides scutata* Woodward, 1908, a Teleostean fish from the early Cretaceous of Bahia, with comments on its relationships. *Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro*, 63, 507–522.
- Di Dario, F. (2002). Evidence supporting a sister-group relationship between Clupeoidea and Engrauloidea (Clupeomorpha). *Copeia*, 2002(2), 496–503.
- Dullemeijer, P., & Barbel, C. D. N. (1977). Functional morphology and evolution. In M. Hecht, et al. (Eds.), *Major patterns in vertebrate evolution* (pp. 83–117). New York: Plenum Press.
- Firestine, H. L., & Walters, V. (1968). Studies in locomotion and anatomy of scombroid fishes. *Memoirs of the Southern California Academy of Science*, 6, 1–34.
- Ford, E. (1941). Vertebral variation in Teleostean fishes. II. The Herring (*Clupea harengus* L.). *Journal of the Marine Biological Association*, 25, 151–172.
- Forey, P., Yi, L., Patterson, C., & Davies, C. E. (2003). Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1, 227–330.
- Fuchs, D., Stinnesbeck, W., Ifrim, I., Giersch, S., Padilla Gutierrez, J. M., & Frey, E. (2010). *Glyphiteuthis rhinophora* n. sp., a trachyteuthidid (Coleoidea, Cephalopoda) from the Cenomanian (Late Cretaceous) of Mexico. *Paläontologische Zeitschrift*, 84, 523–532.
- Goody, P. (1969). The relationships of certain Upper Cretaceous teleosts with special reference to the Myctophoids. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Supplement*, 7, 1–255.
- Grande, L. (1985). Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 181, 231–372.
- Helfman, G. S., Collette, B. B., & Facey, D. E. (1997). *The diversity of fishes* (p. 528). Malden: Blackwell Science.
- Ifrim, C., Stinnesbeck, W., & Frey, E. (2007). Upper Cretaceous (Cenomanian-Turonian and Turonian-Coniacian) open marine Plattenkalk deposits in NE Mexico. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 245, 71–81.
- Kennedy, W. J., Cobban, W. A., Hancock, J. M., & Gale, A. S. (2005). Upper Albian and lower Cenomanian ammonites from the Main Street Limestone, Grayson Marls and Del Rio Clay in northeast Texas. *Cretaceous Research*, 26, 394–428.
- Kner, R. (1863). Über einige fossile Fische aus den Kreide- und Tertiärschichten von Comen und Podosued. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. *Mathematisch Naturwissenschaftliche Klasse Wien*, 48, 126–148.
- Krajnović-Ozretić, M., & Žikić, R. (1978). Analysis of vertebral number of the sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) from the Adriatic Sea. *Thalassia Jugoslavica*, 14, 313–321.
- Kramer, E. (1960). Zur Form und Funktion des Lokomotionsapparates der Fische. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 163, 1–36.
- Nauen, J. C., & Lauder, G. V. (2000). Locomotion in Scombrid fishes: Morphology and kinematics of the finlets of the Chub Mackerel *Scomber japonicus*. *The Journal of Experimental Biology*, 203, 2247–2259.
- Nauen, J. C., & Lauder, G. V. (2001a). Locomotion in Scombrid fishes: Visualization of flow around the caudal peduncle and finlets of the Chub Mackerel *Scomber japonicus*. *The Journal of Experimental Biology*, 204, 2251–2263.
- Nauen, J. C., & Lauder, G. V. (2001b). Three-dimensional analysis of finlet kinematics in the chub mackerel *Scomber japonicus*. *Biological Bulletin*, 200, 9–19.
- Orton, J. H. (1916). An account of the researches on races of herrings. *Journal of the Marine Biological Association*, 9, 71–121.
- Palci, A., Jurkovek, B., Kolar-Jurkovek, T., & Caldwell, M. W. (2008). New palaeoenvironmental model for the Komen (Slovenia) Cenomanian (Upper Cretaceous) fossil lagerstätte. *Cretaceous Research*, 29, 316–328.
- Patterson, C. (1967). New Cretaceous berycoid fishes from the Lebanon. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 14, 67–110.
- Patterson, C. (1970). Two Upper Cretaceous salmoniform fishes from the Lebanon. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 19, 205–296.
- Reif, W.-E. (1981). Biophysik und Morphologie schneller Schwimmer. In W.-E. Reif (Ed.), *Paläontologische Kursbücher, Band 1—Funktionsmorphologie* (pp. 233–259). München: Paläontologische Gesellschaft.
- Rojo, A. L. (1991). *Dictionary of evolutionary Fish Osteology*. Boca Raton: CRC Press.
- Schultze, H.-P., & Arratia, G. (1989). The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes). *Zoological journal of the Linnean Society*, 97, 189–231.
- Shani, A., & Chowdhury, T. R. (1971). Lower Eocene fishes from Barmer, South-western Rajasthan, India. *Proceedings of the Indian Natural Science Academy*, 38, 97–102.
- Springer, V. G. (1957). A new genus and species of elopid Fish (*Laminospondylus transversus*) from the Upper Cretaceous of Texas. *Copeia*, 1957(2), 135–140.
- Stinnesbeck, W., Ifrim, C., Schmidt, H., Rindfleisch, A., Buchy, M.-C., Frey, E., et al. (2005). A new lithographic limestone deposit in the Upper Cretaceous Austin Group at El Rosario, county of Múzquiz, Coahuila, northeastern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 22, 401–418.
- Walters, V. (1962). Body form and swimming performance in the scombroid fishes. *American Zoologist*, 2, 143–149.
- Wiley, E. O., & Johnson, D. G. (2010). A teleost classification based on monophyletic groups. In: J. S. Nelson, H.-P. Schultze, & M. V. H. Wilson (Eds.), *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts* (pp. 123–182). München: Verlag Friedrich Pfeil.
- Woodward, A. S. (1901). *Catalogue of the fossil fishes in the British museum, part IV* (p. 636). London: Longmans & Co.
- Woodward, A. S. (1942). The beginning of the teleostean fishes. *Annals and Magazine of Natural History*, 11, 902–912.