

# The phylogeny of pycnodont fishes

J. Ralph NURSALL

## Abstract

†Pycnodontiformes is a monophyletic group with two suborders, Gyrodontoidei and Pycnodontoidei, each with two families. Another family is proposed to represent a stem group to the order. Five families remain incertae sedis. The order is the sister group to teleosts, within Halecostomi. Amiiformes is the sister group to pycnodonts + teleosts. The outgroup to Halecostomi is represented by *Dapedium* spp.

## Introduction

This paper provides a list of annotated synapomorphies which define the order, suborders, families and genera of pycnodont fishes and which provide the basis for establishing phylogenetic relationships within Halecostomi.

The term “pycnodont” as used herein refers to members of the order †Pycnodontiformes. Informal reference to the suborder Pycnodontoidei is by the term “pycnodontoid”. Informal reference to the family Pycnodontidae is by the term “pycnodontid”.

The pycnodont fishes have been distinguished as a taxon since their description by AGASSIZ (1833-44) – “la famille des pycnodontes”. They clearly form a monophyletic group, which, at this stage of our understanding, we call an order – †Pycnodontiformes – following BERG (1940). Taxonomically, the order will be shown to be a plesion within Halecostomi [Halecomorpha + Teleosteal].

Pycnodonts appeared in the Late Triassic (Norian) (TINTORI 1981) and persisted into the Eocene (Lutetian) (LONGBOTTOM 1984, BLOT 1987), a period of about 175 million years. They colonized the margins of western Tethys and spread across the opening Atlantic into the Americas during the Jurassic and Cretaceous Periods (NURSALL this volume).

Ten families are identified in the order, of which five are incertae sedis. These five families comprise six genera. I believe that two of the monotypic families (Palaeobalistidae BLOT 1987, and Nursallidae BLOT 1987) will prove to be invalid and the genera they contain will be placed among the Pycnodontidae when more material has been studied. The families Hadrodontidae (*Hadrodus*), Trewavasiidae (*Trewavasia*, *Ichthyoceros*) and Coccodontidae (*Coccodus*) will possibly be placed within the suborder Pycnodontoidei, as discussed below (see p. 139).

Eighteen genera are identified in the remaining five families.

Gibbodontidae comprises the most primitive pycnodonts, known at present only from two specimens (*Gibbodon cenensis* TINTORI 1981 [Fig. 1], and a second, *Gibbodon* sp., in the Museo Friulano di Storia Naturale, Udine). The genus is marked chiefly by plesiomorphic characteristics (e.g., heterocercy; well-developed fin fulcrum; full squamation; bifid prehensile teeth). Moreover, it is difficult to interpret in detail because of the state of preservation and its heavy covering of scales. Much more will have to be learnt from further specimens before *Gibbodon* can be placed more accurately in the pycnodont sequence. With current understanding, Gibbodontidae is hypothesized to represent a stem group (sensu JEFFERIES 1979, 1986) to a bipartite crown group encompassing the remainder of the pycnodonts (see Fig. 4).

The crown group of pycnodonts is proposed to have two major subdivisions, or suborders. The first of these, which I name Gyrodontoidei, comprises the families Mesturidae (*Mesturus*, *Micropteryx*, and an undescribed genus) and Gyrodontidae (*Gyrodus* [Fig. 2]). The second suborder, which I call Pycnodontoidei, includes the families Brembodontidae (*Brembodus*, *Eomesodon*) and Pycnodontidae (*Macromesodon*

# **The whole contribution can be purchased as PDF file.**

## **Availability**

Generally all our publications are available as PDF files; full publications as a general rule after the printed version is out of print. If you have questions concerning particular contributions please contact us by e-mail:  
[pdf@pfeil-verlag.de](mailto:pdf@pfeil-verlag.de).

## **The PDF files are protected by copyright.**

The PDF file may be printed for personal use. The reproduction and dissemination of the content or part of it is permitted. It is not allowed to transfer the digital personal certificate or the password to other persons.

## **Prices**

Books: Prices are to be found in the catalog.

Articles in journals and single contributions or chapters in books:

10 EURO basic price per order (including the first 10 pages),  
and

0,50 EURO per page, beginning with the 11<sup>th</sup> page.

Page numbers are found in the contents of the publications.

## **Orders**

Use our order form for PDF files or send your order informal per e-mail ([pdf@pfeil-verlag.de](mailto:pdf@pfeil-verlag.de)). The only accepted payment is by credit card. While using the order form for PDF files, your data will be transmitted by secure link (ssl). You also may send the informations informally by e-mail, fax, phone or mail.

## **Handling**

As soon as possible, depending on our business hours and your order, you will receive your PDF file together with the certificate and password by e-mail.

Larger PDF files can be downloaded from our webspace, if necessary.

Your invoice will be sent out by e-mail after we charged your credit card.

To open the encrypted PDF files you have to install your personal certificate after your first order. All PDF files with the same certificate can be opened from that time on.

# **Dieser Beitrag kann als PDF-Datei erworben werden.**

## **Verfügbarkeit von PDF-Dateien**

Prinzipiell sind von allen unseren Publikationen PDF-Dateien erhältlich. Komplette Publikationen in der Regel erst nachdem die gedruckte Version vergriffen ist. Anfragen bezüglich bestimmter Beiträge richten Sie bitte per E-Mail an [pdf@pfeil-verlag.de](mailto:pdf@pfeil-verlag.de).

## **Die PDF-Dateien sind urheberrechtlich geschützt.**

Ein Ausdruck der PDF-Dateien ist nur für den persönlichen Gebrauch erlaubt.

Die Vervielfältigung von Ausdrucken, erneutes Digitalisieren sowie die Weitergabe von Texten und Abbildungen sind nicht gestattet.

Das persönliche Zertifikat und das Passwort dürfen nicht an Dritte weitergegeben werden.

## **Preise**

Bücher: Die Preise sind dem Katalog zu entnehmen. Zeitschriftenbeiträge und einzelne Kapitel aus Sammelbänden bzw. Büchern:

10 EURO Grundbetrag pro Bestellung (einschließlich der ersten 10 Seiten),  
und

0,50 EURO pro Seite ab der 11. Seite.

Den Umfang der Beiträge entnehmen Sie bitte den Inhaltsverzeichnissen.

## **Bestellungen**

Bestellungen sind mit dem PDF-Bestellformular oder formlos per E-Mail ([pdf@pfeil-verlag.de](mailto:pdf@pfeil-verlag.de)) an uns zu richten. Die Bezahlung ist ausschließlich per Kreditkarte möglich. Bei Verwendung unseres Bestellformulars werden die Kreditkartendaten über eine gesicherte Verbindung (ssl) übermittelt. Sie können die Daten aber auch formlos per E-Mail, Fax, Post oder telefonisch übermitteln.

## **Abwicklung**

So bald wie möglich, aber abhängig von unseren Bürozeiten und der gewünschten Bestellung, schicken wir Ihnen die PDF-Datei(en) zusammen mit Ihrem persönlichen Zertifikat und dem zugehörigem Passwort per E-Mail. Größere Dateien bieten wir Ihnen gegebenenfalls zum Herunterladen an.

Der fällige Betrag wird von Ihrer Kreditkarte abgebucht und Sie erhalten die Rechnung ebenfalls per E-Mail.

Um die verschlüsselten PDF-Dateien öffnen zu können, muss bei der ersten Bestellung das passwortgeschützte persönliches Zertifikat installiert werden, welches anschließend auf dem Rechner verbleibt. Alle mit diesem Zertifikat verschlüsselten Dateien können anschließend auf diesem Rechner geöffnet werden.