Verlag Dr. Friedrich Pfeil

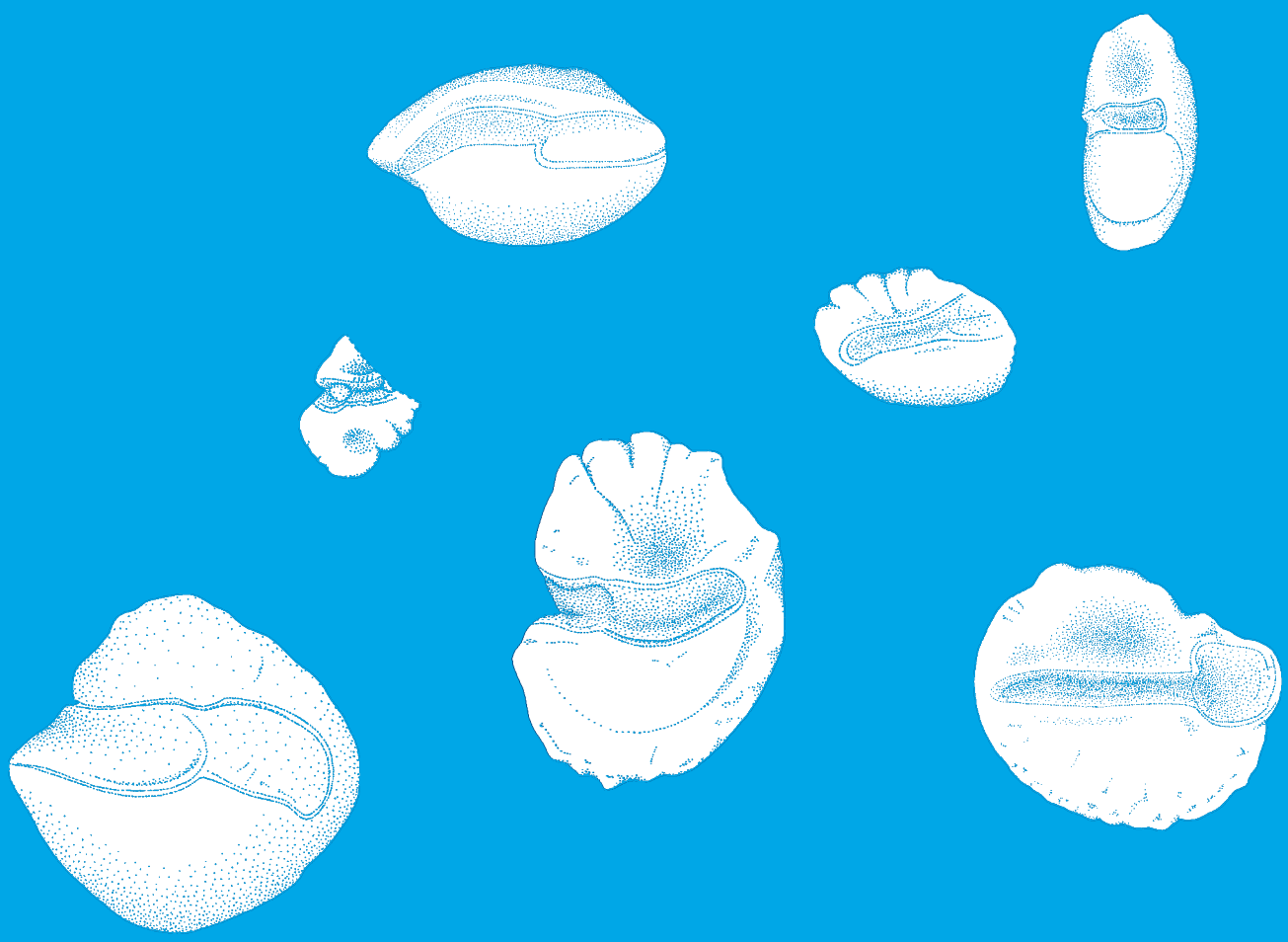
Palaeo Ichthyologica

Systematik
Morphologie
Palökologie
Paläogeographie
Stratigraphie

4

Werner SCHWARZHANS

Otolithen aus den Gerhartsreiter Schichten (Oberkreide: Maastricht) des Gerhartsreiter Grabens (Oberbayern)



Palaeo Ichthyologica

4

Werner SCHWARZHANS

Otolithen aus den Gerhartsreiter Schichten (Oberkreide: Maastricht) des Gerhartsreiter Grabens (Oberbayern)

In der Reihe
Palaeo
Ichthyologica
erscheinen
zoologische und
paläontologische
Arbeiten zur
Systematik
Morphologie
Palökologie
Paläogeographie
Stratigraphie
der
Fische.

Palaeo Ichthyologica

Systematik
Morphologie
Palökologie
Paläogeographie
Stratigraphie

4

Werner SCHWARZHANS

Otolithen aus den Gerhartsreiter Schichten
(Oberkreide: Maastricht)
des Gerhartsreiter Grabens (Oberbayern)

Verlag Dr. Friedrich Pfeil • München, Mai 2010
ISSN 0724-6331 • ISBN 978-3-923871-44-5

Palaeo Ichthyologica	**4**	1-100	214 figs.	München, Mai 2010

Begründet und herausgegeben von Dr. Friedrich H. PFEIL, München

In der Reihe **Palaeo Ichthyologica** werden Originalarbeiten und Dissertationen zur Systematik, Morphologie, Palökologie, Paläogeographie und Stratigraphie rezenter und fossiler Fische veröffentlicht.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer oder französischer Sprache verfasst sein. Autoren, die eine Arbeit zum Druck einreichen wollen, sollten sich vorher mit dem Herausgeber zwecks Absprache von Satzspiegel, Format und Gestaltung von Textabbildungen und Tafeln in Verbindung setzen.

Der Schriftwechsel ist ausschließlich zu richten an:
Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Wolfratshauser Straße 27, 81379 München, Germany

Für den Inhalt der Arbeiten sind die Autoren allein verantwortlich.

Bibliographic information published by the Deutsche Nationalbibliothek

The Deutsche Nationalbibliothek lists this publication in the Deutsche Nationalbibliografie;
detailed bibliographic data are available in the Internet at http://dnb.d-nb.de.

Copyright © 2010 by Verlag Dr. Friedrich PFEIL, München
All rights reserved.

Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Wolfratshauser Straße 27, 81379 München, Germany

Druckvorstufe: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München
Druck: Advantage Printpool, Gilching

Printed in the European Union

ISSN 0724-6331
ISBN 978-3-923871-44-5

Palaeo Ichthyologica	4	1-100	214 figs.	München, Mai 2010

Otolithen aus den Gerhartsreiter Schichten (Oberkreide: Maastricht) des Gerhartsreiter Grabens (Oberbayern)

Werner SCHWARZHANS*

Kurzfassung

Aus den Gerhartsreiter Schichten (Oberkreide: Mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone) des Gerhartsreiter Grabens (Oberbayern) werden 44 Otolithen-Arten beschrieben; darunter sind 25 neue Arten und 11 verbleiben in offener Nomenklatur. Bislang sind nur vereinzelte und dazu auf wenige Exemplare begründete Otolithen-Faunen aus der Oberkreide beschrieben worden, darunter bereits auch drei Arten aus dem Gerhartsreiter Graben (KOKEN 1891). Diese und andere Oberkreide-Otolithen-Befunde werden erläutert.

Die Otolithen-Fauna aus dem Gerhartsreiter Graben stellt die bisher umfangreichste Aufsammlung von Oberkreide-Otolithen dar und ermöglicht zum ersten Mal »indirekte« Vergleiche mit den gut bekannten oberkretazischen Teleosteer-Skelettbefunden. Erwartungsgemäß ergibt sich auf dem Niveau der Familien und Unterordnungen eine recht gute Übereinstimmung zwischen Skelett- und Otolithenbefunden, vor allem, was den Artenreichtum und die Diversifizierung der Beryciformes angeht, einer Ordnung, die in der Oberkreide in etwa den breitgefächerten ökologischen Raum einnimmt, in dem ab dem Tertiär die Perciformes dominieren. Eine wesentliche Diskrepanz zwischen Skelett- und Otolithenbefunden, die noch stärker für das Alt-Tertiär zutrifft, ist das Fehlen ophidiiformer Skelette, wo doch die Ordnung Ophidiiformes unter den Otolithen zu den häufigsten und artenreichsten zählt.

Wie von oberkretazischen Skelettfunden zu erwarten war, repräsentieren die meisten Otolithen fossile Gattungen, einige wohl auch ausgestorbene Familien oder höhere systematische Einheiten, und deren systematische Zuordnung erfolgt unter Vorbehalt. Hier sind vor allem zu nennen: *Kokenichthys* (? Osteoglossiformes), *Argyroberyx, Beauryia* und *Traunichthys* (Berycoidei) und *Sillaginocentrus, Traubiella* und *Pfeilichthys* (Holocentroidei). Neben dieser Gruppe ausgestorbener spezialisierter oberkretazischer Fische kann man zwei andere wesentliche »evolutorische Gruppen« ausmachen: Zum einen Fische, deren Otolithen sich seit der Oberkreide morphologisch nur unwesentlich verändert haben und so mit einiger Berechtigung zu rezenten Gattungen gestellt werden können, so zum Beispiel *Pterothrissus, Argentina, Chlorophthalmus, Bidenichthys, Centroberyx, Diretmus* und *Antigonia* und zum anderen sehr plesiomorphe, »archetypische« Otolithen, die wie generalisierte Vorfahren oder »missing links« moderner Fischfamilien erscheinen, hier besonders zu erwähnen: *Auriculithus* (Sternoptychidae), *Bavariscopelus* (Myctophidae), *Protobythites* (Ophidiidae), *Isozen* (Zeiformes) und *Plesiopoma* (Percoidei).

* Dr. Werner SCHWARZHANS, Ahrensburger Weg 103, 22359 Hamburg, Germany; E-Mail: wwschwarz@aol.com.

© 2010 Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München

Abstract

Otoliths of 44 Teleost species are described from the Maastrichtian (Late Cretaceous) of the Gerhartsreiter Graben (Bavaria); 25 of these are new, 11 presently remain in open nomenclature. So far only few otoliths from the Late Cretaceous have been described, among them three species by KOKEN (1891) from the Gerhartsreiter Graben. These and other Late Cretaceous otoliths are being discussed.

Now the otolith fauna from the Gerhartsreiter Graben ranks as the largest so far from the Late Cretaceous and for the first time allows reasonable comparison with the well known Teleost skeleton fauna of the same geologic age. Expectedly, the two correspond relatively good with one another, particularly as far as diversity of the Beryciformes is concerned. The Beryciformes have probably been adapted to the very "set of environments" during Late Cretaceous that since Tertiary has become the domain of the Perciformes. A major discrepancy in the skeleton and otolith record both from Late Cretaceous and Early Tertiary is the distribution of the Ophidiiformes. While virtually no skeleton has been reported their otoliths belong to the most common and most specious ones.

Similar to the skeleton findings most otoliths represent fossil genera and some also extinct families or higher systematic units. To this group of extinct specialized Late Cretaceous otoliths who's systematic arrangement remains somewhat tentative do belong for example: *Kokenichthys* (? Osteoglossiformes), *Argyroberyx, Beauryia* and *Traunichthys* (Berycoidei) and *Sillaginocentrus, Traubiella* and *Pfeilichthys*. Two more principal »evolutionary groups« can be distinguished. One comprises fishes who's otoliths have not undergone much morphological change since Late Cretaceous and therefore can be placed into living genera: *Pterothrissus, Argentina, Chlorophthalmus, Bidenichthys, Centroberyx, Diretmus* and *Antigonia*. The third group includes very plesiomorph otoliths that in a broad sense could be regarded as generalized ancestors or »missing links« of modern Teleost families: *Auriculithus* (Sternoptychidae), *Bavariscopelus* (Myctophidae), *Protobythites* (Ophidiidae), *Isozen* (Zeiformes) and *Plesiopoma* (Percoidei).

Inhalt

1. Einleitung 7

2. Oberkreide-Otolithen (eine Bestandsaufnahme) 9

3. Systematischer Teil 14

3.1 Artenliste 15

3.2 Beschreibung der Arten 16

3.2.1 Ordnung Osteoglossiformes 16

3.2.2 Ordnung Elopiformes 16

3.2.3 Ordnung Anguilliformes 21

3.2.4 Ordnung Siluriformes 26

3.2.5 Ordnung Salmoniformes 26

3.2.6 Ordnung Stomiiformes 30

3.2.7 Ordnung Aulopiformes 33

3.2.8 Ordnung Myctophiformes 36

3.2.9 Ordnung Ophidiiformes 38

3.2.10 Ordnung Beryciformes 46

3.2.11 Ordnung Zeiformes 68

3.2.12 Ordnung Perciformes 73

3.2.13 Ordnung Scorpaeniformes 81

3.2.14 Otolithen incertae sedis und Lapilli 81

4. Faunistische Rekonstruktion 84

4.1 Entwicklung der Teleosteer anhand von Otolithen in Mittel-Europa 84

4.2 Faunenzusammensetzung und Vergleich mit Skelettfunden 85

4.3 Palökologie 86

5. English Summary and Phylogenetic Conclusions 87

5.1 Phylogenetic usage of otoliths 87

5.2 Methodology and limitations of otolith usage 87

5.3 Functional morphology 87

5.4 General aspects of the Maastrichtian otolith fauna from Bavaria 89

5.5 Faunal reconstruction 90

5.6 Phylogenetic interpretations 90

6. Literatur 99

1. Einleitung

Otolithen aus Ablagerungen der Oberkreide sind bisher nur sehr sporadisch beschrieben worden und dann nur auf wenige Exemplare begründet. Mit der vorliegenden Aufsammlung von der seit langem bekannten Maastricht-Fundstelle im Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf (Oberbayern) wird hiermit die bislang umfangreichste und auch am besten erhaltene Otolithen-Fauna aus der Oberkreide beschrieben. Daraus ergibt sich die einmalige Chance, parallel zu Skelettfunden auch Otolithen aus einem für die Evolution der höheren Teleosteer besonders interessanten geologischen Zeitabschnitt zu untersuchen.

Die Gerhartsreiter Schichten liegen an der klassischen Fundstelle im Gerhartsreiter Graben südöstlich Siegsdorf als dunkelgraue bis schwarze, tonige Mergel vor. Sie sind wegen ihrer reichen und meist ausgezeichnet erhaltenen Mikrofauna berühmt. Auch die Megafauna ist artenreich, doch etwas kleinwüchsig und nur schwer aus dem Gestein zu lösen (BÖHM 1891). Nähere Angaben zur Fauna und Stratigraphie findet man bei HAGN et al. 1981. Der zweite in dieser Arbeit erwähnte Fundort Starzmühl liegt im Graben ca. 2,5 km nördlich von Teisendorf und 0,5 km südlich von Wimmern (HAGN, DARGA & SCHMID 1992). Eine genaue Beschreibung der Fundorte zusammen mit Bearbeitung der Hai- und Rochenfauna durch Herrn Pfeil steht noch aus.

Die hier vorgestellte Aufsammlung der Otolithen verdanke ich Herrn Friedrich Pfeil, der in den Jahren 1981-1987 zusammen mit den Herren Bernhard Beaury und Jürgen Pollerspöck (München) zahlreiche Fundstellen am Nordalpenrand beprobt hat. Bei ihnen möchte ich mich herzlichst für die freundliche Überlassung der Fauna zur Bearbeitung bedanken. Mein Dank geht auch an P. Forey und C. Patterson (British Museum, London), deren Hinweise hinsichtlich oberkretazischer Teleosteer-Skelettfunde für meine faunistische Auswertung sehr hilfreich waren. Herr Patterson war auch so freundlich, meine englische Zusammenfassung zu überarbeiten. Und nicht zuletzt gebührt meiner lieben Frau Beate Dank für ihr Entgegenkommen und Verständnis für diese an späten Abenden und Wochenenden vorgenommenen Untersuchungen.

Rezentes und fossiles Vergleichsmaterial wurde dankenswerterweise von folgenden Instituten, Sammlungen und Privatpersonen zur Verfügung gestellt:

AMS	Australian Museum, Sydney
BMNH	British Museum (Natural History), London
BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie, München
Coll. Fitch	ehemalige Sammlung von J. Fitch, nun im Natural History Museum of Los Angeles County, Kalifornien
Coll. W. Schmidt	Sammlung von W. Schmidt, Vockenhausen
GBW	Geologische Bundesanstalt, Wien
IRSNB	Institut royal des sciences naturelles Belgique, Bruxelles
ISH	Institut für Seefischerei, Hamburg
SAM	South Australian Museum, Adelaide
SMF	Senckenberg Museum, Frankfurt am Main
USNM	National Museum of Natural History, Washington D.C.
WAM	West Australian Museum, Perth
ZMH	Zoologisches Museum der Universität, Hamburg
ZMUC	Universitets Zoologiske Museum, København

Alle hierin beschriebenen Typen sind in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie München (BSP 1984 X 1000 bis BSP 1984 X 1234) hinterlegt. Die Mehrzahl der Otolithen stammen aus dem mittleren Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone des Gerhartsreiter Grabens (Fundpunkte 1-3). Dazu kommen einige Exemplare aus der gleichalten Lokalität Starzmühl.

2. Oberkreide-Otolithen (eine Bestandsaufnahme)

Wie eingangs bereits erwähnt, sind bislang nur sehr wenige Otolithen aus der Oberkreide beschrieben worden, und das, obwohl bereits der »Gründungsvater der modernen Otolithen-Kunde« E. KOKEN 1891 drei Arten vom Führberg und Sulzberg bei Siegsdorf (eine andere Bezeichnung für die Lokalität Gerhartsreiter Graben) beschrieben hat. Spätere Arbeiten über Otolithen aus der Oberkreide sind diejenigen von VOIGT (1926) aus Geschieben von Norddeutschland, LIEBUS (1927) aus Kärnten, RICHTER (1928) aus der Rügener Schreibkreide, FRIZZELL (1965a,b) aus Alabama, Georgia und South Dakota (U.S.A.), GOWDA (1967) aus Indien, SIEBER & WEINFURTER (1967) aus Kärnten, STINTON (1973) aus Norfolk, Großbritannien und HUDDLESTON (1981, 1983) aus Oregon und Maryland (U.S.A.). Vereinzelte Angaben aus dem Alb werden in dieser Liste nicht berücksichtigt. Mit Ausnahme der Arbeiten von VOIGT, LIEBUS und HUDDELSTON beruhen alle diese Bearbeitungen auf Einzelfunden.

Bei der Bearbeitung der nun vorliegenden, recht umfangreichen Fauna aus dem Maastricht Oberbayerns schien es wünschenswert, all diese verstreuten Daten zu überprüfen und zu revidieren, um so einen Gesamtüberblick über die bisher bekannten Oberkreide Otolithen zu erhalten. Leider war dies nur begrenzt möglich, da das Originalmaterial zu den beiden wohl wichtigsten Arbeiten von VOIGT und LIEBUS verschollen ist. Nach persönlicher Auskunft von Herrn VOIGT (Hamburg) war sein Originalmaterial in Hamburg hinterlegt und wurde während der Bombardierung im 2. Weltkrieg völlig zerstört. Auch die von LIEBUS beschriebenen Otolithen müssen wohl als verschollen gelten, wie Nachforschungen in Wien und in der ehemaligen CSSR ergeben haben.*

Nur ein Otolith der drei von KOKEN beschriebenen Arten konnte in der Bayerischen Staatssammlung München wiedergefunden werden (pers. com. F. Pfeil). Originalmaterial von RICHTER, FRIZZELL, GOWDA und HUDDELSTON wurde zur Revision nicht benötigt. So konnte für die folgende Revision nur auf Otolithen aus der Sammlung der Geologischen Bundesanstalt Wien (SIEBER & WEINFURTER 1967) und des British Museum of Natural History, London (STINTON 1973) zurückgegriffen werden. Beiden Institutionen sei für ihr freundliches Entgegenkommen gedankt.

Die nun folgende Erläuterung und Reinterpretation geht chronologisch nach Erscheinungsdatum der jeweiligen Veröffentlichungen vor.

KOKEN (1891)

Otolithus (*Macruridarum*) *bavaricus* – rev. *Ampheristus bavaricus*; dies ist eine der häufigsten Arten im Maastricht des Gerhartsreiter Grabens, und KOKEN's Typus repräsentiert ein großes und gut erhaltenes Exemplar.

Otolithus (inc. sedis) *boehmi* – Art wird verworfen; es handelt sich um ein stark erodiertes Exemplar, das an Otolithen von *Pollerspoeckia siegsdorfensis* erinnert. Genausogut könnte es sich aber auch um eine der beiden parallel vorkommenden Pterothrissidae-Arten handeln, wofür KOKEN's Beschreibung einer schwach konvexen Innenseite spräche. Nach KOKEN's Zeichnung zu urteilen, war der verschollene Holotypus überdies stark erodiert und kann deshalb zu keiner der drei in Frage kommenden Arten eindeutig zugewiesen werden.

Otolithus (*Berycidarum*) *supracretaceus* – rev. *Antigonia supracretacea*. Auch der Holotypus von *O.* (*Berycidarum*) *supracretaceus* muss als verschollen gelten. Nach KOKEN's Zeichnung muss es sich um ein stark erodiertes Exemplar gehandelt haben, so dass eine eindeutige Diagnose sehr erschwert ist. Wenigstens 4 der jetzt aus dem Gerhartsreiter Graben bekannten Arten kommen in Betracht. *Centroberyx teumeri* (VOIGT 1926) hat deutlich gestrecktere Otolithen; *Argyroberyx dentatus* (LIEBUS 1927) bleibt immer kleinwüchsiger und zeigt auch ein engeres, ventral nicht erweitertes Ostium; *Diretmus primus* n. sp. unterscheidet sich durch die sehr charakteristische Form der Cauda, die auch nicht so nah am Hinterrand endet. Zusätzlich liegt ein einziger, leider ebenfalls nicht sehr gut erhaltener Antigoniidae-Otolith vor, der in den drei diagnostischen Merkmalen – extrem gedrungene Gestalt, ventral tief ausgebogenes Ostium, gerade, dicht an den Hinterrand heranreichende Cauda – gut mit KOKEN's Zeichnung übereinstimmt. Abschließende Sicherheit über die systematische Stellung muss aber zurückgestellt werden, bis gut erhaltene Exemplare dieser Art gefunden worden sind.

VOIGT (1926)

(Revision nach veröffentlichten Photographien)

Otolithus (*Arius?*) *glaber* – rev. syn. *Arius danicus* KOKEN 1885.

Otolithus (*Morrhua*) *anhaltinus* – rev. *Plesiopoma anhaltinus*; eindeutig ein Otolith der Gattung *Plesiopoma* n. gen. (Acropomatidae, Percoidei). Alle von VOIGT abgebildeten Otolithen sind beschädigt und daher fällt es nicht leicht, diagnostische Unterschiede zu anderen Arten dieser in der Oberkreide häufigen Gattung festzustellen (siehe weitere Diskussion in der Beschreibung von *Plesiopoma otiosa* n. sp.).

Otolithus (*Morrhua*) n. sp. – unbestimmbarer fragmentarischer Otolith.

Otolithus (*Gadidarum*) *erraticus* – genus *Gadidarum erraticus*; obwohl alle abgebildeten Otolithen deutlich beschädigt sind, ist erkennbar, dass es sich in der Tat um einen Gadiformes-Otolithen (wahrscheinlich einen Gadiden) handelt. Dies ist gleichzeitig der einzige oberkretazische Nachweis der Ordnung Gadiformes.

Otolithus (*Ophidiidarum*) *crepidatus* – rev. *Bidenichthys crepidatus*; VOIGT's Abbildungen zeigen einen gut erhaltenen Ophidiiformen Otolithen der Familie Bythitidae. *Bidenichthys crepidatus* ist eine der häufigsten Arten in der Oberkreide von Siegsdorf.

Otolithus (*Sparidarum*) *teumeri* – rev. *Centroberyx teumeri*; VOIGT's Abbildungen zeigen gut erhaltene Otolithen der Gattung *Centroberyx* (Berycidae), die etwas gedrungener

* Für ihre diesbezüglichen Informationen danke ich den Herren F. Stojaspal (Geol. Bundesanst. Wien) und R. Brzobohaty (Brno).

sind als C. *integer* (KOKEN 1885) aus dem Dan (Unterpaläozän) Dänemarks.

Otolithus (*Sparidarum*) *senoniensis* – rev. ?syn. *Centroberyx teumeri*; zwei große, schlecht erhaltene Otolithen, die wahrscheinlich adulte Exemplare von C. *teumeri* repräsentieren.

Otolithus (inc. sedis) *obliquesulcatus* – Art wird verworfen; nach VOIGT's Abbildung zu urteilen, ist dieser Otolith soweit erodiert, dass eine artliche Bestimmung nicht möglich ist.

Otolithus sp. – ein bruchstückhaft erhaltener perciformer oder beryciformer Otolith.

LIEBUS (1927)

(Revision nach veröffentlichten Zeichnungen)

Vorbemerkung: LIEBUS beschrieb diese Otolithen ursprünglich als aus dem Eozän stammend, eine Ansicht, die auch von NOLF (1985) in seinem Handbuch der Paläoichthyologie (Part 10: Otolithi Piscium) übernommen worden ist. SIEBER & WEINFURTER (1967) wiesen allerdings darauf hin, dass diese Fauna nach anderen mikropaläontologischen Befunden aus der Oberkreide und zwar stratigraphisch aus dem Grenzbereich Campan-Maastricht stammen muss. Nach einer Korrelation mit der im Folgenden beschriebenen Fauna aus Siegsdorf erscheint auch mir die oberkretazische Altersseinstufung zutreffend, zumal eine der LIEBUS'schen Arten nun auch aus dem Gerhartsreiter Graben nachgewiesen werden konnte, nämlich *Argyroberyx dentatus*.

Da die folgende Überarbeitung auf recht schematischen Zeichnungen von LIEBUS beruht und das Originalmaterial leider als verschollen gelten muss, kann diese Revision nur unter Vorbehalt gelten.

Otolithus (*Berycidarum ?*) *carinthiacus* – rev. ?syn. *Argyroberyx dentatus*. Nach LIEBUS' Zeichnung handelt es sich wahrscheinlich um ein schlecht erhaltenes, großes Exemplar von *A. dentatus*.

Otolithus aff. (*Rhombus ?*) *rhenanus* KOKEN 1891 – *Plesiopoma* sp.; eine unbeschriebene, auffällig schlanke Art dieser in der Oberkreide häufigen Gattung.

Otolithus (an *Ganoidarum*) *obovatus* – rev. *?Beauryia obovatus*; LIEBUS' Zeichnung von diesem extrem gedrungenen Otolithen ist nicht sehr eindeutig. Möglicherweise handelt es sich um eine Art der fossilen Gattung *Beauryia*, die sich von *B. medialis* aus Siegsdorf durch den langen und nach vorne deutlich geöffneten Sulcus unterscheidet.

Otolithus (an *Ganoidarum*) *dentatus* – rev. *Argyroberyx dentatus*; NOLF (1985) stellte diese auffallend hohen, gedrungenen Otolithen zu *Argyropelecus* (Strenoptychidae) und die Ähnlichkeit ist in der Tat frappierend. Allerdings glaube ich, gute Argumente vorweisen zu können (siehe Beschreibung zu *Argyroberyx*), dass es sich doch um Otolithen einer, vermutlich fossilen, Berycoidei-Familie handelt. LIEBUS' Zeichnungen deuten einen sehr charakteristischen Dorsalrand an, ähnlich wie bei Otolithen der gleichen Art aus Siegsdorf, doch ist nicht ganz sicher, inwieweit es sich hierbei auch um ein Erosionsprodukt handeln könnte.

Otolithus (an *Ganoidarum*) *ovatus* – rev. syn. *Argyroberyx dentatus*.

Otolithus (an *Percidarum ?*) *guttaringensis* – Art wird verworfen; nach LIEBUS' Zeichnungen handelt es sich hierbei um sehr kleine, stark erodierte, artlich unbestimmbare berycoide Otolithen, möglicherweise aus der Verwandtschaft um *Centroberyx* (Berycidae).

RICHTER (1928)

Otolithus (Arius) jaekeli – fragliche Art; nach RICHTER's schematischer Zeichnung ist nicht sicher, ob es sich bei dem abgebildeten Fossil wirklich um einen Otolithen (Lapillus) handelt.

FRIZZELL (1965a)

Vorhisia vulpes – eine nominal valide Gattung und Art begründet auf große wahrscheinlich Siluriforme Lapilli.

FRIZZELL (1965b)

Vorbemerkung: In FRIZZELL's »review« fossiler Albulidae Otolithen werden eine Reihe fossiler Gattungen und Arten beschrieben, die, mit Ausnahme von *Palealbula* (*P. neocomensis* [PRIEM 1908] aus der Unterkreide), alle auf mehr oder minder stark erodiertem Material beruhen und bestenfalls eine allgemeine Zuordnung zur Familie Albulidae zulassen. Die im Folgenden erwähnten Arten werden als nominal valide angesehen, mit der Einschränkung, dass erst weiteres, besser erhaltenes Material aus den jeweiligen Typuslokalitäten endgültigen Aufschluss erbringen kann.

Prealbula weileri – nominal valide Art.

Protalbula sohli – nominal valide Art.

Eoalbula sp. – »Manuskript-Art« (unbeschrieben).

GOWDA (1967)

Lycoclupea menakiae – rev. genus ? *Berycidarum menakiae*; ein gut erhaltener juveniler Berycoidei-Otolith wahrscheinlich aus der Familie Berycidae. Dies ist einer der wenigen aus dem Cenoman beschriebenen Otolithen und gleichzeitig der älteste beryciforme Otolithen-Nachweis.

SIEBER & WEINFURTER (1967)

Otol. (*Pterothrissidarum*) sp. – unbestimmbarer Otolith.

Otol. (*Percidarum*) *transitus* – rev. *Chlorophthalmus transitus*; ein gut erhaltener aber sehr kleiner, juveniler Otolith ohne wirklich diagnostisch verwertbare Merkmale. Ich empfehle, beim gegenwärtigen Kenntnisstand diesen Artnamen nicht zu verwenden.

Archegadus sp. – unbestimmbarer Otolith.

Otol. (inc. sed.) *weinbergeri* – *Plesiopoma weinbergeri*; das Typ-Material ist leicht erodiert, lässt aber eine eindeutige Zuordnung zur Gattung *Plesiopoma* zu. Der mangelnde Erhaltungszustand erschwert einen Vergleich mit *P. otiosa* aus dem Gerhartsreiter Graben, doch erscheinen die österreichischen Otolithen dicker und in der Morphologie der Cauda leicht abweichend.

STINTON (1973)

Vorbemerkung: Die meisten von STINTON (1973) beschriebenen Otolithen stammen aus dem Alb und werden in dieser Übersicht nicht berücksichtigt.

Sphaeronchus rotundus – rev. *Pollerspoeckia rotunda*; STINTON's Holotyp und einziges Exemplar ist ein nicht ganz vollständiger Otolithen-Abdruck, der aus einem weichen Kalkstein herauspräpariert worden ist. Die Ähnlichkeit mit

P. siegsdorfensis ist unverkennbar (siehe Beschreibung). STINTON stellte seinen Otolithen aus dem Turon zur fossilen Gattung *Sphaeronchus* STINTON & TORRENS 1968, die anhand von Otolithen aus dem Bathonien (Jura) aufgestellt wurde. Allerdings gehören die jurassischen Otolithen in die Verwandtschaft der Leptolepidae oder Holostei, während *Pollerspoeckia* zusammen mit der alttertiären fossilen Gattung *Genartina* eine fossile Familie aus der Verwandtschaft der Pterothrissidae darstellt.

HUDDLESTON (1981)

Bernardichthys zorraquinosi – HUDDLESTON stellte diesen einzelnen Otolithen aus dem unteren Cenoman von Oregon (U.S.A.) zu einer eigenen fossilen Familie (Bernadichthyidae) der Salmoniformes. Meiner Meinung nach handelt es sich aber eher um einen Albuliden oder Albuliden-Verwandten.

HUDDLESTON & SAVOIE (1983)

Vorbemerkung: HUDDLESTON und SAVOIE berichten von etwa 1000 Otolithen, die sie aus der Severn Formation (unteres bis mittleres Maastricht) von Maryland (U.S.A.) gewonnen haben und insgesamt 14 "kinds of fishes". Damit handelt es sich um eine fast ebenso umfangreiche Fauna, wie die vorliegende aus dem Gerhartsreiter Graben. Ihre Publikation hat allerdings den Charakter einer Vorabveröffentlichung. Es werden weder detaillierte Bestimmungen noch artliche Beschreibungen geliefert, sondern lediglich die festgestellten Morphotypen abgebildet. Da allerdings in NOLF & STRINGER (1996) auf das Original-Material von HUDDLESTON & SAVOIE (1983) zurückgegriffen wird, wird an dieser Stelle nur auf HUDDELSTON & SAVOIE's Bestimmungen eingegangen, sofern diese in NOLF & STRINGER nicht erneut aufgeführt werden. HUDDELSTON & SOAVOIE's Publikation ergänzt aber die spätere Veröffentlichung von NOLF & STRINGER in sofern, als dass sie Photographien einiger wesentlicher Stücke enthält, die Aussagen über den Erhaltungszustand der Otolithen und die zeichnerische Interpretation von NOLF & STRINGER zulassen.

Pterothrissidae (Fig. 1A-C) – wahrscheinlich eine Art der Gattung *Pterothrissus*.

Albuloidei (Fig. 1F-G) – später von NOLF & DOCKERY (1990) als genus *?Albulidarum ensis* beschrieben, nun zur hier neu aufgestellten Gattung *Kokenichthys* gestellt.

Trachichthyidae – nicht abgebildet, dennoch von NOLF & STRINGER (1996) zu ihrer neuen Art genus *Trachichthydarum oscitans* gestellt.

Die vorliegende Arbeit wurde ursprünglich in den Jahren um 1990 erstellt. Eine auswertende Zusammenfassung wurde 1996 (SCHWARZHANS) in einem Symposium über »Mesozoic Fishes« veröffentlicht. NOLF (2003) wies kürzlich zutreffend darauf hin, dass die 1996 abgebildeten und erwähnten Arten als nomina nuda zu behandeln sind. Diese Tatsache wird vom Autor und dem Verleger außerordentlich bedauert. Damit werden die neuen Taxa aus dem Maastricht des Gerhartsreiter Grabens erst mit dieser Veröffentlichung und mit diesem Datum gültig.

In der Zwischenzeit sind einige wichtige und interessante Veröffentlichungen über oberkretazische Otolithen erschienen, wie im Folgenden kurz dargestellt, die wesentlich zur Verbesserung der Kenntnis beigetragen haben. Dennoch haben sich die Identifikationen gegenüber der Darstellung in SCHWARZHANS 1996 nur in wenigen Punkten geändert (*Chlorophthalmus postangulatus* NOLF & DOCKERY 1993 und *Pteralbula foreyi* n. sp., eine reine Namensänderung, die angebracht erschien), so dass, ohne auf SCHWARZHANS (1996) Bezug zu nehmen, doch versucht wurde, die Namensgebung aus Gründen der Vergleichbarkeit beizubehalten. Das gilt auch für die Benamung neuer, auf Otolithen basierender fossiler Gattungen, die ohne die von SCHWARZHANS (1999) vorgeschlagene formale Endung -lithus aufgestellt werden.

NOLF & DOCKERY (1990)

Otolithen aus dem Campan der U.S.A., Mississippi.

?Megalopidae sp.

genus aff. *Albula* sp. – beschrieben als *Albula campaniana* NOLF & STRINGER 1996

genus *?Albulidarum ensis* – vermutlich ein osteoglossiformer (siehe Beschreibung von *Kokenichthys*).

genus *Albulidarum* aff. *sohli* FRIZZELL 1965 – *Protalbula sohli* siehe oben.

Pterothrissus sp.

genus *Pterothrissidarum griffini* – rev. zu Gattung *Pteralbula*.

Pterothrissidae sp. – vermutlich kleinere Exemplare von *Pteralbula griffini* oder eine weitere Art dieser Gattung.

Congridae sp. – kleine Otolithen ähnlich *Rhynchoconger* und verwandten Gattungen.

Ariidae sp. – nicht abgebildet, später in NOLF & STRINGER (1996) abgebildet und wahrscheinlich ein Vertreter der Gattung *Arius* ähnlich *Arius danicus*.

Salmoniformes sp. – später von NOLF & STRINGER (1996) zu den Gempylidae gestellt. Diese Otolithen zeigen in der Tat eine sehr auffällige, an gewisse Scombroidei (etwa der Familie Gempylidae) erinnernde Morphologie. Ebenso gut könnte es sich aber auch, wie ursprünglich von NOLF & DOCKERY interpretiert, um einen salmoniformen, etwa aus der Verwandtschaft der Argentinidae, handeln. Ähnlich sind die hier beschriebenen Otolithen von *Argentina voigti*. Auf jeden Fall bin ich der Meinung, dass das von NOLF & STRINGER evaluierte und fragmentierte Otolithen-Material nicht ausreicht, einen Nachweis der ansonsten fossil wenig bekannten Familie Gempylidae zuzuordnen. Der älteste sichere Nachweis der Familie Gempylidae ist dann genus *Gempylidarum merus* SCHWARZHANS (2003) aus dem Dan von Dänemark.

genus *Synodontidarum pseudoperca* – eindeutig ein Repräsentant der Familie Chlorophthalmidae und der Gattung *Chlorphthalmus*, wie auch später von NOLF & STRINGER (1996) erkannt, sehr ähnlich *C. postangulatus* aus dem Maastricht und Paleozän, möglicherweise syn. *C. transitus* (siehe oben). Diese Art wurde, ähnlich wie *C. transitus*, auf kleine, wahrscheinlich juvenile Exemplare begründet, die noch nicht alle Merkmale voll ausgeprägt haben. Ich empfehle, beim gegenwärtigen Kenntnisstand diesen Artnamen nicht zu verwenden.

genus *Trachichthyidarum coffeesandensis* – vermutlich ein Korsogasteridae (in der Familie Trachichthyidae in NELSON [2006]).

Holocentridae sp. – nahe *Holocentronotus*.

Apogonidae sp. – vermutlich eine unbeschriebene Art der hier beschriebenen Gattung *Traunichthys*.

genus aff. *Bathyclupea* sp. – vermutlich zu *Bernardichthys* gehörend (siehe Vermerk oben zu HUDDLESTON, 1981)

genus *Percoideorum pseudochanda* – eine problematische Morphologie, die hier als ein möglicher Polymixioidei aus der Verwandtschaft von g*enus Polymixiidarum beauryi* angesehen wird.

Percoidei sp. 1 – unbestimmbares erodiertes Fragment.

Percoidei sp. 2 – wahrscheinlich eine Berycoidei aus der Verwandtschaft der Gattung *Traunichthys*.

Percoidei sp. 3 – unbestimmbares juveniles Exemplar, vermutlich kein perciformer, sondern ein Berycoidei aus der Verwandtschaft der Gattung *Traunichthys*.

genus *Perciformorum cepoloides* – eine schwer zu beurteilende und problematische Morphologie, aber auf Grund des geraden Sulcus und der Sulcus-Proportionen eher ein beryciformer als ein perciformer, und dort vermutlich aus der Verwandtschaft der Gattung *Traunichthys*.

Acanthomorpha sp. – sehr eigentümliche Morphologie mit wenig Anklängen an bekannte rezente Otolithen-Morphologien. NOLF & DOCKERY weisen auf Ähnlichkeiten mit Percopsiformes-Otolithen hin (Familie Aphredoderidae), und soweit von der Zeichnung geschlossen werden kann, ist dies eine interessante Möglichkeit.

NOLF & STRINGER (1996)

Otolithen aus dem Cenoman bis Maastricht von verschiedenen Lokalitäten der U.S.A. Arten, die schon in NOLF & DOCKERY (1990) aufgeführt werden, werden nicht mehr extra erwähnt.

genus *Osteoglossidarum tavernei* (Maastricht) – ein echter Osteoglossidae, nicht näher verwandt mit *Kokenichthys*.

genus *Albulidarum ripleyensis* (Maastricht).

genus *Albulidarum weileri* FRIZZEL 1965 (Santon) – *Prealbula weileri*, siehe oben.

genus *Congridarum* aff. *diagonalis* STINTON & NOLF 1970 (Maastricht) [Anguilloidei A (Fig. 1D-E) und Anguilloidei B (Fig. 2C) in HUDDLESTON & SAVOIE, 1983] – die Ähnlichkeit dieser Otolithen mit der aus dem Eozän Belgiens beschriebenen Art ist wirklich verblüffend. Dennoch stimme ich NOLF und STRINGERS Vorbehalten in der Identifikation aufgrund der geographischen und stratigraphischen Unterschiede unbedingt zu.

Ariidae sp. (Maastricht) [Ariidae (Fig. 2D-E) in HUDDLESTON & SAVOIE, 1983].

Argentinidae sp. (Maastricht) [Argentinidae (Fig. 3B,E,G) in HUDDLESTON & SAVOIE, 1983] – wahrscheinlich eine Art der Gattung *Argentina*, möglicherweise syn. *Argentina voigti* n. sp.

Chlorophthalmidae sp. (Maastricht) – NOLF & STRINGER verweisen zu recht auf die Ähnlichkeit mit genus *Chlorophthalmidarum postangulatus* NOLF & DOCKERY (1993) aus dem Paleozän. Wahrscheinlich handelt es sich wirklich um die gleiche Art.

genus *Ophidiidarum cavatus* (Maastricht) – ein echter Ophidiidae aus der Gattung *Ampheristus*. Allerdings ist der Otolith sehr klein und es scheint mir, dass noch nicht alle diagnostisch wichtigen Merkmale ausgebildet sind. Außerdem ist die namengebende postventrale Konkavität des einzigen Exemplares und Holotypus sehr wahrscheinlich eine Erosionserscheinung. Ich empfehle daher, bis weiteres und größeres Material bekannt geworden ist, diesen Artnamen nicht zu verwenden.

Ophidiidae sp. (Maastricht) [Ophidiidae (Fig. 3A) in HUDDLESTON & SAVOIE, 1983] – ein juveniler Bythitidae-Otolith, möglicherweise der Gattung *Bidenichthys*.

genus *Trachichthyidarum oscitans* (Maastricht) – vermutlich ein Korsogasteridae.

Polymixiidae sp. (Maastricht) [Polymixiidae (Fig. 2B) in HUDDLESTON & SAVOIE, 1983] – syn. genus *Polymixiidarum beauryi* aus dem Maastricht Bayerns.

genus *Caproidarum dockeryi* (Maastricht) [Stomioidei (Fig. 3D) in HUDDLESTON & SAVOIE, 1983] – ein Vertreter der hier aufgestellten fossilen Gattung *Argyroberyx* und sehr ähnlich *A. dentatus* (LIEBIG 1927).

Moronidae sp. – wenig indikative und schlecht erhaltene Otolithen. Die Zugehörigkeit zu den Perciformes erscheint möglich, wahrscheinlicher ist aber die Zugehörigkeit zu einem Pterothrissiden.

genus *Apogonidarum maastrichtiensis* (Maastricht) [near-Apogonidae B (Fig. 3C) in HUDDLESTON & SAVOIE, 1983] – Wahrscheinlich ein beryciformer aus der Verwandtschaft um *Traunichthys*.

genus *Apogonidarum zideki* (Maastricht) [near-Apogonidae A (Fig. 3F,H) in HUDDLESTON & SAVOIE, 1983] – In der Tat morphologisch durchaus an die Otolithen rezenter Apogonidae erinnernd, aber vermutlich eher ein beryciformer aus der Verwandtschaft um *Traunichthys*.

genus *Pempheridarum huddelstoni* (Maastricht) [cf. Pempheridae (Fig. 2A) in HUDDLESTON & SAVOIE, 1983] – ein sehr plesiomorpher Vertreter der Perciformes, aber kaum ein Pempheridae, deren rezente Otolithen durch eine Reihe autapomorpher Charaktere auffallen, die bei diesen oberkretazischen Otolithen keineswegs zu erkennen sind, sondern eher ein Acropomatidae.

genus *Percoideorum severnensis* (Maastricht) – ein einzelner kleiner Otolith mit sehr generalisierter Morphologie. Die Zeichnung lässt keine weiteren Schlussfolgerungen zu. Die Zugehörigkeit zu den Perciformes erscheint mir ungewiss; ebenso wäre eine Zugehörigkeit zu den Pterothrissiden denkbar.

Percoidei sp. 4 (Maastricht) – vermutlich ein Polymixiidae.

Percoidei sp. 5 (Campan) – fraglich, ob es sich bei diesem kleinen, schlecht erhaltenen Otolithen mit sehr generalisierter Morphologie tatsächlich um einen perciformen handelt.

Percoidei sp. 6 (Maastricht) – vermutlich ein juveniler Carangidae.

Euteleostei sp. (Maastricht) – eine unnotwendige Auflistung, da auf einem völlig undefinierbaren erodierten kleinen Otolithen basierend.

NOLF (2003)

Otolithen aus dem Santon der Pyrenäen (Spanien und Frankreich).

Elopidae sp. – eher ein Albulidae.

Albula aff. *campaniana* NOLF & STRINGER 1996 – einer der ersten Nachweise von Arten beiderseits des Nord-Atlantik zu dieser Zeit.

?Osmeridae sp.

Chlorophthalmidae sp. – NOLF vergleicht diese Otolithen mit genus *Chlorophthalmidarum postangulatus* NOLF & DOCKERY 1993 aus dem Paleozän der U.S.A. In der Tat könnte es sich um die gleiche Art handeln, allerdings weisen gewisse regelmäßige Unterschiede in der Ausbildung des Dorsalrandes eventuell doch auf eine separate Art hin.

genus aff. *Saurida* sp.

genus aff. *Synodus* sp.

Centroberyx antiquus – sehr wahrscheinlich syn. *Centroberyx teumeri* (VOIGT 1926)

genus *Trachichthyidarum causae* – sehr ähnlich den beiden nordamerikanischen Arten genus *Trachichthyidarum coffeesandensis* NOLF & DOCKERY 1990 und genus *Trachichthyidarum oscitans* NOLF & STRINGER 1996 und damit vermutlich ein Korsogasteridae.

genus *Zeiformorum tyleri* – ein Vertreter der hier aufgestellten fossilen Gattung *Isozen*.

Mugilidae sp. – sehr generalisierte Morphologie; meiner Meinung nach keine familiäre Zuweisung möglich; wahrscheinlich ein plesiomorpher perciformer.

genus *Scorpaeniformorum agonoides* – wenn zutreffend der älteste fossile Nachweis dieser Ordnung.

Dapalis distortus – vermutlich kein perciformer. Da *Dapalis* eine der am meisten plesiomorphen Otolithen-Morphologien der Perciformes aufweist wäre diese Zuordnung durchaus möglich, beruht aber ausschließlich auf Symplesiomorphien. Wahrscheinlicher ist eine Verwandtschaft mit den als Veliferidae der Lampridiformes interretierten Morphotypen (siehe genus *Veliferidarum harderi* SCHWARZHANS 2003 und genus *Veliferidarum groenlandicus* SCHWARZHANS 2004 aus dem Paleozän Dänemarks und Grönlands).

genus *Acropomatidarum bagassianus* – kein perciformer. Nach NOLF's Zeichnung zu urteilen eine weitere Art der hier aufgestellten fossilen Gattung *Pollerspoeckia*, also aus der Verwandtschaft der Pterothrissidae.

genus *Apogonidarum vetustus* – zur hier aufgestellten fossilen Gattung *Bavariscopelus* gehörend. Also kein Apogonidae, sondern nach meiner Interpretation ein myctophiformer.

genus *Haemulidarum santonianus* – wahrscheinlich kein Percoidei. Möglicherweise ähnlich wie genus *Acropomatidarum bagassianus* in die Verwandtschaft der fossilen Gattung *Pollerspoeckia* aus der Nähe der Pterothrissidae gehörend.

Pempheridae sp. – meiner Meinung nach weder ein Pempheridae, noch überhaupt ein Perciformer sondern eher ein Beryciformer aus der Verwandtschaft von *Centroberyx*.

Bathyclupeidae sp. – Wahrscheinlich zu *Bernardichthys* gehörend (siehe oben zu HUDDLESTON, 1981).

genus *Percoideorum bilottei* – zur hier aufgestellten fossilen Gattung *Plesiopoma* gehörend, wahrscheinlich syn. *Plesiopoma weinbergeri* (SIEBER & WEINFURTER 1967).

genus *Percoideorum diagonalis* – ähnlich wie *Dapalis distortus* (siehe oben) eher ein Lampridiformer denn ein Perciformer.

genus *Percoideorum palaresanus* – meiner Meinung nach kein perciformer, sondern eher ein beryciformer, möglicherweise aus der Verwandtschaft von *Traunichthys*.

Percoidei sp. – wahrscheinlich die gleiche Art wie genus *Percoideorum diagonalis*.

Pomacanthidae sp. – möglicherweise ein plesiomorpher Perciformes aber wahrscheinlicher ein Holocentroidei und hier auch so interpretiert. Jedenfalls ist die Zuordnung zu der rezent an Riffe adaptierte Familie Pomacanthidae meiner Meinung nach eine unzulässige Überinterpretation dieses singulären, kleinen und nicht sehr gut erhaltenen Otolithen-Fundes.

genus *Centrolophidarum classicus* – dieser Fund wurde von Nolf interpretiert als aus einer Lineage stammend, die vom Paleozän bis ins Oligozän durch Otolithen gut belegt ist. Nach Nolf's Zeichnung zu urteilen ist sein Holotypus erodiert und damit die artliche Definition und die Zuordnung zu dieser Lineage unsicher. Bei aller Unsicherheit des Erhaltungszustandes sehe ich in diesem Otolithen keinen Stromateoidei (und damit Perciformen), sondern eher einen Vertreter der Argentinoidei.

Aus dem unteren Apt von Spanien hat NOLF (2004) eine Reihe interessanter Otolithen beschrieben, die aber nur bedingt zuordenbar sind und auf die an dieser Stelle daher auch nicht weiter eingegangen werden soll.

Aus der Auflistung der umfangreichen Arbeiten von NOLF (et al.) wird deutlich, wie sehr in den vergangenen zehn Jahren die Kenntnis oberkretazischer Otolithen zugenommen hat. Zwischen allen bekannten Faunen, auch der hier aus Bayern beschriebenen, beginnen sich gewisse faunistische Regelmäßigkeiten heraus zu bilden, auf die an späterer Stelle näher eingegangen werden soll.

Bei oft so plesiomorphen (sprich »urtümlichen«) Otolithen-Morphologien, wie sie in der Oberkreide vorgefunden werden, darf es nicht überraschen, dass Nolf und ich in einzelnen Fällen zu mitunter stark abweichenden Interpretationen der systematischen Zuordnung kommen. Daher ist dieses Kapitel auch vorangestellt, um einen Vergleich der unterschiedlichen Interpretationen zu erleichtern. Einzig Nolf's zahlreichen Interpretationen oberkretazischer Perciformes-Otolithen muss ich an dieser Stelle ernsthaft kritisieren. Zweifellos liegen mehrere eindeutig perciforme Otolithen aus der Oberkreide vor, im Gegensatz also zu den bisherigen Skelettbefunden, die erst ab Tertiär beginnen. Die meisten dieser perciformen Otolithenbefunde, wie ich sie sehe, repräsentieren aber sehr plesiomorphe perciforme Otolithen-Morphologien. Viele der Otolithen, die Nolf modernen, entwickelten und mitunter hochangepassten perciformen Familien zugeschrieben hat stellen meiner Meinung nach eine eklatante Überinterprätation der Möglichkeiten der Analyse der Otolithen-Morphologie dar, auch wenn sie scheinbar vage als Zuordnung lediglich zu einer Familie dargestellt werden (etwa Pomacanthidae, Pempheridae oder Gempylidae). Es fehlen auch jegliche Charakter-Analysen, die eine derartige Interpretation un-

termauern oder wenigstens erläutern würden. Zum Beispiel schreibt NOLF (2003) zu einem einzelnen, kleinen und nach der Zeichnung offensichtlich erodierten Otolithen, der als Pomacanthidae indet. angeführt wird, als einzige Erläuterung: "This single small otolith with an oblique sulcus and an outer face that is hollow in its central portion, matches fairly well those of Recent pomacanthids, e. g. *Euxiphipops sexstriatus*". Dies ist nicht nur keine Charakter-Analyse, sondern es werden zudem zwei sehr generelle Merkmale zur Begründung herangezogen, die auf die Vertreter der Hälfte aller Percoidei-Familien (aber auch einige Holocentroidei oder Polymixioidei) passt. Auf einer derartigen Basis einen spektakulären Fund aus der Oberkreide in den "fossil record" einzubringen, halte ich für bedenklich und empfehle daher, solche Zuordnungen nur sehr zurückhaltend weiter zu verwenden.

Zum weiteren Vergleich sind auch Otolithen aus der tiefsten Tertiärstufe, dem Dan, von Interesse. Bisher ergeben sich nur im Falle von *Arius danicus* und *Chlorophthalmus postangulatus* Überschneidungen mit der Maastricht-Fauna der Gerhartsreiter Schichten (siehe auch SCHWARZHANS 2003 und 2004).

3. Systematischer Teil

KOKEN führte bereits 1884 als »Gründer« der Otolithen-Forschung in seiner ersten Arbeit über fossile Otolithen das Prinzip der offenen generischen Nomenklatur ein, wie es in leicht abgewandelter Form heute noch gebräuchlich ist. In all denjenigen Fällen, in denen fossile Otolithen nicht eindeutig rezenten Gattungen zugeordnet werden konnten, fand diese Methode Anwendung. Dadurch wurde die Erstellung vieler fossiler Gattungen zweifelhaften systematischen Charakters umgangen. Später, mit zunehmender Kenntnis rezenter Otolithen, stellte sich nicht selten heraus, dass die in Frage stehenden fossilen Otolithen nach und nach rezenten Gattungen zugewiesen werden konnten. Die zunehmende Kenntnis rezenter Otolithen führte aber auch dazu, dass zunehmend »echte« fossile Gattungen erkannt werden konnten und dann als fossile »Otolithen-Gattungen« beschrieben wurden. NOLF (1985; Handbook of Paleoichthyology, Vol. 10, Otolithi piscium) kritisiert, nicht ganz zu Unrecht, einige der in der Vergangenheit gebräuchlichen Praktiken, fossile »Otolithen-Gattungen« aufzustellen, wie etwa die von FRIZZELL & DANTE (1965) oder von GAEMERS (1976, ff.), letztere begründet auf das von GAEMERS selbst entworfene phylogenetische »Neogenus-Konzept«. Auch wenn sich, meiner Meinung nach, letztlich die meisten dieser fossilen Gattungen als valide herausstellen werden, ändert das nichts an der Tatsache, dass für die Aufstellung fossiler »Otolithen-Gattungen« strenge Maßstäbe angelegt werden sollten, wozu auch eine Merkmalsanalyse gehören sollte, denn es kann keineswegs als gegeben angenommen werden, dass Otolithen sich immer eindeutig generisch zuweisen lassen (siehe auch SCHWARZHANS 2010).

Allerdings kann ich mich nicht NOLF's Meinung (1985) anschließen, die er so ausdrückte (Zitat, p. 31): "… it is my opinion that otolith-based genera should not be used …". Da es nach den internationalen Regeln der zoologischen Nomenklatur statthaft ist, fossile »Otolithen-Arten« zu beschreiben, vermag ich keinen Grund einzusehen, warum das Aufstellen fossiler »Otolithen-Gattungen« oder sogar »-Familien« nicht statthaft sein sollte. Probleme der Parataxonomie in Hinblick auf fossile Skelettfunde werden dadurch nicht zusätzlich hervorgerufen. (Leider ist es nicht mehr gebräuchlich, wie von KOKEN ursprünglich vorgesehen, fossile »Otolithen-Arten« durch ein vorangestelltes »Ot.« zu kennzeichnen.) Bei der rapide zunehmenden Zahl fossiler »Otolithen-Arten« würde ein »ohne Not« bestehen bleibendes offenes generisches Nomenklatur-System bald impraktikabel werden, wie sich heute schon bei den Ophidiiformes zeigt (vergleiche NOLF 1980 und SCHWARZHANS 1981). Ähnliches gilt für Oberkreide-Otolithen! Wie die folgenden Beschreibungen zeigen, sind in der Oberkreide Vertreter rezenter Gattungen nur in sehr geringer Zahl zu erwarten (Palichthyologen, die Skelettfunde aus der Oberkreide bearbeiten, nehmen generell überhaupt nur fossile Teleosteer-Gattungen an).

Dennoch konnten unter den 44 im Folgenden beschriebenen Arten aus dem Maastricht immerhin 9 Arten mit hoher Wahrscheinlichkeit zu rezenten Gattungen gestellt werden. Mangels entsprechender Vergleichsmöglichkeiten oder wegen unzureichenden Erhaltungszustands wurden 11 Arten vorerst in offener generischer Nomenklatur belassen, davon 4 als incertae sedis. Alle weiteren Otolithen aus dem Maastricht der Gerhartsreiter Schichten stelle ich zu insgesamt 21 fossilen Gattungen, von denen 19 neu sind. 5 der untersuchten Otolithen-Morphologien sind soweit abweichend, dass sie vermutlich fossile Familien repräsentieren. Auf die formelle Beschreibung fossiler auf Otolithen basierender Familien wird allerdings bewusst verzichtet, zum einen da zahlreiche fossile auf Skelettbefunde basierende Familien bereits beschrieben wurden sind, speziell bei den Beryciformes, und daher bei höheren systematischen Einheiten sich auch die Gefahr der tatsächlicher Parallel-Taxonomie signifikant erhöht, und zum anderen bei isolierten Sekundär-Zitaten die Tatsache, dass es sich hier um auf Otolithen gegründete Taxa handelt, leicht verloren gehen kann.

3.1 Artenliste

Ordnung Osteoglossiformes
- Familie indet.
  - *Kokenichthys ensis* (NOLF & DOCKERY 1990) n. gen.

Ordnung Elopiformes

Unterordnung Albuloidei
- Familie Pterothrissidae
  - *Pterothrissus* sp. (juvenile Exemplare)
  - *Pteralbula foreyi* n. sp.
- Familie indet. nahe Pterothrissidae
  - *Pollerspoeckia siegsdorfensis* n. gen. n. sp.

Ordnung Anguilliformes

Unterordnung Congroidei
- Familie Congridae
  - *Bavariconger pollerspoecki* n. gen. n. sp.
  - *Alaconger triquetrus* n. gen. n. sp.
  - genus aff. *Rhynchoconger piger* n. sp.
  - genus *Congridarum* sp. (1 Bruchstück)

Unterordnung Anguilloidei
- Familie indet.
  - genus *Anguilloideorum* sp.

Ordnung Siluriformes
- Familie Ariidae
  - *Arius danicus* KOKEN 1891

Ordnung Salmoniformes

Unterordnung Argentinoidei
- Familie Argentinidae
  - *Argentina voigti* n. sp.
- Familie Bathylagidae
  - *Protobathylagus effusus* n. gen. n. sp.

Ordnung Stomiiformes

Unterordnung Gonostomatoidei
- Familie Sternoptychidae
  - *Auriculithus pattersoni* n. gen. n. sp.

Unterordnung Stomiatoidei
- Familie indet.
  - *Palaeostomias praematurus* n. gen. n. sp.

Ordnung Aulopiformes
- Familie Chlorophthalmidae
  - *Chlorophthalmus postangulatus* NOLF & DOCKERY 1993
  - *Archaulopus acutus* n. gen. n. sp.

Ordnung Myctophiformes
- Familie Myctophidae
  - *Bavariscopelus bispinosus* n. gen. n. sp.

Ordnung Ophidiiformes
- Familie Ophidiidae
  - *Ampheristus bavaricus* (KOKEN 1891)
  - *Ampheristus traunensis* n. sp.
  - *Ampheristus brevicauda* n. sp.
  - *Protobythites brzobohatyi* n. gen. n. sp.
- Familie Bythitidae
  - *Bidenichthys crepidatus* (VOIGT 1926)

Ordnung Beryciformes

Unterordnung Berycoidei
- Familie Berycidae
  - *Centroberyx teumeri* (VOIGT 1926)
- Familie Diretmidae
  - *Diretmus primus* n. sp.
- Familie indet. nahe Diretmidae
  - *Argyroberyx dentatus* (LIEBUS 1927) n. gen.
  - *Beauryia medialis* n. gen. n. sp.
- Familie indet. nahe Melamphaidae
  - *Traunichthys pfeili* n. gen. n. sp.

Unterordnung Holocentroidei
- Familie Holocentridae
  - *Holocentronotus percomorphus* n. gen. n. sp.
  - genus *Holocentridarum* sp. (Bruchstück)
- Familie indet. nahe Holocentridae
  - *Sillaginocentrus alienus* n. gen. n. sp.
  - *Traubiella anagoformis* n. gen. n. sp.
  - *Pfeilichthys pfeili* n. gen. n. sp.
- Familie Myripristidae
  - genus *Myripristidarum* sp. (Bruchstücke)

Unterordnung Polymixioidei
- Familie Polymixiidae
  - genus *Polymixiidarum beauryi* n. gen. n. sp.
  - genus *Polymixiidarum* sp. (Bruchstücke)

Ordnung Zeiformes
- Familie Antigoniidae
  - *Antigonia »supracretacea«* (KOKEN 1891)
- Familie indet. nahe Parazenidae
  - *Isozen beateae* n. gen. n. sp.

Ordnung Perciformes

Unterordnung Percoidei
- Familie Acropomatidae
  - *Plesiopoma otiosa* n. gen. n. sp.

Ordnung Scorpaeniformes

Unterordnung und Familie indet.
- genus *?Scorpaeniformorum* sp.

Otolithen incertae sedis
- genus inc. sed. *traubi* n. sp.
- genus inc. sed. sp. 1 (erodiertes Exemplar)
- genus inc. sed. sp. 2 (juveniles Exemplar)
- genus inc. sed. sp. 3 (Bruchstücke)
- genus inc. sed. sp. 4 (juveniles Exemplar)

3.2 Beschreibung der Arten

Auf Grund der phylogenetischen Bedeutung dieser bisher umfangreichsten Otolithen-Fauna aus der Oberkreide habe ich in den folgenden Artbeschreibungen, speziell in den Einleitungskapiteln der höheren systematischen Einheiten, merkmalsanalytische Beobachtungen und phylogenetischen Interpretationen erörtert. Einige dieser Überlegungen erscheinen mir ausreichend belegt, um sie in Gestalt phylogenetischer Kladogramme unter Einbeziehung fossiler Vorkommen darzustellen. Diese finden sich im Kapitel 5, zusammen mit der englisch-sprachigen Zusammenfassung.

3.2.1 Ordnung Osteoglossiformes

Familie indet.

Osteoglossiformes sind heute reine Süßwasserfische in Südamerika und Afrika. Skelett- und Otolithenfunde aus dem marinen Paleozän belegen indes eindeutig, dass dies eine Reliktverbreitung ist. Die hier aus dem Maastricht beschriebenen Otolithen weichen aber nicht unerheblich von allen rezenten Osteoglossiformen Otolithen ab, so dass ihre Zuweisung sehr provisorischen Charakter hat. Bemerkenswert ist vor allem die fast völlig verschwommene Sulcus-Abgrenzung, die die Innenseite nahezu volkommen glatt erscheinen lässt. Ein ähnlicher Trend zu sehr weiten und unscharf begrenzten Sulci ist in auch bei rezenten Osteoglossiformes und den verwandten Mormyriformes zu beobachten, was mich veranlasst hat, die Oberkreide-Otolithen hierher zu stellen. Vermutlich repräsentieren sie eine eigene fossile Familie.

Gattung *Kokenichthys* n. gen.

Typus-Art: genus ?*Albulidarum ensis* NOLF & DOCKERY 1990

Derivatio nominis: Zu Ehren von E. Koken, dem »Begründer« der Otolithen-Forschung.

Diagnose: Eine fossile Gattung der Ordnung Osteoglossiformes mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind länglich gestreckt, oval und dünn. Das Vorderende ist etwas zugespitzt, das Hinterende abgerundet. Die Außenseite ist völlig plan und glatt und auch die deutlich gebogene Innenseite ist glatt bis auf eine nur ganz schwach angedeutete diagonale Linie, die dem ventralen Rand des Sulcus entspricht. Der dorsale Rand des Sulcus fällt fast mit dem Dorsalrand des Otolithen zusammen und ist somit nur schwer erkennbar. Das Hinterende des Sulcus reicht dicht an das Hinterende des Otolithen heran.

Verbreitung: *Kokenichthys ensis* wurde ursprünglich aus dem Maastricht von Maryland, U.S.A., beschrieben und ist mit diesen Funden nun auch aus dem Maastricht der Gerhartsreiter Schichten bei Siegsdorf, Bayern, nachgewiesen.

Vergleich: Der weite, dorsal kaum abgesetzte und fast die Hälfte der Innenseite einnehmende Sulcus verleiht diesen Otolithen eine sehr eigenwillige Morphologie, die so bei keinen der bekannten Teleosteer-Otolithen beobachtet worden ist. NOLF & DOCKERY (1990) stellten sie mit Vorbehalt zu den Albulidae (Elopiformes). Ähnlich lang gestreckte Otolithen mit sehr geräumigen, unstrukturierten Sulci findet man allerdings eher bei den Osteoglossidae. Aus dem Grunde stelle ich *Kokenichthys* nun mit Vorbehalt zu den Osteoglossiformes. Wahrscheinlich repräsentiert diese Gattung eine ausgestorbene Familie. Neben *Kokenichthys ensis* wiesen NOLF & STRINGER (1996) mit genus *Osteoglossidarum tavernei* NOLF & STRINGER 1996 aus dem Maastricht von Mississippi, U.S.A., auch einen echten, marinen Osteoglossiden nach. Ein weiterer ähnlicher Otolith wurde von NOLF (2004) als genus *Albulidarum atavus* NOLF aus dem unteren Aptian von Spanien beschrieben.

Kokenichthys ensis (NOLF & DOCKERY 1990)

(Abb. 1a-d, 2)

syn. 1983	Albuloidei – HUDDLESTON & SAVOIE, fig. 1F-G
syn. 1990	genus ?*Albulidarum ensis* NOLF & DOCKERY – plate 4, fig. 7
syn. 1996	genus ?*Albulidarum ensis* NOLF & DOCKERY 1990 – NOLF & STRINGER, plate 1, fig. 5

Material: 6 Exemplare und 4 Fragmente (BSP 1984 X 1000-1002), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Beschreibung: Keines der Exemplare ist ganz vollständig erhalten, da bei allen die äußerste vordere Spitze des Otolithen abgebrochen ist. Dennoch sind diese strukturlosen, länglich ovalen, dünnen, vorne verjüngten und hinten breit abgerundeten Otolithen unverkennbar. Ventral- und Dorsalrand sind flach gebogen und glatt.

Die vor allem in der Querrichtung deutlich konvexe Innenseite ist fast völlig glatt, bis auf eine kaum merkliche diagonal nach hinten abfallende Linie, die eine glattere dorsale Partie von einer raueren ventralen trennt. Auf der dorsalen Partie können gelegentlich feine schuppenartige Muster ausgemacht werden. Diese Linie entspricht der ventralen Sulcus-Begrenzung eines dorsal kaum abgesetzten Sulcus.

Die Außenseite ist plan und völlig glatt. Alle Ränder sind scharf. Der Otolith erscheint in der Längsrichtung etwas verdreht.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1001	4,5 (Bruchstück)	2,15		
1000	≈3,45 (rekonstruiert)	1,45	2,36	0,45

3.2.2 Ordnung Elopiformes

Unterordnung Albuloidei

Familie Pterothrissidae

Die Otolithen der Familie Pterothrissidae werden verhältnismäßig groß, häufig mehr als 10 mm, und sind trotz ihres einerseits sehr archetypischen Erscheinungsbildes leicht an dem schräg auf der Innenseite orientierten, geraden Sulcus mit seiner typischerweise etwas reduzierten ostialen Mündung zu erkennen. Rezent umfasst diese Fa-

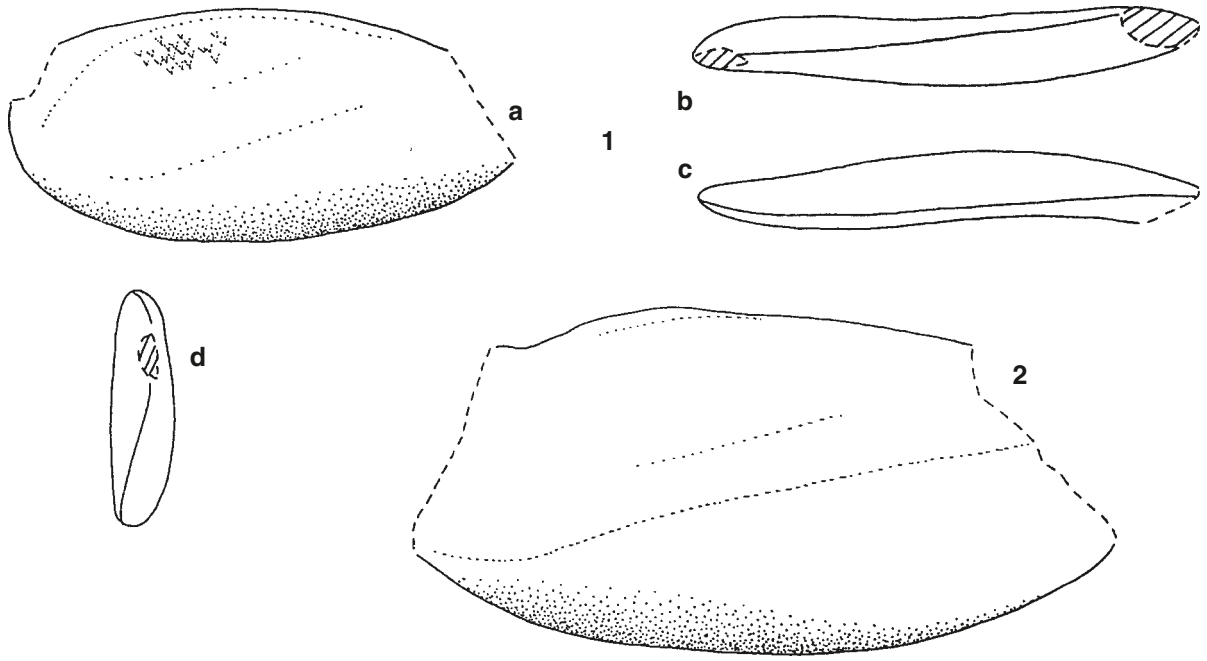


Abb. 1, 2. *Kokenichthys ensis* (NOLF & DOCKERY 1990). **1**, (BSP 1984 X 1000); **2**, (BSP 1984 X 1001); **a**, Innenseite, **b**, Dorsalansicht, **c**, Ventralansicht, **d**, Distalansicht. – 20 ×.

milie nur eine Gattung – *Pterothrissus* – mit zwei Arten im tieferen Sublitoral (*P. gissu* an der japanischen Küste und *P. belloci* an der tropisch westafrikanischen Küste). Diese disjunkte Verbreitung ist eindeutig Resultat einer sekundär endemischen Entwicklung. Fossile Otolithenfunde belegen, dass *Pterothrissus* im Alttertiär und vielleicht auch in der Oberkreide mit mehreren Arten regional sehr viel weiter, vielleicht nahezu weltweit, verbreitet war (SCHWARZHANS 1981). Daneben treten mit *Pteralbula* und *Elopothrissus* im Alttertiär und in der Oberkreide zwei fossile, durch Otolithen belegte Gattungen auf.

Otolithen der Familie Pterothrissidae sind eindeutig seit dem unteren Apt nachgewiesen (NOLF 2004). Es ist durchaus wahrscheinlich, dass der Ursprung der Familie Pterothrissidae bis an die Wende Jura/Kreide zurückreicht, und sie damit eine der ältesten und ursprünglichsten der noch lebenden Teleosteer-Familien darstellt.

Die Otolithen-Angaben aus der Kreide decken sich gut mit entsprechenden Skelettfunden, die zu den Pterothrissiden gerechnet werden (FOREY 1973): *Istieus* aus dem Campan bis Santon und *Hajula* aus dem Cenoman. Fossile Skelettfunde von der Gattung *Pterothrissus* selber sind nicht beschrieben worden.

Gattung *Pterothrissus* HILGENDORF 1877

Pterothrissus sp.
(Abb. 3)

Material: 3 juvenile Exemplare, (Abb. 3 – BSP 1984 X 1003 und BSP 1984 X 1004) Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Kurzbeschreibung: Es liegen drei mäßig kleine, länglich ovale, gut erhaltene Otolithen vor, die die typischen Merkmale der Gattung *Pterothrissus* aufweisen. Da *Pterothrissus*-Otolithen unter 8-10 mm Länge in aller Regel noch keine artdiagnostischen Merkmale aufweisen (SCHWARZHANS 1981), bleibt die artliche Zuordnung ungewiss.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H
1003	2,8	1,9	1,47

Diskussion: Die gestreckte Gestalt unterscheidet diesen Otolithen eindeutig von den parallel vorkommenden, auf den ersten Blick ähnlichen Arten *Pteralbula foreyi* n. sp. und *Pollerspoeckia siegsdorfensis* n. sp. Ähnliche Otolithen, ebenfalls als *Pterothrissus* sp., bildeten HUDDELSTON & SAVOIE (1983) aus dem Maastricht und NOLF & DOCKERY (1990) aus dem Campan der U.S.A. ab.

Gattung *Pteralbula* STINTON 1973

Pteralbula foreyi n. sp.
(Abb. 4a-c, 5)

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Peter Forey, London, und seiner Verdienste bei der Bearbeitung und Revision fossiler Fischskelette der Elopiformes.

Holotypus: Abb. 4a-c; BSP 1984 X 1005.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 2 unvollständig erhaltene Exemplare (Abb. 5 – BSP 1984 X 1006 und BSP 1984 X 1007), topo- und stratitypisch.

Diagnose: Umriss gedrungen; praeventrales Eck tief ausgebogen; Dorsalrand flach gebogen; Innenseite deutlich konvex in der horizontalen Richtung.

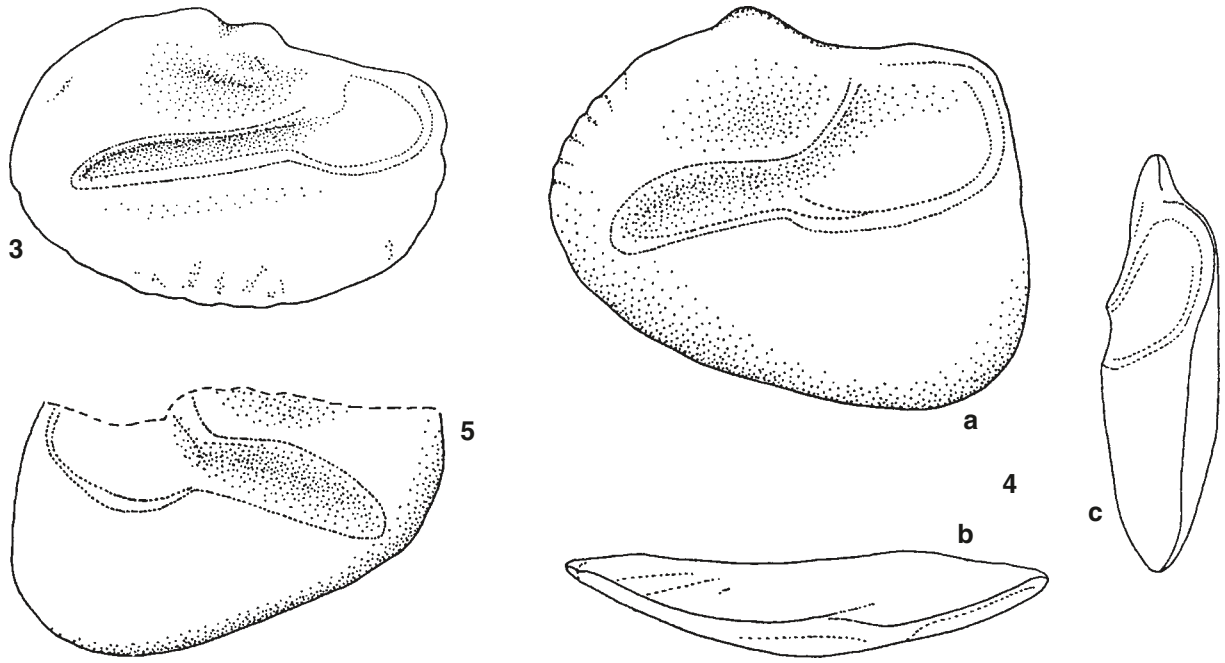


Abb. 3. *Pterothrissus* sp. (BSP 1984 X 1003). – 20 ×.

Abb. 4, 5. *Pteralbula foreyi* n. sp. 4, Holotypus (BSP 1984 X 1005); 5, Paratypus (BSP 1984 X 1006). – 8 ×.

Beschreibung: Neben zwei Bruchstücken liegt ein großer, komplett erhaltener Otolith vor, dessen Oberflächenstruktur durch geringfügige Abrollung etwas eingeebnet worden ist.

Der Umriss ist recht gedrungen, wobei der glatte Ventralrand im vorderen Bereich extrem tief ausgebogen ist. Das Vorderende des Otolithen erscheint dadurch senkrecht abgestutzt. Das Hinterende ist breit gerundet und weist zum gleichmäßig und relativ flach gebogenen Dorsalrand hin einige feine randliche Furchen auf. Eine kleine mediodorsale Auswölbung ist angedeutet. Über der Mündung des Ostium verläuft der Dorsalrand konkav.

Die Innenseite ist in der horizontalen Richtung deutlich konvex. Das geräumige Ventralfeld ist völlig glatt, während das Dorsalfeld eine kleine Area aufweist. Der Sulcus ist mäßig weit, tief und lang, in nahezu gleich große Ostium und Cauda unterteilt. Das Ostium ist flacher und deutlich weiter als die Cauda und mündet sehr verschwommen zum vorderen Dorsalrand.

Alle Ränder sind scharf. Die Außenseite ist plan bis leicht konkav, mit wenigen feinen radialen Furchen zum hinteren Dorsalrand.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1005 (Holotypus)	7,8	7,0	1,1	1,5

Diskussion: Es handelt sich hier um einen sehr charakteristischen Otolithen, der durch seine deutliche Krümmung der Innenseite und die Proportionen des Sulcus (Ostium und Cauda annähernd gleichlang) von *Pterothrissus* sp. und *Pollerspoeckia siegsdorfensis* deutlich unterschieden und damit als typischer Vertreter der Gattung *Pteralbula* ausgewiesen ist. Bisher sind drei Arten beschrieben worden: *P. cantiana* (SHEPHERD 1916) aus dem Alb von Süd-England, *P. griffini* (NOLF & DOCKERY 1990) aus dem Campan von Mississippi, U.S.A., ursprünglich beschrieben als genus *Pterothrissidarum griffini* und *P. conchaeformis* (KOKEN 1885) aus dem Dan von Kopenhagen (Dänemark) (siehe auch SCHWARZHANS, 2003). Während die beiden älteren Arten deutlich gerundeter im Umriss sind, erinnert letztere Art sehr an *P. foreyi*, ist aber auf Anhieb durch das stark ausgebildete postdorsale Eck unterschieden.

Familie indet. nahe Pterothrissidae

Zu dieser Gruppe, die vermutlich eine fossile Familie aus der Verwandtschaft der Pterothrissidae repräsentiert, stelle ich die beiden durch Otolithen belegten Gattungen *Genartina* FRIZZELL & DANTE 1965 mit drei fossilen Arten – *G. hampshirensis* (SCHUBERT 1916) (Abb. 12, 13) aus dem Eozän von Süd-England, *G. texana* FRIZZELL & DANTE 1965 aus dem Eozän von Texas und *G. hauniensis* SCHWARZHANS 2003 aus dem Paleozän von Dänemark (eine weitere ähnliche Art bildete NOLF 2004 aus dem Aptian von Spanien ab als genus *Harpodontidarum* sp.) – sowie *Pollerspoeckia* n. gen. mit ebenfalls drei fossilen Arten – *P. siegsdorfensis* n. sp. (Abb. 6-10) aus dem Maastricht von Bayern, *P. bagassianus* (NOLF 2003) aus dem Santon der Pyrenäen (ursprünglich als genus *Acropomatidarum bagassianus* beschrieben) und *P. rotunda* (STINTON 1973) (Abb. 11) aus dem Turon von Süd-England. Eine weitere Art, die in diese Verwandtschaft gehören könnte, wurde von NOLF (2003) aus dem Santon der Pyrenäen als genus *Haemulidarum santonianus* beschrieben.

Die Zuordnung dieser eigentümlichen Otolithen hat bereits viele unterschiedliche Auffassungen erfahren. FRIZZELL & DANTE (1965) sahen *Genartina* als einen Osteoglossiformen Otolithen an. NOLF (1985) konstatierte: "*Genartina* is closely related to *Osmerus* LACEPEDE 1803, but perhaps a true fossil genus". STINTON (1977) ging sogar soweit, *Genartina hampshirensis*, sowie einige neue von ihm aufgestellte Arten, die sich später als Synonyma erwiesen, direkt zur Gattung *Osmerus* zu stellen. 1973 stellte STINTON

seinen *Sphaeronchus rotundus* (nun *Pollerspoeckia rotunda*) zu den Berycidae »sensu lato«. Seine weiteren Ausführungen deuten aber darauf hin, dass er eigentlich meinte, einen sehr plesiomorphen Otolithen der Berycoidei (ohne familiäre Zuordnung) vor sich zu haben. Die Gattung *Sphaeronchus* STINTON & TORRENS 1968 war ursprünglich für Otolithen aus dem Bathonien von England aufgestellt worden und zu den Holostei, Familie Pycnodontidae, gerechnet worden, ohne dass allerdings von dieser fossilen Familie oder der fossilen Ordnung Pycnodontiformes je Otolithen in situ beschrieben worden wären. Jedenfalls sind diese Otolithen vom Typ ganz anders als *Pollerspoeckia* und könnten in der Tat Leptolepiformes- oder Holosteer-Otolithen darstellen.

Die Otolithen von *Pollerspoeckia siegsdorfensis* n. sp. aus dem Maastricht von Bayern zeigen nun eine auffällige Ähnlichkeit mit Pterothrissidae-Otolithen, sowohl was die Form des Sulcus als auch das allgemeine Erscheinungsbild des Otolithen anbelangt (bei derart plesiomorphen Otolithen sind natürlich »handfeste« Autapomorphien kaum zu definieren). Unterschiedlich ist vor allem die im Vergleich zum Ostium sehr lange und dünne Cauda, die relativ dicht an das Hinterende reicht und somit entfernt an Osmeridae- und Argentinidae-Otolithen erinnert. Die nach vorne und dorsal pseudoostiale Mündung des weiten Ostiums dagegen ist eines der typischen Merkmale der Pterothrissidae. Eindeutige Argentinidae-Otolithen kommen im übrigen parallel vor und sind auf Anhieb an ihrem charakteristischen Umriss und dem engen Ostium kenntlich.

Zu erwähnen ist auch, dass FOREY (1973) eine den Pterothrissiden nahestehende fossile Familie anhand von Skelettfunden aufgestellt hat: Osmeroididae, mit zwei Gattungen – *Dinolepis* aus dem "Lower chalk" von Süd-England und *Osmeroides* aus dem Cenoman bis Coniac.

Gattung *Pollerspoeckia* n. gen.

Typus-Art: *Pollerspoeckia siegsdorfensis* n. sp.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Jürgen Pollerspöck, München, der an den Grabungen von Herrn Pfeil im Gerhartsreiter Graben wesentlich beteiligt war und einen großen Teil des vorliegenden Materials ausgelesen hat.

Diagnose: Eine Gattung der Ordnung Elopiformes aus einer vermutlich fossilen Familie nahe den Pterothrissidae mit den folgenden Merkmalen: Gedrungene Otolithen mit einem Verhältnis Länge zu Höhe um 1,0. Die Innenseite ist fast völlig plan; die Area deutlich vertieft und geräumig. Das Ostium ist weit, kurz und mündet verschwommen nach vorne und dorsal. Die Cauda ist sehr dünn, mehr als doppelt so lang wie das Ostium und endet dicht am Hinterende des Otolithen.

Vergleich: Die vermutlich verwandte Gattung *Genartina* fällt durch eine noch gedrungenere Gestalt und ein dorsal stärker als ventral erweitertes Ostium auf. Auch ist die Innenseite mehr gebogen.

Verbreitung: Drei Arten – *P. siegsdorfensis* n. sp. aus dem Maastricht von Bayern, *P. rotunda* (STINTON 1973) aus dem Turon von Süd-England und *P. bagassianus* (NOLF 2003) aus Santon der Pyrenäen.

Pollerspoeckia siegsdorfensis n. sp.

(Abb. 6, 7a-c, 8, 9, 10)

Derivatio nominis: Nach dem Ort Siegsdorf, Oberbayern, in der Nähe der Typus-Lokalität.

Holotypus: Abb. 7a-c; BSP 1984 X 1008.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 4 Exemplare (Abb. 6 – BSP 1984 X 1009; Abb. 8 – BSP 1984 X 1010; Abb. 9 – BSP 1984 X 1011; Abb. 10 – BSP 1984 X 1012), topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 248 Exemplare (BSP 1984 X 1013-1016), Gerhartsreiter Graben FP 1 und 4 Exemplare (BSP 1984 X 1017), Gerhartsreiter Graben FP 3.

Diagnose: Rundlich gedrungene, mäßig großwüchsige Otolithen. Ventralrand gleichmäßig gebogen; Dorsalrand mit postdorsaler Ausbiegung.

Beschreibung: Diese nicht sehr großwüchsigen Otolithen haben einen fast gleichmäßig runden Umriss. Dabei ist der Ventralrand sehr viel regelmäßiger gebogen als der Dorsalrand. Letzterer ist im vorderen Bereich schräg abgeplattet, während die postdorsale Partie deutlich ausgewölbt ist. Der Ventralrand ist glatt oder nur leicht undulierend, während der vordere Dorsalrand häufig etwas kräftiger und unregelmäßiger gewellt ist. Das Vorderende des Otolithen ist fast senkrecht abgestumpft.

Die Innenseite ist nahezu völlig plan. Das Ventralfeld ist etwas größer als das Dorsalfeld und ziemlich glatt und plan, selten mit der Andeutung einer Ventrallinie. Das Dorsalfeld zeigt eine tiefe und geräumige Area. Der leicht supramedian gelegene Sulcus durchzieht fast die gesamte Innenseite und ist in ein kurzes, weites, nach vorne undeutlich begrenztes Ostium und eine sehr lange, schlanke, gerade und etwas vertiefte Cauda, die bis dicht an das Hinterende des Otolithen reicht, unterteilt. Die Colliculi sind undeutlich begrenzt und getrennt.

Die Ränder des Otolithen sind scharf. Die Außenseite ist im wesentlichen glatt, gelegentlich mit wenigen randlichen Furchen, vor allem im präventralen Bereich, und zeigt einen schwach entwickelten postzentralen Umbo.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1009	3,4	3,1	1,1	
1008 (Holotypus)	2,95	2,55	1,15	0,75
1010	2,53	2,0	1,25	
1011	2,25	1,9	1,18	
1012	1,33	1,17	1,15	

Ontogenie und Variabilität: Kleinere Otolithen unterscheiden sich von den größeren lediglich durch ihre etwas reichhaltigere randliche Skulpturierung. Der Index L:H dagegen bleibt recht konstant. Das zeigt auch ein einzelnes, unvollständiges großes Exemplar mit etwa 7 mm Länge.

Auch die Variabilität hält sich in so engen Grenzen, dass bei einigermaßen guter Erhaltung eine artliche Fehlansprache kaum möglich ist.

Diskussion: *P. siegsdorfensis* kann nur bei sehr schlechter Erhaltung mit einer der beiden parallel vorkommenden Arten der Familie Pterothrissidae verwechselt werden. KO-

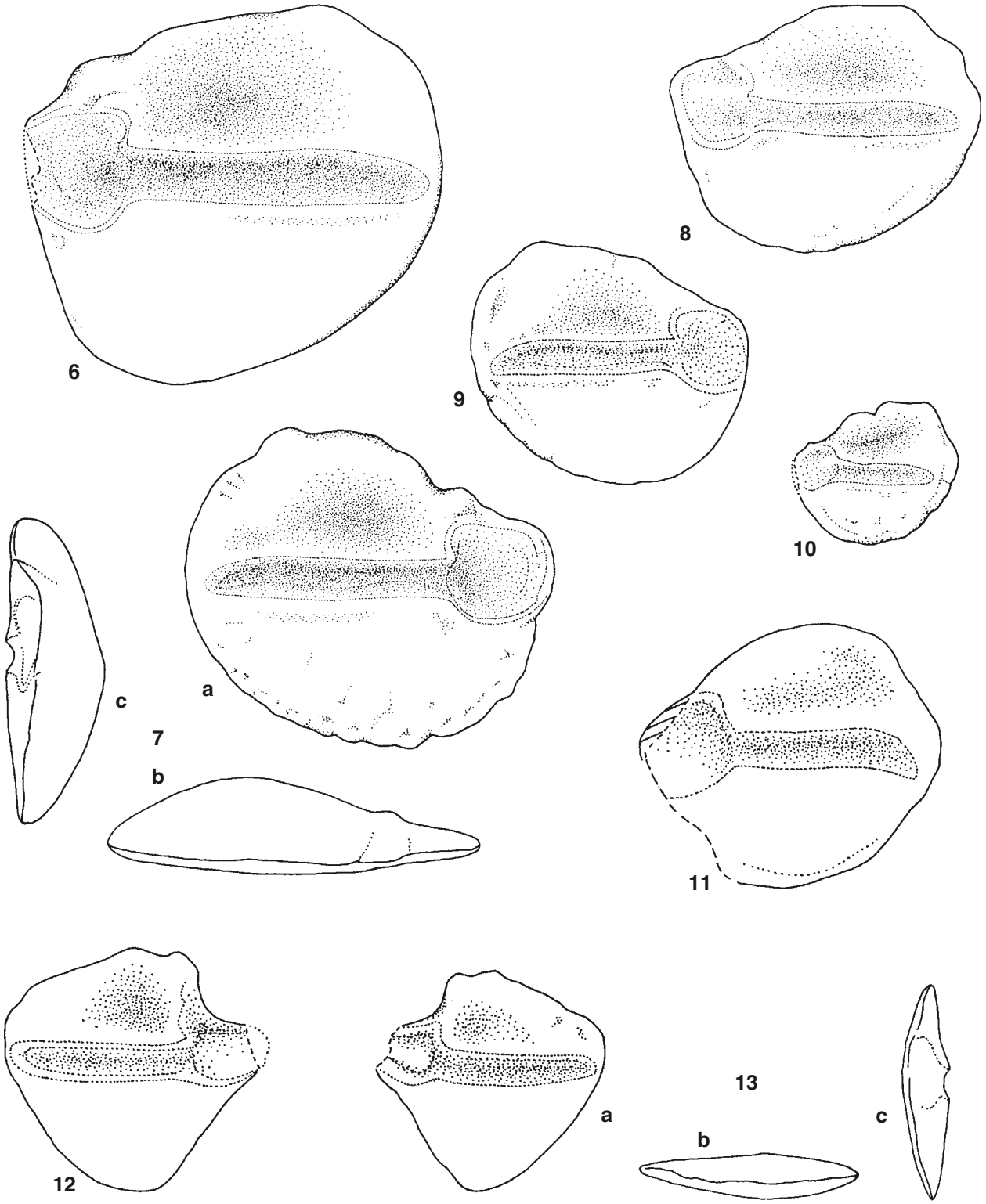


Abb. 6-10. *Pollerspoeckia siegsdorfensis* n. gen. n. sp. 7, Holotypus (BSP 1984 X 1008); 6, Paratypus (BSP 1984 X 1009); 8-10, Paratypen BSP 1984 X 1010-1012). – 20 ×.

Abb. 11. *Pollerspoeckia rotunda* (STINTON 1973), Holotypus, Turon (*Subglobosus*-Zone) (BMNH P. 51766). – 8 ×.

Abb. 12, 13. *Genartina hampshirensis* (SCHUBERT 1916), Eozän (unspezifiziert), Sheapherd's Gutter, Hantshire, England (BMNH P. ohne Register). – 6 ×.

KEN beschrieb 1891 einen Otol. (inc. sed.) *boehmi* aus dem Maastricht bei Siegsdorf. Zweifellos handelt es sich nach seiner Zeichnung hierbei um einen *Pollerspoeckia*- oder Pterothrissidae-Otolithen, allerdings um ein extrem abgerolltes Exemplar von etwa 6,5 mm Länge. Die relativ dünne Cauda spräche für *Pollerspoeckia siegsdorfensis*, doch liegen mir unter all dem neuen untersuchten Material nur drei Exemplare in dieser Größenordnung vor. Gegen eine derartige Zuordnung spräche auch KOKEN's Angabe einer flach konvexen Innenseite, was eher mit

einem Pterothrissidae-Otolithen übereinstimmt. KOKEN's Holotypus, der trotz der schlechten Erhaltung bei direktem Vergleich mit den drei in Frage kommenden Arten vielleicht eine Zuordnung zugelassen hätte, ist leider verschollen. Daher spreche ich mich dafür aus, die Nominalart inc. sed. *boehmi* KOKEN 1891 zu verwerfen, wohl bewusst der Tatsache, dass sie wohl einer der drei vorher beschriebenen Arten entspricht.

Ähnlich kompliziert gelagert ist die Identifizierung von *P. rotunda* (STINTON 1973), die nur von einem Kreide-Gesteinsabdruck bekannt ist. Bei der Ansicht des Holotypus (und einzigen Exemplares) im British Museum, stellte sich heraus, dass zwar der Vorderrand nicht komplett erhalten ist, mit großer Wahrscheinlichkeit aber die hintere und dorsale Randpartie des Otolithen-Abdrucks. Damit wäre die deutlich median gelegene Auswölbung des Dorsalrandes das wohl wichtigste Unterscheidungsmerkmal zu *P. siegsdorfensis*.

P. bagassianus (NOLF 2003) ist deutlich durch die schlankere Gestalt und das weniger stark geweitete Ostium von *P. siegsdorfensis* unterschieden.

P. siegsdorfensis ist an der Lokalität Gerhartsreiter Graben eine der häufigsten Arten.

3.2.3 Ordnung Anguilliformes

Unterordnung Congroidei

Familie Congridae

Fossile Otolithen der Familie Congridae sind im gesamten Tertiär recht häufig, speziell in Ablagerungen des tieferen Schelfmeeres. Demgegenüber treten andere Familien der Anguilliformes deutlich zurück, und zwar auch solche, die rezent sehr artenreich und zahlreich auftreten, wie etwa Muraenidae, Ophichthyidae, Anguillidae oder Nemichthyidae. Sicherlich sind die Otolithen der Congridae sehr groß und auffällig und die Adaption dieser Fische an ein Ton- oder Sandsubstrat begünstigen die Fossilisierung. Die Otolithen einiger Aalartigen, wie etwa der Nemichthyidae, sind dagegen so klein, dass sie entweder fossil nicht gefunden oder erkannt werden oder aufgrund ihrer Kleinheit im Darmtrakt von Raub- oder Aasfressern aufgelöst worden sind, bevor sie überhaupt zu Sedimentation gelangen konnten (diesen Weg über Ausscheidung in Kotballen nimmt sicherlich ein nicht unbeträchtlicher Teil aller fossil erhaltener Otolithen (NOLF 1985)). Otolithen der Muraenidae etwa haben eine geringe Fossilisations-Chance, weil diese Fische auf felsiges Substratum spezialisiert sind, also auf erosive Küstenbereiche ohne oder mit stark reduzierter Sedimentation. Beide Faktoren treffen aber nicht zu für die Ophichthyidae, Anguillidae oder Synaphobranchidae, die alle von den Congridae klar unterschiedene Otolithen aufweisen, aber fossil kaum bekannt sind. Dennoch ist aus einer zur Zeit nicht erklärbaren Ursache der fossile Artenreichtum der Congridae gegenüber anderen Anguilliformes-Familien überrepräsentiert.

Die meisten Otolithenfunde seit dem Alttertiär lassen sich mehr oder weniger eindeutig rezenten Gattungen zuordnen, was andeutet, dass die Congridae (oder Anguilliformes) eine geologisch alte Teleosteer-Gruppe darstellen, wie aus phylogenetischen Überlegungen wohl auch zu erwarten ist. Im übrigen stützt die Analyse der Otolithenmorphologie, speziell die eigenartige nach dorsal gerichtete, undeutliche Öffnung des Ostium, FOREY's (1973) phylogenetisches Konzept, nach dem die Anguilliformes von den Elopiformes abzuleiten sind und hier speziell den Pterothrissidae nahestehen (siehe auch SCHWARZHANS 1981).

Vier der fünf im Folgenden beschriebenen Anguilliformes-Otolithen-Arten stelle ich zur Familie Congridae, eine davon mit gewissem Vorbehalt, da auch Ähnlichkeiten mit Halosauridae- und Synaphobranchidae-Otolithen bestehen *(Bavariconger pollerspoecki)*, eine weitere könnte eventuell zur rezenten Gattung *Rhynchoconger* gehören. Nur eine Art, genus *Anguilloideorum* sp., wird zur Unterordnung der Anguilloidei gerechnet, allerdings ohne das zur Zeit eine familiäre oder generische Zuordnung möglich wäre. Demgegenüber sind von oberkretazischen Skelettfunden nur Vertreter der fossilen Familien Anguillavidae und Urenchelyidae bekannt, die nach WILEY & STEWART (1981) eine plesiomorphe »Ursprungsgruppe« der Congroidei **und** Synaphobranchoidei darstellen. Die vorliegenden Otolithen beweisen nun recht schlüssig, dass bereits im Maastricht apomorphe Vertreter aus einer dieser beiden Unterordnungen vorhanden sind und darüber hinaus sogar bestimmten evolutorischen Trends innerhalb einer Familie zuweisbar sind.

Gattung *Bavariconger* n. gen.

Typus-Art: *Bavariconger pollerspoecki* n. sp.

Derivatio nominis: Kombination aus Bavaria (lat. für Bayern) und *Conger*, Typus-Gattung der Congridae.

Diagnose: Eine Gattung der Familie Congridae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind relativ klein, gestreckt länglich oval, im Umriss fast klappsymmetrisch zur vertikalen Achse. Während der Ventralrand sehr flach gebogen ist, zeigt der Dorsalrand eine deutlich ausgeprägte, etwas hinter der Mitte des Otolithen gelegene Auswölbung. Der Sulcus ist sehr kurz, fast median gelegen, annähernd parallel zur Otolithenachse und zeigt eine etwas reduzierte, weit nach hinten verschobene Mündung zum Dorsalrand. Die Area ist klein aber tief.

Vergleich: Die Kombination von Umriss des Otolithen und des Sulcus unterscheiden *Bavariconger* von allen bekannten Congridae-Gattungen. Da auch gewisse Ähnlichkeiten mit Halosauridae- und Synaphobranchidae-Otolithen bestehen, erfolgt die systematische Zuordnung dieser Gattung nur unter Vorbehalt.

Verbreitung: *Bavariconger* ist eine monospezifische Gattung.

Bavariconger pollerspoecki n. sp.

(Abb. 14a-c, 15-20)

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Jürgen Pollerspöck, München.

Holotypus: Abb. 14a-c; BSP 1984 X 1018.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 6 Exemplare (Abb. 15 – BSP 1984 X 1019; Abb. 16 – BSP 1984 X 1020; Abb. 17 – BSP 1984 X 1021;

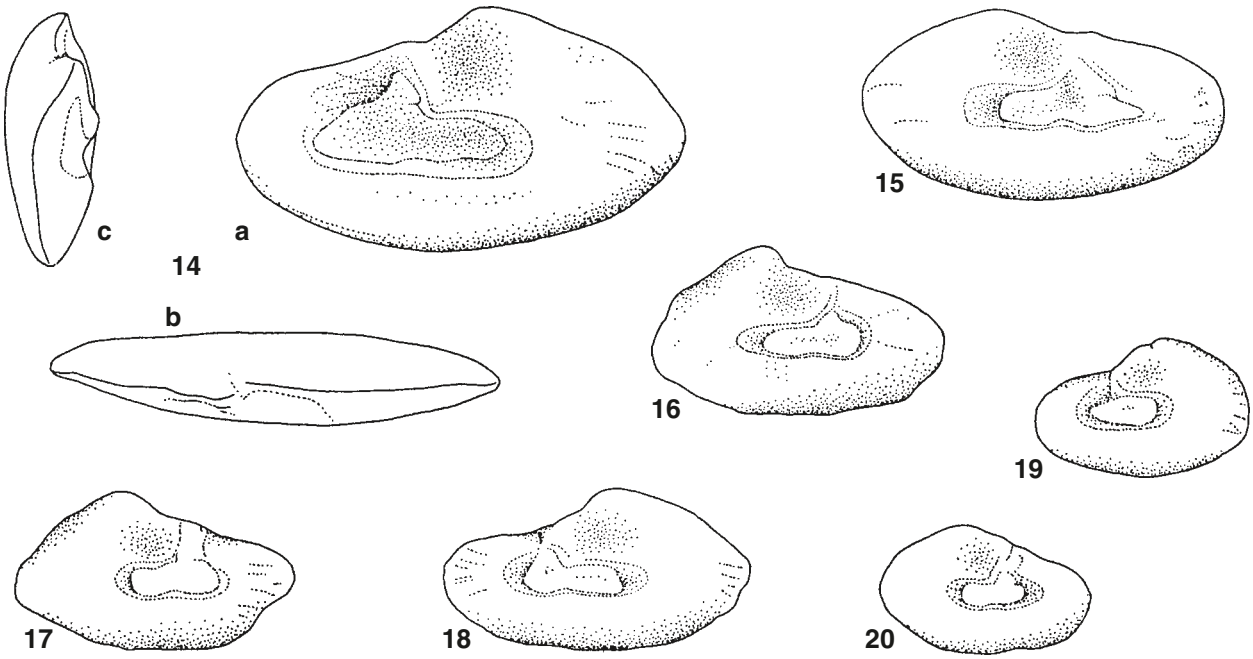


Abb. 14-20. *Bavariconger pollerspoecki* n. gen. n. sp. 14, Holotypus (BSP 1984 X 1018); 15-20, Paratypen (BSP 1984 X 1019-1024). – 20 ×.

Abb. 18 – BSP 1984 X 1022; Abb. 19 – BSP 1984 X 1023; Abb. 20 – BSP 1984 X 1024), topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 157 Exemplare (BSP 1984 X 1025-1026), Gerhartsreiter Graben FP 1.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose.

Beschreibung: Es handelt sich um ziemlich kleinwüchsige Otolithen mit einem gestreckt ovalen, fast spiegelbildlichen Umriss. Vorder- und Hinterende sind ziemlich gleichmäßig gerundet und auch der nur flach gebogene Ventralrand ist sehr gleichmäßig ausgebildet. Der Dorsalrand ist in eine etwas längere, gerade bis leicht konkave vordere Partie und eine etwas kürzere, schwach konvexe hintere Partie geteilt, die sich in einer kräftigen, aber stumpfwinkligen Auswölbung etwas hinter der Mitte des Otolithen treffen. Alle Ränder sind glatt.

Die Innenseite ist schwach konvex und im ventralen Bereich glatt. Nahezu median sitzt ein kurzer, breiter, ziemlich flacher Sulcus, mit einem deutlich ausgegrenzten Colliculum, das eine etwas reduzierte Öffnung des Ostium kurz vor der Mitte des Dorsalrandes nachzeichnet. Caudal ist das Colliculum gegenüber dem Sulcus zusätzlich reduziert. Die Area ist tief aber sehr klein. Nahe dem Vorder- und Hinterende des Otolithen sind auf der Innenseite manchmal ein paar feine radiale Furchen zu erkennen.

Die Ränder sind mäßig scharf; die Außenseite ist glatt und leicht konvex.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1018 (Holotypus)	2,8	1,5	1,87	0,55
1019	2,3	1,2	1,92	
1020	1,93	1,0	1,93	
1021	1,85	1,05	1,78	
1022	1,75	0,95	1,81	
1023	1,35	0,85	1,60	
1024	1,33	0,8	1,66	

Ontogenie und Variabilität: Kleinere Otolithen, etwa unter 2 mm Länge, sind zunehmend gedrungener und zeigen einen unregelmäßigeren Verlauf des Ventralrandes. Dieser doch deutlich erkennbare ontogenetische Trend spricht dafür, dass *B. pollerspoecki* tatsächlich eine kleinwüchsige Art ist.

Bedingt durch die Unregelmäßigkeiten in der randlichen Ausbildung zeigen kleinere Otolithen eine deutlich stärkere Variabilität auf als größere.

Gattung *Alaconger* n. gen.

Typus-Art: *Alaconger triquetrus* n. sp.

Derivatio nominis: Ala (lat.) = Flügel; nach der starken, »flügelartigen« Auswölbung des Dorsalrandes und *Conger*, Typus-Gattung der Congridae.

Diagnose: Eine Gattung der Familie Congridae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind gedrungen, ungefähr so lang wie hoch, verursacht durch eine massive Auswölbung des Dorsalrandes. Die Innenseite ist nur schwach konvex und zeigt einen mäßig vertieften Sulcus mit einer geraden Cauda und einer angedeuteten Ostialfurche zum vorderen Dorsalrand. Die Area ist groß und tief.

Vergleich: Innerhalb der Congridae lassen sich mehrere evolutive Trends an der Otolithen-Morphologie ausmachen (SCHWARZHANS 1980). Einige sind durch Reduzierung der ostialen Mündung gekennzeichnet und können unter Umständen Resultat paralleler Evolution darstellen (als repräsentative Gattungen seien genannt: *Bathycongrus*, *Coloconger*, *Japonoconger*, *Paraxenomystax*, *Pseudoxenomystax*, *Uroconger* und *Bathyuroconger*). Von diesen erinnert *Japonoconger* in Umriss und Ausbildung der Area nicht unerheblich an *Alaconger* und eine verwandtschaftliche Beziehung beider Gattungen wäre durchaus denkbar. Von den durch apomorphe Otolithen-Merkmale besser charakterisierten Gruppen (*Gnathophis*-, *Rhynchoconger*- und

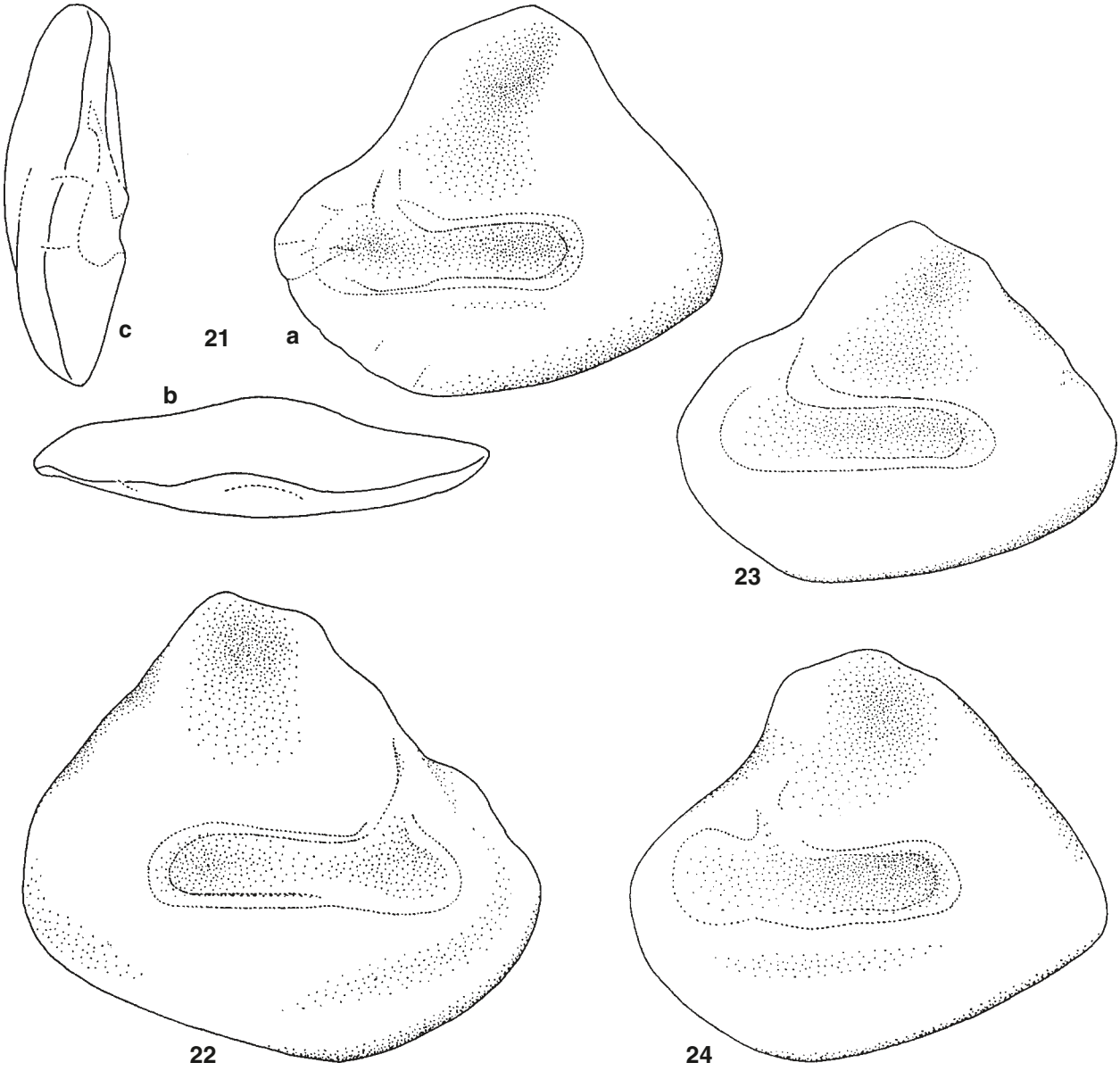


Abb. 21-24. ***Alaconger triquetrus*** **n. gen. n. sp. 21**, Holotypus (BSP 1984 X 1027); **22-24**, Paratypen (BSP 1984 X 1028-1030). – 20 ×.

Ariosoma-Gruppe) erinnert speziell die *Ariosoma*-Gruppe an *Alaconger*, was Umriss und Ausbildung der Ostialfurche anbelangt. Bei den am meisten apomorphen Otolithen dieser morphologisch definierten Gruppe *(Ariosoma* und *Paraconger)* ist allerdings die Innenseite stark konvex ohne tiefe Area oder tiefen Sulcus. Außerdem hat die Cauda einen abweichenden, sehr charakteristischen Verlauf. Sehr viel ähnlicher sind da die kleinwüchsigen Otolithen der rezenten Gattung *Taenioconger*, vielleicht ein plesiomorpher Vertreter der *Ariosoma* Gruppe.

Zusammengefasst: *Alaconger* ist ein typischer Congridae-Otolith und erinnert am ehesten an die rezenten Gattungen *Japonoconger* und *Taenioconger*.

Verbreitung: Zwei Arten – *A. triquetrus* n. sp. aus dem Maastricht von Bayern und *A. eocaenicus* (SULC 1932) aus dem Ober-Eozän des Aquitaine Beckens, Frankreich.

Alaconger triquetrus n. sp.
(Abb. 21a-c, 22-24)

Derivatio nominis: triquetrus (lat.) = dreieckig, nach dem Umriss? des Otolithen.

Holotypus: Abb. 21a-c; BSP 1984 X 1027.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 3 Exemplare (Abb. 22 – BSP 1984 X 1028; Abb. 23 – BSP 1984 X 1029; Abb. 24 – BSP 1984 X 1030), topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 21 Exemplare (BSP 1984 X 1031), Gerhartsreiter Graben FP 1.

Diagnose: Gedrungene Otolithen mit flachem Ventralrand und kräftiger mediodorsaler Auswölbung. Prädorsale

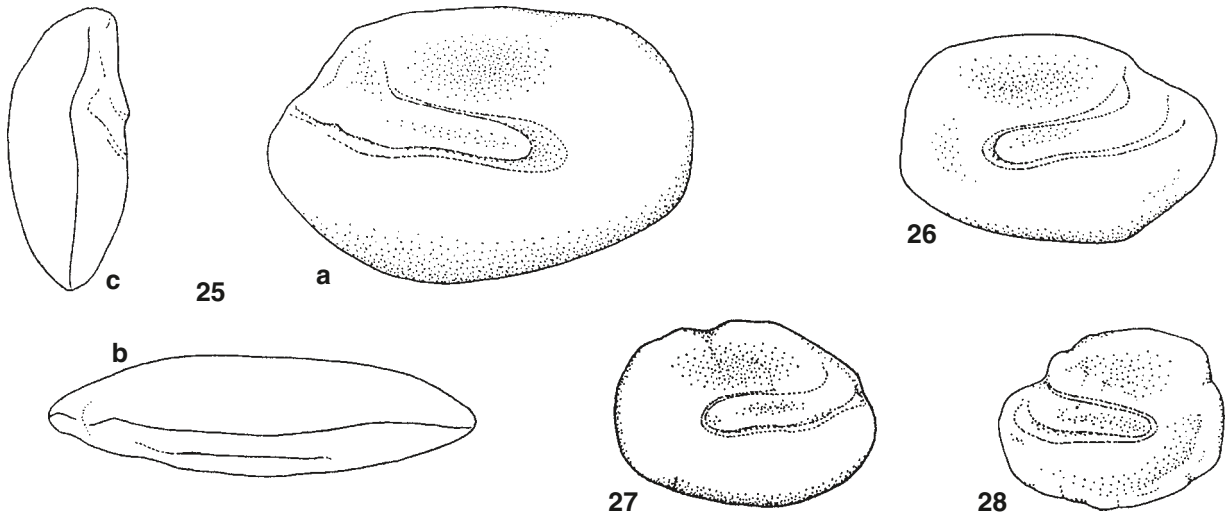


Abb. 25-28. genus aff. *Rhynchoconger piger* n. sp. **25**, Holotypus (BSP 1984 X 1032); **26-28**, Paratypen (BSP 1984 X 1033-1035). – 20 ×.

Partie leicht konkav. Area groß, tief. Sulcus caudal vertieft, gerade; ostial undeutlich, erweitert, mit angedeutetem Ostialkanal.

Beschreibung: Es handelt sich um mäßig großwüchsige Otolithen, deren Dorsalpartie charakteristisch ausgeprägt ist, und zwar in der Form eines gleichschenkligen Dreiecks. Das heißt, der Dorsalrand ist median massiv ausgewölbt; die postdorsale Partie ist fast gerade, die prädorsale dagegen im mittleren Verlauf konkav. Vorder- und Hinterende sind gerundet, wobei das Vorderende plumper wirkt. Der Ventralrand ist mäßig flach, gleichmäßig gebogen, mit seinem Schwerpunkt etwas nach vorne verschoben. Alle Ränder sind glatt.

Die Innenseite ist schwach konvex und im ganzen ziemlich glatt. Eine Ventrallinie fehlt, aber eine weite und tiefe Area befindet sich auf der mediodorsalen Auswölbung. Der Sulcus ist gerade, leicht inframedian gelegen, caudal etwas vertieft und deutlicher abgegrenzt als ostial. Das Ostium ist nach vorne geringfügig erweitert und zum nahen Vorderende ziemlich undeutlich abgegrenzt. Eine Ostialfurche ist angedeutet.

Alle Ränder sind leicht verdickt. Die glatte Außenseite ist ungefähr ebenso stark konvex wie die Innenseite und zeigt manchmal einen schwachen zentralen Umbo.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1028	3,65	3,30	1,11	
1030	3,38	2,85	1,18	
1027 (Holotypus)	3,15	2,75	1,14	0,83
1029	3,13	2,58	1,21	

Ontogenie und Variabilität: Da alle untersuchten Otolithen im gleichen Größenspektrum liegen, können keine ontogenetischen Veränderungen festgestellt werden. Allerdings ist von einer vermutlich nahe verwandten alttertiären Art, *A. eocaenicus*, bekannt, dass juvenile Otolithen einen mehr gerundeten Dorsalrand aufweisen.

Die Variabilität hält sich in engen Grenzen und beschränkt sich auf kleinere Unterschiede in der Ausbildung des Dorsalrandes und der undeutlich entwickelten Begrenzung des Ostiums.

Diskussion: Diese eigenartigen Otolithen ähneln sehr den von *A. eocaenicus* (SULC 1932) aus dem Eozän des Aquitaine Beckens in Frankreich, weshalb ich auch beide Arten zu einer fossilen Gattung zähle. *A. eocaenicus* unterscheidet sich von *A. triquetrus* durch den ostial weiter reduzierten Sulcus und die Tendenz, am Vorderrand unterhalb des Sulcus eine »Rostrum«-ähnliche Spitze auszubilden (für solche Exemplare führte SULC eine eigene Unterart ein, *A. eocaenicus rostrata*, die nach meiner Auffassung aber in die Variationsbreite von *A. eocaenicus* fällt).

Gattung *Rhynchoconger* JORDAN & HUBBS 1925

genus aff. *Rhynchoconger piger* n. sp.

(Abb. 25a-c, 26-28)

Derivatio nominis: piger (lat.) = träge, unbeweglich; sich beziehend auf die geringen morphologischen Veränderungen innerhalb dieser Gattung von der Oberkreide bis zur Gegenwart.

Holotypus: Abb. 25a-c; BSP 1984 X 1032.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 1 subadultes (Abb. 26 – BSP 1984 X 1033) und 2 juvenile Exemplare (Abb. 27 – BSP 1984 X 1034; Abb. 28 – BSP 1984 X 1035), topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 2 Exemplare (BSP 1984 X 1036), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Diagnose: Gestreckt ovale Otolithen mit massivem postdorsalen Eck. Ostium randnah endend, mit weitem, undeutlichen Ostialkanal. Area mäßig tief. Sulcus gerade, relativ schlank, in einem Winkel von 10-15° schräg zur Otolithenachse orientiert.

Beschreibung: Mäßig großwüchsige Otolithen mit typischen Congriden Merkmalen. Der Umriss ist länglich oval mit einem gerundeten Vorderende und einem nahezu senkrecht abgestutzten Hinterende. Der Ventralrand ist gleichmäßig gebogen, mit seinem Schwerpunkt deutlich vor

der Mitte des Otolithen. Der Dorsalrand zeigt auf der Höhe des Ostialkanals ein breit gerundetes prädorsales Eck und ein etwas abgerundet rechtwinkliges, kräftiges postdorsales Eck, das zum Hinterende des Otolithen verschoben ist. Der mittlere Teil des Dorsalrandes zwischen beiden Ecken verläuft horizontal. Alle Ränder sind glatt.

Die Innenseite ist schwach konvex und zeigt einen relativ schlanken, flachen Sulcus, der in einem Winkel von 10-15° schräg zur Längsachse des Otolithen orientiert ist. Die Cauda ist gerade, schlank und ziemlich kurz. Das etwas erweiterte Ostium reicht sehr dicht an den vorderen Dorsalrand und ist undeutlich abgegrenzt. Ein weiter Ostialkanal ist angedeutet, etwa in der Weite des Ostium. Eine Ventrallinie fehlt, aber eine mäßig große und tiefe Area über der Cauda ist vorhanden.

Die Ränder sind geringfügig verdickt. Die Außenseite ist glatt und etwas stärker konvex als die Innenseite.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1032 (Holotypus)	2,65	1,75	1,54	0,73
1033	2,00	1,30	1,52	
1034	1,75	1,20	1,42	
1035	1,40	1,15	1,25	

Ontogenie: Die vorliegenden Otolithen repräsentieren zwei unterschiedliche ontogenetische Stadien, wobei von den größeren angenommen werden kann, dass sie zumindest subadulte Exemplare sind und damit auch die artdiagnostischen Merkmale entwickelt haben. Das kleinste Exemplar ist deutlich gedrungener und zeigt eine unregelmäßige randliche Skulptur.

Diskussion: Hier handelt es sich um typische, plesiomorphe Otolithen der Familie Congridae aus der Verwandtschaft von *Rhynchoconger*, einer seit dem Eozän in Europa häufigen Gattung. Auffallend ist bei *R. piger* der sehr weite Ostialkanal, das einzige Merkmal, das etwas vom typischen Bild der Gattung *Rhynchoconger* abweicht. Ein ähnlicher Otolith, allerdings eindeutig unterschieden durch ein sehr betontes postdorsales Eck wurde von NOLF & DOCKERY (1990) als Congridae indet. aus dem Campan von Mississippi abgebildet.

Gattung indet.

genus *Congridarum* sp.

(Abb. 29a,b)

Material: 1 relativ großes Bruchstück (BSP 1984 X 1037), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Beschreibung: Der vorliegende Otolith ist zwar ausgezeichnet erhalten, doch leider fehlt der vordere Teil, so dass eine Bestimmung nicht möglich ist. Der erhaltene Teil zeigt einen länglichen, ovalen Otolithen mit gleichmäßig gerundetem Ventral-, Dorsal- und Hinterrand. Der Dorsalrand ist glatt, nach vorne hin schwach gewellt. Der Ventralrand hingegen ist fein, aber nicht tief gefurcht.

Die Innenseite ist in beiden Richtungen moderat konvex. Die Cauda ist schlank, leicht gekrümmt, vertieft, liegt scheinbar etwas schräg auf der Innenseite und endet mäßig weit vom Hinterrand entfernt. Vom Ostium ist nur der distalventrale Teil erhalten, der zumindest zeigt, dass das Ostium ventral kaum ausgebogen ist. Das Ventralfeld ist glatt bis auf ein paar unregelmäßige, fein ziselierte, randnahe Furchen und konzentrische Wachstumslinien. Das Dorsalfeld zeigt mehrere unregelmäßige Depressionen, aber keine klar umgrenzte Area.

Die Außenseite ist flach bis leicht konvex und glatt bis auf einen schmalen Saum am Ventralrand, der fein skulptiert ist. Der Ventralrand ist dünn, der Dorsalrand verdickt.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	D
1037	3,85 (Bruchstück)	2,4	0,75

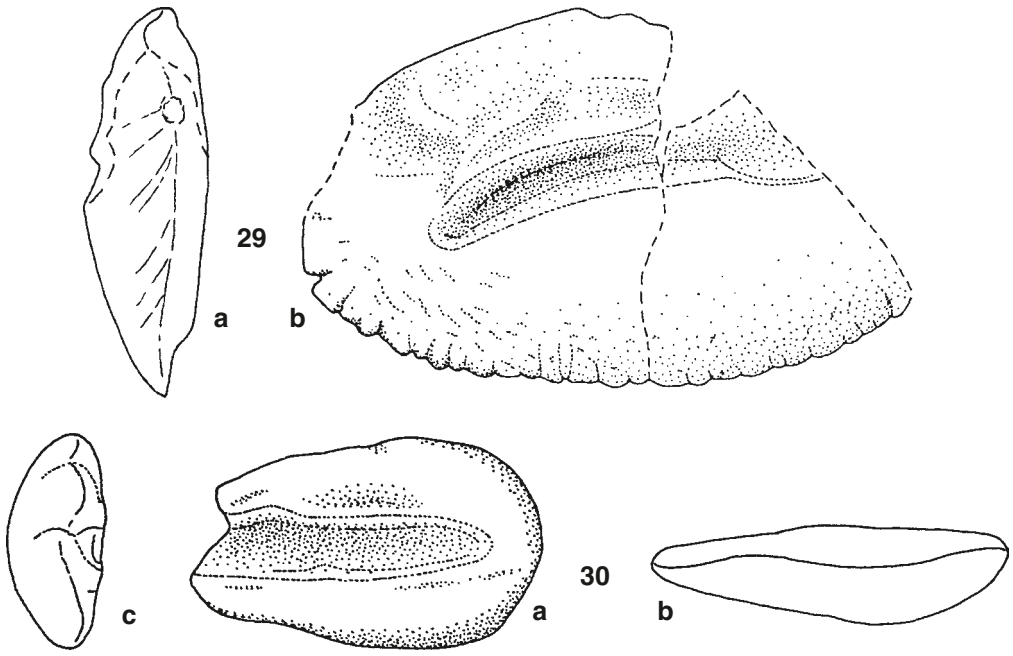


Abb. 29. genus *Congridarum* sp. (BSP 1984 X 1037). – 20 ×.

Abb. 30. genus *Anguilloideorum* sp. (BSP 1984 X 1038). – 50 ×.

Diskussion: Bei diesem Fragment handelt es sich um ein fragmentarisches Exemplar einer noch unbeschriebenen Congridae-Art. Auch wenn das Ostium nicht erhalten ist, sind doch Ausbildung der Cauda und der Habitus des verbliebenen Otolithen charakteristisch genug, um eine familiäre Zuordnung zu ermöglichen. Ähnliche Otolithen aus dem Maastricht der U.S.A. wurden von NOLF & STRINGER (1996) unter Vorbehalt zu der aus dem europäischen Eozän bekannten Art genus *Congridarum diagonalis* (STINTON & NOLF 1970) gestellt. Sehr wahrscheinlich repräsentiert auch das hier beschriebene Fragment eine Art aus dieser Verwandtschaft.

Unterordnung Anguilloidei

Familie indet.

Gattung indet.

genus *Anguilloideorum* sp.

(Abb. 30a-c)

Material: 1 kleines, vermutlich juveniles Exemplar; BSP 1984 X 1038, Gerhartsreiter Graben FP 1.

Beschreibung: Der einzige vorliegende Otolith ist sehr klein und zeigt einen länglich ovalen Umriss. Der Schwerpunkt des Otolithen ist weit nach hinten verschoben, bis dicht an das breit gerundete Hinterende heran. Dorsal- und Ventralrand sind nur wenig gekrümmt, fast gerade und nähern sich einander etwas zum verjüngten Vorderende des Otolithen. Die Excisura ist scharf, aber nicht sehr tief. Rostrum und Antirostrum sind stumpf, massig, wobei das Rostrum nur unwesentlich länger ist als das Antirostrum. Alle Ränder sind glatt.

Die Innenseite ist in der Längsrichtung nahezu plan und auch in der Querrichtung nur wenig konvex und zeigt einen deutlich vertieften, median gelegenen, geraden, deutlich ostial mündenden Sulcus. Ostium und Cauda sind nur sehr undeutlich voneinander unterschieden, kenntlich in erster Linie an einer leichten Einbiegung des dorsalen Sulcusrandes und eine angedeutete Trennung der Colliculi, an deren ventralen Rand kenntlich. Die mittlere Partie des dorsalen Randes des Ostium ist etwas ausgebogen, ein Merkmal das bei vielen rezenten Anguilloidei-Otolithen zu beobachten ist. Die ostiale Partie des Sulcus ist stärker vertieft als die caudale und insgesamt ist der Sulcus scharf begrenzt.

Die Otolithenränder sind mäßig scharf; die Außenseite ist glatt und deutlich konvex mit einem nach hinten verlagerten Schwerpunkt.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1038	1,0	0,6	1,72	0,3

Diskussion: Der sehr kleine vorliegende Otolith erinnert an typische rezente Otolithen von Anguilloidei-Familien wie etwa den Moringuidae oder Muraenidae, von denen auch ähnlich kleinwüchsige Arten bekannt sind, ohne dass dieser Oberkreide-Otolith allerdings einer bestimmten Familie zuzuordnen wäre. Da nur ein einzelnes, noch dazu vermutlich juveniles Exemplar vorliegt, erscheint es sinnvoll, keine neue Art zu beschreiben, bis nicht mehr Material bekannt geworden ist.

3.2.4 Ordnung Siluriformes

Familie Ariidae

Bei den Ostariophysi (Cypriniformes und Siluriformes) ist der Lapillus der größte Otolith, während dies bei allen anderen Teleosteern die Sagitta ist. So sind fossil bisher von den Ostariophysi auch nur Lapilli bekannt geworden. Leider ist zur Zeit die Kenntnis von rezenten Ostariophysi-Lapilli sehr begrenzt. Aus diesem Grunde und bedingt durch die Tatsache, dass Lapilli in aller Regel morphologisch weniger differenziert sind als Sagittae, ist nach meiner Auffassung noch nicht ausreichend bewiesen, inwieweit sie in dieser sehr artenreichen Überordnung (Ostariophysi) wirklich von taxonomisch/systematischem Wert sind, im besonderen, ob sie genügend artdiagnostische Merkmale aufweisen.

Cypriniformes und Siluriformes sind fast ausnahmslos reine Süßwasserfische, die selbst geringe Anstiege im Salzgehalt nicht vertragen. Die wesentliche Ausnahme bilden die beiden marinen Familien Ariidae und Plotosidae der Siluriformes, vermutlich eine sekundäre Abwanderung in das Salzwasser. Von diesem Gesichtspunkt ist interessant, dass die Ariidae, als wahrscheinlich sekundär an das marine Environment angepasste Familie der Welse, bereits aus marinen Oberkreide-Schichten nachgewiesen werden können. Bestätigt werden diese Nachweise auch durch Skelettfunde an der Maastricht/Paleozän-Grenze von Bolivien (MUIZON et al. 1983).

Gattung *Arius* VALENCIENNES 1840

Arius danicus KOKEN 1891

(Abb. 31a-b, 32a-b)

syn. 1891 *Arius danicus* KOKEN – Abb. 1
syn. 1926 *Arius glaber* VOIGT – Taf. 2, Abb. 23, 24
syn. 1985 *Arius danicus* KOKEN 1891 – NOLF: Fig. 40d
syn. 2003 *Arius danicus* KOKEN 1891 – SCHWARZHANS: Fig. 11J-K
syn. 2004 *Arius danicus* KOKEN 1891 – SCHWARZHANS: Fig. 3A-F

Material: 5 Exemplare (Abb. 31 – BSP 1984 X 1039; Abb. 32 – BSP 1984 X 1040; BSP 1984 X 1041), Gerhartsreiter Graben, FP 1, Maastricht.

Kurzbeschreibung: Ovale Otolithen mit ziemlich gleichmäßigem Umriss und einem am Vorderrand befindlichen angedeuteten Vorsprung. Innenseite plan, randlich mit radialen Furchen und gelegentlich auch konzentrischen Anwachssäumen, speziell bei etwas erodierten Exemplaren. Außenseite glatt, deutlich konvex.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D	H:D
1039	3,7	3,0	1,24	1,0	3,0
1040	1,6	1,15	1,40	0,4	2,8

Diskussion: Die vorliegenden Otolithen sind recht klein und stammen wahrscheinlich von juvenilen bis subadulten Fischen. Das gleiche trifft zu für VOIGT's (1926) Otolithen aus Senongeschieben von Anhalt, beschrieben als *Arius glaber* VOIGT 1926, die sicherlich zur gleichen Art gehören, wie die Exemplare aus dem bayrischen Maastricht. Der Größenunterschied scheint mir das einzige nennens-

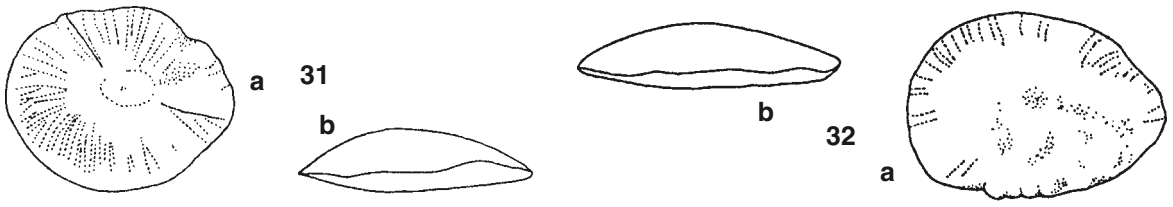


Abb. 31, 32. *Arius danicus* KOKEN 1891 (BSP 1984 X 1039-1040). – 31, 8 ×; 32, 20 ×.

werte Merkmal zu sein, das die Oberkreide-Otolithen von *A. danicus* aus dem Dan (Unterpaleozän) unterscheiden könnte. Meiner Meinung nach handelt es sich hier nur um unterschiedlich große Exemplare ein und derselben Art. Sehr ähnliche Otolithen wurden auch von HUDDLESTON & SAVOIE (1983) und NOLF & STRINGER (1996) aus dem Maastricht der U.S.A. beschrieben. Möglicherweise handelt es sich hier auch um *Arius danicus*.

A. danicus bildet zusammen mit *A. vangionis* KOKEN 1891 aus dem Oligozän des Nordseebeckens eine morphologisch gut definierte Gruppe innerhalb der Ariidae, die möglicherweise eine fossile Gattung repräsentieren.

3.2.5 Ordnung Salmoniformes

Unterordnung Argentinoidei

Familie Argentinidae

Die Familie Argentinidae ist bisher anhand von Otolithen seit dem Paleozän nachgewiesen (SCHWARZHANS 2003, 2004) und durch Skelettfunde seit dem Wealden (TAVERNE 1982).

Gattung *Argentina* LINNAEUS 1758

Argentina voigti n. sp.

(Abb. 33a-b, 34, 35, 36a-b, 37a-b, 38)

?syn. 1983 Argentinidae indet. – HUDDELSTON & SAVOIE, figs. 3B, E, G

?syn. 1996 ?Argentinidae indet. – NOLF & STRINGER, plate 2, fig. 6

Derivatio nominis: In Gedenken an Herrn Ehrhard Voigt, Hamburg, der 1926 zahlreiche Oberkreide-Otolithen aus norddeutschen Geschieben beschrieben hat.

Holotypus: Abb. 36a-b; BSP 1984 X 1042.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 5 Exemplare (Abb. 33 – BSP 1984 X 1043; Abb. 34 – BSP 1984 X 1044; Abb. 35 – BSP 1984 X 1045; Abb. 37 – BSP 1984 X 1046; Abb. 38 – BSP 1984 X 1047), topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 31 mehr oder minder stark fragmentarisierte Exemplare (BSP 1984 X 1048-1049), Gerhartsreiter Graben, FP 1 und 1 Exemplar (BSP 1984 X 1050), Gerhartsreiter Graben FP 3.

Diagnose: Otolithen mäßig gestreckt. Hinterende plump, bedingt durch ein kräftiges postdorsales Eck. Ventralrand flach gebogen. Rostrum kurz.

Beschreibung: Es handelt sich um mäßig gestreckte, typische *Argentina*-Otolithen ohne ein spezielles, einprägsames diagnostisches Merkmal. Der Ventralrand ist ziemlich flach gebogen und meist vollständig glatt. Das fast senkrecht abgestutzte Hinterende wirkt durch ein sehr massives postdorsales Eck sehr plump. Von diesem postdorsalen Eck fällt der glatte, fast gerade Dorsalrand nach vorne etwas zu einem sehr schwach entwickelten Antirostrum ab. Bedingt durch die Fragilität dieser Otolithen ist nur an einem Exemplar das relativ kurze Rostrum vollständig erhalten.

Die fast plane Innenseite ist glatt bis auf eine undeutliche schmale Area und den dünnen, geraden, langen und mäßig vertieften, leicht supramedian gelegenen Sulcus. Auch der Sulcus ist typisch für *Argentina*-Otolithen. Die Cauda ist lang, dünn und ganz gerade und reicht bis dicht an das Hinterende des Otolithen. Das Ostium ist etwas kürzer und nur sehr unwesentlich erweitert.

Auch die Außenseite ist glatt und fast plan. Der Otolith ist insgesamt sehr dünn und fragil und alle Ränder sind scharf.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H
1043	um 3,8 (3,15 ohne Rostrum)	2,6	um 1,5
1042 (Holotypus)	1,95	1,25	1,55
1044	≈1,85	1,2	≈1,53
1046	um 1,7 (1,6 ohne Rostrum)	1,0	um 1,65
1047	um 1,55 (1,45 ohne Rostrum)	1,0	um 1,55

Ontogenie und Variabilität: Mit einer Ausnahme, dem, nach dem Zeichnen leider zerbrochenen Exemplar von Abb. 33, liegen nur sehr kleine, vermutlich subadulte Otolithen vor, die sich von dem großen Exemplar vor allem durch die etwas gestrecktere Gestalt und die weniger weit an den Hinterrand heranreichende Cauda unterscheiden.

Diskussion: Möglicherweise ebenfalls zu *A. voigti* zu rechnen sind die aus dem Maastricht der U.S.A. beschriebenen Argentinidae indet. Otolithen von HUDDLESTON & SAVOIE (1983) sowie NOLF & STRINGER (1996).

Eng verwandt ist die im Paleozän und Unter-Eozän von Europa und Nord-Amerika (Ellesmere Island) häufige Art *A. erratica* (ROEDEL 1930) (*A. pennata* STINTON 1966 in SCHWARZHANS, 1986 ist ein Synonym – siehe SCHWARZHANS, 2003 und 2004). Die Otolithen dieser Art unterscheiden sich von *A. voigti* durch ein ventral stärker abgesetztes Ostium und einen stärker skulptierten Dorsalrand mit einem deutlich schärferen postdorsalen Eck, und repräsentieren damit eine fortgeschrittenere Morphologie als die oberkretazischen Otolithen.

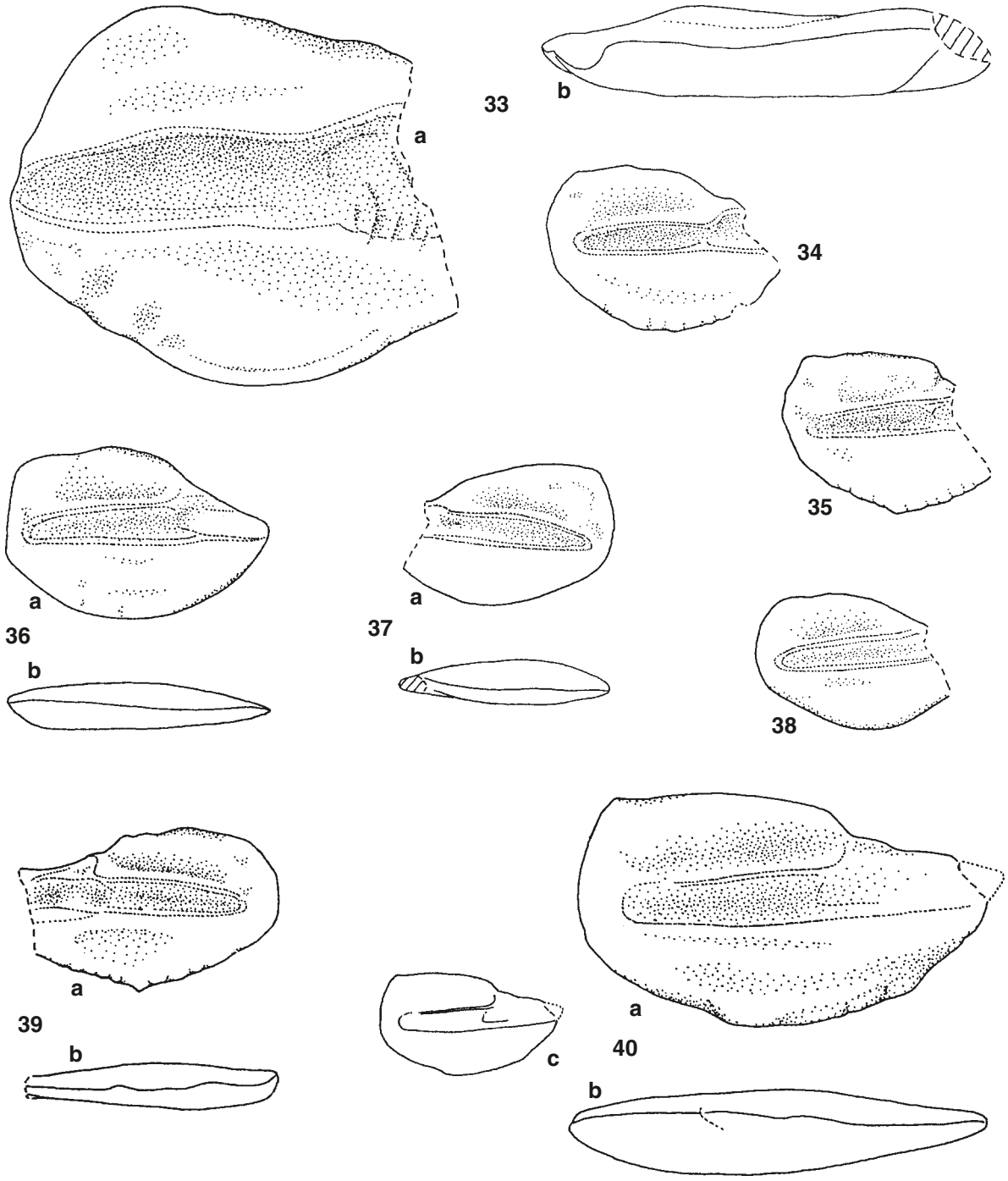


Abb. 33-38. ***Argentina voigti*** **n. sp. 36,** Holotypus (BSP 1984 X 1042); **33-35,** Paratypen (BSP 1984 X 1043-1045); **37-38,** Paratypen (BSP 1984 X 1046-1047). Abb. 33 nach der Anfertigung der Zeichnung zerbrochen. – 20 ×.

Abb. 39, 40. ***Protobathylagus effusus*** **n. gen. n. sp. 40,** Holotypus (BSP 1984 X 1051); **39,** Paratypus (BSP 1984 X 1052). – 39a,b, 40a,b – 20 ×; 40c – 50 ×.

Insgesamt fallen die Otolithen von *A. voigti* durch ihre sehr einfache, fast generalisierte Morphologie auf und erinnern darin an *Pseudargentina parvula* (KOKEN 1891), einen sehr plesiomorphen Vertreter der Gonostomiatidae aus dem Oligozän und Miozän Norddeutschlands. Gemeinsam mit dieser Art hat *A. voigti*, dass fast ausschließlich nur sehr kleine (im Falle von *A. voigti* wohl juvenile bis subadulte Exemplare) bekannt sind. Wesentlicher Unterschied ist bei *Pseudargentina parvula* die ventral hinter dem Collum erweiterte Cauda, die bei der Begründung zur Erstellung dieser fossilen auf Otolithen basierenden Gattung von SCHWARZHANS (1994) und ihrer Stellung zu den Gonostomiatidae den Ausschlag gegeben hat. Eine direkte Verwandtschaft beider Arten wird demzufolge nicht angenommen, zumal im Oligozän Norddeutschlands parallel echte *Argentina*-Otolithen vorkommen.

Der älteste mögliche Argentiniden-Otolithen-Nachweis stammt aus dem Aptian von Spanien – genus *Argentinidarum bergantinus* NOLF 2004. Aus dem Campan und Maastricht der U.S.A. haben NOLF & DOCKERY (1990)

sehr ähnliche Otolithen als Salmoniformes indet. und später (NOLF & STRINGER, 1996) als Gempylidae indet. beschrieben. Diese Otolithen unterscheiden sich in den Proportionen und den stark ornamentierten Rändern von *A. voigti*. Auch ist die Cauda, nach den Zeichnungen zu urteilen, tiefer und mit einer internen Furche, so dass eine direkte Verwandtschaft wohl ausgeschlossen werden muss. Umriss und Sulcus-Organisation sprechen aber insgesamt für einen Argentiniden, wahrscheinlich eine fossile Gattung. NOLF & STRINGER's Verweis der Otolithen zu den Gempylidae wird durch keinerlei Merkmals-Analyse von ihnen unterstützt. Auch die von ihnen beigefügten, wenn auch schematischen Zeichnungen rezenter Gempyliden-Otolithen von den Arten *Ruvettus pretiosus* COCCO 1829 und *Lepidocybium flavobrunneum* (SMITH 1849), von denen mir ebenfalls Vergleichsmaterial vorliegt, belegen eher, dass die oberkretazischen Otolithen keine Gempyliden repräsentieren. Fossile Gempyliden-Otolithen sind selten, aber immerhin seit dem Paleozän bekannt (SCHWARZHANS 2003). Trotzdem wäre ein Nachweis in der Ober-Kreide, wie von NOLF & STRINGER postuliert, sehr spektakulär. Unter anderem würde er beweisen, dass auch höhere Perciformes-Unterordnungen, nämlich die Scombroidei, bereits in der Ober-Kreide vorhanden wären, wo doch Perciforme Skelettbefunde aus der Ober-Kreide bisher ganz fehlen. Ich erachte Identifizierungen, wie diejenige von NOLF & STRINGER eines Scombroidei aus der Ober-Kreide durch (nicht komplette) Otolithen und entgegen aller anderen Befunde als fragwürdig und empfehle daher, diesen Nachweis ohne weitere, bessere Belege nicht zu verwenden.

Familie Bathylagidae

Die Bathylagidae bilden zusammen mit den Microstomatidae, Argentinidae und Opisthoproctidae die Unterordnung Argentinoidei der Salmoniformes. Die Otolithen der einzelnen Familien sind wie folgt charakterisiert:

Argentinidae: Mäßig gestreckte Otolithen mit kräftigem, aber nicht sehr langen Rostrum, abgestutztem Hinterende und deutlichen medioventralen sowie prä- und postdorsalen Ecken (zwei rezente Gattungen: *Argentina* LINNAEUS 1758 und *Glossanodon* GUICHENOT 1867).

Bathylagidae: Gestreckte, fragile Otolithen, bei denen das Rostrum spitz und lang ausgezogen ist, zu fast der gleichen Länge wie der Rest des Otolithen; das medioventrale sowie die post- und prädorsalen Ecken sind meist stärker abgerundet (acht rezente Gattung, die bekannteste: *Bathylagus* GÜNTHER 1878).

Microstomatidae: Extrem gestreckte Otolithen, mit sehr langem, aber nicht wie bei den Bathylagiden dünn ausgezogenen Rostrum, flach gebogenem Ventralrand ohne medioventrales Eck und etwas reduzierter Dorsalpartie (drei rezente Gattungen: *Microstoma* CUVIER 1817, *Nansenia* JORDAN & EVERMANN 1896 und *Xenophthalmichthys* REGAN 1925).

Opisthoproctidae: Sehr gedrungene, zum Teil verdickte Otolithen mit variablem Umriss und häufig reduziertem Rostrum (sechs rezente Gattungen).

Allen Argentinoidei-Otolithen ist ein typisch archaesulcoider Sulcus gemein. Innerhalb dieser Unterordnung wird die plesiomorphe Otolithen-Morphologie zweifellos von den benthopelagisch am oberen Schelfabhang lebenden Argentinidae gestellt. Die vermutlich nicht direkt miteinander verwandten mesopelagischen Microstomatidae und meso- bis bathypelagischen Bathylagidae stellen ebenso spezialisierte Entwicklungen aus diesem Grundtypus dar, wie die ebenfalls mesopelagischen Opisthoproctidae. – Auch die Alepocephaloidei und Stomiiformes sind von einer ähnlichen »argentinoid/osmeroiden« Otolithen-Morphologie abgeleitet.

Gattung *Protobathylagus* n. gen.

Typus-Art: *Protobathylagus effusus* n. sp.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus proto (gr. = früh) und *Bathylagus*.

Diagnose: Eine Gattung der Familie Bathylagidae mit den folgenden Merkmalen: Es handelt sich um sehr dünne, fragile und gestreckte Otolithen mit einem langen und breiten Rostrum. Dorsal- und Hinterrand sind gerundet; der mäßig tief ausgebogene Ventralrand zeigt ein etwas nach hinten verschobenes medioventrales Eck. Der leicht supramedian auf der flachen Innenseite gelegene Sulcus ist typisch archaesulcoid und zeigt ein am Collum etwas dorsal erweitertes Ostium.

Vergleich: Von rezenten *Bathylagus*-Otolithen unterscheidet sich dieser oberkretazische Otolith im wesentlichen durch das in der Höhe nicht so stark reduzierte und damit nicht so spitz ausgezogene Rostrum. Allerdings könnte man ohne das lange Rostrum diese Otolithen zweifellos für Argentinidae halten. Somit stellt *Protobathylagus* ein fast perfektes »missing link« zwischen den plesiomorphen Argentinidae und den apomorphen Bathylagidae dar. Von einem im Grundbauplan ähnlichen Otolithen-Typus sind möglicherweise auch die Microstomatidae abzuleiten. Ich vermute daher, dass die Geschichte der Bathylagidae und Microstomatidae nicht viel länger als in das Maastricht zurückreicht.

Protobathylagus effusus stellt gleichzeitig den ersten fossilen Otolithen-Nachweis der Familie Bathylagidae dar. Es ist auch denkbar, dass Bathylagidae-Otolithen wegen ihrem dünnen, langen Rostrum kaum einmal komplett gefunden werden, und ihre »übriggebliebenen« Otolithen-Hinterenden dann nicht als Bathylagiden erkannt werden.

Verbreitung: Monospezifische Gattung, nur aus dem Maastricht von Bayern bekannt.

Protobathylagus effusus n. sp.

(Abb. 39a-b, 40a-c)

Derivatio nominis: effusus (lat.) = weit ausgedehnt; bezieht sich auf das Rostrum.

Holotypus: Abb. 40a-c; BSP 1984 X 1051.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 1 Exemplar (Abb. 39 – BSP 1984 X 1052), stratitypisch, Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose.

Beschreibung: Bei den sehr dünnen und fragilen Otolithen fehlt die vordersten Spitze des Rostrums; ansonsten sind beide Exemplare sehr gut erhalten. Es handelt sich um einen sehr gestreckten Otolithen mit einem langen und kräftigen Rostrum, das in etwa die Hälfte der Otolithen-Länge ausmacht. Dorsal- und Hinterrand sind ziemlich gleichmäßig gebogen, ohne merkliches postdorsales Eck. Der Ventralrand ist mäßig tief ausgebogen, mit einem deutlichen, etwas nach hinten verschobenen medioventralen Eck, und ist schwach gewellt. Der vordere Teil des Ventralrandes ist gerade, zur Rostrum-Spitze aufgerichtet.

Auf der planen Innenseite befindet sich ein typisch archaesulcoider, supramedian gelegener Sulcus, dessen Ostium nur undeutlich von der etwas schmaleren und vertieften Cauda abgesetzt ist. Am Collum ist das Ostium dorsal erweitert. Über der Cauda liegt eine schmale dorsale Depression und unter dem vorderen Teil der Cauda eine weite, ventral undeutlich begrenzte ventrale Depression.

Die Ränder dieses dünnen und fragilen Otolithen sind scharf. Die Außenseite ist sehr schwach und unregelmäßig skulpturiert, zeigt aber anterioventral einige lange, feine, radiale Furchen.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1052	1,95 (Bruchstück)	1,15	≈2,0	
1051 (Holotypus)	1,45	0,75	1,86	0,3

Ontogenie: Der nahezu vollständig erhaltene Holotyp ist deutlich kleiner als der Paratyp, dessen Rostrum-Spitze leider fehlt. Eine Rekonstruktion derselben lässt erahnen, dass das größere Exemplar insgesamt gestreckter gewesen sein muss, was vermutlich auf ontogenetische Veränderungen zurückzuführen ist.

Diskussion: Nur wenn das Rostrum wenigstens zur Hälfte erhalten ist, kann man diese Otolithen, wie bei den beiden vorliegenden Exemplaren, sicher von *Argentina voigti* n. sp. unterscheiden. Es ist durchaus möglich, dass sich unter den zahlreichen Bruchstücken ohne Rostrum, die »konservativ« *Argentina voigti* zugerechnet worden sind, das ein oder andere Bruchstück von *Protobathylagus effusus* befinden könnte. Aber schon, wenn das Rostrum etwa zur Hälfte erhalten ist, sollte die Ansprache relativ sicher sein, da der Anstieg des Ventralrandes zum Rostrum recht gute Schlussfolgerungen über seine ehemalige Länge zulässt. Ein weiteres, vielleicht nicht ganz so verlässliches Merkmal ist die Tatsache, dass bei *Protobathylagus effusus* der Dorsalrand und vor allem seine postdorsale Partie mehr gerundet ist als bei *Argentina voigti*.

3.2.6 Ordnung Stomiiformes

Unterordnung Gonostomatoidei

Die Familien Gonostomatidae und Sternoptychidae stellen nach heutiger systematischer Auffassung die Unterordnung Gonostomatoidei (in NELSON 1984). Beide Familien sowie die Familie Photichthyidae, die meiner Meinung nach aufgrund der Otolithen-Analyse wieder zur gleichen Unterordnung gestellt werden sollte, sind rezent typische meso- bis bathypelagische, zum Teil auch benthopelagische Fische in Meerestiefen von 200 bis 3000 m, wo sie neben den Myctophidae zu den häufigsten Fischen zählen. Fossil überwiegen allerdings Myctophidae-Otolithen.

Die Gonostomatoidei haben generell sehr plesiomorphe Otolithen mit ähnlicher Charakteristik wie die der Argentinoidei/Osmeroidei und Alepocephaloidei (alle Salmoniformes) aus deren Verwandtschaft sie sich wahrscheinlich auch ableiten. Daneben beobachtet man bei den Gonostomatoidei häufig einen Trend zur Reduzierung des Rostrums, das im Endstadium zu zwei auffälligen Spezialisierungen geführt hat. Das sind zum einen die extrem hohen und kurzen Otolithen der Gattungen *Argyripnus* und *Argyropelecus* (Sternoptychidae) mit ihrem extrem reduzierten Rostrum, zum anderen sind es die hohen, im Umriss halbkreisförmigen Otolithen von *Polyipnus* (Sternoptychidae) und *Ichthyococcus* (Photichthyidae), bei denen der extrem verdickte Hinterrand die gebogene Seite ist, während der dünne Vorderrand mit dem stilartig senkrecht herausstechenden seltsamen Rostrum die gerade Seite darstellt. Mir erscheint es sehr unwahrscheinlich, dass eine innerhalb der Teleosteer derart einmalige und im Detail übereinstimmende Spezialisierung nicht als Synapomorphie zu verstehen ist. Dennoch werden zurzeit beide Gattungen zu unterschiedlichen Familien und gar unterschiedlichen Unterordnungen gerechnet. Für mich ist dies einer der Gründe, die Photichthyidae wieder zu den Gonostomatoidei zu rechnen, wobei mir allerdings auch die Trennung in die drei Familien Gonostomatidae, Sternoptychidae und Photichthyidae revisionsbedürftig erscheint.

Die bislang ältesten Gonostomatoidei-Otolithen wurden aus dem Unteroligozän von Tschechien beschrieben (siehe NOLF 1985). Es liegen aber auch mehrere unbeschriebene auf Otolithen basierende Arten aus dem Paleozän Bayerns vor. Skelett-Funde sind seit dem Cenoman bekannt (ARAMBOURG 1954).

Familie Sternoptychidae

Gattung *Auriculithus* n. gen.

Typus-Art: *Auriculithus pattersoni* n. sp.

Derivatio nominis: auricula (lat.) = Ohrläppchen und lithus von Otolithus; nach der charakteristischen Auswölbung am oberen Hinterrand des Otolithen.

Diagnose: Eine Gattung der Familie Sternoptychidae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind mäßig gestreckt, »argentinoid« im Umriss, mit einem massigen, spitz zulaufenden Rostrum und einer völlig planen Innenseite. Der Ventralrand ist relativ flach gebogen ohne auffälliges medioventrales Eck. Die dorsale Partie wirkt sehr klein gegen die massige ventrale Partie. Am oberen Ende des Hinterrandes befindet sich eine kleine, »öhrchenartige« Auswölbung,

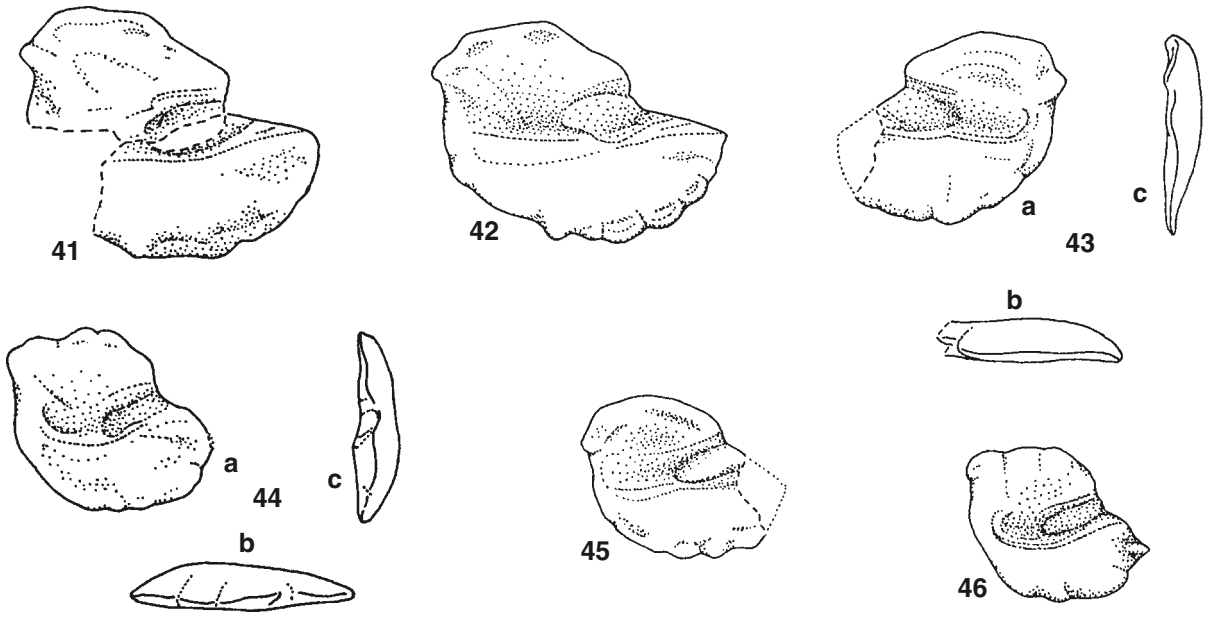


Abb. 41-46. *Auriculithus pattersoni* n. gen. n. sp. **42**, Holotypus (BSP 1984 X 1053; **41**, Paratypus (BSP X 1054); **43-46**, Paratypen (BSP 1984 X 1055-1058). – 20 ×.

von der auf der Innenseite eine Furche zum Sulcus reicht. Der Sulcus liegt supramedian und während das Ostium gut begrenzt ist, ist die Cauda nach oben offen.

Vergleich: Die Otolithen von *Auriculithus* weisen eine seltsame Kombination von plesiomorphen und apomorphen Merkmalen auf. Mit dem Umriss und dem kräftigen Rostrum erinnern sie an *Maurolicus*, von der Otolithen-Morphologie her die wohl am meisten plesiomorphe Gattung der Sternoptychidae; jedoch ist bei jenen immer ein medioventrales Eck vorhanden und das Rostrum insgesamt schlanker. Die dorsal undeutlich begrenzte Cauda mit der nach hinten/dorsal reichenden Furche erinnert an *Argyripnus*, doch sind diese Otolithen sehr viel gedrungener und ihr Rostrum ist bereits stark reduziert. Eine ähnlich unscharf nach dorsal begrenzte Cauda findet sich auch als ein weit verbreitetes Merkmal bei den Alepocephaloidei. Unter Umständen bestehen also auch zu dieser Gruppe, zum Beispiel der Familie Searsidae, verwandtschaftliche Beziehungen.

Verbreitung: Monospezifische Gattung, nur aus dem Maastricht von Bayern bekannt.

Auriculithus pattersoni n. sp.

(Abb. 41, 42, 43a-c, 44a-c, 45, 46)

Derivatio nominis: In Gedenken an Herrn Colin Patterson, London, dem ich wichtige Information über oberkretazische Skelettbefunde von Teleosteern verdanke.

Holotypus: Abb. 42; BSP 1984 X 1053.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 3.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, oberes Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 7 Exemplare, stratitypisch, davon 3 Gerhartsreiter Graben, FP 3 (Abb. 41 – BSP 1984 X 1054; Abb. 43a-c – BSP 1984 X 1055; Abb. 44a-c – BSP 1984 X 1056) und 4 Gerhartsreiter Graben, FP 1 (Abb. 45 – BSP 1984 X 1057; Abb. 46 – BSP 1984 X 1058; 3 nicht abgebildete Exemplare – BSP 1984 X 1059).

Weiteres Material: 12 Bruchstücke, davon 8 Gerhartsreiter Graben FP 3 – BSP 1984 X 1061 und 4 Bruchstücke Gerhartsreiter Graben FP 1 – BSP 1984 X 1060.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose.

Beschreibung: Die Otolithen sind mäßig lang gestreckt mit einem kräftigen, sehr massigen und zugespitzten Rostrum. Der Ventralrand ist ziemlich gleichmäßig gebogen und im vorderen, stärker ausgewölbten Bereich leicht gewellt. Während der Schwerpunkt des Ventralrandes vor der Mitte des Otolithen liegt, ist der Schwerpunkt des stark verkürzten Dorsalrandes nach hinten verlagert. Ersterer ist glatt und zeigt meist gerundete medio- und postventrale Ecken. Der vordere Teil des Dorsalrandes steigt vom Rostrum bis zum mediodorsalen Eck fast gleichbleibend an, wobei Excisura und Antirostrum nur sehr schwach entwickelt sind. Das Dorsalfeld erscheint maximal halb so groß wie das Ventralfeld. Der verkürzte Hinterrand verlängt senkrecht und zeigt an seinem oberen Ende gleich unterhalb des postdorsalen Ecks eine kleine, »öhrchenartige« Auswölbung.

Die Innenseite ist völlig plan und zeigt einen deutlich supramedian gelegenen Sulcus. Ostium und Cauda sind etwa gleichlang und das Ostium scheint nur wenig gegenüber der Cauda erweitert zu sein. Während das ostiale Colliculum gut begrenzt ist, sind Cauda und caudales Colliculum nur ventral eindeutig begrenzt, aber verschwimmen dorsal in einer weiten flachen Area. Etwa in der Mitte der Cauda führt meist eine feine Furche zu dem »Öhrchen« am oberen Hinterrand. Eine Ventrallinie fehlt und ebenso eine ausgeprägte randliche Skulptur.

Die Otolithen sind sehr dünn und extrem zerbrechlich und haben allseits scharfe Ränder. Die Außenseite ist schwach konvex mit einem inframedianen Schwerpunkt. Am Dorsalrand sind gelegentlich ein paar feine radiale Furchen zu erkennen.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1054	1,85	1,55	1,19	
1053 (Holotypus)		1,80	1,4	1,31
1055	≈1,45	1,2	≈1,22	0,25
1056	1,35	1,1	1,19	0,3
1057	≈1,30	1,1	≈1,16	
1058	1,20	1,0	1,20	

Ontogenie: Bei sehr kleinen Otolithen dieser Art sind postdorsales Eck und das »Öhrchen« am Hinterrand noch zu einem verschmolzen. Ebenso ist der Dorsalrand leicht gewellt, das Rostrum insgesamt etwas kürzer und plumper und interessanterweise auch die dorsale Begrenzung der Cauda häufig etwas besser zu erahnen.

Bemerkung: Die Otolithen von *Auriculithus pattersoni* sind sehr dünn und sehr zerbrechlich, so dass von dieser Art vorwiegend Bruchstücke vorliegen. Auch der Holotypus liegt als in zwei Teile zerbrochenes Exemplar vor. Durch ihre Charakteristik sind allerdings schon kleine Fragmente eindeutig zu erkennen.

Unterordnung Stomiatoidei

Die Stomiatoidei in der hier vorgeschlagenen Version umfassen die Familien Astronesthidae, Chauliodontidae, Stomiidae, Melanostomiidae, Malacosteidae und Idiacanthidae. Es sind dies alles rezent meso- bis bathypelagisch lebende Familien in Meerestiefen meist unterhalb 500 bis 1000 m. Auf Grund ihrer fortgeschrittenen Anpassung an das Leben in tiefen Meeresschichten sind ihre Otolithen in der Größe und Morphologie reduziert (siehe Kapitel 5.3.), das heißt, sie zeigen alle mehr oder weniger oval bis rundliche Otolithen mit einem einfachen Sulcus, wobei das Ostium meist etwas vertieft und die Begrenzung der Cauda mehr verschwommen ist. Da morphologisch diagnostische Unterschiede der Otolithen der einzelnen Familien zur Zeit nicht mit genügend Sicherheit festgelegt werden können, werden die im Folgenden beschriebenen Otolithen keiner speziellen Familie zugewiesen.

Fossile Stomiatoidei-Otolithen sind bisher nicht bekannt, allerdings beschreibt ARAMBOURG (1943) Skelett-Funde (*Protostomias maroccanus*) aus dem Cenoman, deren familiäre Zuordnung ebenfalls nicht geklärt ist.

Familie indet.

Gattung *Palaeostomias* n. gen.

Typus-Art: *Palaeostomias praematurus* n. sp.

Derivatio nominis: Nach dem stratigraphisch frühen Auftreten dieses ersten Stomiatoidei-Otolithen.

Diagnose: Eine Gattung der Unterordnung Stomiatoidei unklarer familiärer Zuordnung mit den folgenden Merkmalen: Für Stomiatoidei noch relativ große Otolithen mit in etwa ovalem Umriss und bereits stark reduziertem Rostrum. Die Innenseite zeigt einen medianen, schmalen Sulcus mit leicht reduzierter Mündung. Das Ostium ist vertieft und deutlich umgrenzt, während die Cauda nur ventral begrenzt ist und sowohl nach hinten als auch dorsal offen erscheint. Eine Ventrallinie ist scharf abgesetzt.

Vergleich: Innerhalb der Stomiatoidei weisen die Otolithen der Astronesthidae und Malacosteidae die am meisten plesiomorphe Charakteristik auf mit einem mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Rostrum und einer noch nicht so weit entwickelten Sulcus-Morphologie. *Palaeostomias*-Otolithen lehnen sich also bereits an die mehr spezialisierten Otolithen der anderen Familien an und hier wohl besonders an die der Melanostomiatidae.

Verbreitung: Monospezifische Gattung, nur aus dem Maastricht von Bayern bekannt.

Palaeostomias praematurus n. sp.

(Abb. 47a-c, 48a-b, 49a-d, 50, 51a-b)

Derivatio nominis: praematurus (lat.) = frühzeitig; nach dem stratigraphisch frühzeitig auftretenden Spezialisierungsgrad dieser Otolithen.

Holotypus: Abb. 47a-c; BSP 1984 X 1062.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 3.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 4 Exemplare, stratitypisch, 1 Exemplar Gerhartsreiter Graben, FP 3 (Abb. 50 – BSP 1984 X 1065) und 3 Exemplare Gerhartsreiter Graben, FP 1 (Abb. 48 – BSP 1984 X 1063; Abb. 49 – BSP 1984 X 1064; Abb. 51 – BSP 1984 X 1066).

Weiteres Material: 1 Bruchstück (BSP 1984 X 1067), Gerhartsreiter Graben FP 3.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose.

Beschreibung: Diese mäßig kleinen Otolithen zeigen einen regelmäßig gerundeten, glatten, gedrungen ovalen Umriss. Der Dorsalrand ist etwas stärker ausgebogen als der ziemlich flache Ventralrand und zeigt gelegentlich ein ziemlich deutliches mediodorsales Eck. Das Rostrum ist stark reduziert und eine Excisura ist mäßig scharfbis nur angedeutet.

Die Innenseite ist rauh strukturiert und in der vertikalen Richtung schwach konvex, wobei vor allem das Ventralfeld winklig von der Innenseite abgesetzt ist. Der schmale Sulcus liegt median bis inframedian und mündet undeutlich am Vorderrand. Das Ostium, oder besser der Bereich mit dem ostialen Colliculum, ist schmal und vertieft und deutlich begrenzt. Die in etwa gleichlange Cauda hingegen ist, vor allem dorsal, nur höchst unvollkommen von der Innenseite abgesetzt. Während sie ventral durch einen scharfen Wulst, ebenso wie das caudale Colliculum, gut begrenzt ist, erscheint sie nach hinten unscharf begrenzt und nach dorsal offen. Nach dorsal verbindet sich die Cauda mit der Area zu einer diagonal auf der Innenseite gelegenen Depression, ventral wie durch eine Furche begrenzt. Im vorderen Bereich der Cauda, in der Zone, in der der ventrale Rand des caudalen Colliculum meist noch gut zu erkennen ist, ist der Sulcus-Rand etwas nach unten ausgebogen. Eine kurze, mäßig randfern verlaufende Ventrallinie ist unterschiedlich stark abgesetzt auf dem nach außen gebogenen Ventralfeld.

Es handelt sich hier um relativ kompakte Otolithen mit glatter, schwach konvexer Außenseite und etwas verdickten Rändern.

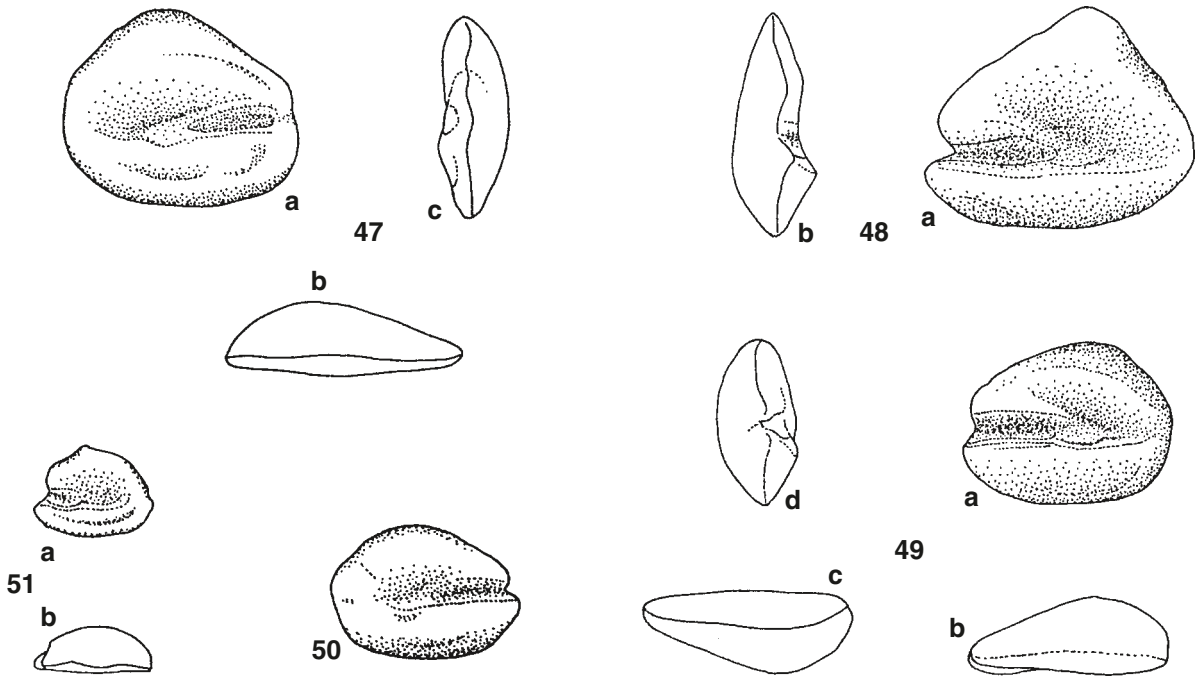


Abb. 47-51. *Palaeostomias praematurus* n. gen. n. sp. 47, Holotypus (BSP 1984 X 1062); 48-51, Paratypen (BSP 1984 X 1063-1066). – 20 ×.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1063	1,75	1,5	1,20	0,55
1062 (Holotypus)	1,5	1,25	1,22	0,45
1064	1,4	1,05	1,3	0,55
1065	1,2	0,85	1,44	
1066	0,75	0,6	1,31	0,3

Variabilität und Ontogenie: Schon die wenigen vorliegenden Exemplare zeigen eine nicht unerhebliche Variabilität an. Vor allem das Verhältnis Länge : Höhe ist recht variabel, beeinflusst vor allen Dingen von der Ausbildung des Dorsalrandes. Zwei der abgebildeten Exemplare zeigen ein besonders deutlich entwickeltes mediodorsales Eck und sind dadurch etwas gedrungener. Auch die Excisura kann unterschiedlich kräftig entwickelt sein, ebenso wie die Ausbildung des caudalen Colliculum, das nur ventral deutlich begrenzt ist.

Demgegenüber nehmen sich die ontogenetischen Veränderungen vergleichsweise bescheiden aus. Ein einzelnes, sehr kleines Exemplar (Abb. 51) entspricht, sowohl was die Ausbildung des Dorsalrandes als auch des Verhältnisses Länge : Höhe anbelangt, der bei größeren Exemplaren festgestellten Variationsbreite. Auffallend ist aber die Dicke des Otolithen und die gut ausgebildete Ventrallinie auf einem von der Innenseite nicht winklig abgesetzten Ventralfeld.

3.2.7 Ordnung Aulopiformes

Familie Chlorophthalmidae

Otolithen der Familie Chlorophthalmidae sind im Tertiär Europas nur aus dem Paleozän und Eozän bekannt (SCHWARZHANS 2003, 2007), in Neuseeland und Australien (SCHWARZHANS 1980, 1986) seit dem Eozän in fast unveränderter Weise nahezu lückenlos überliefert. Nach der Meinung von Herrn C. Patterson (London) stellen die Chlorophthalmidae eine recht plesiomorphe, »ursprüngliche« Familie dar, so dass ihr Auftreten in der Oberkreide nicht überrascht, auch wenn bisher durch keine entsprechenden Skelettfunde bestätigt.

Gattung *Chlorophthalmus* BONAPARTE 1840

Chlorophthalmus postangulatus NOLF & DOCKERY 1993

(Abb. 52, 53a-c, 54, 55, 56)

syn. 1991	genus *Synodontidarum pseudoperca* NOLF & DOCKERY 1990 – STRINGER plate 2, fig. 2
syn. 1993	genus *Chlorophthalmidarum postangulatus* NOLF & DOCKERY – plate 2, figs. 1-2
?syn. 1993	genus *Argentinoideorum sculptissimus* NOLF & DOCKERY – plate 2, fig. 7
syn. 1996	Chlorophthalmidae indet. – NOLF & STRINGER – plate 4, figs. 1-5
syn. 1996	›*Chlorophthalmus cretaceaus*‹ nomen nudum SCHWARZHANS – fig. 3
syn. 2003	*Chlorophthalmus postangulatus* NOLF DOCKERY 1993 – SCHWARZHANS: Fig. 16G-P
syn. 2004	*Chlorophthalmus postangulatus* NOLF & DOCKERY 1993 – SCHWARZHANS: Fig. 4C-G

Material: 158 Exemplare; Abb. 52-56 – BSP 1984 X 1068-1072 und weitere 152 Otolithen (BSP 1984 X 1073), Gerhartsreiter Graben FP 1.

Beschreibung: Keiner der vorliegenden Otolithen ist größer als 3 mm, während rezente Otolithen nicht selten bis zu 6 mm erreichen. Ich vermute daher, dass es sich zwar um eine kleinwüchsigere Art handelt, aber die meisten Otolithen nicht

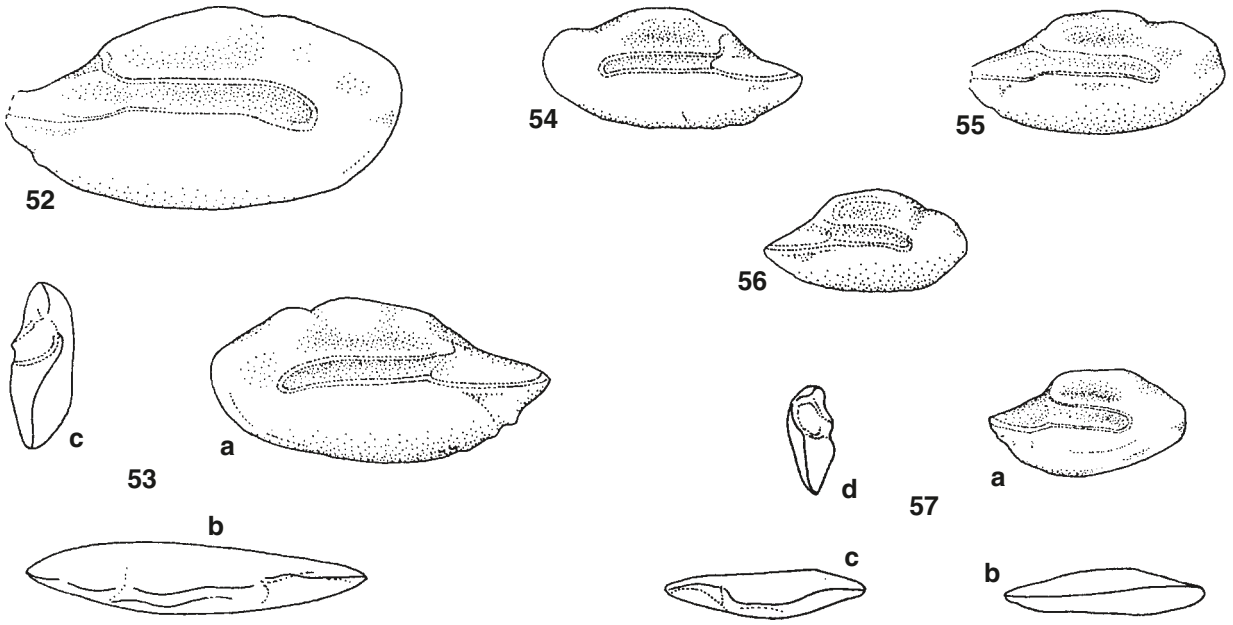


Abb. 52-56. *Chlorophthalmus postangulatus* NOLF & DOCLERY 1993; (BSP 1984 X 1068-1072). – 20 ×.

Abb. 57. *Chlorophthalmus transitus* (SIEBER & WEINFURTER 1967), Holotypus, untere Gosau-Schichten (Grenzbereich Coniac/Santon), St. Gallen, Österreich (GBW F 2). – 20 ×.

von ausgewachsenen Fischen stammen und somit nicht alle diagnostisch wichtigen Merkmale entwickelt sind.

Die Gestalt ist gestreckt, mit einem glatten und gleichmäßig flach gebogenen Ventralrand, einem kräftigen und spitzen Rostrum und einem plumpen, meist gerundeten Hinterende. Der Dorsalrand ist, vor allem median, etwas stärker ausgewölbt als der Ventralrand und ebenfalls glatt, mit Ausnahme einer unregelmäßigen postdorsalen Einbuchtung.

Die Innenseite ist leicht konvex und zeigt einen supramedian gelegenen, typisch archaesulcoiden Sulcus, das heißt, Ostium und Cauda sind nicht deutlich getrennt. Die Cauda ist nicht ganz doppelt so lang wie das Ostium, schmal, etwas vertieft und am Ende leicht geschwungen. Das flachere Ostium ist etwas erweitert und zeigt ansatzweise bereits die, für viele *Chlorophthalmus*-Otolithen so typische, dorsale Erweiterung über den Rand des (undeutlich) begrenzten Colliculums hinaus bis zum Otolithenrand. Diese dorsale Erweiterung des Ostiums sieht dann aus wie eine Verlängerung der über der Cauda gelegenen Area, ein Eindruck, der sich bei tertiären Otolithen aus dieser Verwandtschaft noch verstärkt. Das Ventralfeld ist meist völlig glatt.

Alle Ränder sind mäßig stumpf; die Außenseite ist schwach konvex und im wesentlichen glatt bis auf gelegentliche und wenige undeutliche Furchen.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1068	2,55	1,3	1,95	
1069	2,15	1,05	2,10	0,45
1070	1,65	0,8	2,13	
1071	1,65	0,8	2,09	
1072	1,3	0,65	2,05	

Diskussion: Chlorophthalmiden-Otolithen sind in der Oberkreide und dem Paleozän Europas und Nord-Amerikas offensichtlich recht häufig. Ein möglicher erster Nachweis stammt sogar aus dem Aptian von Spanien mit genus *Chlorophthalmidarum manei* NOLF 2004. NOLF & STRINGER (1996) haben zutreffend festgestellt, dass überwiegend relativ kleine Otolithen aus der Zeitspanne vorliegen. Diese zeigen eine generalisierte Morphologie und daher sind eventuelle Arten auf dem Niveau nur schwer zu unterscheiden. Deswegen haben sie darauf verzichtet, weitere Chlorophthalmiden-Arten zu beschreiben. Abgesehen von einem nomen nudum in SCHWARZHANS (1996) gibt es damit vier aus dem Zeitraum Campan bis Paleozän beschriebene Arten, die ich alle zur Gattung *Chloropthalmus* stelle:

1. *C. transitus* (SIEBER & WEINFURTER 1967), ursprünglich als genus *Percidarum transitus* beschrieben, aus den Gosau-Schichten von Kärnten (Österreich), siehe Abb. 57a-d, basiert auf einem sehr kleinen, juvenilen Exemplar von 1,25 mm Länge ohne wirklich diagnostische Merkmale. Bis größere und diagnostisch auswertbare Exemplare aus dem stratum typicum bekannt geworden sind, ist dieser Artname nicht verwertbar. Als älteste beschriebene Art aus dem Bereich Ober-Kreide bis Paleozän würde diese Art allerdings Priorität erhalten, wenn ihre Identität geklärt werden würde und, was möglich wäre, alle Chlorophthalmiden-Funde in diesem Zeitraum eine einzige Art repräsentieren.
2. Für *C. pseudoperca* (NOLF & DOCKERY 1990), ursprünglich als genus *Synodontidarum pseudoperca* beschrieben, aus dem Campan von MIssissippi gilt sinngemäß das gleiche wie für *C. transitus*. Es sind bisher nur kleine, nicht wirklich diagnostisch brauchbare Otolithen bekannt. Meiner Meinung ist *C. pseudoperca* ain Junior-Synonym von *C. transitus*, aber wie gesagt, es ist möglich, dass es sich insgesamt nur um eine Art handelt.

3. *C. postangulatus* NOLF & DOCKERY 1993 aus dem Paleozän von Mississippi basiert auf Exemplaren von etwas über 3 mm Länge und kann damit als halbwegs diagnostisch ausgereift gelten. Es scheint, dass der namengebende Charakter eines postdorsalen Ecks erst ab einer gewissen Otolithengröße (2,5 bis 3 mm) entwickelt ist und dazu allerdings sehr variabel ausgeprägt. Die gleiche Art ist auch aus dem Paleozän Dänemarks und Grönlands (SCHWARZHANS, 2003 und 2004) und Bayerns (unveröffentlicht) bekannt. Aus dem Maastricht von Mississippi bilden NOLF & STRINGER (1996) als Chlorophthalmidae indet. Otolithen ab, die sicher auch zur gleichen Art gehören. Sie erreichen Größen bis 4 mm Länge.
4. Als genus *Argentinoideorum sculptissimus* beschreiben NOLF & DOCKERY (1993) einen einzelnen Otolithen von 3,4 mm Länge (laut Textpassage Seite 28; nach Abbildungsmaßstab auf Tafel 2, Abb. 7 wäre der Otolith allerdings 10,4 mm lang, was vermutlich ein Beschriftungsfehler ist), der meiner Meinung nach lediglich eine etwas abweichende Variation von *C. postangulatus* darstellt. Dieser Otolith ist etwas schlanker als die üblichen zu *C. postangulatus* gestellten Formen.

2003 schließlich bildet NOLF Otolithen als Chlorophthalmidae indet. aus dem Santon der Pyrenäen ab, die ebenfalls eine Größe bis etwas über 3 mm Länge erreichen. Diese Otolithen scheinen eine stärker ausgeprägte mediodorsale und flacher entwickelte postdorsale Partie zu zeigen als *C. postangulatus*. Möglicherweise ist dies doch eine Indiz, dass in älteren Oberkreide noch eine weitere *Chlorophthalmus*-Art zu erwarten ist. Umso interessanter wird die Identität der beiden problematischen Arten *C. transitus* und *C. pseudoperca*, wenn entsprechend größere Otolithen bekannt werden.

Die hier beschriebenen Otolithen aus dem Maastricht Bayerns sind zwar durchgehen kleiner als 3 mm, weisen aber ansonsten ausreichend Übereinstimmungen mit den bekannten Exemplaren von *C. postangulatus* auf, dass sie zur gleichen Art gestellt werden.

Zum Schluss soll noch erwähnt werden, dass ganz ähnliche *Chlorophthalmus*-Otolithen aus dem Eozän bis Miozän Neuseelands gut bekannt sind (*C. integer* SCHWARZHANS 1980, *C. oligocenicus* SCHWARZHANS 1980 und *C. miocenicus* (FROST 1924)), die sich lückenlos in einer evolutorischen Lineage an die rezente Art der gleichen Region – *C. nigripinnis* GUENTHER 1878 – anschließen. Die Otolithen der rezenten Art *C. nigripinnis* werden bis über 8 mm lang und repäsentieren die am meisten plesiomorphe Morphologie aller bisher bekannten Otolithen rezenter *Chlorophthalmus*-Arten.

Gattung *Archaulopus* n. gen.

Typus-Art: *Archaulopus acutus* n. sp.

Derivatio nominis: Kombination aus archaios (gr.) = uralt, urtümlich und *Aulopus*, der namengebenden Gattung der verwandten Familie Aulopidae.

Diagnose: Eine Gattung der Familie Chlorophthalmidae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind sehr gestreckt mit einem extrem langen und spitzen Rostrum. Demgegenüber ist die höchste Stelle des Otolithen weit nach hinten bis an das plumpe Hinterende verschoben. Die Cauda ist nur wenig länger als das Ostium, gerade und etwas vertieft. Das Ostium ist dorsal deutlich erweitert und zwar dergestalt, dass es sogar etwas auf die Außenseite übergreift. Die Innenseite des Otolithen ist fast plan, die Außenseite leicht konvex.

Vergleich: Otolithen mit einem ähnlichen Habitus und archaesulcoidem Sulcus findet man bei einigen Familien der Salmoniformes (Gattung *Nansenia* der Microstomatidae und Familie Bathylagidae) und Aulopiformes (Familien Aulopidae, Notosudidae und Gattung *Saurida* der Synodontidae). Das erschwert zunächst die systematische Zuordnung. Die Ausbildung des dorsal erweiterten Ostiums spricht aber dafür, dass es sich hier um einen Vertreter der Aulopiformes aus der Verwandtschaft der Familien Aulopidae, Chlorophthalmidae und Synodontidae handelt. Am deutlichsten ist dieses Merkmal bei den Chlorophthalmidae entwickelt, etwa bei *Chlorophthalmus postangulatus*, weshalb ich *Archaulopus* auch mit gewissem Vorbehalt zu dieser Familie stelle. Ähnlichkeiten mit Otolithen der Gattung *Saurida* der Synodontidae sind aber auch unverkennbar, vor allem was das extrem lange Rostrum anbelangt.

Verbreitung: Monospezifische Gattung, nur aus dem Maastricht von Bayern bekannt.

Archaulopus acutus n. sp.

(Abb. 58, 59, 60, 61a-b, 62, 63)

Derivatio nominis: acutus (lat.) = spitz, scharf; nach dem sehr langen und spitzen Rostrum.

Holotypus: Abb. 61a-b; BSP 1984 X 1074.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 5 Exemplare, stratitypisch, 4 Exemplare Gerhartsreiter Graben, FP 1 (Abb. 58 – BSP 1984 X 1075; Abb. 60 – BSP 1984 X 1077; Abb. 62 – BSP 1984 X 1078; Abb. 63 – BSP 1984 X 1079) und 1 Exemplar Gerhartsreiter Graben, FP 3 (Abb. 59 – BSP 1984 X 1076).

Weiteres Material: 73 Exemplare (größtenteils Bruchstücke) (BSP 1984 X 1080), Gerhartsreiter Graben, FP 1 und 1 Bruchstück (BSP 1984 X 1081), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose.

Beschreibung: Die Otolithen sind gestreckt mit einem sehr langen und zugespitzten Rostrum. Der Ventralrand ist recht gleichmäßig und flach gebogen. Der Dorsalrand steigt vom Rostrum bis zu einem gerundeten postdorsalen Eck gleichmäßig und fast gerade an. Das Hinterende ist plump, breit gerundet und manchmal etwas gewellt. Dadurch erscheint der Schwerpunkt des Otolithen weit nach hinten verlagert, bis fast an das Hinterende.

Die Innenseite ist fast plan und zeigt einen langen, geraden, leicht geneigten Sulcus, dessen Cauda bis dicht an das Hinterende des Otolithen reicht. Die Cauda ist gerade, deutlich vertieft, mäßig weit und etwas länger als das Ostium. Ostium und Cauda sind nicht deutlich getrennt, auch was die Colliculi anbelangt. Das Ostium ist flacher als die Cauda und deutlich erweitert und füllt damit große Teile des kräftigen Rostrums aus. Die dorsale Erweiterung des Ostiums führt in seinem rückwärtigen Bereich dazu, dass es, einschließlich des Colliculums, etwas auf die Außenseite

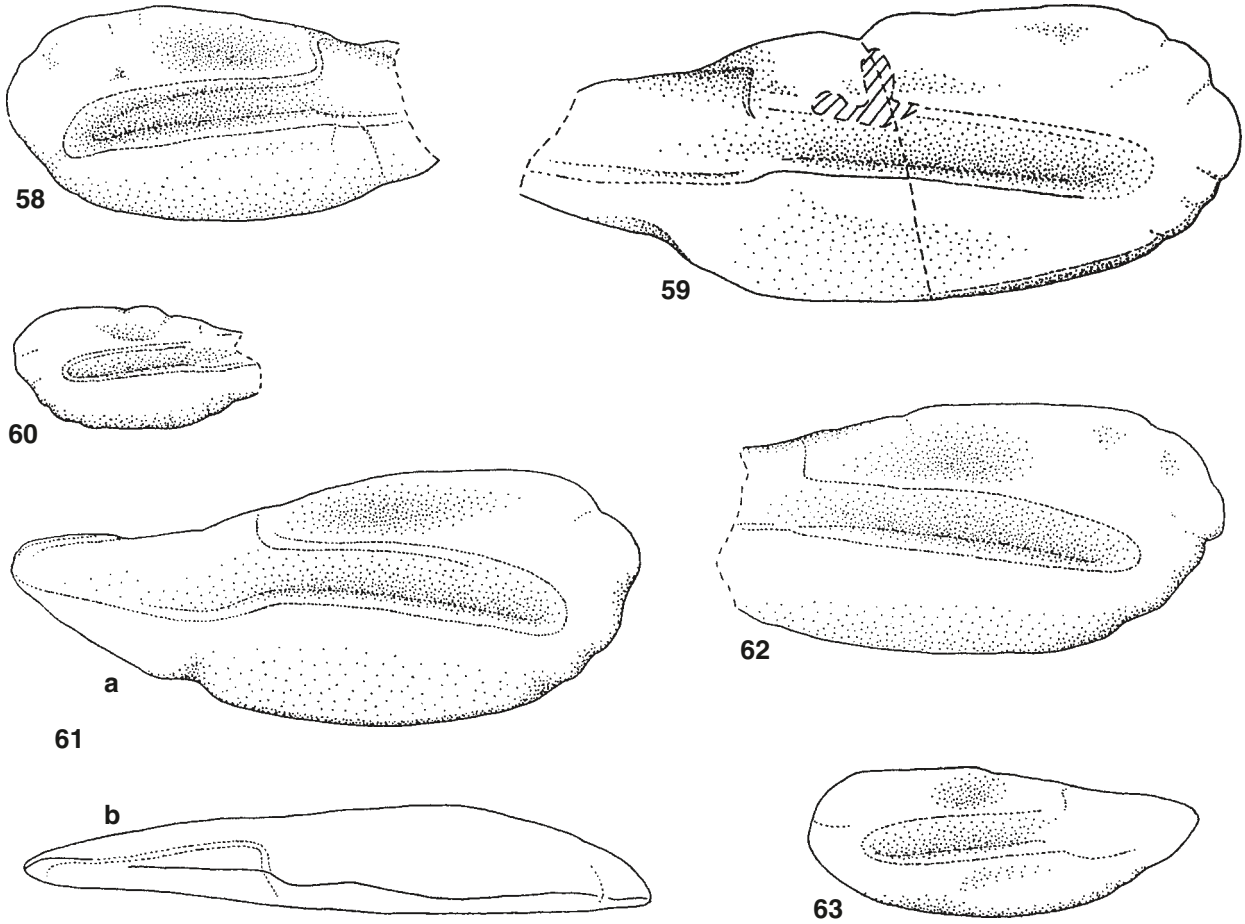


Abb. 58-63. *Archaulopus acutus* n. gen. n. sp. **61**, Holotypus (BSP 1984 X 1074); **58-60**, Paratypen (BSP X 1075-1077); **62-63**, Paratypen (BSP 1984 X 1078-1079). – 20 ×.

übergreift. Eine Ventrallinie fehlt auf dem glatten Ventralfeld. Die Area ist klein, aber meist deutlich.

Der Dorsalrand ist etwas stumpfer entwickelt als der Ventralrand. Die Außenseite ist in beiden Richtungen konvex und glatt.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1074 (Holotypus)	3,95	1,65	2,43	0,65
1075	≈3,0	1,35	≈2,30	
1079	2,45	0,95	2,65	
1077	≈1,7	0,75	≈2,25	

Ontogenie und Variabilität: Von diesen sehr fragilen Otolithen liegen nur wenige gut erhaltene vor, doch sind auch Fragmente und stark erodierte Exemplare durch ihr typisches Aussehen identifizierbar. Juvenile Otolithen zeigen eine etwas stärkere randliche Skulpturierung und die dorsale Erweiterung des Ostiums ist noch nicht so deutlich ausgeprägt.

3.2.8 Ordnung Myctophiformes

Familie Myctophidae

Von den drei zu den Myctophiformes gerechneten Familien sind fossile Otolithen hauptsächlich von den Myctophidae bekannt (von den Neoscopelidae gibt es einen fossilen Nachweis mit Otolithen aus dem Paleozän von Grönland – genus aff. *Neoscopelus nuusuaquensis* SCHWARZHANS 2004 – und die fossile Familie Ctenothrissidae ist nur von Skelettfunden aus der Oberkreide bekannt). Der bisher älteste, eindeutig der Familie Myctophidae zurechenbare Otolithen-Nachweis stammt aus dem Paleozän von Süd-Australien (SCHWARZHANS 1986), repräsentiert durch eine fossile Gattung, *Eokrefftia* SCHWARZHANS 1986, aus der Verwandtschaft von *Diaphus* EIGENMANN & EIGENMANN 1890 und *Lampanyctodes* FRASER-BRUNNER 1949. Dies stimmt überein mit der Tatsache, dass auch die im Folgenden aus dem bayerischen Maastricht beschriebenen Otolithen der neuen Gattung *Bavariscopelus* am ehesten an diejenigen von *Diaphus* und *Benthosema* GOODE & BEAN 1896 erinnern. Diese Beobachtungen widersprechen der Ansicht von PAXTON (1972), nach der innerhalb der Myctophidae die Gattungen *Electrona* GOODE & BEAN 1896 und *Protomyctophum* FRASER-BRUNNER 1949 die am meisten plesiomorphen darstellen. Sowohl vergleichende morphologische Untersuchungen an rezenten Myctophidae-Otolithen als auch die fossilen Befunde deuten darauf hin,

dass die Otolithen der Myctophini (*Myctophum*, *Electrona*, *Protomyctophum*, *Hygophum*) mit Ausnahme von *Benthosema* eher durch apomorphe Merkmale gekennzeichnet sind, während die Otolithen von *Benthosema* oder die der Diaphini und Gymnoscopelini mehr einem plesiomorphen Bild entsprechen.

Eindeutige Skelettfunde der Myctophidae aus der Oberkreide sind nicht bekannt. Nach ROSEN (1973) gehören die meisten aus der Oberkreide als myctophiforme beschriebenen Skelettfunde zu den Aulopiformes. Neben den Ctenothrissidae erwähnt er nur zwei Gattungen als Myctophiformes indet. – *Sardinioides* und *Acrognathus*.

Gattung *Bavariscopelus* n. gen.

Typus-Art: *Bavariscopelus bispinosus* n. sp.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus Bavaria (Bayern) und *Scopelus* (syn. *Myctophum*).

Diagnose: Eine Gattung der Familie Myctophidae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind mäßig gestreckt, mit einem kräftigen Rostrum und einem flach gebogenen, glatten Ventralrand. Die Innenseite ist fast plan, die Außenseite mit einem postcentralen Umbo versehen. Auffällig sind die Proportionen des Sulcus. Die Cauda ist ein wenig länger als das Ostium, während bei allen rezenten Gattungen dieser Familie das Ostium länger oder höchstens gleichlang ist, wie bei der Gattung *Benthosema*. Bemerkenswert ist weiterhin, dass das für die Myctophidae typische caudale Pseudocolliculum nur sehr unvollständig entwickelt ist und nicht eindeutig vom caudalen Colliculum getrennt.

Vergleich: Die Otolithen von *Bavariscopelus* vereinigen auf sich eine Reihe von plesiomorphen Merkmalen der unterschiedlichsten rezenten Myctophidae-Otolithen. So erinnern Umriss und Habitus an bestimmte Diaphini und Gymnoscopelini; die Sulcus-Proportionen mit dem verhältnismäßig kurzen Ostium und der langen Cauda findet man am ehesten bei *Benthosema* und einigen anderen Myctophini wieder; das Fehlen des caudalen Pseudocolliculums ist ansonsten nur von den Gonichthyini innerhalb der Myctophidae bekannt (dort vermutlich ein sekundär reduziertes Merkmal). Demzufolge erscheint *Bavariscopelus* fast wie ein archetypischer Myctophidae-Otolith und stellt wahrscheinlich auch wirklich eine der ursprünglichsten Formen aus der Verwandtschaft dieser Familie dar. Bei den Neoscopelidae, der nächstverwandten Familie der Myctophidae, ist die Cauda etwas länger als das Ostium und kein Pseudocolliculum ausgeprägt, letzteres ähnlich wie bei *Bavariscopelus*. Jedoch sind Neoscopelidae-Otolithen sehr dünn und auch im Habitus stark abweichend, sowie meist gekennzeichnet durch ein deutlich erweitertes Ostium. Diese Unterschiede lassen sich weniger gut als phylogenetische Entwicklung aus *Bavariscopelus* erklären, als es die verschiedenen Otolithen-Morphologien der Myctophidae zulassen. Möglicherweise muss bereits für den Zeitraum des Maastricht von einer phylogenetischen Trennung der beiden Familien Myctophidae und Neoscopelidae ausgegangen werden.

Verbreitung: Die im Folgenden beschriebene Art *Bavariscopelus bispinosus* aus dem Maastricht von Bayern. Zur gleichen Gattung stelle ich auch die als genus *Apogonidarum vetustus* NOLF 2003 aus dem Santon der Pyrenäen beschriebene Art. Ebenfalls zu dieser Gattung zu rechnen ist genus *Myctophidarum* sp. aus dem Paleozän von Kopenhagen (siehe SCHWARZHANS 2003), während eine weitere Art – genus *Myctophidarum schnetleri* SCHWARZHANS 2003 – zu einer anderen, vermutlich ebenfalls fossilen Gattung gehört.

Bavariscopelus bispinosus n. sp.

(Abb. 64, 65a-c, 66, 67, 68, 69, 70, 71)

Derivatio nominis: bispinosus (lat.) = zweispitzig; nach der kräftigen Spitze am hinteren Ventralrand und der schwachen, stumpfen Spitze am vorderen Ventralrand.

Holotypus: Abb. 65a-c; BSP 1984 X 1082.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 7 Exemplare (Abb. 64 – BSP 1984 X 1083; Abb. 66 – BSP 1984 X 1084; Abb. 67 – BSP 1984 X 1085; Abb. 68 – BSP 1984 X 1086; Abb. 69 – BSP 1984 X 1087; Abb. 70 – BSP 1984 X 1088; Abb. 71 – BSP 1984 X 1089), topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 428 Exemplare (BSP 1984 X 1090), Gerhartsreiter Graben, FP 1, 8 Exemplare (BSP 1984 X 1091), Gerhartsreiter Graben, FP 2 und 3 Exemplare (BSP 1984 X 1092), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Dorsalrand mit gerundeten aber stark betonten postdorsalen Eck. Ventralrand immer mit kleinem Zähnchen postventral und oft mit zusätzlichem, stumpferen Zähnchen vorne unterhalb des Rostrum.

Beschreibung: *Bavariscopelus bispinosus* ist die dritthäufigste Art im Maastricht des Gerhartsreiter Grabens. Die Otolithen sind mäßig groß und mäßig gestreckt, mit einem kräftigen, vorne etwas zugespitzten Rostrum. Der Ventralrand ist glatt und flach gebogen, zeigt im hinteren Bereich ein kräftiges Zähnchen und bei gut erhaltenen Exemplaren im vorderen Bereich direkt unter dem Rostrum auch ein angedeutetes, sehr viel stumpferes Zähnchen. Der Hinterrand ist breit gerundet und mündet in einem weit nach hinten verschobenen gerundeten postdorsalen Eck in den flach gebogenen Dorsalrand, der von einem zweiten, etwas hinter der Mitte des Otolithen gelegenen dorsalen Eck in einer geraden Linie schräg zum Rostrum abfällt. Antirostrum und Excisura sind infolgedessen nur angedeutet.

Die Innenseite ist fast plan und zeigt einen langen in etwa median gelegenen Sulcus. Ostium und Cauda sind gleich lang, oder aber die Cauda ist ein wenig länger. Das Ostium ist geringfügig erweitert; die Cauda ganz schwach nach oben gebogen. Die Colliculi sind scharf umrissen und deutlich getrennt, aber das caudale Pseudocolliculum ist nur ansatzweise entwickelt und »noch nicht« vom caudalen Colliculum getrennt. Die Area ist groß und deutlich. Eine extrem randnah und randparallel verlaufende Ventrallinie ist manchmal erkennbar. Auch können am Ventralrand und am Hinterrand gelegentlich feine radiale Furchen auftreten.

Alle Ränder sind scharf. Die Außenseite ist glatt und konvex und zeigt einen deutlichen postcentralen Umbo.

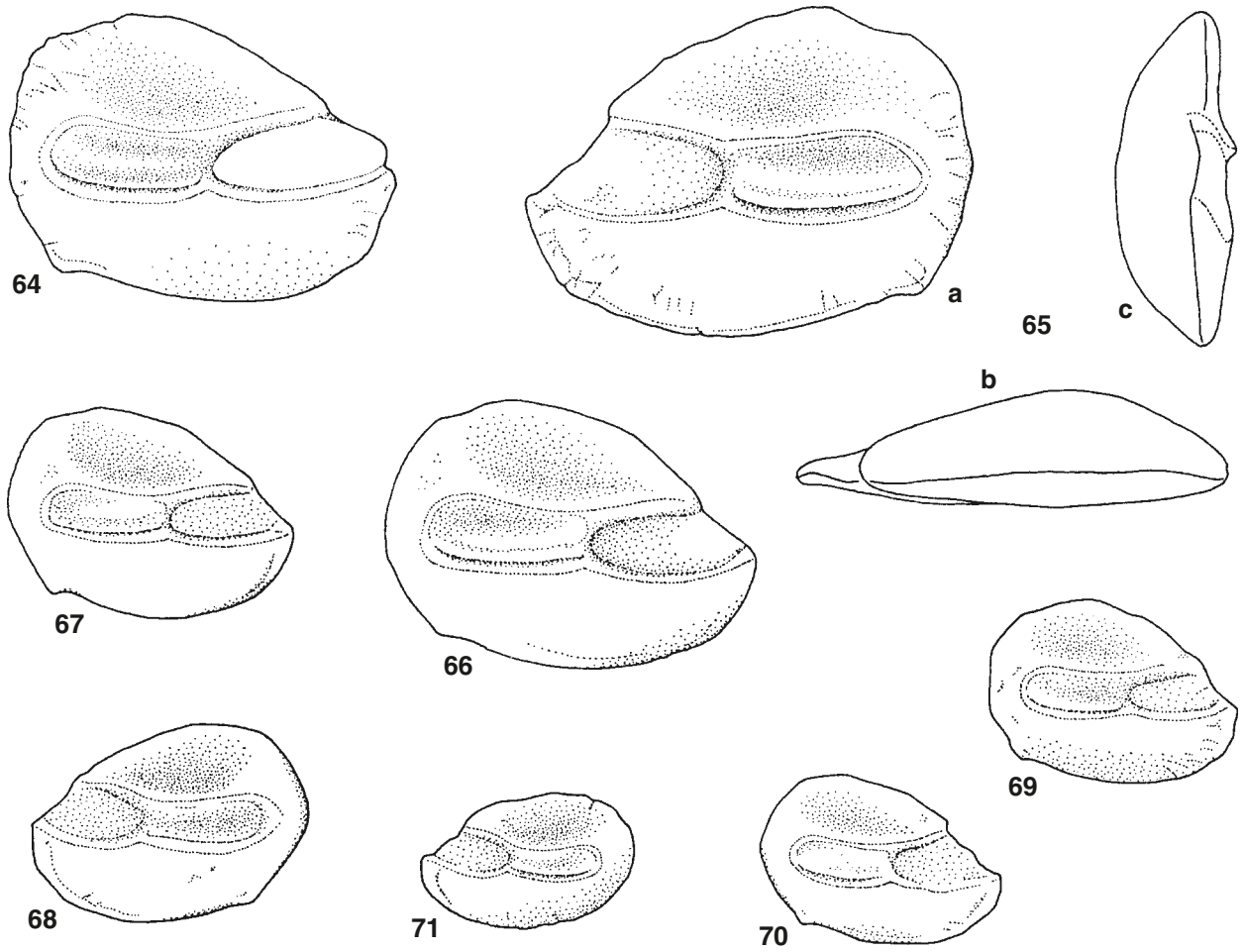


Abb. 64-71. *Bavariscopelus bispinosus* n. gen. n. sp. **65**, Holotypus (BSP 1984 X 1082); **64**, Paratypus (BSP X 1083); **66-71**, Paratypen (BSP 1984 X 1084-1089). – 20 ×.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1082 (Holotypus)	2,8	2,0	1,40	0,75
1083	2,45	1,75	1,39	
1084	2,35	1,6	1,44	
1085	1,8	1,25	1,44	
1086	1,75	1,2	1,44	
1087	1,6	1,1	1,43	
1088	1,5	1,0	1,49	
1089	1,35	0,85	1,57	

Ontogenie und Variabilität: Größere Exemplare von *B. bispinosus* werden zunehmend gedrungener. Die typische Ausbildung des Ventralrandes mit dem kräftigen postventralen Zähnchen wird erst bei Otolithen ab etwa 1,5 mm Länge beobachtet.

Die Variationsbreite ist gering. Bedingt durch Abrollung kann vor allem das praeventrale Zähnchen in Mitleidenschaft gezogen sein und fehlt nicht selten ganz.

Vergleich: Die Otolithen von *B. bispinosus* unterscheiden sich zuverlässig von den kürzlich beschriebenen, stratigraphisch älteren Otolithen von *B. vetustus* (NOLF 2003) aus dem Santon der Pyrenäen in der Ausprägung der postdorsalen Partie und der Zähnchen am Ventralrand, wie in der Diagnose beschrieben.

3.2.9 Ordnung Ophidiiformes

Im Alttertiär und offensichtlich auch in der Oberkreide gehören die Otolithen der Ophidiiformes mit zu den häufigsten Vertretern der Teleosteer. Im Jungtertiär nehmen sie zu Gunsten anderer Gruppen, wie etwa der Gadiformes, schnell an Bedeutung ab, so dass die rezente Ophidiiformes-Fauna als eine Art Relikt einer ehemals sehr viel umfangreicheren systematischen Gruppe verstanden werden muss, deren evolutorischer Höhepunkt in den Bereich des tieferen Alttertiärs fällt (siehe SCHWARZHANS 1981).

Den weit über 100 eindeutig belegten fossilen Ophidiiformes-Otolithen-Arten stehen nur wenige als gesichert anzusehende fossile Skelettfunde gegenüber, davon *Ampheristus toliapicus* KÖNIG 1825 aus dem Eozän des Londoner Beckens, *Eolamprogrammus senectus* DANILCHENKO 1968 aus dem Paleozän von Turkmenistan, *Ophidion voltianum* MASSALONGO 1859 aus dem Eozän von Monte Bolca, *Propteridium douvillei* ARAMBOURG 1967 aus dem Oligozän von Iran und *Protobrotula sobijevi* (DANILCHENKO 1953) aus dem Oligozän Südrußlands . Aus der Oberkreide sind gar keine Ophidiiformes-Skelettfunde bekannt. Diese auffallende Diskrepanz mag auf zwei Faktoren zurückzuführen sein:

1. Die meisten fossilen Ophidiiformes-Otolithen sind recht klein und stammen von kleinen Fischen, deren Skelette eventuell ein geringeres Fossilisationspotenzial haben.

2. Skelette rezenter ophidiiformer Fische sind noch nicht sehr ausgiebig bearbeitet worden und da sie zudem keine auffälligen Charakteristika vorweisen, etwa im Gegensatz zu den leicht identifizierbaren Otolithen, ist gut möglich, dass fossile ophidiiforme Skelette nicht erkannt worden sind. So wurde die Gattung *Ampheristus* zum Beispiel vor dem Nachweis von Otolithen in situ zu den Scorpaeniformes gerechnet.

Zuordnung und Herkunft der Ophidiiformes ist nicht unumstritten. Während sie von BERG (1940) als Unterordnung der Perciformes in die Nachbarschaft der Blennioidei gestellt wurden, ordneten GREENWOOD et al. (1966) sie den Gadiformes unter. Das eigentliche Problem, das sich aus diesen entgegengesetzten Standpunkten ergibt, ist, ob nun die Ophidiiformes zur Überordnung der Acanthopterygii (Kerngruppen sind die Beryciformes und Perciformes) oder Paracanthopterygii (mit den Kerngruppen Gadiformes, Batrachoidiformes und Lophiiformes) zu zählen sind. Bei der Auswertung der Otolithen-Morphologie schloss NOLF (1980) sich der zweiten Hypothese an, während SCHWARZHANS (1981) darauf hinwies, dass eine direkte Verwandtschaft sowohl mit den Gadiformes als auch den Blennioidei ausgeschlossen werden muss.

Die beiden wichtigsten Familien der Ophidiiformes, die Ophidiidae und Bythitidae, werden hiermit eindeutig aus dem Maastricht nachgewiesen und, nach ihrem bereits fortgeschrittenen Erscheinungsbild zu urteilen, reichen sie stratigraphisch sicherlich noch weiter in die Oberkreide zurück. Allein das stratigraphische Alter dieser ophidiiformen Fische im Vergleich zum ersten stratigraphischen Auftreten sehr plesiomorpher Perciformes schließt meines Erachtens einen perciformen Ursprung der Ophidiiformes mit ziemlicher Sicherheit aus. Auch die Beryciformes haben eine Spezialisierung des Sulcus erreicht, die nicht mit dem der Ophidiiformes zu vereinbaren ist. Bei genauer Analyse der Oberkreide-Otolithen als den stratigraphisch ältesten, ergeben sich am ehesten Ähnlichkeiten mit den Otolithen der Batrachoidiformes oder Percopsiformes. Damit wird eine Verwandtschaft mit den Paracanthopterygii immer wahrscheinlicher. Phylogenetisch denkbar wäre, dass die Ophidiiformes die Schwestergruppe der Batrachoidiformes darstellen (siehe weitere Diskussion im Kapitel 5.).

Familie Ophidiidae
Unterfamilie Neobythitinae

Gattung *Ampheristus* KÖNIG 1825

Die Zuordnung von *Ampheristus*-Otolithen beruht auf in situ-Funden von *A. toliapicus* KÖNIG 1825 aus dem Eozän (London Clay) des Londoner Beckens. Diese in-situ-Funde haben ausschließlich sehr große Otolithen gezeitigt (um 20 mm und länger), während die isoliert gefundenen Otolithen fast alle erheblich kleiner sind (meist unter 10 mm Länge). Eine Durchsicht des sehr umfangreichen Materials im BMNH (London) hat erbracht, dass:

1. Otolithen mit intermediären Größen fast vollständig fehlen, eine Beobachtung, die sich mit derjenigen betreffs *Ampheristus*-Otolithen aus der bayerischen Oberkreide deckt. (Vielleicht lebten diese Fische in Schulen, angepasst an bestimmte bathymetrische oder andere ökologische Environments.)
2. Nicht Ot. *(Ophidiidarum) productus* STINTON 1957, sondern wahrscheinlich *Ophidium obtusus* FROST 1925 repräsentiert die juvenilen Stadien von *A. toliapicus*. (Recht gut belegte ontogenetische Reihen der *Ampheristus*-Arten aus der bayerischen Oberkreide zeigen, dass auch bei juvenilen Exemplaren die Cauda fast gerade und vor allen Dingen nach hinten nicht erweitert ist, wie dies etwa für Ot. *(Ophidiidarum) productus* zutrifft.)

Die Otolithen der drei recht ähnlich aussehenden Gattungen *Ampheristus* KÖNIG 1825, *Hoplobrotula* GILL 1863 und *Praegenypterus* SCHWARZHANS 1981 können demnach an der Ausbildung der Cauda unterschieden werden:

Ampheristus: Cauda schlank, lang, ± gerade, vertieft.
Hoplobrotula: Cauda kurz, etwa so weit wie das Ostium, flach.
Praegenypterus: Cauda sehr kurz, höher als lang, flach.

Praegenypterus ist vermutlich sehr eng mit der rezenten Gattung *Hoplobrotula* verwandt. *Ampheristus* erinnert durch seine plesiomorphen Merkmale zwar ebenfalls an *Hoplobrotula*, könnte nach meinem Dafürhalten aber auch die plesiomorphe Schwestergruppe einiger moderner Tiefsee-Neobythitinae aus der Verwandtschaft der Gattungs-Gruppen um *Holcomycteronus* GARMAN 1899, *Luciobrotula* SMITH & RADCLIFFE 1913 und *Porogadus* GOODE & BEAN 1886 darstellen.

Neben den im Folgenden beschriebenen Ophidiiformes-Otolithen aus dem Maastricht Bayerns beschrieben NOLF & STRINGER (1996) einen Otolithen aus dem Maastricht der U.S.A. als genus *Ophidiidarum cavatus*. Dieser Otolith repräsentiert zweifellos eine Art der Gattung *Ampheristus*, jedoch ist das einzige Exemplar sehr klein, dass heißt diagnostisch nicht ausgereift. Zudem ist der postventrale Bereich beschädigt (von NOLF & STRINGER als originärer und namengebender Charakter verwendet) oder möglicherweise krankhaft deformiert und damit ohne zusätzliches Material nicht diagnostisch verwertbar. Der Umriss, mit dem scharfen prädorsalen Eck und dem zugespitzten Hinterende sowie der schlanken, leicht geschwungenen Cauda unterscheiden diesen Otolithen von allen im bayrischen Maastricht bekannten Arten, wobei die Ausbildung der Cauda am ehesten an *A. traunensis* erinnert. Bei dem gegenwärtigen Kenntnisstand empfehle ich, den Namen genus *Ophidiidarum cavatus* nicht zu verwenden.

Ampheristus bavaricus (KOKEN 1891)
(Abb. 72a-d, 73, 74, 75a-b, 76, 77a-b, 78, 79, 80, 81)

syn. 1891 *Ot. (Macruridarum) bavaricus* KOKEN – Fig. 1, 1a, 1b

Material: 122 Exemplare, davon 117 Gerhartsreiter Graben, FP 1 (Abb. 72-77, 79-81 – BSP 1984 X 1093-1098, 1100-1102 und ohne Abb. – BSP 1984 X 1103), 2 Exemplare, Gerhartsreiter Graben, FP 2 (BSP 1984 X 1104) und 3 Exemplare von Starzmühl (Abb. 78 – BSP 1984 X 1099 und ohne Abb. – BSP 1984 X 1105).

Diagnose: Ausgewachsene Exemplare (Abb. 72) mäßig gestreckt, mit Rostrum-ähnlicher Spitze am Vorderrand, stumpfem Hinterende, kräftiger prädorsaler Ecke, einem Index L : H um 1,8 und einem Index Ostium-Länge : Cauda-Länge um 1,5. Juvenile und subadulte Exemplare erheblich gedrungener (Index L : H zwischen 1,35 und 1,65) und mit geringerer Rostrum-ähnlicher Spitze am Vorderrand.

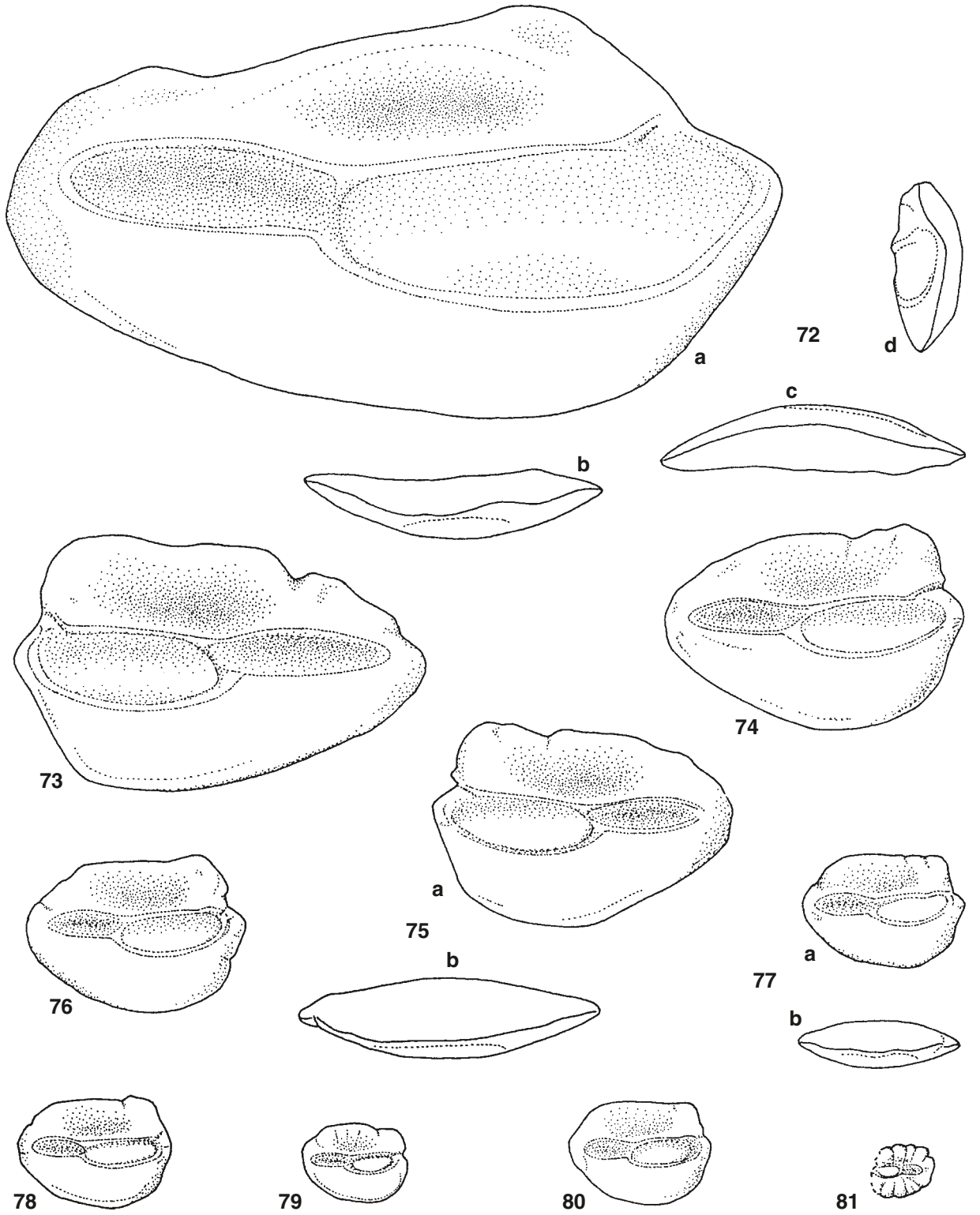


Abb. 72-81. *Ampheristus bavaricus* (KOKEN 1891) (BSP 1984 X 1093-1102). – 72a, 73-81 – 8 x; 72b,c,d – 3 ×.

Beschreibung (des subadulten Otolithen Abb. 75): Otolith mäßig gestreckt mit relativ stumpfem Hinterende und kleiner Rostrum-ähnlicher Spitze am Vorderrand. Der Ventralrand ist glatt, im mittleren und hinteren Bereich gleichmäßig aufwärts gebogen, vor dem kräftigen präventralen Eck gerade. Dorsalrand unregelmäßig gewellt mit einem kräftigen prädorsalen und einem flachen, breiten postdorsalen Eck.

Innenseite schwach konvex mit einem langen median bis leicht supramedian gelegenen Sulcus. Das Ostium ist deutlich weiter als die Cauda, im Schnitt 1,5 mal so lang und nach vorne dicht am Vorderrand geschlossen. Die lange, schmale, gerade Cauda reicht dicht an das Hinterende des Otolithen und ist etwas vertieft. Die Area ist weit und flach; eine randnahe Ventrallinie manchmal im präventralen Bereich erkennbar.

Alle Ränder sind scharf; die Außenseite ist etwas verdickt und glatt.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D	L:D
1093	16,0	8,45	1,85	3,5	4,6
1094	8,45	5,2	1,63		
1095	6,2	4,15	1,51	1,65	2,5
1096	6,15	4,1	1,50		
1097	4,8	3,15	1,52		
1098	4,5	3,15	1,43		
1099	3,35	2,3	1,46	0,95	3,5
1101	2,9	2,1	1,39		
1100	2,2	1,65	1,33		
1102	1,35	1,1	1,25		

Ontogenie und Variabilität: Bereits die Maße-Tabelle zeigt, dass mehrere ontogenetische Stadien mit jeweils spezifischen morphologischen Erscheinungsbildern ausgegrenzt werden können. Auffallend ist, dass der Index L:H im Laufe der Ontogenie von 1,25 bis 1,85 ganz erheblich zunimmt. Ohne entsprechende Zwischengrößen könnte man geneigt sein, diese Formen unterschiedlichen Arten zuzuweisen.

Die einzelnen ontogenetischen Stadien können wie folgt charakterisiert werden:

Stadium 1: Larvale Otolithen kleiner als 2 mm; Ränder gerundet, kräftig gefurcht, ohne markante Ecken; Index L:H < 1,3; Index Ostium Länge:Cauda Länge um 1,5.

Stadium 2: Juvenile Otolithen zwischen 2 und 5 mm Länge; Ränder glatt mit ausgeprägten prä- und postdorsalen Ecken aber breit gerundetem präventralen Eck; Außenseite konvex; Index L:H 1,35-1,45; Index Ostium Länge:Cauda Länge um 1,5.

Stadium 3: Otolithen von 5 bis 10 mm Länge; Ränder wie in Stadium 2, präventrales Eck jedoch stärker betont und postdorsales Eck etwas verflacht; Außenseite konvex; Index L:H 1,5-1,65; Index Ostium Länge:Cauda Länge 1,25-1,4.

Stadium 4: Otolithen größer als 10 mm (bis ca. 20 mm Länge); Rostrum-ähnliche Spitze am Vorderrand verstärkt, Dorsalfeld eingeengt durch weit nach hinten verschobenes, schwaches postdorsales Eck; Außenseite plan, in der Anlage konkav; Innenseite verstärkt konvex in der horizontalen Richtung; Index L:H bis 1,9; Index Ostium Länge:Cauda Länge bis 1,6.

Eines der konstantesten Merkmale ist der Index Ostium Länge:Cauda Länge von im Schnitt 1,5. Seltsamerweise sinkt er vorübergehend nur im ontogenetischen Stadium 3 auf maximal 1,25 ab. Neben diesen bemerkenswerten ontogenetischen Veränderungen nehmen sich andere morphologische Variationen eher geringfügig aus.

Diskussion: Die parallel vorkommende Art *A. traunensis* ist gekennzeichnet durch ein dorsal stark verjüngtes Hinterende und einen Index Ostium Länge:Cauda Länge um 1,3. *A. brevicauda* ist, wie der Name schon sagt, durch eine sehr kurze Cauda (Index Ostium Länge:Cauda Länge um 2,0) und ein weit vom Vorderrand entfernt endendes Ostium gekennzeichnet. Auch die, zumindest adulten Otolithen von *A. toliapicus* aus dem Eozän des Londoner Beckens sind durch ein spitz zulaufendes Hinterende, eine kürzere Cauda (Index Ostium Länge:Cauda Länge um 2,0) und einen höheren Index L:H (über 2,0) unterschieden. *A. toliapicus* Otolithen von über 10 mm Länge fallen zudem durch ein verschmolzenes ostiales und caudales Colliculum auf.

Ampheristus traunensis n. sp.

(Abb. 82a-d, 83, 84, 85a-b, 86, 87, 88a-b)

Derivatio nominis: Nach dem Fluss Traun, in dessen Nähe die Typus-Lokalität liegt.

Holotypus: Abb. 82a-d; BSP 1984 X 1106.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 6 Exemplare (Abb. 83 – BSP 1984 X 1107; Abb. 84 – BSP 1984 X 1108 ; Abb. 85a-b – BSP 1984 X 1109; Abb. 86 – BSP 1984 X 1110; Abb. 87 – BSP 1984 X 1111; Abb. 88a-b – BSP 1984 X 1112), topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 30 Exemplare (BSP 1984 X 1113), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Diagnose: Gestreckte, großwüchsige Otolithen mit dorsal wie ventral verjüngtem, zugespitzten Hinterende. Prädorsales Eck schwach. Index Ostium Länge:Cauda Länge um 1,3. Ventrallinie meist deutlich, extrem randnah.

Beschreibung (des Holotypus): Gestreckte Otolithen, die ein zugespitztes Hinterende und ein Rostrum-ähnlich vorgeschobenes massiges Vorderende aufweisen. Der glatte Ventralrand ist flach gebogen und zeigt ein breit gerundetes präventrales Eck. Auch der Dorsalrand ist flach gebogen, mit einem nur angedeuteten prä- und mediodorsalen Eck und einer gerade abfallenden postdorsalen Partie; er ist ebenfalls glatt.

Der Sulcus liegt leicht supramedian und ist in sich etwas geschwungen, dergestalt, dass die Cauda etwas nach oben versetzt erscheint. Das Ostium ist nur wenig länger als die Cauda, aber deutlich weiter und mündet sehr dicht am Vorderrand. Die Cauda ist schmaler, etwas vertieft und ganz schwach geschwungen, aber nicht erweitert wie bei der Gattung *Ophidypterus*. Die Area ist weit und undeutlich begrenzt. Auf dem Ventralfeld ist extrem randnah eine Ventrallinie meist deutlich zu erkennen.

Alle Ränder sind scharf; die Außenseite glatt und plan oder sogar in der Anlage konkav.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1106 (Holotypus)	10,6	4,95	2,14	2,2
1107	9,1	4,15	2,19	
1108	4,25	2,35	1,80	
1109	3,7	1,9	1,95	
1111	2,7	1,55	1,75	
1112	2,7	1,6	1,71	

Ontogenie und Variabilität: *A. traunensis* ist einer jener Fälle, wo intermediäre Größen zwischen 5 und 9 mm fehlen, also nur juvenile und große adulte Otolithen vorhanden sind. Zum Glück sind die morphologisch-ontogenetischen Veränderungen geringer als bei *A. bavaricus*, so dass eine Zuordnung nicht schwer fällt.

Die juvenilen Otolithen sind etwas gedrungener und das Hinterende weniger stark zugespitzt. Einer merklichen Schwankung ist der Index Ostium Länge:Cauda Länge unterworfen, der zwischen 1,0 und 1,35 variiert.

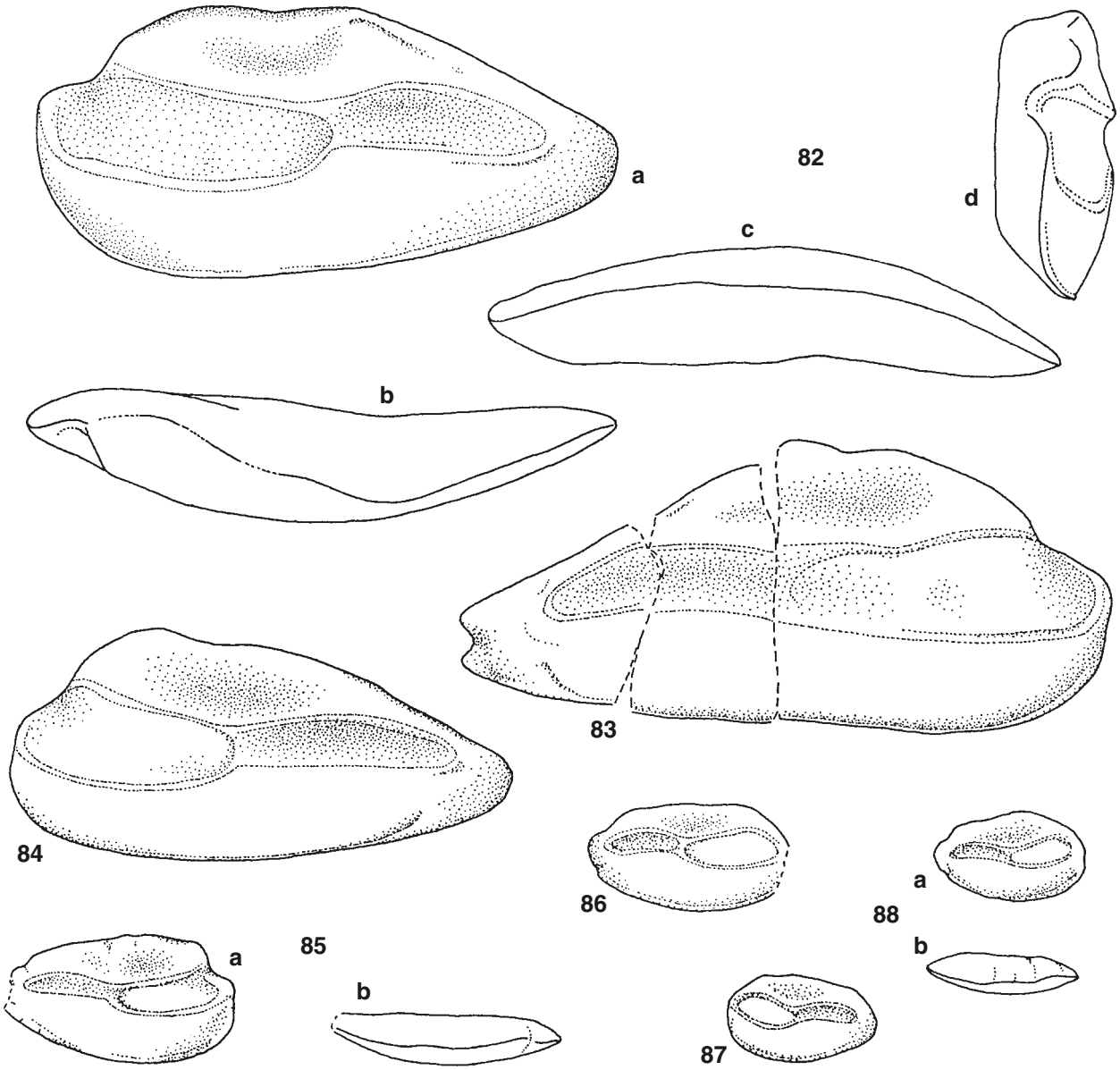


Abb. 82-88. *Ampheristus traunensis* n. sp. **82**, Holotypus (BSP 1984 X 1106); **83-88**, Paratypen (BSP 1984 X 1107-1112). – 8 ×.

Diskussion: Die in der Diagnose angegebenen Merkmale unterscheiden diese Art sicher von anderen *Ampheristus*-Arten. Bemerkenswert ist, dass sich auch die juvenilen Stadien von denen von *A. bavaricus* und auch *A. toliapicus* merklich unterscheiden. Möglicherweise zeigt dies eine gewisse morphologische Spezialisierung juveniler *Ampheristus*-Arten an, wie es z. B. auch von den rezenten Gattungen *Spectruncculus* JORDAN & THOMPSON 1914 und *Pycnocraspedum* ALCOCK 1889 bekannt ist (siehe SCHWARZHANS, 1994), die dort auch mit einer speziellen ökologischen Adaption der juvenilen Tiere einhergeht.

Ampheristus brevicauda n. sp.
(Abb. 89a-d, 90)

Derivatio nominis: brevis (lat.) = kurz; nach der sehr kurzen Cauda.

Holotypus: Abb. 89a-d; BSP 1984 X 1114.

Locus typicus: Starzmühl.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 1 Exemplar (Abb. 90 – BSP 1984 X 1115), 1 weiteres Exemplar (BSP 1984 X 1116), topo- und stratitypisch.

Diagnose: Gestreckte Otolithen mit kräftigem prädorsalen Eck und fehlendem postdorsalen Eck. Hinterende verjüngt, abgerundet. Ostium groß, weit vom Vorderrand entfernt, mit Ostialkanal; Cauda sehr kurz. Index Ostium Länge : Cauda Länge um 2,0.

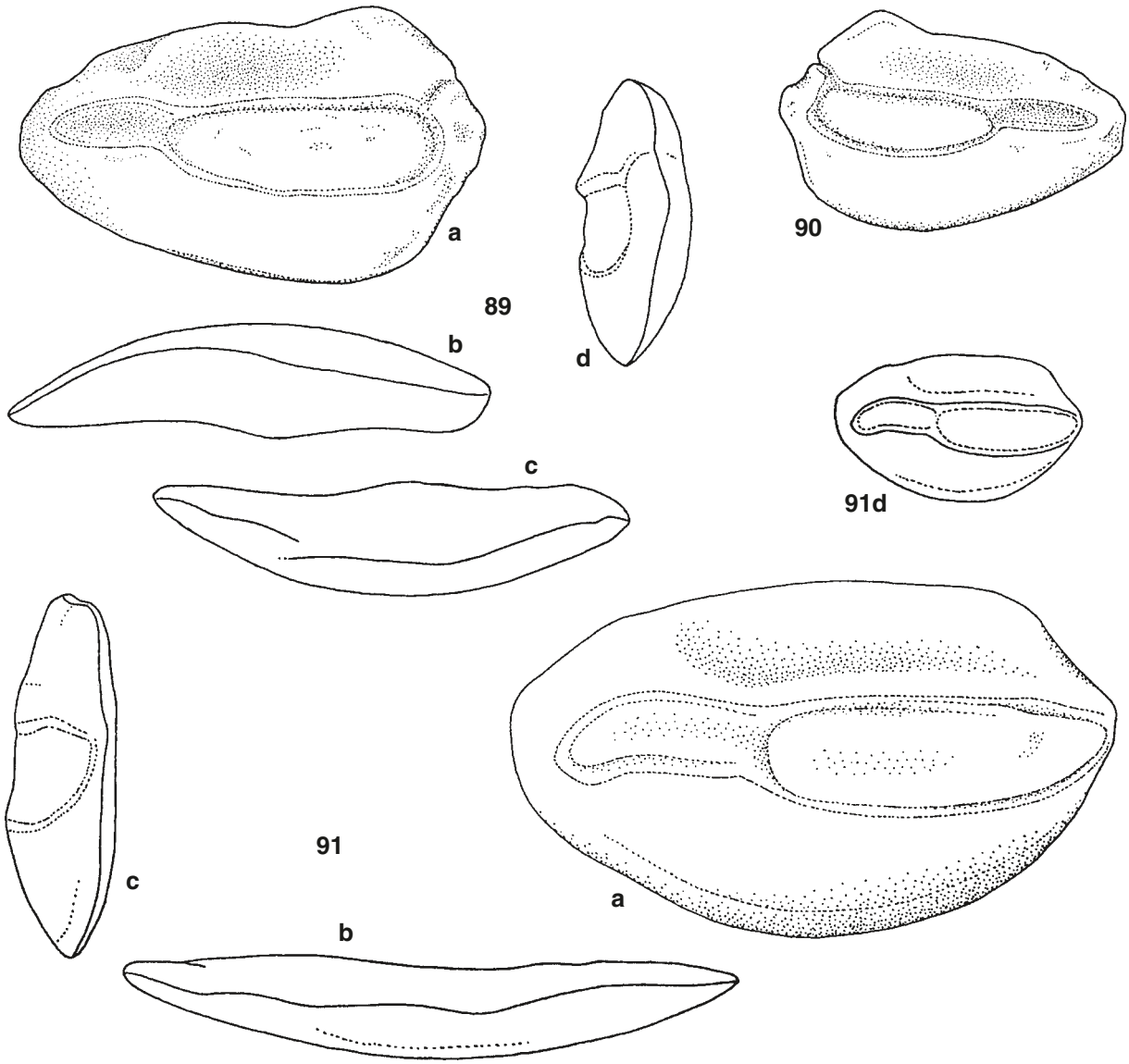


Abb. 89-90. *Ampheristus brevicauda* n. sp., mittleres Maastricht von Starzmühl. **89**, Holotypus (BSP 1984 X 1114); **90**, Paratypus (BSP 1984 X 1115). – 8 ×.

Abb. 91. *Protobythites brzobohatyi* n. gen. n. sp., Holotypus (BSP 1984 X 1117). – a-c, 20 ×; d, 8 ×.

Beschreibung: Gestreckte Otolithen mit glatten Rändern, verjüngtem aber abgerundetem Hinterende und einer plumpen, gerundeten Rostrum-ähnlichen Auswölbung am Vorderrand. Der Ventralrand ist im mittleren und hinteren Bereich flach aufwärts gebogen und im vorderen Bereich, vor einem breit gerundeten präventralen Eck, steil aufgerichtet und schwach konkav. Der Dorsalrand zeigt ein massiges, gerundetes prädorsales Eck und fällt von da gleichmäßig zum Hinterende ab.

Die Innenseite ist deutlich konvex und zeigt einen leicht supramedian gelegenen Sulcus. Sein Ostium ist sehr groß, flach und geräumig, vom Vorderrand weit entfernt und durch einen Ostialkanal verbunden. Die Cauda ist extrem kurz und etwas vertieft. Der Index Ostium Länge : Cauda Länge schwankt zwischen 1,9 und 2,3 Die Area ist weit, geräumig und ziemlich tief; eine Ventrallinie ist kaum angedeutet.

Alle Ränder sind scharf; die glatte Außenseite plan bis leicht konkav.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1114 (Holotypus)	8,2	4,8	1,70	2,0
1115	6,1	3,7	1,65	

Diskussion: Von *A. brevicauda* liegen nur wenige Exemplare vor, die alle in etwa dem ontogenetischen Stadium 3 der Art *A. bavaricus* entsprechen. Von dieser Art und der ebenfalls ähnlich aussehenden Art *A. toliapicus* aus dem Eozän ist *A. brevicauda* durch die in der Diagnose angegebenen Merkmale deutlich unterschieden.

A. brevicauda ist nur von der Lokalität Starzmühl bekannt, von der nur wenige Otolithen von dieser Art und *A. bavaricus* vorliegen. Dieses auf die Lokalität von Starzmühl beschränkte Auftreten von *A. brevicauda* spricht eventuell für ein leicht abweichendes stratigraphisches Alter.

Gattung *Protobythites* n. gen.

Typus-Art: *Protobythites brzobohatyi* n. sp.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus proto (gr.) = vor, früh und Bythites von *Neobythites*.

Diagnose: Eine Gattung der Familie Ophidiidae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind gestreckt länglich oval und dünn, mit einer planen Außenseite und einer konvexen Innenseite. Der Ventralrand ist gleichmäßig gebogen und auch der Dorsalrand zeigt nur ein stark abgerundetes prädorsales Eck. Der Sulcus ist gerade, lang, liegt leicht supramedian und hat eine pseudo-ostiale Mündung. Das flache ostiale Colliculum ist nicht ganz doppelt so lang und so weit wie das kaum vertiefte caudale. Die Cauda ist ganz schwach geschwungen. Eine randnahe Ventrallinie ist vorhanden.

Vergleich: *Protobythites* ist ein typischer plesiomorpher Neobythitinae-Otolith, vielleicht aus der Verwandtschaft von *Neobythites* GOODE & BEAN 1886 und *Benthocometes* GOODE & BEAN 1896. Beide rezenten Gattungen zeigen allerdings eine stärker reduzierte Cauda. Eine gewisse Ähnlichkeit zeigen auch die rezenten Gattungen *Homostolus* SMITH & RADCLIFFE 1913 und *Monomitopus* ALCOCK 1890, sowie die fossilen Gattungen *Sirembola* SCHWARZHANS 1981 (ex Ophidiinae) und nicht zuletzt kleine Exemplare der parallel vorkommenden Art *Ampheristus traunensis*. Allerdings ist auch bei *Homostolus* und *Monomitopus* die Cauda proportional kürzer und bei *Monomitopus* zudem die ostiale Mündung stärker reduziert. *Sirembola*-Otolithen sind stark verdickt und zeigen das für die Symmetrosulcini typische schräge Collum. Kleine Otolithen von *Ampheristus traunensis* weichen etwas vom üblichen Bild in dieser Gattung ab und erinnern bis auf die Ausbildung der Cauda und die Proportionen von Sulcus und Umriss an *Protobythites*.

Verbreitung: Monospezifische Gattung, nur aus dem Maastricht von Bayern bekannt.

Protobythites brzobohatyi n. sp.

(Abb. 91a-d)

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Rostislav Brzobohaty, Brno (Tschechien), ein seit langem anerkannter Spezialist für fossile Otolithen.

Holotypus (und einziges Exemplar): Abb. 91a-d; BSP 1984 X 1117.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 3.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose.

Beschreibung: Der einzige vorliegende Otolith ist gut erhalten und länglich oval im Umriss. Der glatte Ventralrand ist gleichmäßig gebogen und im Gegensatz zu *Ampheristus*-Otolithen vorne nicht ausgebogen. Der Vorderrand springt am stärksten auf der Höhe der Sulcusmündung vor. Der Dorsalrand ist flach, glatt, fast gerade und zeigt ein gerundetes, schwaches prädorsales Eck und ein noch schwächeres, weit nach hinten verschobenes postdorsales Eck. Das Hinterende des Otolithen ist nicht zugespitzt, sondern zeigt ein deutlich nach dorsal verschobenes stumpfwinkliges Eck.

Auf der konvexen Innenseite befindet sich ein supramedian gelegener, langer, pseudoostial mündender Sulcus, dessen flaches Ostium nicht ganz doppelt so lang und so weit ist wie die Cauda. Die Cauda ist ganz schwach geschwungen, aber nach hinten nicht erweitert und kaum vertieft. Das caudale Colliculum tritt nicht ganz so deutlich hervor wie das ostiale. Bis auf eine randnahe Ventrallinie ist das Ventralfeld glatt. Das Dorsalfeld zeigt eine flache, weite, ventral recht gut begrenzte Area.

Die Außenseite dieses für einen Ophidiiformen recht dünnen Otolithen ist plan, beziehungsweise in der Anlage schwach konkav und glatt. Alle Ränder sind scharf.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1117 (Holotypus)	4,15	2,45	1,71	0,6

Familie Bythitidae
Unterfamilie Brosmophycinae

Gattung *Bidenichthys* BARNARD 1934

Bidenichthys crepidatus (VOIGT 1926)

(Abb. 93, 94a-c, 95, 96, 97, 98, 99a-b, 100, 101, 102, 103)

syn. 1928	*Ot. (Ophidiidarum) crepidatus* VOIGT – Taf. 2, Fig. 11-13
?syn. 1983	Ophidiidae sp. – HUDDLESTON & SAVOIE, Fig. 3A
?syn. 1996	Ophidiidae indet. – NOLF & STRINGER, Plate 4, Fig. 9

Neotypus: Abb. 94a-c; BSP 1984 X 1118.

Weiteres Material: 801 Exemplare (Abb. 93 – BSP 1984 X 1120, Abb. 95-103 – BSP 1984 X 1121-1129, 1 Exemplar ohne Abb. – BSP 1984 X 1119 und 789 Exemplare – BSP 1984 X 1130), Gerhartsreiter Graben, FP 1, 2 Exemplare (BSP 1984 X 1131), Gerhartsreiter Graben, FP 2 und 2 Exemplare (BSP 1984 X 1132), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Mäßig gestreckte Otolithen, vorne und hinten zugespitzt. Ventralrand flach gebogen, Dorsalrand gleichmäßig, stärker gebogen. Sulcus medial; ostiales und caudales Colliculum deutlich getrennt. Index Ostium Länge : Cauda Länge um 2,0.

Kurzbeschreibung: Es handelt sich um mäßig große und mäßig gestreckte Otolithen, die vorne und hinten in fast gleicher Weise zugespitzt, bzw. abgerundet sind. Die Zuspitzung des Vorderrandes befindet sich deutlich inframedian. Der Ventralrand ist gleichmäßig und flach gebogen, der Dorsalrand stärker und unregelmäßiger, aber ohne markante Ecken. Alle Ränder sind glatt.

Die Innenseite ist leicht konvex und zeigt einen medialen Sulcus, der vom Vorder- und Hinterende des Otolithen fast gleich weit entfernt endet. Die Colliculi sind getrennt und etwas vertieft. Das Ostium ist etwa doppelt so lang wie die gerade Cauda und ihr gegenüber ventral etwas erweitert. Die Area ist breit und deutlich vertieft und auch eine Ventrallinie ist meist gut entwickelt. Diese biegt in der für die Brosmophycinae typischen Art und Weise am Vorderende zu der Unterkante des Ostiums um.

Die Ränder sind mäßig verdickt; die Außenseite glatt und etwas stärker konvex als die Innenseite.

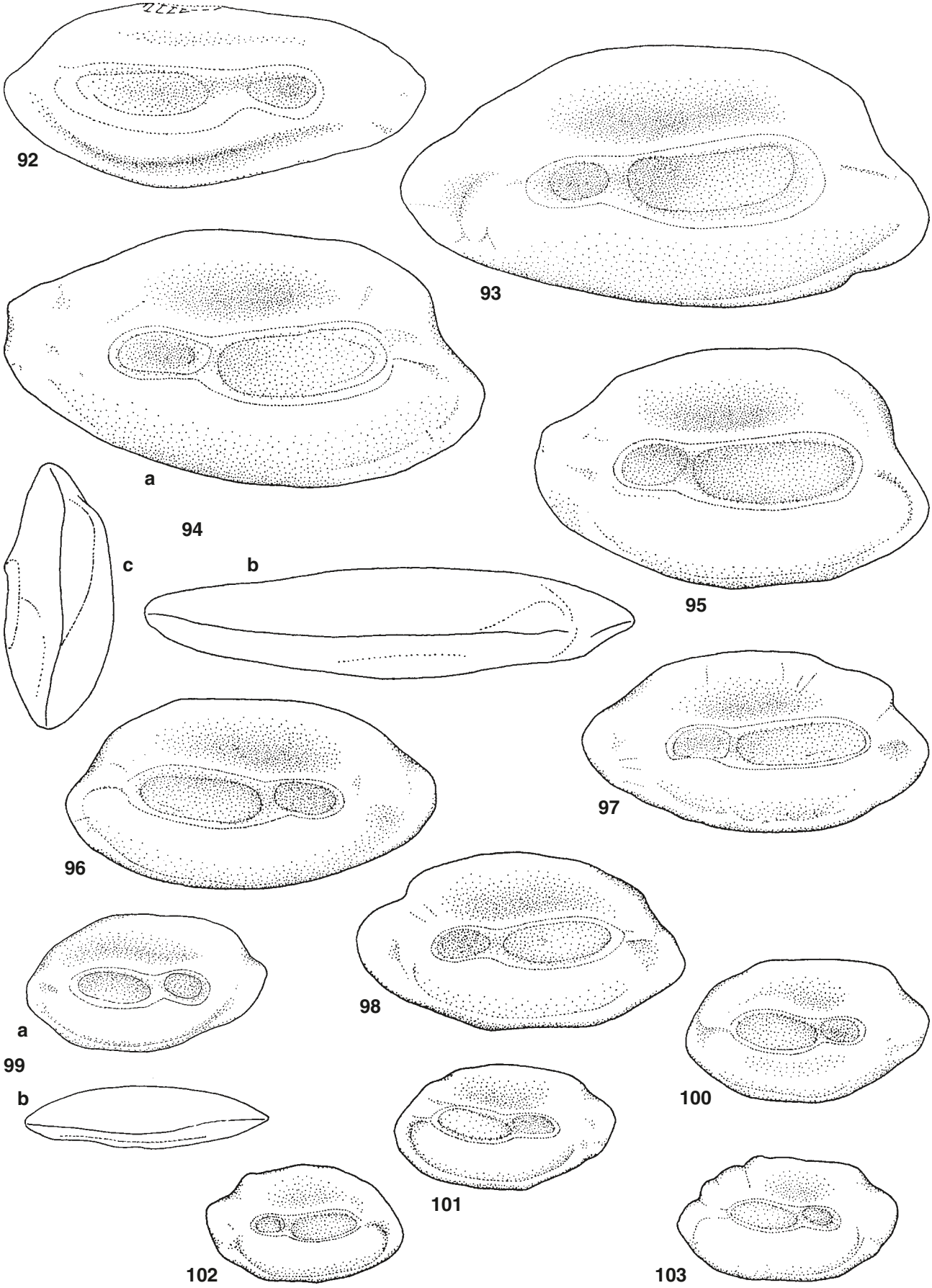


Abb. 92. *Bidenichthys capensis* BARNARD 1934, rezent, Südafrika (in »tide pools« vom Kap der Guten Hoffnung bis East London) (Coll. Schwarzhans, leg. ZMUC P. 77470). – 20 ×.

Abb. 93-103. *Bidenichthys crepidatus* (VOIGT 1926). **94**, Neotypus (BSP 1984 X 1118); **93**, (BSP 1984 X 1120); **95-103**, (BSP X 1984 1121-1129). – 20 ×.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1120	4,65	2,25	2,04	0,95
1118 (Neotypus)	4,25	2,15	1,95	
1121	3,45	2,05	1,68	
1122	3,25	1,65	1,94	
1123	3,05	1,55	1,94	
1124	2,85	1,5	1,87	
1125	2,3	1,2	1,88	0,6
1126	2,1	1,25	1,73	
1127	1,95	1,05	1,81	
1128	1,9	1,05	1,78	
1129	1,7	1,0	1,67	

Ontogenie und Variabilität: Kleinere Otolithen sind meist etwas gedrungener als die größeren, allerdings kommen auch dort immer wieder Ausreißer vor. Auch sind bei kleineren Otolithen die Ränder etwas unregelmäßig entwickelt und die Morphologie der Vorder- und Hinterenden noch nicht so ausgeprägt.

Diskussion: Neben *Plesiopoma otiosa* n. sp. ist *B. crepidatus* an der Lokalität Gerhartsreiter Graben die häufigste Art. VOIGT (1928) stellte diese Art anhand von aus Senongeschieben von Cöthen in Anhalt (Nordost-Deutschland) herausgelösten Otolithen auf. Auch wenn sein Originalmaterial im 2. Weltkrieg verlorengegangen ist und nach den Photographien zu urteilen das Typus-Material nicht optimal erhalten war, steht doch außer Frage, dass es sich bei diesen typischen Otolithen um die gleiche Art handeln muss. Möglicherweise ist diese Art auch aus dem Maastricht Nordamerikas bekannt (siehe HUDDLESTON & SAVOIE, 1983).

Bidenichthys ist von drei rezenten Arten bekannt – *B. capensis* BARNARD 1934 (Abb. 92) von der Küste Südafrikas sowie *B. beeblebroxi* PAULIN 1995 und *B. consobrinus* (HUTTON 1876), beide von Neuseeland – offensichtlich ein Refugium für dieses, im Sinne der Ophidiiformes, »lebende Fossil«. *Bidenichthys capensis* unterscheidet sich von der oberkretazischen Art *B. crepidatus* nur durch die etwas gestrecktere Gestalt und die terrassenartig abgesetzte Ventrallinie, beides in meinen Augen nur diagnostische Merkmale auf dem Artniveau. Aus dem Paleozän ist *Bidenichthys* von Lokationen aus Europa und den U.S.A. durch *B. lapierrei* (NOLF 1978) (syn. *Ogilbia lapierrei* NOLF 1978, ?syn. *Dinematichthys midwayensis* NOLF & DOCKERY 1993) gut bekannt. Diese Otolithen sind gestreckter als *B. crepidatus*. Eine weitere Art aus dem südenglischen Eozän stelle ich ebenfalls in diese Gattung: *B. sagittalis* (FROST 1934) (syn. *Ot.* (*Ophidiidarum*) *symmetricus* FROST 1934, syn. *Ot.* (*Pleuronectidarum*) *tenuis* FROST 1934), von *B. crepidatus* durch die etwas gestrecktere Gestalt und die kleinere Cauda unterschieden.

Zwar repräsentieren die Otolithen von *Bidenichthys* eine sehr ursprüngliche Morphologie innerhalb der Ophidiiformes, aber angesichts der Tatsache, dass mit *B. crepidatus* diese Gattung bereits aus der Oberkreide nachgewiesen ist, kann gefolgert werden, dass bereits im Maastricht die Diversifizierung der Bythitidae und damit der Ophidiiformes als Gesamtheit recht weit fortgeschritten ist. Daraus folgert, dass auch der Ursprung der Ophidiiformes deutlich weiter in die (Ober-)Kreide zurückreichen muss.

3.2.10 Ordnung Beryciformes

Unterordnung Berycoidei

Die Mehrzahl der beryciformen Skelett- und Otolithenfunde aus der Oberkreide gehören zur Unterordnung Berycoidei, die zusammen mit den Holocentroidei die artenreichste durch Otolithen nachgewiesene Gruppe darstellen. Individuenmäßig aber treten sie deutlich zurück.

Darunter beobachtet man eine Reihe von sehr speziellen, apomorphen Otolithen-Morphologien, die eindeutig ausgestorbene Familien repräsentieren – *Argyroberyx* und *Beauryia* (nahe Diretmidae), *Traunichthys* (nahe Melamphaidae) sowie *Sillaginocentrus*, *Traubiella* und *Pfeilichthys* (nahe Holocentridae). Diese Beobachtungen stimmen gut überein mit Skelettbefunden (bei Beryciformes ist am ehesten mit paralleler Taxonomie zwischen Otolithen- und Skelettfunden zu rechnen) und deuten darauf hin, dass in der Oberkreide die Beryciformes in etwa die gleichen ökologischen Bereiche bevölkerten, wie ab dem Alttertiär die Perciformes (und deren Verwandte), und auch eine vergleichbare funktionsmorphologische Adaption entwickelten. Diese funktionsmorphologisch bedingten Ähnlichkeiten zwischen beryciformen Skeletten der Oberkreide und rezenten perciformen sind in einigen Fällen so groß, dass PATTERSON (1964) sogar die Möglichkeit diskutierte, ob nicht der phylogenetische Ursprung der Perciformes direkt aus den verschiedenen Beryciformes-Lineages abzuleiten sei (einer Ansicht, der die Otolithenbefunde allerdings in den meisten Fällen widersprechen; siehe auch Kapitel 3.2.11).

NOLF & DOCKERY (1990), NOLF & STRINGER (1996) und NOLF (2003) beschreiben eine Reihe von Otolithen-Arten als Vertreter der Perciformes aus der Oberkreide, von denen meiner Meinung nach nur die wenigsten tatsächlich mit einiger Sicherheit von Perciformen stammen. Unter anderem sind viele Otolithen darunter, die ich als Beryciforme interpretiere. In den entsprechenden Beschreibungen der Arten wird dazu Stellung bezogen und noch einmal zusammenfassend in der Einleitung zu dem Kapitel der Perciformes.

Systematik der Berycoidei

In GREENWOOD et al. (1966) werden zu den Berycoidei die folgenden Familien gezählt: Diretmidae, Trachichthyidae, Korsogasteridae (zu den Trachichthyidae in KOTLYAR 1996), Anoplogasteridae, Berycidae, Monocentridae, Anomalopidae und Holocentridae. Die Holocentridae werden im folgenden Kapitel aufgespalten in die Familien Holocentridae und Myripristidae (Unterfamilien der Holocentridae in ichthyologischer Literatur) und bilden zusammen mit den neu aufgestellten Gattungen *Sillaginocentrus*, *Traubiella* und *Pfeilichthys*, die vermutlich eine ausgestorbene Familie repräsentieren, die Unterordnung Holocentroidei. Von allen Berycoidei-Familien sind rezente Otolithen bekannt.

Die Otolithen der Berycoidei, so wie diese Unterordnung hier verstanden wird, sind morphologisch sehr differenziert und zeigen viele unterschiedliche apomorphe Entwicklungen auf, die sie als ideales systematisch-phylogenetisches Werkzeug für diese Fische ausweisen. Da einige dieser, im Moment noch vorläufigen Auswertungen der Berycoidei-Otolithen-Morphologie Ergebnisse liefern, die von der traditionellen Betrachtungsweise abweichen, will ich diese im Folgenden

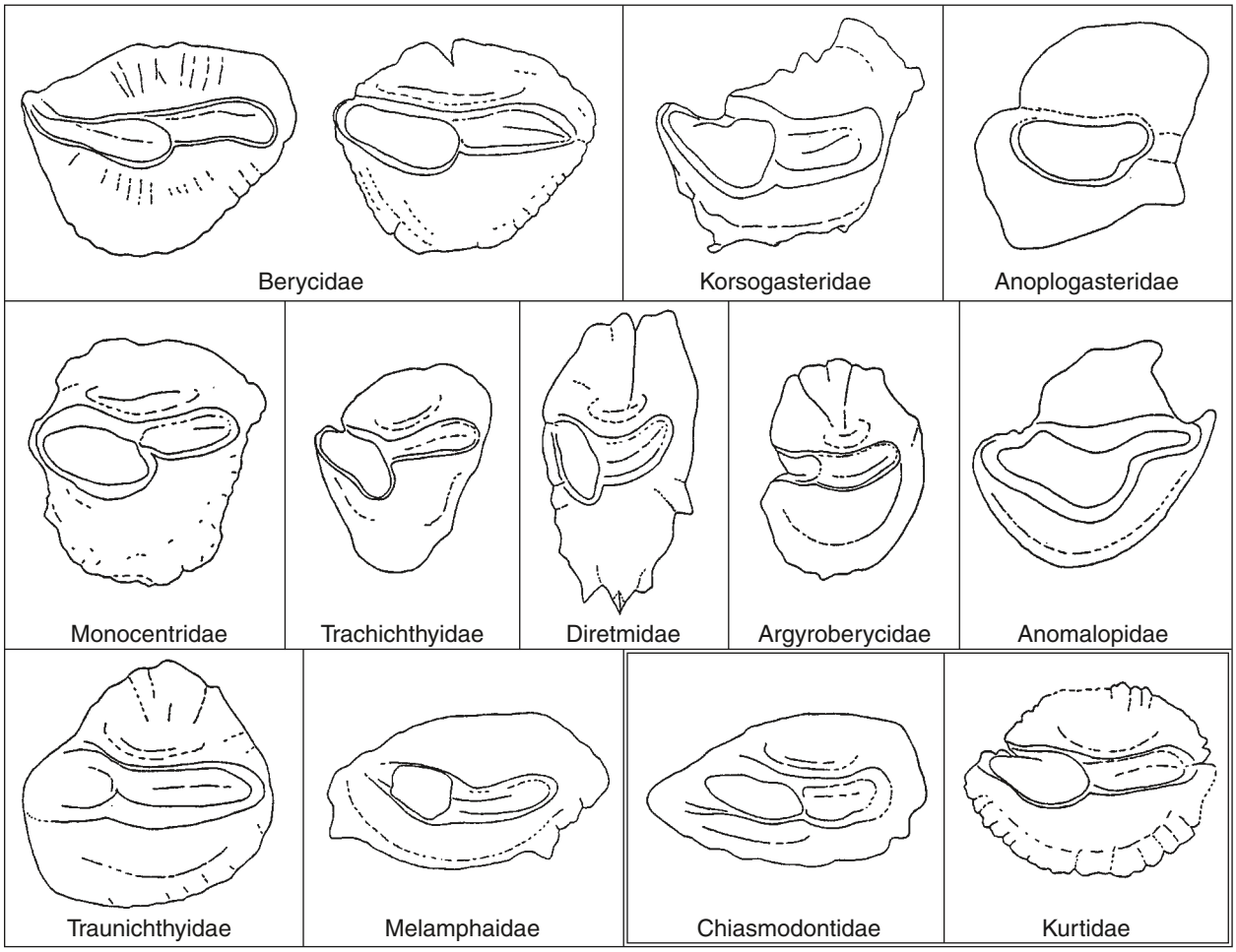


Abb. 104. **Berycoidei-Otolithen**; schematisierte Zeichnungen der jeweilig rechten Innenseite zur Verdeutlichung der unterschiedlichen morphologischen Typen. Dargestellt sind:
Obere Reihe: Berycidae, links *Beryx splendens*, rechts *Centroberyx affinis*; Korsogasteridae, *Hoplostethus intermedius*; Anoplogasteridae, *Anoplogaster cornutus*.
Mittlere Reihe: Monocentridae, *Cleidopus gloriamaris*; Trachichthyidae, *Trachichthys australis*; Diretmidae, *Diretmus argenteus*; fossile Familie nahe Diretmidae, *Argyroberyx dentatus*; Anomalopidae, *Photoblepharon steinitzi*.
Untere Reihe: fossile Familie nahe Melamphaidae, *Traunichthys pfeili* (Rostrum rekonstruiert); Melamphaidae (der Stephanoberycoidei), *Sio nordenskjoeldi*; doppelt eingerahmt zwei traditionell zu den Perciformes gerechnete Familien mit »berycoider Otolithen-Morphologie«: Chiasmodontidae, *Pseudoscopelus altipinnis*, Kurtidae, *Kurtus gulliveri*.

für jede einzelne Familie gesondert erörtern. Zur Verdeutlichung sind auf Abb. 104 schematisch die wesentlichen Otolithen-Typen der Berycoidei dargestellt.

Gemeinsam ist allen Otolithen der Berycoidei eine ausgeprägt heterosulcoide Sulcus-Organisation, dass heißt, das Ostium ist sehr viel weiter als die Cauda, meist auch deutlich kürzer, und zum Vorderrand geöffnet, während die Cauda schlanker und etwas vertieft ist, im Regelfall mit einem caudalen Colliculum, das ventral durch einen hervortretenden, scharfen Grat gekennzeichnet ist. Die Cauda ist meist gerade, oft aufwärts gerichtet, in seltenen Fällen am Ende zugespitzt (sonst gerundet) und ganz leicht abwärts geschwungen. Die Innenseite ist oft sehr flach, in der Regel mit ausgeprägter und weiter dorsalen Depression und nicht selten mit einer deutlichen Ventrallinie, die oft in einiger Entfernung vom Ventralrand des Otolithen verläuft. Ähnliche Otolithen findet man ansonsten nur bei plesiomorphen Zeiformes (die ja wohl von den Beryciformes abzuleiten sind) und sehr wenigen basalen Familien der Perciformes (etwa Chandidae, Acropomatidae und Apogonidae, sowie in besonders auffälliger Weise die Chiasmodontidae, Bathyclupeidae und Kurtidae). Eine gewisse prinzipielle Ähnlichkeit zeigen auch die hier als basale Myctophiformes interpretierten Otolithen von *Bavariscopelus*.

Berycidae: Die namengebende Familie Berycidae beinhaltet nach Analyse der Otolithen-Morphologie und in Einklang mit KOTLYAR (1996) wenigstens die beiden rezenten Gattungen *Beryx* CUVIER 1829 und *Centroberyx* GILL 1862. Die Otolithen der Berycidae sind charakterisiert durch einen symmetrisch trapezförmigen Umriss, wobei der gewölbte Dorsalrand die lange, und die gerade medioventrale Partie die kurze parallele Seite darstellen. Typisch ist auch das große und stark erweiterte Ostium, das bei der Gattung *Beryx* länger ist als die Cauda. Otolithen der Monocentridae und Trachichthyidae, beides basal verwandte Familien, unterscheiden sich durch die gedrungenere Gestalt; ebenso die der spezialisierten Diretmidae. Die ebenfalls verwandten Korsogasteridae unterscheiden sich durch die spezielle Ausbildung des Umrisses, der »schief trapezoidal« oder fünfeckig ist.

Monocentridae: Die kleine Familie der Monocentridae, die zwei monospezifische rezente Gattungen umfasst – *Monocentris* BLOCH & SCHNEIDER 1801 und *Cleidopus* DE VRIES 1883 – stellt mit Sicherheit einen spezialisierten »off shot« aus der Verwandtschaft der Berycidae dar. Ihre Otolithen sehen aus wie etwas »zusammengepresste« Berycidae-Otolithen. Ein wahrscheinlich autapomorphes Merkmal stellt die reduzierte Mündung des Ostium dar.

Sichere fossile Nachweise sind kaum bekannt: *Austrocentris* SCHWARZHANS 1980, eine monospezifische fossile Gattung aus dem Oligozän von Süd-Australien, die auch die typische reduzierte Mündung des Ostium zeigt. Ein weiterer möglicher fossiler Monocentridae ist *M. subrotundus* KOKEN 1891 aus dem Unteroligozän von Norddeutschland, welche wahrscheinlich auch eine fossile Gattung repräsentiert.

Diretmidae: Die Diretmidae sind eine andere kleine, spezialisierte Familie von Tiefseefischen, die entweder einen Seitenzweig aus der Verwandtschaft der Berycidae oder der Trachichthyidae s. str. darstellen. Diretmidae-Otolithen sind extrem hoch und gedrungen (der Index L : H ist immer deutlich geringer als 1) und die Innenseite ist deutlich konvex in der horizontalen Richtung. Von den drei rezenten Gattungen – *Diretmus* JOHNSON 1863 (eine Art), *Diretmichthys* KOTLYAR 1990 (eine Art) und *Diretmoides* POST & QUERO 1981 (zwei Arten) – sind Otolithen bekannt.

Bisher ist nur eine fossile Art bekannt – *Diretmus primus* n. sp. – aus der Oberkreide Bayerns.

Argyroberyx* und *Beauryia: In der Oberkreide Bayerns und Kärntens treten Otolithen auf, die ich als einen frühen spezialisierten Seitenzweig aus der Verwandtschaft der Diretmidae interpretiere, und die vermutlich eine fossile Familie repräsentieren. Die Otolithen von *Argyroberyx* n. gen. und *Beauryia* n. gen. fallen durch die extreme Reduzierung des Ostium und die gedrungene Gestalt auf sowie eine in der horizontalen Richtung ebenfalls deutlich konvexen Innenseite.

Trachichthyidae: In die Familie der Trachichthyidae werden in ichthyologischer Literatur fast einhellig mehrere Gattungen zusammengefasst, die nach ihrer Otolithen-Morphologie wenigstens zwei ganz unterschiedlichen phylogenetischen Lineages angehören dürften. Darum will ich hier die Trachichthyidae auf die namensgebende Gattung *Trachichthys* SHAW & NODDER 1799 beschränken. Andere, traditionell hierher gezählte Gattungen habe ich, unter Vorbehalt, in die Familie Korsogasteridae separiert. Die Otolithen von *Trachichthys* sind ähnlich gedrungen wie diejenigen der Monocentridae, aber nicht so stark wie die der Diretmidae. Das deutlich erweiterte Ostium mündet am Vorderrand, ganz unterschiedlich von den Monocentridae. Ähnlich wie bei den Korsogasteridae und Diretmidae ist die Cauda sehr stark aufwärts gebogen.

Eindeutige fossile Otolithen-Nachweise gibt es nicht. Möglicherweise gehört BRZOBOHATY's *Antigonia holzknechti* BRZOBOHATY 1986 aus dem Unteroligozän von Tschechien hierher.

Die Otolithen der Trachichthyidae zeigen eine Reihe von Übereinstimmungen mit denjenigen der Antigoniidae, der am meisten plesiomorphen Familie der Zeiformes. Auf die Ähnlichkeit der Antigoniidae-Otolithen mit typischen Berycoidei wies bereits STINTON 1967 hin und schlug vor, die Antigoniidae zu den Beryciformes zu zählen. Wenn man die stark divergente Otolithen-Morphologie der Zeiformes betrachtet (siehe Kapitel 3.2.10 zur weiteren Diskussion) und darüber hinaus *Antgonia* als einen plesiomorphen Zeiformen versteht, kann im Sinne einer »vertikalen« Phylogenie die Lösung eigentlich nur heißen, die Zeiformes als eine Unterordnung der Beryciformes zu verstehen. Im übrigen könnten die Beobachtungen an der Otolithen-Morphologie auch dazu führen, dass nicht *Antigonia* sondern *Trachichthys* als der am meisten plesiomorphe »Zeiforme« aufgefasst werden könnte.

Korsogasteridae: Die namensgebende Gattung *Korsogaster* PARR 1933 wird als Synonym von *Hoplostethus* aufgefasst (NELSON 1984), weshalb der Familien-Name vermutlich revidiert werden muss. Die folgenden Gattungen, von denen Otolithen bekannt sind stelle ich vorläufig in die erweiterte Familie Korsogasteridae: *Gephyroberyx* BOULENGER 1902, *Hoplostethus* CUVIER 1829, *Leiogaster* WEBER 1913, *Optivus* WHITLEY 1947, *Parinoberyx* KOTLYAR 1984, *Sorosichthys* WHITLEY 1945 und *Paratrachichthys* WAITE 1899. Ihnen allen ist gemein eine plane Innenseite und eine relativ gestreckte Gestalt mit einem fünfeckigen bis »verschoben trapezoidalen« Umriss, bedingt durch ein reduziertes Dorsalfeld. Auch das Ostium tendiert zur Reduzierung seiner Breite. Diese Otolithen repräsentieren meiner Meinung nach einen in sich gut definierten mit *Trachichthys* nicht verwandten »off shot« der Berycidae.

Fossile Otolithen der Gattungen *Hoplostethus* und *Paratrachichthys* sind seit dem Alttertiär gut bekannt. Dazu kommen eine Reihe kürzlich beschriebener Arten aus der Oberkreide und dem Paleozän der U.S.A. und der Pyrenäen, die alle eng verwandt zu sein scheinen und vermutlich einer fossilen Gattung aus der Nähe von *Hoplostethus* angehören – genus *Trachichthyidarum stringeri* NOLF & DOCKERY 1993 aus dem Paleozän der U.S.A., genus *Trachichthyidarum coffeesandensis* NOLF & DOCKERY 1993 aus dem Campan der U.S.A., genus *Trachichthyidarum oscitans* NOLF & STRINGER 1996 aus dem Maastricht der U.S.A. und genus *Trachichthyidarum causae* NOLF 2003 aus dem Santon der Pyrenäen.

Anoplogasteridae: Eine aberrante monogenerisch/monospezifische Tiefseefamilie mit ebenso aberranten Otolithen. Die gestreckte, »verschoben trapezoidale« Gestalt des Otolithen, seine plane Innenseite und der Umriss des medialen Sulcus mit den verschmolzenen Colliculi legen eine mögliche Verwandtschaft mit den Korsogasteridae nahe.

Anomalopidae: Eine kleine spezialisierte Familie der Berycoidei, deren Otolithen- und speziell Sulcus-Morphologie keine engere Verwandtschaft mit der Beryciden-Gruppe oder der Trachichthyidae-Zeiformes-Gruppe nahelegt.

Traunichthys: Diese neu aufgestellte fossile auf Otolithen basierende Gattung aus dem Maastricht Oberbayerns zeigt sehr charakteristische beryciforme Otolithen, die nichts desto trotz von allen rezenten Berycoidei-Otolithen derart abweichen, dass sie wahrscheinlich eine eigene phylogenetische Lineage repräsentiert, möglicherweise basal verwandt mit den Stephanoberycoidei, an die sie in einigen Aspekten erinnern.

Neben den hier näher behandelten Familien könnten möglicherweise eine Reihe weiterer Fische der Verwandtschaft der Berycoidei zu zurechnen sein. Auf die Zeiformes wurde bereits eingegangen und weitere Details werden im Kapitel 3.2.10 diskutiert. Als spezialisierter Seitenzweig der Beryciformes kommen auch die Lampridiformes in Frage (siehe Kapitel 3.2.11). Erwähnt werden sollen aber auch die »erweiterten« Stephanoberycoidei (siehe NOLF 1985), inklusive der Familien Barbourisiidae und Rondeletiidae,

sowie Cetomimidae. In der verwandtschaftlichen Beziehung deutlich abgesetzt sind die Polymixioidei und Holocentroidei. Diese beiden Unterordnungen, speziell die Polymixioidei, könnten den Perciformes nahe stehen.

Zu erwähnen bleibt noch, dass neben den Berycoidei und deren rezenten Verwandten eine recht große Anzahl oberkretazischer beryciformer Skelettfunde beschrieben worden sind, die ich aufgrund fehlender Kenntnisse von Otolithen in situ nicht in das phylogenetische Modell der Analyse der Otolithen-Morphologie einpassen kann. Nach PATTERSON 1964 und GAYET 1982 verteilen sich diese Funde auf die Familien Berycidae, Trachichthyidae und/oder Korsogasteridae (inklusive einer fossilen Unterfamilie Lissoberycinae GAYET 1982) und Sphenocephalidae innerhalb der Berycoidei. Neben Vertretern der Polymixioidei und Holocentroidei (letztere werden im nächsten Kapitel besprochen) stellte PATTERSON 1964 vier aberrante monogenerische Familien zu einer fossilen Unterordnung Dynopterygoidei zusammen. Es ist ungewiss, inwieweit nicht unter den aberranten fossilen Otolithen-Formen, wie zum Beispiel *Argyroberyx*, *Beauryia* oder *Traunichthys*, Vertreter dieser Unterordnung enthalten sind. Auch scheint mir fraglich, ob diese vier sehr spezialisierten auf Skelettbefunden begründeten Familien überhaupt untereinander verwandt sind. Die Dinopterygidae erinnern an Holocentroidei, die sehr hochrückigen Pycnosteroidae an die Diretmidae (Berycoidei), die Aipichthyidae ebenfalls an Diretmidae (Berycoidei) oder Veliferidae (Lampridiformes) und die Pharmacichthyidae sind so weitgehend spezialisiert, dass sie nur eine Ähnlichkeit, die möglicherweise funktionsmorphologisch-adaptiv bedingt ist, aufweisen, nämlich zu den Tetraodontiformes.

Familie Berycidae

Unter der generischen Zuordnung *Trachichthodes* GILCHRIST 1903 oder *Centroberyx* GILL 1862 sind zahlreiche Berycidae-Otolithen seit dem Alttertiär beschrieben worden, wenn auch in der Vergangenheit meist zu den Trachichthyidae gezählt. In neuerer Literatur (PATTERSON 1964, MASUDA et al. 1984, NOLF 1985, KOTLYAR 1996) wird *Centroberyx* zu den Berycidae gezählt und *Trachichthodes* sowie *Austroberyx* als jüngere Synonyma von *Centroberyx* verstanden. Otolithen der Typusart von *Centroberyx* (*C. lineatus*) sind bekannt, aber nicht diejenigen der Typusart von *Trachichthodes* (*T. spinosus*), einer Art, die sehr eng verwandt oder möglicherweise synonym ist mit *C. lineatus* (für eine ausführlichere Diskussion verweise ich auf STINTON 1963 und PATTERSON 1964; in SCHWARZHANS 1980 ist der taxonomische Tatbestand falsch dargestellt). Von *C. affinis* (Typus-Art von *Austroberyx*) und *C. gerrardi* sind Otolithen bekannt (abgebildet in SCHWARZHANS 1980), ebenso von *C. australis* SHIMIZU & HUTCHINS 1987 und diese unterscheiden sich in den Proportionen von Sulcus und Umriss deutlich von denen der beiden rezenten *Beryx*-Arten.

Weitere fossile Nachweise der Berycidae sind unsicher. Wahrscheinlich gehört die durch zahlreiche Skelettfunde aus der Oberkreide belegte Gattung *Hoplopteryx* AGASSIZ 1838 zu den Berycidae. Die fossile Gattung *Egregioberyx* SCHWARZHANS 1980 ist durch zwei Otolithen-Arten aus dem Eozän Neuseelands und Südaustraliens bekannt. Ihre Morphologie zeigt Merkmale sowohl der Berycidae (*Centroberyx*) als auch der Korsogasteridae (z. B. *Hoplostethus*), so dass *Egregioberyx* vielleicht eher eine sehr plesiomorphe Gattung der Korsogasteridae darstellt.

Gattung *Centroberyx* GILL 1862

Centroberyx teumeri (VOIGT 1926)

(Abb. 105a-c, 106a-c, 107, 108a-d, 109, 110)

syn. 1926 *Ot. (Sparidarum) teumeri* VOIGT – Fig. 14-16
? syn. 1926 *Ot. (Sparidarum) senoniensis* VOIGT – Fig. 17-19
? syn. 2003 *Centroberyx antiquus* NOLF – plate 1, Fig. 4-7

Material: 34 Exemplare, davon 31 im ontogenetischen Stadium 1 (Abb. 108-110 – BSP 1984 X 1136-1138 und ohne Abb. 1 Otolith – BSP 1984 X 1139 und 27 weitere – BSP 1984 X 1140), Gerhartsreiter Graben, FP 1, 2 Exemplare im Stadium 2 (Abb. 106 – Neotypus, BSP 1984 X 1133 und Abb. 107 – BSP 1984 X 1135), Gerhartsreiter Graben, FP 1 und 1 Exemplar im Stadium 3 (Abb. 105 – BSP 1984 X 1134), Gerhartsreiter Graben, FP 2.

Neotypus: Abb. 106 (Stadium 2), Gerhartsreiter Graben, FP 1; BSP 1984 X 1133.

Diagnose (beruhend auf dem Neotypus): Gedrungene, fast quadratische Otolithen mit kurzem massivem Rostrum. Die Ränder sind glatt. Ostium kaum kürzer als Cauda und nicht sehr stark erweitert. Cauda etwas nach oben gerichtet und spitz auslaufend.

Vorbemerkung: Da Otolithen der Gattung *Centroberyx* ausgeprägte ontogenetische Veränderungen aufweisen (3 ontogenetische Stadien, siehe SCHWARZHANS 1980), werden die folgenden Kurzbeschreibungen in die drei ontogenetischen Stadien aufgegliedert (damit erübrigt sich das Kapitel Variabilität und Ontogenie).

Ontogenetisches Stadium 1 (juvenil); Abb. 108-110: Relativ dünne, gestreckte Otolithen mit in etwa ovalem Umriss. Während das Rostrum breit gerundet ist, ist das weniger deutlich gerundete Hinterende deutlich nach dorsal verschoben. Der Dorsalrand ist grobgewellt und der Ventralrand manchmal auch fein. Die Außenseite ist radial gefurcht mit einem schwachen postzentralen Umbo. Der Sulcus liegt deutlich supramedian, wobei das Ende der Cauda gerade und zugespitzt ist.

Ontogenetisches Stadium 2 (subadult); Abb. 106-107: Otolithen deutlich höher, gedrungener, mehr quadratisch im Umriss. Das Rostrum ist abgestumpft; Excisura und Antirostrum sind etwas stärker entwickelt. Die Ränder sind glatt und der Otolith erscheint insgesamt etwas dicker, wobei aber der postzentrale Umbo auf der nun gleichmäßiger konvexen Außenseite verschwunden ist. Auf der Innenseite ist das Dorsalfeld etwas breiter entwickelt und das Ende der etwas aufwärts gerichteten Cauda ist zugespitzt.

Ontogenetisches Stadium 3 (adult); Abb. 105: Otolithen erscheinen wieder etwas abgerundeter im Umriss und auch wieder etwas dünner. Excisura und Antirostrum sind noch stärker entwickelt. Das Hinterende des Otolithen ist von einer mehr dorsalen zu einer nahezu medianen Position gerutscht. Die Ränder sind glatt. Auf der Innenseite ist die Cauda nun am Ende gerundet und ganz leicht geschwungen.

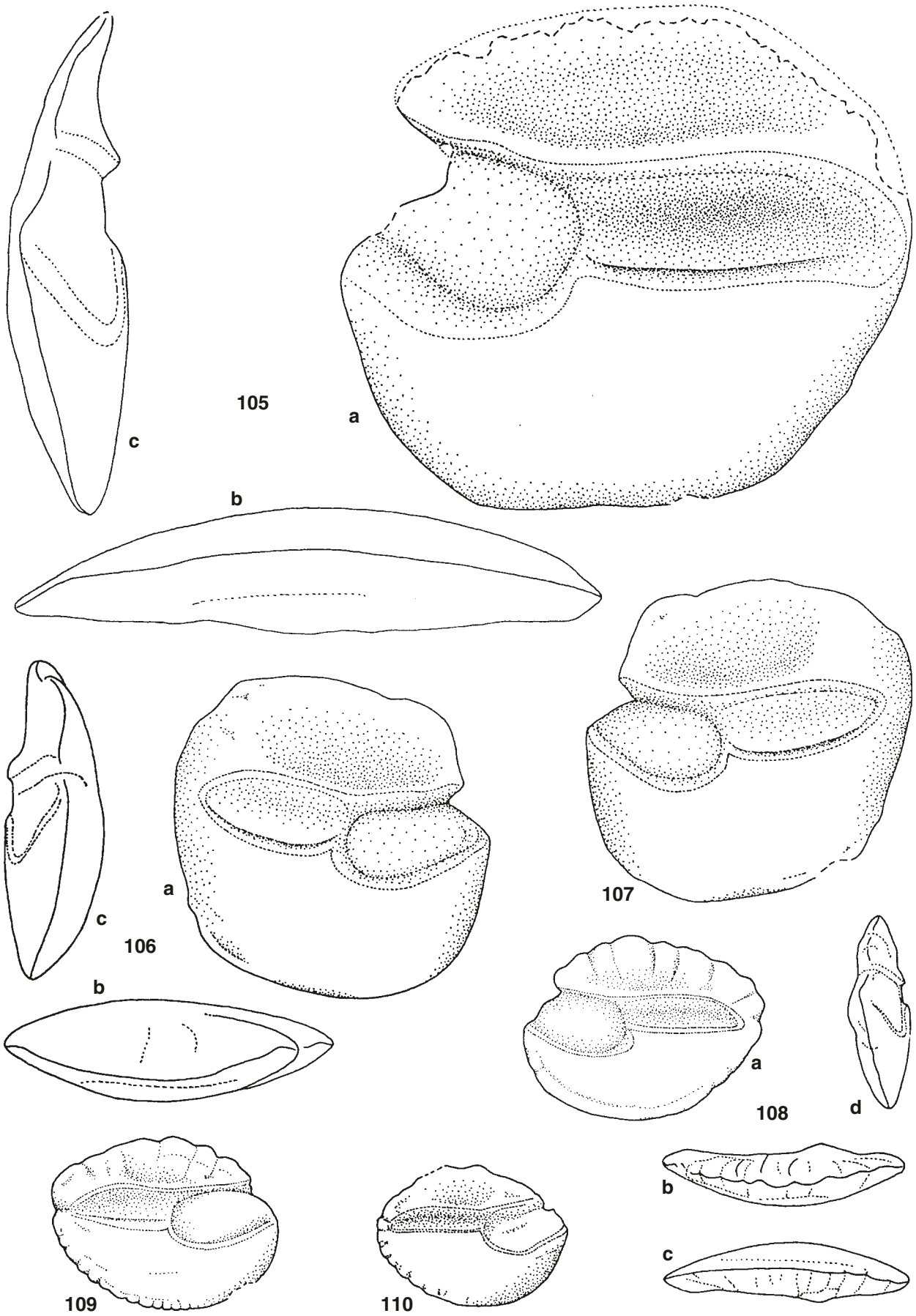


Abb. 105-110. *Centroberyx teumeri* (VOIGT 1926). Neotypus (BSP 1984 X 1133) – Gerhartsreiter Graben, FP 1, ontogenetisches Stadium 2, 20 ×; **105**, (BSP 1984 X 1134) – Gerhartsreiter Graben, FP 2, ontogenetisches Stadium 3, 8 ×; **106**, **107** (BSP 1984 X 1135) – Gerhartsreiter Graben, FP 1, ontogenetisches Stadium 2, 20 ×; **108-110** (BSP 1984 X 1136-1138) – Gerhartsreiter Graben, FP 1, ontogenetisches Stadium 1, 20 ×.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1134	12,8	11,1	1,15	2,75
1135	2,8	2,7	1,04	
1133 (Neotypus)	2,8	2,75	1,03	0,85
1136	2,05	1,55	1,30	0,5
1137	1,95	1,54	1,33	
1138	1,65	1,20	1,36	

Diskussion: Die extremen ontogenetischen morphologischen Veränderungen an Otolithen der Gattung *Centroberyx*, wie sie an rezentem Vergleichsmaterial von *C. affinis* (GÜNTHER 1859) und an der alttertiären Art *C. ingens* (KOKEN 1891) zu beobachten sind, haben in älterer paläichthyologischer Literatur zur Aufstellung zahlreicher Arten geführt, die häufig nur auf unterschiedlichen ontogenetischen Stadien ein und derselben Art beruhen dürften. Als vorläufig valide sehe ich die folgenden fossilen Arten an:

C. fragilis SCHWARZHANS 2003 aus dem Paleozän von Dänemark und Grönland.

C. ingens (KOKEN 1891), ursprünglich aus dem Unteroligozän Norddeutschlands beschrieben anhand von Otolithen des Stadiums 3, fällt durch seinen bereits »sehr modern« anmutenden, trapezoidalen Umriss auf. Diese Art ist auch unter folgenden Synonyma aus dem nordeuropäischen Eozän bekannt:
syn. *Ot. (Apogonidarum) circularis* SHEPHERD 1916 (Stadium 1+2)
syn. *Trachichthodes weileri* NOLF 1971 (Stadium 1)
? syn. *Trachichthodes pattersoni* NOLF 1974 (Stadium 2)
syn. *Hoplostethus densus* STINTON 1978 (Stadium 3)
syn. *Paratrachichthys angulatus* STINTON 1978 (Stadium 2)
syn. *Centroberyx rotundus* STINTON 1978 (Stadium 2)
syn. *Centroberyx elegans* STINTON 1978 (Stadium 1)
genus *Monocentridarum subrotundus* KOKEN 1884 gehört entgegen der von SCHWARZHANS 1980 geäußerten Vermutung nicht in die Synonymie von *C. ingens*, wie eine Einsicht in vorher mir unbekanntem Material von der Typlokalität Lattorf erwiesen hat).

C. integer (KOKEN 1885) aus dem Paleozän von Dänemark.

C. pulcher (SCHWARZHANS 1980) aus dem Eozän von Neuseeland (Stadium 1 und 2).

C. salebrosus (STINTON 1957) aus dem Oligozän/Miozän von Südaustralien (wahrscheinlich Stadium 3).

Die ontogenetischen Veränderungen von *C. teumeri* liegen in etwa in dem Rahmen der anderen Arten.

Die von VOIGT (1926) als *Sparidarum teumeri* beschriebenen Otolithen sind nach seinen Photographien zwar nicht sehr gut erhalten, aber dennoch habe ich kaum Zweifel, dass diese gedrungenen Otolithen von 2,3 mm bis 5 mm Länge in das ontogenetische Stadium 2 der aus Bayern beobachteten Art fallen. Die bis zu 12 mm langen von VOIGT als *Sparidarum senoniensis* beschriebenen Otolithen waren wahrscheinlich noch schlechter erhalten und stellen vermutlich Otolithen des ontogenetischen Stadiums 3 von *C. teumeri* dar. LIEBUS hat unter der Bezeichnung *Percidarum guttaringensis* 1927 aus dem Senon von Kärnten zwei sehr kleine (0,9-1,2 mm Länge) Otolithen beschrieben, die wahrscheinlich auch einen Berycidae aus der Verwandtschaft von *Centroberyx* repräsentieren. Nach seinen schematischen Zeichnungen zu urteilen, waren die Otolithen stark erodiert, und da zudem das Typmaterial verschollen ist, empfehle ich, die Art *P. guttaringensis* zu verwerfen. Zukünftige Untersuchungen an der Typuslokalität in Kärnten könnten unter Umständen erbringen, dass es sich auch hierbei um ein Synonym von *C. teumeri* handelt. Ein weiterer Berycidae-Otolith, *Lycoclupea menakiae* GOWDA 1967 (trotz des Namens kein Clupeiformer!), wurde aus dem Cenoman von Indien beschrieben. Hierbei handelt es sich um einen sehr kleinen, fast runden Otolithen (Stadium 1; Länge 2,12 mm) aus der Verwandtschaft um *Centroberyx*, der durch seinen relativ schmalen Sulcus auffällt. Zwar könnte dieser Otolith eine fossile Berycidae Gattung repräsentieren, aber da es sich um ein juveniles Exemplar ohne ausreichend entwickelte diagnostische Merkmale handelt, möchte ich empfehlen, den etwas unglücklich gewählten fossilen Gattungsnamen *Lycoclupea* GOWDA 1967 nicht zu verwenden, sondern diese Art in offener generischer Nomenklatur zu belassen als genus *Berycidarum menakiae*.

Familie Diretmidae

Gattung *Diretmus* JOHNSON 1863

Diretmus primus n. sp.

(Abb. 111a-c, 112a-c)

Derivatio nominis: primus (lat.) = erster; dieser Otolith stellt den ersten fossilen Nachweis der Familie Diretmidae dar.

Holotypus: Abb. 112; BSP 1984 X 1141.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 1 Exemplar, (Abb. 111 – BSP 1984 X 1142) topo- und stratitypisch.

Diagnose: Otolith gedrungen, sehr hoch. Ostium fast doppelt so weit wie Cauda. Cauda deutlich aufwärts gebogen, nicht sehr dicht am Hinterrand endend, mit charakteristisch geschwungenem, dorsalen Rand. Area rund, tief, dorsal geöffnet.

Beschreibung: Es liegen zwei große, randlich geringfügig durch Erosion angegriffene Otolithen vor, die sehr gedrungen und deutlich höher als lang sind. Der Ventralrand ist tief und etwas stärker ausgebogen als der Dorsalrand. Vorder- und Hinterrand des Otolithen sind kaum gebogen und fast senkrecht abgestutzt. Rostrum, Antirostrum und Excisura sind extrem reduziert. Alle Ränder sind glatt, nur der Ventralrand ist gelegentlich weit gewellt.

Die Innenseite ist in der vertikalen Richtung plan und in der Längsrichtung merklich konvex und trägt einen deutlich supramedian gelegenen Sulcus, der in einiger Entfernung vom Hinterrand endet. Er ist unterteilt in ein kurzes und weites, nach vorne etwas verjüngendes Ostium und eine schmalere, deutlich aufwärtsgekrümmte Cauda, deren dorsaler Rand merkwürdig geschwungen ist. Über dem zentralen Teil der Cauda befindet sich eine fast kreisrunde, nach dorsal geöffnete, tiefe Area. Auf dem glatten Ventralfeld verläuft randnah eine undeutliche Ventrallinie.

Die Außenseite ist schwach konvex, glatt, mit einem angedeuteten inframedianen Umbo. Alle Ränder sind scharf.

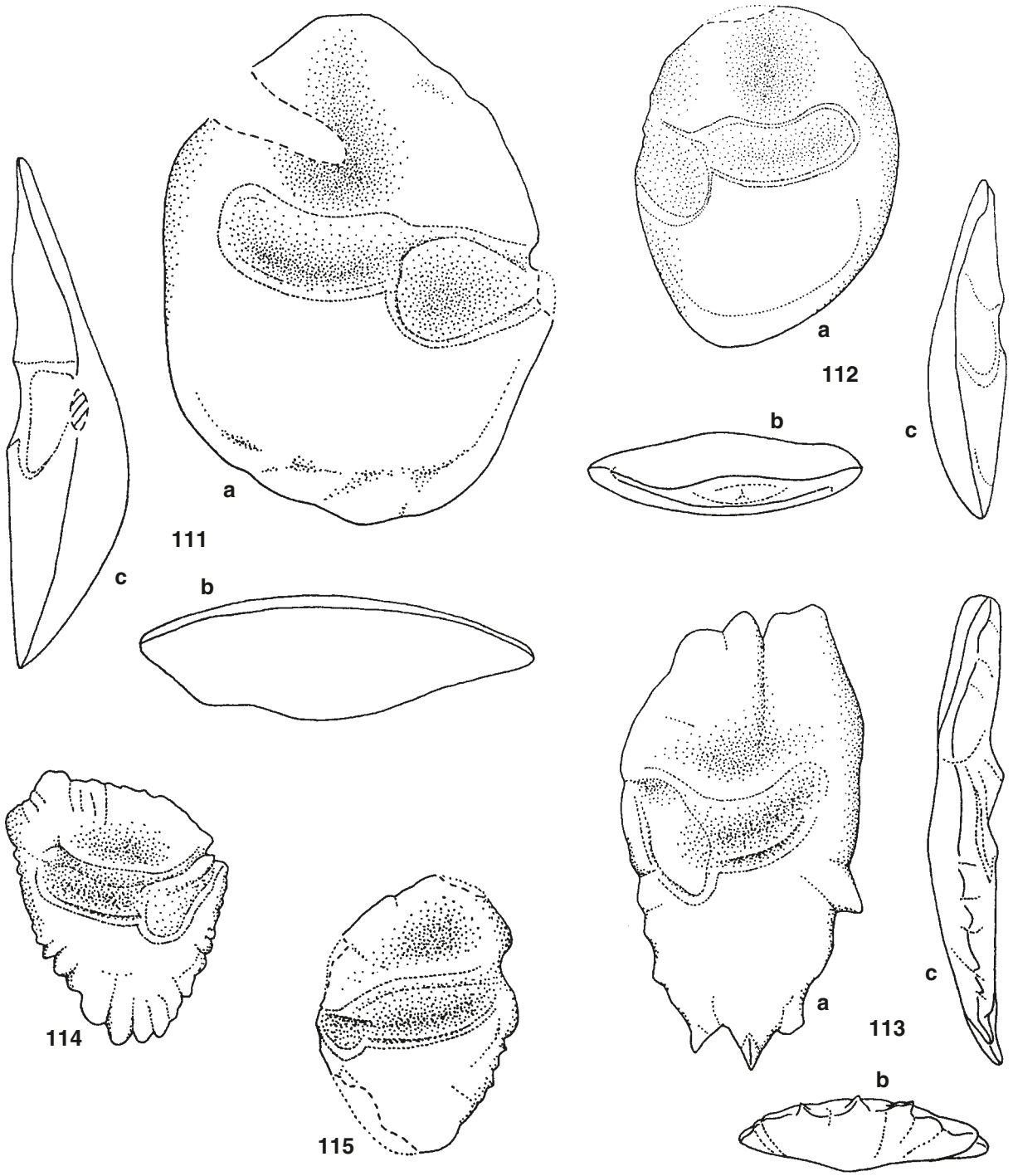


Abb. 111-112. *Diretmus primus* n. sp. 112, Holotypus (BSP 1984 X 1141); 111, Paratypus (BSP 1984 X 1142). – 8 ×.

Abb. 113. *Diretmus argenteus* JOHNSON 1863, rezent, off New South Wales, Australien (mesopelagisch in allen Ozeanen, tropisch-subtropisch, hauptsächlich in 500-700 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans). – 8 ×.

Abb. 114. *Diretmoides pauciradiatus* (WOODS 1973), rezent, 02° S 18° W (mesopelagisch in allen Ozeanen, tropisch-subtropisch, meist unterhalb 500 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. ISH). – 8 ×.

Abb. 115. *Diretmichthys parini* (POST & QUERO 1981), rezent, 26°49'N 14°09'W (mesopelagisch in allen Ozeanen, tropisch-gemäßigt, meist unterhalb 500 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. ISH). – 3 ×.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1142	7,9	9,7	0,81	2,35
1141 (Holotypus)	5,2	6,7	0,77	1,55

Diskussion: Die gedrungene Gestalt unterscheidet *D. primus* von der parallel vorkommenden Art *Centroberyx teumeri* (Berycidae). Das deutlich erweiterte Ostium schließt die Möglichkeit aus, dass es sich hier um besonders große Exemplare von *Argyroberyx dentatus* handeln könnte. Bei der noch nicht ausreichend gut definierten Art *Antigonia*

supracretacea (Antigoniidae) sind der zerlappte Dorsalrand und die ziemlich gerade bis direkt an den Hinterrand reichende Cauda sichere Unterscheidungsmerkmale.

Die gedrungene, hohe Gestalt, das vergleichsweise kurze Ostium und die aufwärts gebogene Cauda sowie die extrem reduzierte Rostralpartie charakterisieren *D. primus* eindeutig als einen fossilen Vertreter der Diretmidae, was auch gleichzeitig der erste fossile Nachweis dieser Familie ist. Die rezenten Otolithen von *Diretmus argenteus* (Abb. 113a-c) sind extrem hochrückig und zeigen ein stark erweitertes Ostium mit reduzierter Mündung. *Diretmoides pauciradiatus* (Abb. 114) und *Diretmichthys parini* (Abb. 115) – sind etwas weniger hochrückig, bedingt durch einen flacher gebogenen Dorsalrand und zeigen eine Tendenz, sowohl Höhe als auch Länge des Ostium zu reduzieren. *Diretmus primus* nimmt morphologisch eine Zwischenstellung ein: die nicht ganz so gedrungene Gestalt erinnert an *Diretmoides*, das stark erweiterte Ostium an *Diretmus*. Wegen letzterem Merkmal habe ich mich entschlossen, die Oberkreide-Otolithen zu *Diretmus* zu stellen. Der merkwürdig geschwungene dorsale Rand der Cauda, der in dieser Weise weder von *Diretmus* noch von *Diretmoides* oder *Diretmichthys* geläufig ist, könnte aber unter Umständen darauf hinweisen, dass wir es hier mit einer plesiomorphen Art (und Gattung) zu tun haben, die älter ist als die Dichotomie, die zu den drei rezenten Gattungen geführt hat.

Familie indet. nahe Diretmidae

Zu dieser Gruppe, die vermutlich eine fossile Familie darstellt, rechne ich die beiden im Folgenden beschriebenen neuen Gattungen *Argyroberyx* und *Beauryia*, die bislang ausschließlich aus der Oberkreide bekannt geworden sind.

Meiner Meinung nach handelt es sich hierbei um eine sehr aberrante Gruppe der Berycoidei aus der Verwandtschaft der Diretmidae. Die beiden Gattungen zeigen sehr gedrungene und extrem hohe Otolithen wie die der Diretmidae, aber mit dem wesentlichen Unterschied, dass das Ostium gegenüber der Cauda nicht erweitert ist. HECHT & HECHT (1979) wiesen darauf hin, dass die ebenfalls extrem gedrungenen und hohen Otolithen der Gattung *Argyropelecus* GILBERT & KRAMER 1897 und die etwas weniger hohen Otolithen von *Argyripnus* GILBERT & KRAMER 1897 (Familie Sternoptychidae) denen der Diretmidae sehr ähneln. NOLF (1985) stellte die nun zur Typusart der Gattung *Argyroberyx* gewählte *Ot. (Ganoidarum) dentatus* LIEBUS 1927 in einer Art »Generalrevision« der bis dato beschriebenen fossilen Otolithen-Arten zur Gattung *Argyropelecus*.

Natürlich ist die Ähnlichkeit von Sternoptychidae- mit Diretmidae-Otolithen nur eine Konvergenz. Diese Familie gehören zu verwandtschaftlich weit entfernten Ordnungen, nämlich zu den Stomiiformes bzw. Beryciformes.

Das schmale, nicht erweiterte Ostium bei den Otolithen von *Argyroberyx* und *Beauryia* suggeriert am ehesten eine mögliche Verwandtschaft mit *Argyropelecus* und ist eigentlich auch das wesentliche Merkmal, das zunächst gegen eine Einordnung dieser Otolithen in die Berycoidei spricht. Diesem Umstand Rechnung tragend habe ich auch den Namen *Argyroberyx* gewählt. Es gibt aber drei wesentliche Gründe, die gegen eine Einordnung der fraglichen oberkretazischen Otolithen in die Familie Sternoptychidae spricht.

1. Die Sternoptychidae sind kleine Fische und die Höhe ihrer Otolithen, speziell von der Gattung *Argyropelecus*, überschreitet selten 1 mm und meines Wissens in keinem Fall 2 mm. Die fossilen Otolithen von *Beauryia* und *Argyroberyx* allerdings liegen alle in der Größenordnung von 2-3 mm Höhe und von *Argyroberyx dentatus* liegt mir ein nicht ganz vollständiges Exemplar vor, das ursprünglich sicher größer war als 5 mm.
2. *Argyripnus* und *Argyropelecus* zeigen einen medianen bis inframedianen Sulcus, während er bei *Argyroberyx* und *Beauryia* ähnlich wie bei den meisten Berycoidei eher supramedian gelegen ist.
3. Bei *Argyropelecus* und *Argyripnus* ist das Ostium etwa so lang wie die Cauda und deutlich vertieft, wobei diese Vertiefung gegen die Cauda spitz ausläuft. Die dorsale Begrenzung des Sulcus ist sehr unscharf. Otolithen von *Argyroberyx* hingegen zeigen ein sehr kurzes, nicht zusätzlich vertieftes Ostium und eine dorsal deutlich begrenzte, aufwärts geschwungene Cauda und selbst das in der Höhe stark reduzierte Ostium findet man in ganz ähnlicher Ausbildung bei einer rezenten Diretmidenart: *Diretmichthys parini*.

Zur Verdeutlichung der vorangegangenen Diskussion habe ich rezente Otolithen der Diretmidae und der Sternoptychidae-Gattung *Argyropelecus* abgebildet:

Diretmus argenteus JOHNSON 1863 (Abb. 113),
Diretmoides pauciradiatus (WOODS 1973) (Abb. 114),
Diretmichthys parini (POST & QUERO 1981) (Abb. 115),
Argyropelecus affinis GARMAN 1899 (Abb. 121).

Gattung *Argyroberyx* n. gen.

Typusart: *Otolithus* (an *Ganoidarum*) *dentatus* LIEBUS 1927.

Derivatio nominis: In Anlehnung an *Argyropelecus* und *Beryx*.

Diagnose: Eine Gattung der Berycoidei mit folgenden Merkmalen: Gedrungene, hohe Otolithen mit einem Index L : H 0,55-0,65. Die ventrale Partie ist nicht verbreitert und der Ventralrand zeigt meist ein medio- bis präventrales Eck. Ein kleines Rostrum ist meist vorhanden. Ostium nicht verflacht. Innenseite in der Längsrichtung mäßig konvex.

Vergleich: Nahe verwandt ist vermutlich eine weitere im Folgenden aufgestellte fossile Gattung – *Beauryia* – die sich durch die verbreiterte ventrale Partie und das verflachte Ostium, das dem Sulcus ein fast mediales Aussehen verleiht, unterscheidet.

Verbreitung: Neben der Typusart *A. dentatus* (LIEBUS 1927) (syn. *Ot. (Ganoidarum) ovatus* LIEBUS 1927) gehört wahrscheinlich auch genus ? *Caproidarum dockeryi* NOLF & STRINGER 1996 aus dem Maastricht der U.S.A. hierher. *Ot. (Berycidarum ?) carinthiacus* LIEBUS 1927 wird unter Vorbehalt in die Synonymie von *A. dentatus* einbezogen, während eine weitere LIEBUS'sche Art aus der Oberkreide Kärntens unter Vorbehalt zur verwandten Gattung *Beauryia* gestellt wird. (*B. obovatus* (LIEBUS 1927).

Argyroberyx dentatus (LIEBUS 1927)

(Abb. 116a-d, 117, 118a-c, 119, 120)

syn. 1927 *Ot.* (*Ganoidarum*) *dentatus* LIEBUS – Taf. 14, Fig. 5, 6.
syn. 1927 *Ot.* (*Ganoidarum*) *ovatus* LIEBUS – Taf. 14, Fig. 7.
? syn. 1927 *Ot.* (*Berycidarum ?*) *carinthiacus* LIEBUS – Textfig. 2.

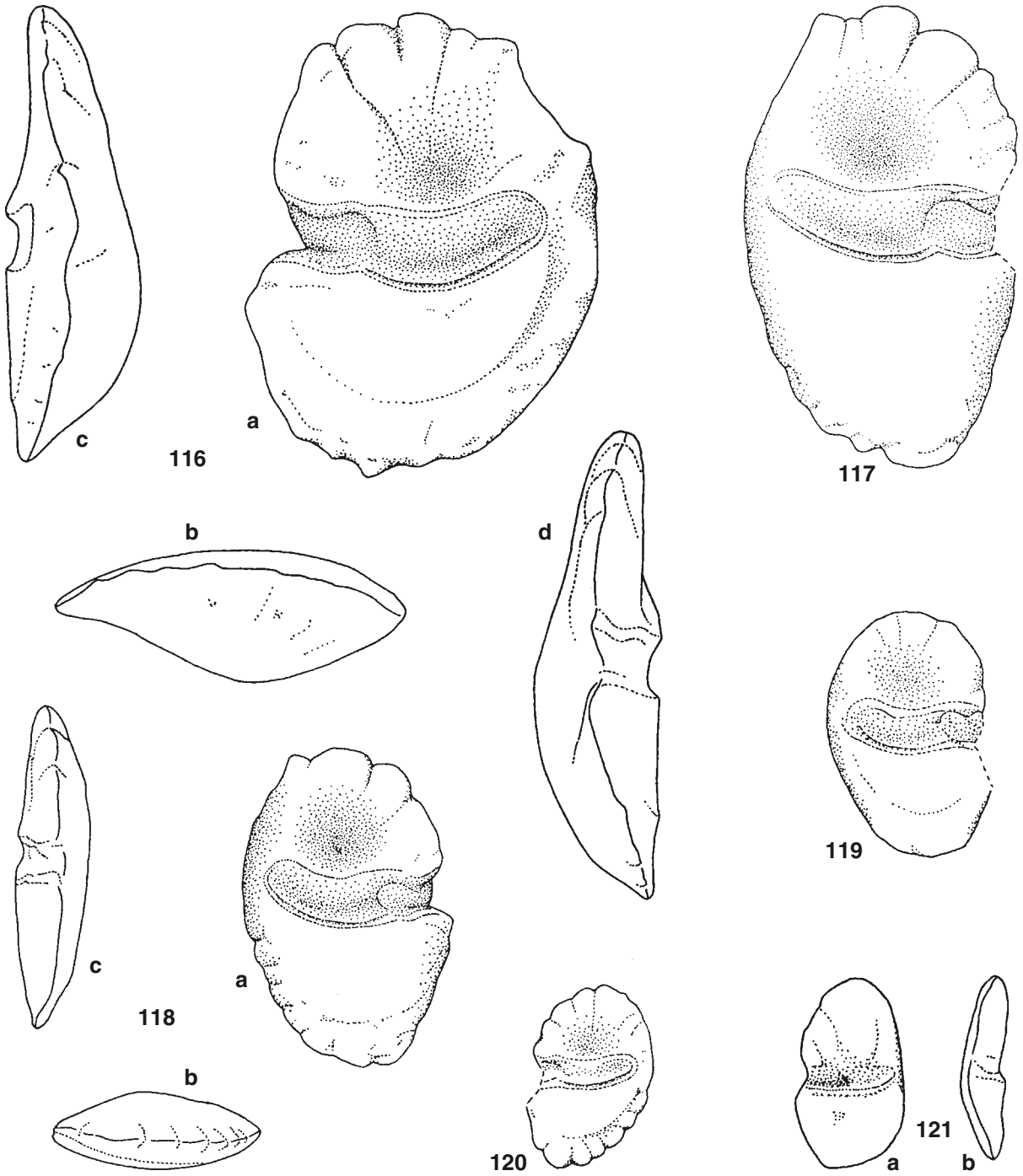


Abb. 116-120. *Argyroberyx dentatus* (LIEBUS 1927) n. gen. 116, Neotypus (BSP 1984 X 1143); 117-120, (BSP 1984 X 1144-1147). – 20 ×.

Abb. 121. *Argyropelecus affinis* GARMAN 1899, rezent, off Kalifornien (mesopelagisch in allen Ozeanen, tropisch-subtropisch, in 300-600 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. Fitch). – 20 ×.

syn. 1985 *Argyropelecus dentatus* (LIEBUS 1927) – NOLF: ohne Abb.

Material: 15 Exemplare (Abb. 116 – Neotypus, BSP 1984 X 1143, Abb. 117-118 – BSP 1984 X 1144-1145, 11 Exemplare ohne Abb. – BSP 1984 X 1148) und ein großes Fragment von einem Otolithen über 5 mm Größe (ohne Abb. – BSP 1984 X 1149), Gerhartsreiter Graben, FP 1 und 3 Exemplare (Abb. 119-120 – BSP 1984 X 1146-1147 und ohne Abb. BSP 1984 X 1150), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Neotypus: Abb. 116, Gerhartsreiter Graben, FP 1; BSP 1984 X 1143.

Diagnose: Gedrungene, hochrückige Otolithen bis ca. 5 mm Größe und einem Index L:H von 0,6 bis 0,75. Ventralrand tief ausgebogen, Dorsalrand breiter, mit kleinem, aber scharfen postdorsalen Zähnchen. Cauda-Ende aufwärts gebogen.

Kurzbeschreibung: Otolithen, die fast doppelt so hoch wie lang sind. Ventralrand unregelmäßig gewellt, mit schwachem präventralem Eck. Dorsalrand kräftig gewellt,

mit charakteristischen postdorsalen Zähnchen. Rostrum, Excisura und Antirostrum klein.

Innenseite schwach konvex in horizontaler Richtung. Ostium kurz, nicht erweitert; Cauda lang, aufwärts gebogen, dicht an den Hinterrand des Otolithen reichend. Kreisförmige Area über dem zentralen Teil der Cauda. Außenseite im zentralen Bereich glatt, dorsal und ventral mit einigen senkrechten Furchen.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1143 (Neotypus)	2,65	3,5	0,75	
1144	2,05	3,45	0,58	
1145	1,55	2,40	0,65	0,55
1146	1,3	1,85	0,70	
1147	0,9	1,40	0,65	

Ontogenie und Variabilität: Die meisten vorliegenden Otolithen dieser Art unterscheiden sich nicht wesentlich voneinander. Die von LIEBUS beschriebenen Typusexemplare sind durch die Bank kleiner als 1,5 mm, scheinen sich nach LIEBUS'schen schematischen Zeichnungen aber auch kaum von den hier abgebildeten zu unterscheiden. Das größte komplette vorliegende Exemplar ist etwas gedrungener als die kleineren. Ein großes Otolithenfragment (dorsale Partie) von einem Otolithen, der sicherlich größer als 5 mm war, zeigt auch nur einen recht geringen Unterschied in der etwas weniger scharf skulptierten Gestalt des Dorsalrandes und vor allem in dem weniger auffälligen postdorsalen Eck.

Alles in allem kann man feststellen, dass, anders als bei vielen Berycoidei, sowohl die Variationsbreite als auch die ontogenetischen Veränderungen in einem sehr begrenzten Rahmen bleiben.

Diskussion: Die Typusexemplare von LIEBUS, die scheinbar während des 2. Weltkrieges verschollen sind, stammen aus den stratigraphisch etwas älteren Sedimenten an der Campan-Maastricht-Grenze (SIEBER & WEINFURTER 1967) des Pemberger Krappfeldes in Kärnten, Österreich, wurden aber ursprünglich als aus dem Eozän stammend eingestuft (siehe auch NOLF 1985). Die LIEBUS'schen Typusexemplare von *A. dentatus* sind alle etwas kleiner und deutlich schlechter erhalten (nach den Zeichnungen zu urteilen) als die Stücke aus dem Gerhartsreiter Graben, zeigen aber eindeutig die gleichen unverkennbaren Charakteristika einschließlich des auffallenden und namengebenden postdorsalen Zähnchens. Exemplare, die noch stärker erodiert sind, so dass dieses Zähnchen fehlt, stellte LIEBUS zu der nun synonymisierten Art *Ot.* (*Ganoidarum*) *ovatus* LIEBUS 1927. Auch das offensichtlich extrem erodierte und daher weniger gedrungen erscheinende große Exemplar, das LIEBUS als *Ot.* (*Berycidarum ?*) *carinthiacus* beschrieb, gehört wahrscheinlich in die Synonymie von *A. dentatus*.

Der Nachweis von *A. dentatus* im Maastricht von Bayern sollte meines Erachtens auch die letzten Zweifel an dem oberkretazischen Alter der von LIEBUS (1927) beschriebenen Otolithen zerstreuen.

Ebenfalls zur Gattung *Argyroberyx* stelle ich die von NOLF & STRINGER (1996) als genus ? *Caproidarum dockeryi* beschriebenen Otolithen aus dem Maastricht der U.S.A. *A. dockeryi* unterscheidet sich von *A. dentatus* durch die nicht aufwärts gebogene Cauda und den sehr viel schmaleren, in eine markante mediane Spitze auslaufenden Dorsalrand.

Gattung *Beauryia* n. gen.

Typusart: *Beauryia medialis* n. sp.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Bernhard Beaury, München, der zusammen mit Herrn Pfeil und Herrn Pollerspöck wesentlich an den Grabungen und der Aufbereitung des Materials aus dem Gerhartsreiter Graben beteiligt war.

Diagnose: Eine fossile Gattung aus der Verwandtschaft von *Argyroberyx* mit den folgenden Merkmalen: Gedrungene, massive, hohe Otolithen mit einem Index L:H um 0,5. Die ventrale Partie ist verbreitert und das Ventralfeld zeigt eine deutliche, randferne Ventrallinie. Rostrum, Excisura und Antirostrum sind verschwindend klein. Das Ostium ist verflacht, so dass der Sulcus mit der vertieften Cauda ein mediales Erscheinungsbild erhält. Die Innenseite ist in der Längsrichtung stark konvex.

Vergleich: Die Otolithen-Morphologie von *Beauryia* ist augenscheinlich weiter spezialisiert als diejenige von *Argyroberyx*.

Verbreitung: Neben *Beauryia medialis* n. sp. aus dem Maastricht vom Gerhartsreiter Graben, Bayern, stelle ich mit Vorbehalt auch ? *B. obovatus* (LIEBUS 1927) aus der Oberkreide von Kärnten hierher.

Beauryia medialis n. sp.

(Abb. 122a-c, 123, 124, 125, 126)

Derivatio nominis: Benannt nach der medialen Sulcuslage; technischer Terminus für einen allseits begrenzten, nicht randlich mündenden Sulcus.

Holotypus: Abb. 122; BSP 1984 X 1151.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 4 Exemplare, (Abb. 123-126 – BSP 1984 X 1152-1155) topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 88 Exemplare (18 weitere Paratypoide ohne Abb. – BSP 1984 X 1156 und 70 Otolithen – BSP 1984 X 1157), Gerhartsreiter Graben, FP 1 und 1 Exemplar (BSP 1984 X 1158), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Extrem gedrungene, hohe Otolithen mit glatten Rändern. Vorderrand gerade, fast senkrecht; Hinterrand sichelförmig gebogen. Ostium flach; Cauda tief; caudales Colliculum allseits scharf begrenzt. Ventrallinie deutlich entwickelt. Innenseite stark konvex in der horizontalen Richtung.

Beschreibung: Es handelt sich um ziemlich kleine, extrem gedrungene Otolithen, die doppelt so hoch wie lang sind. Rostrum, Excisura und Antirostrum sind verschwindend klein an dem fast geraden und senkrechten Vorderrand. Der Hinterrand ist mehr gleichmäßig sichelförmig gebogen. Dorsal- und Ventralrand sind fast symmetrisch aufgebaut mit nach vorne verschobenen Schwerpunkten. Während der Ventralrand glatt ist, zeigt der Dorsalrand meist abgerundete prä- und mediodorsale Ecken.

Auf der in Längsrichtung stark konvexen Innenseite befindet sich ein schwach supramedian gelegener Sulcus. Sein schmales, kurzes Ostium ist verflacht und daher undeutlicher

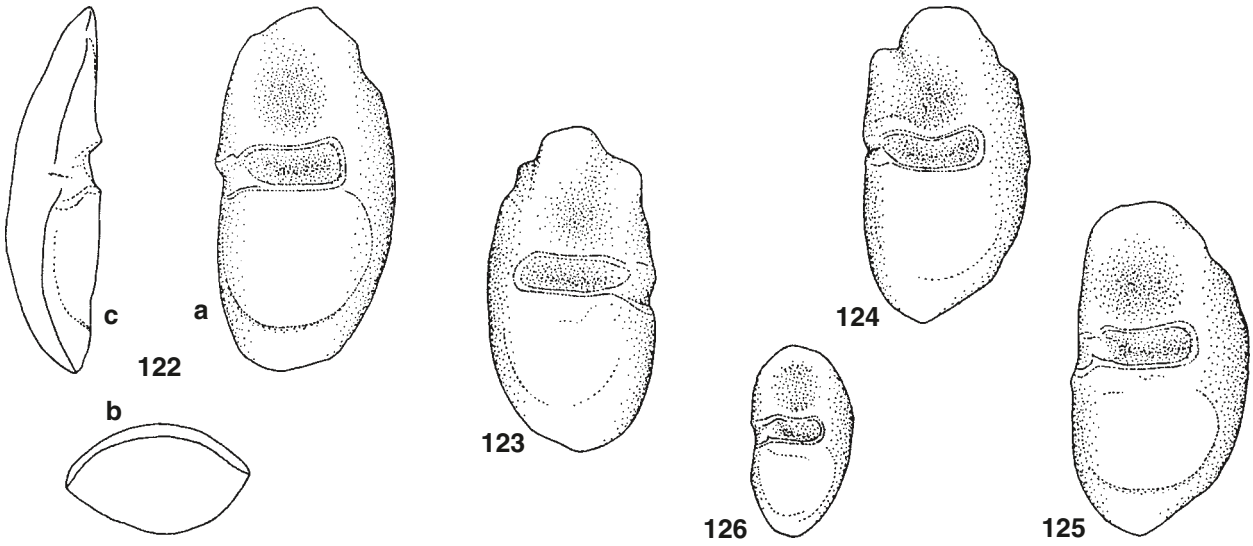


Abb. 122-126. *Beauryia medialis* n.gen. n.sp. 122, Holotypus (BSP 1984 X 1151); 123-126, Paratypen (BSP 1984 X 1152-1155). – 20 ×.

als die mäßig lange, tiefe Cauda, so dass der Sulcus ein fast mediales Aussehen erhält. Über dem zentralen Teil der Cauda befindet sich eine runde Area. Die Ventrallinie auf dem glatten Ventralfeld ist deutlich, verläuft im zentralen Bereich randfern und nähert sich am Ende dem abgestutzen Caudaende.

Alle Ränder sind mäßig scharf; die Außenseite mäßig konvex und glatt.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1151 (Holotypus)	1,15	2,3	0,49	0,6
1153	1,15	2,15	0,53	
1154	1,05	2,05	0,51	
1152	1,05	2,0	0,52	
1155	0,65	1,2	0,53	

Ontogenie und Variabilität: Ähnlich wie bei *Argyroberyx dentatus* ist die Variationsbreite sehr gering. Bei sehr kleinen Otolithen (Abb. 126) sind die Ränder gleichmäßiger gebogen und vor allem der Dorsalrand regelmäßig und ohne markante Ecken.

Diskussion: Die in der Diagnose angegebenen Merkmale unterscheiden *Beauryia medialis* sicher von der parallel vorkommenden verwandten Art *Argyroberyx dentatus*. Sehr kleine und vielleicht auch erodierte Otolithen (Abb. 126) von *B. medialis* können auch in jedem Fall an ihrem verflachten Ostium erkannt werden. Dies unterscheidet sie auch von stark erodierten juvenilen Otolithen von *A. dentatus*, wie sie LIEBUS (1927) als *Ot. (Ganoidarum) ovatus* LIEBUS 1927 (syn. *A. dentatus*) aus der Oberkreide von Kärnten beschrieben hat und die in ihrem vereinfachten Umriss einander etwas ähneln. Ein weiterer Unterschied bleibt auch die gut ausgeprägte Ventrallinie bei *B. medialis*.

Aus dem Grenzbereich Campan-Maastricht des Krappfeldes in Kärnten hat LIEBUS (1927) einen weiteren, deutlich größeren (3 mm hohen) Otolithen als *Ot. (Ganoidarum) obovatus* LIEBUS 1927 beschrieben, den ich unter gewissen Vorbehalt ebenfalls zu *Beauryia* stellen möchte. Als eines der wesentlichen Gattungsmerkmale fehlt das verflachte Ostium, zugleich ein wichtiger diagnostischer Unterschied zu *B. medialis*. Andere Merkmale deuten aber auf eine Zugehörigkeit zu *Beauryia* und nicht *Argyroberyx* (als mögliche Alternative) hin, wie etwa die deutliche Ventrallinie, der fast senkrecht abgestutzte Vorderrand und das verbreiterte Ventralfeld. Neben der Ausbildung des Ostium unterscheiden ? *B. obovatus* auch Details in der Ausbildung des Dorsalrandes und die radial gefurchte Skulptur der Außenseite und der ventralen Partie der Innenseite auf Anhieb von *B. medialis*.

Familie indet. – ? nahe Melamphaidae

Die im Folgenden aufgestellte fossile Gattung *Traunichthys* n.gen. aus dem Maastricht von Siegsdorf, Bayern, repräsentiert eine weitere beryciforme Otolithen-Morphologie aus der Oberkreide einer vermutlich ausgestorbenen Familie.

Die Ausbildung des Sulcus (O-heterosulcoid in der Terminologie von SCHWARZHANS 1978) mit dem etwas erweiterten, relativ kurzen Ostium und der etwa doppelt so langen, geraden Cauda, die typischerweise ein ventral scharf, gratartig begrenztes Colliculum enthält*, charakterisieren diese Otolithen recht zuverlässig als Repräsentanten der Beryciformes und darüber hinaus höchst wahrscheinlich der Berycoidei. Die Berycoidei und Stephanoberycoidei sind die einzigen Beryciformes, die diese Merkmale miteinander vereinen.

Das wohl auffälligste Merkmal der *Traunichthys*-Otolithen ist der fast dreieckige Umriss, mit dem flachen, horizontal verlaufenden Ventralrand, dem stumpfen, aber kräftigen Rostrum und dem durch das dominierende mediodorsale Eck gekennzeichneten Dorsalrand. Auffallend ist auch der relativ große Freiraum, der zwischen der scharfen ventralen Kante des caudalen Colliculum und der eigentlichen ventralen Begrenzung der Cauda verbleibt.

* Das ventral gratartig begrenzte caudale Colliculum ist nicht zu verwechseln mit dem infracaudalen Pseudocolliculum der Myctophidae (siehe auch zu *Bavariscopelus*), welches zwar morphologisch auf ähnliche Art und Weise entstanden sein mag, aber per Definition von dem eigentlichen caudalen Colliculum getrennt ist. Das mediale Pseudocolliculum der Gadiformes ist zweifellos auf andere Weise entstanden.

Dies ist eine Merkmalskombination, wie man sie innerhalb der Berycoidei nicht noch einmal findet, wohl aber in vergleichbarer Weise bei den Melamphaidae, der wohl am stärksten plesiomorphen Familie der Stephanoberycoidei. Allerdings ist bei den Melamphaidae die Cauda eigentlich immer kürzer als das Ostium, die Mündung des Ostium reduziert pseudoostial und das ostiale Colliculum flach und aus dem Sulcus erhaben. Es wäre also immerhin möglich, dass *Traunichthys* eine Art »Archaetypus« der Stephanoberycoidei darstellt, aber da die Gemeinsamkeiten mindestens ebenso schwer wiegen wie die trennenden Merkmale, kann es sich genauso gut um eine konvergente Otolithen-Morphologie handeln. Zu bedenken bleibt auch, dass von der fossilen, auf Skelettfunden begründeten beryciformen Unterordnung Dynopterygoidei keine Otolithen bekannt sind.

Nach meiner Auffassung stellen die Stephanoberycoidei, die Dynopterygoidei und die Zeiformes, (siehe Kapitel 3.2.10) spezialisierte »off-shots« der Berycoidei dar, die wiederum eine Art plesiomorpher Sammelgruppe für die meisten Beryciformen außerhalb der Polymixioidei und Holocentroidei repräsentieren (siehe auch Kapitel 5.).

Gattung *Traunichthys* n. gen.

Typusart: *Traunichthys pfeili* n. sp.

Derivatio nominis: Nach dem Fluss Traun, Oberbayern, in dessen Nähe die Typlokalität gelegen ist.

Diagnose: Eine fossile Gattung der Beryciformes mit den folgenden Merkmalen: Umriss des Otolithen fast dreieckig, hervorgerufen durch den flach gebogenen Ventralrand, das stumpfe, breite, aber dünne Rostrum und das dominante mediodorsale Eck. Das Ostium ist gegenüber der Cauda etwas erweitert und etwa halb so lang. Die Cauda ist gerade und zeigt das typische, ventral scharf begrenzte caudale Colliculum, das durch einen auffallend weiten Freiraum vom ventralen Begrenzungsrand der eigentlichen Cauda entfernt ist. Zudem ist die Cauda leicht aufwärts gebogen, was für viele Beryciformes-Otolithen typisch ist. Die Area ist breit und tief; eine vom Ventralrand weit entfernt gelegene Ventrallinie meist angedeutet. Die Innenseite ist relativ plan.

Vergleich: Die plane Innenseite und die Gestalt des Sulcus, hier speziell der Cauda weisen diese Otolithen-Morphologie als Beryciformen aus. Ähnliche Otolithen findet man allerdings auch bei einigen sehr plesiomorphen Perciformes (etwa den Apogonidae) oder problematischen Perciformes wie den Kurtidae. Otolithen der Apogonidae zeigen eine gerade Cauda, die auch immer deutlich kürzer ist als das Ostium und einen sehr spezifischen, median ausgeweiteten dorsalen Rand des Ostium, das eine echte Autapomorphie der Otolithen dieser Familie zu sein scheint.

Verbreitung: Neben der Typusart aus den Gerhartsreiter Schichten von Bayern gehören hierher mit hoher Wahrscheinlichkeit auch die von NOLF & DOCKERY (1990) aus dem Campan der U.S.A. als Apogonidae indet. erwähnten Otolithen, die eine weitere, unbeschriebene Art repräsentieren, sowie aus der gleichen Formation als Percoidei sp. 2 und sp. 3 abgebildete einzelne Otolithen. Unter Vorbehalt stelle ich auch genus *Percoideorum palaresanus* NOLF 2003 aus dem Santon der Pyrenäen hierher. Hierbei könnte es sich um eine weitere fossile Gattung aus der Verwandtschaft von *Traunichthys* handeln, die sich durch stärker gebogene Otolithen scheinbar ohne Ventrallinie kennzeichnen.

Zum Schluss möchte ich noch auf die folgende Gruppe von vermutlich verwandten Otolithen-Arten eingehen – genus *Perciformorum cepoloides* NOLF & DOCKERY 1990 aus dem Campan der U.S.A. und genus *Apogonidarum maastrichtensis* NOLF & STRINGER 1996 und genus *Apogonidarum zideki* NOLF & STRINGER 1996, beide aus dem Maastricht der U.S.A. Diese Otolithen unterscheiden sich deutlich von *Traunichthys* dadurch dass die Cauda immer viel kürzer ist als das Ostium. In diesem Aspekt erinnern sie tatsächlich an Apogonidae. Von modernen Apogoniden unterscheiden sie sich aber durch die relativ plane Innenseite, das Fehlen der typischen Ausbildung des Ostium (siehe oben) und, zumindest im Falle von genus *Apogonidarum maastrichtensis*, die randferne Position der Ventrallinie. Typisch scheint für diese Gruppe auch die Ausbildung eines kurzen Pseudocolliculum im ventralen vorderen Bereich der Cauda zu sein, wo sich, nach NOLF's Zeichnungen zu urteilen, das caudale Colliculum zurückgebildet hat. Diese morphologische Eigenheit erinnert fast an Gadiforme Otolithen, repräsentiert aber auf jeden Fall ein apomorphes Merkmal, das von den Apogoniden nicht bekannt ist. Daher bin ich der Meinung, dass es sich hier, trotz aller im Gesamtbild anscheinenden Ähnlichkeiten mit Apogoniden-Otolithen (insbesondere genus *Apogonidarum zideki* betreffend), doch eher um eine (ausgestorbene) Gruppe der Beryciformes handelt, möglicherweise aus der Verwandtschaft von *Traunichthys*.

Traunichthys pfeili n. sp.

(Abb. 127a-d, 128, 129, 130, 131)

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Friedrich Pfeil, München, der die reichhaltige Fischfauna in den Gerhartsreiter Schichten entdeckte und dem ich diese Aufsammlung verdanke.

Holotypus: Abb. 127; BSP 1984 X 1159.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 4 Exemplare, (Abb. 128-131 – BSP 1984 X 1160-1163) topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 12 Exemplare (2 weitere Paratypoide ohne Abb. – BSP 1984 X 1164 und 10 Otolithen – BSP 1984 X 1165), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Diagnose: Dorsalrand median stark ausgebogen; Ventralrand sehr flach. Alle Ränder fein, meist intensiv skulptiert. (Ansonsten siehe Gattungs-Diagnose)

Beschreibung: Der Ventralrand ist flach gebogen und verläuft annähernd horizontal. Das breit gerundete Hinterende entspricht in etwa dem plumpen Rostrum. Excisura und Antirostrum sind bestenfalls angedeutet. Der Dorsalrand, der etwa zwei drittel der Länge des Ventralrandes hat, wird dominiert durch ein kräftiges, abgerundetes mediodorsales Eck. Häufig ist der Ventralrand fein gefurcht und gewellt, der mediane Teil des Dorsalrandes etwas gröber und die anderen rundlichen Zonen sind glatt.

Auf der nur sehr geringfügig gebogenen Innenseite befindet sich ein langer, mäßig vertiefter, median gelegener Suculus mit ostialer Öffnung, der aber auch sehr dicht an das Hinterende des Otolithen heranreicht. Das Ostium ist vor, allem dorsal, gegenüber der Cauda etwas erweitert und ungefähr halb so lang. Die gerade bis leicht aufwärts

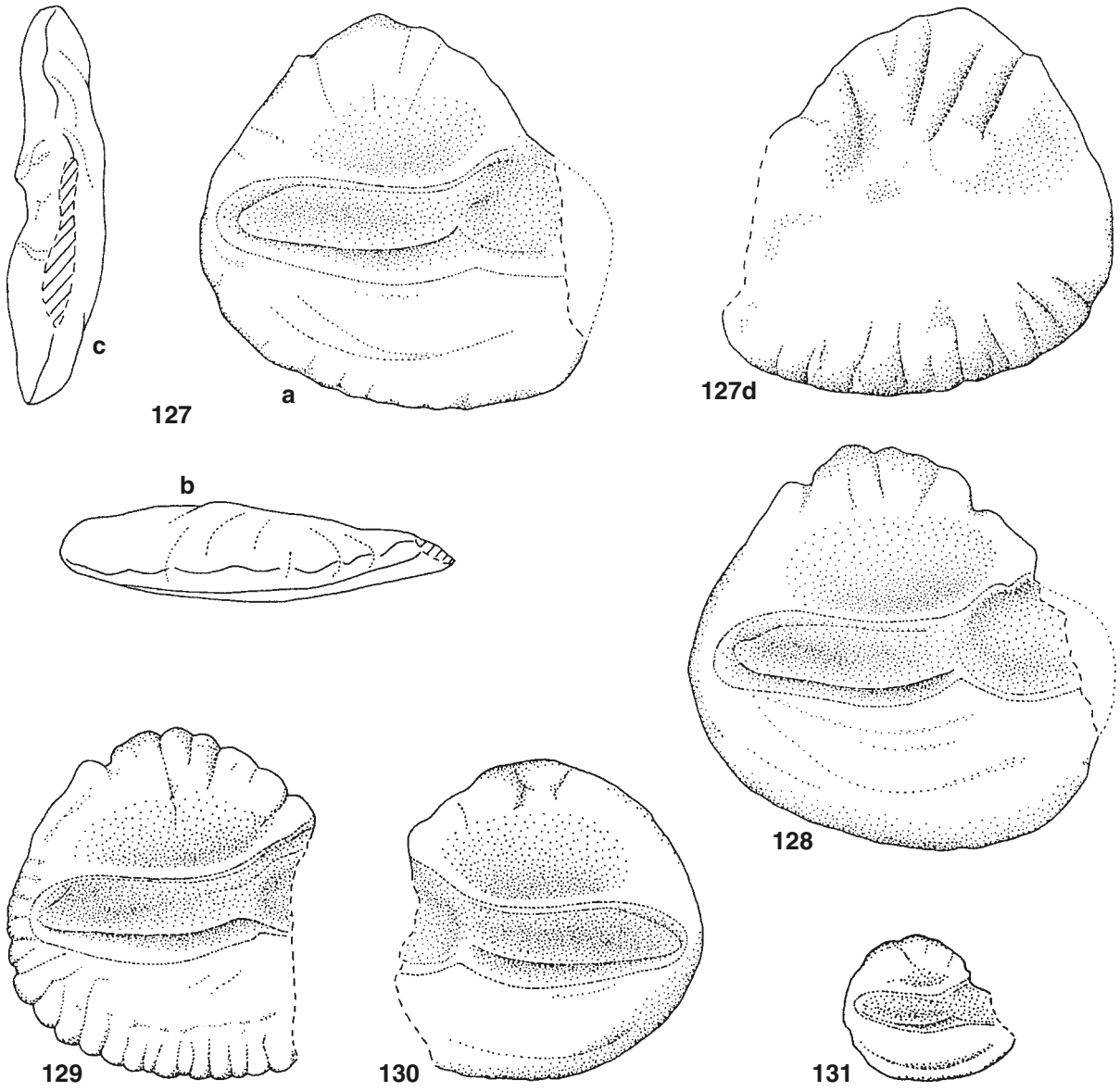


Abb. 127-131. *Traunichthys pfeili* n. gen. n. sp. 127, Holotypus (BSP 1984 X 1159); 128-131, Paratypen (BSP 1984 X 1160-1163). – 20 ×.

geschwungene Cauda ist ebenfalls etwas erweitert und zeigt ein deutlich schmaleres, ventral gratartig begrenztes caudales Colliculum. Die Area ist weit und deutlich und auch eine randfern verlaufende Ventrallinie ist meist vorhanden. Ventral und dorso-median greifen gelegentlich rundliche Furchen auf die Innenseite über.

Die Außenseite ist ganz schwach konvex und zeigt eine etwas verdickte, glatte Partie entlang der horizontalen Medianachse. Dorsal und ventral davon ist die Außenseite intensiv radial gefurcht, ausgehend von der randlichen Skulptur. Alle Ränder sind scharf, aber besonders die rostrale Partie ist dünn ausgezogen, weshalb auch in keinem der vorliegenden Exemplare das Rostrum ganz vollständig erhalten ist.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1160	2,9	2,75	1,06	
1159 (Holotypus)	≈2,8	2,65	1,06	0,65
1163	≈1,25	1,00	1,25	

Ontogenie und Variabilität: Die meisten Exemplare liegen in etwa der gleichen Größenordnung. Ein einzelner, merklich kleinerer Otolith fällt durch seine mehr gerundeten Ränder und die etwas schlankere Gestalt auf.

Eine gewisse Variabilität beobachtet man in der Stärke der randlichen Skulptur, speziell am Ventralrand und auch der Biegung des Ventralrandes und der postdorsalen Partie. Diese Unterschiede beruhen nicht primär auf Erosionserscheinungen, können aber durch solche verstärkt sein.

Unterordnung Holocentroidei

Die rezenten Familien Holocentridae und Myripristidae, die die Unterordnung Holocentroidei bilden, sind osteologisch/ichthyologisch als phylogenetische Einheit gut charakterisiert. Ihre Otolithen-Morphologie ist indes sehr divergierend und weist eine Reihe unterschiedlicher Spezialisierungen auf, so dass kein einzelnes Merkmal und keine Merkmalskombination eine sichere Diagnose der Holocentroidei erlaubt. An-

hand ihrer unterschiedlichen Spezialisierungen können die einzelnen Vertreter der Holocentroidei aber dennoch meist sicher angesprochen werden und auch von den Berycoidei und Polymixioidei unterschieden werden. Diese Spezialisierungen können wie folgt charakterisiert werden:

1. **Myripristidae** (Gattungen: *Corniger*, *Myripristis*, *Ostichthys*, *Plectrypops* (syn. *Holotrachys*), *Pristilepis* – abgebildete rezente Otolithen: *Myripristis leiognathus* VALENIENNES 1855, Abb. 150 und *Plectrypops lima* VALENCIENNES 1831, Abb. 149): Gedrungene Otolithen mit tief ausgebogenem Ventralrand und flachem Dorsalrand. Kein Rostrum, Antirostrum oder Excisura. Sulcus extrem supramedian, Ostium flach, geräumig, halb so lang wie Cauda, dorsal unterschiedlich und ventral gleichmäßig und stark erweitert. Cauda schlank, etwas geschwungen und in sich segmentiert (FRIZZELL & LAMBER 1961). Area weit, dorsal durch eine Falte (»caudal keel« nach FRIZZELL & LAMBER 1961) scharf begrenzt, dicht an den Dorsalrand reichend und ventral mit der mittleren Partie der Cauda verschmolzen.

2. **Holocentridae Gruppe 1** (Gattung: *Holocentrus* – abgebildete rezente Otolithen: *Holocentrus ascensionis* (OSBECK 1757) Abb. 148): Gestreckte Otolithen mit tief ausgebogenen Ventralrand und flachem Dorsalrand. Innenseite stark konvex; Otolith insgesamt verdickt. Sulcus deutlich supramedian in nahezu gleich lange Ostium und Cauda unterteilt, in sich leicht geschwungen. Ostium flach, kaum gegenüber Cauda erweitert und über die gesamte Länge gleichbleibend weit.

3. **Holocentridae Gruppe 2** (Gattungen: *Neoniphon* (syn. *Flammeo*), *Sargocentron* (syn. *Adioryx*) und *Holocentronotus* (im Folgenden beschriebene fossile Gattung) – abgebildete rezente Otolithen: *Neoniphon sammara* (FORSKAL 1775) Abb. 133 und *Sargocentron violaceum* (BLEEKER 1853) Abb. 132): Gestreckte Otolithen mit ausgeprägtem Rostrum und meist konkavem Hinterrand. Innenseite konvex; Außenseite konkav. Sulcus deutlich heterosulcoid: Ostium etwas kürzer als Cauda, mäßig tief, ventral erweitert; Cauda lang, schmal, tief, am Ende deutlich abwärts gebogen, dabei in der Biegung nicht erweitert und mit gerundetem Ende. Eine Ventrallinie fehlt.

4. **Familie indet. nahe Holocentridae** (Gattungen: *Sillaginocentrus* n. gen., *Pfeilichthys* n. gen., *Traubiella* n. gen.): Umriss variabel. Rostrum nicht sehr deutlich abgesetzt. Innenseite stark konvex; Außenseite plan. Ostium flach, fast so lang wie Cauda, ventral erweitert. Cauda ebenfalls flach, schlanker, in sich geschwungen.

Die Holocentroidei sind mehrfach als die plesiomorphe Schwestergruppe der Perciformes oder zumindest von Teilen der Perciformes (unter der Annahme, dass diese polyphylogenetischen Ursprungs wären) angesehen worden (PATTERSON comm. pers., NOLF & TAVERNE 1977, NOLF 1978). NOLF's Argumentation beruht auf der frappierenden Ähnlichkeit der Otolithen der Holocentridae-Gattungen *Neoniphon* und *Sargocentron* (Holocentridae Gruppe 2) mit den ausgesprochen heterosulcoiden Otolithen (erweitertes Ostium und abwärts gebogene Cauda) der Perciformes, etwa der Familien Centropomidae, Sparidae, Serranidae, Pomadasyidae, Lutianidae u. a. Wenn nicht eine echte Synapomorphie, dann handelt es sich hier um ein sehr auffälliges Beispiel von paralleler Evolution. Sehr ähnlich in der Otolithen-Morphologie zu den Holocentridae der Gruppe 2 sind auch diejenigen der Polymixiidae, einzige lebende Familie der Unterordnung Polymixioidei. Zwar rückten ROSEN & PATTERSON (1969) die Polymixiidae in die Nähe der Paracanthopterygii, doch zeigt der typisch heterosulcoide Sulcus von *Polymixia* bereits amorphe Charaktere, die sie als basale Gruppe der Paracanthopterygii eindeutig ausschließen, sie aber umso geeigneter als eine plesiomorphe Schwestergruppe der (meisten) Perciformes erscheinen lassen (weitere Diskussion siehe Kapitel 3.2.12) (Abb. 214). – Die Otolithen der Holocentridae (Gruppe 2) und Polymixiidae lassen sich also nur schwer von denen vieler Perciformes unterscheiden. Ein, wenn auch nicht hundert-prozentig zuverlässiger Hinweis für einen Holocentriden- oder Polymixiiden-Otolithen ist die im Umknickbereich nicht erweiterte Cauda und das gänzliche Fehlen einer Ventrallinie,

In dem Bestreben, die Ordnung der Perciformes als eine polyphyletische Gruppe zu entlarven, versuchte NOLF (in NOLF & TAVERNE 1977 und NOLF 1978), weitere perciforme Familien aus anderen Gruppen der Holocentroidei abzuleiten, so etwa die Sciaenidae von den Myripristidae und die Sillaginidae aus der Verwandschaft von *Holocentrus* (Holocentridae Gruppe 1). Diese Ähnlichkeiten der Otolithen sind eher oberflächiger Natur und eine Verwandtschaft der jeweiligen Gruppen ist sehr unwahrscheinlich.*

Ähnliches gilt für *Holocentrus* und die Sillaginidae. In *Holocentrus* sind Ostium und Cauda annähernd gleich lang, während bei den Sillaginidae nicht nur das Ostium erheblich kürzer ist als die Cauda, sondern auch das Caudaende auf eine ganz charakteristische Art und Weise ventral erweitert, wie man es ansonsten nur bei einigen Gattungen der Percidae findet – *Acerina*, *Aspro* und *Romanichthys* – was in SCHWARZHANS (1980) als Synapomorphie gewertet wurde.

Skelettfunde der Holocentridae sind aus der Oberkreide gut bekannt. Allerdings stellt GAYET (1982) alle diese Funde zu zwei fossilen Unterfamilien, die Tenuicentrinae und die Alloberycinae. Die Otolithenbefunde sprechen aber dafür, dass nahe Verwandte von *Neoniphon* und *Sargocentron* (also der Holocentridae Gruppe 2), vertreten durch die hier aufgestellte fossile Gattung *Holocentronotus*, bereits aus dem Maastricht bekannt sind. Allerdings repräsentieren die fossilen Gattungen *Sillaginocentrus*, *Traubiella* und *Pfeilichthys* eine ausgestorbene Gruppe.

Ebenfalls liegen artlich nicht bestimmbare Fragmente einer Myripristidae-Otolithenart aus der Oberkreide Bayerns vor. Diese hochspezialisierten Otolithen sind seit dem Eozän gut bekannt. Ihr Ursprung aus prätertiären Zeiten war zu erwarten, zumal laut PATTERSON (1964) die auf oberkretazischen Skelettfunden beruhende Gattung *Trachichthyoides* WOODWARD 1902 zu den Myripristidae gezählt wird.

Eine deutliche Diskrepanz besteht zwischen den zahlreichen oberkretazischen Skelettfunden der Polymixioidei (Familien Polymixiidae und Sphenocephalidae) und nur zwei nicht ganz gesicherten Otolithennachweisen. Angesichts der

* Die Sulcus-Morphologie (als eines der wesentlichen analytisch – morphologischen Merkmale der Otolithen) der Myripristidae zeigt eine Reihe hochspezialisierter Autamorphien, die sie als plesiomorphe Schwestergruppe der Sciaenidae eindeutig ausschließt. Hierzu zählen bei den Myripristidae die Ausprägung des erweiterten Ostium, die in sich segmentierte Cauda und die sehr spezielle Ausbildung der Area (»caudal keel«). Zudem fehlt die für die Sciaenidae so charakteristische Abwärtsbiegung der Cauda. Sehr viel wahrscheinlicher stellen die Pomadasyidae die plesiomorphe Schwestergruppe der Sciaenidae dar (TREWAVAS 1977, SCHWARZHANS 1993).

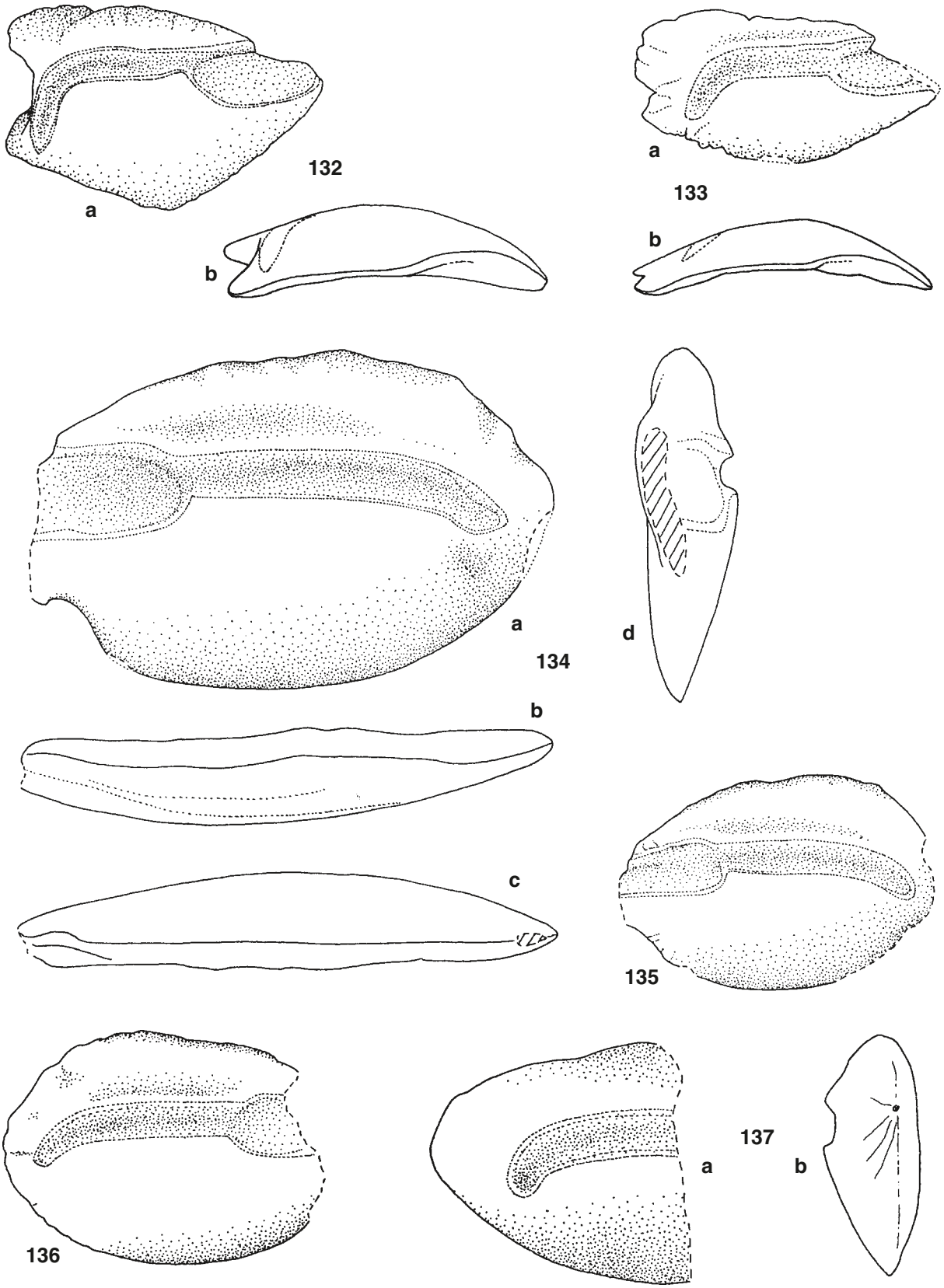


Abb. 132. *Sargocentron violaceum* (BLEEKER 1853), rezent, Samoa (an Korallenriffen) (Coll. Schwarzhans, leg. ZMH). – 8 ×.

Abb. 133. *Neoniphon sammara* (FORSKAL 1775), rezent, Südsee (an Korallenriffen) (Coll. Schwarzhans, leg. ZMH). – 8 ×.

Abb. 134-136. *Holocentronotus percomorphus* n. gen. n. sp. 134, Holotypus (BSP 1984 X 1166); 135-136, Paratypen (BSP 1984 X 1167-1168). – 20 ×.

Abb. 137. genus *Holocentridarum* sp. (BSP 1984 X 1171). – 20 ×.

»perciformen« Otolithen-Morphologie der einzigen rezenten Gattung (siehe Abb. 153-154) wäre natürlich vorstellbar, dass weniger spezialisierte fossile Polymixioidei-Otolithen durchaus mißinterpretiert werden können.

Während die Myripristidae offenes Wasser bevorzugende Schwarmfische sind, findet man die Holocentridae bevorzugt an Korallenriffen und felsigen, abrasiven Küsten. Es ist daher nicht verwunderlich, dass im Tertiär Myripristidae-Otolithen ungleich häufiger angetroffen werden, als diejenigen der Holocentridae. Allerdings scheint es im Alttertiär von Neuseeland (SCHWARZHANS 1980) und nun auch in der Oberkreide »echte« Holocentridae gegeben zu haben, die mehr an "soft ground environments" angepasst waren.

Familie Holocentridae

Gattung *Holocentronotus* n. gen.

Typusart: *Holocentronotus percomorphus* n. gen.

Derivatio nominis: Abgeleitet von *Holocentrus*.

Diagnose: Eine fossile Gattung der Familie Holocentridae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind gestreckt oval, mit gerundetem Hinterende und ausgesprochen dünn und zerbrechlich. Das Ostium ist deutlich kürzer als die Cauda, vertieft, dorsal schwächer erweitert als ventral und nach vorne etwas verjüngend. Die Cauda ist sehr schmal, hinten nur ganz schwach abwärts gebogen, im Umknickbereich nicht erweitert und endet deutlich vor dem Hinterrand. Eine Ventrallinie fehlt völlig.

Vergleich: Die Otolithen von *Holocentronotus* sehen fast aus wie typische perciforme Otolithen und ohne die Kenntnis rezenter Otolithen von *Neoniphon* und *Sargocentron* würde man sie wohl auch dorthin stellen (siehe oben). Indes erinnern sie in allen Charakteren so sehr an juvenile Otolithen von *Neoniphon* (siehe SCHWARZHANS 1980 unter *Flammeo; Flammeo diadema* (LACAPEDE 1803) Abb. 368), dass ich *Holocentronotus* in die direkte Vorfahrenreihe von *Flammeo* und *Sargocentron* stellen möchte. Wie bereits vorher diskutiert, schließt dies eine mögliche Verwandtschaft mit bestimmten Perciformes nicht aus. Adulte Otolithen von *Neoniphon* und *Sargocentron*, die sich voneinander nur unwesentlich unterscheiden (siehe Abb. 132 und 133), fallen durch das sehr stark abwärts gebogene Caudaende und den breiten, konkaven Hinterrand auf.

Verbreitung: Neben der Typusart *Holocentronotus percomorphus* n. sp. aus dem Maastricht vom Gerhartsreiter Graben, Bayern, stelle ich noch *H. palasulcatus* (SCHWARZHANS 1980), *H. ventriosus* (SCHWARZHANS 1980) und *H. amplus* (SCHWARZHANS 1980), alle aus dem Eozän von Neuseeland, zur Gattung *Holocentronotus*. Weiterhin könnten die als Holocentridae indet. von NOLF & DOCKERY (1990) aus dem Campan der U.S.A. und die von NOLF (2003) als Pomacanthidae (!) aus dem Santon der Pyrenäen beschriebenen Otolithen hierher gehören.

Holocentronotus percomorphus n. sp.

(Abb. 134a-d, 135, 136)

Derivatio nominis: Nach der Ähnlichkeit mit Perciformen-Otolithen.

Holotypus: Abb. 134; BSP 1984 X 1166.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 2 Exemplare, (Abb. 135 – BSP 1984 X 1167; Abb. 136 – BSP 1984 X 1168) topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 4 Exemplare, zum Teil Bruchstücke (1 weiterer Paratypoid ohne Abb. – BSP 1984 X 1169 und 3 Otolithen – BSP 1984 X 1170), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Diagnose: Dünne, gestreckt ovale Otolithen mit gerundetem Hinterende. Ostium deutlich kürzer als Cauda und vertieft. Cauda sehr schmal, lang, am Ende ganz leicht abwärts gebogen. Ostium etwa doppelt so weit wie Cauda.

Beschreibung: Es handelt sich um mäßig große, gestreckt ovale und sehr dünne und damit fragile Otolithen. Daher ist bei allen vorliegenden Exemplaren die rostrale Partie nicht ganz vollständig erhalten. Der Ventralrand ist glatt und relativ gleichmäßig und mäßig tief ausgebogen, doch ist vorne im Übergang zum Rostrum eine kleine Eindellung zu beobachten. Der Dorsalrand ist unregelmäßig gewellt, aber insgesamt gleichmäßig und flach gebogen. Das Hinterende ist abgerundet.

Die Innenseite ist in der vertikalen Richtung stärker konvex als in der horizontalen und zeigt einen vertieften, deutlich supramedian gelegenen Sulcus, dessen Ostium deutlich weiter und kürzer ist als die Cauda. Das Ende der Cauda ist ganz schwach abwärts gebogen und endet in einiger Entfernung vom Hinterrand. Das Ventralfeld ist völlig glatt, ohne Ventrallinie und auf dem Dorsalfeld ist nur eine kurze, schmale und undeutlich begrenzte Area vorhanden.

Alle Ränder sind scharf, speziell der Ventralrand. Die Außenseite des dünnen Otolithen ist plan, in der Anlage konkav.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1166 (Holotypus)	≈4,6	2,65	1,7	0,75
1167	≈2,65	1,7	1,57	

Diskussion: *H. palasulcatus* und *H. ventriosus* aus dem Untereozän von Neuseeland unterscheiden sich von *H. percomorphus* neben Details im Umriss, vor allem durch das etwas schmalere und längere Ostium. In der Beziehung sehr viel ähnlicher ist *H. amplus* aus dem Untereozän von Neuseeland, doch sind diese Otolithen etwas gestreckter und dicker und auch die Abwärtsbiegung des Caudaendes ist etwas stärker. *H. amplus* ist eine Art, die morphologisch zwischen *Holocentronotus* einerseits und *Neoniphon* sowie *Sargocentron* andererseits vermittelt und wurde deshalb von SCHWARZHANS (1980) zunächst auch zu *Adioryx* (syn. *Sargcentron*) gestellt.

Gattung indet.

genus *Holocentridarum* sp.
(Abb. 137a,b)

Material: 1 Otolithen-Fragment (BSP 1984 X 1171), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Diskussion: Es liegt das abgebrochene Hinterende eines gestreckten, dorsal stark verdickten, größeren Otolithen mit deutlich herabgebogenen Caudaende vor. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine weitere, bisher unbeschriebene Art der Familie Holocentridae, möglicherweise ebenfalls aus der Verwandtschaft von *Holocentronotus*.

Familie indet. nahe Holocentridae

Die im Folgenden beschriebenen drei fossilen monospezifischen Gattungen *Sillaginocentrus* n. gen., *Pfeilichthys* n. gen. und *Traubiella* n. gen., alle aus dem Maastricht des Gerhartsreiter Grabens, repräsentieren vermutlich eine ausgestorbene Gruppe aus der Verwandtschaft der Holocentridae und erinnern dabei vor allem an die Otolithen der Holocentridae der Gruppe 1.

Ihre Otolithen-Morphologie ist sehr divergent und spezialisiert. *Sillaginocentrus* und *Traubiella* haben länglich ovale bis fast kreisrunde, gedrungene Otolithen mit einer glatten, stark konvexen Innenseite und einer planen Außenseite. Ostium und Cauda sind flach. Das Ostium ist etwas erweitert, die Cauda in sich geschwungen. Die Mündung des Sulcus ist ostial, aber ohne ausgeprägtes Antirostrum und Excisura. *Pfeilichthys* weicht durch seine gestrecktere Gestalt, den verdickten Dorsalrand und die einfach abwärts geschwungene Cauda etwas von den beiden anderen Gattungen ab.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser drei Gattungen ist nicht ganz geklärt: während *Sillaginocentrus* und *Traubiella* möglicherweise enger miteinander verwandte, apomorphe Formen darstellen, repräsentiert *Pfeilichthys* meiner Meinung nach einen eher plesiomorphen Typus in dieser Gruppe, indem er mehr an typische Holocentridae-Otolithen erinnert, vor allem an *Holocentrus*. Dennoch ist es schwer, bei derart spezialisierten Otolithen-Morphologien zuverlässige »Beweise« für eine Zuordnung zu den Holocentroidei auszumachen. Diese systematische Zuordnung geschieht daher unter Vorbehalt. Wenn es sich hier aber doch, wie ich vermute, um »echte« Holocentroidei handelt, dann dürften sie den Holocentridae (Gruppe 1) näher stehen als den Myripristidae.

Gattung *Sillaginocentrus* n. gen.

Typusart: *Sillaginocentrus alienus* n. sp.

Derivatio nominis: Aufgrund gewisser morphologischer Ähnlichkeiten mit Sillaginidae-Otolithen gewählt.

Diagnose: Eine fossile Gattung aus der Verwandtschaft der Holocentridae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind dünn, mäßig gestreckt, oval im Umriss, mit einer deutlich konvexen Innenseite und einer konkaven Außenseite. Das Ostium ist etwa so lang wie die Cauda und vor allem ventral deutlich erweitert und flach. Die Cauda ist ebenfalls flach und in sich etwas geschwungen und zwar dergestalt, dass sowohl die mittlere Partie etwas »durchhängt« als auch das Caudaende ganz leicht abwärts gebogen ist. Die Cauda endet dicht am Hinterende des Otolithen.

Vergleich: Die Otolithen von *Sillaginocentrus* haben ein sehr eigentümliches Aussehen, das auf den ersten Blick an Sillaginidae-Otolithen erinnert. Doch ist bei den Sillaginidae-Otolithen das Ostium kürzer und die Cauda in charakteristischer Weise sowohl median als auch besonders am Hinterende ventral erweitert, ein Merkmal, das man in ähnlicher Art sonst nur bei bestimmten Percidae vorfindet (*Acerina*, *Aspro*, *Romanichthys*), aus deren Verwandtschaft sie wahrscheinlich abzuleiten sind. Auch wenn typische Sillaginidae-Otolithen bereits aus dem Eozän bekannt sind, wäre ihr Nachweis in der Oberkreide zumindest überraschend. In der Sulcus-Charakteristik (mit Ausnahme der ausgebauchten medianen Partie der Cauda) erinnert *Sillaginocentrus* auch etwas an die rezente Gattung *Holocentrus* (siehe Abb. 140). Die Otolithen der möglicherweise verwandten Gattung *Traubiella* fallen schon durch ihren sehr viel gedrungeneren, fast runden Umriss und die gedrungene, abwärts gerichtete und relativ weite Cauda auf.

Verbreitung: Nur die Typusart aus dem Maastricht vom Gerhartsreiter Graben, Bayern.

Sillaginocentrus alienus n. sp.
(Abb. 138a-b, 139a-b, 140, 141, 142)

Derivatio nominis: alienus (lat.) = fremdartig, nach der merkwürdigen Gestalt des Sulcus benannt.

Holotypus: Abb. 138;BSP 1984 X 1172.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 3.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 4 Exemplare, davon 3 nicht ganz vollständig, stratitypisch, 3 Exemplare Gerhartsreiter Graben, FP 1 (Abb. 139 – BSP 1984 X 1173; Abb. 140 – BSP 1984 X 1174; Abb. 141 – BSP 1984 X 1175) und 1 Exemplar Gerhartsreiter Graben, FP 3 (Abb. 142 – BSP 1984 X 1176).

Weiteres Material: 7 Bruchstücke, davon 5 (BSP 1984 X 1177) Gerhartsreiter Graben FP 1 und 2 Bruchstücke (BSP 1984 X 1178), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose (monospezifische Gattung).

Beschreibung: Otolithen mäßig gestreckt und durch einen fast ganz gleichmäßig ovalen Umriss gekennzeichnet. Der Ventralrand ist glatt und ganz gleichmäßig gebogen und auch Vorder- und Hinterende sind schön abgerundet. Eine winzige Excisura und Antirostrum können gelegentlich angedeutet sein. Auch der Dorsalrand ist ganz gleichmäßig gebogen und glatt oder geringfügig gewellt.

Auf der in beiden Richtungen deutlich konvexen Innenseite befindet sich ein insgesamt flacher, deutlich supramedian gelegener Sulcus. Das Ostium ist fast so lang wie die Cauda und ventral deutlich erweitert und bleibt gleichbleibend weit. Am Collum ist der Sulcus ventral etwas eingeschnürt. Die Cauda ist in sich »wellenartig« geschwungen, was ein wenig an Myripristis-Otolithen erinnert, und ganz leicht abwärts gebogen. Das Caudaende reicht bis dicht an das Otolithenende. Das weite, konvexe Ventralfeld ist glatt oder zeigt ganz selten die Andeutung einer Ventrallinie. Auch das

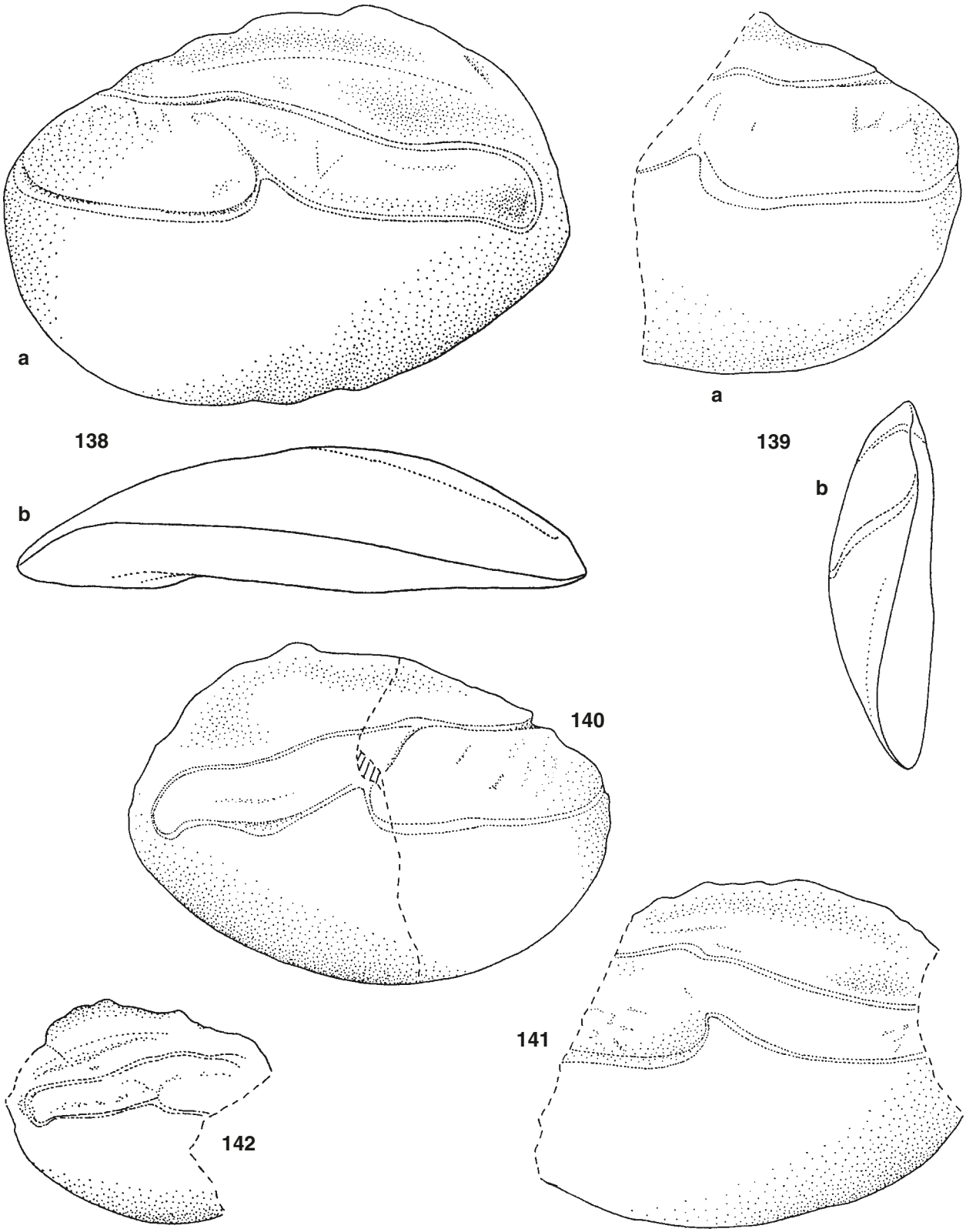


Abb. 138-142. *Sillaginocentrus alienus* n. gen. n. sp. **138**, Holotypus (BSP 1984 X 1172); **139-142**, Paratypen (BSP 1984 X 1173-1176). – 20 ×.

Dorsalfeld ist ziemlich glatt, mit Ausnahme einer seichten, randnahen Vertiefung, der Area.

Alle Ränder sind scharf und die Außenseite schwach konkav.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1172 (Holotypus)	4,65	3,3	1,41	1,05
1174	3,95	2,75	1,42	0,8
1176	≈2,3	1,8	1,30	

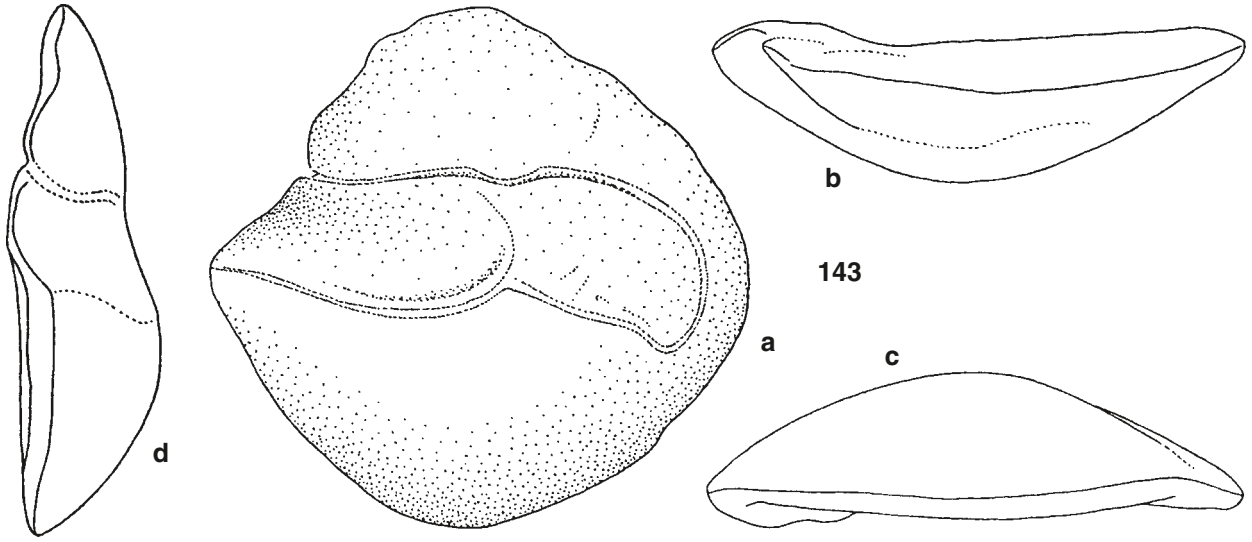


Abb. 143. *Traubiella anagoformis* n. gen. n. sp., Holotypus (BSP 1984 X 1179). – 20 ×.

Ontogenie und Variabilität: Die Variationsbreite dieser schon als kleine Bruchstücke eindeutig erkennbaren Otolithen scheint sehr eng begrenzt zu sein. Auch ein einzelner, etwas kleinerer, wenn auch nicht ganz vollständiger Otolith weicht von dem etwa doppelt so großen Holotypus nur durch die etwas gedrungenere Gestalt ab.

Gattung *Traubiella* n. gen.

Typusart: *Traubiella anagoformis* n. sp.

Derivatio nominis: Zu Gedenken an Herrn Franz Traub, München, und zu Ehren seiner jahrzehntelangen wissenschaftlichen Bearbeitung der Oberkreide- und Paleozän-Faunen Bayerns und Österreichs.

Diagnose: Eine fossile Gattung aus der Verwandtschaft der Holocentridae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind mäßig dünn, gedrungen, fast rund im Umriss, mit einer glatten, deutlich konvexen Innenseite und einer planen bis leicht konkaven Außenseite. Das Ostium ist etwa so lang wie die Cauda, flach, ventral etwas erweitert, aber insgesamt kaum weiter als die Cauda und nach vorne zum zugespitzten Rostrum etwas verjüngt. Die Cauda ist ebenfalls flach, ziemlich weit und insgesamt etwas nach abwärts gerichtet, ohne dabei merklich gebogen oder geschwungen zu sein.

Vergleich: Diese »merkwürdigen« Otolithen sehen fast so aus wie ein »zusammengedrückter« *Sillaginocentrus*-Otolith. Der ganze Habitus des Otolithen, die glatte, gewölbte Innenseite, der Umriss mit dem halbkreisförmig gebogenen Ventralrand und die hervorstehende mediodorsale Auswölbung erinnern an bestimmte apomorphe Congridae-Otolithen (Anguilliformes) aus der Verwandschaft der Gattungen *Ariosoma* und *Anago*, doch die Gestalt des Sulcus spricht eindeutig gegen eine derarte Verwandtschaft.

Verbreitung: Nur die Typusart aus dem Maastricht vom Gerhartsreiter Graben, Bayern.

Traubiella anagoformis n. sp.
(Abb. 143a-d)

Derivatio nominis: Aufgrund der Ähnlichkeit im Habitus mit *Anago*-Otolithen (Congridae; Anguilliformes), mit denen *Traubiella* aber nicht verwandt ist.

Holotypus (und einziges Exemplar): Abb. 143; BSP 1984 X 1179.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose (monospezifische Gattung).

Beschreibung: Der einzige vorliegende und hervorragend erhaltene Otolith fällt schon durch seinen fast kreisrunden Umriss auf. Der Ventralrand ist tief, fast ideal halbkreisförmig ausgebogen. Ähnlich sind auch Dorsal- und Hinterrand entwickelt, wobei die mediodorsale Partie stärker ausgewölbt ist. Alle Ränder sind völlig glatt. Das Rostrum ist zwar zugespitzt, ragt aber kaum aus dem fast kreisrunden Gesamtbild heraus. Die antedorsale Partie ist als einzige weniger gebogen, fast gerade und zeigt ganz schwach eine Excisura am Oberrand der ostialen Mündung.

Die Innenseite ist fast vollständig glatt, ohne merkliche Ventrallinie oder dorsale Area und deutlich konvex, wobei der Apex ziemlich im Zentrum der Innenseite unterhalb des Collums liegt. Der weite und flache Sulcus liegt leicht supramedian, hat eine deutliche Öffnung zum Vorderrand und endet auch relativ dicht am Hinterrand. Das Ostium ist geringfügig länger als die Cauda und am Collum ventral etwas erweitert, verjüngt sich aber zur Mündung hin wieder etwas. Am Collum ist der Sulcus dorsal wie ventral etwas eingeschnürt. Die Cauda ist auch sehr weit, in ihrer Gesamtheit etwas abwärts gerichtet, ohne dabei merklich geschwungen zu sein und endet breit gerundet. Die flachen Colliculi sind scharf umgrenzt und füllen ähnlich wie bei *Sillaginocentrus alienus* fast den gesamten Sulcus aus, sind allerdings nur sehr undeutlich in ein ostiales und ein caudales getrennt.

Alle Ränder sind scharf. Die plane, in der Anlage leicht konkave Außenseite ist völlig glatt.

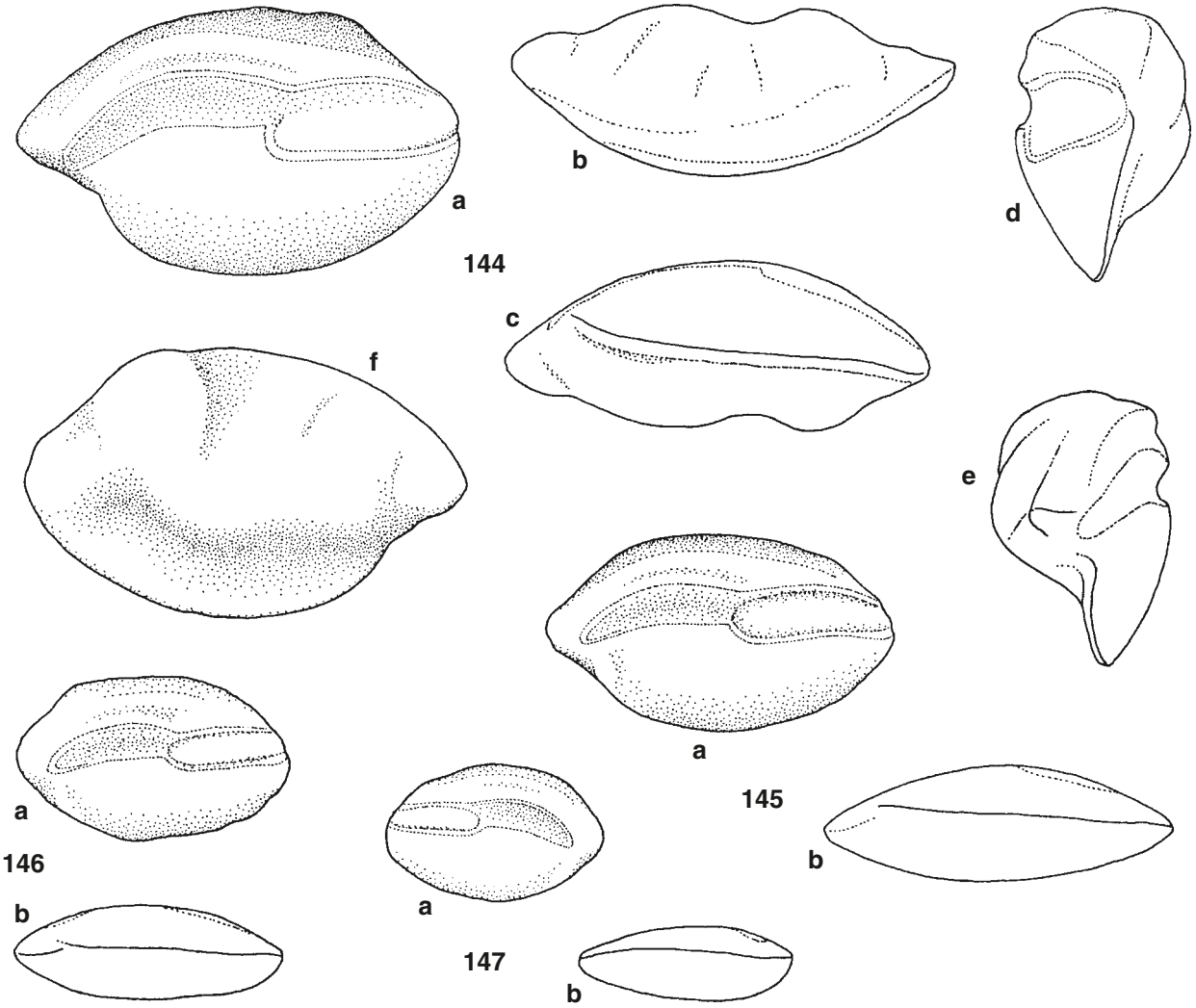


Abb. 144-147. *Pfeilichthys pfeili* n. gen. n. sp. 144, Holotypus (BSP 1984 X 1180); 145-147, Paratypen (BSP 1984 X 1181-1183). – 20 ×.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1179 (Holotypus)	3,4	3,25	1,05	0,9

Gattung *Pfeilichthys* n. gen.

Typusart: *Pfeilichthys pfeili* n. sp.

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Friedrich Pfeil, München, dem ich wesentliche Kenntnisse über dieses Material und die Fundumstände verdanke.

Diagnose: Eine fossile Gattung aus der Verwandtschaft der Holocentridae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind mäßig gestreckt, elliptisch im Umriss, mit einem ventral etwas abgesetzten, zugespitzten Hinterende und einem gleichmäßig gerundetem Vorderende ohne ausgeprägte Rostrum, Antirostrum oder Excisura. Der gesamte Otolith ist deutlich verdickt, speziell dorsal, während der Vorderrand scharf bleibt. Das Ostium ist fast so lang wie die Cauda, flach, ventral etwas erweitert und gleichbleibend weit. Die vertiefte, schmalere Cauda ist zum Ende etwas geschwungen. Der Sulcus liegt deutlich supramedian.

Vergleich: Auf den ersten Blick erinnern diese Otolithen im Habitus an bestimmte ophidiiforme Otolithen aus der Verwandtschaft der Sirembinae oder Brotulinae (Ophidiidae), wie etwa der fossilen Gattung *Nolfophidion* SCHWARZHANS 1981. Der Sulcus zeigt aber in seiner Ausbildung doch mehr Übereinstimmungen mit dem der rezenten Gattung *Holocentrus* (Abb. 148). Juvenile Otolithen von *Pfeilichthys* ähneln sehr denjenigen von *Holocentronotus* n. gen. aus der Verwandtschaft von *Neoniphon* und *Sargocentron*. Ich interpretiere *Pfeilichthys* als den plesiomorphen Repräsentant dieser Gruppe. Die festgestellte Ähnlichkeit mit bestimmten ophidiiformen Otolithen ist vermutlich eine Konvergenz.

Verbreitung: Nur die Typusart aus dem Maastricht vom Gerhartsreiter Graben, Bayern.

Pfeilichthys pfeili n. sp.

(Abb. 144a-f, 145a-b, 146a-b, 147a-b)

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Friedrich Pfeil, München.

Holotypus: Abb. 144; BSP 1984 X 1180.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

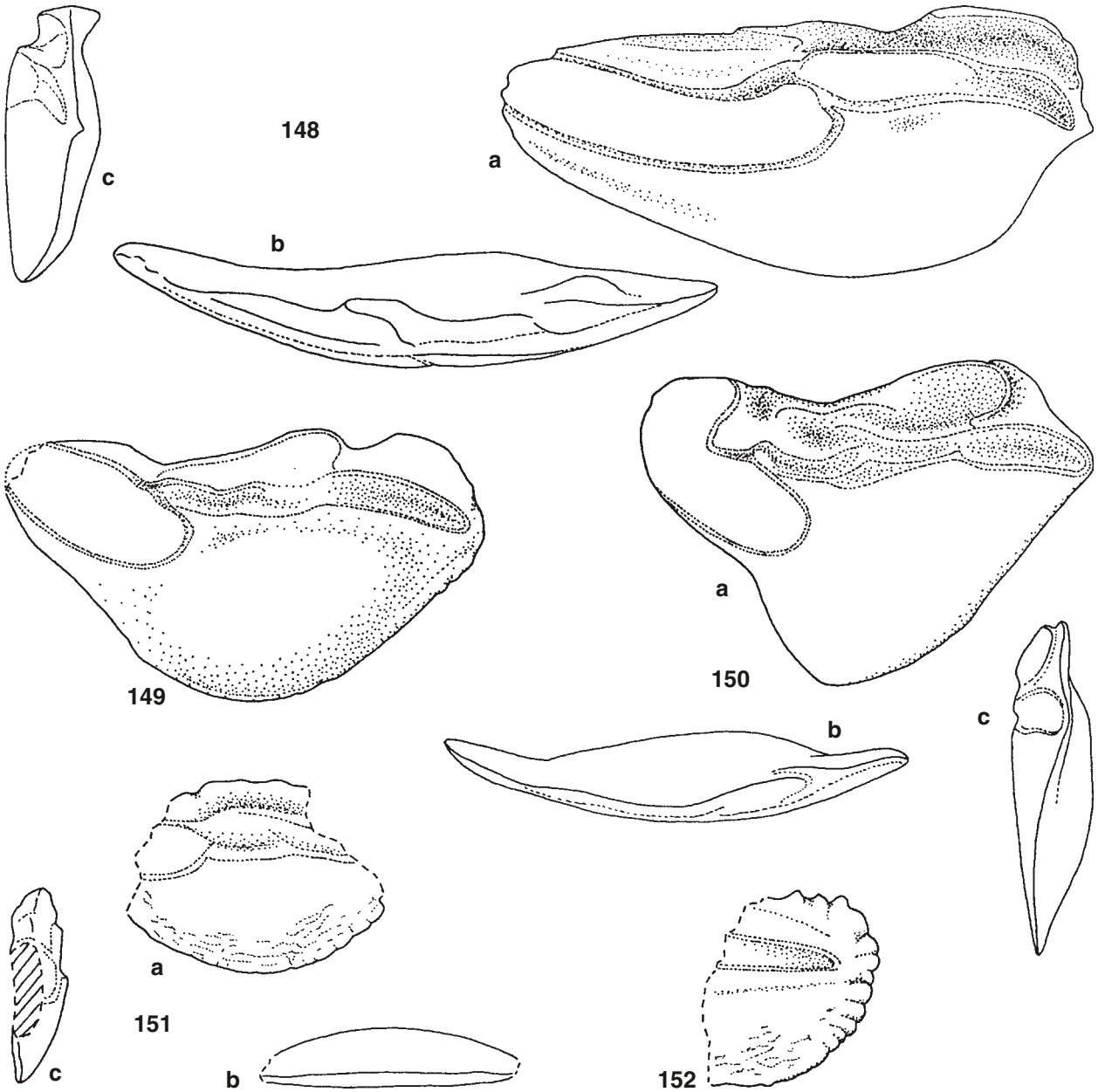


Abb. 148. *Holocentrus ascensionis* (OSBECK 1757), rezent, Grenada, Karibik (hauptsächlich an Korallenriffen und Felsküsten) (Coll. Schwarzhans). – 8 ×.

Abb. 149. *Plectrypops lima* (VALENCIENNES 1831), rezent, Samoa (an Korallenriffen) (Coll. Schwarzhans, leg. ZMH). – 8 ×.

Abb. 150. *Myripristis leiognathus* VALENCIENNES 1855, rezent, Cocos Inseln (an Korallenriffen) (Coll. Schwarzhans, leg. Fitch). – 8 ×.

Abb. 151-152. genus *Myripristidarum* sp. 151 (BSP 1984 X 1185); 152 (BSP 1984 X 1186). – 20 ×.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 3 Exemplare (Abb. 145 – BSP 1984 X 1181; Abb. 146 – BSP 1984 X 1182; Abb. 147 – BSP 1984 X 1183), topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 29 Exemplare, meist juvenile (BSP 1984 X 1184), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose (monospezifische Gattung).

Beschreibung: Es handelt sich um mäßig gestreckte Otolithen mit elliptischen Umriss. Das Vorderende ist breit gerundet, ohne Andeutung von Rostrum, Antirostrum oder Excisura. Der Ventralrand ist ganz gleichmäßig gebogen und glatt, bis auf die hinterste Partie unterhalb der Caudaendung, die konkav verläuft, wodurch ein mäßig zugespitztes Hinterende entsteht. Auch der Dorsalrand ist gleichmäßig gebogen, aber flacher als der Ventralrand und ebenfalls glatt.

Die in beiden Richtungen stark konvexe Innenseite ist glatt und zeigt einen langen, ostial mündenden, deutlich supramedian gelegenen Sulcus. Sein Ostium ist flach, ventral etwas erweitert und dabei gleichbleibend weit und fast genauso lang wie die Cauda. Die nur wenig längere, schmalere und vertiefte Cauda ist ventral und dorsal am

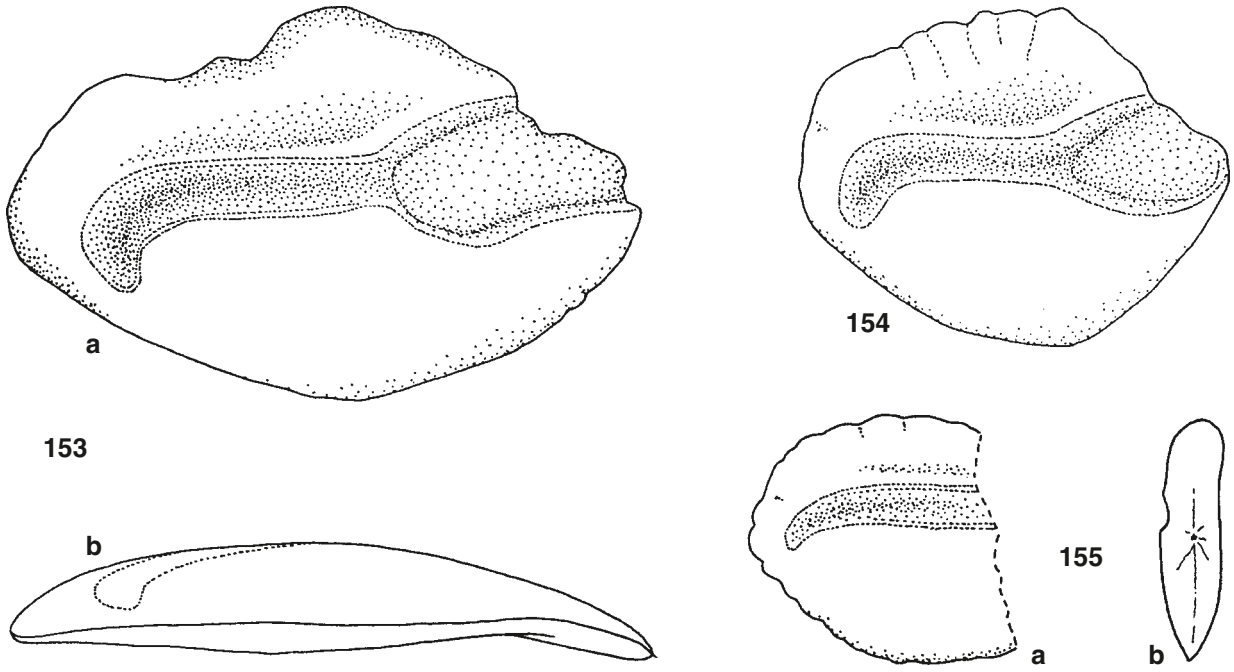


Abb. 153. *Polymixia nobilis* LOWE 1836, rezent, tropisches Westafrika (tropischer Ostatlantik, am Kontinentalhang zwischen 100-770 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. W. Schmidt). – 8 ×.

Abb. 154. *Polymixia lowei* GÜNTHER 1859, rezent, 34°41'N 75°32'W (Karibik, in tiefem Wasser) (Coll. Schwarzhans, leg. ISH). – 8 ×.

Abb. 155. genus *Polymixiidarum* sp. (BSP 1984 X 1193). – 20 ×.

Collum markiert und im hinteren Verlauf in einem weiten Bogen leicht abwärts geschwungen, wobei das Hinterende dicht an die konkave Partie des Ventralrandes heranreicht. Eine Ventrallinie fehlt und die Area ist sehr schmal und auf die Region oberhalb der Cauda beschränkt. Die äußerste dorsale Partie ist durch eine Kante vom Rest der Innenseite abgesetzt.

Während der Ventralrand scharf ist, ist die mediane und dorsale Partie extrem verdickt. Die Außenseite erscheint daher von einem medio-dorsalen Längswulst durchzogen, während die ventrale Partie konkav ist.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D	H:D
1180 (Holotypus)	2,9	1,75	1,67	1,05	1,63
1181	2,25	1,3	1,74	0,75	1,73
1182	1,75	1,05	1,65	0,6	1,73
1183	1,4	0,9	1,55	0,45	1,93

Ontogenie: Die meisten vorliegenden Exemplare sind kleiner als 2,5 mm und zeigen noch nicht alle diagnostisch wichtigen Merkmale so ausgeprägt wie der Holotypus. Davon sind insbesondere die Konkavität des hinteren Ventralrandes, die Dicke und die Konvexität der Innenseite betroffen. Auch die Merkmale des Sulcus sind bei sehr kleinen Exemplaren noch nicht so ausgeprägt. Obwohl die kleineren Exemplare weniger dick sind, ist der Ventralrand nicht so scharf entwickelt wie bei dem adulten Holotypus.

Familie Myripristidae

Gattung indet.

genus *Myripristidarum* sp.

(Abb. 151a-c, 152)

Material: 2 Bruchstücke (Abb. 151 – BSP 1984 X 1185 und Abb. 152 – BSP 1984 X 1186), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Diskussion: Es handelt sich hierbei um mehrere Otolithenbruchstücke einer bislang unbeschriebenen Myripristidae-Art. Auffällig ist das feinziselierte, halbkreisförmige Ventralfeld, der extrem supramedian gelegene Sulcus und die gerade endende Cauda. Die Cauda ist sichtlich segmentiert, aber das Ostium nur wenig erweitert, im Vergleich etwa zu den Otolithen der rezenten Gattungen *Plectrypops* (Abb. 149) und *Myripristis* (Abb. 150). Somit repräsentieren die Oberkreide-Otolithen vermutlich eine sehr plesiomorphe fossile Gattung. Dennoch belegen sie, nun auch anhand von Otolithen, dass die Trennung in die Familien Holocentridae und Myripristidae bis in die Oberkreide zurückreicht.

Unterordnung Polymixioidei

Rezent wird nur eine Familie mit nur einer Gattung und mehreren Arten in diese Unter-Ordnung gestellt. Ihre Otolithen (Abb. 153-154) zeigen kaum diagnostische Unterschiede zu typischen Holocentroidei aber auch vielen Perciformes. Mit den Holocentridae-Otolithen (der Gruppe 2) haben die Otolithen der Polymixiidae gemein die im Umknickbereich nicht erweiterte Cauda sowie das Fehlen einer Ventrallinie, beides Charaktere, die sie mit einiger Sicherheit von den

meisten Perciformes-Otolithen unterscheiden. Zumindest bei den rezenten Polymixiidae-Otolithen ist die Cauda weniger stark abwärts geboden als bei denjenigen der Holocentridae aus der Gruppe 2.

Ich halte die Polymixioidei für die wahrscheinlichsten »Kandidaten« für eine plesiomorphe Schwestergruppe der (meisten) Perciformes (siehe auch Diskussion zu den Holocentroidei und Perciformes).

Familie Polymixiidae

PATTERSON (1964) stellte eine Reihe oberkretazischer Skelettfunde zu dieser Familie. Äquivalente Otolithenfunde sind indessen rar, allerdings auch nur schwer eindeutig diagnostisch ansprechbar.

Gattung indet.

genus *Polymixiidarum beauryi* n. sp.
(Abb. 156a-b, 157, 158, 159a-d)

? syn. 1983 Polymixiidae – HUDDLESTON & SAVOIE; Fig. 2B
? syn. 1996 Polymixiidae indet. – NOLF & STRINGER; Plate 3, Fig. 9-10

Derivatio nominis: Zu Ehren von Herrn Bernhard Beaury, München.

Holotypus: Abb. 156; BSP 1984 X 1187.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 3 Exemplare, (Abb. 157 – BSP 1984 X 1188; Abb. 158 – BSP 1984 X 1189; Abb. 159 – BSP 1984 X 1190) topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 18 Exemplare (BSP 1984 X 1191), Gerhartsreiter Graben, FP 1 und 3 Exemplare (BSP 1984 X 1192), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Otolithen dünn und elliptisch im Umriss mit einem kurzen, aber kräftigen Rostrum. Auf der leicht konvexen Innenseite liegt ein langer, dünner, etwas geneigter Sulcus mit einem kurzen, kaum erweiterten Ostium und einer am Ende ganz schwach abwärts gebogenen Cauda. Der Dorsalrand ist grob skulptiert, die anderen Ränder sind überwiegend glatt.

Beschreibung: Es handelt sich um relativ kleinwüchsige, dünne und fragile Otolithen mit einem mäßig gestreckten, ovalen Umriss. Das Rostrum ist mäßig lang, plump, stumpf und kräftig. Das Hinterende ist breit gerundet, wobei der Schwerpunkt des Otolithen etwas nach dorsal verschoben ist. Der glatte Ventralrand ist vorne stärker ausgebogen als hinten, was das plumpe Erscheinungsbild des Rostrum noch verstärkt. Excisura und Antirostrum fehlen. Der Dorsalrand ist flacher gebogen und breit gewellt.

Auf der leicht konvexen Innenseite befindet sich ein mäßig vertiefter, langer, schlanker, leicht supramedian gelegener und geneigter Sulcus, dessen Ostium ungefähr halb so lang ist wie die Cauda und kaum erweitert. Das Caudaende ist ganz schwach abwärts gebogen und reicht bis dicht an das Hinterende des Otolithen heran. Auf dem glatten Ventralrand fehlt jede Andeutung einer Ventrallinie. Die Area ist sehr schmal, klein und undeutlich. Aus dem Dorsalfeld greifen einzelne Furchen von der Skulptur des Dorsalrandes auf die Innenseite über.

Alle Ränder dieses dünnen Otolithen sind scharf. Die Außenseite ist plan bis leicht konkav und zeigt einige feine radiale Furchen.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1187 (Holotypus)	2,35 (rekonstruiert)	1,6	≈1,46	0,35
1188	2,05	1,45	1,42	
1190	1,85	1,3	1,39	

Variabilität: Alle vorliegenden Otolithen liegen in etwa einem Größenbereich und weichen bis auf Feinheiten der rundlichen Skulptur kaum voneinander ab.

Diskussion: Mit Ausnahme des etwas schräg auf der Innenseite gelegenen Sulcus und des ventral kaum erweiterten Ostium ähneln diese Otolithen sehr denen der rezenten Gattung *Polymixia*. Diese Form des Sulcus erinnert indes etwas an die der Veliferidae, der am meisten plesiomorphen Familie der Lampridiformes, zu denen SCHWARZHANS (1996) diese Otolithen auch gestellt hatte (ohne Abbildung, daher nicht zitiert). Nach den Beschreibungen von HUDDLESTON & SAVOIE (1983) und NOLF & STRINGER (1996), die vermutlich die gleiche Art als Polymixiidae indet. aus dem Maastricht der U.S.A. abbilden, schließe ich mich nun deren Interpretation an.

genus *Polymixiidarum* sp.
(Abb. 155a,b)

Material: 1 Bruchstück (BSP 1984 X 1193), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Diskussion: Dieses Otolithenfragment stelle ich auch unter Vorbehalt zu den Polymixiidae, da keine wirklich diagnostischen Merkmale erkennbar sind. Es handelt sich um das Hinterende eines gedrungenen, flachen, nicht sehr dicken Otolithen mit einer schmalen Cauda, deren Ende deutlich herabgebogen ist.

3.2.11 Zeiformes

Innerhalb der Zeiformes finden sich drei gut begrenzte, recht unterschiedliche Otolithen-Morphologien (siehe auch Monographie zu den Otolithen der Caproidei, Zeiformes und Tetraodontiformes von NOLF & TYLER 2006 für viele weitere Abbildungen).

1. Antigoniiden-Gruppe

Trachichthyidae s. str. (Berycoidei) mit einer monospezifischen Gattung – abgebildete rezente Otolithen: *Trachichthys australis* SHAW & NODDER 1799, Abb. 160.

Antigoniidae mit einer Gattung – abgebildete rezente Otolithen: *Antigonia eos* GILBERT 1903, Abb. 161; *Antigonia rubicunda* OGILBY 1910, Abb. 163; *Antigonia rubescens* (GÜNTHER 1860), Abb. 162.

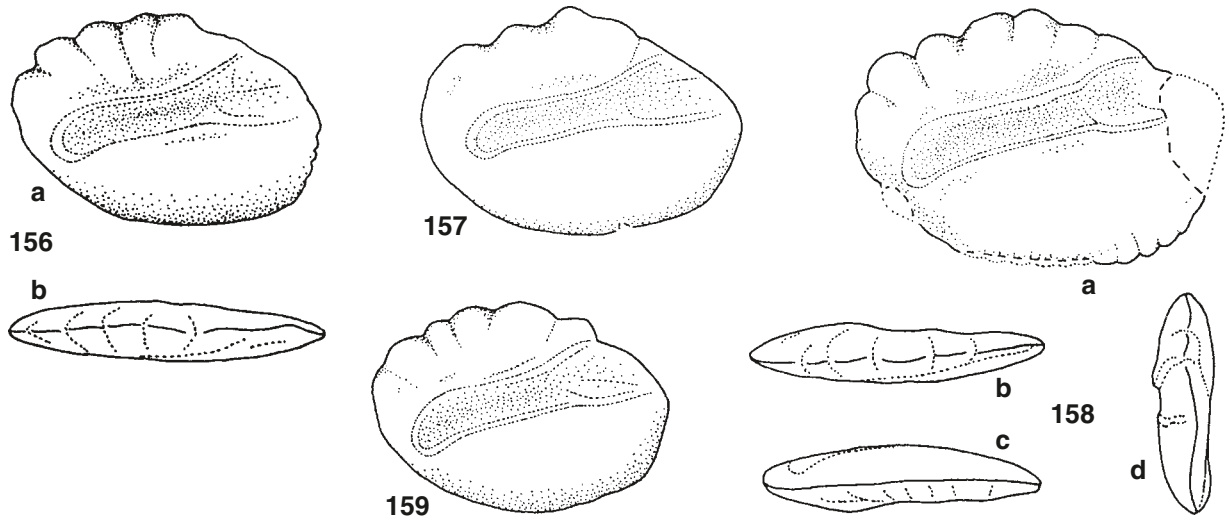


Abb. 156-159. genus *Polymixiidarum beauryi* n. gen. n. sp. 156, Holotypus (BSP 1984 X 1187); 157-159, Paratypen (BSP 1984 X 1188-1190). – 20 ×.

[Die **Caproidae** mit einer monospezifischen Gattung werden STINTON (1967) folgend von den Antigoniidae getrennt und NELSON (2006) folgend zu den Perciformes gestellt (siehe auch SCHWARZHANS 2010), während NOLF & TYLER (2006) sie als plesiomorphe Schwestergruppe der Zeiformes und Tetraodontiformes interpretieren – abgebildete rezente Otolithen: *Capros aper* (LINNAEUS 1758), Abb. 165a-d].

Innerhalb der Zeiformes ist dies die plesiomorphe »Basis«-Gruppe, deren Otolithen eine typische Berycoidei-Struktur zeigen: hochrückige, gedrungene Otolithen mit tief ausgebogenem Ventralrand; Ostium ventral stark erweitert; Cauda deutlich aufwärts gebogen. Es gibt kein apomorphes Merkmal, das Otolithen der Antigoniidae oder Trachichthyidae von den Berycoidei trennen würde. *Capros*-Otolithen zeigen aber einige Autapomorphien wie: stark konvexe Innenseite, in der Höhe reduziertes Ostium, tiefe Excisura und tiefer Sulcus, sowie beginnende biostiale Sulcusöffnung. Dadurch ähneln *Capros*-Otolithen denen der apomorphen Zeiden-Gruppe, doch zeigen die nicht reduzierten Colliculi, das Fehlen einer hervortretenden Crista inferior und die andersartige Ausbildung der caudalen Excisura, dass es sich hier wohl eher um eine (? funktionsmorphologisch bedingte) Konvergenz (oder »parallele Evolution«) handelt.

Den beiden apomorphen Zeniontiden- und Zeiden-Gruppen gemeinsam sind die in der Größe reduzierten Colliculi, speziell des caudalen Colliculum, die meistens etwas erhöht sind und weit auseinanderstehen.

2. Zeniontiden-Gruppe

Parazenidae mit einer monospezifischen Gattung – abgebildete rezente Otolithen: *Parazen pacificus* KAMOHARA 1935, Abb. 166.

Zeniontidae mit einer Gattung – abgebildete rezente Otolithen: *Zenion japonicus* KAMOHARA 1934, Abb. 167.

Synapomorphe Merkmale, die diese beiden Familien miteinander verbinden, sind die gestreckte Gestalt, der wenig vertiefte Sulcus und vor allem die extrem breit entwickelte Crista inferior im Zwischenraum zwischen den beiden Colliculi. Diese stark reduzierten, weit getrennten Colliculi sind das synapomorphe Merkmal, das die Zeniontiden- mit der Zeiden-Gruppe verbindet. Wichtigstes Trennungsmerkmal ist das Fehlen der Excisura am Hinterrand des Otolithen. Innerhalb der Zeniontiden-Gruppe repräsentiert *Parazen* sicherlich den plesiomorphen Typus, während die Zeniontidae-Otolithen durch zwei apomorphe Merkmale gekennzeichnet sind: die unklare Begrenzung des Sulcus und die total reduzierte Excisura. In NOLF & TYLER (2006) wird die plesiomorphe Otolithen-Morphologie der beiden Gattungen interpretiert als plesiomorphe Basis-Gattung zweier getrennter Familien, den Parazenidae und Zeniontidae mit jeweils weiteren Gattungen, die hier zu der Zeiden-Gruppe gerechnet werden (vergleiche NELSON 1994 und 2006).

3. Zeiden-Gruppe

Oreosomatidae mit 4 Gattungen – abgebildete rezente Otolithen: *Oreosoma atlanticum* CUVIER 1829, Abb. 172; *Neocyttus helgae* (HOLT & BYRNE 1908), Abb. 171; *Allocyttus verrucosus* (GILCHRIST 1903), Abb. 173a-c; *Pseudocyttus maculatus* GILCHRIST 1906, Abb. 174.

Cyttidae mit 3 oder 5 Gattungen inklusive der Cyttopsinae (*Cyttopsis* und *Stethopristes)*, Unterfamilie der Parazenidae nach TYLER et al. (2003; siehe NELSON 2006) und eventuell den Gattungen *Capromimus* und *Cyttomimus* (zu den Zeidae in NELSON 1994, zu den Zeniontidae in NELSON 2006 nach TYLER et al. 2003) – abgebildete rezente Otolithen: *Cyttus traversi* HUTTON 1872, Abb. 175a-c.

Grammicolepididae mit 3 Gattungen – abgebildete rezente Otolithen: *Xenolepidichthys dalgleishi* GILCHRIST 1922, Abb. 176.

Zeidae mit 2 Gattungen – abgebildete rezente Otolithen: *Zeus faber* LINNAEUS 1758, Abb. 177a-d.

Die Zeiden-Gruppe ist gekennzeichnet durch die Entwicklung einer deutlich biostialen Sulcusöffnung, eine deutliche Vertiefung des Sulcus und ein in der Höhe reduziertes Ostium. Diese Merkmalskombination ergibt ein eindeutiges synapomorphes Merkmal. Ein »ererbtes älteres«, apomorphes Merkmal sind die reduzierten und auf eine weite Distanz

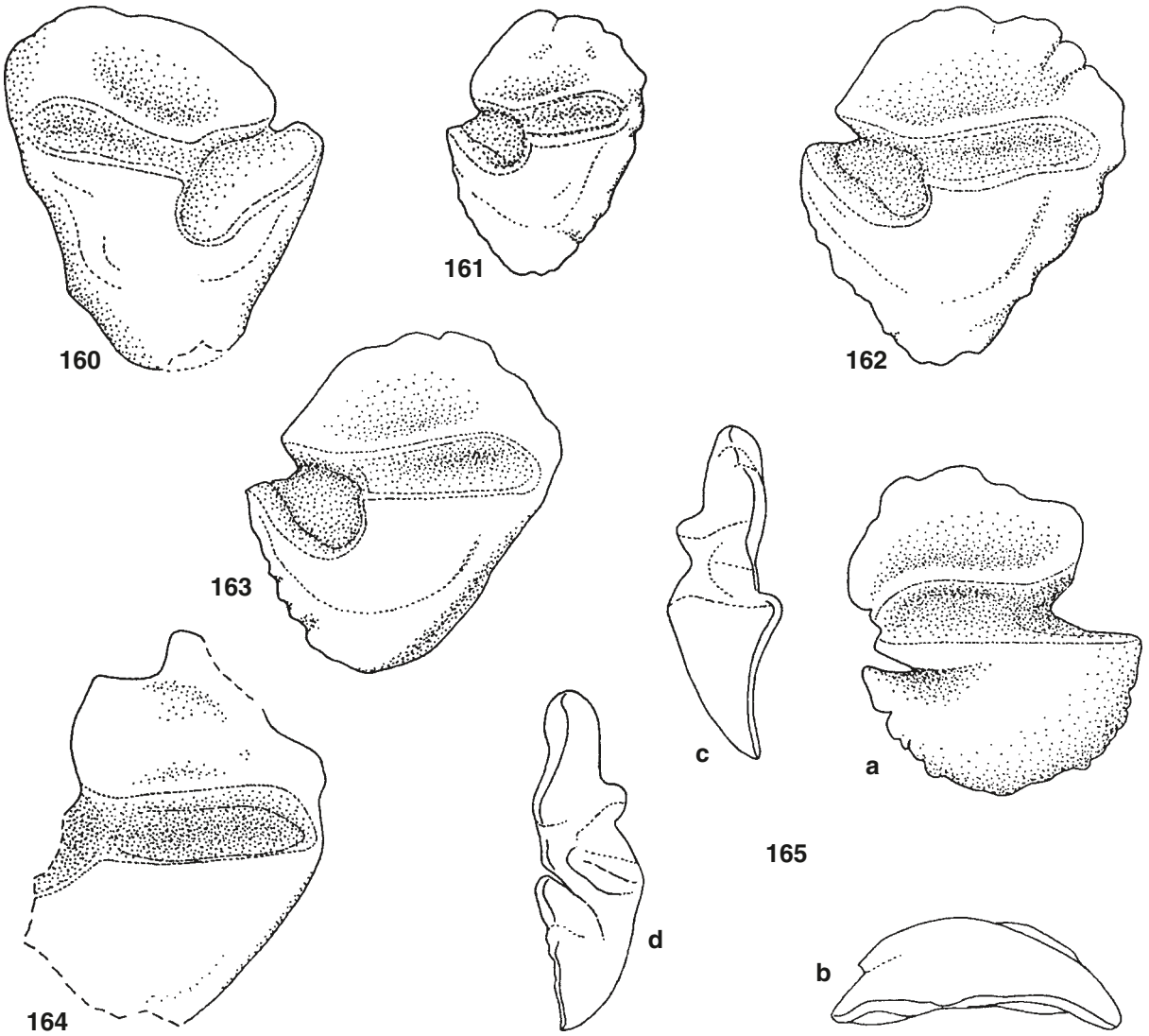


Abb. 160. *Trachichthys australis* SCHAW & NODDER 1799 (Otolith etwas durch Formalin angegriffen), rezent, Westaustralien (in ganz Australien angetroffen, an Korallenriffen und Felsenküsten) (Coll. Schwarzhans, leg. WAM). – 8 ×.

Abb. 161. *Antigonia eos* GILBERT 1903, rezent, off Hawai (pseudozeanisch, hauptsächlich in 100-400 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. Fitch). – 8 ×.

Abb. 162. *Antigonia rubescens* (GÜNTHER 1860), rezent, off Madagaskar (tropisch-gemäßigt, von Südafrika bis Japan, Lebensweise wie *A. eos*) (Coll. Schwarzhans, leg. W. Schmidt). – 8 ×.

Abb. 163. *Antigonia rubicunda* OGILBY 1910, rezent, off New South Wales, Australien (Lebensweise wie *A. eos*) (Coll. Schwarzhans, leg. AMS). – 8 ×.

Abb. 164. *Antigonia »supracretacea«* (KOKEN 1891) (BSP 1984 X 1194). – 8 ×.

Abb. 165. *Capros aper* (LINNAEUS 1758), rezent, 51°N 11°W (subtropisch-gemäßigt, NE-Atlantik und westliches Mittelmeer, Lebensweise wie *A. eos*) (Coll. Schwarzhans, leg. ISH). – 20 ×.

separierten Colliculi, die die Zeiden-Gruppe als Schwestergruppe der Zeniontiden-Gruppe ausweist und nicht etwa, wie nach dem allgemeinen Erscheinungsbild der Otolithen vielleicht eher vermutet werden könnte, als Schwestergruppe der Caproidae (siehe oben). Diese reduzierten und separierten Colliculi haben sich in den einzelnen Familien autapomorph weiterentwickelt. Bei den Oreosomatidae sind die Colliculi etwas herausgehoben und erheblich nach ventral verschoben, fast schon unterhalb des Sulcus (*Neocythus* scheint die am meisten plesiomorphe Gattung zu sein). Grammicolepididae und Cyttidae haben im Gegensatz dazu extrem verkleinerte und etwas vertiefte Colliculi. Auffallend ist, dass die Spezialisierung der Grammicolepididae-Fische sich in ihren Otolithen nicht widerspiegelt. Die Otolithen der Zeidae schließlich gehören zu den auffälligsten Spezialisierungen innerhalb der Teleosteer überhaupt und sind durch folgende Autapomorphien charakterisiert: gratartig entwickelte Crista inferior, schmales Dorsalfeld und extrem reduziertes Ventralfeld, sowie sehr kleine, auf Auswüchsen gelegene Colliculi. Diese stark abweichende Morphologie der Zeidae- von den Cyttidae-Otolithen ist auch der Grund für ihre hier vorgeschlagene Stellung in der Nähe der Grammicolepididae.

Wie einleitend zur Unterordnung der Berycoidei ausgeführt, kann als recht gesichert angenommen werden, dass die Zeiformes einen spezialisierten Seitenzweig aus der

Verwandtschaft der Berycoidei darstellen. Im Sinne einer vertikalen Systematik wäre daher zu überlegen, ob diese Fische nicht besser im Rang einer Unterordnung – Zeioidei – zu den Beryciformes gestellt würden.

Familie Antigoniidae

Gattung *Antigonia* LOWE 1843

Antigonia »supracretacea« (KOKEN 1891)
(Abb. 164)

syn. 1891 *Otolithus* (*Berycidarum*) *supracretaceus* KOKEN – Fig. 3

Material: Ein großes, erodiertes Exemplar (BSP 1984 X 1194), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Diskussion: KOKEN'S verschollener Holotyp war, nach seiner Zeichnung zu urteilen, offensichtlich stark erodiert. Nun liegt ein neues, ebenfalls schlecht erhaltenes Exemplar vor, das zwar die Zuordnung zur Gattung *Antigonia* ermöglicht, einer Gattung, die bereits seit dem Alttertiär fossil gut bekannt ist, doch muss bis zur Erstellung einer Diagnose und Auswahl eines geeigneten Neotypus noch besseres Material abgewartet werden. Bis dahin ist der Artname *supracretacea* zwar nominal valide, wird aber von mir nur in Parenthesen verwendet.

Zumindest können, nach den jetzigen Befunden, ähnliche, parallel vorkommende Berycoidei-Otolithen, wie folgt sicher unterscheiden werden: Otolithen von *Centroberyx teumeri* (VOIGT 1926) sind nicht so gedrungen und diejenigen der kleinwüchsigeren Art *Centroberyx dentatus* (LIEBUS 1927) sind durch ihr in der Höhe stark reduziertes Ostium gekennzeichnet. Die vielleicht am ehesten verwechselbaren Otolithen von *Diretmus primus* n. sp. unterscheiden sich durch die sehr spezielle Ausbildung der Cauda, die auch deutlich nicht so dicht an den Hinterrand des Otolithen reicht. Zum weiteren Vergleich werden rezente Otolithen von *Antigonia* (Abb. 161-163) und *Capros* (Caproidae, Abb. 165) abgebildet.

Familie indet. nahe Parazenidae

Die fossile Gattung *Isozen* n. gen. aus dem Maastricht vom Gerhartsreiter Graben, Bayern, repräsentiert vermutlich eine fossile Familie.

Es handelt sich um typische zeiforme Otolithen, die in schon fast klassischer Art und Weise ein »missing link« zwischen den beiden spezialisierten Hauptgruppen der Zeiformes darstellen. Diese beiden spezialisierten Hauptgruppen sind auf der einen Seite die Familien der Parazenidae und Zeniontidae (Zeniontiden-Gruppe) und auf der anderen die Grammicolepididae, Oreosomatidae, Cyttidae und Zeidae (Zeiden-Gruppe), die jeweils durch eine Anzahl autapomorpher Otolithenmerkmale gekennzeichnet sind. Dadurch sehen sie derart unterschiedlich aus, dass SCHWARZHANS 1978 vermutete, beide Gruppen seien nicht miteinander verwandt. Der fossile Fund von *Isozen* beweist nun aber, wie im Folgenden dargelegt, nicht nur, dass diese beiden apomorphen Gruppen doch miteinander verwandt sind, sondern stellt zugleich ein Bindeglied dar zu der dritten, der plesiomorphen Antigoniiden-Gruppe mit den Familien Antigoniidae und Trachichthyidae s. str. (ex Berycoidei).

Von der Antigoniiden-Gruppe unterscheidet *Isozen* die reduzierten und etwas herausgehobenen Colliculi, gleichzeitig das verbindende, synapomorphe Merkmal den Zeniontiden- und Zeiden-Gruppen. Mit der Zeniontiden-Gruppe verbindet *Isozen* das Fehlen einer Excisura am Hinterrand des Otolithen. Doch ist dies ein plesiomorphes Merkmal, das auch die ursprünglichen Formen der Zeiden-Gruppe gehabt haben müssen. Mit jenen verbindet *Isozen* die gedrungene Gestalt, die tief eingeschnittene Excisura, der zwischen den Colliculi etwas vertiefte Sulcus und auch das in der Höhe reduzierte Ostium. Daher fasse ich *Isozen* als die plesiomorphe Schwestergruppe der verbleibenden Zeiden-Gruppe auf.

Bisher sind zwei weitere fossile Otolithen der Zeiden-Gruppe beschrieben worden (genus *Zeiformorum tyleri* NOLF 2003 aus dem Santon der Pyrenäen und genus *Zeiformorum janni* SCHWARZHANS 2003 aus dem Paleozän von Dänemark), die wahrscheinlich beide ebenfalls zu *Isozen* gestellt werden müssen, zumindest die Art aus dem Paleozän. Ab dem Alttertiär sind regelmäßig Otolithen der Gattung *Antigonia* beschrieben worden und dazu kommt ein Zenion-Nachweis aus dem Unterpliozän von Südfrankreich (SCHWARZHANS 1986). Caproidae- (? Antigoniidae) Skelettfunde werden aus dem Cenoman berichtet (GAYET 1980) und Zeidae aus dem Paleozän (GAUDANT 1977) und eventuell sogar aus dem Cenoman (GAUDANT 1978). So wie sich die phylogenetische Entwicklung zeiformer Otolithen darstellt, bezweifle ich allerdings, dass es sich bei letzteren um Zeidae s. str. in der hier verwendeten Definition handelt. Ist sie doch die am meisten apomorphe Familie der Zeiformes und geologisch sicherlich eine der jüngsten. Viel wahrscheinlicher erscheint mir, dass es sich dabei um der hier auf Otolithen basierenden aufgestellten fossilen Gattung *Isozen* vergleichbare Funde handelt.

In der vorläufigen, zusammenfassenden Mitteilung von SCHWARZHANS (1996) über die Otolithen aus dem Maastricht von Bayern wurde für *Isozen* eine eigene fossile Familie – Isozenidae – vorgeschlagen. Obwohl wahrscheinlich zutreffend habe ich hier, aus in der Einleitung zum Systematischen Teil angegebenen Gründen, auf eine formelle Einführung eines fossilen Familiennamens, nur begründet auf Otolithen, verzichtet.

Gattung *Isozen* n. gen.

Typusart: *Isozen beateae* n. sp.

Derivatio nominis: iso (griech.) = gleich, -zen mit Bezug auf die Gattungen *Parazen* (Parazenidae), *Zenion* (Zeniontidae), *Zen* und *Zenopsis* (Zeidae).

Diagnose: Eine Gattung der Zeiformes mit den folgenden Merkmalen: die Otolithen sind sehr gedrungen, hochrückig, mit tief ausgebogenem Ventralrand und deutlicher Excisura. Eine excisura-ähnliche Einkerbung am Hinterrand fehlt.

Das Ostium ist gegenüber der Cauda kaum erweitert. Ostiales und caudales Colliculum sind zu kleinen elliptischen Körpern reduziert, die durch einen furchenartig vertieften, weiten Zwischenraum des Sulcus getrennt sind. In diesem Zwischenraum ist als Relikt des ehemaligen caudalen Colliculum ventral ein Pseudocolliculum entwickelt, das »noch« nicht in eine gratartige Crista inferior einbezogen worden ist.

Vergleich: Siehe oben.

Verbreitung: Neben der Typusart aus dem Maastricht vom Gerhartsreiter Graben in Bayern wurden kürzlich zwei wei-

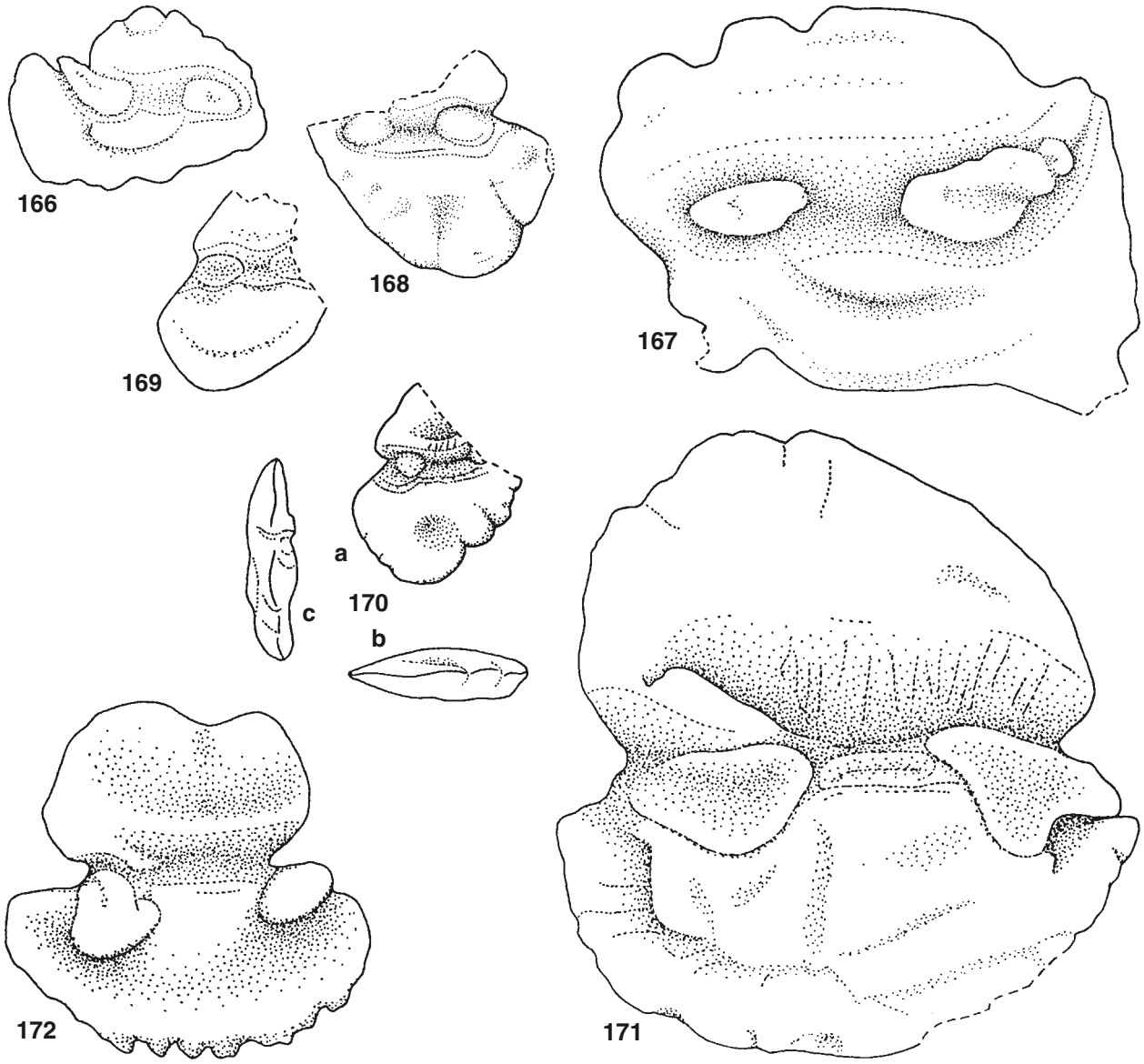


Abb. 166. *Parazen pacificus* KAMOHARA 1935, rezent, Fanglokation nicht bekannt (Verbreitung von tropisch Ostafrika bis Japan) (Coll. Nolf). – 8 ×.

Abb. 167. *Zenion japonicus* KAMOHARA 1934, rezent, off Queensland, Australien (pseudozeanisch, in 300-600 m Wassertiefe, tropisch-subtropisch im Kerngebiet des Indopazifik von Nordaustralien bis Japan) (Coll. Schwarzhans, leg. AMS). – 15 ×.

Abb. 168-170. *Isozen beateae* n. gen. n. sp. 168, Holotypus (BSP 1984 X 1195), linke Sagitta; 169-170, Paratypen (BSP 1984 X 1196-1197), rechte Sagitten. – 20 ×.

Abb. 171. *Neocyttus helgae* (HOLT & BYRNE 1908), rezent, 54°00'N 13°23'W (NE-Atlantik, in etwa 1000-1200 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. ISH), linke Sagitta. – 20 ×.

Abb. 172. *Oreosoma atlanticum* CUVIER 1829, rezent, 34°12'S 16°35'E (tropischer-subtropischer W-Atlantik, Südafrika und Australien, in tiefem Wasser) (Coll. Schwarzhans, leg. ISH), rechte Sagitta. – 20 ×.

tere Arten beschrieben, die vermutlich zur gleichen Gattung gehören – genus *Zeiformorum tyleri* NOLF 2003 und genus *Zeiformorum janni* SCHWARZHANS 2003.

Isozen beateae n. sp.
(Abb. 168, 169, 170a-c)

Derivatio nominis: Gewidmet meiner lieben Frau Beate.

Holotypus: Abb. 168; BSP 1984 X 1195.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 1 Exemplar, (Abb. 170 – BSP 1984 X 1197) topo- und stratitypisch und 1 Exemplar (Abb. 169 – BSP 1984 X 1196), stratitypisch, Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Gedrungene, hohe Otolithen. Sulcus vorne in Excisura geöffnet, zum Hinterrand geschlossen. Colliculi elliptisch und gut begrenzt, weit auseinander stehend und etwas erhaben. Kein Pseudocolliculum im Zwischenraum

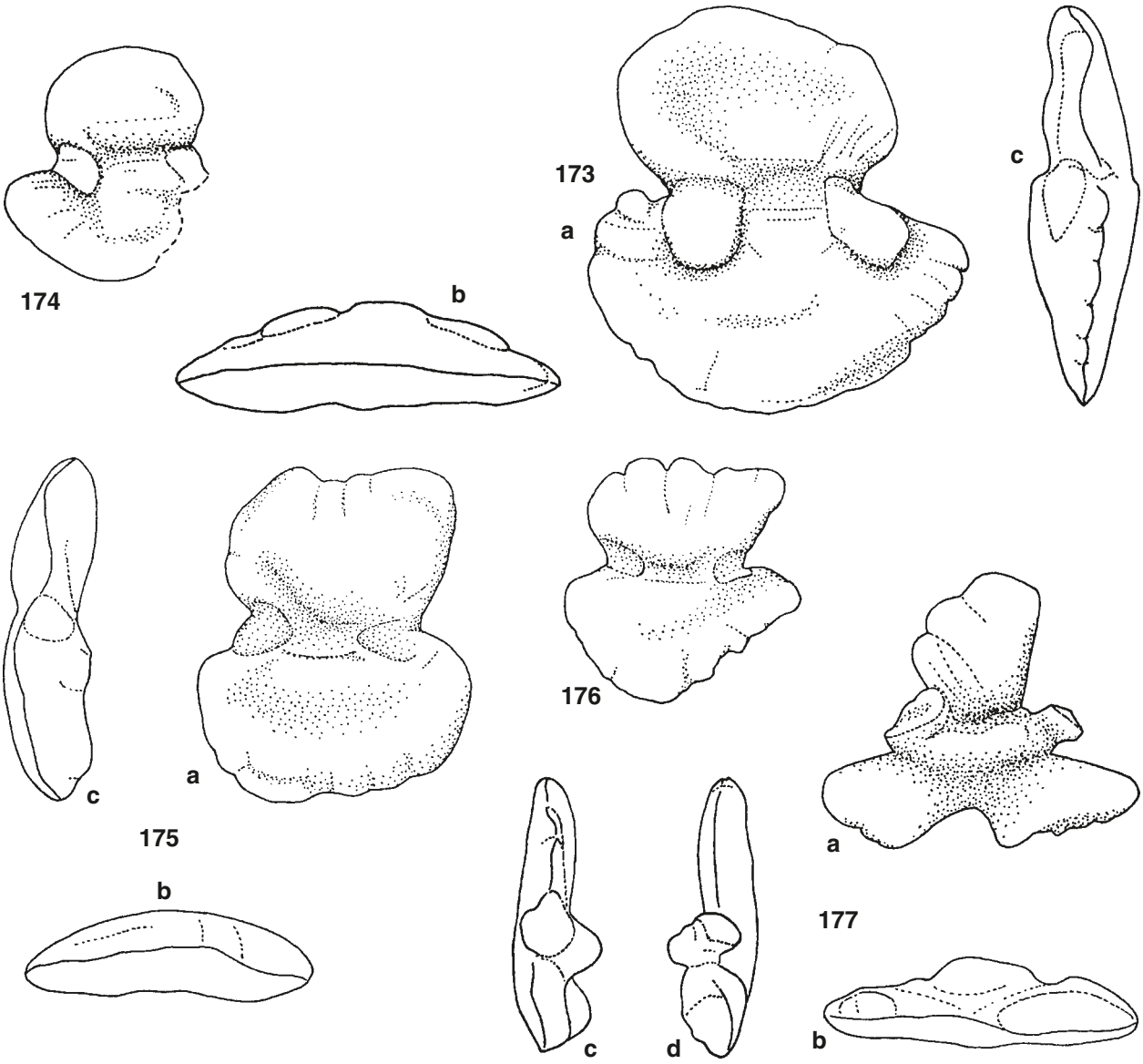


Abb. 173. *Allocyttus verrucosus* (GILCHRIST 1903), rezent, off Südaustralien (gemäßigte Breiten im W-Atlantik, vor Südafrika und Australien, in 400-1500 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. SAM), linke Sagitta. – 20 ×.

Abb. 174. *Pseudocyttus maculatus* GILCHRIST 1906, rezent, 56°57'S 54°58'W (gemäßigte Breiten im W-Atlantik, vor Südafrika und Neuseeland, in 400-1200 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. ISH), rechte Sagitta. – 20 ×.

Abb. 175. *Cyttus traversi* HUTTON 1872, rezent, off New South Wales, Australien (verbreitet von Südafrika über Australien bis Neuseeland, in 300-500 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. AMS), rechte Sagitta. – 20 ×.

Abb. 176. *Xenolepidichthys dalgleishi* GILCHRIST 1922, rezent, off New South Wales, Australien (südlicher Atlantik und Indowestpazifik, in tiefem Wasser) (Coll. Schwarzhans, leg. AMS), rechte Sagitta. – 20 ×.

Abb. 177. *Zeus faber* LINNAEUS 1758, rezent, off Marokko (epi- bis mesopelagisch, meist in 50-150 m Wassertiefe, antitropisch, im N-Atlantik, Mittelmeer, vor Südafrika, Australien, Neuseeland, Japan und Korea) (Coll. Schwarzhans), rechte Sagitta. – 20 ×.

zwischen den Colliculi. Ventrallinie schwach, wenn erkennbar relativ nahe am ventralen Otolithenrand.

Beschreibung: Es handelt sich um ziemlich kleinwüchsige, hochrückige Otolithen. Der Ventralrand ist tief ausgebogen und in weiten Abständen gewellt. Rostrum und Antirostrum sind plump, aber die Excisura ist scharf entwickelt. Der Hinterrand ist ohne Einkerbung. Bei den vorliegenden Exemplaren ist der Dorsalrand unvollständig erhalten.

Die nahezu plane, aber nicht glatte Innenseite zeigt einen vermutlich supramedian gelegenen, nach vorne ostial sich öffnenden, nach hinten geschlossenen, etwas vertieften Sulcus. Das Ostium ist nicht ganz halb so lang wie die Cauda und nur unwesentlich erweitert. Es wird fast ganz von einem elliptischen, etwas herausstehenden Colliculum erfüllt. Das caudale Colliculum ist zu einem kleineren, elliptischen Körper am Ende der Cauda reduziert. Die weite Partie dazwischen ist furchenartig vertieft und zeigt als Relikt des ehemaligen caudalen Colliculum ventral ein schwaches Pseudocolliculum, aber keine ausgeprägte Crista inferior. Dorsal über dieser Partie des Sulcus befindet sich eine kleine, ventral scharf begrenzte Area. Auch auf dem Ventralfeld gibt es unregelmäßige, unscharfe Vertiefungen und von der rundlichen Skulptur ausgehende Furchen.

Die Ränder sind mäßig scharf. Auch die radial schwach gefurchte Außenseite ist nur mäßig konvex.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H	D
1195 (Holotypus)	1,7	1,8 (rekonstruiert)	0,95	
1197	1,25	1,45 (rekonstruiert)	0,9	0,3

Bemerkung: Bei den drei vorliegenden Otolithen fehlen größere Teile der Dorsalpartie. Vergleiche mit rezenten Otolithen zeigen allerdings, dass die diagnostisch wesentlichen Bereiche erhalten sind und *Isozen beateae* damit eindeutig identifiziert werden kann.

Vergleich: genus aff. *Isozen tylori* (NOLF 2003) aus dem Santon der Pyrenäen unterscheidet sich von *Isozen beateae* durch das weniger nach vorne verlagerte Rostrum, die noch nicht elliptisch reduzierten und nicht sehr weit separierten Colliculi und dem Vorhandensein eines ventralen Pseudocolliculum in der Zone zwischen den Colliculi. Diese Art mag in der Tat eine weitere, noch ursprünglichere Gattung der Zeiformes darstellen. Ähnlicher ist *Isozen janni* (SCHWARZHANS 2003) aus dem dänischen Paleozän, der aber bereits eine stark vom ventralen Otolithenrand entfernte Ventrallinie aufweist, mehr vertiefte Colliculi und einen weniger tief ausgebogenen Ventralrand. Eine weitere unbeschriebene Art der Gattung *Isozen* liegt mir aus dem Paleozän Bayerns vor, die durch das ventral sehr mächtig ausgeprägte Rostrum und die sehr kleinen, vertieften Colliculi auffällt (eine Abbildung auf Fig. 10 als *Isozen* n. sp. in SCHWARZHANS, 1996).

3.2.12 Ordnung Perciformes

Seit den fundamentalen Arbeiten von PATTERSON (1964) und GREENWOOD et al. (1966) wird vermutet, dass die Ordnung Perciformes in ihrem heutigen Verständnis polyphyletischen Ursprungs ist. PATTERSON (1964) leitete einzelne perciforme Familien direkt aus unterschiedlichen Beryciformen-Gruppen ab, doch beruhen diese angenommenen phylogenetischen Beziehungen zum Teil wohl auf funktionsmorphologischer Adaption, da in der Oberkreide die Beryciformes an ähnliche ökologische Lebensräume und Nischen angepasst waren, die ab dem Tertiär die Domäne der Perciformes wurden (siehe auch Kapitel 3.2.10.).

Auch die Otolithen-Morphologie zeigt, dass die Gliederung der Acanthopterygii in Ordnungen und Unterordnungen einer nicht streng phylogenetisch vertikalen, sondern eher einer horizontalen Gliederung entspricht (siehe auch Kapitel 5: Acanthopterygian »flower structure«, Abb. 212). Die organisatorisch »tiefste« Stufe nehmen die Atheriniformes und die Berycoidei der Beryciformes ein. Letztere stellen eine Art plesiomorpher Sammelgruppe dar für »höhere« Beryciformes, die Zeiformes und eben auch die Perciformes. Ungewiß erscheint die Abstammung und Abgrenzung der Scorpaeniformes.

Auch in Bezug auf den phylogenetischen Charakter der Perciformes unterstützt die Otolithen-Morphologie die seit PATTERSON (1964) und GREENWOOD et al. (1966) geltende Meinung. Allerdings spricht die Analyse der Otolithen-Morphologie dafür, dass der Großteil der Perciformes, von möglicherweise mehreren Lineages aus der Verwandtschaft der Polymixioidei und/oder Holocentroidei abstammt, miteinander verbunden durch ein (vermutlich synapomorphes) Merkmal, den heterosulcoiden Sulcus (Ostium erweitert, Cauda am Ende abwärts gerichtet). Das entsprechende plesiomorphe Merkmal, bei den Atheriniformes zu beobachten, ist der o-heterosulcoide Sulcus (Ostium erweitert, Cauda gerade). Dem Polymixioidei-Holocentroidei-Perciformes-Stamm steht als phylogenetische Schwestergruppe der Berycoidei-Stephanoberycoidei-Zeiformes-Stamm gegenüber, ebenfalls gekennzeichnet durch ein autapomorphes, aus dem einfachen o-heterosulcoiden Sulcustyp entwickelte Sulcusmorphologie (Ostium erweitert, Cauda aufwärts gebogen). Sollten sich diese Beobachtungen an Otolithen durch andere ichthyologische Analysen bestätigen, könnte die Polyphylie der Perciformes eventuell aufgelöst werden durch Aufnahme der Polymixioidei und Holocentroidei.

Zurück zu der möglicherweise polygenetischen Natur der Perciformes in ihrem jetzigen Verständnis. Angesichts des Umfanges der Perciformes als der (mit den Cypriniformes) artenreichsten und morphologisch am stärksten diversifizierten Ordnung der Teleostei, würde eine detaillierte morphologische Analyse ihrer Otolithen den Rahmen dieser Arbeit bei weitem sprengen und müsste auch, trotz des mittlerweile sehr umfangreichen rezenten Otolithenmaterials, bruchstückhaft und unvollständig bleiben. So will ich im Folgenden nur ganz allgemein die möglichen phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Perciformes umreißen, so wie sie sich gegenwärtig nach ersten, vorsichtigen morphologischen Analysen der Otolithen darstellen.

Ähnlich wie die Berycoidei für die Beryciformes sind die Percoidei für die Perciformes eine Art plesiomorphe »Sammelgruppe« aus der in unterschiedlichen Lineages die höheren perciformen Unterordnungen und die Pleuronectiformes abstammen. Die Abstammung der Tetraodontiformes von den Perciformes über die Acanthuroidei ist unter Diskussion; alternativ werden mögliche direkte Ableitungen aus dem Kreis der Beryciformes/Zeiformes untersucht (siehe NOLF & TYLER 2006). Innerhalb der Percoidei können drei bis vier unterschiedliche Otolithen-Gruppierungen charakterisiert werden (was nicht heißen soll, dass diese dann im strengen Sinne monophyletischen Ursprungs sein müssen).

1. Eine Gruppe umfasst Otolithen mit meist deutlich konvexer Innen- und konkaver Außenseite und stark herabgebogener Cauda. Die Cauda ist im Umknickbereich meist dorsal etwas erweitert und endet spitz. Eine Ventrallinie ist bestenfalls angedeutet. Als »Kernfamilien« zähle ich hierzu u.a.: Centropomidae, Serranidae, Chaetodontidae, Pomacentridae, Teraponidae, Kyphosidae, Sparidae, Nemipteridae, Lethrinidae, Lutjanidae, Pomadasyidae, Sciaenidae und Cirrhitidae, aber vielleicht auch die Percidae und Sillaginidae. Sehr wahrscheinlich stammen von dieser Gruppe die Acanthuroidei (und davon möglicherweise die Tetraodontiformes) ab. Die Otolithen-Morphologie könnte andeuten, dass diese große Gruppe direkt von den Polymixioidei oder Holocentroidei (Beryciformes) abgeleitet ist, mit denen sie die gleiche apomorphe Sulcus-Charakteristik verbindet. Fossile Otolithen dieser Gruppe sind seit dem Paleozän bekannt.

2. Eine zweite große Gruppe kristallisiert sich um die Familien Acropomatidae (sensu NELSON 2006 mit *Acropoma*, *Parascombrops*, *Neoscombrops*, *Malakichthys*) den Epigonidae und Lactariidae und umfasst wahrscheinlich außerdem die Familien Apogonidae, Centrarchidae, Pomatomidae, Cichlidae, Embiotocidae und vielleicht auch Cepolidae und Chiasmodontidae. Scombroidei (aus der Verwandtschaft der Pomatomidae), Labroidei (aus der

Verwandtschaft der Cichlidae) und Pleuronectiformes leiten sich wahrscheinlich aus dieser Gruppe ab, die gekennzeichnet ist durch eine relativ flache Innenseite, eine meist nur ganz schwach herabgezogene Cauda und eine, in der Regel deutliche, Ventrallinie. In einigen Familien ist die Ventrallinie »verdoppelt« und bei den Pleuronectiformes ist die Region dazwischen vertieft und um das Hinterende der Cauda herum mit der dorsalen Area zu einer »circumsulcalen« Area verbunden (siehe SCHWARZHANS, 1999). Die nur geringfügig abwärts geschwungene Cauda stellt ein plesiomorphes Merkmal dar und legt nahe, dass der Ursprung dieser Gruppe möglicherweise geologisch älter ist als der der vorausgegangenen.

Neben diesen beiden recht klar umrissenen morphologischen Gruppen möchte ich noch zwei weitere Percoidei-Gruppen ausgliedern, deren Charakterisierung und verwandtschaftlichen Beziehungen nicht ganz so klar sind.

3. Die eine umfasst die Familien Gerreidae, Kuhliidae, Leiognathidae, Menidae, Arripidae, Synagropsidae (*Synagrops*, *Apognops*, *Doederleinia*) und vielleicht auch Priacanthidae und Pempheridae. Mit Ausnahme der beiden letzten Familien sind die Otolithen dieser Fische gekennzeichnet durch ein in der Größe reduziertes Ostium und einen insgesamt etwas aufwärts orientierten Sulcus. Die deutliche Ventrallinie erinnert an die Acropomatiden-Gruppe, während das scharf abwärts gebogene Caudaende, das in den meisten Fällen im Umknickbereich auch dorsal etwas erweitert ist, eher an die Centropomiden-Gruppe erinnert.
4. Schließlich eine weitere, etwas isolierte Gruppe stellen vermutlich die Carangidae, Bramidae, Echeneidae, Rachycentridae und Formionidae dar. Aus dieser Gruppe, aus der Verwandtschaft der Formionidae, leiten sich wahrscheinlich die Stromateoidei ab. Die Otolithen dieser Gruppe sind dünn, meist schlank, mit einem relativ schmalen Ostium und einem deutlich abwärts gebogenen Caudaende, das ebenfalls meistens im Umknickbereich dorsal etwas erweitert ist. Die Ventrallinie fehlt oder ist sehr schwach. Die Die Carangiden-Gruppe ist möglicherweise verwandt mit der Centropomiden-Gruppe.

Nicht zuletzt werden zu den Perciformes (NELSON 1984) eine Reihe von Familien gestellt, deren verwandtschaftlichen Beziehungen, insbesondere nach Otolithen, problematisch sind. Es sind dies die Kurtidae, Caristiidae, *Ostracioberyx*, Bathyclupeidae, Polynemidae, Mugilidae und Sphyraenidae. Nach der Otolithen-Morphologie könnten sie alle auch prä-perciformen Ursprungs sein. Die Kurtidae- und Bathyclupeidae-Otolithen erinnern an typische Berycoidei, die Polynemidae erinnern sehr an Polymixioidei-Otolithen und die Mugilidae und Sphyraenidae ähneln sehr den Atherinidae. Vor allem die Übereinstimmung bestimmter apomorpher Atherinidae-Otolithen mit den Mugilidae-Otolithen ist frappierend.

Auch die Unterscheidung von perciformen- und scorpaeniformen-Otolithen ist sehr ungenau. Es gibt eine Reihe »aberranter perciformer Unterordnungen«, die möglicherweise untereinander verwandt sind und, was ihre Otolithen-Morphologie anbelangt, ebenso gut zu den Scorpaeniformes gerechnet werden könnten. Es sind dies die Trachinoidei, Notothenioidei, Ammodytoidei, Callionymoidei und Blennioidei (einschließlich Zoarcoidei) und möglicherweise auch die Gobioidei.

Aus diesem kurzen Überblick ergibt sich auch, dass es **die** Synapomorphie für perciforme Otolithen nicht gibt. Zwar kann man bei einem Otolithen mit einem Sulcus dessen Ostium deutlich kürzer und weiter ist als die Cauda und die Cauda am Ende abwärts gebogen und im Umknickbereich dorsal erweitert ist mit einiger Sicherheit ausgehen, dass es sich um einen perciformen Otolithen handelt, aber in der Praxis wird die Bestimmung von Otolithen sich immer wesentlich an Vergleichen mit rezenten Otolithen entsprechender perciformer Familien oder von Gattungen innerhalb solcher Familien orientieren. Damit ergeben sich für die Bestimmung oberkretazischer Otolithen eine Reihe von Schwierigkeiten:

1. Oberkretazische Skelettbefunde haben bisher keine stichhaltigen Beweise für perciforme Fische aus der Zeit erbracht. Damit fehlen unabhängige Anhaltspunkte zur Justierung der Otolithenbefunde.
2. Phylogenetische Untersuchungen der Skelettbefunde legen nahe, dass wenn perciforme Fische aus der Oberkreide zu erwarten sind, diese vermutlich plesiomorphe Formen sein dürften. Das erschwert sehr den Vergleich mit Otolithen rezenter Fische.
3. Skelettbefunde zeigen, dass in der Oberkreide zahlreiche ausgestorbene Lineages der Beryciformes vorhanden waren, von denen Otolithen nicht bekannt sind. Einige dieser ausgestorbenen Lineages gehören zu den Holocentroidei und Polymixioidei, deren rezent vertretene Lineages Otolithen zeigen, die vielen perciformen Otolithen sehr ähneln.
4. Zu guter Letzt und nicht ganz unwesentlich zu berücksichtigen sind die bereits angesprochenen Unsicherheiten bei der Definition der Ordnung Perciformes und die Tatsache, ob es sich dabei überhaupt um eine monophyletische Gruppe handelt.

Aus den genannten Gründen empfehle ich, prä-tertiäre Otolithen-Befunde sehr vorsichtig in Bezug auf eine mögliche Zuordnung zu den Perciformes zu interpretieren. Demgegenüber haben NOLF et al. in verschiedenen jüngeren Publikationen eine Anzahl perciformer Otolithen aus der Oberkreide beschrieben, die dem Palichthyologen die Vermutung nahe legt, dass durch Otolithen aus dem Zeitraum eine reichhaltige Perciformen-Fauna nachgewiesen wäre, die in gleichalten Skelettbefunden überhaupt nicht repräsentiert ist. Es gibt derartige gut belegte Diskrepanzen zwischen Skelett- und Otolithen-Befunden, etwa bei den Ophidiiformes (siehe auch Kapitel 3.2.9), aber im Falle der Perciformes scheint mir eine solide Basis dafür zu fehlen. Leider erhellen Nolf's Begründungen der Zuordnungen oberkretazischer Otolithen zu den Perciformes nicht, da sie oft auf Allgemeinplätzen beruhen oder zumindest keine Character-Analyse anwenden. Sowohl in dem einleitenden Kapitel 2 als auch spezifisch an den jeweiligen Stellen des beschreibenden Teils wurde darauf eingegangen, so dass ich hier nur kurz zusammengefasst die bisherigen Otolithen-Befunde und meine Interpretation davon in drei Wahrscheinlichkeitskategorien untergliedert auflisten möchte.

1. Wahrscheinliche Perciformes-Otolithen-Nachweise aus der Oberkreide:

Plesiopoma otiosa – im Folgenden beschriebene neue Art und Gattung vermutlich der Acropomatidae
Morrhua anhaltinus VOIGT 1926 – zu *Plesiopoma*
Rhombus aff. *rhenanus* KOKEN 1891 [non KOKEN, in LIEBUS 1927] – unbeschriebene Art von *Plesiopoma*

genus inc. sed. *weinbergeri* SIEBER & WEINFURTER 1967– zu *Plesiopoma*
genus *Pempheridarum huddelstoni* NOLF & STRINGER 1996 – zu genus *Acropomatidarum*
Percoidei sp. 6 NOLF & STRINGER 1996 – genus *Carangidarum* sp.
genus *Percoideorum bilottei* NOLF 2003 – zu *Plesiopoma*

2. Fragliche Perciformes-Otolithen-Nachweise aus der Oberkreide:
genus *Percoideorum pseudochanda* NOLF & DOCKERY 1990 – vermutlich ein Polymixioidei
Moronidae sp. NOLF & STRINGER 1996 – nicht interpretierbar; ? Pterothrissidae
genus *Percoideorum severnensis* NOLF & STRINGER 1996 – nicht interpretierbar; ? Pterothrissidae
Percoidei sp. 4 NOLF & STRINGER 1996 – vermutlich ein Polymixioidei
Percoidei sp. 5 NOLF & STRINGER 1996 – nicht bestimmbar, vermutlich kein perciformer
Mugilidae sp. NOLF 2003 – nicht interpretierbar; ? Perciformes
Dapalis distortus NOLF 2003 – eventuell ein Lampridiformes
genus *Percoideorum diagonalis* NOLF 2003 – eventuell ein Lampridiformes
genus *Percoideorum palaresanus* NOLF 2003 – vermutlich ein Berycoidei

3. Nicht valide Perciformes-Otolithen-Nachweise aus der Oberkreide
Apogonidae sp. NOLF & DOCKERY 1990 – zu *Traunichthys* (Beryciformes)
Percoidei sp. 1 NOLF & DOCKERY 1990 – nicht bestimmbares Fragment
Percoidei sp. 2 NOLF & DOCKERY 1990 – zu *Traunichthys* (Beryciformes) ?
Percoidei sp. 3 NOLF & DOCKERY 1990 – zu *Traunichthys* (Beryciformes) ?
genus *Perciformorum cepoloides* NOLF & DOCKERY 1990 – ein Beryciformer nahe *Traunichthys*
genus *Apogonidarum maastrichtiensis* NOLF & STRINGER 1996 – ein Beryciformer nahe *Traunichthys*
genus *Apogonidarum zideki* NOLF & STRINGER 1996 – ein beryciformer nahe *Traunichthys*
Gempylidae sp. NOLF & STRINGER 1996 (Salmoniformes sp. in NOLF & DOCKERY 1990) – kein perciformer, Argentinoidei ?
genus *Acropomatidarum bagassianus* NOLF 2003 – zu *Pollerspoeckia* (nahe Pterothrissidae)
genus *Apogonidarum vetustus* NOLF 2003 – zu *Bavariscopelus* (Myctophiformes)
Pempheridae indet. von NOLF 2003 – ein Beryciformes, wahrscheinlich *Centroberyx*
genus *Haemulidarum santonianus* NOLF 2003 – vermutlich zu *Pollerspoeckia* (nahe Pterothrissidae)
Pomacanthidae sp. NOLF 2003 – ein Holocentroidei
genus *Centrolophidarum classicus* NOLF 2003 – kein perciformer, vermutlich ein (erodierter) Argentinoidei

Familie Acropomatidae

Aufgrund vergleichender morphologischer Untersuchungen an Otolithen schlug SCHWARZHANS (1980) vor, die zuvor monogenerischen Familien Acropomatidae und Lactariidae (nun im Rang einer Unterfamilie), die Epigoninae von den ehemaligen Apogonidae und die Gattungen *Parascombrops* und *Neoscombrops* der Percichthyidae (eine nun aufgelöste, künstliche Zusammenfassung plesiomorpher Fische) in der Familie Acropomatidae zusammen zu fassen. Der erweiterte Umfang der Acropomatidae, aber ohne Lactariidae und Epigonidae, wurde ganz ähnlich auch in NELSON (2006) dargestellt. Hierbei handelt es sich hier wohl um eine der ursprünglichsten Familien der Pericoidei, doch sind ihre Otolithen auch durch kleinere, (aut)apomorphe Merkmale in Bezug auf Ausbildung des Collum, der Ventrallinie, des Umrisses und der Biegung der Innenseite gekennzeichnet (siehe SCHWARZHANS 1980), was zu einem recht charakteristischen Gesamthabitus führt. Fossile Acropomatidae-Otolithen sind nicht selten und es ist auffällig, dass sie im tieferen Alttertiär besonders weit verbreitet und artenreich auftreten.

Gattung *Plesiopoma* n. gen.

Typusart: *Plesiopoma otiosa* n. sp.

Derivatio nominis: Zusammengesetzt aus dem Begriff plesiomorph und dem Namen der Typusgattung *Acropoma*.

Diagnose: Eine fossile Gattung der Familie Acropomatidae mit den folgenden Merkmalen: Die Otolithen sind mäßig gestreckt, oval und ziemlich dünn. Die Innenseite ist nur schwach konvex. Ostium und Cauda sind annähernd gleich lang, aber das Ostium ist, zumal ventral, deutlich erweitert. Die Cauda reicht bis dicht an das Hinterende des Otolithen und ist bei juvenilen Exemplaren gerade und zugespitzt, bei adulten ganz leicht abwärts gebogen. Die Ventrallinie ist deutlich entwickelt.

Vergleich: *Plesiopoma* vereinigt auf sich, wie schon die Namensgebung andeuten soll, hauptsächlich plesiomorphe Merkmale. Otolithen mit einer vergleichbaren morphologischen Charakteristik findet man bei den Neoscopelidae (Myctophiformes), Berycidae (Berycoidei) und eben den Acropomatidae, eine der ursprünglichsten Familien der Perciformes. Die Otolithen der Neoscopelidae, aus deren Verwandtschaft möglicherweise die Acanthopterygii hervorgegangen sein könnten, sind kenntlich an dem weniger stark erweiterten Ostium, das etwas aufwärts gebogen ist, und vor allem auch an der geraden Cauda mit ihrem völlig abgerundeten Hinterende. Die Otolithen der Berycidae (und Berycoidei) unterscheiden sich durch den charakteristischen trapezförmigen Umriss und die aufwärts gebogene Cauda, die allerdings bei einigen Gattungen (siehe zu *Centroberyx*) hinten zugespitzt sein kann. Der Umriss des Otolithen mit den nach vorne verschobenen Schwerpunkten für den Dorsal- und den Ventralrand, sowie die Ausbildung der Cauda und die Proportionen des Sulcus findet man in dieser Weise nur bei den Acropomatidae. Hier sind es vor allem die Otolithen der Gattungen *Parascombrops* aber auch *Epigonus* der verwandten Familie Epigonidae, die an *Plesiopoma* erinnern (abgebildete rezente Beispiele: *Parascombrops pseudomicrolepis* SCHULTZ 1940, Abb. 198 und *Epigonus lenimen* (WHITLEY 1935), Abb. 192). Die Otolithen von *Epigonus* sind vor allem durch die »verdoppelte«, randferne Ventrallinie unterschieden, ebenso wie die Lactariidae. Weniger

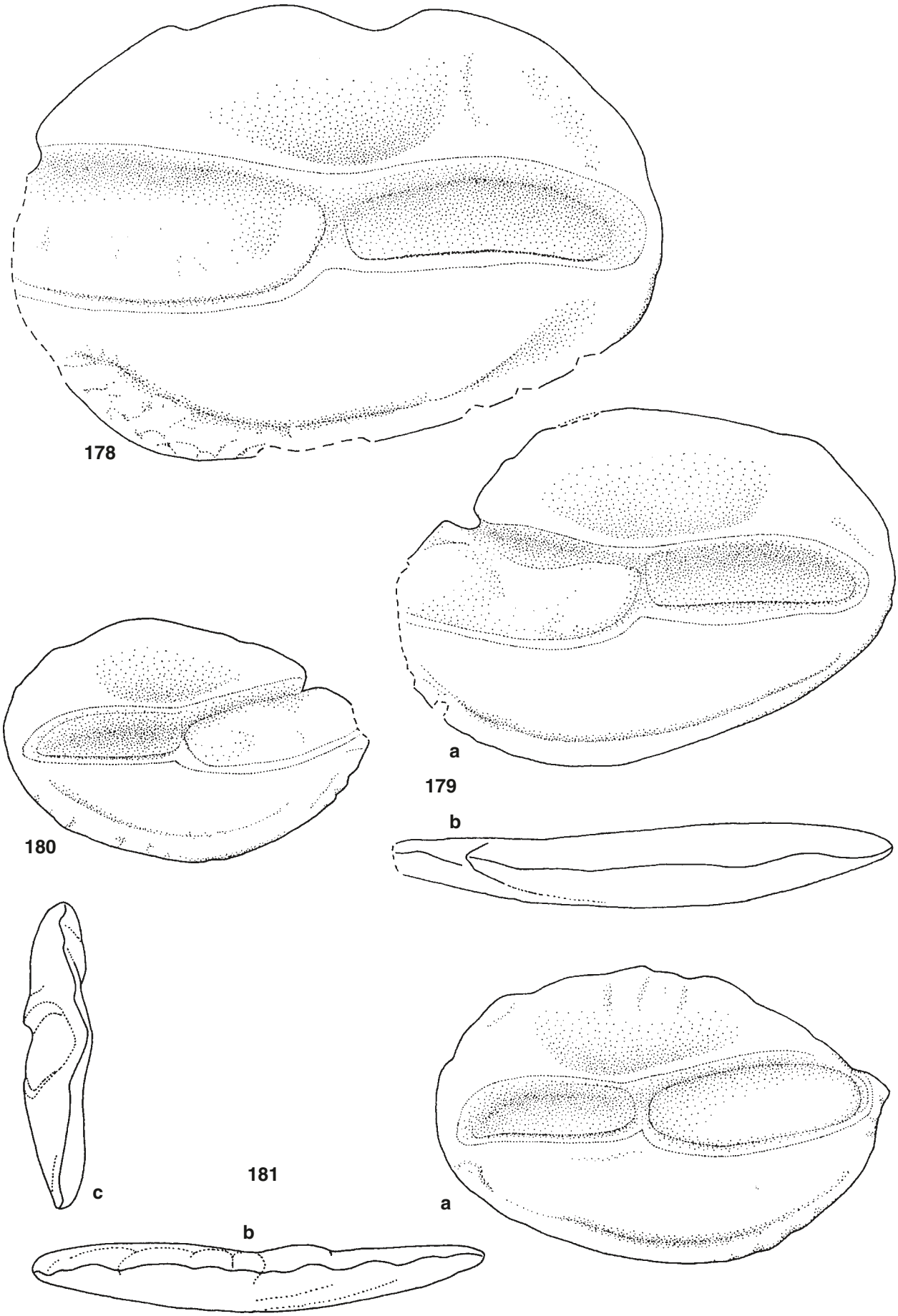


Abb. 178-181. *Plesiopoma otiosa* n. gen. n. sp. 181, Holotypus (BSP 1984 X 1198); 178-180, Paratypen (BSP 1984 X 1199-1201). – 20 ×.

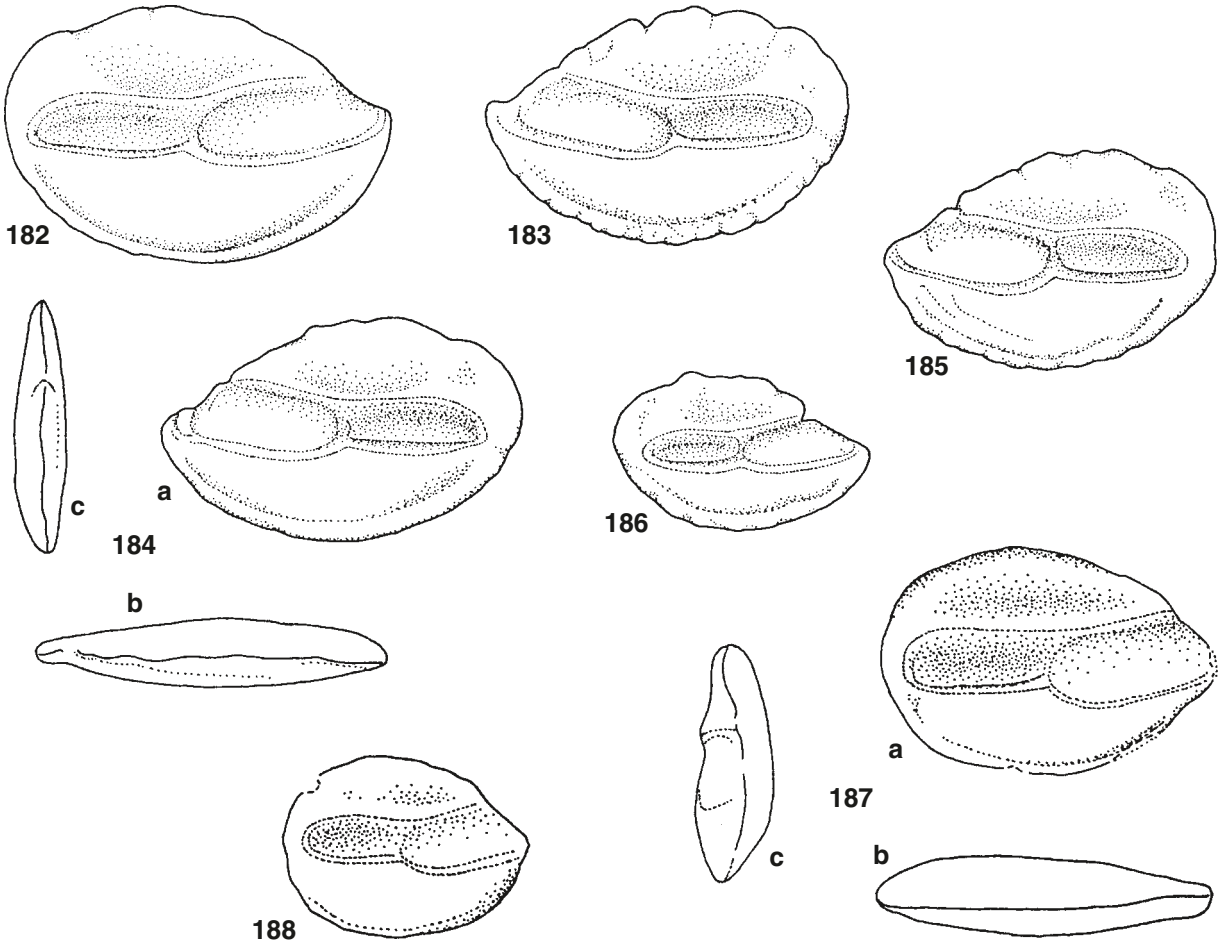


Abb. 182-186. *Plesiopoma otiosa* n. gen. n. sp. 182-186, Paratypen (BSP 1984 X 1202-1206). – 20 ×.

Abb. 187-188. *Plesiopoma weinbergeri* (SIEBER & WEINFURTER 1967), untere Gosau-Schichten (Grenzbereich Coniac/Santon), St. Gallen, Österreich. 187, Holotypus (GBW F 4); 188, Paratypus (GBW F 5). – 20 ×.

deutlich ist der Unterschied zu der sehr heteromorphen Gattung *Parascombrops*. Es gibt bei der Gattung *Parascombrops* durchaus Otolithen mit gerader Cauda, nämlich diejenigen aus der Verwandtschaft von *P. microlepis* (NORMAN 1936) (Abb. 194), die vielleicht einer eigenständigen Gattung zugewiesen werden sollten. Diese völlig planen Otolithen sind aber im Umriss deutlich abweichend von *Plesiopoma*. Am nächsten kommen zweifellos die rezenten und fossilen Otolithen aus dem Formenkreis um *P. pseudomicrolepis*, die denen von *Plesiopoma* in fast allen Merkmalen perfekt entsprechen bis auf die schwächer entwickelte Ventrallinie und die etwas stärkere Abwärtsbiegung des Caudaendes. Wie es scheint, hat *Plesiopoma* die jeweils plesiomorphen Merkmale dieser beiden Gruppen, die eigentlich zwei getrennte Gattungen repräsentieren, aufeinander vereinigt. Bei *Acropoma* ist das Ostium etwas verkürzt.

Zur weiteren Verdeutlichung bilde ich folgende rezente Otolithen ab (das Material dazu wurde in entgegenkommendster Weise von Herrn D. Nolf, Brüssel, zur Verfügung gestellt): *Acropoma japonica* GÜNTHER 1859, Abb. 190, 191; *Lactarius lactarius* (BLOCH & SCHNEIDER 1801), Abb. 189; *Parascombrops philippinensis* (GÜNTHER 1880), Abb. 196; *Parascombrops serratospinosus* SMITH & RADCLIFFE, Abb. 197; *Parascombrops microlepis* (NORMAN 1936), Abb. 194; *Parascombrops spinosus* SCHULTZ 1940, Abb. 195; *Sphyraenops bairdianus* POEY 1858 (syn. *Scombrosphyraena oceanica* FOURMANOIR 1970), Abb. 193.

Verbreitung: *Plesiopoma* ist im Campan und Maastricht eine scheinbar häufige, weitverbreitete und artenreiche Gattung. Neben *P. otiosa* n. sp. aus dem Maastricht von Bayern sind es *P. anhaltinus* (VOIGT 1926) aus dem Senon von Sachsen-Anhalt, *P. weinbergeri* (SIEBER & WEINFURTER 1967) aus dem Coniac von Österreich (Abb. 187a-c, 188), *P. bilottei* (NOLF 2003) aus dem Santon der Pyrenäen (möglicherweise ein Synonym von *P. weinbergeri*) und mit Vorbehalt eine unbeschriebene Art (als *Rhombus? rhenanus* KOKEN 1891 in LIEBUS 1927) aus dem Grenzbereich Campan/Maastricht von Österreich.

Plesiopoma otiosa n. sp.

(Abb. 178, 179a-b, 180, 181a-c, 182, 183, 184a-c, 185, 186)

Derivatio nominis: otiosus (lat.) = ungestört, gleichgültig; bezieht sich auf diesen eindeutigen perciformen Nachweis aus der Oberkreide durch Otolithen, bei gleichzeitigem Fehlen entsprechender Skelettfunde.

Holotypus: Abb. 181; BSP 1984 X 1198.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 1.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

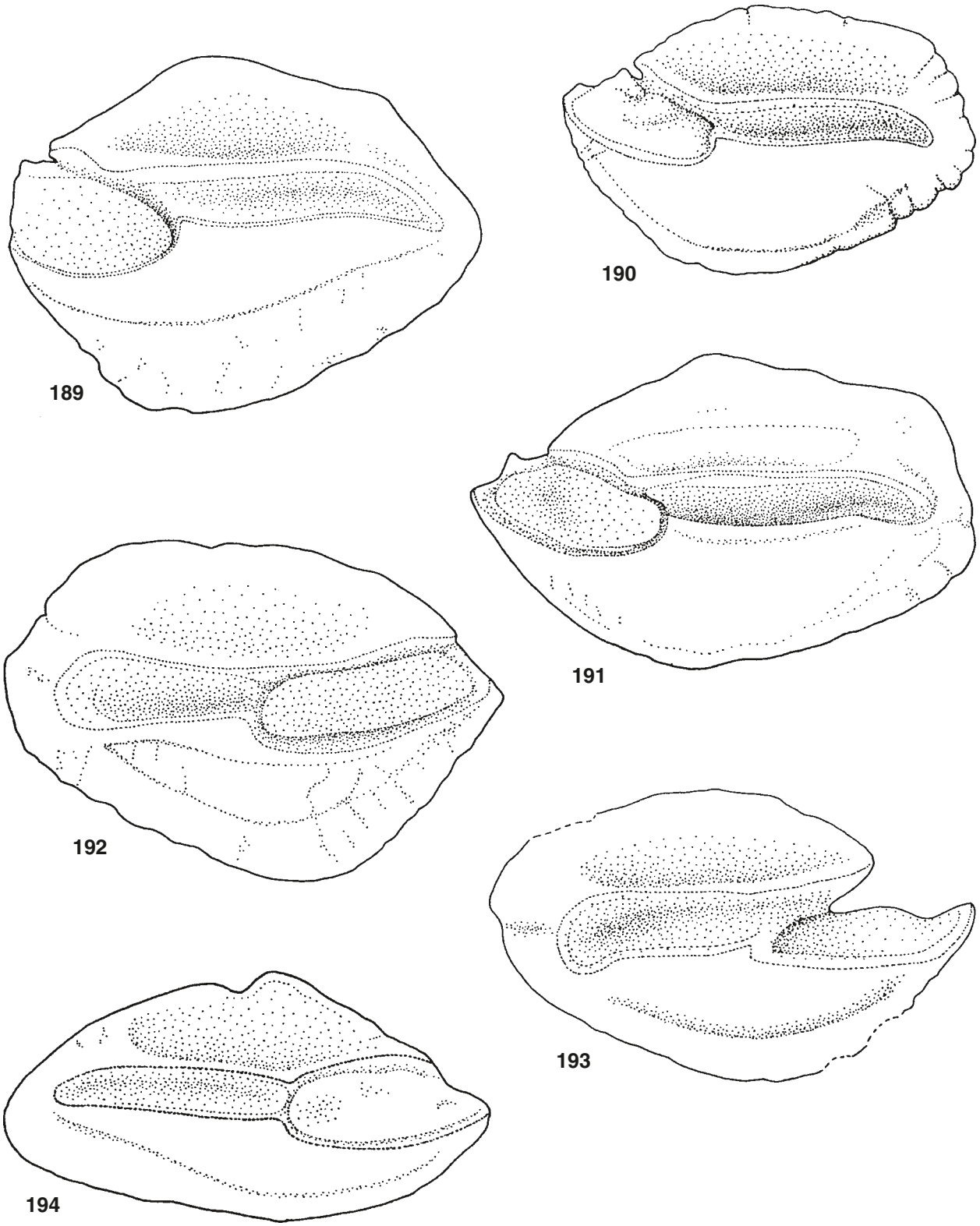


Abb. 189. *Lactarius lactarius* (BLOCH & SCHNEIDER 1801), rezent, Neuguinea (im ganzen Indopazifik, flachmarin, über sandigem Grund) (Coll. Schwarzhans). – 11 ×.

Abb. 190, 191. *Acropoma japonica* GÜNTHER 1859, rezent (Indischer Ozean, Philippinen, Japan, in 200-500 m Wassertiefe). **190**, Meteor-Expedition 1964/65, Station 189, 09°40'N 75°38'E (SMF P 3784) (abgebildet als *Neoscombrops annectens* GILCHRIST 1859 in WEILER 1971, p. 36, Fig. 37); **191**, off Tanzania (IRSNB, coll. Nolf). – 190, 13 ×; 191, 10 ×.

Abb. 192. *Epigonus lenimen* (WHITLEY 1935), rezent, off New South Wales, Australien (gemäßigtes Australien, in 350-800 m Wassertiefe) (Coll. Schwarzhans, leg. AMS). – 11 ×.

Abb. 193. *Sphyraenops bairdianus* POEY 1858, rezent, 13°N 81°W (Karibik, in tiefem Wasser) (IRSNB, coll. Nolf). – 20 ×.

Abb. 194. *Parascombrops microlepis* (NORMAN 1936), rezent, vor der Kongo-Mündung (SE-Atlantik, in tieferem Wasser von der Kongo-Mündung bis zur Walfischbucht) (IRSNB, coll. Nolf). – 10 ×.

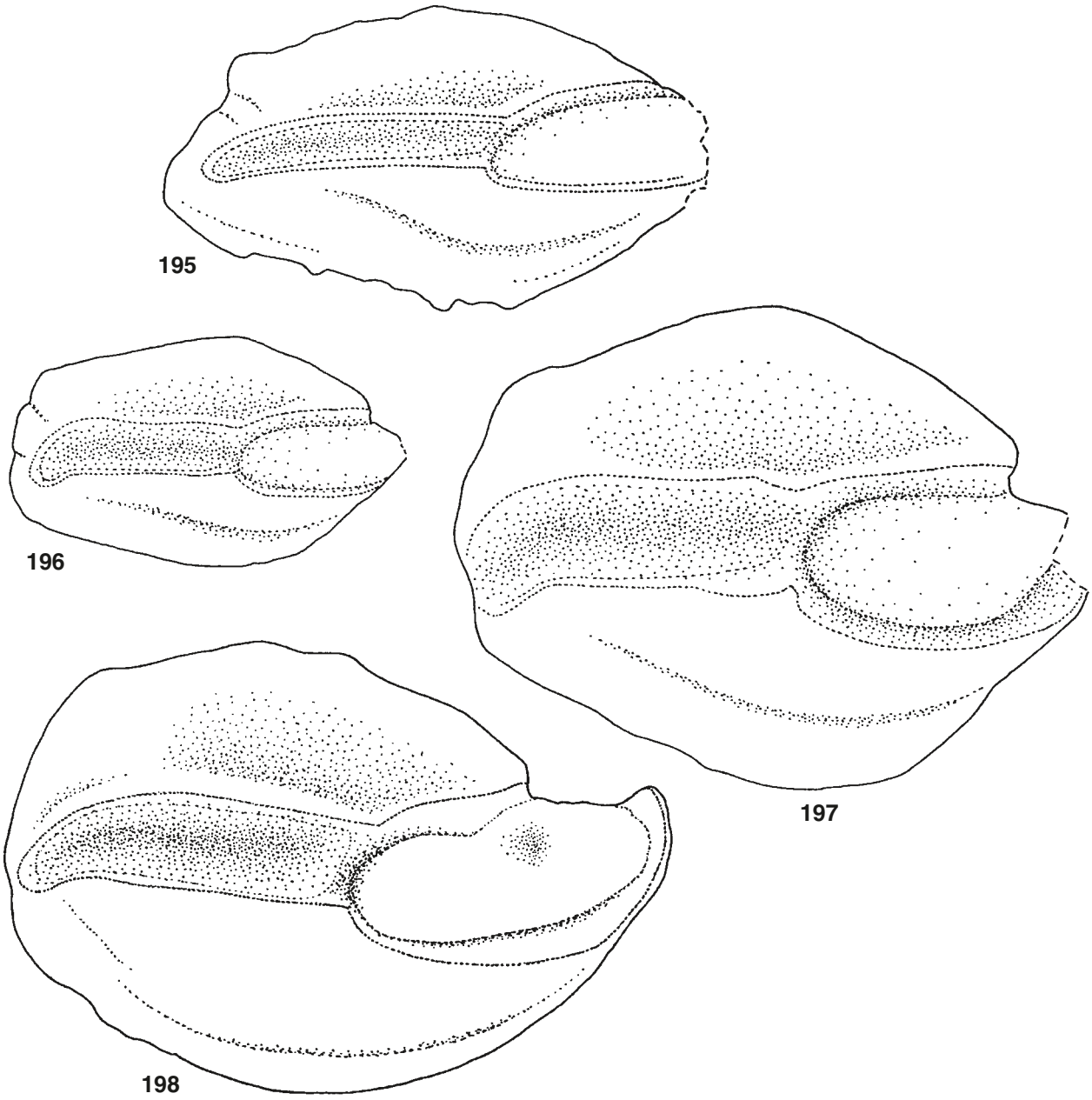


Abb. 195. *Parascombrops spinosus* SCHULTZ 1940, rezent, 12°N 82°W (Karibik in tieferem Wasser) (IRSNB, coll. Nolf). – 10 ×.

Abb. 196. *Parascombrops philippinensis* (GÜNTHER 1880), rezent, Philippinen (IRSNB, coll. Nolf). – 10 ×.

Abb. 197. *Parascombrops serratospinosus* SMITH & RADCLIFFE, rezent Philippinen (IRSNB. coll. Nolf). – 20 ×.

Abb. 198. *Parascombrops pseudomicrolepis* SCHULTZ 1940, rezent, off Haiti, 20°N 71°W (IRSNB, coll. Nolf). – 10 ×.

Paratypoide: 8 Exemplare, (Abb. 178-180 – BSP 1984 X 1199-1201; Abb. 182-186 – BSP 1984 X 1202-1206) topo- und stratitypisch.

Weiteres Material: 720 Exemplare, davon 717 (BSP 1984 X 1207) und 3 teils zerbrochene, sehr große Exemplare (BSP 1984 X 1208-1209, Gerhartsreiter Graben, FP 1 und 5 Exemplare (BSP 1984 X 1210), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Dünne, mäßig gestreckte, ovale Otolithen. Ventrallinie deutlich, randnah. Ostium deutlich erweitert. Cauda zum Ende geringfügig verjüngt und, besonders bei adulten Exemplaren, andeutungsweise abwärts geschwungen.

Beschreibung: Diese dünnen, flachen, im Umriss ovalen Otolithen können bis über 6 mm groß werden, doch liegt das Gros bei 2-3 mm Länge. Der Ventralrand ist ziemlich gleichmäßig und glatt, sein Schwerpunkt ist deutlich nach vorne verlagert. Das Rostrum ist kurz und massig, das Hinterende gerundet. Excisura und Antirostrum sind nur sehr schwach entwickelt. Auch der Dorsalrand ist relativ gleichmäßig gebogen und gelegentlich unregelmäßig gewellt.

Auf der nur wenig konvexen Innenseite befindet sich ein langer, ziemlich breiter, supramedian gelegener Sulcus, dessen Ostium und Cauda annähernd gleich lang sind. Das Ostium ist ventral deutlich erweitert und fast ganz von einem gut begrenzten, ostialen Colliculum ausgefüllt. Die schmalere Cauda ist etwas vertieft, reicht bis dicht an das

Hinterende des Otolithen, ist ventral etwas zugespitzt und gerade oder, wie bei adulten Exemplaren zu beobachten, ganz leicht abwärts geschwungen. Auch das caudale Colliculum ist gut begrenzt. Die Ventrallinie ist kräftig entwickelt und verläuft randnah. Die Area ist geräumig und zum Sulcus hin gut begrenzt.

Die Ränder sind scharf und die leicht konkave bis plane Außenseite glatt oder fein gefurcht.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1199	6	4	1,50	
1200	4,5	3,15	1,42	
1198 (Holotypus)	3,95	2,55	1,54	0,55
1201	3,25	2,1	1,54	
1202	2,45	1,6	1,52	
1203	2,3	1,5	1,55	
1204	2,25	1,45	1,62	
1205	2,1	1,35	1,54	
1206	1,65	1,0	1,63	

Ontogenie und Variabilität: *Plesiopoma otiosa* ist neben *Bidenichthys crepidatus* (VOIGT 1926) die zweithäufigste Art im Maastricht von Bayern, aber es liegen nur drei Exemplare vor, die länger als 4 mm sind. Diese unterscheiden sich von den kleineren Otolithen durch die fast völlig reduzierte randliche Skulptur, die in der Höhe etwas reduzierte postdorsale Partie und die leicht abwärts geschwungene Cauda. Otolithen unter 2,5 mm Länge sind etwas gestreckter und nicht ganz so dünn, bei einer fast planen Innenseite, sowie deutlich lebhafter skulptiert.

Trotz der sehr hohen Zahl an Exemplaren muss festgestellt werden, dass die Variationsbreite in einem sehr engen Rahmen gesteckt ist und sich auf kleinere Unterschiede im Umriss und der Skulptur beschränkt.

Diskussion: *P. otiosa* ist wohl die »fortschrittlichste«, am meisten percomorphe Art, die bisher von *Plesiopoma* bekannt geworden ist. *P. weinbergeri*, die stratigraphisch älteste Art, ist etwas dicker und hat eine ganz gerade, breit abgerundet endende Cauda, erinnert darin mehr an *Epigonus*-Otolithen. Die Ventrallinie ist viel schwächer. Von *P. anhaltinus* aus den norddeutschen Senon-Geschieben sind nur sehr schlecht erhaltene Otolithen bekannt, die durch einen flacher gebogenen Ventralrand, eine stark reduzierte postdorsale Partie und eine ebenfalls gerade, abgerundet endende Cauda gekennzeichnet sind. Darin erinnern sie etwas an Apogonidae-Otolithen, einer Schwesterfamilie der Acropomatidae. Eine unbeschriebene fossile Art, die möglicherweise auch zu *Plesiopoma* gehört, bildete LIEBUS (1927) unter der Bezeichnung *Rhombus rhenanus* KOKEN 1891 aus der Oberkreide Österreichs ab. Sein Otolith ist etwas gestreckter als *P. otiosa* und, unüblich für *Plesiopoma*-Otolithen, gekennzeichnet durch ein kaum erweitertes Ostium und eine gerade, weit vom Hinterrand endende Cauda. Vielleicht handelt es sich hierbei auch um einen Neoscopelidae-Otolithen.

3.2.13 Ordnung Scorpaeniformes

Unterordnung indet.
Familie indet.

genus ? *Scorpaeniformorum* sp.
(Abb. 200a-c, 201)

Material: 2 juvenile Exemplare (BSP 1984 X 1211-1212), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Beschreibung: Es handelt sich um kleine, mäßig gestreckte Otolithen mit gerundetem, leicht gewelltem Hinterende und einem mäßig zugespitzten Rostrum. Der Ventralrand ist glatt und wenig ausgebogen. Sein Schwerpunkt liegt etwas vor der Mitte des Otolithen. Der Dorsalrand ist im vorderen Bereich flach gebogen und glatt, zeigt aber über dem Caudaende ein gerundetes postdorsales Eck.

Der Sulcus liegt leicht supramedian verschoben auf der mäßig konvexen Innenseite und ist recht schmal und etwas vertieft. Sein Ostium ist erheblich kürzer als die Cauda, aber etwas erweitert. Die längere und schmalere Cauda ist gegen Ende leicht abwärts gebogen zur postventralen Partie (aber eine postcaudale Depression fehlt). Extrem randnah kann gelegentlich eine Ventrallinie ausgemacht werden. Die Area ist sehr undeutlich.

Die Ränder sind mäßig scharf und der Dorsalrand ist stark verdickt. Die Außenseite ist im wesentlichen glatt und plan in der horizontalen Richtung, aber durch den verdickten Dorsalrand in der vertikalen Richtung konvex.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1211	1,8	0,9	2,0	0,4
1212	0,75	0,45	1,7	

Diskussion: Diese kleinen und vermutlich juvenilen Otolithen zeigen einige typische plesiomorphe Sulcus-Strukturen der Scorpaeniformes und Perciformes. Bei dem augenblicklichen Kenntnisstand ist eine dataillierte Analyse nicht möglich und die Zuordnung zu den Scorpaeniformes ist daher spekulativ. Recht ähnlich erscheinende Otolithen wurden von NOLF (2003) als genus *Scorpaeniformorum agonoides* aus dem Santon der Pyrenäen beschrieben.

3.2.14 Otolithen incertae sedis und Lapilli

Neben den vorher beschriebenen Otolithen liegen noch zahlreiche, nicht zuordenbare Lapilli vor (Lapillus indet. Typ A, 2 Lapilli – BSP 1984 X 1223; Lapillus indet. Typ B, 2 Lapilli – BSP 1984 X 1224; Lapilli indet., 84 Lapilli – BSP 1984 X 1225), sowie einige Sagitten, die keiner rezenten Gruppe eindeutig zuzuordnen sind, oder zu kleine oder schlecht erhalten sind für eine derartige Zuordnung, aber dennoch dokumentiert werden sollen, da sie wahrscheinlich weitere Faunenelemente repräsentieren. Sie werden im Folgenden als incertae sedis beschrieben.

genus inc. sed. *traubi* n. sp.
(Abb. 202a-c, 203, 204)

Derivatio nominis: In Gedenken an Herrn Franz Traub, München.

Holotypus: Abb. 202; BSP 1984 X 1213.

Locus typicus: Gerhartsreiter Graben bei Siegsdorf, FP 3.

Stratum typicum: Gerhartsreiter Schichten, mittleres Maastricht, *Globotruncana-gansseri*-Zone.

Paratypoide: 2 Exemplare, davon eines (Abb. 203 – BSP 1984 X 1214) topo- und stratitypisch und eines (Abb. 204 – BSP 1984 X 1215) stratitypisch.

Weiteres Material: 10 Exemplare (BSP 1984 X 1216), Gerhartsreiter Graben, FP 1 und 2 Exemplare (BSP 1984 X 1217), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diagnose: Kleine, gestreckt Otolithen mit spitzem Rostrum und plumpem Hinterende. Innenseite deutlich konvex in vertikaler Richtung. Sulcus lang, schmal, gerade, undeutlich in ein etwas längeres Ostium und eine kürzere Cauda unterteilt.

Beschreibung: Es handelt sich um kleine, gestreckte Otolithen mit spitzem Rostrum und stumpfen, plumpen Hinterende. Der Ventralrand ist flach und gleichmäßig gebogen. Auch der Dorsalrand ist nur wenig gekrümmt, mit einem zum Hinterende des Otolithen hin verschobenem Schwerpunkt. Das Rostrum ist relativ lang, aber Excisura und Antirostrum sind verschwindend klein. Alle Ränder sind glatt.

Die Innenseite ist in der Längsrichtung fast plan, aber in der vertikalen Richtung deutlich konvex. Der Sulcus ist lang, gerade, relativ flach. Sein Ostium ist etwas länger als die Cauda und am Collum ventral kaum merklich erweitert. Die Colliculi sind nur sehr undeutlich getrennt. Dorsal ist eine unscharfe Area angedeutet und auch eine kurze Ventrallinie ist gelegentlich vorhanden.

Alle Ränder sind etwas verdickt. Die Außenseite ist schwach konvex und glatt.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1213 (Holotypus)	1,65	0,9	1,81	0,4
1214	1,45	0,75	1,91	0,35
1215	1,45	0,75	1,87	

Diskussion: Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Otolithen sind ganz ungewiss. Eine entfernte Ähnlichkeit besteht zu den Otolithen der Beloniformes.

genus inc. sed. sp. 1
(Abb. 199a,b)

Material: 1 erodiertes, juveniles Exemplar (BSP 1984 X 1218), Gerhartsreiter Graben, FP 3.

Diskussion: Der nur fragmentarisch erhaltene, gedrungene Otolith erinnert an plesiomorphe, perciforme Otolithen wie die der Chandidae (Acropomatiden-Gruppe).

genus inc. sed. sp. 2
(Abb. 205a-c)

Material: 1 kleines Exemplar (BSP 1984 X 1219), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Beschreibung: Der einzige, ziemlich kleine vorliegende Otolith ist im ganzen gut erhalten, auch wenn er, vor allem randlich etwas ausgelaugt erscheint. Der Umriss ist nahezu kreisrund, wobei ein massiges, stumpfes Rostrum nur wenig hervorspringt. Excisura und Antirostrum fehlen völlig. Alle Ränder sind glatt und gleichmäßig gebogen.

Auf der ziemlich glatten, nur schwach gebogenen Innenseite befindet sich ein median gelegener, leicht aufwärts gebogener Sulcus, der am Vorderrand deutlich mündet und nach hinten relativ dicht an das Hinterende des Otolithen heranreicht. Bis auf das leicht verjüngte caudale Ende ist der Sulcus auffallend gleichbleibend weit und nicht, auch nicht andeutungsweise, in Ostium und Cauda untergliedert. Er ist insgesamt von einem gut begrenzten, flachen, einheitlichen Colliculum erfüllt. Eine kleine, flache Area ist auf dem Dorsalfeld vorhanden und ebenso eine undeutliche Ventrallinie, die dicht am Ventralrand verläuft.

Der Otolith ist insgesamt dünn und alle Ränder sind scharf. Die Außenseite ist, ebenso wie die Innenseite, nur ganz leicht konvex und im wesentlichen glatt, zeigt aber einzelne schwache und kaum vertiefte, lange radiale Furchen.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1219	1,55	1,45	1,08	0,3

Diskussion: Dieser, an und für sich sehr typische Otolith lässt sich keiner rezenten Gruppe ohne weiteres zuordnen. Vor allem ist nicht klar, ob es sich bei der Sulcus-Morphologie um ein sehr plesiomorphes Merkmal handelt oder um ein sekundär reduziertes. In ersterem Falle würde man diesen Otolithen einer sehr ursprünglichen Teleosteer-Gruppe zuordnen wollen, etwa den Osteoglossiformes, oder eventuell sogar den Holostei. Handelt es sich jedoch um eine sekundär reduzierte Sulcus-Morphologie mit sekundär verschmolzenen Colliculi, so würde der insgesamt leicht aufwärts gebogene Sulcus für eine aberrante (und ausgestorbene) Berycoidei-Gruppe sprechen.

genus inc. sed. sp. 3
(Abb. 206a-c, 207a-b)

Material: 1 juveniles Exemplar und 1 größeres Bruchstück (BSP 1984 X 1220-1221), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Beschreibung: Es handelt sich um fragile, kleinwüchsige, gestreckt ovale Otolithen mit allseits gewellten Rändern. Ventral- und Dorsalrand sind in gleicher Weise flach und gleichmäßig gebogen. Die Spitze des langen Rostrum ist nicht erhalten. Excisura und Antirostrum sind verschwindend klein. Das gerundete Hinterende zeigt in der Mitte eine deutliche Einkerbung, die über eine Furche mit dem Ende der Cauda verbunden ist.

Die Innenseite ist in der horizontalen Richtung plan und auch in der vertikalen lediglich zum Rand hin konvex. Der Sulcus liegt median, ist lang und vertieft, völlig gerade und in etwa gleich große Ostium und Cauda unterteilt. Die Cauda ist ziemlich schmal, vor allem deutlich schmaler als das Ostium. Bei dem größeren Exemplar kann man ein ostiales Colliculum und, davon andeutungsweise etwas abgetrennt,

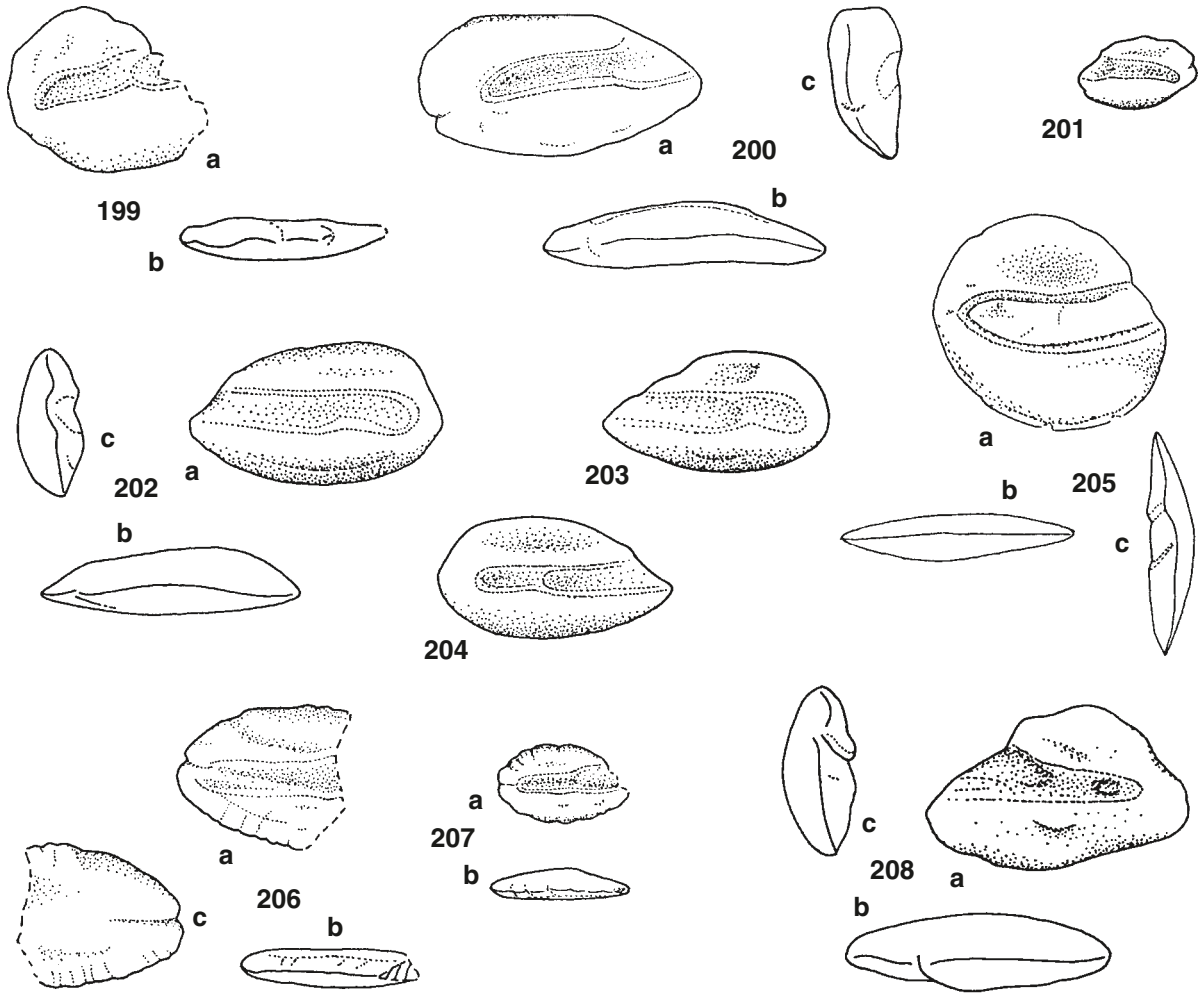


Abb. 199. genus inc. sed. sp. 1 (BSP 1984 X 1218). – 20 ×.

Abb. 200, 201. genus *?Scorpaeniformorum* sp. (BSP 1984 X 1211-1212). – 20 ×.

Abb. 202-204. genus inc. sed. *traubi* n. sp. 202, Holotypus (BSP 1984 X 1213); 203-204, Paratypen (BSP 1984 X 1214-1215). – 20 ×.

Abb. 205. genus inc. sed. sp. 2 Holotypus (BSP 1984 X 1219. – 20 ×.

Abb. 206, 207. genus inc. sed. sp. 3 (BSP 1984 X 1220-1221). – 20 ×.

Abb. 208. genus inc. sed. sp. 4 (BSP 1984 X 1222). – 20 ×.

die ventrale Begrenzung eines caudalen Colliculum erkennen. Excisuralfurche, Area und Ventrallinie sind nur äußerst schwach entwickelt. Randlich greifen einige Furchen von der Skulptur der Otolithen auf die Innenseite über.

Die Ränder des Otolithen sind mäßig scharf. Die Außenseite ist leicht konvex und randlich gefurcht. Besonders häufig ausgebildet ist eine Furche, die von der Einkerbung am Hinterrand des Otolithen ausgeht, analog zu der Innenseite.

Maße (in mm):

BSP 1984 X ...	L	H	L:H
1221	0,85	0,5	1,67

Diskussion: Von dieser Art liegen leider nur ein sehr juveniler Otolith und das Bruchstück eines adulten Otolithen vor, so dass eine Artdiagnose nicht erstellt werden kann. Auffallend ist die Ähnlichkeit mit clupeiformen Otolithen. Allerdings erinnern sie auch an die von NOLF & STRINGER (1996) als Gempylidae beschriebenen Otolithen (die wohl eher zu den Argentinoidei gehören) aus dem Maastricht der U.S.A.

genus inc. sed. sp. 4

(Abb. 208a-c)

Material: 1 sehr kleines Exemplar (BSP 1984 X 1222), Gerhartsreiter Graben, FP 1.

Beschreibung: Der einzig vorliegende Otolith ist sehr klein und fast dreieckig im Umriss. Der Ventralrand ist flach, glatt, in der Mitte etwas ausgebogen. Vorder- und Hinterende sind mäßig zugespitzt. Während das Rostrum kräftig entwickelt ist, sind Excisura und Antirostrum nur sehr schwach. Der Dorsalrand ist median am stärksten ausgewölbt. Alle Ränder sind glatt.

Auf der flachen Innenseite befindet sich ein gerader, mäßig tiefer, nach vorne sich trichterförmig öffnender Sulcus. Das ostiale und das extrem kleine caudale Colliculum sind vertieft. Auf dem Ventralfeld ist die Partie unter dem Collum etwas abgesetzt.

Die Ränder sind etwas verdickt und die schwach konvexe Außenseite ist glatt.

Maße (in mm):

BSP 1984 X …	L	H	L:H	D
1222	0,7	0,4	1,68	0,2

Diskussion: Bis weitere Otolithen von dieser Art gefunden sind, ist nicht klar, ob es sich bei diesem sehr kleinen Exemplar um einen larvalen oder juvenilen Otolithen handelt oder um einen adulten, kleinwüchsiger Fische wie zum Beispiel bei den Syngnathiformes zu finden.

4. Faunistische Rekonstruktion

4.1 Entwicklung der Teleosteer anhand von Otolithen in Mitteleuropa

Die fossilen Otolithen Mitteleuropas gehören zu den am besten bearbeiteten und am ausführlichsten beschriebenen Otolithenfaunen überhaupt. So zum Beispiel diejenigen aus dem Eozän (z.T. auch Paleozän) vom Londoner und Hampshire-Becken in Großbritannien, aus dem belgischen Tertiärbecken und aus dem Pariser Becken in Frankreich. Aus dem südlichen Nordseebecken von Belgien, den Niederlanden, Dänemark und Norddeutschland sind Otolithen seit dem Paleozän beschrieben worden und ab Mitteloligozän wohlbekannt. Aus der nördlichen Paratethys von Südpolen, der Tschecheslowakei und Österreich kennt man eine sehr reichhaltige, miozäne Otolithenfauna sowie eine einzelne, bemerkenswerte Faunula aus dem Unteroligozän. Und schließlich wurde aus dem voralpinen Bayerischen Molassebecken von PFEIL eine sehr umfangreiche Otolithenfauna zusammengetragen, die stratigraphisch von der Oberkreide bis in das Obermiozän reicht. Die vorliegende Untersuchung der Maastricht-Otolithen soll die erste in einer Reihe von Monographien über diese einmalige Fauna sein.

Mit der vorliegenden Untersuchung der Maastricht-Fauna aus Bayern zeichnet sich ab, dass es in der Entwicklung der mitteleuropäischen Teleosteerfauna neben den bekannten Faunenschnitten an der Grenze Eozän/Oligozän und Miozän/Pliozän/Quartär auch erwartungsgemäß an der Kreide/Tertiär-Grenze wichtige Veränderungen in der Faunenzusammensetzung stattgefunden haben.

Faunenschnitte in der Entwicklung der mitteleuropäischen Otolithen-Fauna

Kreide/Tertiär: Der Faunenschnitt an der Grenze Oberkreide zum Paleozän scheint in erster Linie evolutionsbedingt zu sein. Eine Reihe von ursprünglichen, plesiomorphen Gattungen aus den verschiedenen Teleosteer-Ordnungen verschwinden an der Kreide/Tertiär-Grenze und machen entsprechend »moderneren« Formen im Tertiär Platz. Dennoch reichen einige dieser ursprünglichen, Formen bis in das tiefste Alttertiär hinein, wie etwa *Pteralbula* (Pterothrissidae), Arius *danicus* und *Ampheristus* (Ophidiidae). Andererseits gibt es im Maastricht schon einige, persistente »moderne« Gattungen, zum Beispiel bei den Congridae, Argentinidae, Chlorophthalmidae, einigen Beryciformes und den Bythitidae, was anzeigt, dass diese Faunenumstellung eher schrittweise über einen begrenzten Zeitraum als plötzlich, etwa als Folge einer ökologischen Krise, eingetreten ist. Die auffälligste und einem scharfen Schnitt am ehesten entsprechende Faunenveränderung betrifft die Beryciformes und Perciformes und ist in ganz ähnlicher Weise sowohl durch Skelettfunde als auch durch Otolithen belegt. Noch im Maastricht sind die Beryciformes von der Artenzahl und -vielfalt her die bei weitem dominierende Gruppe. Wie Skelettfunde nahelegen, nahmen sie auch in etwa den ökologischen Bereich der späteren Perciformes ein und entwickelten ganz ähnliche Adaptionen, die zu einem großen Teil an der Kreide/Tertiär-Grenze ausgestorben sind. Das Auftreten von perciformen Fischen in der Oberkreide ist noch etwas widersprüchlich. So liegen mit *Plesiopoma* n.gen., und anderen Acropomatidae-Otolithen, sowie möglichen Vertretern der Carangidae eindeutige perciforme Otolithen aus der Oberkreide vor, wie es scheint, aber entsprechende Skelettnachweise sind nicht bekannt. [Viele der in jüngeren Publikationen zu den Perciformes gestellten oberkretazischen Otolithen von NOLF et al. – siehe ausführliche Diskussion in Kapitel 2 und einleitend zu Kapitel 3.2.12 – gehören meiner Meinung nach nicht zu dieser Ordnung oder sind zumindest überprüfenswert.] Spätestens ab dem Untereozän sind perciforme Otolithen und Skelette gut bekannt und zwar aus den verschiedensten Unterordnungen und Familien und nur graduell von der rezenten Fauna unterschieden. Auch wenn es gute Anzeichen dafür gibt, dass die Perciformes, die rezent größte und vielgestaltigste Teleosteer-Ordnung, polyphyletischen Ursprungs sind, kann dies nicht darüber hinwegtäuschen, dass ein solcher Evolutionsschnitt nur durch eine »explosionsartige« Aufspaltung und Entwicklung im Übergangsbereich Kreide-Tertiär erklärt werden könnte. Die aus einer derartigen »Erklärung« sich zwangsweise ergebenden evolutionstheoretischen Probleme haben PATTERSON bereits 1964 dazu bewogen, einen vielfach polyphyletischen Ursprung der Perciformes anzunehmen und spezialisierte perciforme Familien direkt aus entsprechend spezialisierten, oberkretazischen Beryciformes abzuleiten, eine Korrelation, die in dieser ursprünglichen Version meiner Meinung nach häufig nur auf ähnlichen funktionsmorphologisch bedingten Adaptionen, also Konvergenzen, beruht hat.

Eozän/Oligozän: Die aus Großbritannien, Belgien und Frankreich gut bekannte eozäne auf Otolithen basierende Fisch-Fauna weist eine nicht unbeträchtliche Ähnlichkeit mit der rezenten indopazifischen Fauna auf. Dieses Phänomen wurde bisher erklärt mit der Tatsache, dass noch im Eozän eine kontinuierliche Meeresverbindung zwischen dem europäischen Raum und dem Indopazifik über die Tethys bestanden hat und somit auch ein kontinuierlicher Faunenaustausch möglich war. Das eigentliche Evolutionszentrum der neritischen Teleosteer, heute im Indopazifik gelegen (ein zweites, kleineres Evolutionszentrum ist das tropische Amerika), könnte im Eozän durchaus geographisch dichter an Europa gelegen haben, nämlich in dem vorderasiatischen Teil des zu jener Zeit von Inseln durchsetzten Flachmeergebietes der Tethys. Leider fehlen fossile Otolithen aus jener Region bislang völlig. Daneben treten aber auch bereits Vertreter derjenigen Gruppen auf, die im Jungtertiär zum

dominierenden Faunenbestandteil werden. Ab Oligozän etwa verschwinden die meisten jener »indopazifischen« Faunenelemente, möglicherweise bedingt durch veränderte klimatische Bedingungen, aber es hat den Anschein, dass einige Formen sich endemisch weiterentwickelten. Wie Untersuchungen im Oligozän des Nordseebeckens zeigen, erfolgt diese Faunenumwandlung über einen größeren Zeitraum. Ein weiterer wichtiger Aspekt ist, dass es sich bei den sogenannten »indopazifischen« Faunenelementen des Eozäns hauptsächlich um plesiomorphe Percoidei und die während des Alttertiärs in ihrem Evolutionsmaximum befindlichen Ophidiiformes handelt. Es sind dies gar nicht notwendiger weise Fische »indopazifischen Ursprungs«. Genauso gut wäre es auch denkbar, und im Falle der Ophidiiformes ist es sogar vielfach sehr wahrscheinlich, dass der tropische Indopazifik mit dem rezent größten und ökologisch vielgestaltigsten neritischen Ökosystem nicht nur als Evolutionszentrum neritischer Fische besonders geeignet ist, sondern auch als Refugium älterer Reliktfaunen in Frage kommt (siehe hierzu auch ausführliche Diskussion in SCHWARZHANS 2007). Im Oligozän/Miozän nimmt die Fischfauna im Nordseebecken und in der nördlichen Paratethys stärker atlanto-mediterrane Züge an und entwickelt sich zum Teil endemisch. Auffallend ist, wie vom Eozän zum Miozän die Ophidiiformes deutlich an Artenreichtum abnehmen und progressiv durch die Gadidae, die in etwa den gleichen Lebensraum einnehmen, ersetzt werden.

Miozän/Pliozän/Quartär: Die Veränderung der Fischfauna im Nordseebecken von der Miozän-Pliozän Grenze bis rezent hängt sicher mit den eiszeitlich bedingten Klimaverschlechterungen zusammen. Auch heute sind die Temperaturen in der Nordsee geringer als zu jedem Zeitpunkt in ihrer tertiären Geschichte. Mit Ausnahme von *Raniceps raninus* scheint keine endemische Form des Nordseebeckens die eiszeitliche Periode überlebt zu haben (die beiden fossilen Gadidae-Gattungen *Gadichthys* und *Colliolus* sterben im pliozänen/pleistozänen Grenzbereich aus). Dafür dringen verstärkt temperiert bis boreale Fische von Norden nach, zum Teil erstmalig aus Evolutionszentren im Nordpazifik, und viele dieser Faunenelemente sind bis heute in der Nordsee bestimmend geblieben.

4.2 Faunenzusammensetzung und Vergleich mit Skelettfunden

Die Otolithen aus dem Maastricht von Bayern repräsentieren die bisher umfangreichste Otolithenfauna aus der Oberkreide. Da die Bearbeitung sich auf vorwiegend sehr gut erhaltenes Material stützen kann, steht somit parallel zu den Skelettfunden erstmalig entsprechende Otolithenbefunde zur phylogenetischen Auswertung aus diesem, für die Entwicklung der modernen Teleosteer so wichtigen geologischen Zeitabschnitt, zur Verfügung. Detaillierte phylogenetische Auswertungen finden sich in den einleitenden Kapiteln zu Ordnungen, Unterordnungen, Familien und Gattungen im beschreibenden Teil, beziehungsweise in der anschließenden englischen Zusammenfassung und sollen an dieser Stelle nicht weiter erörtert werden.

Zwei Aspekte der Maastricht-Otolithenfauna möchte ich hier in den Vordergrund stellen: 1. Ein Vergleich der Otolithenbefunde mit Skelettbefunden und 2. eine Analyse der Faunenzusammensetzung.

Die Übereinstimmung von Otolithen- und Skelettbefunden ist auf den ersten Blick recht überzeugend. Vergleichbar den Skelettbefunden treten Otolithen der Beryciformes besonders artenreich auf. Andere Gruppen, die durch Skelett- und Otolithenbefunde in ähnlicher Weise aus der Oberkreide belegt sind, sind die Osteoglossiformes, Pterothrissidae, Ariidae, Argentinidae, Stomiiformes und Zeiformes. Von den Congridae, Chlorophthalmidae und Myctophidae sind zwar bislang nur Otolithenfunde aus der Oberkreide bekannt, doch gibt es Skelettfunde aus jeweils verwandten Gruppen. Die Otolithennachweise eines scorpaeniformen gelten nur unter Vorbehalt und bedürfen beim gegenwärtigen Kenntnisstand der weiteren Absicherung. Am auffälligsten ist die Diskrepanz bezüglich der Ophidiiformes und Perciformes. Während bisher nur fragliche perciforme Skelettreste aus dem Kreide/Tertiär Grenzbereich beschrieben worden sind, liegt mit *Plesiopoma* eine meines Erachtens eindeutig perciforme Otolithen-Gattung der Familie Acropomatidae vor, die darüber hinaus durch mehrere Arten seit dem Coniac (von Österreich) bekannt ist. Dazu kommen ein paar weitere mehr oder weniger gut belegter oberkretazischer perciformer Otolithenbefunde. Die größte Diskrepanz besteht aber hinsichtlich der Ophidiiformes. Was die Otolithen anbelangt, stellen die Ophidiiformes mit an die 100 Arten im Alttertiär und Maastricht mit die häufigsten Otolithen überhaupt. Dem gegenüber gibt es nur wenige sichere ophidiiforme Skelettnachweise aus dem Alttertiär, wovon *Ampheristus toliapicus* vor dem Fund von Otolithen in situ als scorpaeniformer angesehen wurde, und keinen aus der Oberkreide. Erklärbar scheint mir diese Diskrepanz eigentlich nur so, dass ophidiiforme Skelette oder Skelettreste nicht sehr charakteristisch aussehen und dem zu Folge leicht übersehen werden. Bleiben noch diejenigen Ordnungen zu erwähnen, von denen keine Oberkreide-Otolithen (und meist auch keine Skelettfunde) bekannt sind, auch wenn es aus phylogenetischen Überlegungen heraus vielleicht zu erwarten wäre. Neben den Atheriniformes und Scorpaeniformes (ein möglicher Nachweis im Maastricht von Bayern und Santon der Pyrenäen) sind es in erster Linie die Paracanthopterygier: Gadiformes (ein möglicher Nachweis in VOIGT 1926), Batrachoidiformes, Lophiiformes.

Die Otolithenfauna des Maastricht von Bayern unterscheidet sich also in erster Linie durch das Fehlen der Gadiformes und höherer Perciformes sowie durch die Häufigkeit und Formenvielfalt der Beryciformes von jüngeren Faunen ab Paleozän bis zur Gegenwart. Zusätzlich kann man die Maastrichtfauna in Bezug auf das »Evolutionsniveau« grob in drei evolutorische Gruppen aufteilen, die ich, umgangssprachlich, wie folgt, bezeichnen möchte: 1. frühe, morphologisch konstante Formen, 2. frühe, ausgestorbene Spezialisierungen und 3. Übergangsformen ("missing links") (siehe auch SCHWARZHANS 1996).

1. Frühe, morphologisch konstante Formen: Hierunter verstehe ich Otolithen, die sich seit dem Maastricht bis heute morphologisch kaum verändert haben und dem zufolge einfach systematisch zuzuordnen sind. In den meisten Fällen repräsentieren sie plesiomorphe Gattungen oder Familien und von vielen kann man mit Recht vermuten, dass ihr Ursprung weiter zurückreicht in die geologische Vergangenheit.

Zu dieser Kategorie zähle ich: Pterothrissidae, *Rhynchoconger* (Congridae), *Argentina* (Argentinidae), *Chlorophthalmus* (Chlorophthalmidae), *Bidenichthys* (Bythitidae), Berycidae, Diretmidae und Antigonidae.

2. **Frühe, ausgestorbene Spezialisierungen**: Zu dieser Kategorie zähle ich Otolithen mit einer spezialisierten, apomorphen Morphologie, die phylogenetisch nicht in die Vorfahrenreihe rezenter Teleosteer-Gruppen »passen«. Natürlich ist deren systematische Zuordnung in vielen Fällen nur bedingt und unter Vorbehalt möglich. Vor allem oberkretazische Beryciformes fallen unter diese Kategorie – *Argyroberyx*, *Beauryia*, *Traunichthys* (Berycoidei) und *Sial-laginocentrus*, *Traubiella*, *Pfeilichthys* (Holocentroidei) – aber auch einige andere Gruppen, wie *Pollerspoeckia* (aus der Verwandtschaft Pterothrissidae), *Bavariconger* (Congridae), *Archaulopus* (Chlorophthalmidae) und *Kokenichthys* (Osteoglossiformes indet.).

3. **Übergangsformen**: Plesiomorphe »Vorfahren« oder Übergangsformen sind systematisch nur schwer sicher anzusprechen und meist erstreckt sich ihre stratigraphische Verbreitung nur über ein kurzes Zeitintervall. Ich habe diesen Begriff hier bewusst sehr weit und flexibel gefasst und zähle alle solche plesiomorphen Formen dazu, die vermutlich im »Umfeld« von Dichotomien größerer, modernerer Teleosteergruppen stehen. So betrachtet, umfasst die Kategorie der Übergangsformen relativ viele Otolithen-Arten aus dem bayrischen Maastricht: *Protobathylagus* (Bathylagidae), *Auriculithus* (Sternoptychidae), *Palaeostomias* (Stomiatoidei), *Bavariscopelus* (Myctophidae), *Ampheristus* und *Protobythites* (Ophidiidae), *Holocentronotus* (Holocentridae), *Isozen* (Zeiformes) und *Plesiopoma* (Acropomatidae). Außerdem könnten hierunter auch einzelne plesiomorphe Gattungen der Kategorie 1 erneut gezählt werden, die sich sowohl als eigene phylogenetische Lineages bis zur Gegenwart fortsetzen, andererseits aber auch als »Vorfahren« weiterer, mehr apomorpher Taxa, angesehen werden können. Dabei sind besonders zu nennen: *Chlorophthalmus postangulatus* aus der *C. nigriprinnis* Lineage, *Bidenichthys* als Ausgangspunkt weiterer Brosmophycini und *Centroberyx* (Berycidae).

4.3 Palökologie

Palökologische Aussagen über Otolithen aus der Oberkreide sind nur sehr begrenzt möglich, da man, anders als bei Skelettfunden, ausschließlich auf aktuopaläontologische Vergleiche angewiesen ist. Otolithen ausgestorbener oberkretazischer Teleosteer-Gattungen oder Familien lassen sich somit von vorneherein kaum ökologisch auswerten. Aber auch die Vertreter anderer, persistierender Lineages sind problematisch in der ökologischen Auswertung, denn es muss davon ausgegangen werden, dass wichtige Milieuanpassungen, die für rezente Teleosteer- oder Teleosteer-Gruppen sehr charakteristisch sein mögen, sich erst im Laufe der fortschreitenden Spezialisierung entwickelt haben und damit in der evolutorisch aktiven Phase während der Oberkreide gänzlich anders gewesen sein können. So muss man zum Beispiel von den Holocentridae, die rezent vorwiegend an Felsenküsten und Korallenriffen vorkommen und im Jungtertiär folglich kaum fossil überliefert sind, annehmen, dass ihre ökologische Anpassung in der Oberkreide sehr viel weiter gesteckt und auch auf "soft bottom environments" ausgedehnt war. Tiefseefische sind wahrscheinlich erst im Laufe ihrer Evolution in tiefere Meereszonen abgewandert oder konnten nur in tieferen Meereszonen eine ökologische Nische erfolgreich gegen den in den flachmeerischen Zonen höheren Evolutionsdruck besetzt halten. Dies könnte zum Beispiel für die Berycidae und Diretmidae zutreffen, aber auch für einige Ophidiiformes. Geht man davon aus, dass für die meisten Teleosteer der flachmarine Bereich das ursprüngliche Ökosystem darstellt, dann liegt nahe, dass das aktuopaläontologische Prinzip auch bei "missing links" (siehe Kapitel 4.2.) versagen muss.

Am Beispiel der 4 häufigsten Arten im Maastricht des Gerhartsreiter Grabens sollen diese Überlegungen kurz erläutert werden. Die häufigste Art, *Bidenichthys crepidatus*, gehört zu einer Gattung, die rezent durch drei Arten vertreten ist. Die Typus-Art, *Bidenichthys capensis*, lebt endemisch in "rocky tidepools" an der südafrikanischen Küste und die beiden anderen in vergleichbaren Environments in Neuseeland. Keine Frage, es handelt sich dabei um einen sekundären Endemismus, einem »lebenden Fossil«, und das heutige Auftreten von *Bidenichthys* hat nichts mit dem Paläoenvironment des Gerhartsreiter Grabens zu tun. *Plesiopoma otiosa* wird als plesiomorpher Vertreter der perciformen Familie Acropomatidae verstanden. Zwar sind die rezenten Acropomatidae größtenteils typisch mesopelagisch lebende Fische, doch muss dies für den ganz am Anfang der perciformen Entwicklung stehenden Oberkreide-Otolithen garnichts bedeuten. *Bavariscopelus bispinosus* ist wahrscheinlich ein sehr ursprünglicher Myctopidae. Das besagt aber nicht, dass er auch, wie alle rezenten Myctophidae, eine mesopelagische Lebensweise gehabt haben muss. *Pollerspoeckia siegsdorfensis* schließlich gehört vermutlich zu einer ausgestorbenen Familie aus der Verwandtschaft der Pterothrissidae die rezent sekundär-endemisch am Kontinentalhang Westafrikas und Japans leben, lässt aber keine sinnvollen ökologischen Schlussfolgerungen zu. Auffallend ist aber immerhin, dass relativ viele Familien vertreten sind, die rezent in tieferen Meeresschichten vorkommen und zwar meist mesopelagisch oder bathybenthisch auf dem tieferen Schelf und an den Kontinentalabhängen. Neben den erwähnten Pterothrissidae, Myctophidae und Acropomatidae gehören dazu auch die Congridae, Argentinidae, Bathylagidae, Sternoptychidae, Stomiatoidei und Chlorophthalmidae. Eher im Flachmeer zu erwartende Gruppen, wie die Osteoglossiformes, Ariidae und Holocentroidei, treten dagegen etwas in den Hintergrund. Bei aller Vorsicht vermute ich daher, dass es sich bei der durch Otolithen repräsentierten Teleosteer-Fauna aus dem Maastricht des Gerhartsreiter Grabens um eine Faunengemeinschaft des offenen oder tieferen Schelfs handelt.

5. English Summary and Phylogenetic Conclusions

5.1 Phylogenetic usage of otoliths

With increasing knowledge of recent and fossil otoliths it has become evident, that otolith morphology could be used not only to separate individual species reliably (in most instances) but also that it could be an additional tool for phylogenetic work and to discriminate higher taxa. While in the majority of otoliths studied results from otolithic morphology nicely match with traditional ichthyological systematics (as in NELSON 2006) several examples are know where this is not the case (see NOLF & TAVERNE 1977; NOLF 1978, 1979a,b, 1980a,b; SCHWARZHANS 1978, 1980). In these publications, numerous alternative phylogenetic and systematic suggestions were based on otolith analyses largely uninfluenced by other ichthyological investigations. A more detailed review of morphologic characters and new fossil data have eliminated some of these early ideas: for instance the supposed relationship between *Holocentrus* and Sillaginidae (NOLF 1978) or *Myripristis* and Sciaenidae (NOLF & TAVERNE 1977) or Zeniontidae and Trachichthyidae (SCHWARZHANS 1978) (see later in this chapter). Others have (independently) been supported by ichthyology: transfer of Zoarcoidei from Gadiformes to Perciformes (SCHWARZHANS 1978, NOLF 1980a) or separation of *Euclichthys* from Moridae (SCHWARZHANS 1980). But there are still many suggestions that need to be seriously tested by other characters. To name but a few: suggested interrelationship of *Polyipnus* (Sternoptychidae) and *Ichthyococcus* (Photichthyidae), interrelation of *Synagrops* and *Apogonops* as opposed to a group composed of *Parascombrops*, *Acropoma*, *Lactarius* and Epigonidae (ex Percichthyidae, Acropomatidae, Lactariidae and Apogonidae), removal of *Phycis* and *Urophycis* from Lotinae or relation of *Kurtus* (Perciformes) with the Berycoidei.

5.2 Methodology and limitations of otolithic usage

Empirically, having seen otoliths of some 3000 recent species, I think most otolith workers will agree that sulcus morphology is the prime source of apomorph and plesiomorph characters useful in higher systematics. To simplify discussion and avoid lengthy descriptions or such phrases as – "looking similar to" – SCHWARZHANS (1978, emended 1980) introduced two kinds of principal technical terms that refer to sulcus morphology and are used in the following.
NOLF (1980a, 1985) stressed the phylogenetic importance of "parallel evolution" (VAVILOV's law). In my opinion "parallel evolution" should be used very carefully and only where functional convergence due to adaptation to a similar environment or "way of living" can be excluded. This is particularly recommended for research in otoliths where we still don't know very much about functional morphology. Anyway, "parallel evolution" is not testable in a strict phylogenetic sense and therefore should not be employed as a phylogenetic method to indicate interrelationships.

Otoliths are, like any other organ, diversified (or "evolved") to different degrees in different groups. Therefore in some higher taxa they will be more useful than in others. I expect them to be of use – at least – in Aulopiformes, most Paracanthopterygii (less so in Gobiesociformes and Lophiiformes), in Beryciformes, Zeiformes and many Perciformes and their derivatives.

5.3 Functional morphology

(Abb. 209)

Although we still have a very poor understanding of exactly how otoliths function and how their function and morphology influence one another, it is nevertheless possible to identify "statistically" certain morphological trends (each with several exceptions) which seem to have functional meaning (Abb. 209).

1. As expected, deep bodied fishes tend to develop high and compressed otoliths as well (Opisthoproctidae, Sternoptychidae, Diretmidae, Trachichthyidae, Monocentridae, Zeidae, Oreosomatidae, Caristiidae, Tetraodontiformes), but that in no way means that slender fishes always have elongate otoliths.
2. (Abb. 209a) Several highly advanced epipelagic fishes develop relatively small, thin and fragile otoliths, delicately sculptured and with a wide, deep, furrow-like sulcus (most Clupeoidei, some Carangidae, Coryphaenidae, Bramidae, Scombroidei). NOLF (1993) was able to demonstrate the development of such otolith morphology in an epipelagic fish of the family Centropomidae endemic to Lake Tanganyika. There, however, are many exceptions, notably the Beloniformes and Stromateoidei. Interestingly these characteristics do not seem to apply to mesopelagic fishes which commonly have large otoliths with a shallow sulcus.
3. (Abb. 209b) Fishes adapted to very deep water often show reduced ossification of their skeleton and likewise their otoliths are strongly reduced in size. In the final stage these otoliths become thickset, small conical "knobs". The inner face becomes flat, circular in outline with an oval, extremely reduced medial sulcus with a single (fused) colliculum (Stomioidei, Ceratoidei,

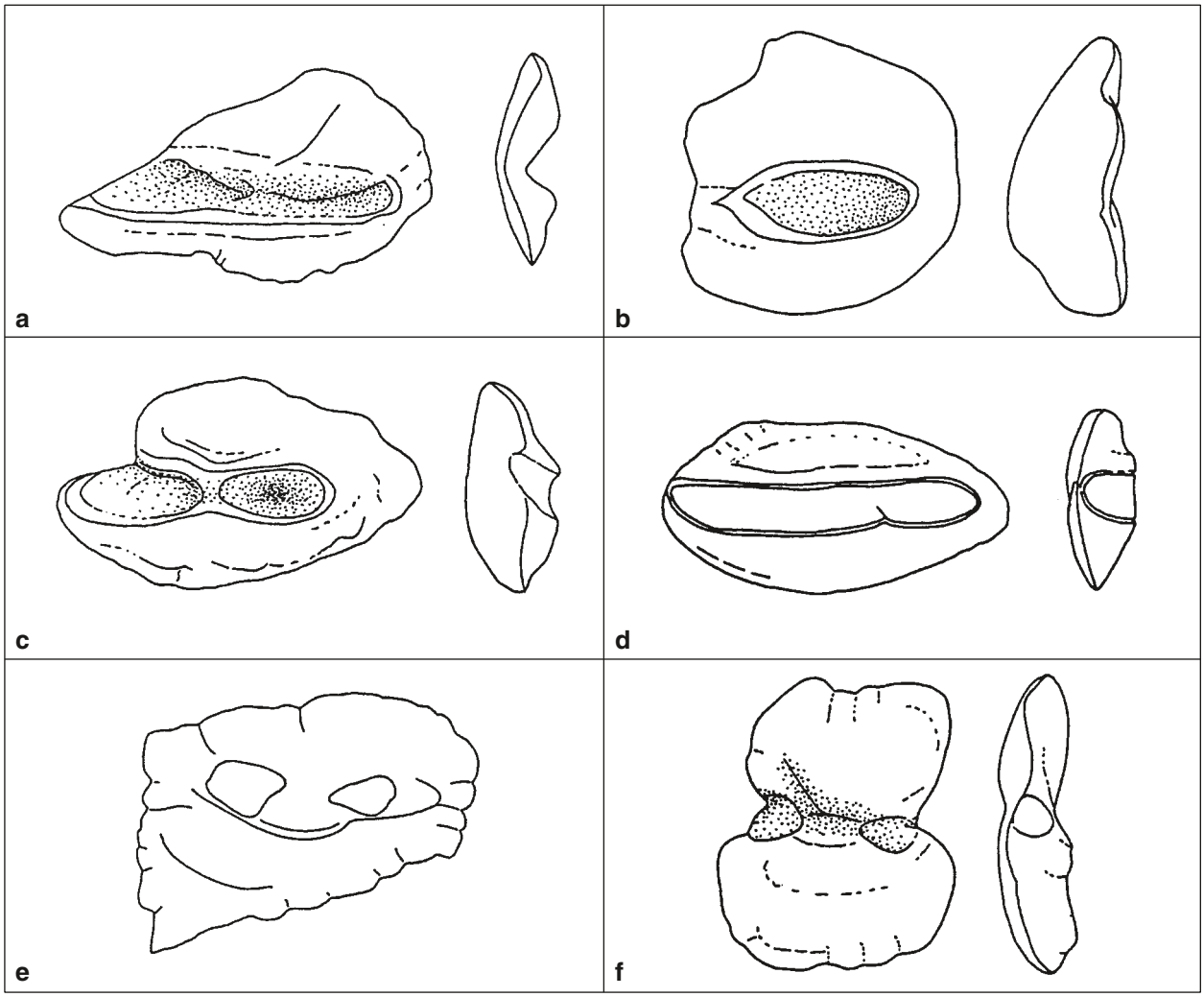


Abb. 209. Functional otolith morphology.

a, A thin, fragile otolith with a deep, furrow-like sulcus typical for many epipelagic fishes (example is a fossil Clupeidae).

b, A small sized, thickset, almost circular otolith with a flat inner face and an extremely reduced sulcus morphology (medial sulcus position, oval sulcus shape, fused colliculi) typical for very deep dwelling fishes with reduced ossification (example is a Chiasmodontidae; *Dysalotes alcocki*).

c, A comparatively small, thickset, roughly sculptured otolith with »simplified« sulcus margins and a rather deep sulcus (ostium und cauda clearly distinct), one of the two otolith morphologies typically found with benthic fishes (example is a fossil Cottidae).

d, A large, thick otolith with little sculpture, a smooth inner face and a somewhat reduced sulcus morphology (fused colliculi), the other typical otolith morphotype of benthic fishes (example is an Ophidiidae).

e, A flat otolith with a shallow sulcus, indistinct anterior and posterior sulcus margins and widely separated colliculi (example is a Scopelarchidae: *Scopelarchus candelops*).

f, A small compressed otolith with a typical biostial sulcus opening (here combined with widely separated colliculi) (example is a Cyttidae: *Cyttus traversi*).

All figures show inner faces of right sagittae except for figure e which shows also an anterior view. Figures are not to scale.

Aphyonidae, Cetomimidae, *Kali* and *Dysalotes* of Chiasmodontidae).

4. (Abb. 209 c, d) Two trends are observed in fishes adapted to a benthic or benthopelagic way of live. – Development of a large, thick otolith with little sculpture and a reduced medial sulcus that finally becomes flat with fused and indistinct ostium and cauda (most Anguilliformes and Ophidiiformes, several Gadiformes, Cottunculidae, Hoplichthyidae, Gobioidei, most Pleuronectiformes and some Lophiiformes). – Development of thick but not very large otoliths and a deep sulcus with reduced or "simplified" sulcus margins that often cannot be clearly identified (Anguillidae, Muraenidae, Ophichthyidae, few Synodontoidei, Blennioidei and many Scorpaeniformes). – Again there are many exceptions, the most notable being the Trachinoidei.

Two more morphological trends are probably related to functional morphology since they occur in several unrelated groups.

5. (Abb. 209 f) Development of small, fragile, compressed otoliths with a distinct biostial sulcus opening, excisurae at the anterior and the posterior rim and a deep sulcus commonly with indistinct margins (Macrorhamphosidae, Odacidae, many Zeiformes, Tetraodontiformes and as an initial stage in some Alepocephaloidei and Priacanthidae).

6. (Abb. 209e) Development of reduced colliculi widely separated across the sulcus and commonly associated with a pseudobiostial sulcus opening (several Gadiformes, most Zeiformes, Alepisauroidei, Scaridae, Trichodontidae and many Notothenioidei). In Zeiformes and Scaridae/Odacidae morpho-types 5 and 6 are combined or overprint one another.

The highest morphologic diversification is usually found with inshore neritic and mesopelagic fishes but also with many benthic or benthopelagic fishes (if the sulcus has not become too much reduced). Otoliths of the morpho-types 2, 5 and 6 also generally exhibit a wealth of various morphological characters. Systematical work with otoliths only becomes difficult or even impossible with otoliths of morpho-type 3 or very reduced ones of morpho-type 4.

5.4 General aspects of the Maastrichtian otolith fauna from Bavaria

The Maastrichtian otolith fauna from Bavaria described in this treatise is one of the largest Cretaceous otolith assemblages and is known by well preserved specimens. Most of the 44 species are new and the majority of the genera are thought to be extinct.* Other important Late Cretaceous otolith assemblages have been described from various locations of the U.S.A. (HUDDLESTON & SAVOIE 1983, NOLF & DOCKERY 1990, NOLF & STRINGER 1996) and recently from the Pyrenees (NOLF 2003).

Most otoliths obtained represent families or higher taxa that are also known from well described Late Cretaceous Teleost skeleton-based faunas. A particularly good agreement concerns the abundance of beryciform taxa and this is also the group where parataxonomy will most likely occur. (Parataxonomy is also an important problem in Tertiary strata and with ever increasing numbers of otolith species and genera SCHWARZHANS (1999) has proposed to add the formal ending -lithus to newly established otolith based fossil genera for better recognition of the nature of such otolith based nomenclature for future references. In this publication, the method, however, was not applied in order to be congruent with the pre-publication of the Maastrichtian otoliths of Bavaria in SCHWARZHANS 1996.)

Other groups likewise known by skeletons and otoliths from the Late Cretaceus include: Osteoglossiformes, Pterothrissidae, Ariidae, Argentinidae, Stomiiformes and Zeiformes. Congridae, Chlorophthalmidae and Myctophidae are well established by otoliths but seem unknown by skeletons; however, related families are known. The osteoglossiform and scorpaeniform otolith records are provisional and need further confirmation.

The most obvious disagreement between skeletons and otoliths concerns the occurrence of Ophidiiformes and Perciformes. There is one plesiomorph perciform otolith species from the Maastrichtian of Bavaria but it is the most common of all and it belongs to a genus known also from other Late Cretaceous localities. Many other perciform otoliths have been described from Late Cretaceous strata by NOLF & DOCKERY (1990), NOLF & STRINGER (1996) and NOLF (2003). Although for a good number of them alternative solutions than them really representing perciforms are possible and in some instances likely, there is little doubt about the presence of perciform otolith evidence in Late Cretaceous times. (I have to criticize certain of NOLF's et al. assignments of Late Cretaceous otoliths to the Perciformes because no adequate character analysis of those findings has been provided. Also, in my opinion, some findings have been over-interpretated and have not taken into consideration the many extinct skeleton based Teleost lineages of that time, in particular of the Beryciformes, of which otoliths are completely unknown. Due to the lack of a ready character defining perciform otoliths such assignments largely depend on correlation with living forms on the generic or familial level, which of course becomes increasingly difficult as one moves back in geologic time, i.e. into pre-Tertiary times. Therefore, I like to emphasize to employ a more conservative approach in the systematic allocation of Cretaceous otoliths, particularly before postulating otolith evidence which is largely in contradiction to skeleton findings.)

The more obvious problem is the Ophidiiformes. In the Early Tertiary and also in the Maastrichtian, their very characteristic otoliths are amongst the most common in terms of species and specimens. Yet, their fossil skeleton evidence for the same period of time is virtually none (3 species from the Tertiary). A possible explanation could be that many ophidiiforms are small and fragile fishes and would be poorly and rarely fossilized. However, other small and fragile fishes such as Clupeiformes are common as fossil skeletons and there it is the fragile otoliths that are rare. In my opinion it is also possible and may be more likely that ophidiiform skeletons have escaped palichthyologists attention or have been misinterpreted, because rather little is known of the osteology of their recent relatives. For instance, *Ampheristus toliapicus* was only recognized as an ophidiiform after otoliths in situ where found. Before that, it was regarded as a scorpaeniform. However, there is another more remote possibility to explain the lack of fossil ophidiiform skeleton findings. Since skeletons are usually found in carbonatic rocks whereas preservation of otoliths is more favourable in clay and silt, ophidiiform adaption to muddy substrates could partly explain the apparent misfit.

It remains to name those groups that are thought to

* When in 1884 E. KOKEN, "the founder of modern otolith research", published his first paper on fossil otoliths, mostly from Oligocene and Miocene of Northern Germany, he also introduced "open generic" nomenclature for all those species not clearly assignable to recent genera. With some minor amendments this method is still in use. With increasing knowledge many of those species initially left in open generic nomenclature later became allocated to Recent genera. However, it has also become much easier now to identify "true" otolith-based fossil genera. NOLF (1985) disapproved of the erection of otolith-based fossil genera. While his criticism in regard to some of the procedures he mentioned seems justifiable I cannot fully agree with him on the principle. I can think of no good reason why describing fossil otolith-based species would be correct but describing such genera would not, provided that recent comparative material is adequate. In the light of rapidly increasing otolith research extensive usage of open generic nomenclature will soon become impracticable (or has already become so with for instance Ophidiiformes; see NOLF 1980 and SCHWARZHANS 1981).

be plesiomorph enough to have a long reaching fossil record but have no records as yet, otoliths or skeletons, from the Late Cretaceous: Batrachoidiformes, Gadiformes (one possible record in VOIGT 1926), Atheriniformes and Scorpaeniformes (two tentative records).

5.5 Faunal reconstruction

The Maastrichtian otolith fauna described here differs considerably from the next younger well known otolith fauna, that of the Paleocene and Eocene of the Paris, Belgium, Hampshire, London and Danish Basins. Most dramatic differences in the Maastrichtian concern the complete absence of gadiform and higher perciform otoliths and the abundance and diversity of Beryciformes.

In terms of evolutionary level three different Teleost groups can be outlined within the Maastrichtian fauna of Bavaria. Informally, I will refer to these as: 1. early evolved and morphologically fixed forms, 2. early and extinct specialisations and 3. "missing links" (see also SCHWARZHANS 1996).

1. Early evolved and morphologically fixed forms refer to otoliths that have not changed much morphologically since Maastrichtian times. Of course, these are the easiest to be allocated systematically. In general they also represent plesiomorph genera or families and some of them may reach much further back in geologic history. In this first category I count: Pterothrissidae, *Rhynchoconger* (Congridae), *Argentina* (Argentinidae), *Chlorophthalmus* (Chlorophthalmidae), *Bidenichthys* (Bythitidae), Berycidae, Diretmidae and Antigoniidae.
2. The early specializations include extinct genera (and probably extinct families) that show some morphologic specialization of their otoliths and that can not be regarded as being related to any of the persistent lineages. Their systematic placement is sometimes difficult and tentative (see discussion later). This second category comprises many Beryciformes such as – *Argyroberyx*, *Beauryia*, *Traunichthys*, *Sillaginocentrus*, *Pfeilichthys* and *Traubiella* – but also various others – *Kokenichthys* (? Oseoglossiformes), *Polerspoeckia* (close to Pterothrissidae), *Bavariconger* (Congridae) and *Archaulopus* (Chlorophthalmidae).
3. The third category, the so called »missing links«, contains forms, which are in general expected to be rare and to cover short stratigraphic intervals and are also difficult to be interpreted systematically. However, from a phylogenetic view point they are the most interesting. Used in a rather wide and flexible sense here the "missing link" category is quite large in the Maastrichtian containing: *Protobathylagus* (Bathylagidae), *Auriculithus* (Sternoptychidae), *Palaeostomias* (Stomiatoidei), *Bavariscopelus* (Myctophidae), *Ampheristus* and *Protobythites* (Ophidiidae), *Holocentronotus* (Holocentridae), *Isozen* (Zeiformes) and *Plesiopoma* (Acropomatidae). In addition some genera of the early evolved and morphologically fixed category might count here if they were also "parents" to later derived groups, as for instance: *Chlorophthalmus*, *Bidenichthys* or *Centroberyx*.

Species tentatively allocated to the Siluriformes and Scorpaeniformes cannot be placed in the above categories due to limited comparative data.

5.6 Phylogenetic interpretations

The following is a summary of the phylogenetic discussions and interpretations in the descriptive part. All phylogenetic suggestions presented here are based on analyses of fossil and recent otoliths.

Osteoglossiformes

Kokenichthys represents a very unique specialization. Its archaesulcoid sulcus has become extremely widened, occupying more than half of the inner face, particularly the dorsal portion. But also the sulcus margins have become very indistinct so that only in well preserved specimens it can be vaguely identified. This otolith clearly represents an extinct group of fishes may be even on sub-order or order level. Similar trends in the sulcus development are known from osteoglossiform and mormyriform otoliths and it is for that reason that *Kokenichthys* is provisionally placed within the Osteoglossiformes. The existence of fossil marine Osteoglossiformes has been proven by various Late Cretaceous and Paleogene skeleton and otolith findings.

Elopiformes

Otoliths of pterothrissids are an important component in Early Tertiary and Late Cretaceous sediments. Although never common they were widely distributed and speciose. Their recent disjunct distribution in Japan and tropical West Africa clearly is a relict.

The separation of pterothrissids from albulids might well date back to the Jurassic/Cretaceous boundary making them one of the oldest living Teleost families. The fossil otolith based genus *Genartina*, probably represents an extinct family near pterothrissids. To this group I count *Genartina* FRIZZELL & DANTE 1965 and *Pollerspoeckia* n. gen. They have previously been placed near the Osteoglossiformes (FRIZELL & DANTE 1965), Osmeridae (STINTON 1977, NOLF 1985) and Berycidae s. l. (STINTON 1973 for *Sphaeronchus rotundus* now *Pollerspoeckia*; *Sphaeronchus* was originally described from the Bathonian of England as a pycnodontid by STINTON & TORRENS 1968, but without any knowledge of pycnodontid otoliths in situ).

Albulids, pterothrissids and the *Genartina-Pollerspoeckia* Group share two synapomorph features as opposed to other

Elopiformes (Elopoidei): the reduced anterio-dorsal opening and the slight inclination of the sulcus. Albulid otoliths, likewise known since Early Cretaceous, are characterized by a deep, somewhat downturned cauda, a very wide anterio-dorsal opening of the sulcus and a strongly convex inner face. Pterothrissids and *Pollerspoeckia* share a straight cauda, a rather flat inner face (except for *Pteralbula*) and a reduced ostial opening. In *Genartina* the ostium is reduced and the otolith is compressed. In pterothrissids following the reduction of the ostial opening a simple ostial channel is formed. This likely is a synapomorph character known in many anguilliform and notacanthiform otoliths suggesting pterothrissids are the plesiomorph sister group of those two orders. A cladogram based on otolith morphology thus would perfectly match with that proposed on osteology by FOREY (1973).

Anguilliformes

Anguilliform otoliths in the Maastrichtian already show high specialization and diversity. Three species represent congrids, one placed in the recent *Rhynchoconger*, the other in a fossil genus also known from the Early Tertiary, the third remains in open nomenclature based on a fragmentary otolith alone. Still another species (and fossil genus) – *Bavariconger pollerspoecki* – is tentatively placed in the Congridae. For unknown reasons, congrid otoliths also dominate Tertiary anguilliform. Otoliths of other anguilliform families are very rare. Nevertheless, there is also one small specimen – genus *Anguilloideorum* sp. – which is interpreted to represent a "true" anguilloid of unknown family affinities.

Siluriformes

Ostariophysi form the principal freshwater teleost group and most likely did so during most of their evolution. Ariid and plotosid siluriforms are the exception from this rule representing true marine families. In my opinion, this could probably be a secondary evolution, a re-immigration from a freshwater habitat (assuming that Ostariophysi as a whole originally evolved from marine or brackish water fishes, for instance from Gonorhynchiformes). Skeleton and otolith findings prove that truly marine Siluriformes existed since at least Maastrichtian times. *Arius danicus* KOKEN 1891 was originally described from the Paleocene of Copenhagen.

Salmoniformes

Argentinid otoliths are common in the Early Tertiary and are also well represented in the Maastrichtian of Bavaria with *Argentina voigti*. The related family Bathylagidae, which probably formed as a specialized offshoot from the Argentinidae is represented by *Protobathylagus effusus*, a very plesiomorph bathylagid otolith which is still very "argentinid-like".

Stomiiformes

Auriculithus represents a plesiomorph stomiiform otolith resembling those of plesiomorph living genera such as *Maurolicus*. This is why *Auriculithus* is placed in the Sternoptychidae, although plesiomorph otoliths in the families Gonostomiatidae and Photichthyidae exhibit a similar pattern, which has probably evolved from an argentinoid type otolith (otolith analysis renders some doubt as to the limits of the three families Sternoptychidae, Gonostomiatidae and Photichthyidae). *Palaeostomias* is interpreted to represent an early Stomiatoidei of unknown familiar position and is already characterized by some apomorph features shared by Melanostomiatidae and related families, but not by the two more plesiomorph families in this suborder: the Asteronesthidae and Malacosteidae. *Palaeostomias* is also the first fossil record of a stomiatoid otolith.

Aulopiformes

Chlorophthalmid otoliths belonging to the *Chlorophthalmus nigripinnis* Lineage are known without much morphologic change since Coniacian times (*C. transitus*). *C. postangulatus*, a common species in the Late Cretaceous, such as the Maastrichtian of Bavaria, and the Paleocene belongs to this lineage, too. The otoliths are very plesiomorphic in shape and sulcus morphology, except for a curious dorsal extension of the ostium that becomes connected with the dorsal depression. This character is already indicated in Cretaceous forms making the *C. nigripinnis* Lineage the likely sister group of other modern chlorophthalmids, which show different apomorph features. *Archaulopus* is considered an extinct specialised »side branch« within the chlorophthalmids, but it also shows some remarkable overall resemblance to certain notosudid and synodontid otoliths.

Myctophiformes

Bavariscopelus otoliths look like a perfect myctophid »archetype« that combines all plesiomorph myctophid characters. These are: outline as in Diaphini otoliths (but with only two denticles at the ventral rim), cauda about equal in length to the ostium, as in *Benthosema* and some Myctophini, and a very indistinct or absent caudal pseudocolliculum as in Gonichthyini (could be secondary reduced there). With very large otoliths of *Bavariscopelus bispinosus* the initial development of a caudal pseudocolliculum can be observed. This caudal pseudocolliculum seems to be a reliable synapomorphy of myctophid otoliths (except for Gonichthyini, see above) distinguishing them from Neoscopelidae. It should not be confused with the ridge-like ventral margin of the caudal colliculum seen in many Beryciformes. The caudal pseudocolliculum may have developed from such a morphology, but by definition it is separated from the caudal colliculum.

On the other hand myctophid and neoscopelid otoliths share a number of probably synapomorph characters such as outline, distinct ventral line or a short cauda, as long as the ostium or even shorter. Myctophids may be distinguished from neoscopelids by the fact that the cauda is about the width of the ostium or wider, whereas in neoscopelids the ostium is wider. *Bavariscopelus* shares this character with myctophids.

Amongst living myctophid otoliths *Benthosema*, Diaphini and Gymnoscopelini look closest to *Bavariscopelus* (and *Eokrefftia* from the Paleocene). They also show the most plesiomorph otolith patterns. *Electrona* and *Protomyctophum* which have also been favoured as the most plesiomorph living myctophids (PAXTON 1972) show a somewhat more "advanced" otolith pattern.

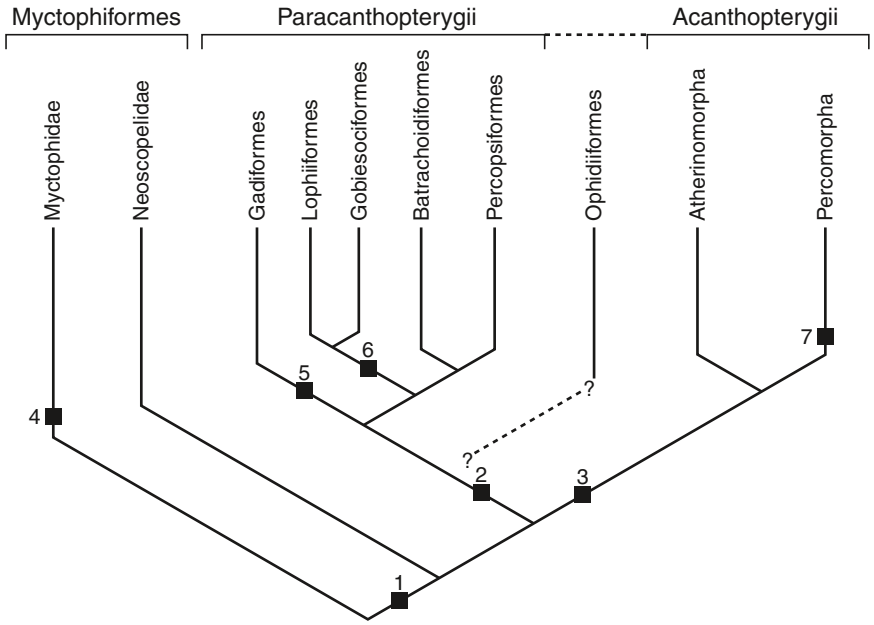


Abb. 210. Ophidiiform relationships.
Cladogram showing two alternative interpretations of ophidiiform relationships with Acanthopterygians and/or Paracanthopterygians developed from otolith analysis. At this high systematic level, defining reliable synapomorph otolith characters is very uncertain. Black squares indicate assumed first achievements of selected apomorph features.
1, "neoscopelid sulcus-type" – ostium and cauda well differentiated, ostium somewhat widened, cauda straight.
2, "aphredoderid sulcus-type" – homosulcoid sulcus (ostium and cauda roughly of the same shape and size) with ostial opening.
3, o-heterosulcoid sulcus – ostium wide, cauda narrow and straight.
4, infracaudal colliculum.
5, "true" homosulcoid sulcus with pseudobiostial opening.
6, sulcus morphology reduced to an oval shaped medial type with fused colliculi.
7, "true" heterosulcoid sulcus – ostium wide, cauda curved (only in Perciformes, Polymixioidei and some Holocentroidei).
All ophidiiform otoliths known show a somewhat reduced sulcus morphology already.

Ophidiiformes
(Abb. 210)

Ophidiiform otoliths are amongst the most speciose and common in Early Tertiary. This contrasts with only few firm ophidiiform skeleton finds during the same period (see earlier chapter). Otoliths of Maastrichtian ophidiiforms prove the existence of at least two distinct lineages since that early time: *Ampheristus* and *Protobythites*, both Neobythitinae with affinities towards *Hoplobrotula*, *Neobythites* and some deep sea forms such as *Holcomycteronus*, *Luciobrotula* or *Porogadus*, and *Bidenichthys*, the most plesiomorph genus of the Brosmophycini (Bythitidae) with »living fossil« species on the coasts of South Africa and New Zealand. Obviously, differentiation of ophidiiform lineages had progressed to below family level in Maastrichtian times indicating that they might be of much older origin.

This also excludes the Ophidiiformes from being specialized perciform derivatives in my opinion, since the Perciformes have merely come into existence during Late Cretaceous as well according to both skeletons and otoliths. Plesiomorph ophidiiform otoliths seem to share the following characters: flat, large ostium about as long as or longer than cauda, narrower, somewhat deepened, posteriorly widened cauda and a reduced pseudoostial sulcus opening. Such a pattern could either have derived from a very plesiomorph acanthopterygian or paracanthopterygian type of otolith. Its resemblance with percopsiform otoliths makes a paracanthopterygian origin more likely. The homosulcoid sulcus pattern of the Gadiformes, an autapomorph character, excludes in my opinion any close relationship between them and the Ophidiiformes (Abb. 210).

Acanthopterygii
(Abb. 211)

Late Cretaceous Beryciformes inhabited much of the ecologic space that during the Tertiary became the domain of the Perciformes. This has apparently resulted in similar adaptations reflected in several extinct beryciform lineages established on skeleton findings. Several very apomorph otolith morphologies found in the Maastrichtian of Bavaria are being interpreted in that sense, i. e. representing extinct beryciform lineages.

Since GREENWOOD et al. (1966) the systematic grouping of the acanthopterygians (Percomorpha) has commonly been suspected of not being monophyletic. While otolith analysis gives some hints that this is so the problem is beyond the scope of this treatise.

Beryciformes: Berycoidei
(Abb. 212)

Most Berycoidei and the related Stephanoberycoidei share a single apomorph character: an upward bend in the cauda. The individual families can be characterized as follows (see Abb. 104 and 212).

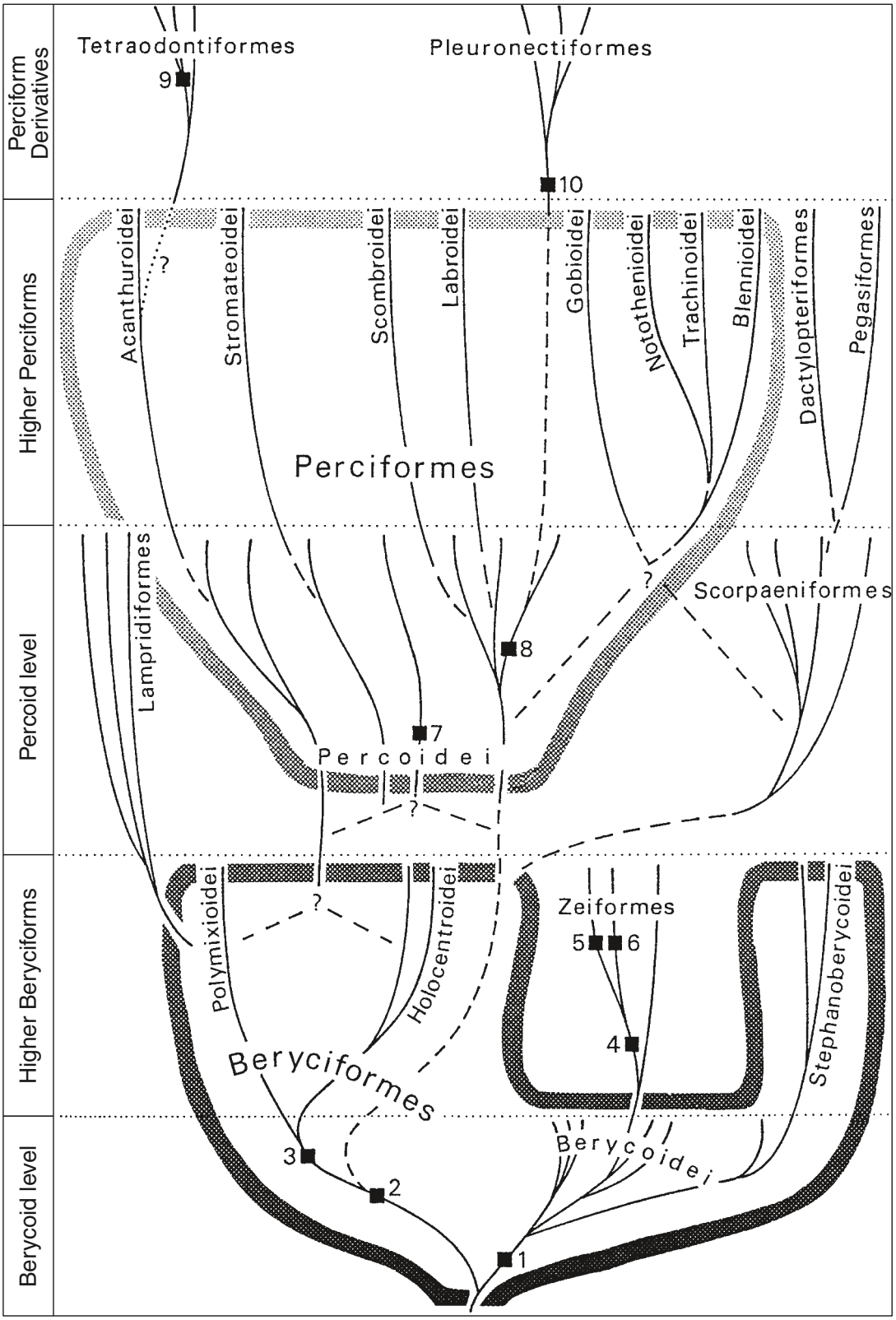


Abb. 211. The "Acanthopterygian (Percomorpha) flower structure".
A first very tentative and incomplete attempt to systematically arrange percomorph fishes according to their otolith morphology. The scheme of the graph is chosen to demonstrate the »horizontal« nature of the present percomorph systematic grouping. Five evolutionary stages are distinguished:
Berycoid level – Higher Beryciform level – Percoid level – Higher Perciform level – Perciform derivatives.
Each systematic unit in this graph is adopted in the sense expressed in NELSON (1984). Question marks at two levels near the base of the Percoidei and at the base of the Gobioidei-Trachinoidei group indicate possible alternative derivations.
Black squares indicate assumed first achievements of selected apomorph features discussed in the text.
1, upturned cauda; 2, "downswinging" caudal tip; 3, downturned caudal tip; 4, widely separated colliculi, reduced in size; 5, broad crista inferior; 6, biostial sulcus opening; 7, anteriorly inclined sulcus; 8, "doubled" ventral line; 9, biostial sulcus opening; 10, circumsulcal depression.

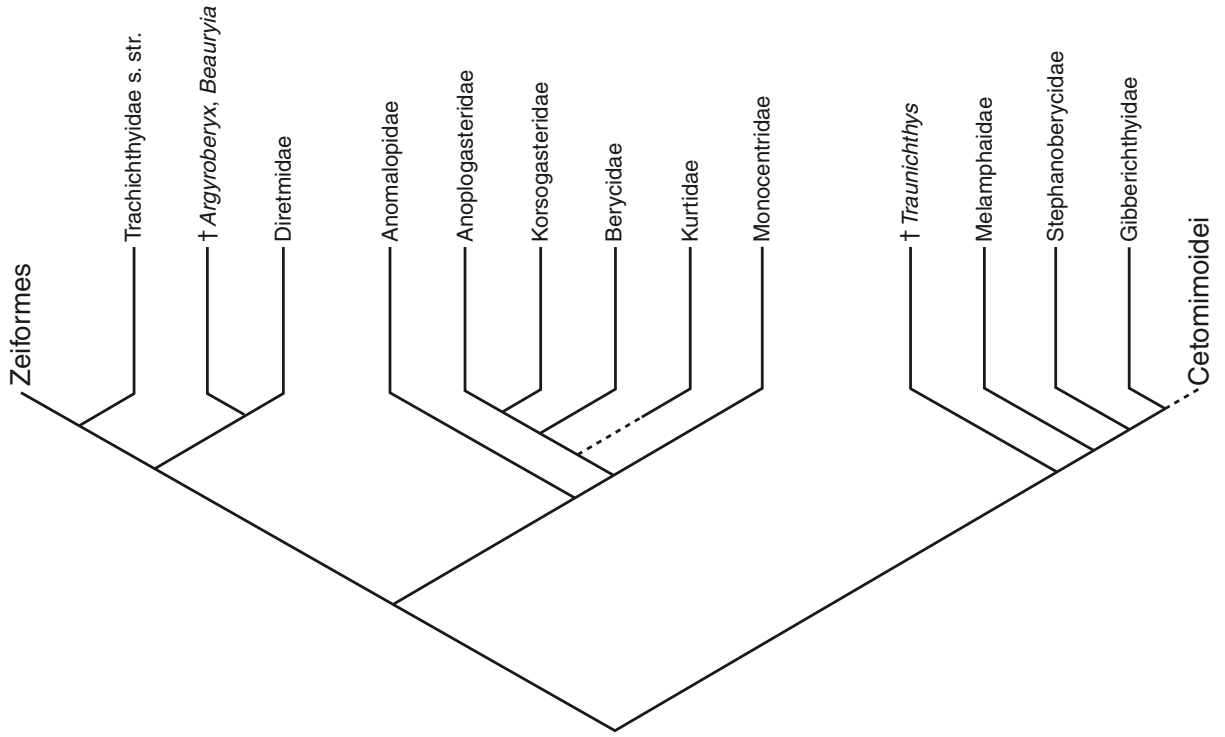


Abb. 212. Berycoid and Stephanoberycoid cladogram as developed from otolith analysis.
All berycoid and stephanoberycoid otoliths share as a supposed synapomorphic character the upturned cauda that also distinguishes them from Polymixioidei, Holocentroidei and Perciformes. The "upturned cauda" is defined as follows: if drawing a longitudinal axial line through the ostium and another through the cauda they meet at the collum in an obtuse angle opening upwards. Except for few Ophidiiformes (e. g. *Ampheristus*) and few problematic Perciformes (*Pseudoscopelus* ex Chiasmodontidae, Kurtidae, Bathyclupeidae, some Apogonidae and few Acropomatidae) this character seems to be confined to Berycoidei and its derivatives.

Berycidae: High trapezoid otoliths, where the slightly bent dorsal rim is long and the parallel, straight medioventral rim is short. Ostium enlarged and long and at least in *Beryx* is longer than the cauda. Late Cretaceous species: *Centroberyx teumeri* (VOIGT 1926) from erratic boulders in North Germany, the Maastrichtian of Bavaria and the Santonian of the Pyrenees. Several species in the Tertiary of Europe, North Africa and Australia.

Monocentridae: Otoliths similar in shape to Berycidae, but more compressed. Sulcus opening reduced; ostium does not open anteriorly. Fossil species: genus *Monocentridarum subrotundus* (KOKEN 1884), L. Oligocene of North Germany and *Austrocentris cavernosus* (STINTON 1957), U. Oligocene of South Australia.

Korsogasteridae: Defined here as including *Gephroberyx*, *Hoplostethus* (syn. *Korsogaster* according to NELSON 1984), *Leiogaster*, *Optivus*, *Sorosichthys*, *Parinoberyx* and *Paratrachichthys* all removed from Trachichthyidae. More elongate, pentagonal otoliths with a flat inner face. In some genera, the ostium is reduced in width. Korsogasteridae are probably a »specialized side branch« from Berycidae. Otoliths are known from many species since the Santonian.

Anoplogasteridae: Otoliths similar in shape to Korsogasteridae; colliculi fused and sulcus reduced to a medial position. Possibly derived from near Korsogasteridae. No fossil otoliths.

Anomalopidae: Otoliths with a reduced sulcus opening, fused colliculi and a slightly convex inner face; possibly distantly related to Berycidae. No fossil otoliths (two undescribed records from the Paleocene of Bavaria).

Trachichthyidae s. str.: Reduced here to the monotypic genus *Trachichthys*. Otoliths very compressed, triangular due to flat dorsal rim. Inner face convex in horizontal plane. Trachichthyid otoliths strongly resemble those of antigoniids among zeiforms and to a lesser degree diretmids. They possibly represent a separate lineage from the berycid lineage. No fossil otoliths.

Diretmidae: Very compressed and high otoliths. Inner face strongly convex in horizontal plane. Two different morphologic trends can be observed: *Diretmus* with a very wide ostium, but a reduced sulcus opening and *Diretmoides* and *Diretmichthys* with a reduced ostium. The only fossil record, *Diretmus primus* n. sp. from the Maastrichtian of Bavaria, has a large ostium.

Family indet. near Diretmidae (*Argyroberyx* and *Beauryia*): Otoliths similar in shape to diretmids, but smaller and with an even more strongly reduced ostium. Inner face strongly convex in horizontal plane. *Argyroberyx* is thought to be near the Diretmidae, and so is the even more specialized otolith morphology of *Beauryia*. Resemblances with *Argyropelecus* (Sternoptychidae) are thought to be superficial. Important differences are:

Character	*Argyropelecus*	*Argyroberyx*
otolith size	smaller than 2 mm	at least up to 5 mm
sulcus position	inframedian	supramedian or median
size of ostium	about as long as cauda	much smaller than cauda
shape of cauda	straight, indistinct margins	bent upward

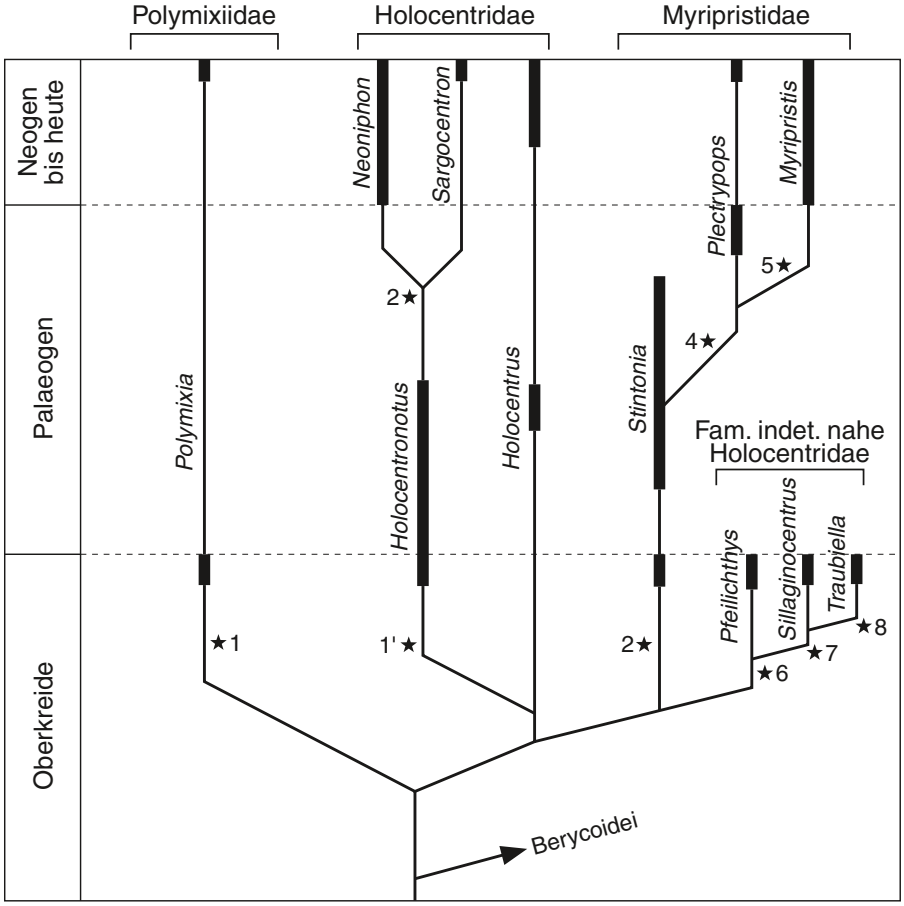


Abb. 213. "Family tree" of the Holocentroidei and Polymixioidei as developed from the fossil and recent otolith record (broad black signatures).
Asterisks mark assumed first achievements of selected apomorph features.
1, ostium short, wide, caudal tip downturned *(Polymixia)*; 1', same characters as in *Polymixia* – a result of synapomorphy or a stunning example of parallel evolution? 2, concave posterior otolith rim; 3, caudal keel, segmented cauda; 4, ostium short, ventrally widened; 5, ostium ventrally and dorsally widened; 6, *(Pfeilichthys)* dorsal rim thickened; 7, *(Sillaginocentrus)* cauda "undulating"; 8, *(Traubiella)* otolith compressed, cauda widened to nearly the size of ostium.

Argyroberyx with three species from Campanian to Maastrichtian in Bavaria, Austria and the U.S.A., *Beauryia* with a single fossil species from Bavaria and a second possible species from Austria.

Family indet. near Melamphaidae *(Traunichthys)*: Moderately elongate otoliths with a flat inner face. Cauda about twice the length of ostium. *Traunichthys* no doubt represents a lineage separate from all other Berycoidei and they could be »loosely« related to the Stephanoberycoidei. Melamphaid otoliths, the most plesiomorph stephanoberycoids, show some overall resemblance in shape, but except in *Sio* the ostium is always longer than the cauda. One fossil species known from the Maastrichtian of Bavaria, and several species possibly related to *Traunichthys* from Late Cretaceous strata of the U.S.A.

In summary: Berycoid diversification has already been well established in Late Cretaceous, with the possible exception of such deep sea forms as Korsogasteridae, Anoplogasteridae and Stephanoberycoidei. This is also in good agreement with skeletons (PATTERSON 1964). Since Late Cretaceous times otolith morphology has not changed much within most surviving lineages.

Beryciformes: Holocentroidei

(Abb. 213)

Holocentroidei and Polymixioidei otoliths share as an important apomorph character a downturned or at least "downswinging" caudal tip, as opposed to the upturned cauda of Berycoidei and Stephanoberycoidei. The downturned cauda is also a character found in most Perciformes, though in those the cauda usually is somewhat widened dorsally just where it turns downward. Apart from this, holocentroid otoliths show a great diversity with no single apomorph character as a reliable tool to separate them from polymixioids or certain perciforms.

Holocentroid diversification in otolith morphology can be summarized as follows (see Abb. 132-152 and 213).

Myripristidae: Deep-bodied otoliths with a flat dorsal rim. No rostrum, excisura or antirostrum. Sulcus with an extreme supramedian position. Ostium flat, half the length of the cauda, both dorsally and ventrally strongly widened. Cauda long, segmented, connected with the dorsal depression by a caudal keel. This highly apomorph pattern bears some superficial resemblance with sciaenid otoliths (Perciformes), but several unique autapomorphies (shape of ostium, segmented cauda, caudal keel) evident since at least basal Tertiary, contradict any such relationship. Two

myripristid otolith fragments are known from the Maastrichtian of Bavaria.

Family indet. near Holocentridae *(Sillaginocentrus*, *Pfeilichthys*, *Traubiella)*: Oval to round otoliths with a strongly convex inner face and a slightly convex to flat outer face. Ostium flat, about as long as cauda, ventrally widened. Cauda also flat, S-shaped or slightly downswinging. Sulcus morphology relates this extinct group to Holocentridae (Holocentrinae). Three monospecific fossil genera are known from the Maastrichtian of Bavaria.

Holocentridae (Holocentrinae): Elongate otoliths with a deep ventral rim and a flat dorsal rim and a strongly convex inner face. Ostium flat, about as long as cauda, slightly widened. Cauda slightly deepened posteriorly and downturned. Only *Holocentrus* is included in here, known since Eocene times. Holocentrinae otoliths look like a morphological »mixture« of Myripristidae, *Sillaginocentrus* and Sargocentrinae characters. In fact, each of the three groups could have derived from holocentrine-type otoliths. If future investigations support this view, Holocentrinae should be raised to family level.

Holocentridae (Sargocentrinae n. comb. including the genera *Sargocentron*, *Neoniphon* and *Holocentronotus*): Elongate otoliths with a well developed rostrum. *Neoniphon* and *Sargocentron* with characteristic concave posterior rim. Inner face moderately convex; otoliths thin. Ostium shorter than cauda and ventrally widened and somewhat deepened. Cauda long, narrow, deep with steeply downturned tip (less strongly in *Holocentronotus*). These typically heterosulcoid otoliths strongly resemble perciform otoliths of several families such as Centropomidae, Sparidae, Serranidae or others, and the fossils might easily be mistaken for some of those. This is particularly so for the more plesiomorph fossil genus *Holocentronotus*, known from the Late Cretaceous to the Eocene. And indeed the centropomid perciform group (see later) could possibly have developed from such fishes as *Holocentronotus* or Polymixioidei.

As with Berycoidei, holocentroid diversification is obviously well established by Maastrichtian times.

Beryciformes: Polymixioidei
(Abb. 213)

Recent *Polymixia* otoliths show a very similar morphology to holocentrids and perciforms of the centropomid group. In fossils, it will be difficult, if not impossible, to always tell them apart. Thus, the otoliths of genus *Polymixiidarum beauryi* from the Maastrichtian of Bavaria (and possibly also the U.S.A., see HUDDLESTON & SAVOIE 1983 and NOLF & STRINGER 1996) are placed here only tentatively. The distinctly heterosulcoid *Polymixia*-otolith makes it the ideal plesiomorph sister group of the centropomid perciforms and prohibits any close relationship with the Paracanthopterygii (see Abb. 153 to 159 and 211, 213).

Zeiformes
(Abb. 214)

Zeiform otoliths show a great diversity that should make them a useful phylogenetic tool (see Abb. 160-177) (see NOLF & TYLER 2006). At first sight it is difficult to accept that the morphologic extremes, Zeidae and Zeniontidae, could belong to the same order (see SCHWARZHANS 1978). However, new data and more detailed morphological analyses have revealed that they are very likely related (see Abb. 214) (NOLF & TYLER 2006).

Antigoniidae: Within the Zeiformes (or Zeioidei when placed within the Beryciformes, which I would suggest) the most plesiomorph otoliths are those of the Antigoniidae sharing only plesiomorph berycoid characters. They closely resemble Trachichthyidae s. str. One presently poorly defined fossil antigoniid is known from the Maastrichtian of Bavaria – *Antigonia "supracretacea"* (KOKEN 1891). Otherwise, *Antigonia* otoliths are well known since Early Tertiary.

Caproidae: *Capros* otoliths are unique in combining a deep excisura and sulcus, a narrow ostium, a strongly convex inner face and a incipient posterior excisura. With this incipient biostial sulcus opening, caproid otoliths somewhat resemble those of the zeid group, but the strongly convex inner face and, more important, the absence of widely separated reduced colliculi, a synapomorph character of all "higher zeiforms" contradicts a close relationship. In fact Caproidae show no apomorph otolith character that would justify their placement in Zeiformes and have recently been removed to a placement within Perciformes (see NELSON 2006).

Zeniontid group (Parazenidae and Zeniontidae): This small group contains flat, elongated otoliths with a shallow sulcus. The widely separate and reduced, somewhat elevated colliculi form the only obvious apomorph character shared with the zeid group. Beside the general appearance an important autapomorph character of the zeniontid group is the extremely wide and short crista inferior in the region between the two colliculi. In this small group, Zeniontidae otoliths are the more apomorph characterized by a completely reduced excisura. Among the few plesiomorph otolith features, the zeniontid group share with the antigoniids, absence of the posterior excisura is an important difference from the zeid group.

Zeid group (Oreosomatidae, Cyttidae, Grammicolepididae and Zeidae): Zeid otoliths share with zeniontids the widely separated, reduced colliculi as the principal apomorph character. Apart from this otoliths of the zeid group look very different. Autapomorph characters shared by zeid group otoliths are the deep sulcus with a distinctly biostial opening. Furthermore each family has its own apomorph features. Oreosomatidae have elevated, ventrally enlarged colliculi. Cyttidae and Grammicolepididae have very small "relict" colliculi, which are somewhat depressed. Interestingly, the specialization of grammicolepidid fishes is not expressed in their otoliths. *Cyttus* and *Cyttopsis* are here removed from the Zeidae and placed in a family of their own – Cyttidae – near the Grammicolepididae, the latter probably representing a specialized offshoot. Otoliths of the Zeidae *(Zeus*, *Zenopsis)* are the most apomorph of the Zeiformes. They exhibit extremely reduced dorsal and ventral fields, very small colliculi positioned on some kind of sulcal projections and a long crest-like crista inferior.

Family indet. *(Isozen)*: *Isozen beateae* n. g. n. sp. from the Maastrichtian of Bavaria is almost the perfect »missing link« between the two apomorph and highly divergent zeniontid and zeid groups. With zeniontids *Isozen* shares the plesiomorph character of a missing posterior excisura; with the zeid group it shares the sharp anterior excisura and the deepened sulcus between the widely separated and elevated colliculi. Therefore, I regard *Isozen* as the plesiomorph sister

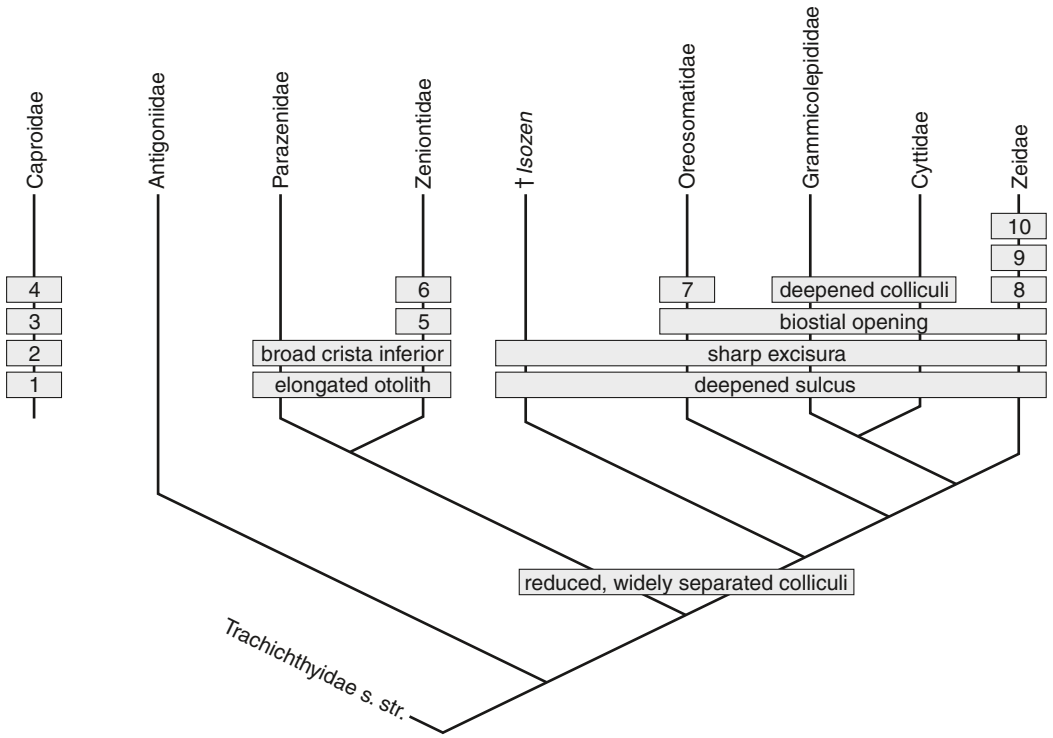


Abb. 214. Zeiform cladogram as developed from otolith analysis.
Principal synapomoprhies and autapomorphies are marked. Autapomorphies are numbered from 1 to 10 as follows: **1**, ostium reduced in height; **2**, convex inner face; **3**, deepened sulcus; **4**, initial biostial sulcus opening; **5**, indistinct sulcus margins and opening; **6**, excisura reduced or absent; **7**, ventrally enlarged and elevated colliculi; **8**, ridge-like crista inferior; **9**, ventral field reduced; **10**, colliculi elevated and projecting.

group of the zeid group. Similar, even more primitive looking zeiform otoliths, possibly related to *Isozen*, have been described by NOLF (2003) as genus *Zeiformorum tyleri* from the Santonian of the Pyrenees. Further *Isozen* otolith species are known from the Paleocene of Denmark (SCHWARZHANS 2003) and Bavaria (unpublished material).

Both Zeid and Zeniontid family groups are well defined by very characteristic autapomorphies each, but in addition share one important synapomorphic character – the widely separated and small (reduced in size) colliculi. However, it must also be noted that there is no single synapomorphy combining the Antigonid family group with the other Zeiformes (as is traditionally done so in ichthyological literature) or help to distinguish them safely from such Beryciformes as for instance the Trachichthyidae. – Note that in this version, which I drew in 1996, the Caproidae are still placed near the Antigoniidae, but the large number of autapomorphies required to separate them already indicates support for their entire removal from Zeiformes, as now established (see NELSON 2006).

For zeiform otolith figures see Abb. 160-177.

Perciformes
(Abb. 211)

Since PATTERSON (1964) and GREENWOOD et al. (1966), Percoidei and Perciformes are suspect of being polyphyletic. Otolith morphology seems to confirm this view. Very tentatively I could visualize two to four groups of otolith morphologies within percoids that may in turn have given rise to certain higher perciform suborders and perciform derivatives.

One such basal percoid group could crystallize around Centropomidae and may include such families as Serranidae, Kyphosidae, Chaetodontidae, Sciaenidae, Pomacentridae, Cirrhitidae and may be also Percidae and Sillaginidae. The centropomid group is characterized by a steeply curving cauda and a feeble or absent ventral line. Acanthuroidei and Tetraodontiformes* have possibly derived from this group. The centropomid origin has to be expected near or within polymixioids or holocentroids (e. g. *Holocentronotus*). Fossil otoliths are known since Paleocene for certain, plus a questionable record from the Late Cretaceous.

* Recently ROSEN (1984) and TYLER et al. (2003) (see NELSON 2006) have found arguments to relate Tetraodontiformes to Zeiformes as opposed to the more traditional view which regards them as derivatives of the Acanthuroidei (Perciformes). While I am not in the position to judge upon his osteological findings the similarities of otoliths which were also used as one argument (see also NOLF & TYLER 2006) are not very supporting. Superficially, both zeiform and tetraodontiform otoliths share a similar compressed, biostial shape with a deeply incisive sulcus. However, tetraodontiform otoliths do not have the reduced, widely separated colliculi of the Zeiformes. Instead, the most plesiomorph Tetraodontiformes such as the Triacanthidae and most Balistiidae show otoliths with an intact posterior rim (not biostial) and a slightly downturned cauda. I would therefore prefer to interpret the resemblance of certain zeiform and tetraodontiform otoliths as a result of similar functional morphological adaption rather than "true" phylogenetic relationship. Recent evidence of a typical ostracionid otolith (an advanced otolith morphology in Tertraodontiformes) from the Paleocene of Denmark (SCHWARZHANS 2003) suggests, however, that the Tetraodontiformes are sufficiently early in origin to possibly exclude a simple derivation from (advanced) Perciformes, as it is suggested in Abb. 211.

A second basal percoid group clusters around Acropomatidae (sensu NELSON 2006 containing *Parascombrops*, *Neoscombrops*, *Malakichthys*, *Acropoma*) and Lactariidae and Epigonidae and may further include Apogonidae, Centrarchidae, Pomatomidae, Cichlidae, Embiotocidae and possibly also Cepolidae and Chiasmodontidae. Scombroidei (from near pomatomids), Labroidei (from near cichlids) and Pleuronectiformes could have derived from this group. The acropomatid group shares a more plesiomorph otolith pattern characterized by a rather long ostium, a straight to slightly "downswinging" cauda and a distinct ventral line. In some families the ventral line is »doubled« and in Pleuronectiformes the area in between has become depressed and joined around the tip of the cauda with the dorsal depression to form the circumsulcal depression (see SCHWARZHANS 1999). The less intensely downturned caudal tip found in the acropomatid group suggest a somewhat older origin than the centropomid group and from a more plesiomorph stage within polymixioids or holocentroids. To this group seem to belong the majority of the Late Cretaceous perciform otoliths, notably the genus *Plesiopoma* with several species ranging from Coniacian to Maastrichtian. *Plesiopoma* bears mainly plesiomorph characters and resembles recent *Parascombrops* and *Epigonus* otoliths.

Within the Percoidei there are two more possible family groups with a more obscure interrelationship.

One of these more problematical groups might comprise the Gerreidae, Kuhliidae, Leiognathidae, Menidae, Arripidae, Synagropsidae *(Synagrops*, *Apogonops* and *Doederleinia)* and tentatively also Priacanthidae and Pempheridae. Except for the last two families the reduction of the size of the ostium and the upward inclination of the sulcus are typical characters. The sharp ventral line resembles that of the acropomatid group. However, the downward curvature of the caudal tip is usually stronger than in the acropomatid group (it is strongest in Synagropsidae).

In the second problematical group I place Carangidae, Bramidae, Echeneididae, Rachycentridae and Formionidae. Stromateoidei could have derived from this group (from near Formionidae). Otoliths of this group are thin, elongate, with a rather narrow ostium and a short, but deeply downturned caudal tip. The ventral line is absent or feeble. The carangid group either is related to the centropomid group or represents a separate lineage all together.

Kurtoidei (see Abb. 104), Caristiidae, *Ostracioberyx*, Bathyclupeidae, Polynemidae, Mugilidae and Sphyraenidae could all be of pre-perciform origin: Kurtoidei and Bathyclupeidae from within the Beryciformes; Caristiidae to Polynemidae at various unspecified levels between Beryciformes and Perciformes; Mugilidae and Sphyraenidae show very similar otolith patterns as Atherinidae. In particular the very narrow, upward inclined undulating sulcus with the very small ostium found in mugilids almost perfectly resembles that of certain Atherinidae. Sphyraenid otoliths look like "stretched" atherinids of another type, but this resemblance is plesiomorphic.

Differentiation of scorpaeniform otoliths is extremely difficult. There seems to be no single apomorph feature to distinguish scorpaeniform from perciform otoliths, particularly when inspecting the plesiomorph members of each group.

In this light, there exist a group of traditionally perciform suborders, whose otoliths also show a certain overall resemblance to certain scorpaeniforms. In this group, I would place the Trachinoidei, Notothenioidei, Ammodytoidei, Callionymoidei and tentatively also the Blennioidei (including Zoarcoidei) and Gobioidei, which according to their otolith morphology could all be interrelated to some extend.

6. Literatur

BÖHM, J. (1891): Die Kreidebildungen des Fürbergs und Sulzbergs bei Siegsdorf in Oberbayern. – Palaeontographica, **38**: 1-106; Stuttgart.

BRZOBOHATY, R. (1968): Die Fisch-Otolithen aus den Pouzdrany-Schichten. – Acta Mus. Morav., Sci. Natur., **52**: 121-168, Brno.

——— (1982): Die bisher älteste tertiäre Otolithenfauna (Teleostei) der Westkarpaten. – Acta Universitatis Carolinae, Geol., **4**: 341-355.

——— (1986): Einige neue Arten von Knochenfischen (Teleostei, Otolithen) aus dem westkarpatischen Tertiär. – Acta. Mus. Morav., Sci. Natur., **71**: 55-71; Brno.

DANILTCHENKO, P. G. (1968): Fishes of the U. Paleocene of Turkmenia (in Russian). – Nauka: 113-156; Moskau.

FOREY, P. L. (1973): A revision of the Elopiform fishes, fossil and recent. – Bull. British Mus. (Natur. Hist.), Geology, Supplement 10, 222 pp.; London.

FRIZZELL, D. (1965): Otolith-based genera and lineages of fossil bonefishes (Clupeiformes, Albulidae). – Senckenbergiana lethaea, **46a**: 85-110; Frankfurt/Main.

——— (1965): Otoliths of a new fish (*Vorhisia vulpes* n.gen., n.sp. Siluroidei ?) from the Upper Cretaceous of South Dakota. – Copeia, **2**: 178-181.

FRIZZELL, D. & J. DANTE (1965): Otoliths of some early Cenozoic fishes of the Gulf Coast. – Journ. Paleontol., **39**: 687-718.

GAUDANT, N. (1977): Sur la découverte dans le Crétacé de Laveiras du plus ancien Zeiforme connu. – Geobios, **10**; Lyon.

——— (1978): Contribution à l'étude anatomique et systematique de l'ichthyofauna cénomanienne du Portugal. – Communic. Serv. Geol. Port., **63**: 105-149; Lissabon.

GAYET, M. (1980): Découverte dans le Crétacé de Hajula (Liban) du plus ancien Caproidae connue. – Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., **2**: 259-269; Paris.

——— (1982): Essai de définition des relations phylogénétiques des Holocentroidea nov. et des Trachichthyoidea nov. (Pisces, Acanthopterygii, Beryciformes). – Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., **4**: 21-41; Paris.

GAYET, M. & J.-C. RAGE & R. S. RANA (1984): Nouvelles ichthyofauna et herpétofauna de Gitti Khadan, le plus ancien gisement connu du Deccan (Crétacé/Paléocène) à Microvertébrés. – Mem. Soc. geol. France N.S., **147**: 55-65; Paris.

GOWDA, S. S. (1967): On a new fossil fish known from an otolith from the South Indian Cenomanian. – Journ. Geol. Soc. India, **8**: 119-129.

GRANDE, L. (1985): Rezent and fossil Clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of Clupeoids. – Bull. Am. Mus. Natur. Hist., **181**; New York.

GREENWOOD, P., D. ROSEN, S. WEITZMAN & G. MYERS (1966): Phyletic studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. – Bull. Am. Mus. Natur. Hist., **131**: 339-456; New York.

HAGN, H. et al. (1981): Die Bayerischen Alpen und ihr Vorland in mikropaläontologischer Sicht. Exkursionsführer zum 17. Europäischen Mikropaläontologischen Kolloquium in Oberbayern, September 1981 (mit Beiträgen zahlreicher Autoren). – Geologica Bavarica, **82**: 408 S.; München.

HAGN, H., R. DARGA & R. SCHMID (1992): Siegsdorf im Chiemgau. Erdgeschichte und Urwelt. – 241 S.; Siegsdorf (Gemeinde Siegsdorf).

HECHT, T. & A. HECHT (1978): A descriptive systematic study of the otoliths of the Neopterygian marine fishes of South Africa. Part II: the delimitation of teleost orders, some systematic notes and a provisional new phyletic order sequence. – Trans. roy. Soc. S. Afr., **43**: 199-218.

——— (1979): A descriptive systematic study of the otoliths of the Neopterygian marine fishes of South Africa. Part III: Elopiformes, Gonorhynchiformes, Clupeiformes and Salmoniformes. – Trans. roy. Soc. S.Afr., **44**: 73-95.

HUDDLESTON, R. (1981): *Bernardichthys zorraquinosi*, a new genus and species of salmoniform fish from the late Cretaceous of Oregon. – Proc. Biol. Soc. Wash., **94**: 37-42.

HUDDLESTON, R. & SAVOIE, K. (1983): Teleostean otoliths from the late Cretaceous (Maastrichtian age) Severn Formation of Maryland. – Proc. Biol. Soc. Wash., **96**: 657-663.

KOKEN, E. (1884): Über Fisch-Otolithen, insbesondere über diejenigen der norddeutschen Oligozän-Ablagerungen. – Z. deutsch. geol. Ges., **36**: 500-565; Berlin.

——— (1885): Otolithen. – In: KOENEN, A. v.: Über eine paläozäne Fauna von Kopenhagen. – Abh. Kgl. Ges. Wissensch., **32**: 113-116; Göttingen.

——— (1891): Otolithen. – In: BÖHM, J.: Die Kreidebildungen des Fürbergs und Sulzbergs bei Siegsdorf in Oberbayern. – Palaeontographica, **38**: 37-40; Stuttgart.

KOTLYAR, A. N. (1996): Beryciform fishes of the world ocean. – VNIRO Publishing, pp. 368; Moscow.

LIEBUS, A. (1927): Neue Beiträge zur Kenntnis der Eozänfauna des Krappfeldes in Kärnten. – Jahrb. geol. Bundesanst., **77**: 333-393; Wien.

MUIZON, Ch. de, M. GAYET, A. LAVENU, L. G. MARSHALL, B. SIGE & C. VILLARROEL (1983): Late Cretaceous vertebrates including mammals from Tiupampa South-Central Bolivia. – Geobios, **17**; Lyon.

NELSON, J. (1984): Fishes of the World; 2nd edition. – 416 pp.; New York (Wiley Interscience).

——— (1994): Fishes of the World; 3rd edition. – 523 pp.; New York (John Wiley & Sons).

——— (2006): Fishes of the World; 4th edition. – 600 pp.; New York (John Wiley & Sons).

NOLF, D. (1978): Contribution à l'étude des otolithes des poissons. VI: A propos de quelques relations possibles dans le super-ordre des Acanthoptérygiens. – Biol. Jb. Dodonaea, **46**: 158-171.

——— (1979): Contribution à l'étude des otolithes des poissons. I: Morphologie comparée des otolithes (sagittae) des Dentex de la Méditerranée et de l'Atlantique tropical africain. – Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., **51**, Biologie 9; Bruxelles.

——— (1979): Contribution à l'étude des otolithes des poissons. II: Sur l'importance systématique des otolithes (sagittae) des Batrachoididae. – Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., **51**, Biologie 10; Bruxelles.

——— (1980): Contribution à l'étude des otolithes des poissons. III: Arguments nouveaux pour le rapprochement des poissons ophidioides et gadiformes. – Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., **52**, Biologie 9; Bruxelles.

——— (1980): Contribution à l'étude des otolithes des poissons. IV: A propos des Moridae. – Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., **52**, Biologie 10; Bruxelles.

——— (1980): Etude monographique des otolithes des Ophidiiformes actueles et revision des especes fossiles (Pisces, Teleostei). – Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol., **17**: 71-195; Rotterdam.

——— (1985): Otolithi piscium. In: Handbook of Paleoichthyology, Vol. 10. – 145 pp.; Stuttgart (Gustav Fischer).

——— (1993): A survey of perciform otoliths and their interest for phylogenetic analysis, with an iconographic synopsis of the Percoidei. – Bull. marine Science, **52**: 220-239.

——— (2003): Fish otoliths from the Santonian of the Pyrenean faunal province. and an overview of all otolith-documented North Atlantic Late Cretaceous teleosts. – Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg., **73**: 155-173; Bruxelles.

——— (2004): Otolithes de poissons aptiens du Maestrazgo (province de Castellon, Espagne orientale). – Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg., **74**: 101-120; Bruxelles.

NOLF, D. & D. T. DOCKERY (1990): Fish otoliths from the Coffee Sand (Campanian) of northeastern Mississippi. – Mississippi Geology, **10**(3): 1-14; Jackson.

——— (1993): Fish otoliths from the Matthews Landing Marl Member (Porters Creek Formation), Paleocene of Alabama. – Mississippi Geology, **14**(2): 24-39; Jackson.

NOLF, D. & G. L. STRINGER (1996): Cretaceous fish otoliths – a synthesis of the North American record. – Pp. 433-459 in ARRATIA, G. & G. VIOHL (eds.): Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology. – München (Dr. Friedrich Pfeil).

NOLF, D. & L. TAVERNE (1977): Contribution à l'étude des otolithes des poissons. V: L'origine des Sciaenidae (Teleostei, Perciformes). – Biol. Jb. Dodonaea, **45**: 150-161.

NOLF, D. & J. C. TYLER (2006): Otolith evidence concerning interrelationships of caproid, zeiform and tetraodontiform fishes. – Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg., **76**: 147-189; Bruxelles.

OHE, F. (1985): Marine fish-otoliths of Japan. – The Senior High School attached to the Aichi Univ. of Education, spec. vol. Bull. (Earth-Science). 184 pp.

PATTERSON, C. (1964): A review of Mesozoic Acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk. – Phil. Trans. roy. Soc. London, Ser. B, **739**: 213-482; London.

——— (1967): New Cretaceous berycoid fishes from the Lebanon. – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol., **14** (3): 69-109; London.

PAXTON, J. (1972): Osteology and relationships of the lanternfishes (family Myctophidae). – Bull. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County Sci., **13**, 81 pp.; Los Angeles.

RICHTER, K. (1928): Fossile Fischotolithen aus Pommern. – Abh. u. Ber. Pommerschen Naturforsch. Ges., **9**: 135-145; Greifswald.

ROEDEL, H. (1930): Fischotolithen aus Paleozängeschieben. – Z. Geschiebekunde, **6**: 49-77; Berlin.

ROSEN, D. E. (1973): Interrelationships of higher euteleostean fishes. – Pp. 397-513 In: GREENWOOD & PATTERSON (eds.): Interrelationship of fishes. – London (Academic Press).

——— (1984): Zeiforms as primitive Plectognath fishes. – American Museum Novitates, **2782**: 1-45; New York.

ROSEN, D. E. & C. PATTERSON (1969): The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist., **141**: 257-474; New York.

SCHWARZHANS, W. (1978): Otolith-morphology and its usage for higher systematical units, with special reference to the Myctophiformes s.l. – Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol., **15**: 167-185; Leiden.

——— (1980): Die Tertiäre Teleosteer-Fauna Neuseelands, rekonstruiert anhand von Otolithen. – Berliner Geowiss. Abh. (A), **26**: 1-211; Berlin.

——— (1984): Fish otoliths from the New Zealand Tertiary (English translation). – Report N.Z.G.S., **113**: 1-269; Wellington.

——— (1981): Vergleichende morphologische Untersuchungen an rezenten und fossilen Otolithen der Ordnung Ophidiiformes. – Berliner Geowiss. Abh. (A), **32**: 63-122; Berlin.

——— (1981): Paläobiogeographische Analyse der tertiären Fischfauna von Neuseeland und Süd-Australien. – Geologische Rundschau, **70**: 596-610; Stuttgart.

——— (1981): Die Entwicklung der Familie Pterothrissidae (Elopomorpha, Pisces) rekonstruiert nach Otolithen. – Senckenbergiana lethaea, **62**: 77-91; Frankfurt/M.

——— (1986): Fish otoliths from the lower Tertiary of Ellesmere Island. – Can. Journ. Earth. Sci., **23**: 787-793.

——— (1986): Tertiäre Otolithen aus South Australia and Victoria (Australien). – Palaeo Ichthyologica, **3**, 60 pp.; München (Pfeil).

——— (1993): A comparative morphological treatise of recent and fossil otoliths of the family Sciaenidae (Perciformes). – Piscium Catalogus, Otolithi Piscium, **1**, 245 pp.; München (Pfeil).

——— (1996): Otoliths from the Maastrichtian of Bavaria and their evolutionary significance. – Pp. 417-431 in ARRATIA, G. & G. VIOHL (eds.): Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology; München (Pfeil).

——— (1999): A comparative morphological treatise of recent and fossil otoliths of the order Pleuronectiformes. – Piscium Catalogus, Otolithi Piscium, **2**, 391 pp.; München (Pfeil).

——— (2003): Fish otoliths from the Paleocene of Denmark. – Geol. Survey Denmark & Greenland Bull., **2**, 94 pp.; Copenhagen.

——— (2004): Fish otoliths from the Paleocene (Selandian) of West Greenland. – Meddelelser om Grønland, **42**, 32 pp.; Copenhagen.

——— (2007): The otoliths from the middle Eocene of Osteroden near Bramsche, north-western Germany. – N. Jb. Geol. Paläontol. Abh., **244**: 299-369; Stuttgart.

——— (2010): The otoliths from the Miocene of the North Sea Basin. – 352 pp.; Leiden, Weikersheim (Backhuys & Margraf Publishers).

SIEBER, R. & E. WEINFURTER (1967): Otolithen aus den tiefen Gosauschichten Österreichs. – Ann. Naturhist. Mus. Wien, **71**: 353-361; Wien.

STINTON, F. C. (1966): Fish otoliths from the London Clay. – In: CASIER, E.: Faune ichthyologique du London Clay. – Brit. Mus. (Natur. Hist.), pp. 404-478; London.

——— (1966): The otoliths of the Teleostean fish *Antigonia capros* and their taxonomic significance. – Bocagiana, **8**: 1-7; Funchal.

——— (1973): Fish otoliths from the English Cretaceous. – Paleontology, **16**: 293-305; London.

——— (1975): Fish otoliths from the English Eocene. Part I. – Palaeontogr. Soc. Monogr., pp. 1-56; London.

——— (1977): Fish otoltihs from the English Eocene. Part II. – Palaeontogr. Soc. Monogr., pp. 57-126; London.

STINTON, F. C. & H. S. TORRENS (1968): Fish otoliths from the Bathonian of Southern England. – Paleontology, **11**: 246-258; London.

TAVERNE, L. (1982): Sur *Pattersonella formosa* (TRAQUAIR, R. H. 1911) et *Nybelinoides brevis* (TRAQUAIR, R. H. 1911), Teleostéens Salmoniformes Argentinoides du Wealden inferieur de Bernissart, Belgique, precedement attribues au genre *Leptolepis* AGASSIZ, L. 1832. – Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., **54**: 1-27; Bruxelles.

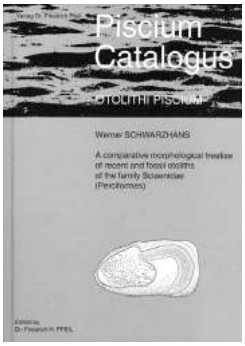
TREWAVAS, E. (1977): The sciaenid fishes (croakers or drums) of the Indo-West-Pacific. – Trans. zool. Soc. London, **33**: 253-541; London.

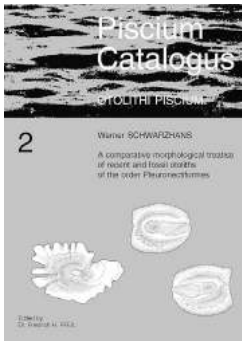
WILEY, E. O. & J. D. STEWART (1981): *Urenchelys additus*, new species, the first undoubted eel (Teleostei: Anguilliformes) from the Cretaceous of North America. – Journ. Vertebrate Paleontology, **1**: 43-47.

Manuskript angenommen am 8. Mai 1989
Letzte Änderungen und Ergänzungen am 26. April 2010

Selected Ichthyological Literature published by Verlag Dr. Friedrich Pfeil

Piscium Catalogus – Part Otolithi piscium – Friedrich H. Pfeil (editor)
ISSN 0724-9012





Volume 1
Werner Schwarzhans
A comparative morphological treatise of recent and fossil otoliths of the family Sciaenidae (Perciformes)
1993 – 245 pp., 406 figs., 24.5 × 17.3 cm. Hard cover
ISBN 978-3-923871-70-4 – 60 €

Volume 2
Werner Schwarzhans
A comparative morphological treatise of recent and fossil otoliths of the order Pleuronectiformes
1999 – 392 pp., 1021 figs., 24.5 × 17.3 cm. Hard cover – ISBN 978-3-931516-54-3 – 75 €

Palaeo Ichthyologica – Friedrich H. Pfeil (editor) – ISSN 0724-6331

Volume 1
Friedrich H. Pfeil
Zahnmorphologische Untersuchungen an rezenten und fossilen Haien der Ordnungen Chlamydoselachiformes und Echinorhiniformes
1983 – 315 pp., 146 figs., 29.7 × 21.0 cm, Paperback
ISBN 978-3-923871-00-1 – 40 €

Volume 2
K. S. W. Campbell & R. E. Barwick
***Speonesydrion*, an Early Devonian dipnoan with primitive toothplates**
1984 – 48 pp., 36 figs., 1 table, 29.7 × 21.0 cm, Paperback
ISBN 978-3-923871-01-8 – 20 €

Volume 3
Werner Schwarzhans
Tertiäre Otolithen aus South-Australia und Victoria (Australien)
1985 – 60 pp., 126 figs., 29.7 × 21.0 cm, Paperback
ISBN 978-3-923871-11-7 – 20 €

Volume 4
Werner Schwarzhans
Otolithen aus den Gerhartsreiter Schichten (Oberkreide: Maastricht) des Gerhartsreiter Grabens (Oberbayern)
2010 – 100 pp., 214 figs., 29.7 × 21.0 cm, Paperback
ISBN 978-3-923871-44-5 – 70 €

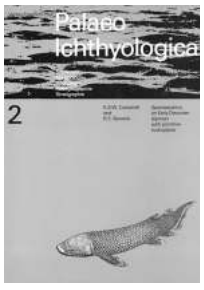
Volume 5
Christa Werner
Die Elasmobranchier-Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenoman) der Oase Bahariya, Ägypten
1989 – 112 pp., 53 pls., 34 figs., 2 tabs., 29.7 × 21.0 cm, Paperback
ISBN 978-3-923871-45-2 – 40 €

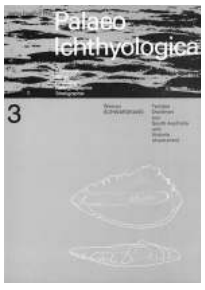
Volume 6
Francisco José Poyato-Ariza
A revision of the ostariophysan fish family Chanidae, with special reference to the Mesozoic forms
1996 – 52 pp., 22 figs., 1 tab., 2 apps., 29.7 × 21.0 cm, Paperback
ISBN 978-3-931516-04-8 – 20 €

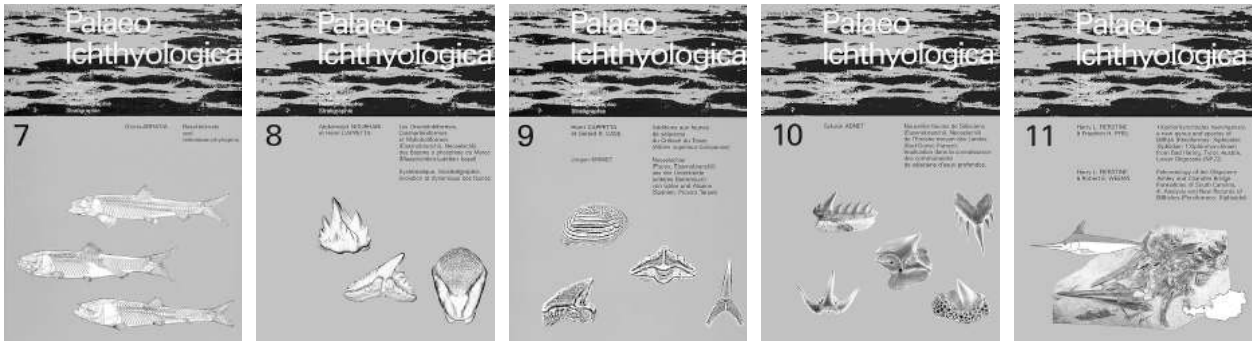
Volume 7
Gloria Arratia
Basal teleosts and teleostean phylogeny
1997 – 168 pp., 108 figs., 9 tabs., 3 apps., 29.7 × 21.0 cm, Paperback
ISBN 978-3-931516-14-7 – 50 €

Volume 8
Abdelmajid Noubhani & Henri Cappetta
Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes (Elasmobranchii, Neoselachii) des Bassins a Phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutetien basal) Systématique, biostratigraphie, évolution et dynamique des faunes
1997 – 327 pp., 73 pls., 31 figs., 17 tabs., 29.7 × 21.0 cm, Paperback
ISBN 978-3-931516-23-9
Book out of print; PDF file available on request – 80 €

Volume 9
Henri Cappetta & Gerard R. Case
Additions aux faunes de sélaciens du Crétacé du Texas (Albien supérieur - Campanien)
Jürgen Kriwet
Neoselachier (Pisces, Elasmobranchii) aus der Unterkreide (unteres Barremium) von Galve und Alcaine (Spanien, Provinz Teruel)
1999 – 138 pp, 34 pls., 11 figs., 1 tab., 29.7 × 21.0 cm, Paperback
ISBN 978-3-931516-53-6 – 70 €







Volume 10
Sylvain Adnet
Nouvelles faunes de Sélaciens (Elasmobranchii, Neoselachii) de l'Eocène moyen des Landes (Sud-Ouest, France) – Implication dans la connaissance des communautés de sélaciens d'eau profondes
2006 – 128 pp., 40 pls., 12 figs., 1 tab., 29.7 × 21.0 cm, Paperback – ISBN 978-3-89937-069-0 – 100 €

Volume 11
Harry L. Fierstine & Friedrich H. Pfeil
†*Xiphiorhynchoides haeringensis*, a new genus and species of Billfish (Perciformes: Xiphioidei: Xiphiidae: †Xiphiorhynchinae) from Bad Häring, Tyrol, Austria, Lower Oligocene (NP 22)
Harry L. Fierstine & Robert E. Weems
Paleontology of the Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations of South Carolina, 4: Analysis and New Records of Billfishes (Perciformes: Xiphioidei)
2009. – 88 pp., 58 figs., 20 tabs., 29.7 × 21.0 cm, Paperback – ISBN 978-3-89937-095-9 – 60 €

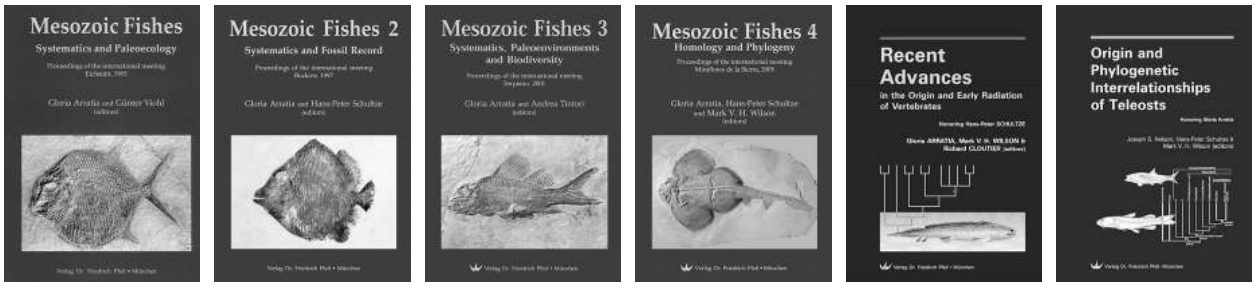
Mesozoic Fishes

Volume 1
Gloria Arratia & Günter Viohl (editors)
Mesozoic Fishes 1 – Systematics and Paleoecology
Proceedings of the 1st international meeting on mesozoic fishes, Eichstätt, 1993
1996. – 576 pp., 267 figs., 16 tabs., 19 apps., 24.5 × 17.3 cm, Hard cover
ISBN 978-3-923871-90-2 – 90 €

Volume 2
Gloria Arratia & Hans-Peter Schultze (editors)
Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record
Proceedings of the international meeting Buckow, 1997
1999. – 604 pp., 303 figs., 30 tabs., 24.5 × 17.3 cm, Hard cover
ISBN 978-3-931516-48-2 – 160 €

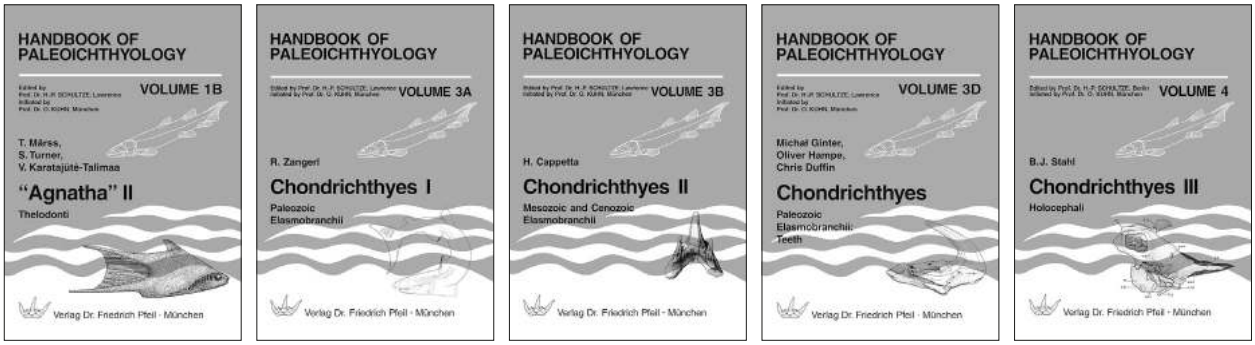
Volume 3
Gloria Arratia & Andrea Tintori (editors)
Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity
Proceedings of the international meeting Serpiano, 2001
2004. – 649 pp., 296 figs., 25 tabs., 19 apps., 24.5 × 17.3 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-053-9 – 240 €

Volume 4
Gloria Arratia, Hans-Peter Schultze & Mark V. H. Wilson (editors)
Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny
Proceedings of the international meeting Miraflores de la Sierra, 2005
2008. – 502 pp., 244 figs., 18 tabs., 18 apps., 24.5 × 17.3 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-080-5 – 180 €



Gloria Arratia, Mark V. H. Wilson & Richard Cloutier (editors)
Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates
Honoring Hans-Peter Schultze
2004. – 703 pp., 269 figs., 23 tabs., 17 apps., 24.5 × 17.3 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-052-2 – 240 €

Nelson, Joseph S., Hans-Peter Schultze & Mark V. H. Wilson (editors)
Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts
Honoring Gloria Arratia
Proceedings of the international symposium at the ASIH Annual Meeting in St. Louis, Missouri, 2007
2010. – 480 pp., 146 figs., 19 tabs., 6 apps., 24.5 × 17.3 cm., Hard cover
ISBN 978-3-89937-107-9 – 120 €



Handbook of Paleoichthyology

Edited by Prof. Dr. H.-P. Schultze, Lawrence, Kansas · Initiated by Prof. Dr. O. Kuhn, München
[formerly Gustav-Fischer-Verlag]

Volume 1B
Märss, T., S. Turner & V. Karatajūtė-Talimaa
"Agnatha" II · Thelodonti
2007. – 143 pp., 141 figs., 2 apps., 30.3 × 21.5 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-081-2 – 120 €

Volume 2
R. Denison
Placodermi
1978. – VI + 128 pp., 94 figs., 30.3 × 21.5 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-037-9 – out of print

Volume 3A
R. Zangerl
Chondrichthyes I · Paleozoic Elasmobranchii
1981 [2004: unchanged reprint]. – 113 pp., 116 figs., 30.3 × 21.5 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-045-4 – 70 €

Volume 3B
H. Cappetta
Chondrichthyes II · Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii
1987 [2004: unchanged reprint]. – 193 pp., 148 figs., 30.3 × 21.5 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-046-1 – 100 €

Volume 3D
M. Ginter, O. Hampe & C. J. Duffin
Chondrichthyes · Paleozoic Elasmobranchii: Teeth
2010. – 168 pp., 154 figs., 4 tabs., 30.3 × 21.5 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-116-1 – 120 €

Volume 4
B. J. Stahl
Chondrichthyes III · Holocephali
1999. – 164 pp., 162 figs., 30.3 × 21.5 cm, Hard cover
ISBN 978-3-931516-63-5 – 120 €

Volume 5
R. Denison
Acanthodii
1979. – VI + 62 pp., 35 figs., 30.3 × 21.5 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-038-6 – out of print

Volume 10
D. Nolf
Otolithi piscium
1985. – 145 pp., 81 figs., 30.3 × 21.5 cm, Hard cover
ISBN 978-3-89937-039-3 – out of print

Volumes in preparation

Volume 1A
A. Blieck, D. Elliott, P. Janvier & H.-P. Schultze
Interrelationships of agnathans and fishes · "Agnatha" I

Volume 2 (2. edition)
D. Goujet & G. Young
Placodermi

Volume 3C
J. G. Maisey
Chondrichthyes · Elasmobranchii: Skeleton

Volume 3E
H. Cappetta
Chondrichthyes · Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth

Volume 6
H. Jessen, J. Long & H.-P. Schultze
Onychodontida, Actinistia, Dipnoi

Volume 7
Mee-mann Chang, H.-P. Schultze, E. Vorobyeva & Xiaobo Yu
Crossopterygii

Volume 8A
C. Poplin, L. Grande & R. J. Mutter
Actinopterygii IA · Actinopteri

Volume 8B
L. Grande, R. J. Mutter, T. Bürgin & F. Poyato-Ariza
Actinopterygii IB · Neopterygii

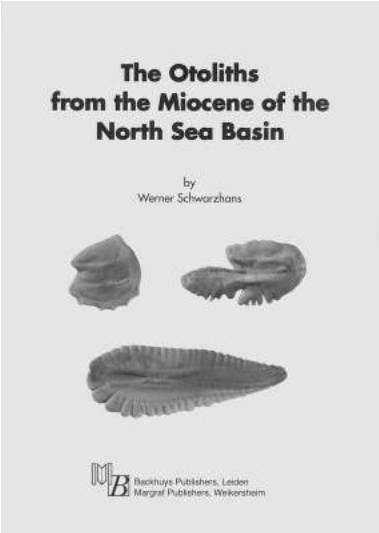
Volume 9
G. Arratia & M. Wilson
Actinopterygii II · Teleostei

Find more information at

www.pfeil-verlag.de

Verlag Dr. Friedrich Pfeil · Wolfratshauser Straße 27 · 81379 München, Germany
phone: + 49 89 742827-0 · fax: + 49 89 7242772
e-mail: info@pfeil-verlag.de

New book by Werner Schwarzhans



Werner Schwarzhans

The Otoliths from the Miocene of the North Sea Basin

2010 – VIII + 352 pp., 29.7 × 21.0 cm, paperbound
ISBN: 978-3-8236-1582-8 – 101,65 €

Abstract

This monograph deals with the description and review of the otoliths from the Miocene of the North Sea Basin. It is based on about 90,000 otolith specimens covering almost the entire stratigraphic range of the Miocene, although more than half of them were obtained from the Reinbekian and Hemmoorian, the local equivalents of the Early Serravallian to Late Burdigalian. A total of 269 otolith-based species and five subspecies are recognized from the Miocene. This includes 32 extant species also recorded as fossils, 65 new species (plus 1 new species from the Pliocene of the North Sea Basin and 4 from the Miocene of the Paratethys described herein), 3 new subspecies and 32 species left in open nomenclature.

A main purpose of this monograph is to comprehensively document otoliths based on photographs and a consistent definition, description and comparison of all species recognized. The photos show different views of otoliths including lateral views. The aim of the format is to provide an identification and reference handbook for fossil otoliths from the Miocene of the North Sea Basin and beyond.

The evaluation of the Miocene fish fauna as reconstructed from otoliths shows that the Early Miocene Vierlandian composition is very similar to the preceding Late Oligocene Chattian fauna. The Hemmoorian and Reinbekian fish fauna in turn is characterized by an abundance of species, several of them new and adapted to warmer climates. Some are known in much larger numbers from the Aquitaine Basin of SW-France or from the Paratethys. The species diversity is high. The presence of a number of species pairs is interpreted as the result of mixing of species of allopatric speciation origin after opening of marine conduits allowed faunal exchange. It is postulated that during the Hemmoorian and Reinbekian the North Sea Basin was directly connected to the subtropical NE-Atlantic Basin and possibly also to the northern Paratethys, the latter for short-lived periods. Another major faunal break is evident in the Langenfeldian (Late Serravallian and Early Tortonian) characterized by an immigration of temperate faunal elements, some of them with a NE-American link, and an increase of extant species. The Langenfeldian and the subsequent Late Miocene Gramian and Syltian fish faunas from the North Sea Basin are interpreted as having been separated from the more subtropical European seas again. There are indications of an endemic development of fishes towards the terminal Miocene.

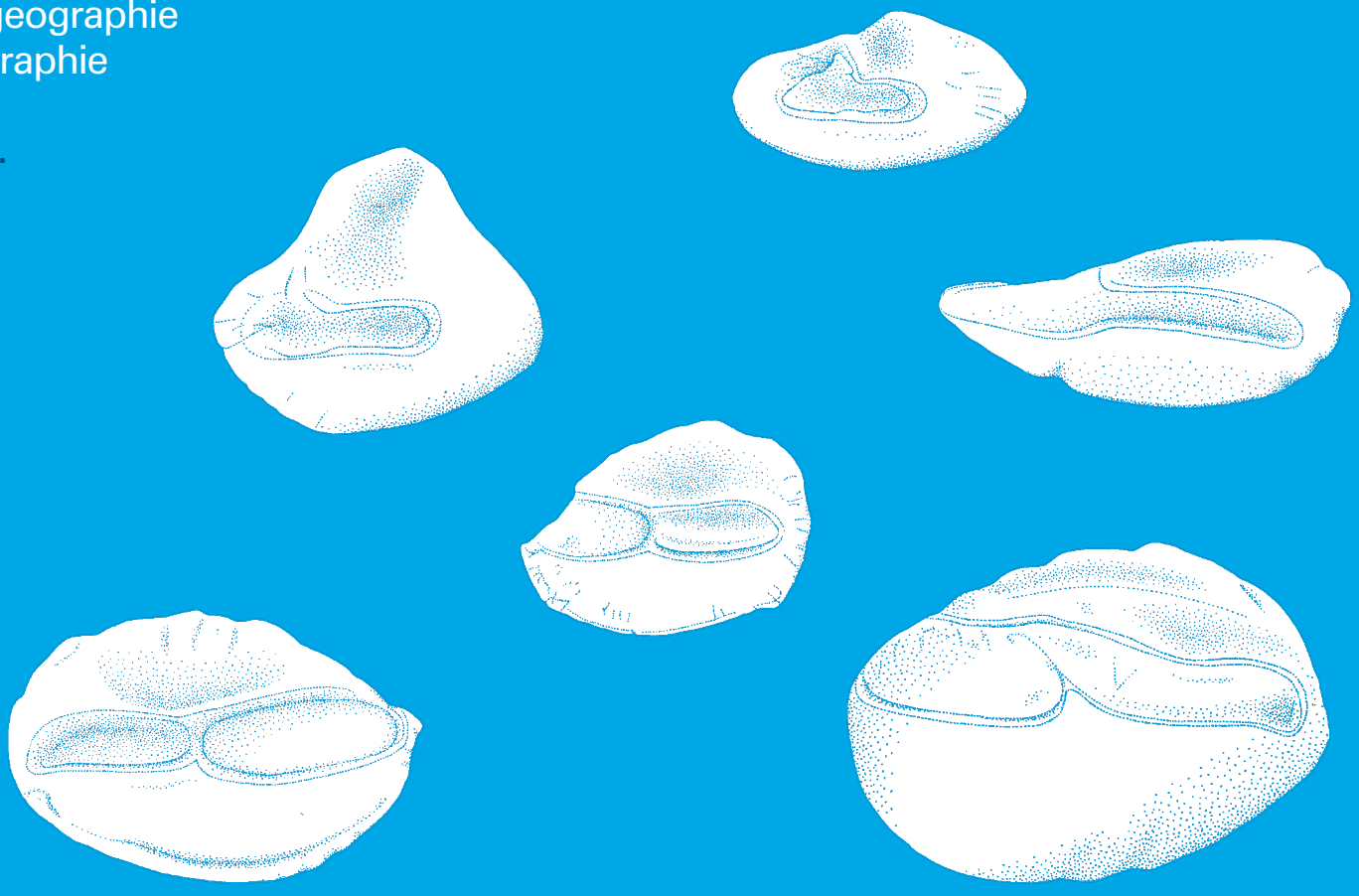
An analysis of the first occurrences of recent species in the Miocene of the North Sea Basin indicates a life span in the range of 3 to 15 Ma for the majority of species with an average at a level of 10 to 12 Ma. The longest absolute species life spans observed are 25 to 32 Ma.

The otolith data base now available for the Miocene of the North Sea Basin allows a critical review of the biostratigraphic value of contained taxa. Certain gadid genera, such as †*Colliolus*, †*Gadichthys*, *Gadiculus*, †*Paratrisopterus* and *Trisopterus*, and the species of the *Diaphus rhenanus* lineage are the most fruitful for biostratigraphic application. A new otolith zonation is proposed, which however should not be interpreted as lineage zones in a phylogenetic sense. Also, the proposed otolith zonation is supposed to be of value only for the Miocene of the North Sea Basin. Nevertheless, certain biostratigraphic correlations are possible with findings from adjacent European basins such as the Aquitaine Basin or the Paratethys, and across the northern Atlantic with the coastal basins of NE-America.

Margraf Publishers und Morramusik Verlags GmbH

Kanalstraße 21, D-97990 Weikersheim, Germany

www.margraf-verlag.de

In der Reihe
Palaeo
Ichthyologica
erscheinen
zoologische und
paläontologische
Arbeiten zur
Systematik
Morphologie
Palökologie
Paläogeographie
Stratigraphie
der
Fische.

ISSN 0724-6331
ISBN 978-3-923871-44-5