Berichte Naturwiss. Verein für Bielefeld und Umgegend **58** (2021), S. 4 – 77

Pycnodonte Fische (Actinopterygii: Pycnodontiformes) in der Unterkreide von Norddeutschland – Diversität und palökologische Beziehungen

Jahn Jochen HORNUNG, Hannover

Mit 15 Abbildungen und 5 Tabellen

Inhalt **Seite**

Zusammenfassung . . . 6
Abstract . . . 6
1 Einleitung . . . 7
2 Methoden und Terminologie . . . 7
2.1 Terminologie . . . 7
2.2 Morphometrie . . . 10
2.3 Sammlungsakronyme . . . 10
2.4 Anatomische Abkürzungen . . . 10
3 Ergebnisse . . . 10
3.1 Funktionelle Signifikanz von Abra-sionsmustern der Präarticularbezahnung . . . 10
3.2 Phylogenetische und taxonomische Signifikanz von Abrasionsmustern . . . 12
3.3 Merkmale der Bezahnung mit potenzieller alphataxonomischer Signifikanz . . . 18
3.4 Die systematische Stellung des „*Coelodus*"-Komplexes aus der Unterkreide West- und Mitteleuropas . . . 20
3.5 Pycnodonten-Funde in der norddeutschen Unterkreide . . . 27
4 Diskussion . . . 35
4.1 Diversitätsmuster der Pycnodonten in Oberjura und Unterkreide NW-Deutschlands . . . 35
4.2 Umweltbedingungen als potenzielle Kontrollfaktoren der Diversität . . . 35
5 Zusammenfassung . . . 37
6 Dank . . . 38
8 Literaturverzeichnis . . . 67

Verfasser:
Dr. J. Hornung, Niedersächsisches Landesmuseum Hannover, Willy-Brandt-Allee 5, 30169 Hannover, Postanschrift: Fuhlsbüttler Str. 611, 22337 Hamburg, E-Mail: jahn.hornung@yahoo.de

Berichte Naturwiss. Verein für Bielefeld und Umgegend **58** (2021), p. 4 – 77

Pycnodont fishes (Actinopterygii: Pycnodontiformes) from the Lower Cretaceous of northern Germany – diversity and palecological relationships

Jahn Jochen HORNUNG, Hannover

with 15 pictures and 5 tables

Content **Page**

7 Abridged English version . . . 39
7.1 Introduction . . . 39
7.2 Methods and terminology . . . 39
7.3 Abrasion patterns as utility for the taxonomic assessment of isolated pycnodont dentitions . . . 40
7.4 Phylogenetic and taxonomical significance of abrasion patterns . . . 41
7.5 Dental characters with potential alphataxonomic significance . . . 42
7.6 The systematic position of the „*Coelodus*“ complex in the Lower Cretaceous of western and Central Europe . . . 46
7.7 Taxonomic assessment of other taxa from the Lower Cretaceous of Germany . . . 48
7.8 Pycnodonts from the Lower Cretaceous of northern Germany . . . 48
7.9 Palaeoecological aspects . . . 48
7.10 Conclusions . . . 51
Appendix I: Taxonomy of the „*Coelodus*“ complex of northwestern Europe . . . 52
I.1 Systematic palaeontology . . . 52
I.2 Other specimens potentially referable to *Turbomesodon* . . . ***61***
I.3 Unnamed genus . . . 62
Appendix II: New material from the Osning Formation of North-Rhine Westphalia . . . 64
8 References . . . 67

Zusammenfassung

Das Vorkommen von Pycnodonten in der Unterkreide Norddeutschlands besteht überwiegend aus isolierten Zähnen und Bezahnungen, der Nachweis erstreckt sich aber über eine breite Vielfalt verschiedener Faziesräume.

Die Pycnodonten-Faunen des Oberjuras und der Unterkreide Norddeutschlands zeigen stark wechselnde Muster in Häufigkeit des Materials und taxonomischer Diversität. Ein Diversitätsmaximum wird im Unterkimmeridgium erreicht, gefolgt von einem starken Abfall im Tithonium. Eine geringe Anzahl an Taxa trat im Niedersächsischen Becken während des lagunär-limnischen Intervalls des Berriasiums auf. Die Valanginium-Transgression stellte nicht die Diversität des Juras wieder her. Die Pycnodonten-Fauna bleibt auf wenig diverse, seltene Nachweise, vor allem von Gyrodontiden, beschränkt. Nicht-gyrodontide Taxa (u. a. *Gregoriopycnodus*? sp., *Polygyrodus*? sp.), treten gelegentlich in küstennahen Flachwasserregionen auf, besonders während transgressiver Phasen (Hauterivium-Barremium). Verfügbarkeit und Diversität potenzieller Habitate werden als wesentliche steuernde Faktoren für die Häufigkeit und Vielfalt der Pycnodonten vermutet.

Ein Vergleich zahlreicher Taxa zeigt, dass die Anordnung der Abrasionfacetten auf den Zähnen der Primärreihe des Präarticulares – in Kombination mit anderen morphologischen Merkmalen – ein begrenztes aber nützliches taxonomisches Signal bietet. Merkmalskombinationen der Bezahnung werden hier herangezogen um eine Reihe von Taxa aus der nicht-marinen Unterkreide von England und Deutschland, die bisher zur Gattung „*Coelodus*" gestellt wurden, der Gattung *Turbomesodon* zuzuweisen. Dieser Artenkomplex könnte zu stark aufgesplittert sein, allerdings kann das basierend auf dem erhaltenen Material nicht entschieden werden und die Arten werden hier weitgehend in ihrer historischen Definition aufgefasst.

Abstract

The Lower Cretaceous record of pycnodont fishes from northern Germany is mostly confined to isolated teeth and dentitions but occurs across a broad range of facies realms.

The Upper Jurassic to Lower Cretaceous pycnodont fauna in northern Germany shows changing patterns in terms of diversity and abundance. A diversity peak is reached in the lower Kimmeridgian followed by a strongly reduced diversity in the Tithonian. A low number of taxa inhabited the Lower Saxony Basin during the lagoonal to limnic Berriasian deposition. The Valanginian transgression did not see the recurrence of the Jurassic diversity but the record of pycnodonts is confined to a low-diversity, low-abundance fauna, that is dominated by gyrodontids. Non-gyrodontid taxa, (including *Gregoriopycnodus*? sp., *Polygyrodus*? sp.), occur occasionally in littoral shallow-water environments, especially during transgressive phases (Hauterivian-Barremian). The availability and diversity of habitats is suggested to be the main controlling factor for the biodiversity of pycnodont faunas in the Upper Jurassic / Lower Cretaceous of northern Germany.

The patterns of abrasion facets on the teeth of the primary row of prearticular teeth – combined with other characters of the dentition – are identified to provide a limited but valuable taxonomic signal. Dental character combinations are suggested herein to reassign a number of taxa from the non-marine Lower Cretaceous of England and Germany, that were previously referred to the genus "*Coelodus*", to the genus *Turbomesodon*. This plexus of species may represent some degree of oversplitting but its relationships can currently not be determined further and the species are herein accepted largely in their original definitions.

Keywords: Pycnodontiformes, northern Germany, Lower Cretaceous, Palecology, Diversity

1 Einleitung

Die Pycnodontiformes Berg, 1937 sind eine hochdiverse Gruppe spezialisierter, durophager Strahlenflosser, die von der Obertrias bis zum Paläogen weltweit in unterschiedlichen Faziesräumen (marin und nichtmarin) nachgewiesen sind. Aufgrund ihrer Körperform (meist hochrückig und teilweise mit langen Flossen) und Häufigkeit in marinen Flachwasserablagerungen werden sie oft als „Korallenfische" bezeichnet, wobei diese Zuordnung der Vielfalt der von ihnen bewohnten Habitate jedoch nicht gerecht wird. Während vollständige Exemplare die Ausnahme darstellen und meist auf Konservat-Lagerstätten beschränkt sind, besteht die ganz große Mehrzahl der Funde in isolierten Zahnkronen und „Zahnbatterien" auf den Kieferknochen. Obwohl diese Zähne oft charakteristische Formen und Anordnungen aufweisen, ist ihre taxonomische Ansprache teilweise mit Schwierigkeiten verbunden.

Pycnodonten-Funde aus der Unterkreide Norddeutschlands sind relativ rar und wurden in der letzten Zeit vor allem aus der marinen, tonigen Beckenfazies des Niedersächsischen Beckens beschrieben. Es handelt sich überwiegend um Reste von Gyrodontiden, was einen deutlichen Rückgang der Diversität gegenüber den reichen und diversen Faunen des Oberen Juras (z. B. Fricke 1876, Licht 2011, Licht et al. 2015) der Region andeutet. Aus dem zwischengelagerten lagunär-limnischen Berriasium („Serpulit" und „nordwestdeutscher Wealden") wurden zwar vereinzelt Reste erwähnt, jedoch nicht explizit diskutiert. Der Nachweis eines nicht-gyrodontiden Pycnodonten im flachmarinen Osning-Sandstein (Unteres Hauterivium) von Halle in Westfalen (Beschreibung s. Appendix II) soll hier zum Anlass genommen werden, die bekannten Vorkommen und ihre möglichen taxonomischen und palökologischen Verbindungen zu diskutieren. Es handelt sich dabei um einen von nur wenigen Wirbeltierfunden aus dem Osning-Sandstein überhaupt und der Aufschluss aus dem er stammt ist heute verfüllt.

Von besonderem Interesse ist dabei eine „Artengruppe", aus der Unterkreide Mittel- und Westeuropas, die ausschließlich auf Material der Bezahnung basiert und die in der Literatur seit Mitte des 19. Jahrhunderts zur (Sammel-)Gattung *Coelodus* Heckel, 1854 gestellt werden. Ihre Verbreitungsmuster sind von großem Interesse und potenziell palökologischer Aussagekraft, auch wenn die Alphataxonomie dieses Komplexes aufgrund nicht-überlappenden Materials nur unzureichend erfasst werden kann. Es wird versucht, die systematischen Beziehungen dieser Taxa zu evaluieren. Dazu werden Merkmale und Merkmalskombinationen von Bezahnungen auf ihre taxonomische Aussagekraft hin bewertet. Insbesondere Abrasionsmuster auf Primärreihenzähnen des Präarticulares wurden bislang unter diesem Gesichtspunkt wenig beachtet. Die taxonomische Signifikanz – ergänzend zur Morphologie von Kiefern und Zähnen – dieses Merkmals wird bewertet.

Hinweis: Aus Platzgründen werden taxonomische Anpassungen in Appendix I (S. 52 ff.) zusammengefasst und in englischer Sprache formalisiert. Verweise auf Neukombinationen und andere taxonomische Änderungen im Text der Abschnitte 3 bis 7 beziehen sich auf Appendix I. Eine detaillierte Beschreibung und ein Vergleich des neuen Materials aus der Osning-Formation erfolgt in Appendix II.

2 Methoden und Terminologie

2.1 Terminologie

Die anatomische und morphologische Terminologie folgt Poyato-Ariza & Wenz (2002), Kriwet (2005), sowie Gouiric-Cavalli et al. (2019). Wie von letzteren Autoren ausgeführt, ist der traditionell als „Coronoidfortsatz" bezeichnete Vorsprung am Präarticulare von Pycnodonten nicht homolog zum Coronoidfortsatz bei anderen Wirbeltieren. Diese Bezeichnung wird daher nur unter Vorbehalt verwendet.

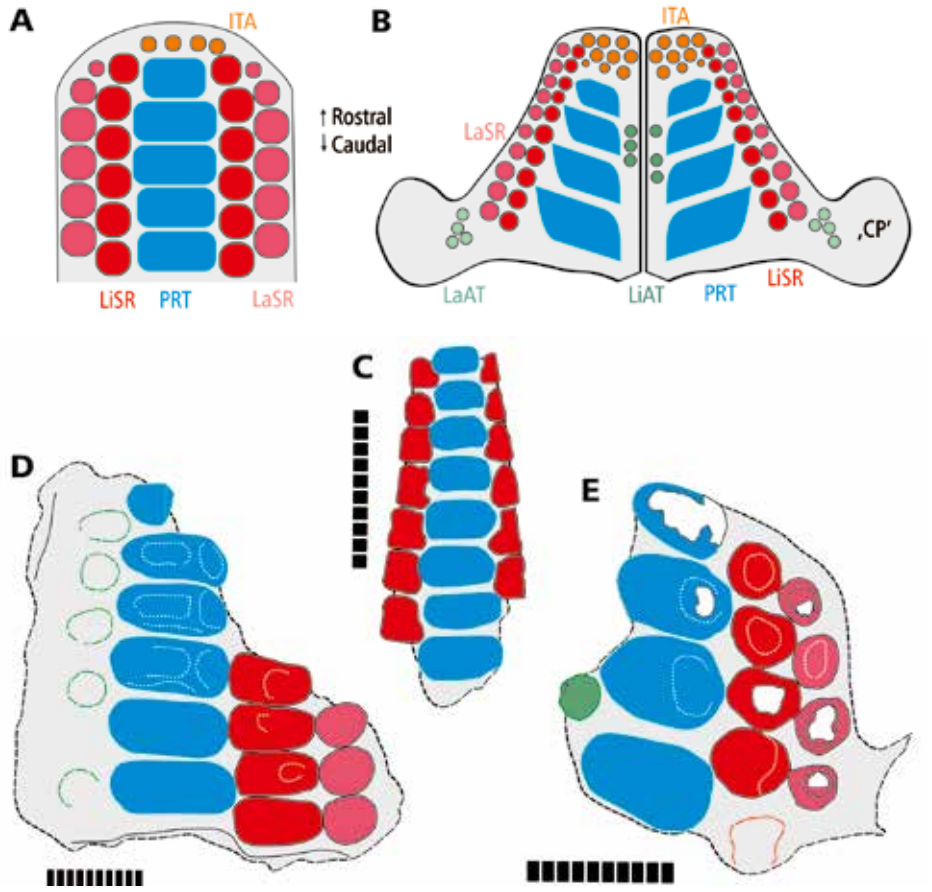


Abb. 1: Terminologie der Bezahnung von Pycnodonten. **A–B**: Schematische Darstellung der Bezahnung des Vomers (**A**) und der Präarticulare (**B**), Occlusalansicht. Prämaxillar- und Dentalosplenialbezahnungen sind nicht dargestellt. Ohne Maßstab. **C**: *Thurmondella estesi* (Thurmond, 1974), fragmentarische Vomeralbezahnung (n. Thurmond 1974: Taf. 1, Abb. 6a, umgezeichnet), Occlusalansicht, Beispiel für eine enge, mosaikartige Artikulation der Zähne der Primärreihe mit denen der Sekundärreihen. **D**: „*Coelodus*" *cantabrigiensis* Woodward, 1893, fragmentarisches rechtes Prärticulare, (NHM PV P.7236, Holotypus), Occlusalansicht; Beispiel für Abrasio duplex auf den Primärreihenzähnen, sowie regelmäßigen transversalen Reihen aus Primär- und Sekundärreihenzähnen „in Phase". **E**: *Gregoriopycnodus*? sp., fragmentarisches rechtes Präarticulare (NAMU ES/kru-10972a-c, s. Abb. 15), Occlusalansicht; Beispiel für Abrasio lateroapicalis auf den Primärreihenzähnen, Primär- und Sekundärreihenzähne bilden keine kontinuierlichen, transversalen Reihen (sind nicht „in Phase"). Farbcodierung wie in (**A–B**), weiß: Beschädigungen. Maßstab (**C–E**): 10 mm. Abkürzungen: **‚CP'**: ‚Coronoid-Fortsatz', **ITA**: irreguläres, rostrales Zahnfeld, **LaAT**: labiale, akzessorische Zähne, **LaSR**: labiale Sekundärreihenzähne, **LiSR**: linguale Sekundärreihenzähne, **LiAT**: linguale akzessorische Zähne, **PRT**: Primärreihenzähne.

Fig. 1: Terminology of the dentition in pycnodonts. **A–B**: Dentition of the vomer (**A**) and the prearticulars (**B**), occlusal view, premaxillary and dentalosplenial dentitions are not depicted. Schematic, see text for abbreviations, without scale. **C**: *Thurmondella estesi* (Thurmond, 1974), fragmentary vomeral dentition (after Thurmond 1974: pl. 1, fig. 6a, redrawn), occlusal view, example for closely interlocking, mosaic-like articulation of primary and secondary row teeth. **D**: "*Coelodus*" *cantabrigiensis* Woodward, 1893, fragmentary right prearticular (NHM PV P.7236, holotype), occlusal view; example for abrasio duplex on the primary row teeth and regular transversal rows formed by primary and secondary teeth arranged "in phase". **E**: *Gregoriopycnodus*? sp., fragmentary right prearticular (NAMU ES/kru-10972, s. Fig. 15), occlusal view, example of abrasio lateroapicalis on the primary row teeth, primary and secondary row teeth do not form continuous transversal rows (they are arranged "out of phase"). Colour coding as in (**A–B**), white: damaged areas. Scalebar (**C–E**): 10 mm. Abbreviations: '**CP**': 'Coronoid process', **ITA**: rostral, irregular tooth array, **LaAT**: labial accessory teeth, **LaSR**: labial secondary row teeth, **LiSR**: lingual secondary row teeth, **LiAT**: lingual accessory teeth, **PRT**: primary row teeth.

Die Beschreibung der Zahnpositionen erfolgt gemäß Abb. 1.

Bei vielen Pycnodonten weisen die Zähne des Kieferapparates charakteristische Usurfacetten auf, deren Anordnung und Ausrichtung variabel ist. Sie sind von der Stellung der Kieferelemente Vomer und Präarticulare und damit dem Kontakt der Triturationsflächen zueinander abhängig (z. B. Thurmond 1971). Dabei sind die Facetten bei mittlerem Abkauungsgrad am deutlichsten und typischsten ausgeprägt. Bei wenig abgenutzten Zähnen sind sie kaum oder gar nicht vorhanden, bei fortgeschrittener Abrasion ist die Zahnkrone

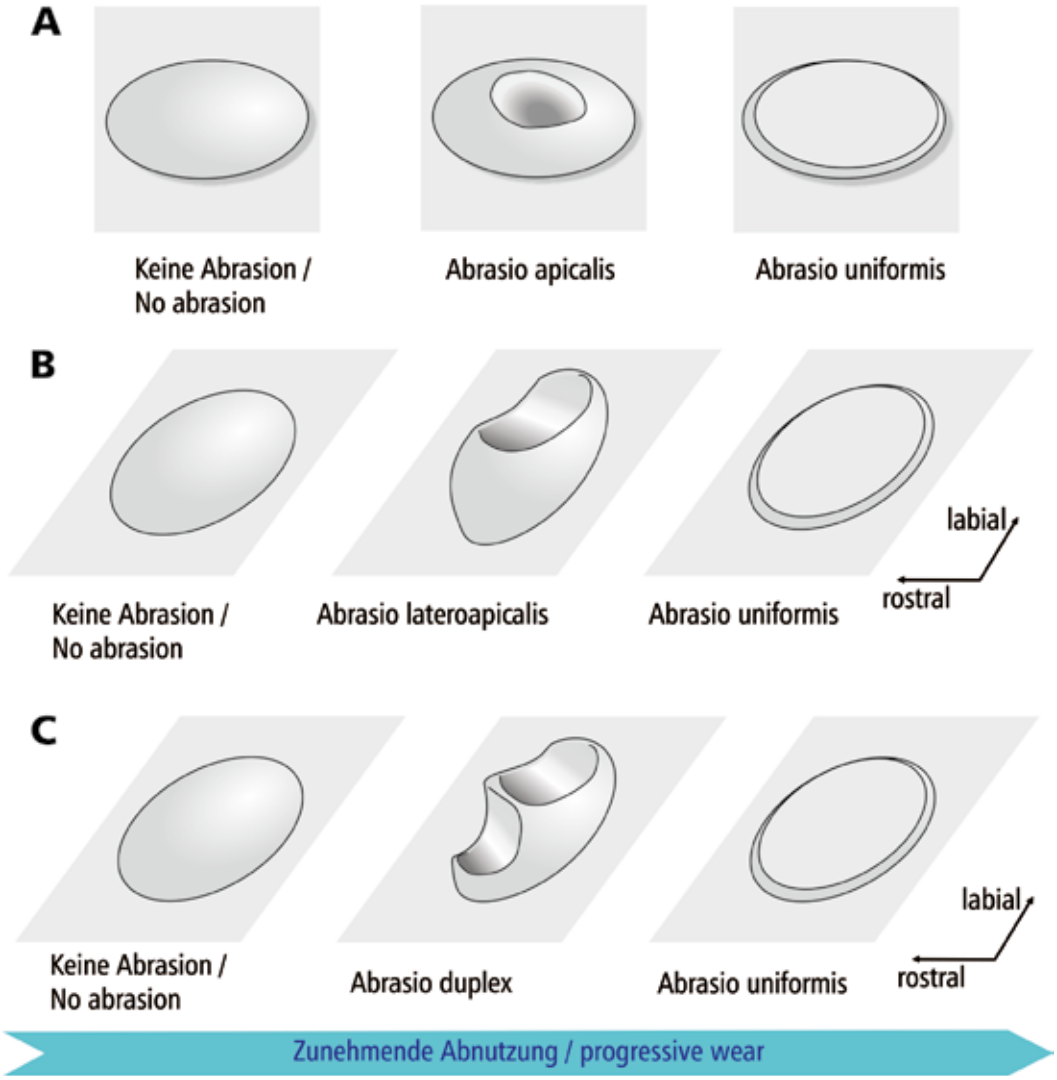


Abb. 2: Abrasionsmuster auf Primärreihenzähnen des Präarticulares von Pycnodonten. Schematisch, ohne Maßstab, von links nach rechts zunehmende Abnutzung. **A**: Abrasio apicalis, **B**: Abrasio lateroapicalis, **C**: Abrasio duplex. In **B** und **C** ist der zahntragende Knochen nach medioventral geneigt (vgl. Abb. 3).

Fig. 2: Abrasion pattern on primary row teeth of the prearticular of pycnodonts. Schematic, without scale, increasing wear from left to right. **A**: Abrasio apicalis, **B**: abrasio lateroapicalis, **C**: abrasio duplex. In **B** and **C** the dentigerous bone is inclined medioventrally (compare Fig. 3).

soweit geglättet, dass einzelne Facetten nicht mehr erkennbar sind. Da der Abkauungsgrad der Zähne von Pycnodonten von hinten nach vorne zunimmt, sind die deutlichsten und typischsten Usurfacetten im mittleren Kieferbereich zu erwarten. Auf den Zähnen der Primärreihe des Präarticulares können folgende Typen voneinander unterschieden werden (Abb. 2):

- Apicale Abrasion (Abrasio apicalis): Die Usurfacette ist apical angelegt und erfasst nicht die gesamte Fläche des Zahns. Durch punktuelle Abnutzung entsteht eine meist runde, kraterartige Vertiefung, manchmal auch eine Längsrinne. Diese Eintiefungen können sich zentral oder exzentrisch befinden (Abb. 2a).
- Lateroapicale Abrasion (Abrasio lateroapicalis): Die Usurfacette entsteht an der Lateral- (Labial-)Seite des Zahns oder im Übergangsbereich von der Lateral- zur Apicalseite. Es bildet sich eine zur Haupttriturationsfläche geneigte Usurfläche, im Extremfall kann sie fast senkrecht, parallel zur Lateralseite, stehen (Abb. 2b).
- Duplex-Abrasion (Abrasio duplex): Abrasio apicalis und Abrasio lateroapicalis treten gemeinsam auf – es sind zwei Usurfacetten auf der Triturationsfläche entwickelt. Sie sind meist durch einen mehr oder weniger deutlichen Grat voneinander getrennt (Abb. 2c).
- Uniforme Abrasion (Abrasio uniformis): Keine distinkten Usurfacetten vorhanden. Die Okklusalfläche der Zähne ist gleichmäßig abgenutzt und weist kaum oder keine morphologischen Differenzierungen mehr auf (Abb. 2a–c).

2.2 Morphometrie

Morphometrische Maße wurden mittels der Bemaßungs-Software ImageJ v. 1.8.0_172 (Rasband 1997–2018) aus hochauflösenden Digitalaufnahmen ermittelt.

2.3 Sammlungsakronyme

BGS – Museum of Geology collection, British Geological Survey, London, Großbritannien; **DMFE** – De Museum Fabriek, Enschede, Niederlande; **GZG** – Geowissenschaftliches Museum, Geowissenschaftliches Zentrum der Universität Göttingen, Deutschland; **MB** – Museum für Naturkunde, Berlin, Deutschland; **NAMU** – Naturkunde-Museum Bielefeld, Deutschland; **NHM** – Natural History Museum, London, Großbritannien.

2.4 Anatomische Abkürzungen

‚**CP**' – „Coronoid-Fortsatz"; **ITA** – Rostrales, irreguläres Zahnfeld; **LaAT** – Labiale akzessorische Zähne; **LaSR** – Labiale/r Sekundärreihenzahn / -zähne; **LiAT** – Linguale akzessorische Zähne; **LiSR** – Linguale/r Sekundärreihenzahn / -zähne; **PrArt** – Präarticulare; **PRT** – Primärreihenzahn / -zähne; **SRT** – Sekundärreihenzahn / -zähne; **V** – Vomer.

3 Ergebnisse

3.1 Funktionelle Signifikanz von Abrasionsmustern der Präarticularbezahnung

Die Position und Ausbildung distinkter Usurfacetten spiegelt als Proxy die dreidimensionale Kieferarchitektur und deren Kinematik bei Pycnodonten wieder (z. B. Cornuel 1879, Thurmond 1971, 1974, Kriwet 2001, Abb. 3).

Der Vomer ist stets vertikal ausgerichtet und seine Oralseite bildet eine horizontale Primärkaufläche, lateral begleitet durch mehr oder weniger schräggestellte Sekundärkauflächen, die durch die Ausrichtung der Sekundärzahnreihen gebildet werden. Dieser Apparat okkludiert mit den Kauflächen des rechten und linken Präarticulares, welche gegenüber der Sagittalachse in unterschiedlichem Maße

geneigt sein können. Von dieser Neigung hängt die Position des intensivsten Kontaktes zwischen Ober- und Unterkieferzähnen ab und damit die Position und Ausrichtung von Abrasionsfacetten auf diesen. Die Kiefermuskulatur der Pycnodonten weist auf eine weitgehend okklusale Adduktion hin, wobei eine gewisse Bewegung auch in rostrocaudaler und lateromedialer Richtung möglich war (Thurmond 1971, Kriwet 2001). Eine passive Bewegung der Kieferelemente gegeneinander wurde durch eine flexible kinetische Verbindung der linken und rechten Unterkieferhälfte an der Symphyse ermöglicht (Thurmond 1974).

Eine einfache Abrasio apicalis weist darauf hin, dass der Unterkiefer horizontal orientiert war und die Äste akinetisch miteinander verbunden waren (Abb. 3a). Die Hauptkomponente der Bewegung erfolgte okklusaler Richtung mit geringem horizontalen Anteil. Eine anisometrische Ausprägung dieser Facette gibt einen Hinweis auf eine dominantere

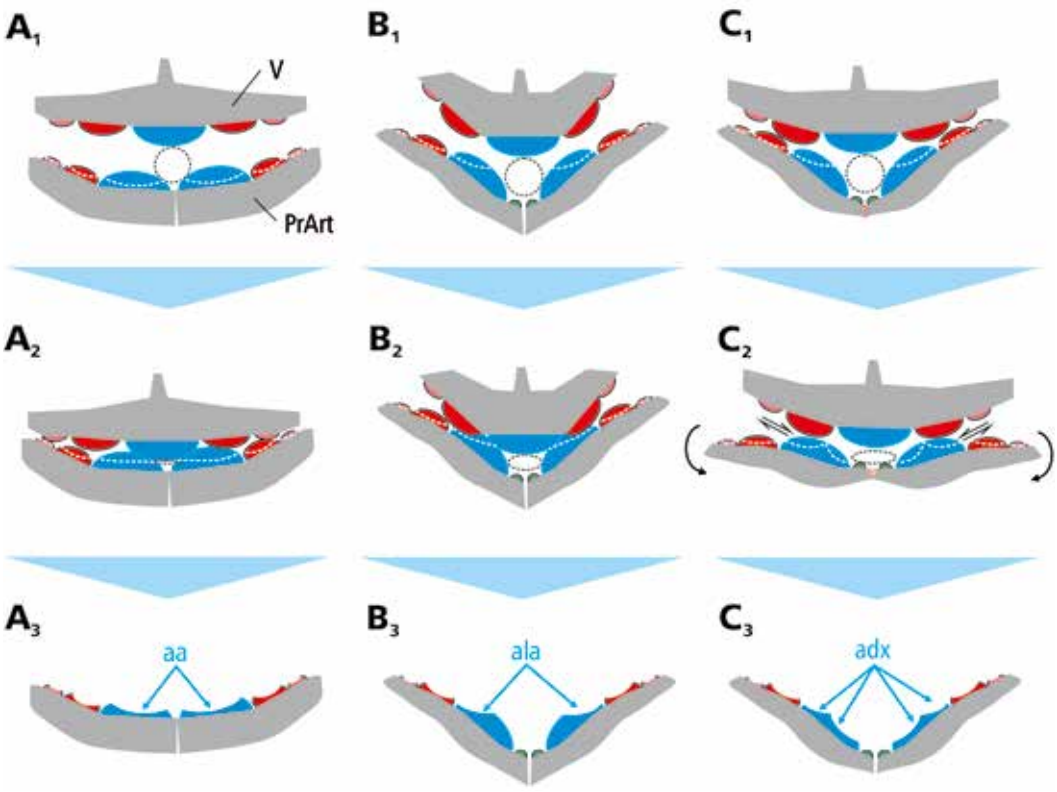


Abb. 3: Kieferkinematik und resultierende Abrasionsmuster von Pycnodonten bei **A**: Abrasio apicalis, **B**: Abrasio lateroapicalis, **C**: Abrasio duplex. Querschnitt in Rostralansicht, ohne Maßstab; von oben nach unten: (**1**) Kiefer geöffnet, (**2**) Kiefer geschlossen, (**3**) resultierende Abrasionsmuster auf the Präarticularbezahnung. Beachte in $\mathbf{C}_1$ die ventrale Rotation der Unterkieferäste an der elastisch-flexiblen Symphyse (rot) während der Occlusion. $\mathbf{B}_{1\text{-}2}$ und $\mathbf{C}_{1\text{-}2}$ nach Thurmond (1971, 1974) und Müller (2011), modifiziert. Farbcodierung wie Abb. 1a–b, schematisch, ohne Maßstab. Abkürzungen: **aa**: Abrasio apicalis, **ala**: Abrasio lateroapicalis, **adx**: Abrasio duplex, **PrArt**: Präarticulare, **V**: Vomer.

Fig. 3: Jaw kinematics and resulting abrasion patterns in pycnodonts with **A**: abrasio apicalis, **B**: abrasio lateroapicalis, **C**: abrasio duplex. Cross-section in rostral view, no scale intended; from top to down: (**1**) jaws opened, (**2**) jaws adducted, (**3**) resulting abrasion patterns on the prearticular dentition. Note the ventral rotation of the mandibular rami along the elastic-flexible symphysis (red) during occlusion. $\mathbf{B}_{1\text{-}2}$ and $\mathbf{C}_{1\text{-}2}$ after Thurmond (1971, 1974) and Müller (2011), modified. Colour coding as in Fig. 1a–b, Schematic, no scale intended. Abbreviations: **aa**: Abrasio apicalis, **ala**: abrasio lateroapicalis, **adx**: abrasio duplex, **PrArt**: prearticular, **V**: vomer.

horizontale Komponente, die in rostrocaudaler, oder lateromedialer Richtung orientiert gewesen sein kann.

Eine Abrasio lateroapicalis resultiert aus zur Sagittalebene geneigten Unterkieferhälften, bei denen die Vomeralkaufläche mit den apicolabialen Kanten der Primärreihenzähnen des Präarticulares okkludiert (z. B. Cornuel 1879, Müller 2011, Abb. 3b). Dadurch bildet sich auf letzteren die charakteristische Facette aus. Der Winkel, den die Facette mit der okklusalen Oberfläche des Zahns bildet, stellt einen Proxie für den Grad der Unterkieferneigung dar. Da auch hier die Unterkieferäste weitgehend akinetisch verbunden waren wurde erst mit fortschreitender Abnutzung der linguale Bereich der Primärreihenzähen von Abrasion betroffen (Übergang zur Abrasio uniformis).

Bei einer Abrasio duplex liegt eine ähnliche Konfiguration der Kiefer vor wie bei der Abrasio lateroapicalis, allerdings waren die Unterkieferäste an der Symphyse flexibel-elastisch miteinander verbunden (Abb. 3c). In Folge dessen kam die Vomeralbezahnung während jedes Okklusionszyklus sequenziell zuerst mit der apicolateralen und dann – durch Aufspreizen des Unterkiefers – mit der apicomedialen Oberfläche der Primärreihenzähne in Kontakt. Der maximale Öffnungswinkel wurde bei vollständiger Okklusion erreicht (Thurmond 1974), beim Öffnen des Mundraums verringerte er sich wieder. Eine solche Konstruktionsmorphologie ermöglichte eine passive, labiolinguale Bewegung der Unterkieferhälften gegen den Vomer.

Eine Abrasio uniformis resultiert entweder aus einer sehr gleichförmigen Abrasion, die auf eine ausgeprägte horizontale Bewegungskomponente hinweist oder aus einem Fortschreiten der Abrasion bei älteren Zähnen. Hier gehen die typischen Muster verloren und der gesamte Zahn wird gleichmäßig abradiert. Eine Abrasio uniformis stellt also ein Endglied aller Abrasionentwicklungen dar und hat keine taxonomische Aussagekraft.

3.2 Phylogenetische und taxonomische Signifikanz von Abrasionsmustern

Zahlreiche phylogenetische Analysen der Pycnodontiformes wurden in den vergangenen drei Jahrzehnten publiziert (z. B. Nursall 1996, Poyato-Ariza & Wenz 2002, Poyato-Ariza 2003, Kriwet 2005, Ebert 2016, 2019, Vullo et al. 2017, Kölbl-Ebert et al. 2018, Cawley & Kriwet 2018, Cawley et al. 2019), die teilweise stark unterschiedliche Topologien aufweisen. Verwandschaftsbeziehungen und phylogenetische Position vor allem von abgeleiteten Taxa (Familie Pycnodontidae Agassiz, 1833a) variieren sehr stark, auch wenn Datensätze verwendet werden, die auf überwiegend vollständigen Individuen beruhen.

Die meisten Datensätze beziehen Informationen zur Bezahnung ein, allerdings mit unterschiedlicher Detaillierung und Spezifizierung. Häufig sind die verwendeten Merkmale quantitativer Natur, beispielsweise die Anzahl von Zähnen in einer Reihe oder die Anzahl der Zahnreihen auf einem bestimmten Kieferelement.

Eine Analyse der Verbreitung von Abrasionsmustern über eine Auswahl von phylogenetischen Hypothesen zeigt, dass diese ganz offenbar homoplastisch sind und bei mehreren Gruppen unabhängig erworben wurden (Abb. 4). In keiner Hypothese kann ein bestimmtes Abrasionsmuster isoliert sicher als Synapomorphie einer Gruppe oberhalb der Gattungsebene identifiziert werden. Eine mögliche Ausnahme stellt die Abrasio duplex dar, die bislang unter vollständig erhaltenen Individuen nur bei den proscinetinen *Proscinetes* spp. (s. Kriwet 2005: Abb. 25a, 35c, 46) und *Neoproscinetes* spp. (s. Poyato-Ariza 2003, Cooper & Martill 2020a) nachweisbar ist. Das legt nahe, dass einige nur von Bezahnungen bekannte Taxa (*Proscinetes texanus* [Gidley, 1913], „*Pycnodus*“ *comminuens* Hay, 1916, „*Coelodus*“ *inaequidens* Woodward, 1893, „*Coelodus*“ *cantabrigensis* Woodward, 1893, „*Coelodus*“ *syriacus* Hussakof, 1916 und „*Pycnodus*“ *maliensis* Longbottom, 1984, vgl. Tab. 1)

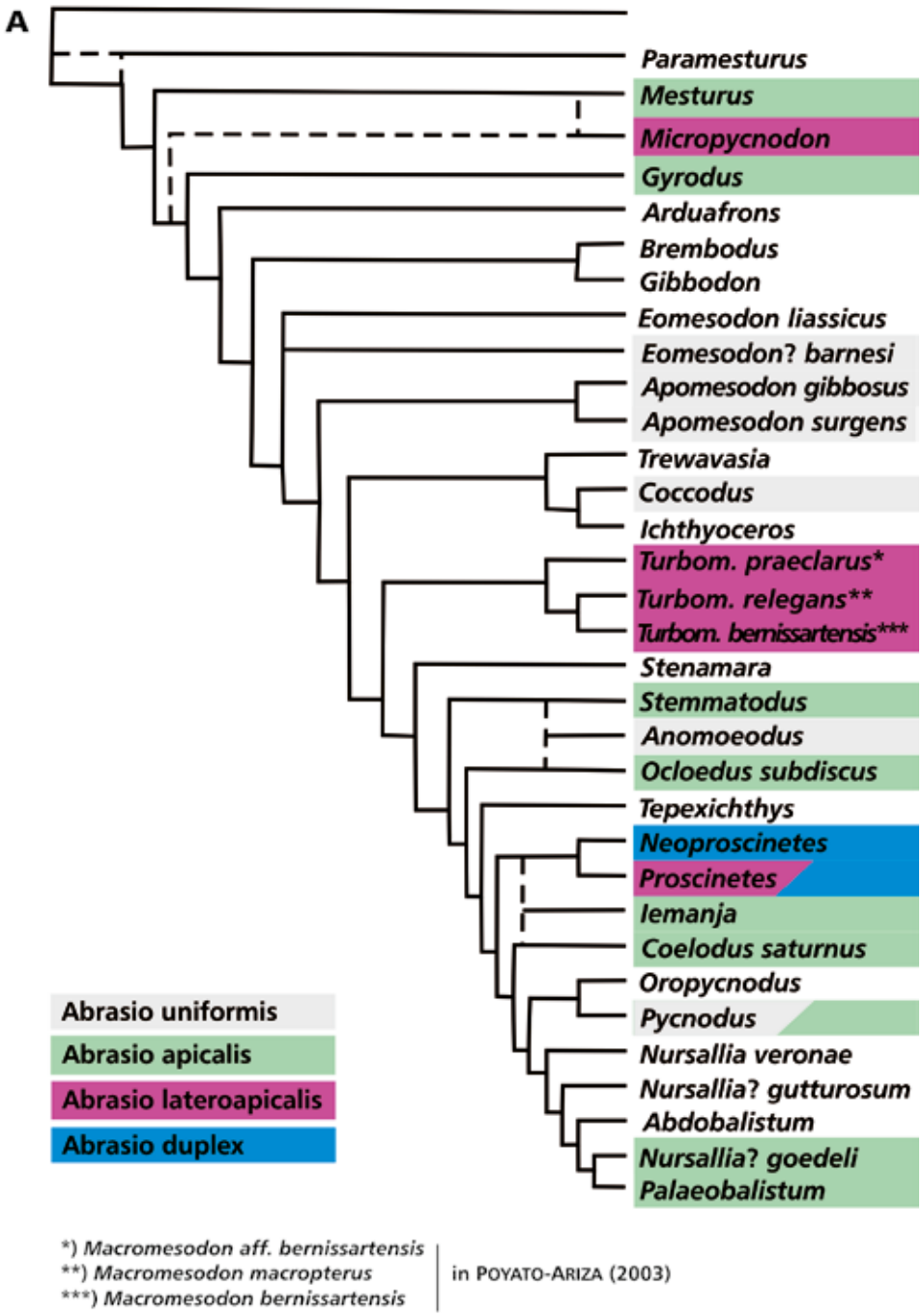


Abb. 4: Verteilung der Abrasionsmuster der Präarticularbezahnung auf Topologien unterschiedlicher phylogenetische Hypothesen der Pycnodontiformes. **A**: Nach POYATO-ARIZA (2003: Abb. 2, unter Einbeziehung von Bezahnungsmerkmalen).

Fig. 4: Distribution of abrasion patterns in the prearticular dentition on topologies of various phylogenetic hypotheses for the Pycnodontiformes. **A**: After POYATO-ARIZA (2003: fig. 2, including dentition characters in the dataset).

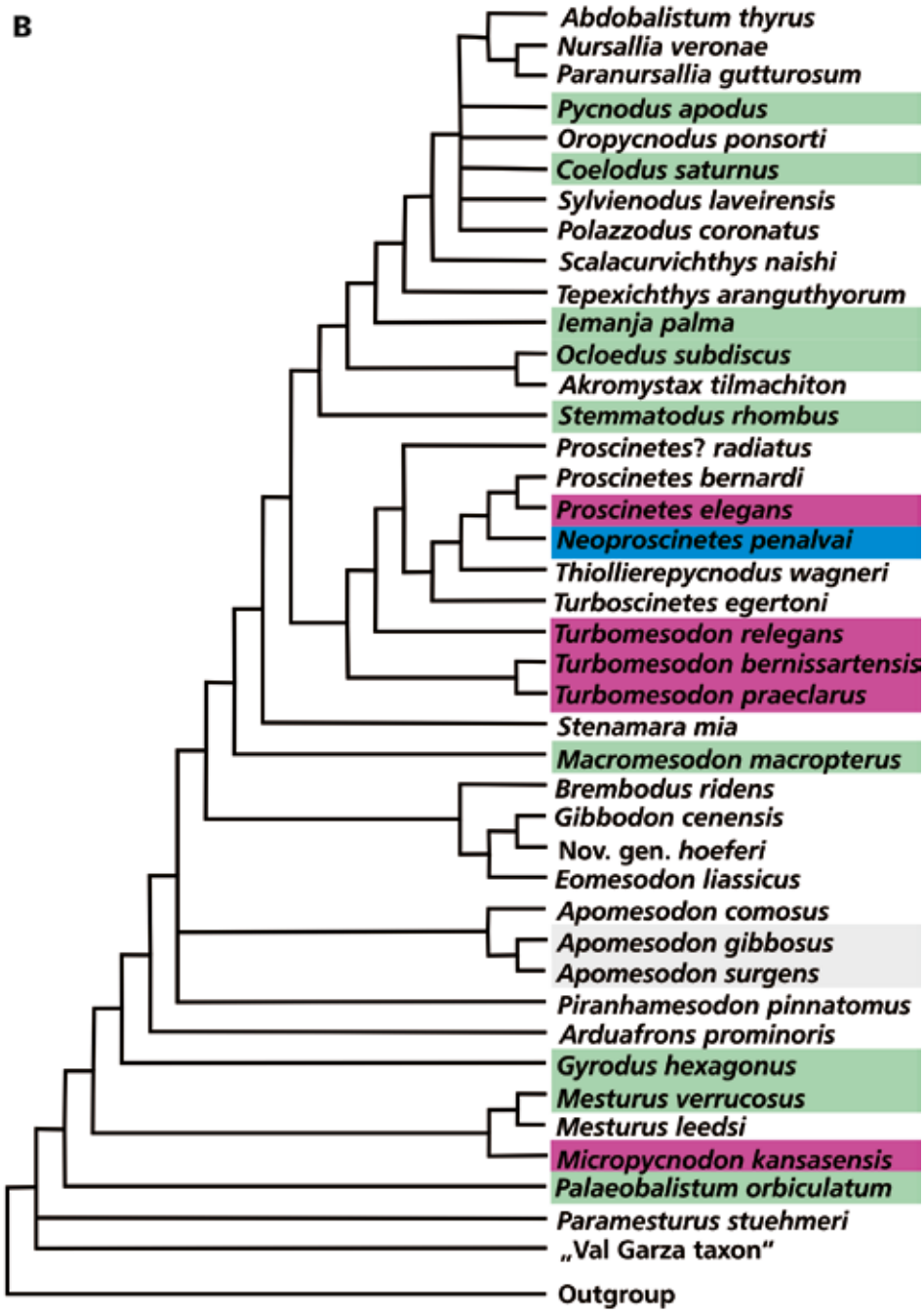


Abb. 4: Verteilung der Abrasionsmuster der Präarticularbezahnung auf Topologien unterschiedlicher phylogenetische Hypothesen der Pycnodontiformes. **B**: Nach Ebert (2019: Abb. 8).

Fig. 4: Distribution of abrasion patterns in the prearticular dentition on topologies of various phylogenetic hypotheses for the Pycnodontiformes. **B**: after Ebert (2019: fig. 8).

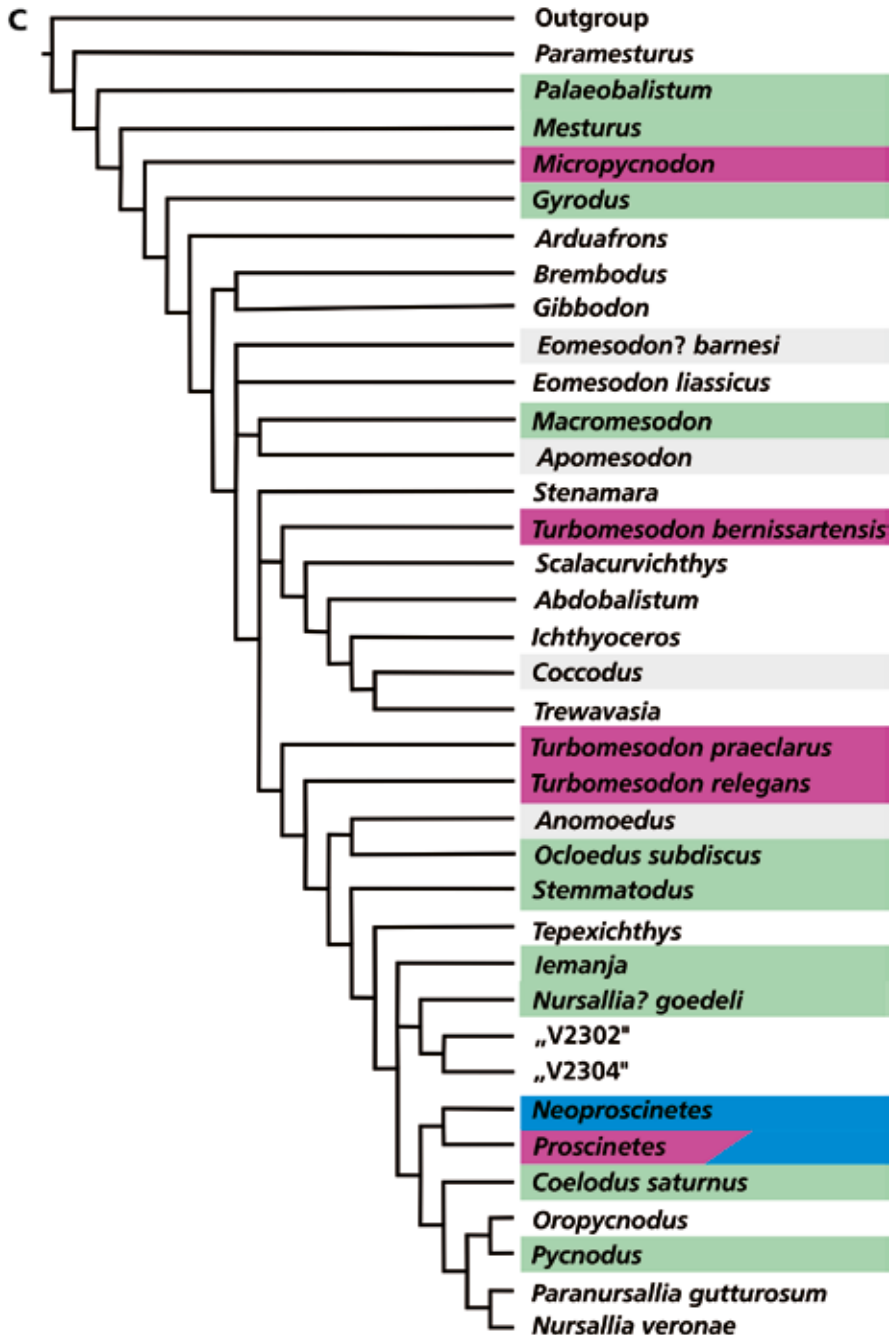


Abb. 4: Verteilung der Abrasionsmuster der Präarticularbezahnung auf Topologien unterschiedlicher phylogenetische Hypothesen der Pycnodontiformes. **C**: Nach Cawley et al. (2020: Abb: 15, strict consensus tree unter Ausschluss der Merkmale der Branchialbezahnung und der Anzahl der Zähne auf Präarticulare und Vomer).

Fig. 4: Distribution of abrasion patterns in the prearticular dentition on topologies of various phylogenetic hypotheses for the Pycnodontiformes. **C**: after Cawley et al. (2020: fig. 15, strict consensus tree after removal of branchial tree and number of teeth on prearticular and vomer characters from the dataset).

Taxon	Prearticular primary row teeth abrasion pattern				Reference
	Abrasio uniformis	Abrasio apicalis	Abrasio lateroapicalis	Abrasio duplex	
Agassizilia erfoudina Cooper & Martill, 2020a	X				Cooper & Martill (2020a: figs. 4a, 7a)
Anomoedus spp.	X				Cooper & Martill (2020b: figs.4a-i)
Anomoeodus nursalli Kriwet, 1999	X				Kriwet (2005: figs. 33, 50c-f)
Apomesodon gibbosus (Wagner, 1851)	X				Kriwet (2005: fig. 37b)
Apomesodon surgens Poyato-Ariza & Wenz, 2002	X				Poyato-Ariza & Wenz (2002: fig. 21c)
Coccodus armatus Pictet, 1850	X				Kriwet (2005: fig. 44)
„Coelodus" cantabrigensis Woodward, 1893				X	This work, Fig. 1d
„Coelodus" inaequidens Woodward, 1893				X	Woodward (1893)
„Coelodus" syriacus Hussakoff, 1916				X	Hussakoff (1916: Fig. 1)
Coelodus saturnus Heckel, 1854		X			Poyato-Ariza & Wenz (2002: fig. 22a)
Cosmodus carentonensis Sauvage, 1879		X			Vullo et al. (2018: fig. 4)
Costapycnodus costae (Heckel, 1856)		X			Taverne et al. (2019: figs. 8-9)
„Eomesodon" barnesi (Woodward, 1906)	X				Poyato-Ariza & Wenz (2002: fig. 21a)
„Eomesodon granulatus" auct.		X			Kriwet (2005: fig. 36A)
Gregoriopycnodus bassanii (D'Erasmo, 1914)			X		Taverne et al. (2020: figs. 9-10)
Gyrodus spp.		X			Kriwet (2005: fig. 29, 30,
Iemanja palma Wenz, 1989		X			Kriwet (2005: fig. 49a)
Macromesodon macropterus (Agassiz, 1834)		X			Kriwet (2005: fig. 34c)
Mesturus verrucosus Wagner, 1862		X			Kriwet (2005: fig. 32
Micropycnodon kansasensis (Hibbard & Graffam, 1941)			X		Cronin & Shimada (2019: fig. 1e)
Neoproscinetes africanus Cooper & Martill, 2020			X		Cooper & Martill (2020a: figs. 3c, e)
Neoproscinetes penalvai (Silva Santos, 1970)				X	Poyato-Ariza (2003: fig. 1d)
Njoerdichthys dyckerhoffi Cawley et al., 2020		X			Cawley et al. (2020: fig. 8)
Nursallia sp.		X			Kriwet (2005: fig. 40c)
Nursallia tethysensis Capasso et al., 2020		X			Capasso et al. (2009: figs. 6c-d)

Tab. 1: Abrasionsmuster auf Primärreihenzähnen des Präarticulare bei verschiedenen Pycnodonten.

Tab. 1: Abrasion patterns on primary row teeth of the prearticular in various pycnodont taxa.

Taxon	Prearticular primary row teeth abrasion pattern				Reference
	Abrasio uniformis	Abrasio apicalis	Abrasio lateroapicalis	Abrasio duplex	
Nursallia? goedeli (Heckel, 1854)		X			Kriwet (2005: fig. 42d)
Ocloedus subdiscus (Wenz, 1989)		X			Poyato-Ariza & Wenz (2002: fig. 22c)
Palaeobalistum sp.		X			Kriwet (2005: fig. 51)
Palaeobalistum? geiseri Thurmond, 1974		X			Thurmond (1974: pl. 1, fig. 2)
Palaeobalistum? rectidens Thurmond, 1974		X			Thurmond (1974: pl. 1, fig. 4)
Paranursallia cavini Cooper & Martill, 2020		X			Cooper & Martill (2020b: figs.4j)
Paranursallia spinosa Taverne et al., 2015		X			Taverne et al. (2015: fig. 4)
Phacodus punctatus Dixon, 1850		X			Woodward (1909: pl. XXXIV, fig.7)
Proscinetes spp.			X	X	Kriwet (2005: figs. 25A, 35, 48)
Proscinetes? minutus			X		Licht (2011: figs. 2c,d)
Proscinetes? texanus (Gidley, 1913)			X		Thurmond (1974: pl. 1, fig. 5)
„Pycnodus“ spp.		X			Kriwet (2005: figs. 38a-b, d)
„Pycnodus“ bowerbanki Egerton, 1877		X			Longbottom (1984: figs. 22-24)
„Pycnodus“ comminuens Hay, 1916				X	Hay (1916: pl. I: fig. 1)
„Pycnodus“ maliensis Longbottom, 1984				X	Longbottom (1984: figs. 4-6)
„Pycnodus“ mantellii Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839)			X		Dunker (1846: pl. XV, figs. 19-10)
„Pycnodus“ toliapicus Agassiz, 1839	X				Longbottom (1984: figs. 18-19)
Stemmatodus rhombus (Agassiz, 1844)		X			Kriwet (2005: fig. 51)
Thurmondella chilensis (Biese, 1958)			X		Kriwet (2005: fig. 36d)
Thurmondella estesi (Thurmond, 1974)			X		Thurmond (1974: pl. 1, fig. 6b)
Thurmondella volcanensis (Schultze, 1981)			X		Schultze (1981: fig. 1, pl. I, fig. 1)
Turbomesodon bernissartensis (Traquair, 1911)			X		Poyato-Ariza & Wenz (2004: fig. 9c)
Turbomesodon laevidens (Woodward, 1918) comb. nov.			X		This work, Fig. 11
Turbomesodon microdon (Agassiz, 1833) comb. nov.			X		This work, Fig. 12D
Turbomesodon multidens (Woodward, 1918) comb. nov.			X		This work, Fig. 13
Turbomesodon praeclarus Poyato-Ariza & Wenz, 2004			X		Poyato-Ariza & Wenz (2004: fig. 9a-b)

Tab. 1 (Fortsetzung)

Tab. 1 (Continuation)

in engerer phylogenetischer Beziehung zu den Proscinetinae Poyato-Ariza & Wenz, 2002 stehen.

Daneben ist das Vorhandensein einer Abrasio apicalis auf den Primärreihenzähnen des Präarticulares der am weitesten verbreitete (Tab. 1) und wahrscheinlich der plesiomorphe Zustand für die Pycnodontiformes. Abgesehen von diesen Rückschlüssen ist die Verbreitung der Abrasionsmuster dispers und sie offenbaren kein phylogenetisches Signal. Allerdings bieten sie – ähnlich dem Merkmal „Anzahl der Zahnreihen" – einen guten Ausgangspunkt für einen multivariaten Vergleich von Bezahnungsmorphologien. Ein Abgleich verschiedener qualitativer und quantitativer Merkmale in Kombination erlaubten in vielen Fällen durchaus eine vielversprechende alphataxonomische Ansprache. Eine solche ist vor allem für die Analyse von Diversität, sowie von palökologischen, paläozoogeographischen und paläoklimatologischen Analysen von Interesse, auch wenn die Annahmen zur Phylogenie höherer systematischer Einheiten im Fluss bleibt.

3.3 Merkmale der Bezahnung mit potenzieller alphataxonomischer Signifikanz

Taxonomische Zuordnungen isolierter Bezahnungen von Pycnodonten können problematisch sein. Einige Morphologien haben offensichtlich eine homoplastische Verbreitung zwischen Gattungen und höheren systematischen Ebenen. Im Gegensatz dazu weisen einige Taxa sehr spezifische, apomorphe Gebisscharakteristika auf (z. B. Poyato-Ariza & Wenz 2002, Poyato-Ariza 2003, Kriwet 2005, 2008, Poyato-Ariza & Bermudez-Rochas 2009, Stumpf et al. 2017, Vullo et al. 2017, 2018, Cawley et al. 2018, Gouiric-Cavalli et al. 2019, Cooper & Martill 2020a, b). Diese Sachlage wird durch potenzielle individuelle und ontogenetische Variation verkompliziert, deren Signifikanz meist unbekannt bleibt. Dementsprechend ist die Frage nach der taxonomischen Aussagekraft isolierter Gebissreste nur individuell zu beantworten und kann nicht global bestätigt oder abgelehnt werden.

Die im Folgenden besprochenen Merkmale müssen immer in ihrer Gesamtheit betrachtet werden, da bislang kein Merkmal identifiziert werden konnte, das einen autapomorphen Status aufweist. Synapomorphien können durch Merkmalskombinationen definiert werden. Wichtig ist auch der ontogenetische Status, soweit er festzustellen ist, da auch in der Bezahnung ontogenetische Variation auftreten kann, z. B. in der Anzahl der Zähne pro Reihe.

Eine besondere Herausforderung stellt auch die gemeinsame Zuweisung von disartikulierten Kieferelementen zu einem bestimmten Taxon dar. Diese muss – in Abwesenheit von vollständigen Exemplaren in der entsprechenden Gemeinschaft – unter Vorbehalt erfolgen. Das beste Kriterium ist das Vorhandensein von vergleichbaren Merkmalskombinationen in beiden Kiefern bei Vergleichsexemplaren vollständiger erhaltener Taxa. Außerdem stützt eine geringe Diversität, bei der alle Kieferelemente jeweils nur durch einen Morphotypen vertreten sind, eine Zuweisung aller dieser Kieferelemente zu einer einzigen Art.

1. Ausprägung des Abrasionsmusters: Diskussion s. oben (Abb. 1).
2. Maximale Anzahl der Zahnreihen: Dieses Merkmal scheint bei vielen Taxa stabil zu sein, sofern diskrete Zahnreihen unterschieden werden können (im Gegensatz zu solchen mit chaotischer Anordnung der Zähne, z. B. *Iemanja palma*). Dabei sollten akzessorische Zahnreihen gesondert betrachtet werden, da ihre Ausbildung offenbar individueller Variation unterliegt (s. Punkt 11). Außerdem ist eine ontogenetische Variabilität, vor allem bei Taxa mit vielen und/oder unregelmäßigen Zahnreihen vor allem auf dem Präarticulare, möglich.
3. Anordnung der Zahnreihen entlang des zahntragenden Elements: In den

meisten Fällen verlaufen die Zahnreihen rostrocaudal über die gesamte Länge des Zahnträgers. Bei einigen Taxa schalten sich allerdings zusätzliche Zahnreihen sequentiell in caudaler Richtung ein (z. B. auf dem Präarticulare von *Micropycnodon kansasensis*, s. Dunkle & Hibbard 1945), oder treten nicht über die ganze Länge des Kiefers auf. Eine weitere Möglichkeit sind Muster, bei denen Zähne/Zahnpaare verschiedener Reihen miteinander alternieren (z. B. auf dem Vomer bei den Gattungen *Proscinetes* Gistel, 1848 und *Neoproscinetes* Figuereido & Silva Santos, 1987).

4. Umriss der Zähne in occlusaler Ansicht: Diese kann z. B. kreisförmig, oval, elliptisch, (gerundet-)rechteckig, trapezförmig, sig-moidal, trigonal, hexagonal, polygonal oder irregulär sein (Abb. 1d–e). Auch der Grad der Heterodontie kann zwischen verschiedenen Taxa stark schwanken. Teile der Bezahnung können in dieser Hinsicht individueller (auch ontogenetischer und vor allem pathologischer) Variation unterliegen, allerdings scheinen die Grundmuster bei Formen mit regulären, gut definierten Zahnreihen weitgehend stabil zu sein.
5. Umriss der Zähne in lateraler Ansicht: Diese ist häufig sehr stark durch Abrasion modifiziert und muss daher mit Vorsicht betrachtet werden, was die taxonomische Aussagekraft betrifft. Allerdings weisen einige Taxa die Ausbildung besonderer Formen auf, die auch bei Abnutzung erkennbar bleiben (z. B. *Gyrodus* Agassiz, 1833b: s. z. B. Kriwet 2005, Kriwet & Schmitz 2005, Serrasalmimidae Vullo, Cavin, Khalloufi, Amaghzaz, Bardet, Jalil, Jourani, Khaldoune & Gheerbrant, 2017, *Piranhamesodon* Kölbl-Ebert, Ebert, Bellwood & Schulbert, 2018)
6. Transversale Anordnung von Zähnen: Bei manchen Taxa bilden die Zähne auch in transversaler Richtung regelmäßige Reihen oder Muster aus, bei denen jeweils ein Zahn einer Längsreihe einer festen Anzahl von Zähnen aus der nebenliegenden Reihe gegenübersteht (Abb. 1d). Bei anderen Formen ist die Abfolge der Zähne entlang der rostrocaudalen Reihen nicht „in Phase", es können keine kontinuierlichen transversalen Reihen verfolgt werden (Abb. 1e).
7. Orientierung der Transversalachse von Zähnen zur Sagittalebene des Kiefers: Bei anisometrischen Zahnformen kann die Transversalachse der Zähne in unterschiedlichem Maße gegenüber der Sagittalebene des Kiefers geneigt sein (Schräge Anordnung der Primärreihenzähne des Präarticulares z. B. bei *Anomoeodus* Forir, 1887, nahezu rechtwinklige Anordnung z. B. bei *Coelodus* Heckel, 1854, Abb. 1d–e).
8. Größenproportionen von Zähnen auf einem zahntragenden Element: Das Größenverhältnis von Zähnen, beispielsweise der Primärreihen- im Vergleich zu den Sekundärreihenzähnen, kann aussagefähig sein; Variationen in der anatomischen Position, sowie ggf. auf individueller oder ontogenetischer Ebene müssen aber berücksichtigt werden.
9. Ornamentierung des Zahnschmelzes: Ornamentierung des Zahnschmelzes tritt vielfältig auf und hat taxonomische Aussagekraft (z. B. Woodward 1918, Kriwet & Schmitz 2005, Stumpf et al. 2017, Vullo et al. 2018). Die Ornamentierung kann in Form von Tuberkeln, Runzelungen, Striationen, Graten, Vertiefungen u. a. bestehen. Allerdings muss beachtet werden, dass die Ornamentierung meist nur auf völlig unabgenutzten Zähnen klar erkennbar ist und bei Abnutzung sofort diversen Veränderungen bis zur totalen Auslöschung unterworfen ist (vgl. Kriwet 2005). Strukturen, die durch Abnutzung entstehen – z. B. transversale Vertiefungen auf Schmelzkämmen – müssen von Schmelzornamentierung unterschieden werden. Die Abwesenheit von Ornamentierung (glatter Schmelz) kann normalerweise kein taxonomisches Kriterium sein, da sie sich bei fortschreitender Abrasion immer einstellt (Abrasio uniformis).

10. Kontakt zwischen benachbarten Zähnen: Bei manchen Taxa sind die Zahnkronen durch Zwischenräume getrennt (z. B. Prärticulare bei *Macromesodon* Blake, 1905, s. Zittel 1887), bei anderen artikulieren die Zahnkronen teilweise oder vollständig miteinander (mosaikartig, z. B. Vomer bei *Cosmodus* Sauvage, 1879, Vullo et al. 2017, vgl. auch Abb. 1c).
11. Vorhandensein akzessorischer Zahnreihen: Unregelmäßig ausgebildete Reihen meist kleiner und undifferenzierter Zähne kommen oft entlang der Präarticularsymphyse, an der Basis des „Coronoidfortsatzes" (z. B. *Macromesodon*, s. Zittel 1887) und seltener zwischen den Vomeralzähnen (z. B. Proscinetes sp., s. Müller 2011: Abb. 4g–h) vor. Ihr Vorhandensein oder ihre Abwesenheit kann ein taxonomisches Signal sein, die jeweilige Ausprägung unterliegt aber hoher individueller Variation.
12. Auflösung regulärer Zahnreihen im rostralen Abschnitt des Präarticulares und/oder Vomers: Bei manchen Taxa gehen die regelmäßigen Zahnreihen rostral in ein Feld unregelmäßiger und ungeordneter, kleinerer Zähne übrig (z. B. *Neoproscinetes penalvai*, s. Poyato-Ariza 2003, *Turbomesodon* spp., s. Poyato-Ariza & Wenz 2004). Dieses Merkmal unterliegt großer individueller Variation und diese kleineren Zähne stehen wahrscheinlich im Zusammenhang mit einer zweiten Generation von Ersatzzähnen im Zuge der Ontogenie oder nach Traumata (Cooper & Martill 2020a, b). Allerdings ist eine Kombination aus irregulären Zahnfeldern mit regelmäßigen Zahnreihen wahrscheinlich auch ein Charakteristikum mancher Taxa (z. B. *Athrodon* Sauvage, 1880, s. Kriwet 2008; unbenanntes Taxon bei Licht 2011, vgl. auch Abb. 13).
13. Anzahl der Zähne im Dentalospleniale und Prämaxillare und die
14. Morphologie der Zähne im Dentalospleniale und Prämaxillare.
15. Vorhandensein reliktischer Zähne im Maxillare.
16. Morphologie der zahntragenden Elemente: Die Morphologie der zahntragenden Elemente kann zwischen verschiedenen Taxa variieren und als Unterscheidungskriterium auf Gattungs- und Artebene dienen (z. B. Cooper & Martill 2020b). Auf höherer systematischer Ebene ist mit Homoplasien zu rechnen.
17. Anzahl von Zähnen pro Zahnreihe: Dieses Merkmal ist stark von einem ontogenetischen Signal beeinflusst (z. B. Cawley et al. 2019) und hat wahrscheinlich nur geringe taxonomische Aussagekraft.

Zusammenfassend haben 16 von 17 Merkmalen also zumindest teilweise eine taxonomische Aussagekraft. Es wird allerdings auch deutlich, dass in jedem Einzelfall eine kritische Bewertung der Merkmale nach ihrer potenziellen individuellen und ontogenetischen Variationsbreite unbedingt erforderlich ist. Aussagekräftige Diagnosen werden sich eher auf Merkmalskombinationen als auf einzelne Merkmale stützen.

3.4 Die systematische Stellung des „*Coelodus*"-Komplexes aus der Unterkreide West- und Mitteleuropas

3.4.1 „*Coelodus*" als „Sammeltaxon"

Die Taxonomie jurassisch-kretazischer Pycnodonten basiert vorwiegend auf gut erhaltenem und zahlreichen Material aus Konservat-Lagerstätten Deutschlands und Frankreichs (z. B. Poyato-Ariza & Wenz 2002, Kriwet 2005). Im Gegensatz dazu ist die unterkretazische Diversität vorwiegend nur durch einzelne Gebissreste belegt. Das gilt insbesondere für die Purbeck Limestone Group (Tithonium-Berriasium) von Südengland, aus der relativ wenige vollständige Exemplare und zahlreiche Bezahnungen bekannt sind, welche eine breite Diversität widerspiegeln (Zusammenfassung bei Woodward 1918). Die Taxonomie dieser Formen wurde vor

allem durch Woodward (1895, 1918) bearbeitet, welcher sich auf frühe Arbeiten durch Agassiz (1833b, 1839, 1844) stützte. Sie verblieb in den vergangenen 100 Jahren weitgehend statisch, obwohl einige Autoren auf Inkonsistenzen hinwiesen (z. B. Forey & Sweetman 2011, Sweetman et al. 2014). Aufgrund der zeitlichen und räumlichen Nähe und teilweise einer lithofaziellen Ähnlichkeit ist dieses Material von Interesse für die Untersuchung der Pycnodontier in der deutschen Unterkreide. Die Purbeck Limestone Group teilt sich mit dem deutschen nicht-marinen Berriasium verschiedene andere Faunenelemente (z. B. Krokodilier und Schildkröten; Salisbury et al. 1999, Karl et al. 2007), was auf einen engen paläozoogeographischen Bezug zwischen beiden Ablagerungsräumen hindeutet.

Die meisten Pycnodonten, die aus der Purbeck Limestone Group und der hangenden Wealden Supergroup (Valanginium-Aptium) beschrieben wurden, wurden der Gattung *Coelodus* Heckel, 1854 zugeordnet (Woodward 1895, 1918). *Coelodus* wurde ursprünglich für die Typusart, *C. saturnus* Heckel, 1854, aus dem marinen Cenomanium von Slowenien aufgestellt (Heckel 1854, 1856). Ähnlichkeiten in der Bezahnung führten in den folgenden 150 Jahren zur Zuweisung einer Vielzahl von Arten zu dieser Gattung (zusammenfassend bei Schultz & Paunovics 1997). Poyato-Ariza & Wenz (2002) schränkten die Gattung schließlich auf die Typusart ein, die einzige, welche von vollständigem Material bekannt ist.

Wie im Folgenden dargelegt wird, weisen die Arten aus Woodwards (1918) „*Coelodus*"-Komplex der nicht-marinen Unterkreide Englands („*C. mantellii*" [Agassiz, 1839], *C. arcuatus*, Woodward, 1918, *C. laevidens* Woodward, 1918, *C. multidens* Woodward, 1918) die meisten Gemeinsamkeiten mit der Gattung *Turbomesodon* Poyato-Ariza & Wenz, 2004 auf. Da Taxa mit engem Bezug zu diesem Komplex auch aus der nicht-marinen Unterkreide Nordwestdeutschlands beschrieben wurden (z. B. Dunker 1846, Struckmann 1880a, Kemper 1976, Kriwet 2005), ist eine Diskussion ihres Status auch für den Fossilnachweis der hier untersuchten Region von Interesse. Taxonomische Änderungen, welche aus dieser Diskussion resultieren, werden in Tabelle 3 zusammengefasst und in Appendix I (S. 52 ff.) ausführlich formalisiert.

3.4.2 Taxonomische Einordnung des unterkretazischen „*Coelodus*"-Komplex

Alle Arten, der Unterkreide Englands, die von Woodward (1895, 1918) *Coelodus* zugewiesen wurden, teilen gemeinsame Merkmale der Bezahnung mit Mitgliedern dieser „Gattung", zu der sie gemeinsam gestellt wurden, unabhängig von einer weiten Spreizung ihrer zeitlichen und räumlichen Vorkommen und ihrer Morphologie (s. Schultz & Paunovics 1997).

Soweit der Vomer bekannt ist, weist er eine fünfreihige Bezahnung auf. Die Primärreihenzähne sind breit-leistenförmig, manchmal auch schwach halbmondförmig nach caudal gekrümmt. Die Lateralenden sind meist verbreitert, so dass die Primärreihenzähne einen schwach hantelförmigen Umriss erhalten. Sie weisen einen kräftigen, scharfen Transversalgrat auf, der bei fortschreitender Abkauung eine deutliche Furche entlang seines Firsts aufweist und im Endstadium der Abrasion ganz verschwinden kann. Die Ornamentierung, falls vorhanden, beschränkt sich auf schwache Crenulationen und radiale Runzelung. Sekundärreihenzähne des Vomers sind deutlich kleiner, rund bis polygonal und in jeweils zwei Reihen angeordnet, die nicht alternieren oder zwischen den Primärreihenzähnen artikulieren.

Die Präarticularbezahnung besteht aus vier Zahnreihen, einschließlich einer lingualen akzessorischen Reihe, die meist nur aus vereinzelten, irregulär-rundlichen Zähnchen besteht. Die Primärreihenzähne sind leistenförmig, meist gerundet-rechteckig, manchmal auch gerundet-trapezförmig im Umriss. Falls nicht abgekaut, weisen sie einen scharfen Transversalgrat auf, der bei fortschreitender

Taxon	Number of tooth rows (excl. lingual accessoric row)	Tooth row arrangement	Occlusal outline of primary row teeth	Occlusal outline of secondary row teeth	Transversal arrangement of teeth
„Coelodus" cantabrigiensis	3	regular, parallel	rounded rectangular	LiSR: rounded rectangular, LaSR: subcircular	PRT not in phase with SRT
„Coelodus" inaequidens	3	regular, parallel	rounded rectangular	LiSR: rounded triangular, LaSR: subcircular	PRT not in phase with SRT
„Coelodus" syriacus	3	regular, parallel	rounded rectangular to slightly trapezoidal	LiSR: broadly ovate to rounded subrectangular, LaSR isometric irregular	PRT not in phase with SRT
Micropycnodon kansasensis	4	Additional rows intercalate in posterior direction	Elliptical	Subcircular, LaSR globose to peg-like	Irregular
Neoproscinetes africanus	3	regular, parallel	rounded rectangular to slightly parallelogram-shaped	Broadly elliptical to slightly irregular	PRT not in phase with SRT
Neoproscinetes penalvai	3	regular, parallel	rounded trapezoidal	Elliptical to near-circular	PRT not in phase with SRT
Proscinetes hugii	3	regular, parallel	rounded trapezoidal	LiSR: rounded-subquadratic, LaSR rounded-trapezoidal with pronounced caudolabial apex	PRT oppose regularly two LiSRT and two PRT oppose three LaSRT
Proscinetes? americanus	3	regular, parallel	rounded parallelogram-shaped	LiSR: rounded-pentagonal, LaSR: rounded trapezoidal with pronounced labial apex	Two PRT regularly oppose three SRT
Proscinetes? minutus	3	regular, parallel	rounded, trapezoidal, broad	LiSR: broad, rounded-rectangular, LaSR: ovate, with central apex when unworn	PRT not in phase with SRT, one LaSR per each LiSR
„Pycnodus" comminuens	3	regular, parallel	rounded rectangular, broad	LiSR: rounded triangular to polygonal, LaSR: ovate	PRT not in phase with SRT, one LaSR per each LiSR
„Pycnodus" mantellii DUNKER, **1846**	3	regular, parallel	comma-shaped, broad	LiSR: comma- or teardrop shaped, broad, LaSR: broad elliptical	PRT not in phase with SRT
Thurmondella estesi	3	regular, parallel	rounded trapezoidal to parallelogram-shaped	LiSR: elongate, narrow pentagonal, LaSR: pentagonal with marked posterolateral apex	Each PRT intercalates with two LiSR, each LaSR intercalates
Turbomesodon bernissartensis	3	regular, parallel	rounded rectangular to trapezoidal	LiSR: broad elliptical, LaSR: broad rounded rectangular to elliptical	Each PRT intercalates with two LiSR, LaSR not in phase with LiSR
Turbomesodon microdon **comb. nov.**	3	regular, parallel	broad elliptical, truncated on labial side	LiSR: broad elliptical to rounded trapezoidal or comma-shaped, LaSR: Elliptical, subcircular	Each PRT intercalates with two LiSR, one LaSR per LiSR
Turbomesodon multidens **comb. nov.**	3	regular, parallel in posterior region, extensive rostral irregular array	very broad elliptical, truncated on labial side	LiSR: very broad elliptical, LaSR rounded rectangular	Each PRT intercalates with two LiSR, LaSR not in phase with LiSR
Turbomesodon praeclarus	3	regular, parallel	rounded trapezoidal to elliptical	LiSR: teardrop-shaped, labially pointed, LaSR: broad elliptical to to rounded rectangular	PRT not in phase with SRT, LaSR not in phase with LiSR

Tab. 2a: Vergleichende Morphologie des Präarticulare und der Präarticularbezahnung bei verschiedenen Taxa von Pycnodonten mit Abrasio lateroapicalis oder Abrasio duplex der Primärreihenzähne. Abkürzungen: **LaSR**: labiale Sekundärreihenzähne, **LiSR**: linguale Sekundärreihenzähne, **LiAT**: linguale akzessorische Zähne, **PRT**: Primärreihenzähne, **SRT**: Sekundärreihenzähne. Datenquellen: s. Tab. 1.

Orientation of transversal axes of primary row teeth	Combined width of secondary row teeth compared to primary row teeth	Width of lingual secondary row teeth compared to labial secondary row teeth	Enamel ornamentation, primary row teeth	Enamel ornamentation, secondary row teeth	Interdental contact	Accessory lingual tooth row present	Rostral teeth form irregular array	Outline of prearticular
Right angle	ca. 100 %	ca. 180 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?)	Spaced	Yes	?	?
Right angle	ca. 60 %	ca. 100 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?)	Spaced	Yes	?	?
110°–120°	ca. 75 %	ca. 120 %	Broad transverse ridge, otherwise smooth (wear?)	Fine wrinkles radiating from central depression	Spaced	Yes	?	Broadly triangular
Right angle	80 %–100 %	ca. 75 %, irregular	Coarse tubercles surroun-ding a smooth, shallow central depression	Coarse tubercles surrounding a smooth, shallow central depression	Spaced	Yes	Yes	Very broadly triangular
Right angle	ca. 75 %	ca. 100 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?)	Spaced	Yes	?	Moderately broad triangular
80°–90°	ca. 75 %	ca. 75 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?)	Spaced	Yes	Yes	Moderately broad triangular
Right angle	ca. 75 %	ca. 60 %–70 %	Smooth (wear?)	Fine wrinkles radiating from central depression	Closely abutting, inter-locking pattern	Yes	Yes	Slender triangular
ca. 110°	ca. 60 %	ca. 80 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?)	Closely abutting, inter-locking pattern	?	?	?
ca. 80°–100°	ca. 100 %	ca. 50 %–60 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?) with central apex	Closely abutting, inter-locking pattern	Yes	Yes	Broadly triangular
ca. 110°	ca. 50 %	ca. 100 %	Smooth (wear?)	Fine wrinkles radiating from central depression	Spaced	?	?	?
ca. 110°	50 %–60 %	ca. 20 %–130 %	Smooth (wear?), with faint circum-vening basal groove	Smooth (wear?), with apical groove	Spaced	?	Yes	Broadly triangular?
ca. 100°–110°	ca. 75 %	ca. 40 %–50 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?). with apical groove	Closely abutting, inter-locking pattern	No	?	Slender triangular
90°	ca. 100 %–110 %	ca. 20 %–130 %	Weak transverse ridge, smooth (wear?)	Weak radial crenulations surrounding apical groove	Closely abutting, inter-locking pattern	Yes	Yes	Broadly triangular
90°	ca. 100 %	ca. 50 %–170 %	Weak transverse ridge, sometime weak radial wrinkling, smooth (wear?)	Radial tubercles surrounding apical groove	Closely abutting, partially inter-locking pattern	Yes	Yes	Very broad, truncated triangular
ca. 90°	ca. 110 %	ca. 110 %	Weak transverse ridge, smooth (wear?)	Very faint transverse ridge, smooth (wear?)	Closely abutting, partially inter-locking pattern	Yes	Yes	Broadly triangular
ca. 90°–100°	ca. 60 %–175 %	ca. 50 %–160 %	Transverse ridge w/ radiating wrinkles, meeting on the ridge to form pseudo- denticu-lation	Coarse radial wrinkles when unworn	Closely abutting, inter-locking pattern	?	Yes	Broadly triangular

Tab. 2a: Comparative morphology of the prearticular and prearticular dentition in various pycnodont taxa exhibiting abrasio lateroapicalis or abrasio duplex on their primary row teeth. Abbreviations: **LaSR**: labial secondary row teeth, **LiSR**: lingual secondary row teeth, **LiAT**: lingual accessory teeth, **PRT**: primary row teeth, **SRT**: secondary row teeth. Data sources: see Tab. 1.

Taxon	Number of tooth rows	Tooth row arrangement	Occlusal outline of primary row teeth	Occlusal outline of secondary row teeth	Transversal arrangement of teeth
Micropycnodon kansasensis	5	regular	Broadly elliptical	Subisometric irregular to subcircular	PRT not in phase with SRT, LiSR interlock with two LaSR
Neoproscinetes africanus	5	regular	Broadly elliptical	LiSR: rounded triangular, LaSR: rounded rectangular	PRT alternate with LiSR, two LaSR per PRT/LiSR
Neoproscinetes penalvai	5	regular	Broadly elliptical to gently spindle-shaped	Subcircular to slightly subisometric irregular	PRT alternate with LiSR, two LaSR per PRT/LiSR
Proscinetes sp. **(Müller 2011)**	5	regular	Broadly elliptical to gently spindle-shaped	Rounded trapezoidal	PRT alternate with LiSR, two LaSR per PRT/LiSR
Proscinetes**?** ***minutus***	5	regular	Rounded broadly rectangular, very slightly arcuate (concave posterior)	LiSR: very small, subcircular, LaSR: irregular-elliptic	Tiny LiSR wedged labially between PRT and lingually between LaSR, LaSR not in phase with PRT
Thurmondella estesi	3	regular	Rounded broadly rectangular to hexagonal	Trapezoidal with straight labial edge and more irregular lingual edge	One SRT per PRT
Turbomesodon arcuatus **comb. nov.**	5	regular	Gently arcuate (convex to concave anterior, concave posterior) with inflated labial ends, teeth increase slightly in length in caudal direction up to the penultimate tooth	LiSR: rounded polygonal, LaSR: rounded trapezoidal	One SRT per PRT, SRT are intercalating with PRT, LaSR intercalating with LiSR
Turbomesodon **cf.** ***arcuatus*** **(northern Germany)**	5	regular	Transversely broad, concave or straight anteriorly, concave posteriorly with inflated labial ends, teeth decrease slightly in length in caudal direction	Elliptical, slightly longitudi-nally elongate	One SRT per PRT, SRT are intercalating with PRT, LaSR intercalating with LiSR
Turbomesodon aff. ***arcuatus*** **(northern Germany)**	5	regular	Transversely broad, concave or straight anteriorly, concave posteriorly with inflated labial ends, teeth of nearly the same length along the row	Subcircular to subisometric rounded polygonal	SRT of irregular length, in avarage slightly shorter and out of phase with PRT
Turbomesodon microdon **comb. nov.**	5	regular	Transversely broad, concave or straight anteriorly, concave posteriorly with inflated labial ends, teeth increase slightly in length in caudal direction up to the penultimate tooth	Subcircular to subisometric rounded polygonal	One SRT per PRT, SRT are intercalating with PRT, LaSR intercalating with LiSR
Turbomesodon relegans	5	regular	Rostralmost teeth rounded trapezoidal, those following caudally are transversely broad, concave or straight anteriorly, concave posteriorly with inflated labial ends	Subcircular to subisometric rounded polygonal, longitudinally elongated	One SRT per PRT, SRT are intercalating with PRT, LaSR not in phase with LiSR

Tab. 2b: Vergleichende Morphologie des Vomers und der Vomeralbezahnung bei Vertretern von Gattungen aus Tabelle 2a (soweit bekannt). Abkürzungen: **LaSR**: labiale Sekundärreihenzähne, **LiSR**: linguale Sekundärreihenzähne, **LiAT**: linguale akzessorische Zähne, **PRT**: Primärreihenzähne, **SRT**: Sekundärreihenzähne. Datenquellen: Fricke (1876), Thurmond (1974), Müller (2011), Cronin & Shimada (2019), Cooper & Martill (2020a) und eigene Daten.

Tab. 2b: Comparative morphology of the vomer and vomeral dentition in members of genera from Table 2a (as far as known). Abbreviations: **LaSR**: labial secondary row teeth, **LiSR**: lingual secondary row teeth, **LiAT**: lingual accessory teeth, **PRT**: primary row teeth, **SRT**: secondary row teeth. Data sources: Fricke (1876), Thurmond (1974), Müller (2011), Cronin & Shimada (2019), Cooper & Martill (2020a), and own data.

Taxon	Combined width of unilateral secondary row teeth compared to primary row teeth	Width of lingual secondary row teeth compared to labial secondary row teeth	Enamel ornamentation, primary row teeth	Enamel ornamentation, secondary row teeth	Interdental contact	Rostral teeth form irregular array	Outline of vomeral trituration surface
Micropycnodon kansasensis	100 %	100 %	Coarse tubercles surrounding a smooth, shallow central depression	Coarse tubercles surrounding a smooth, shallow central depression	Spaced	?	Squared, with rounded rostral and caudal ends, labial sides subparallel, cross-section gently convex.
Neoproscinetes africanus	75 %–80 %*	ca. 80 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?)	Spaced	Yes	Squared, with rounded rostral end, labial sides subparallel, cross-section gently convex.
Neoproscinetes penalvai	80 %–100 %*	ca. 100 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?)	Spaced	?	Narrow subrectangular, with rounded rostral end, labial sides gently converging rostrally, cross-section gently convex.
***Proscinetes sp.* (Müller 2011)**	40 %–50 %**	ca. 70 %–100 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?)	Closely intercalating	?	Narrow triangular, with pointed rostral end, labial sides strongly converging rostrally, cross-section box-shaped angular with the ventrolabial edges facetting the LaSR longitudinally
Proscinetes? minutus	ca. 30 %*	ca. 20 %–25 %	Smooth (wear?)	Smooth (wear?)	Spaced	No	Narrow triangular, with pointed rostral end, labial sides strongly converging rostrally, cross-section gently convex.
Thurmondella estesi	ca. 40 %–60 %	n/a	Smooth (wear?)	Apical pit, otherwise smooth	Closely interlocked, articulating	?	Narrow, elongate triangular, with pointed rostral end, labial sides converging rostrally, cross-section very gently convex
***Turbomesodon arcuatus* comb. nov.**	ca. 60 %–70 %	ca. 100 %–110 %	Weak transverse ridge and radial wrinkles, anterior and posterior margins slightly plicated	Radial wrinkles surrounding apical groove	Closely intercalating	?	Elongate triangular, labial sides converging rostrally, cross-section strongly convex, SRT face ventrolabially
***Turbomesodon* cf. *arcuatus* (northern Germany)**	ca. 50 %	ca. 100 %–110 %	Transverse ridge with tubercles	Very fine tubercles surrounding an apical pit	Closely intercalating	?	Elongate subrectangular, labial margins parallel, execept for the caudalmost region, where they slightly converge
***Turbomesodon* aff. *arcuatus* (northern Germany)**	ca. 50 %–60 %	100 %–110 %	Transverse ridge and radial tubercles or wrinkles	Smooth (wear?)	Spaced	Yes	Elongate subrectangular, labial margins very gently converge in rostral as well as in caudal directions from the widest point slightly caudal to the mid-region
***Turbomesodon microdon* comb. nov.**	ca. 50 %–60 %	ca. 110 %	Weak transverse ridge and weak radial wrinkles, anterior and posterior margins slightly plicated	Radial wrinkles surrounding apical pit	Spaced	?	Longitudinally elliptical, labial sides converge rostrally and caudally, PRT with max. width at about 70%-80% of length. cross-section strongly convex, SRT face ventrolabially
Turbomesodon relegans	ca. 60 %–70 %	ca. 90 %–120 %	Faint transverse ridge otherwise smooth (wear?)	Very fine tubercles surrounding an apical pit	Closely intercalating	?	Probably narrow triangular, caudal region not known

Tab. 2b (Fortsetzung)

Tab. 2b (Continuation)

Abkauung ebenfalls eine Firstrinne erhält und schließlich ganz fehlen kann. Die Ornamentierung entspricht derjenigen der Vomeralbezahnung. Das Usurmuster der mittleren Primärreihenzähne weist eine deutliche Abrasio lateroapicalis auf. Die Sekundärreihenzähne sind kleiner, in der lingualen Reihe sind sie meist breiter als lang, leistenförmig oder tropfenförmig bis oval. Die Zähne der labialen Reihe sind kleiner als diejenigen der inneren Sekundärreihe, isometrischer im Umriss, und meist oval. Die regulären Zahnreihen können sich manchmal im Rostralbereich des Kiefers in ein Feld von kleinen, irregulären, rundlichen Zähnen auflösen.

Das Vorhandensein einer Abrasio lateroapicalis und einer fünfreihigen Vomeralbezahnung engt die Auswahl direkt vergleichbarer Taxa deutlich ein (vgl. auch Tab. 1). Die Gattung *Coelodus* ist ausgeschlossen, da die Typusart, *C. saturnus*, keine Abrasio lateroapicalis aufweist (Poyato-Ariza & Wenz 2002: Abb. 22a). Von den vergleichbaren Taxa weist die Gattung *Turbomesodon* Poyato-Ariza & Wenz, 2004 die größten Übereinstimmungen auf (Tab. 2). Für die Gattung wird in Appendix I eine ergänzende Diagnose für die Morphologie der Bezahnung gegeben, die auf den Informationen artikulierter Exemplare beruht (*T. relegans, T. praeclarus, T. bernissartensis*, Präarticularbezahnung: Poyato-Ariza & Wenz 2004, *T. relegans*, Vomeralbezahnung: Ebert 2016). Die Arten des „*Coelodus*"-Komplexes weisen diese Merkmalskombinationen ebenfalls auf.

Turbomesodon ist vom Kimmeridgium bis zum Barremium aus marinen und nichtmarinen Sedimenten bekannt (Poyato-Ariza & Wenz 2004, Ebert 2016). Vertreter kommen in unterkretazischen lacustrinen Becken in Spanien (Poyato-Ariza & Wenz 2004), Belgien (Traquair 1911, Poyato-Ariza & Wenz 2004), sowie in lagunären bis lacustrinen Ablagerungen von England und Deutschland vor (Woodward 1918, diese Arbeit).

Die Unterschiede der von Woodward (1918) definierten Arten sind häufig subtil und teilweise auch individuell variabel oder erhaltungsbedingt. Allerdings lässt sich durchaus ein Zusammenhang zwischen charakteristischen Morphologien und dem räumlichen

Taxon unrevidiert **Taxon unrevised**	**Autor (erste Erwähnung)** **Author (first mention)**	**Status revidiert (diese Arbeit)** **Status revised (this work)**
'*Coelodus*' sp.	Kriwet (2005)	*Turbomesodon* aff. *arcuatus* comb. nov.
Coelodus arcuatus	Woodward (1918)	*Turbomesodon arcuatus* comb. nov.
Coelodus laevidens	Woodward (1918)	*Turbomesodon laevidens* comb. nov.
Coelodus muensteri	Kemper (1976)	*Turbomesodon* cf. *arcuatus* comb. nov.
Coelodus multidens	Woodward (1918)	*Turbomesodon multidens* comb. nov.
Coelodus sp.	Kriwet (2005)	*Turbomesodon* cf. *arcuatus* comb. nov.
Gyrodus mantellii	Agassiz (1839)	nomen dubium
Gyrodus schusteri	Roemer (1839)	nomen dubium
Pycnodus hartlebeni	Roemer (1841)	nomen dubium
Pycnodus mantelli	Agassiz (1839)	*Turbomesodon microdon* comb. nov.
Pycnodus mantellii	Dunker (1846)	Unbenannte Gattung („*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839))
Pycnodus microdon	Agassiz (1833a)	*Turbomesodon microdon* comb. nov.

Tab. 3: Übersicht über taxonomische Änderungen in dieser Arbeit. Für Details s. Appendix I (S. 52 ff.).

Tab. 3: Overwiew of taxonomic changes in this work. For details see appendix I (p. 52 ff.).

und zeitlichen Vorkommen erkennen. Wie bereits zuvor diskutiert, kann die die taxonomische Verbindung von isolierten Vomeral- und Präarticularbezahnungen problematisch sein. Sie kann nur sicher gelingen, wenn sie in Assoziation gefunden werden. Wahrscheinlich ist sie, wenn in einem Ablagerungsraum nur jeweils ein distinkter Morphotyp beider Elemente auftritt, der *Turbomesodon* zugewiesen werden kann. Wenn diese Umstände nicht gegeben sind, sollten sichere Artzuweisungen auf Exemplare des jeweils erstbeschriebenen Elements beschränkt bleiben, während weitere Arten besser in offener Nomenklatur geführt werden.

Die Aufstellung neuer Taxa sollte nur nach sorgfältigster Abwägung erfolgen. Eine weitergehende alphataxonomische Revision von Woodwards (1918) Arten erscheint notwendig, liegt aber außerhalb des Rahmens dieser Arbeit.

3.4.3 Taxonomie sonstiger Taxa aus der Unterkreide Norddeutschlands

Neben denjenigen, die eine enge Übereinstimmung mit dem englischen „*Coelodus*"-Komplex aufweisen und hier zur Gattung *Turbomesodon* gestellt werden, treten in der norddeutschen Unterkreide auch abweichende Morphotypen auf. Sie repräsentieren verschiedene, teilweise sicher noch unbenannte Taxa, auf die hier weitgehend die offene Nomenklatur angewendet wird (Tab. 3 u. 4, s. Abschnitt 3.5 und Appendizes I und II). Sicher zuweisen lassen sich bislang nur einige Vertreter der Gyrodontidae (s. Kriwet & Schmitz 2005, Taverne 2014), sowie die Gattung Proscinetes im Grenzbereich Tithonium/Berriasium (Struckmann 1880a, Mudroch 2001). Da die restlichen Taxa bislang sowohl alphataxonomisch als auch systematisch nicht zufriedenstellend gefasst werden können, werden sie hier in der palökologischen Diskussion (Abschnitt 4) als „nicht-gyrodontide" gegenüber den proscinetinen und gyrodontiden Pycnodontiformes kategorisiert.

3.5 Pycnodonten-Funde in der norddeutschen Unterkreide

Pycnodontier sind in der unteren Kreide Norddeutschlands nur selten beschrieben worden. Einen Überblick über die geographische und stratigraphische Verbreitung der Funde geben Abb. 5 und 6, sowie Tabelle 4. Die Nummern in eckigen Klammern bei den Fundorten beziehen sich auf die Lokalitäten in Abb. 5 und in Tabelle 4.

3.5.1 Obere Norddeutscher Malm-Gruppe, Münder-Formation (oberes Tithonium bis unteres Berriasium)

Die Münder-Formation (welche den „Serpulit" als oberstes Schichtglied in der klassischen Literatur einschließt) im südlichen Niedersachsen ist eine Einheit mit komplexer lateraler und vertikaler Faziesabfolge, die rasch wechselnde Salinitäten (brachyhalin bis hyperhalin) und ein häufig ökologisch gestresstes Lagunenenvironment wiederspiegelt (z. B. Arp & Mennerich 2008, Wiese & Arp 2013).

[1] – „Osterwald und Deister" (Niedersachsen): „Serpulit", oberes Tithonium oder Unteres Berriasium

„*Gyrodus schusteri*" Roemer, 1839
[Nomen dubium]

Der früheste Bericht über Pycnodonten aus den jurassisch-kretazischen Grenzschichten Norddeutschlands stammt von F. A. Roemer (1839), der ein neues Taxon, *Gyrodus schusteri*, aufstellte.

Von diesem lagen ihm offenbar von einem nicht näher angegebenen Fundort mehrere, mehr oder weniger vollständige, „4 bis 5 Zoll lange" Exemplare vor (Roemer 1839: S. 54). Leider ist die Beschreibung sehr unspezifisch und das verschollene Material wurde nie abgebildet. Auch Dunker (1846) zitiert lediglich

Roemer, ohne weitere Informationen beizutragen. *„G. schusteri"* muss daher als nomen dubium aufgefasst werden. Allerdings lässt die Erwähnung von Zähnen „theils rund, theils länglich nierenförmig, in mehreren Reihen das ganze Maul bedeckend; alle sind hoch, aussen mit einer scharfen Kante und oben mit einer starken Vertiefung versehen, deren Rand fein gekerbt ist" (Roemer loc. cit.) klar erkennen, dass es sich um einen Pycnodonten, eventuell einen Gyrodontiden, handelte.

[2] – Elze (Niedersachsen):
„Serpulit", oberstes Tithonium bis Unteres Berriasium

„Proscinetes"? *radiatus* (Agassiz, 1839)
[Nachweis fraglich]

Agassiz (1844: S. 208) erwähnt „wohlerhaltene Fragmente" dieser Art aus „Schichten die mit dem Purbeck zu parallelisieren sind" aus der Nähe von Elze in der Sammlung von F. A. Roemer. Diese Funde wurden aber von Letzterem niemals erwähnt oder abgebildet. Über ihren Status oder Verbleib ist nichts bekannt. *„P.?" radiatus* tritt in vollständig erhaltenen Exemplaren in der Purbeck Limestone Group (Tithonium-Berriasium) von Südengland auf (Woodward 1918).

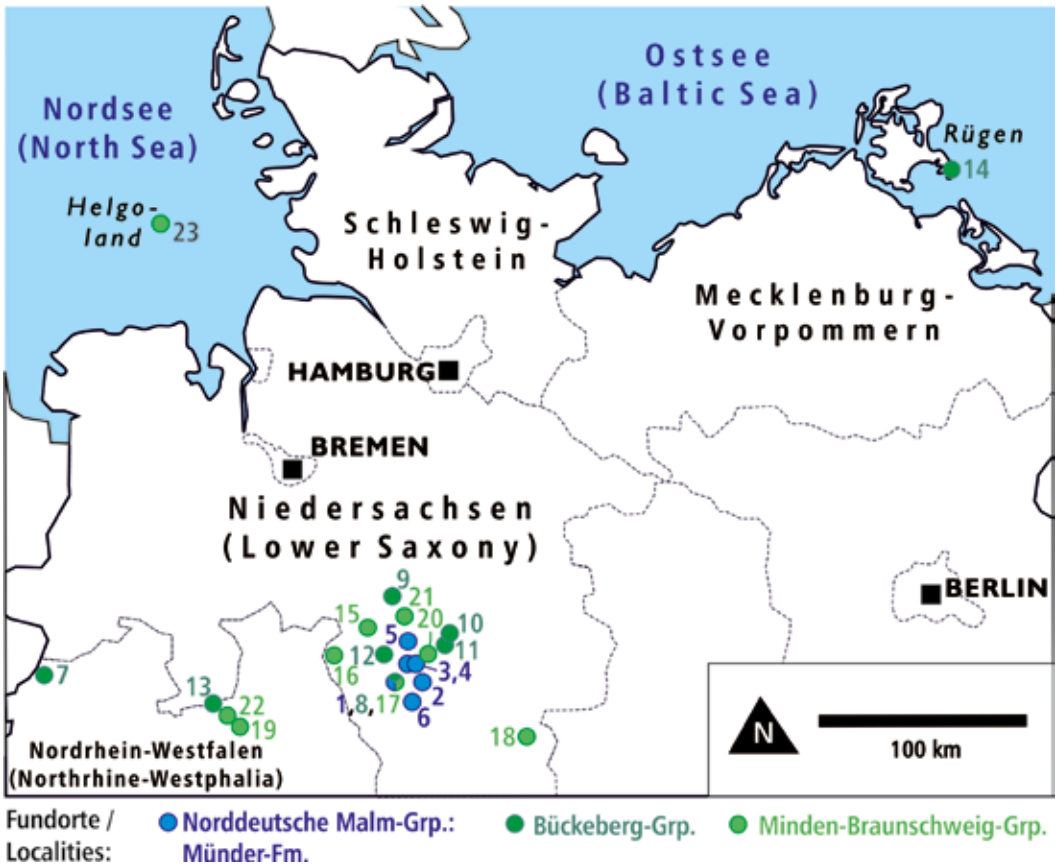


Abb. 5: Fundorte von Pycnodonten in der Unterkreide Norddeutschlands. Zur Erklärung der Nummern s. Textabschnitt 3.5 und Tabelle 4.

Fig. 5: Localities with pycnodonts in the Lower Cretaceous of northern Germany. For explanation of numbers see Table 4.

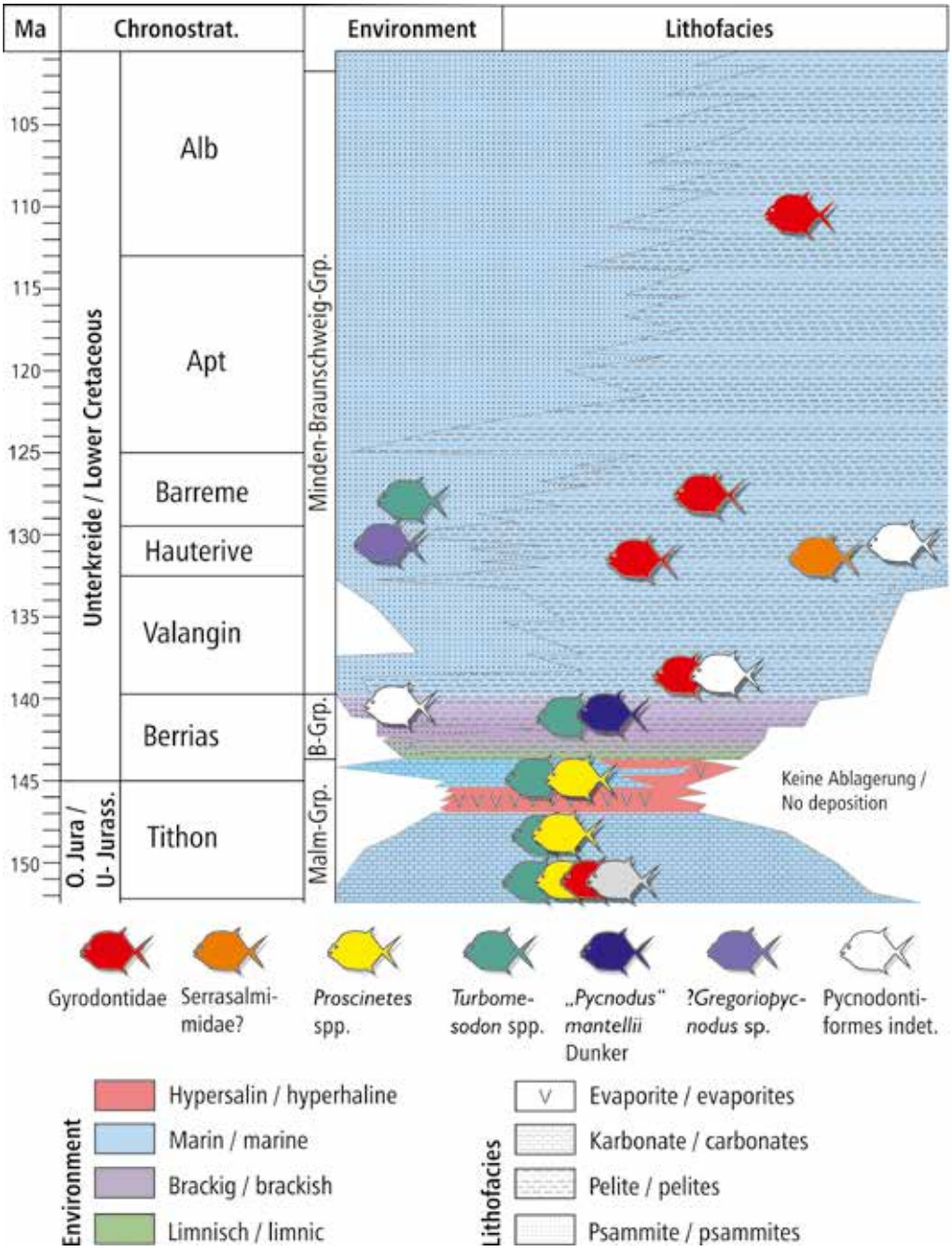


Abb. 6: Stratigraphie, Fazies und Environment von oberem Oberjura und Unterkreide des südlichen Niedersächsischen Beckens (zusammengestellt nach Mutterlose et al. 1995, 1997, Gramann et al. 1997, Mutterlose & Bornemann 2000; Stratigraphie nach Hiss 2018, Mönnig et al. 2018), mit Vorkommen von Pycnodonten.

Fig. 6: Stratigraphy, facies, and environment of the uppermost Upper Jurassic and Lower Cretaceous in the southern Lower Saxony Basin (compiled after Mutterlose et al. 1995, 1997, Gramann et al. 1997; stratigraphy after Hiss 2018, Mönnig et al. 2018), with occurrences of pycnodonts.

[3] – Völksen (Niedersachsen),
[4] – Speckenbrink, Springe (Niedersachsen),
[5] – Hannover-Linden (Niedersachsen):
„Serpulit", oberstes Tithonium bis Unteres Berriasium

Pycnodontiformes indet.
[= *Pycnodus mantellii* sensu Struckmann 1878]

Struckmann (1878: S. 63, 73; 1879: S. 236) erwähnte einige isolierte Pycnodonten-Zähne von diesen drei Lokalitäten, welche er „*Pycnodus Mantellii*" zuordnete. Keine Abbildung oder Beschreibung.

[6] – Thüster Berg, Thüste (Niedersachsen):
Unterer "Serpulit", oberstes Tithonium

Proscinetes cf. *hugii* (Agassiz, 1839)
[= *Proscinetes hugii* sensu Struckmann 1880a]

Proscinetes sp.

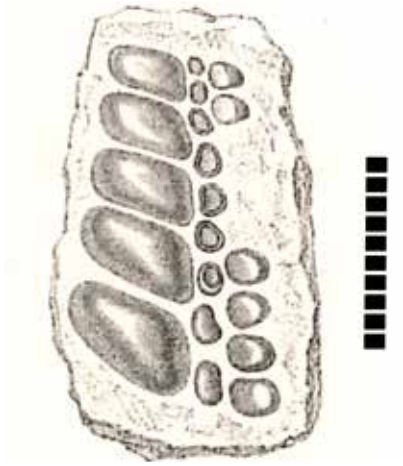


Abb. 7: *Proscinetes* cf. *hugii* (Agassiz, 1839), rechte Präarticularbezahnung, obere Münder-Formation, oberstes Tithonium; Thüster Berg, Südniedersachsen, Norddeutschland. Aus Struckmann (1880a: Taf. III, Abb. 8), der Verbleib des Materials ist unbekannt. Maßstab: 10 mm.

Fig. 7: *Proscinetes* cf. *hugii* (Agassiz, 1839), right prearticular dentition. Upper Münder Formation, uppermost Tithonian; Thüster Berg, southern Lower Saxony, northernGermany. From Struckmann (1880a: pl. III, fig. 8). The whereabouts of the material is unknown. Scalebar: 10 mm.

Turbomesodon aff. *arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov.
[= *Pycnodus mantellii* sensu Struckmann 1880a; = ‚*Coelodus*' sp. sensu Kriwet 2005]

Das von Struckmann (1880a: Taf. III, Abb. 8) als *Proscinetes hugii* identifizierte Präarticulare (Abb. 7), ähnelt Exemplaren dieser, ursprünglich aus dem Kimmeridgium der Schweiz beschriebenen Art (z. B. Agassiz 1839, Kriwet 2005, Müller 2011). Geringfügige Unterschiede bestehen aber im Umriss der Primärreihenzähne, sowie der Proportionen der lateralen Sekundärreihenzähne. Unterschiede bestehen hingegen auch zu der nur wenig jüngeren Art „*Proscinetes*?" *radiatus* aus dem mittleren Berriasium der Purbeck Limestone Group (untere Durlston Formation) von Dorset, England (Woodward 1918: Taf. XIV, Abb. 7–8). Das verschollene deutsche Material wird daher hier als *Proscinetes* cf. *hugii* (Agassiz, 1839) angesprochen. Mudroch (2001: S. 40) listet ebenfalls Zähne von *Proscinetes* sp. von der Lokalität Thüste auf. Die Gattung *Proscinetes* ist bislang nur aus marinen bis brackiglagunären Ablagerungen bekannt.

Das als „*Pycnodus mantellii*" und ‚*Coelodus*' sp. abgebildete Material – ausschließlich Vomeralbezahnungen - wird hier zu *Turbomesodon* aff. *arcuatus* comb. nov. gestellt (Abb. 10, vergleichende Diskussion s. Appendix I.1).

3.5.2 Bückeberg-Gruppe (mittleres bis oberes Berriasium)

Limnische Fazies, lacustrines Environment im unteren Teil mit zunehmend marin-brackischem Einfluss im oberen Teil (e. g. Mutterlose & Bornemann 2000; Berner 2011; Schneider et al. 2019). Die Bückeberg-Gruppe ist in der historischen Literatur als „[nordwestdeutscher] Wealden" bezeichnet.

[7] – Gronau/Westfalen (Nordrhein-Westfalen),
[8] – Osterwald (Niedersachsen),
[9] – Otternhagen (Niedersachsen):
Isterberg-Form., Unteres(?) bis Oberes Berriasium

Turbomesodon cf. *arcuatus* (Woodward, 1918)
[= *Coelodus muensteri* sensu Kemper 1968, 1976; Nyhuis & Herbig 2009a, [b]; = „*Coelodus*" sp. sensu Kriwet 2005]

„*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839)

Als „*Coelodus muensteri*" wurden mehrfach Vomeralbezahnungen abgebildet (Kemper 1968, 1976: Taf. 27, Abb. 7; hier Abb. 9b) und einzelne Zähne (Nyhuis & Herbig 2009a, [2009b]) aus dem oberen Berriasium (Isterberg-Formation, obere Bückeberg-Gruppe) von Gronau/Westfalen erwähnt. Zu diesen Funden gesellt sich eine Vomeralbezahnung gleichen Morphotyps, die Kriwet (2005: Abb. 28C) von einem unbekannten Fundort in der Bückeberg-Gruppe Nordwestdeutschlands als „*Coelodus*" sp. abbildete.

Das Typusmaterial von *Pycnodus munsterii* Agassiz (1839: Taf. 72a, Abb. 29–36, = *Coelodus muensteri* auct.) besteht aus isolierten Zähnen, bzw. einzelnen Zahnreihensegmenten des Präarticulare aus dem Regensburger Grünsand (oberes Cenomanium) von Bayern. Vollständigeres Material (Präarticulare) aus der Typregion bilden Schlosser (in Zittel 1923) und Müller (1985) ab. Weitere fragmentarische Reste wurden von zahlreichen Fundorten mit einer großen stratigraphischen Reichweite vom Valanginium bis zum Cenomanium beschrieben (s. Zusammenfassung bei Schultz & Paunovic 1997). Eine morphologische oder taxonomische Beziehung zu dem Material aus der Bückeberg-Gruppe ist nicht belegbar, zumal die Vomeralbezahnung von *P. munsterii* bislang nicht bekannt ist.

Die Vomera von „*Coelodus muensteri*" aus der Bückeberg-Gruppe ähneln dagegen deutlich dem Typusmaterial von *Turbomesodon microdon* (Agassiz, 1833b) comb. nov. (= „*Pycnodus mantellii*" Agassiz, 1839 partim; vgl. Appendix I.1) und besonders denen von *T. arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov. (Agassiz 1839, 1844; Woodward 1895, 1918). Sie unterscheiden sich von *T. microdon* darin, dass der Vomer bis zu mindestens 9 statt 6–7 Primärreihenzähne trägt. Letztere sind bei dem deutschen Material auch proportional etwas kürzer und breiter als bei *T. microdon* und *T. relegans* (vgl. Ebert 2016: Abb. 20). Das Material der Bückeberg-Gruppe wird hier als *Turbomesodon* cf. *arcuatus* comb. nov. bezeichnet (vgl. Appendix I.1).

Dunker (1846: Tafel XV, Abb. 19, 20) bildete zwei Präarticularbezahnungen aus der oberen Bückeberg-Gruppe vom Osterwald und aus Otternhagen bei Neustadt am Rübenberge als *Pycnodus mantellii* ab (Abb. 14a–b), merkte allerdings an, dass sie sich deutlich von dem Material der Art (sensu Agassiz 1839, 1844) aus England (hier: *Turbomesodon microdon* comb. nov.) unterscheiden. Dunkers Material ist wahrscheinlich verloren, aber eine vergleichbare Primärzahnreihe liegt aus Gronau/Westfalen vor (in Privatbesitz, Nyhuis & Herbig [2009b: Abb. 11]). Sie repräsentieren vermutlich ein unbeschriebenes Taxon, dessen Beziehungen zu sympatrischen Arten von Turbomesodon allerdings ungeklärt bleiben müssen. Es wird hier provisorisch als „*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839) bezeichnet (s. Appendix I.2). Sehr ähnliches Material liegt auch aus der etwa gleichaltrigen Purbeck Limestone Group vor (Woodward 1918: Taf. XIII, Abb. 3; vgl. auch Abb. 14c, Appendix I.1).

[10] – Sehnde und [11] – Wätzum (Niedersachsen):
Fuhse-Form., Oberes Berriasium
[12] – Barsinghausen-Egestorf (Niedersachsen):
Obere Isterberg-Form., Oberes Berriasium
[13] – Barenberg bei Borgholzhausen (Nordrhein-Westfalen):
Oesede-Formation oder Isterberg-Form, Oberes Berriasium

[14] – Lobber Ort, Rügen (Mecklenburg-Vorpommern):
„Wealden", Berriasium

Pycnodontiformes indet.

[= *Pycnodus hartlebeni* sensu Roemer 1874; = *Pycnodus mantellii* sensu Struckmann 1880b; = *Gyrodus mantellii* sensu Dunker 1846]
Roemer (1874: S. 346) erwähnte Zähne eines Pycnodonten, den er ohne nähere Begründung *Pycnodus hartlebeni* Roemer, 1841 (s. 3.5.3) zuwies, aus der Fuhse-Formation von Sehnde bei Hannover. Struckmann (1891) und Gramann (in Jordan 1959) erwähnen ohne Abbildung oder Beschreibung das Vorkommen isolierter Zähne von Pycnodonten aus der gleichen Einheit, ebenfalls von Sehnde und Wätzum. Struckmann (1880b: S. 63) listet ein „Fragment eines Unterkiefers" von „*Pycnodus Mantellii* Ag." aus der oberen Isterberg-Formation von Egestorf am Deister auf. Abbildungen oder Beschreibung fehlen aber. Dunker (1846: S. 67) nennt ohne Abbildung „sehr kleine Zähne" von „*Gyrodus Mantellii* Ag.", einem nomen dubium (vgl. Appendix I.1), aus dem „Barrenhäuser Gebirge unfern Werther in Westphalen" (Barenberg bei Borgholzhausen). Ansorge (1990: S. 141, Abb. 18) bildet zwei nicht näher bestimmte isolierte Zahnkronen aus einer erratischen Scholle von Rügen ab. Das Ursprungsgebiet liegt vermutlich im Ostseebecken zwischen Rügen und Bornholm (Dänemark).

3.5.3 Minden-Braunschweig-Gruppe (Valanginium-Albium)

Marine Ablagerungen, vorwiegend tonig oder mergelig im Beckenzentrum, mit grobklastischen Einträgen an den Beckenrändern und lokal Karbonaten (z. B. Mutterlose 1997, Mutterlose & Bornemann 2000). Das Environment war flachmarin, teilweise lagunär (s. Abschnitt 3.6 für Details).

[15] – Sachsenhagen (Niedersachsen):
Stadthagen-Fm., unteres Valanginium

Pycnodontidae? indet.

Frerichs (2017: Taf. 34) bildet ein relativ vollständiges Exemplar (Privatsammlung Meyer, Flossen und vorderer Schädel fehlen) eines Pycnodonten aus der tonigen, marinen Fazies des unteren Valanginiums von Sachsenhagen ab. Eine Beschreibung liegt nicht vor, die Abbildungen lässt abgerundete anteroventrale Kielschuppen, eine peltate Beschuppung (sensu Nursall 1996), eine niedrig-fliehende vordere Rückenlinie und eine kurze, hohe Körperscheibe erkennen. Von der Bezahnung ist nichts bekannt. Es handelt sich wahrscheinlich um einen Pycnodontiden, die Zugehörigkeit zu den Gyrodontiden kann ausgeschlossen werden.

[16] – Müsingen (Niedersachsen):
Stadthagen-Fm., mittleres Valanginium

Gyrodus sp.

Ein relativ vollständiges, kleines Exemplar (GZG o. Nummer) aus einer sideritischen Konkretion, dass Teile des Schädels und der Körperscheibe erhalten hat (Abb. 8). Die Bezahnung kann nicht beobachtet werden. Eine vollständige Beschuppung mit punctat-reticulaten Schuppen, das Vorhandensein eines reduzierten Präopercular-Fortsatzes am Hyomandibulare und die Abwesenheit von Ganoin auf Schuppen und Schädelknochen sind diagnostische Merkmale der Gattung *Gyrodus* Agassiz, 1833b (Lambers 1991, Gouiric-Cavalli et al. 2019). Ähnlichkeiten bestehen vor allem zu *G. hexagonus* (de Blainville, 1818) (s. Lambers 1991). Eine umfassende Bearbeitung bleibt einem späteren Zeitpunkt überlassen.

[17] – Osterwald (Niedersachsen):
Salzgitter-Fm., Grenzlerburg-Subfm., Unteres Hauterivium

„Pycnodus hartlebeni“ Roemer, 1841
[Nomen dubium]

Aus dem küstennahen „Hils-Konglomerat“ (unteres Hauterivium) vom „Osterwald“ beschrieb F. A. Roemer (1841) *Pycnodus hartlebeni*. Leider bildete er das verlorene Material – offenbar eine Präarticularbezahnung - nicht ab und die Beschreibung lässt keine weitere Einordnung zu. H. Roemer (1874) erwähnte das gleiche Taxon, ebenfalls ohne Abbildung oder Beschreibung, aus der oberen Bückeberg Gruppe von Sehnde, Niedersachsen.

[18] – Langenberg bei Oker (Niedersachsen): Stadthagen-Fm., Unteres Hauterivium

Polygyrodus? sp.
[= aff. *Gyrodus*? sp., sensu Kriwet & Schmitz 2005]

Eine abgekaute Vomeral-Bezahnung (MB. f. 7133, Kriwet & Schmitz 2005: Abb. 2g) deren Zähne eine ähnliche Morphologie wie bei *Gyrodus* aufweisen, sich aber von dieser Gattung durch proportional kleinere Zähne der lingualen Sekundärreihe, sowie ein umlaufendes, verdicktes Cingulum unterscheidet. Ein ähnli-



Abb. 8: *Gyrodus* sp., weitgehend vollständiges Exemplar (GZG o. Nummer). Stadthagen-Formation, mittleres Valanginium; Müsingen, Südniedersachsen, Norddeutschland. Maßstab: 10 mm.

Fig. 8: Gyrodus sp., nearly complete specimen (GZG uncat.). Stadthagen Formation, middle Valanginian; Müsingen, southern Lower Saxony, northern Germany. Scale bar: 10 mm.

ches Cingulum weisen auch die Zähne eines rechten Präarticulares aus einem glazialen Unterkreidegeschiebe der Ostsee (MB. f. 7233, Kriwet & Schmitz 2005: Abb. 2h, genauer Fundort nicht angegeben) auf. Letzteres unterscheidet sich von *Gyrodus* durch das Vorhandensein von fünf voll entwickelten Zahnreihen. Die Zähne der marginalen labialen Reihe weisen allerdings einen stark elliptischen Umriss und einen ausgeprägten labialen Apex wie bei *Gyrodus* auf (s. Kriwet & Schmitz 2005).

Die Morphologie dieser Bezahnungen – besonders der des Vomers – ist derjenigen von *Polygyrodus cretaceus* (Agassiz, 1844) ähnlich, einer Art aus dem Turonium Englands, die von Vullo et al. (2017) als basales Mitglied zur Familie Serrasalmimidae gestellt wird. Unterschiede bestehen in der regelmäßigeren Anordnung der Zahnreihen auf dem Präarticulare und den deutlicher ausgeprägten Apices der labialen Zahnreihe. Bei den Serrasalmimidae handelt es sich um eine Schwestergruppe der Gyrodontidae (s. Vullo et al. 2017).

[19] – Hengeberg bei Halle/Westfalen (Nordrhein-Westfalen):
Osning-Fm., Unteres Hauterivium

Gregoriopycnodus? sp.

Präarticular-Bezahnung (NAMU ES/kru-10972, Abb. 1e, 15, Beschreibung und Details s. Appendix II). Das Material stammt aus einem konglomeratischen Feinsandstein mit marinen Invertebraten (Althoff [1931]), welcher auf Aufarbeitung im flachmarine Ablagerungsbedingungen hinweist. Die Altersstellung wird durch das Vorkommen von *Endemoceras* sp. bestätigt (Kemper et al. 1978, Mutterlose 1995).

[20] – Engelbostel (Niedersachsen):
Stadthagen-Fm., Hauterivium

Gyrodus sp.

Fragmentarische Präarticular-Bezahnung (NLMH 102.972, s. Kriwet & Schmitz 2005: Abb. 2b).

[21] – Sarstedt (Niedersachsen):
Stadthagen-Fm., Unteres Barremium

Gyrodus sp.

Rechte Präarticular-Bezahnung (NLMH 102.971, s. Kriwet & Schmitz 2005: Fig. 2a).

[22] – Große Egge bei Halle/Westfalen (Nordrhein-Westfalen):
Osning-Fm., Unteres Barremium

Turbomesodon? sp.
[= *Coelodus* sp., sensu Schmitz 2003]

Schmitz (2003: Abb. 4.4–4.8) bildet mehrere Einzelzähne von Pycnodonten aus dem unteren Barremium des „Osningsandsteins" vom Steinbruch „Große Egge" als *Coelodus* sp. ab. Vor allem ein Primärreihenzahn des Vomers (Schmitz loc. cit.: Abb. 4.5) ähnelt deutlich denen von Turbomesodon microdon comb. nov. (s. Appendix I), unterscheidet sich von letzterem allerdings darin, dass sowohl der Vorder- als auch der Hinterrand konkav gebogen ist. Vermutlich ist auch dieses Material in die Nähe der Gattung *Turbomesodon* zu stellen (*Turbomesodon*? sp.).

[23] – Helgoland (Schleswig-Holstein):
Peine-Fm. Unteres Aptium

Paramesturus stuehmeri Taverne, 1981

Weitgehend vollständiges Exemplar (Holotypus), s. Taverne (1981, 2014).

4 Diskussion

4.1 Diversitätsmuster der Pycnodonten in Oberjura und Unterkreide NW-Deutschlands

Die Pycnodonten-Faunen der verschiedenen Faziesräume im Oberjura und der Unterkreide Norddeutschlands weisen eine Beziehung zwischen den Taxa-Vergesellschaftungen und Diversität einerseits und den jeweiligen Umweltbedingungen andererseits auf (Abb. 6). Diese Beobachtung steht in Übereinstimmung mit der ökologischen Sensitivität der Pycnodontiformes (vgl. Poyato-Ariza 2005).

Pycnodontiformes erreichten ihr Diversitätsmaximum in Norddeutschland im vollmarinen unteren Kimmeridgium bis unteren Tithonium. Mindestens sechs Gattungen (mit möglicherweise mehr Arten, z. B. Münster 1846, Fricke 1876, Mudroch & Thies 1996, Thies & Mudroch 1996, Mudroch 2001, Licht & Reich 2007, Kriwet 2008, Licht 2009, 2011, 2013, Licht et al. 2015) umfassen sowohl Gyrodontiden und Proscinetinen, als auch Taxa, die keiner der beiden Gruppen zugewiesen werden können. Im Untertithonium (Holzen-Formation) weist Mudroch (2001) noch mindestens vier Gattungen nach, darunter *Gyrodus* sp. und *Proscinetes* sp., sowie „*Coelodus*" spp. Dazu kommt „*Eomesodon granulatus*" (Münster, 1846) (MB. f.7134, Kriwet 2005: Abb. 36A). Ab dem mittleren Tithonium (Eimbeckhausen-Formation) reduzierte sich diese Vielfalt abrupt auf eine einzelne Gattung (*Proscinetes*, vgl. Brauns 1874, Struckmann 1887, Mudroch 2001) und an der Tithonium/Berriasium-Grenze (Münder-Formation) treten zwei Gattungen (*Proscinetes* und *Turbomesodon*) auf (s. Abschnitt 3.5.1).

Das nicht-marine Berriasium lieferte zwei Gattungen (*Turbomesodon* und eine unbenannte Gattung, s. Abschnitt 3.5.2 und Appendix I.1). Mit dem Wiedereinsetzen der marinen Fazies im Untervalanginium verblieb die Diversität der Pycnodontiformes auf einem niedrigen Niveau. Bis zum Hauterivium ist sie fast ausschließlich von Gyrodontiden dominiert, doch kam auch mindestens ein nicht-gyrodontides Taxon im Untervalanginium von Sachsenhagen vor (s. Abschnitt 3.5.3). Gyrodontiden treten bis zum Aptium weiterhin in der Beckenfazies auf und werden ab dem Hauterivium/Barremium in der Randfazies durch ein nicht-gyrodontides Taxon ergänzt (*Gregoriopycnodus*? sp., s. Appendix II), sowie um ein Taxon, bei dem es sich möglicherweise um einen basalen Serrasalmimiden oder einen spezialisierten Gyrodontiden handelt (*Polygyrodus*? sp.).

4.2 Umweltbedingungen als potenzielle Kontrollfaktoren der Diversität

Die auffälligen Unterschiede in der Zusammensetzung und Diversität der Pycnodonten-Faunen im Oberjura im Gegensatz zur Unterkreide Norddeutschlands erfordern eine Analyse der möglicherweise zugrunde liegenden Ursachen.

Cawley et al. (2020) schlagen vor, dass die Paläozoogeographie mariner Pycnodonten durch die Wassertemperatur bestimmt wurde und die Gruppe auf warme, tropische Gewässer beschränkt war. Diese Autoren postulieren, dass die Verbreitung über die Breitengrade mit klimatisch gesteuerten Änderungen der Wassertemperatur oszillierte.

Während es im Verlauf des Juras ein Bestandteil der Tethys-Peripherie war, nahm das Niedersächsische Becken ab der Unterkreide eine verbindende Position in einer Meeresstraße ein, welche das Nordmeer mit dem Tethys-Ozean verband (z. B. Kemper & Wiedenroth 1987, Mutterlose 1992, 1997, Mutterlose & Bornemann 2000, Stollhofen et al. 2008). Klima und Meeresoberflächentemperatur waren im Oberjura im allgemeinen warm-tropisch (z. B. Gröcke et al. 2003, Bergman et al. 2004), weisen allerdings ab dem Kimmeridgium eine signifikante Abkühlung der Wassertemperaturen auf (z. B. Bergman et al. 2004), welche bei gleichzeitig hohen Lufttemperaturen zu

einer lokalen Aridisierung und zunehmender Ausbildung von Evaporiten an der Jura/Kreide-Grenze führte (z. B. Abbink et al. 2001, Föllmi 2012, Grabowski et al. 2020). Die basale Kreide wird gesamtklimatisch als etwas kühler, mit zunehmenden Niederschlägen charakterisiert (z. B. Bergman et al. 2004, Föllmi 2012, Kujau et al. 2013, Meissner et al. 2015) und für das Valanginium wurde sogar ein Temperaturabfall postuliert, welcher das Wachstum von Poleiskappen ermöglichte (z. B. Price & Mutterlose 2004). Neuere Untersuchungen haben dieses Modell ausdifferenziert und gehen von einem thermal geschichteten Wasserkörper im Niedersächsischen Becken zumindest für das Hauterivium-Barremium aus, in welchem warmes Oberflächenwasser von kühlerem Bodenwasser getrennt ist (Mutterlose et al. 2010, 2012). In jedem Fall reflektieren die Dominanzmuster tethyaler, beziehungsweise borealer Faunen und Mikrofloren ein Fluktuieren der marinen Wassertemperatur in der Unterkreide (z. B. Mutterlose 1992, Mutterlose & Bornemann 2000, Mutterlose et al. 2009a, Stollhofen et al. 2008). Dennoch fielen die Temperatur zumindest in einigen Bereichen des Niedersächsischen Beckens in der Unterkreide nicht unter ein Niveau, welches für Pycnodonten tolerierbar war.

Ein wesentlicher Unterschied in marinen Environments der Unterkreide gegenüber solchen des Oberjura lag dagegen in der Vielfalt und Verfügbarkeit von Habitaten: Das Oxfordium und frühe Kimmeridgium in Norddeutschland sind durch die weite Verbreitung von Korallenriffen charakterisiert, die später während der Kimmeridgium-Transgression durch sauerstoffreiche, hochproduktive, offenmarine Karbonatrampen abgelöst wurden (z. B. Leinfelder 2001, Stollhofen et al. 2008). Solche Environments, im Zusammenspiel mit einer kleinräumigen, komplexen Beckenstruktur (Stollhofen et al. 2008), stellten eine große Vielfalt von Habitaten bereit (Lagunen, Riffe, Becken usw.), welche ihrerseits die Diversifikation der Pycnodonten unterstützten (Licht 2013, Licht et al. 2015). Im Kontrast dazu ist das Valanginium bis Aptium durch relativ gleichförmige, siliziklastisch dominierte, flachmarine Environments gekennzeichnet. Diese weisen episodisch restriktive Beckenkonfigurationen sowie thermale und chemische Stratifikation mit dys- bis anoxischen und hypersalinaren Bodenwasser-Bedingungen auf (z. B. Kemper & Zimmerle 1978, Mutterlose & Bornemann 2000, Mutterlose et al. 2009b, Pauly et al. 2013, Möller & Mutterlose 2014). Abgesehen von einigen transgressiven Phasen (z. B. Michael & Pape 1971, Seibertz & Vodrážka 2014) fehlen riffähnliche Habitate nahezu völlig. Dementsprechend ist die Verbreitung von Makrobenthos – die Hauptnahrungsquelle der Pycnodonten (Kriwet 2001) – in tieferen, stagnierenden Beckenbereichen fleckenhaft (z. B. Klein & Mutterlose 1998); dies begrenzte die bewohnbaren Habitate auf den Wasserkörper oberhalb der Chemokline. Solche Flachwasserbereiche dehnten sich während transgressiver Phasen aus (besonders im frühen Valanginum und frühen Hauterivium). Sie waren besonders vorteilhaft für die Ausweitung von küstennahen, durchlüfteten und topographisch strukturierten Warmwasser-Habitaten (z. B. Michael & Pape 1971) und damit für Pycnodonten. Offenbar förderten diese Bedingungen die Ansiedlung von nicht-gyrodontiden Pycnodonten (z. B. *Gregoriopycnodus*? sp. und *Turbomesodon*? sp.) in solchen Randbereichen im frühen Valanginium und vor allem im Hauterivium-Barremium. Gyrodontiden waren – als einzige Pycnodonten – dagegen in der Lage, während der ganzen Unterkreide im küstenferneren Beckenbereich zu existieren, wie ihr beständiger Nachweis in der Tonfazies nahelegt. Dies steht im Einklang mit ihrer stärker pelagischen Lebensweise und weiten paläogeographischen Verbreitung in der Unterkreide (Kriwet & Schmitz 2005).

Vollkommen anders stellten sich dagegen die Umweltbedingungen im Intervall vom oberen Tithonium bis zum Ende des Berriasiums dar. Ein globaler Meeresspiegelabfall (Miller et al. 2005), in Verbindung mit einem Aridisierungsschub (Abbink et al. 2001), führ-

ten zu weit verbreiteter Regression und der Ausbildung von hypersalinen Bedingungen in tieferen Bereichen des Niedersächsischen Beckens ab dem mittleren Tithonium (Eimbeckhausen-Formation). Das frühe Berriasium ist durch ein komplexes Muster von hypersalin-evaporitischen, lagunären, flachmarinen und lacustrinen Environments gekennzeichnet (z. B. Herrmann & Kunz 1999, Arp & Mennerich 2008, Wiese & Arp 2013, Schneider & Kürschner 2016), die sich in häufig palökologisch gestressten Gemeinschaften mit stark schwankenden Diversitäten widerspiegeln. Diese Phase wird von einer stark reduzierten Diversität der Pycnodonten-Fauna auf nur zwei Gattungen begleitet (die Diversität könnte etwas höher gewesen sein, wenn man die unbestätigten Angaben von Römer [1839] und Agassiz [1844] einbezieht, s. Abschnitt 3.5.1). Darüber hinaus war ihr Auftreten – gemeinsam mit dem von anderen Actinopterygiern und Selachiern – wahrscheinlich auf wenige Horizonte beschränkt (Mudroch 2001). Im kontinentalen Bereich wird das Klima als warm-arid im oberen Tithonium, ab dem obersten Tithonium bereits zunehmend humid interpretiert (z. B. Schneider & Kürschner 2016). Die Faziesentwicklung setzte sich im Berriasium mit der Entstehung eines Süßwassersees im Niedersächsischen Becken fort, der ab dem späten Berriasium episodisch Verbindungen mit dem Nordmeer und erhöhte Salinitäten aufwies (z. B. Schneider et al. 2019). *Turbomesodon* cf. *arcuatus* und ein weiteres, Taxon, *„Pycnodus" mantellii* (sensu Dunker 1846, treten in dieser Zeit auf. Zumindest manche Arten von *Turbomesodon* waren sehr tolerant in Bezug auf die Umweltbedingungen und kamen sowohl in marinen, als auch in brackischen und Süßwasser-Ökosystemen vor. Die Abfolge der Pycnodonten-Faunen in Norddeutschland spiegelt sich in derjenigen des Wessex-Beckens von Südengland wieder, wo marine Ablagerungsbedingungen des Oberjura zu Beginn des Berriasiums in lagunäre und Süßwassersedimente der Purbeck Limestone Group übergehen (Batten 2002). Obwohl deutlich diverser als diejenige des niedersächsischen Beckens, ist auch die Pycnodonten-Fauna Südenglands reich an *Turbomesodon* spp. und Proscinetinen (Woodward 1918 und Appendix I.1).

Verbreitung und Diversität der Pycnodonten in Oberjura bis Unterkreide Norddeutschlands wurden offenbar durch Habitatverfügbarkeit und -vielfalt beeinflusst und damit mehr durch Schwankungen des Meeresspiegels als durch klimatische Entwicklungen. Ungünstige Milieubedingungen verengten die Diversität auf *Turbomesodon* spp. (in Lagunen und Seen), sowie Mitglieder der Proscinetinae (in Lagunen) und Gyrodontidae (im offenmarinen Bereich), die toleranter gegenüber extremeren Umweltbedingungen waren.

Cavin et al. (2020) schlagen vor, dass zumindest einige Taxa der Pycnodontiformes im Verlauf der Ontogenie zwischen marinen und Süßwasserhabitaten wanderten. Das Material aus Deutschland ist nicht ausreichend um diese Hypothese zu stützen oder zu widerlegen. Das wahrscheinliche Vorhandensein identischer Taxa (*Turbomesodon arcuatus, „Pycnodus" mantellii* Dunker, 1846) im Wessex-Becken, welches wahrscheinlich vom Niedersächsischen Becken hydrographisch isoliert war, unterstützt zumindest die Möglichkeit, dass diese Arten anadrom gewesen sein könnten.

5 Zusammenfassung

- Das Vorkommen von Pycnodontiformes in der Unterkreide Norddeutschlands besteht mit wenigen Ausnahmen nahezu ausschließlich aus isolierten Zähnen und Bezahnungen, der Nachweis erstreckt sich aber über eine breite Vielfalt verschiedener Faziesräume.
- Die Pycnodonten-Faunen des Oberjuras und der Unterkreide Norddeutschlands zeigen stark wechselnde Muster in Häu-

figkeit des Materials und taxonomischer Diversität. Ein Diversitätsmaximum wird im Unterkimmeridgium erreicht, gefolgt von einem starken Abfall im Tithonium. Eine geringe Anzahl an Taxa trat im Niedersächsischen Becken während des lagunär-limnischen Intervalls des Berriasiums auf. Die Valanginium-Transgression stellte nicht die Diversität des Juras wieder her. Die Pycnodonten-Fauna bleibt auf wenigdiverse, seltene Nachweise, vor allem von Gyrodontiden, beschränkt. Nicht-gyrodontide Arten, darunter möglicherweise ein basaler Serrasalmimide, traten gelegentlich in küstennahen Flachwasserregionen auf, besonders während transgressiver Phasen (Hauterivium-Barremium).

- Die Verfügbarkeit und Diversität potenzieller Habitate wird als wesentliche steuernde Faktoren für die Häufigkeit und Vielfalt der Pycnodonten vermutet.
- Ein Vergleich zahlreicher Taxa zeigt, dass die Anordnung der Abrasionfacetten auf den Zähnen der Primärreihe des Präarticulares – in Kombination mit anderen morphologischen Merkmalen – ein begrenztes aber nützliches taxonomisches Signal bietet. Eine Terminologie für verschiedene Abrasionsmuster wird vorgeschlagen.
- Insgesamt werden 16 Merkmale der Bezahnung von Pycnodonten vorgeschlagen, die eine taxonomische Aussagekraft haben können, allerdings müssen diese immer als Merkmalskombinationen betrachtet werden und können Einschränkungen bezüglich der individuellen, ontogenetischen oder pathologischen Variabilität unterliegen.
- Merkmalskombinationen der Bezahnung werden hier herangezogen, um eine Reihe von Taxa aus der nicht-marinen Unterkreide von England und Deutschland, die bisher zur Gattung „*Coelodus*“ gestellt wurden, der Gattung *Turbomesodon* zuzuweisen. Dieser Artenkomplex könnte zu stark aufgesplittert sein, allerdings kann das basierend auf dem erhaltenen Material nicht entschieden werden und die Arten werden hier weitgehend in ihrer historischen Definition aufgefasst.
- Taxonomische Anpassungen (Appendix I) betreffen die Arten *Turbomesodon arcuatus* comb. nov., *Turbomesodon laevidens* comb. nov., *Turbomesodon microdon* comb. nov. und *Turbomesodon multidens* comb. nov.. *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839 ist eine taxonomische Chimäre und ein nomen dubium. Teile des Typusmaterials bilden allerdings den Typus des älteren, validen Synonyms „*Pycnodus*“ *microdon* Agassiz, 1833a [= *Turbomesodon microdon*]. Material aus dem Tithonium-Berriasium Norddeutschlands, welches zu „*Pycnodus mantellii*“ und *Coelodus* spp. gestellt wurde, wird hier teilweise *Turbomesodon* cf. *arcuatus* und *T.* aff. *arcuatus* zugewiesen. Ein weiterer Morphotyp, der nicht sicher zu *Turbomesodon* gestellt werden kann und wahrscheinlich eine neue Gattung repräsentiert, wird hier provisorisch als „*Pycnodus*“ *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839) bezeichnet. *Gyrodus schusteri* Roemer, 1839 und *Pycnodus hartlebeni* Roemer, 1841 sind nomina dubia – Material und Abbildung fehlen und die Beschreibungen sind nicht hinreichend für eine taxonomische Einstufung.

6 Dank

Die Fotos für die Abbildungen 9c, 11, 12b–d und 13 stammen aus dem Data Portal des Natural History Museums, London (*https://data.nhm.ac.uk*, Scott & Smith 2014) und sind © The Trustees of the Natural History Museum, London. Sie werden unter einer Creative Commons (CC-BY) Lizenz verwendet.

Dank geht an C. de Jong, DMFE, Enschede, A. Gehler, GZG, Göttingen und M. Keiter, NAMU, Bielefeld, für die Unterstützung bei der Untersuchung oder Ausleihe von Material. M. Keiter verdanke ich auch weitere Informationen zur Osning-Formation und die redaktionelle Bearbeitung dieses Beitrags. Für Unterstützung und Diskussionen danke ich

auch S. Sachs, NAMU, Bielefeld und C. Nyhuis, Gronau/Westfalen, sowie B. Kähler, Bielefeld, für seine geduldige Unterstützung beim Layout des Artikels.

7 Abridged English version

7.1 Introduction

Pycnodontiformes Berg, 1937 are a highly diverse and derived group of actinopterygian fishes that occur from the Upper Triassic through the Paleogene in various facies realms (marine and non-marine) across the globe. Complete specimens are comparatively rare and confined to favorable preservational circumstances, the majority of finds consists of diverse isolated tooth crowns and tooth "batteries" on dentigerous skeletal elements. The taxonomy of these elements is fraught with difficulties although they often exhibit distinct morphologies.

Pycnodontiformes are relatively rare in the Lower Cretaceous of northern Germany and have recently mostly been described from argillaceous marine strata of the Lower Saxony Basin (e. g. Kriwet & Schmitz 2005). Their overall rareness indicates a considerable loss of diversity compared to the rich pycnodontiform communities of the Late Jurassic (e. g. Fricke 1876, Licht 2011, Licht et al. 2015) from the same region. Additionally, the record from the interbedded, non-marine Berriasian succession (historically known as "Serpulit" and "German Wealden facies") has rarely been discussed.

Herein, the record of pycnodontiform fishes from the Lower Cretaceous of northern Germany is reviewed and compiled. Of special interest thereby is a "species group" that is solely based on isolated dentitions and mostly referred in the literature since the mid-19th century to the "collective genus" *Coelodus* Heckel, 1854. Although its alphataxonomy cannot be resolved fully due to a widespread lack of overlapping material, its distribution patterns are of interest and of paleoecological significance. An approach to analyze the systematic relationships of these taxa is undertaken by evaluating the distribution of dentition-related character combinations.

7.2 Methods and terminology

7.2.1 Terminology

The anatomical and morphological terminology follows Poyato-Ariza & Wenz (2002), Kriwet (2005), and Gouiric-Cavalli et al. (2019). As noted by Gouiric-Cavalli et al. (2019), the lateral projection of the prearticular of pycnodonts, traditionally identified as coronoid process, is not homologous to the coronoid process in other vertebrates. This term is therefore only used provisionally. The tooth positions are described according to Fig. 1a–b.

In many pycnodont taxa, the teeth show characteristic wear-facets, the location and orientation of which are variable (Fig. 2). Their morphologies depend on the anatomical positioning of the vomer and prearticular – of the trituration surfaces – in relation to each other (e. g. Thurmond 1971). The most typical patterns can be observed on facets which show a moderate degree of wear: if the teeth are only gently worn, they are largely missing, if the abrasion is in a late stage, the tooth crown is so much abraded that distinct facets cannot be identified. As the intensity of wear increases rostrally in pycnodont dentitions, the most clear and characteristic wear-facet patterns can be expected in the mid-region of the primary tooth row. Here the following types of wear pattern can be distinguished:

- Apical abrasion (abrasio apicalis): the wear-facet is present only on the dental apex and does not include the whole surface of the dental crown. By localized wear mostly a circular, crater-shaped pit or elongate groove develops. These indentions can be located centrally or eccentrically (Fig. 2a).

- Lateroapical abrasion (abrasio lateroapicalis): the wear-facet develops on the lateral (labial) surface of the tooth or in the transition between the apical and lateral surfaces. It produces a surface which is inclined to the main trituration surface of the tooth-crown. In the most extreme, it can be oriented vertical, parallel to the lateral surface of the tooth (Fig. 2b).
- Duplex abrasion (abrasio duplex): abrasio apicalis and abrasio lateroapicalis occur synchronously – two wear facets develop on the trituration surface. They are separated by a more or less pronounced ridge of less worn tooth enamel (Fig. 2c).
- Uniform abrasion (abrasio uniformis): No distinct facets are present. The occlusal surface of the teeth is uniformly abraded and lacks most or any of morphological differentiation.

7.2.2 Morphometry

Morphometric measurements were acquired with the biometric application ImageJ v. 1.8.0_172 (Rasband 1997–2018) on a high resolution digital image.

7.2.3 Collection acronyms

BGS – Geological Museum collection, British Geological Survey, London, United Kingdom; **DMFE** – De Museum Fabriek, Enschede, The Netherlands; **GZG** – Geoscience Museum, Geoscience Centre, University of Göttingen, Germany; **MB** – Museum für Naturkunde, Berlin, Germany; **NAMU** – Naturkunde-Museum Bielefeld, Bielefeld, Germany; **NHM** – Natural History Museum, London, United Kingdom.

7.2.4 Anatomical Abbreviations

'CP' – "Coronoid process"; **ITA** – irregular rostral tooth array; **LaAT** – labial accessoric teeth; **LaSR** – labial secondary row tooth / teeth; **LiAT** – lingual accessoric teeth; **LiSR** – lingual secondary row tooth / teeth; **PrArt** – prearticular; **PRT** – Primary row tooth / teeth; **SRT** – Secondary row tooth / teeth: **V** – Vomer.

7.3 Abrasion patterns as utility for the taxonomic assessment of isolated pycnodont dentitions

The position and orientation of wear facets reflect as a proxy the three-dimensional arrangement and kinematics of the jaw apparatus in pycnodontiforms (e. g. Cornuel 1879, Thurmond 1971, 1974, Kriwet 2001). The vomer is uniformly vertically oriented and the dental "battery" on its ventral side forms a horizontal main trituration surface, accompanied laterally by more or less ventrolateral facing, secondary trituration surfaces, that are formed by the secondary tooth rows. This apparatus occludes against the trituration surfaces of the right and left prearticulars, that are inclined to a varying degree against the sagittal plane. The location of the most intensive contact – and therefore the position and orientation of abrasion facets – between the teeth of the upper and lower jaws depends on the degree of inclination of the prearticulars. The reconstucted jaw musculature in pycnodonts indicates a primarily occlusal adduction, added by a variable amount of shear in rostrocaudal and lateromedial directions (Thurmond 1971, Kriwet 2001). A passive movement of the jaw elements against each other was enabled in some taxa by a flexible, kinetic articulation of the right and left mandibular rami along the symphysis (Thurmond 1974)

A simple abrasio apicalis indicates that the lower jaw was oriented horizontally and its rami were akinetically articulated with each other (Fig. 3a). The main component of movement was occlusal with a small horizontal share. An elongation of the wear facet indicates a more dominant horizontal component of movement, either in rostrocaudal or in lateromedial direction.

An abrasio lateroapicalis results from mandibular rami that are inclined relatively to the sagittal plane resulting in an occlusion of the vomeral trituration surface with the apicolateral edges of the primary row teeth in the prearticulars (e. g. Cornuel 1879, Müller 2011, Fig. 3b). This wear produces the typical facet. The angle formed by the facet with the main occlusal surface of the tooth provides a proxy for the angle of mandibular inclination. As the mandibles also were articulated largely akinetically in this morphotype, the lingual area of the primary row teeth was affected only in late stages of wear by abrasion (transition to abrasio uniformis).

In the case of an abrasio duplex the jaws were similarly arranged then in the abrasio lateroapicalis but the mandibular rami articulated flexible and elastically along the symphysis with each other (Fig. 3c). As a result, the vomeral dentition sequentially contacted first the apicolateral edge and then – following a spreading of the lower jaws – the apicomedial surface of the primary row teeth during each occlusion cycle. The maximum transversal spreading angle was attained during full occlusion (Thurmond 1974). This constructional morphology resulted in a passive labiolingual shear of the mandibular teeth against the vomeral teeth, followed by apical shear at maximal occlusion.

An abrasio uniformis results either from a uniform abrasion due to an increased horizontal shear component or from progressive wear in the late stages of all abrasion patterns.

7.4 Phylogenetic and taxonomical significance of abrasion patterns

A considerable number of phylogenetic analyses of the Pycnodontiformes has been published over the last three decades (e. g. Nursall 1996, Poyato-Ariza & Wenz 2002, Poyato-Ariza 2003, Kriwet 2005, Ebert 2016, 2019, Vullo et al. 2017, Kölbl-Ebert et al. 2018, Cawley & Kriwet 2018, Cawley et al. 2019), resulting in quite variable topologies of the internal relationships of the group. Especially in derived taxa (family Pycnodontidae Agassiz 1833a) the phylogenetic position is highly variable, even if the analyses are based on comprehensive and complete materials.

Most datasets include information on the dentitions; however, these data vary in detail and specification. Often the characters are quantitative in nature, e. g. the number of teeth in a certain row or the number of tooth rows on a specific jaw element.

Mapping the distribution of tooth abrasion patterns across a selection of phylogenetic hypotheses (Fig. 4) shows that these are obviously homoplastic and acquired independently in several clades. In none of these hypotheses, a distinct abrasion pattern can be isolated as synapomorphy for any group above the level of genus. A possible exemption represents the abrasio duplex that is – among completely preserved taxa – so far known only in the proscinetines *Proscinetes* spp. (see Kriwet 2005: figs. 25a, 35c, 46) and *Neoproscinetes* spp. (see Poyato-Ariza 2003, Cooper & Martill 2020a). This may indicate that some taxa so far only known from isolated dentitions (*Proscinetes texanus* [Gidley, 1913], "*Pycnodus*" *comminuens* Hay, 1916, "*Coelodus*" *inaequidens* Woodward, 1893, "*Coelodus*" *cantabrigensis* Woodward, 1893, "*Coelodus*" *syriacus* Hussakof, 1916 and "*Pycnodus*" *maliensis* Longbottom, 1984, see Table 1) are in a close phylogenetic relationship to the Proscinetinae Poyato-Ariza & Wenz, 2002.

Otherwise, an apical abrasion pattern of the prearticular primary row teeth is the most common (Table 1) and probably plesiomorphic for the Pycnodontiformes. The abrasio uniformis represents an endmember in all abrasion histories and has no taxonomic significance. Aside from these conclusions, the distribution of the abrasion patterns is disperse and does not reveal a phylogenetic signal. On the other hand, they provide – similar to the number of tooth rows per dentigerous element – a good starting point for a multivariate comparison of dental morphologies.

A comparison of various qualitative and quantitative characters in combination in many cases allows for promising alphataxonomic assignments. Such assignments are valuable for diversity analyses, as well as for studies of palecological, paleozoogeographical and paleoclimatological questions, even if the assumptions on the phylogeny of higher systematic clades remain uncertain.

7.5 Dental characters with potential alphataxonomic significance

Taxonomic identification of isolated pycnodontiform dentitions can be challenging. Some morphologies apparently have a homoplastic status at the level of genera or higher systematic units. Indeed, some taxa show very specific, apomorphic dental characters (e. g. Poyato-Ariza & Wenz 2002, Poyato-Ariza 2003, Kriwet 2005, 2008, Poyato-Ariza & Bèrmudez-Rochas 2009, Stumpf et al. 2017, Vullo et al. 2017, 2018, Cawley et al. 2018, Gouiric-Cavalli et al. 2019, Cooper & Martill 2020a, b). The situation is complicated by potential ontogenetic and individual variation, the extent of which is mostly not assessed. Accordingly, the taxonomic value of isolated dentitions depends on individual cases and cannot be approved or rejected on a global scale.

The characters discussed below always have to be assessed in their entirety, as up to now no isolated character has been identified to be apomorphic, but synapomorphies may be identified by character combinations. It is also of importance to notice the ontogenetic status of the material. if possible, because ontogenetic variation may affect the dentition in various aspects, including the number of teeth per row (increasing with later ontogenetic stages).

A particular challenge is the identification of disarticulated complementary jaw elements in a single taxon. If complete specimens are not available this can only be achieved tentatively. The best criterion is the presence of common morphological traits in the corresponding elements of more complete comparative specimens. Additionally, a low diversity with only one discrete morphotype per type of element is supportive to assume them to belong to a single species.

1. Type of abrasion pattern: see discussion above.
2. Maximum number of tooth rows in a distinct region of the jaw: This character appears to be stable in many taxa, as long as discrete tooth rows can be identified (unlike those with irregular dental arrays, e. g. *Iemanja palma*). Accessoric tooth rows should be excluded from the count as their presence is probably subject to individual variation (see position 11). Additionally, an ontogenetic variability is possible, especially in taxa with many and/or irregular tooth rows especially on the prearticular.
3. Arrangement of the tooth rows along the dentigerous element: In most cases the tooth rows extend rostrocaudally along the entire bone. However, in some taxa additional rows are sequentially added in caudal direction (e. g. on the prearticular of *Micropycnodon kansasensis*, see Dunkle & Hibbard 1945), or may not be present along the whole length of the jaw element. Another possibility are alternating patterns, in which teeth or tooth pairs of different rows alternate with each other (e. g. on the vomer in the genera *Proscinetes* Gistel, 1848 and *Neoproscinetes* Figuereido & Silva Santos, 1987).
4. Outline of the teeth in occlusal aspect: It can be e. g. circular, ovate, elliptical, (rounded-)rectangular, trapezoidal, sigmoidal, triangular, hexagonal, polygonal or irregular (e.g. Figs. 1c–e). Also of importance is the degree of heterodonty. Parts of the dentition may be affected by indiviual, ontogenetic and especially pathological variation, however, the basic patterns seem to be reasonably stable in taxa with well-defined tooth rows.
5. Outline of the teeth in lateral aspect: This

aspect is commonly modified by abrasion and has to be employed with caution with regard to its taxonomical significance. However, some taxa show elaborate morphologies, that remain discernible even under protracted wear (e. g. *Gyrodus Agassiz*, 1833b: s. e. g. Kriwet 2005, Kriwet & Schmitz 2005; Serrasalmimidae Vullo, Cavin, Khalloufi, Amaghzaz, Bardet, Jalil, Jourani, Khaldoune & Gheerbrant, 2017, *Piranhamesodon* Kölbl-Ebert, Ebert, Bellwood & Schulbert, 2018).

6. Transversal arrangement of teeth: In some taxa the teeth form regular rows or patterns in which every tooth of the primary row opposed a certain number of teeth from the accompanying secondary rows – they form regular transversal rows (e. g. Fig. 1d). Otherwise, the sequence of the rostrocaudal tooth rows are "out of phase" with each other, and there are no continuous transversal rows across the prearticulars (e. g. Fig. 1e).
7. Orientation of longitudinal axis of teeth in relationship to the sagittal plane of the jaws. In taxa with anisometric tooth shapes, the transversal axis of the teeth can be oriented at variable angles to the sagittal plane of the jaws (e. g. oblique orientation in *Anomoeodus* Forir, 1887, almost rectangular orientation e. g. in *Coelodus* Heckel, 1854).
8. Size relations among teeth of the same dentigerous element: The relationship in size e. g. between primary and secondary row teeth can be informative; variations in the anatomical position, as well as on individual and ontogenetic levels need to be taken into consideration.
9. Ornamentation of tooth enamel: Ornamentation of the enamel occurs in a broad range of morphotypes and is interpreted to bear taxonomical signals (e. g. Woodward 1918, Kriwet & Schmitz 2005, Stumpf et al. 2017, Vullo et al. 2018). Ornamentation can take the form of tubercles, wrinkling, striation, ridges, grooves, and others. It is important to consider that ornamentations are optimally preserved only on unabraded teeth and immediately started to degrade with the onset of wear until total obliteration (e. g. Kriwet 2005). Structures that are produced by abrasion – e. g. transversal grooves on ridges – need to be distinguished from enamel ornamentation. The absence of ornamentation cannot be regarded as a taxonomical argument, as this condition is always present in progressive wear stages.
10. Contact between adjacent teeth: In some taxa the teeth are separated by spaces (e. g. in the Prearticular of *Macromesodon* Blake, 1905, see Zittel 1887). In others the tooth-crowns articulate partly or fully with each other (e. g. Fig. 1c).
11. The presence of accessoric tooth rows: Irregular rows of mostly small and undifferentiated teeth are often present along the prearticular symphysis (e. g.), at the base of the "coronoid process" (e. g. *Macromesodon*, see Zittel 1887) or, less commonly, interspersed in between vomeral tooth rows (e. g. *Proscinetes* sp., see Müller 2011: fig. 4g–h). Their presence versus complete absence could be a taxonomic signal, however, their individual expression is subject to a high degree of variation.
12. Dissolution of regular tooth rows in the rostral region of the prearticular and/or vomer: In some taxa the regular tooth rows pass rostrally into an array of irregular, smaller teeth (e. g. *Neoproscinetes penalvai*, see Poyato-Ariza 2003, *Turbomesodon* spp., see Poyato-Ariza & Wenz 2004 and Fig. 13). This character is subject to high individual variation and the presence of these small teeth probably represent a second generation of replacement teeth growing in the course of ontogeny or after trauma (Cooper & Martill 2020a, b). On the other hand, the presence of such irregular dental arrays covering substantial parts of the jaws can be a taxonomically valuable character (e. g. in *Arthrodon* Sauvage, 1880; see Kriwet 2008, unnamed taxon of Licht 2011).

Locality no.	Locality	Taxon	Chrono-stratigraphy	Litho-stratigraphy	Environment/ Facies	Material/Comments	References
1	Osterwald?, Deister?, Lower Saxony	"*Gyrodus schusteri*" Roemer, 1839 [nom. dub.]	Uppermost Tithonian – lower Berriasian	Malm Group, Münder Fm. („Serpulit")	Marine-lagoonal	Supposedly complete specimens, neither figured nor described	Roemer (1839)
2	Near Elze, Lower Saxony	"*Proscinetes?*" radiatus (Agassiz, 1839)	Uppermost Tithonian – lower Berriasian	Malm Group, Münder Fm. („Serpulit")	Marine-lagoonal	„Well preserved fragments" collected by F. Roemer, not figured nor described, dubious record.	Agassiz (1844), see also Dunker (1846)
3	Völksen, Lower Saxony	Pycnodontiformes indet.	Uppermost Tithonian – lower Berriasian	Malm Group, Münder Fm. („Serpulit")	Marine-lagoonal	Teeth	Struckmann (1878, as *Pycnodus mantellii*)
4	Speckenbrink near Springe, Lower Saxony	Pycnodontiformes indet.	Uppermost Tithonian – lower Berriasian	Malm Group, Münder Fm. („Serpulit")	Marine-lagoonal	Teeth	Struckmann (1878, as *Pycnodus mantellii*)
5	Hannover-Linden	Pycnodontiformes indet.	Uppermost Tithonian – lower Berriasian	Malm Group, Münder Fm. („Serpulit")	Marine-lagoonal	Teeth	Struckmann (1878, as *Pycnodus mantellii*)
6	Thüste, Lower Saxony	*Proscinetes* cf. *hugii* (Agassiz, 1839)	Uppermost Tithonian	Malm Group, Münder Fm. („Serpulit")	Marine-lagoonal	Prearticular dentition	Struckmann (1880a as *Microdon hugii*)
		Proscinetes sp.				Teeth	Mudroch (2001)
		Turbomesodon aff. *arcuatus* (Woodward, 1918)				Vomeral dentitions	Struckmann (1880a, as *Pycnodus mantellii*), Kriwet (2005, as '*Coelodus*' sp.)
7	Gronau/Westfalen, Northrhine-Westphalia	"*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839)	Middle to upper Berriasian	Bückeberg Group, Isterberg Fm.	Lacustrine-brackish	Fragmentary prearticular dentition	Nyhuis & Herbig [2009b]
		Turbomesodon cf. *arcuatus* (Woodward, 1918)				Vomeral dentition, isolated teeth	Kemper (1968, 1976, as *Coelodus muensteri*), Nyhuis & Herbig (2009a, [2009b], as *Coelodus muensteri*)
8	Osterwald, Lower Saxony	"*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839)	Middle to upper Berriasian	Bückeberg Group, Isterberg Fm.	Lacustrine (-brackish?)	Prearticular dentition	Dunker (1846)
9	Otternhagen, Lower Saxony	"*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839)	Middle to upper Berriasian	Bückeberg Group, Isterberg Fm.	Lacustrine (-brackish?)	Prearticular dentition	Dunker (1846)
	Unknown locality, northern Germany	*Turbomesodon* cf. *arcuatus* (Woodward, 1918)	Middle to upper Berriasian	Bückeberg Group, Isterberg Fm.	Lacustrine (-brackish?)	Vomeral dentition	Kriwet (2005, as '*Coelodus*' sp.)
10/ 11	Sehnde and Wätzum, Lower Saxony	Pycnodontiformes indet.	Upper Berriasian	Bückeberg Group, Fuhse Fm.	Lacustrine-brackish	Isolated teeth	Struckmann (1891), Gramann (in Jordan 1959)

Tab. 4: Vorkommen und Bestimmung der Pycnodonten der norddeutschen Unterkreide (die Nummern beziehen sich auf Abb. 5).

Tab. 4: Occurrence and identification of the pycnodonts from the Lower Cretaceous of northern Germany (the numbers refer to Fig. 5).

Locality no.	Locality	Taxon	Chrono-stratigraphy	Litho-stratigraphy	Environment/ Facies	Material/Comments	References
12	Egestorf, Lower Saxony	Pycnodontiformes indet.	Upper Berriasian	Bückeberg Group, upper Isterberg Fm.	Lacustrine-brackish	Fragmentary prearticular dentition	Struckmann (1880b, as *Pycnodus mantellii*)
13	Barenberg near Borgholzhausen, Northrhine-Westphalia	Pycnodontiformes indet. [*Gyrodus mantellii* Agassiz, 1839 in Dunker 1846]	Berriasian	Bückeberg Group, Oesede Fm. or Isterberg Fm.	Lacustrine (-brackish?)	Isolated teeth	Dunker (1846)
14	Lobber Ort, Island of Rügen, Mecklenburg-Vorpommern	Pycnodontiformes indet.	Berriasian	Unnamed unit	Lacustrine (-brackish?)	Isolated teeth, material was glacially transported from offshore Baltic Sea	Ansorge (1990)
15	Sachsenhagen, Lower Saxony	?Pycnodontidae indet.	Lower Valanginian	Minden-Braunschweig Group, Stadthagen Fm.	Shallow marine, argillaceous	Nearly complete specimen, lacking fins and parts of skull, in private collection, undescribed	Frerichs (2017)
16	Müsingen, Lower Saxony	*Gyrodus* sp.	Middle Valanginian	Minden-Braunschweig Group, Stadthagen Fm.	Shallow marine, argillaceous	Nearly complete specimen, undescribed	This work (Fig. XX)
17	Osterwald, Lower Saxony	Pycnodontiformes indet. ["*Pycnodus hartlebeni*" Roemer, 1841, nom. dub.]	Lower Hauterivian	Minden-Braunschweig Group, Salzgitter Fm.	Shallow marine	Prearticular? dentition, not sufficiently described, not figured	Roemer (1841)
18	Langenberg near Oker, Lower Saxony	*Polygyrodus*? sp.	Lower Hauterivian	Minden-Braunschweig Group, Salzgitter Fm., Grenzlerburg Mbr.	Shallow marine, carbonatic	Vomeral dentition	Kriwet & Schmitz (2005, as *Gyrodus*? sp.)
19	Halle/Westfalen	*Gregoriopycnodus*? sp.	Lower Hauterivian	Osning Fm.	Shallow marine, sandy	Prearticular dentition	This work (Figs. 1e, 15)
20	Engelbostel, Lower Saxony	*Gyrodus* sp.	Hauterivian	Minden-Braunschweig Group, Stadthagen Fm.	Shallow marine, argillaceous	Fragmentary prearticular dentition	Kriwet & Schmitz (2005)
21	Sarstedt, Lower Saxony	*Gyrodus* sp.	Lower Barremian	Minden-Braunschweig Group, Stadthagen Fm.	Shallow marine, argillaceous	Prearticular dentition	Kriwet & Schmitz (2005)
22	Große Egge, Halle/Westfalen, Northrhine-Westphalia	?*Turbomesodon* sp.		Osning Fm.	Shallow marine, sandy	Isolated teeth	Schmitz (2003)
23	Heligoland Island, Schleswig-Holstein	*Paramesturus stuehmeri* Taverne, 1981	Lower Aptian	Minden-Braunschweig Group, Peine Fm.	Shallow marine, argillaceous	Fragmentary specimen	Taverne (1981, 2014)
	"Baltic Sea" (details unknown)	*Polygyrodus*? sp.	Lower Cretaceous	From Pleistocene glacial erratics	Marine(?)	Prearticular dentition	Kriwet & Schmitz (2005)

Tab. 4 (Fortsetzung)

Tab. 4 (Continuation)

13. Number of teeth in the dentalosplenial and the premaxillary and
14. morphology of the teeth in the dentalosplenial and the premaxilla.
15. Presence of a vestigial tooth in the maxillary. Characters 13 to 15 are stable between taxa.
16. Morphology of the dentigerous elements: The morphology of the jaw elements can vary between taxa and be useful to distinguish between species and genera (e. g. Cooper & Martill 2020b). At higher systematic levels homoplasy can be expected.
17. Number of teeth per tooth row: This character is strongly influenced by ontogeny (e. g. Cawley et al. 2019) and has probably only a very little use as taxonomical signal.

In conclusion 16 of 17 characters of the dentition are recognized to have a potential taxonomical significance. It becomes clear, however, that care must be provided for potential individual and ontogenetic variability and that meaningful diagnoses will rely on character combinations rather than on isolated features.

7.6 The systematic position of the „*Coelodus*“ complex in the Lower Cretaceous of western and Central Europe

7.6.1 “*Coelodus*” as a “collective taxon”

Jurassic-Cretaceous pycnodont taxonomy is strongly based on the well preserved and abundant specimens from Konservat-Lagerstaetten of the Upper Jurassic in Germany and France (e. g. Wagner 1851, Thiollière 1852, Lambers 1991, Poyato-Ariza & Wenz 2002, Kriwet 2005, Ebert 2013, 2016, 2019). In contrast, the majority of the pycnodont diversity from the Lower Cretaceous is known predominantly from isolated dentitions only. This is especially true for the Tithonian-Berriasian Purbeck Limestone Group of Southern England, that yielded a few complete though poorly preserved pycnodonts and numerous isolated dentitions, reflecting a rather broad morphological diversity. The taxonomic framework for this material has been established mainly by Woodward (1895, 1918), following pioneering work by Agassiz (1833b, 1839, 1844). It remained largely static since, although some authors pointed out inconsistencies (e. g. Forey & Sweetman 2011, Sweetman et al. 2014). Due to the temporal proximity and partly similar facies, this material is of interest for the study of German Lower Cretaceous pycnodonts. The Purbeck Limestone Group shares with the German Berriasian several other vertebrate taxa (e. g. crocodyliforms and turtles; Salisbury et al. 1999, Karl et al. 2007), indicating a close close palaeozoogeographic connection between both realms.

As a result of the revisions by Woodward (1895, 1918), most pycnodont species that have been described from the Purbeck Limestone Group, as well as from the overlying non-marine Wealden Supergroup (Valanginian – Aptian), have been referred to the genus *Coelodus* Heckel, 1854. *Coelodus* was originally erected for the type species, *C. saturnus* Heckel, 1854 from Cenomanian marine strata of Slovenia (Heckel 1854, 1856). Similarities in the dental arrangement of the prearticulars led in the following 150 years to a plethora of mostly Cretaceous species referred to this genus (summary e. g. in Schultz & Paunovic 1997). However, Poyato-Ariza & Wenz (2002) restricted *Coelodus* to its type species, the only one that is known from complete specimens.

As it will be shown below, Woodward’s (1918) complex of „*Coelodus*“ species from the non-marine Lower Cretacous of southern England (“*C. mantellii*” [Agassiz, 1839], *C. arcuatus* Woodward, 1918, *C. laevidens* Woodward, 1918, *C. multidens* Woodward, 1918) instead has the closest affinities to the genus *Turbomesodon* Poyato-Ariza & Wenz, 2004.

As species included in this complex have been previously cited also from the non-marine Lower Cretaceous of northwestern Germany (e. g. Dunker 1846, Struckmann 1880a, Kemper 1976, Kriwet 2005), a discussion of its

status is also of direct interest to the interpretation of the record from the geographic region here under study.

7.6.2 Taxonomic assessment of the Lower Cretaceous "*Coelodus*" complex

All species referred by Woodward (1895, 1918) to *Coelodus* share some characters of the dentition, that were used until the end of the 20th century to assign them to this "genus", notwithstanding a huge temporal, geographical, and morphological spread (see Schultz & Paunovic 1997).

As far as known, the vomer in these species exhibits a pentaserial dentition. The teeth of the primary row are transversely broad and short, occasionally slightly arcuate, concave in caudal direction. The lateral ends are often enlarged, giving the primary row teeth a slightly dumbbell-shaped outline. They bear a strong, sharp transversal ridge that becomes grooved along its crest with prograding abrasion and vanishes completely in final stages of abrasion. Other ornamentation is restricted to weak crenulation or radial wrinkling. Teeth of the secondary rows of the vomer are distinctly smaller, subcircular to polygonal and arranged in two rows, that do not alternate or interlock with the teeth of the primary row.

The prearticular dentition consists of four tooth rows, the most lingual of which is only formed by a few, accessory, irregular-circular small teeth, that can be completely absent. The primary row teeth are transversely broad and short, mostly rounded-rectangular, occasionally rounded-trapezoidal in outline. If not worn too intensively, they mostly bear a transversal ridge that can develop a crest groove from increasing wear before it is completely obliterated. The wear pattern shows a distinct lateroapical facet in the middle primary row teeth. The teeth of the secondary rows are smaller, those of the lingual row are mostly transversely broad and short or drop-shaped to ovate. The teeth of the labial secondary row are smaller then those of the lingual row, more isometric in outline and mostly ovate. In the rostral region of the prearticular the regular tooth rows can transform into an array of small, irregular, subcircular teeth.

The presence of an abrasio lateroapicalis and of a pentaserial vomeral dentition narrows down the range of comparable taxa (Tab. 1). The genus *Coelodus* can be excluded, as the type species, *C. saturnus*, does not bear an abrasio lateroapicalis (Poyato-Ariza & Wenz 2002: fig. 22a). The best concordance exists to the genus *Turbomesodon* Poyato-Ariza & Wenz, 2004 (Tab. 2). The diagnosis of the genus is emended by dental characters in Appendix I.1 based on those species from which complete specimens are known (Prearticular: *T. relegans, T. praeclarus, T. bernissartensis*, see Poyato-Ariza & Wenz 2004; Vomer: *T. relegans*, see Ebert 2016). The species of the "*Coelodus*" complex from the Lower Cretaceous tie in to this diagnosis.

Turbomesodon ranges from the Kimmeridgian through the Barremian in marine as well as in limnic settings (Poyato-Ariza & Wenz 2002, Ebert 2016). It occurs in the Lower Cretaceous in lacustrine basins in Spain (Poyato-Ariza & Wenz 2004), Belgium (Traquair 1911, Poyato-Ariza & Wenz 2004) and in lagoonal to lacustrine environments of England and Germany (Woodward 1918, this work).

The differences among these species as defined by Woodward (1918) are often subtle and probably partly related to preservation and individual variability. On the other hand, in many cases there appears to be a relationship between distinct morphology and the distribution in time and space.

As discussed above, the referral of isolated vomeral and prearticular dentitions and vice versa can be challenging. It can only be deemed fully reliable if both are found in close association. It can be considered probable if only one distinct morphotype in both elements are present within a stratigraphic and palaeogeographic realm that is referrable to *Turbomesodon*. If such circumstances cannot be provided, the identification of

species should be restricted to specimens of the element type that were described in the first, while other species are better treated in open nomenclature. Utmost care should be applied to the erection of new taxa. A further alphataxonomic revision of Woodward's (1918) species is desirable but is outside the scope of this work.

7.7 Taxonomic assessment of other taxa from the Lower Cretaceous of Germany

Aside from those specimens that are similar to taxa from the English "*Coelodus*" complex and referred herein to the genus *Turbomesodon*, other morphotypes of pycnodonts occur in the Lower Cretaceous of northern Germany. They represent various, partly yet unnamed taxa, to which in the scope of this work open nomenclature is applied (Tables 3 and 4, Appendices I-II). Sound systematic assessments can only be made for some members of Gyrodontidae (see Kriwet & Schmitz 2005, Taverne 2014), and the genus Proscinetes from deposits at the Tithonian/Berriasian boundary (Struckmann 1880a, Mudroch 2001). As the remaining taxa cannot be assessed satisfactorily, they are categorized in the palaeoecological discussion (Section 5.9) as "non-gyrodontid" versus proscinetine and gyrodontid pycnodontiforms, respectively.

7.8 Pycnodonts from the Lower Cretaceous of northern Germany

Table 4 and Figs. 5–6 provide a summary of all known records of pycnodonts from the Lower Cretaceous of Germany. For more details and comments see section 3.5.

7.9 Palaeoecological aspects

7.9.1 Diversity patterns

The pycnodontiform assemblages in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of northern Germany exhibit a relationship between taxonomic composition and diversity on the one hand and the environment on the other hand (Tab. 4, Fig. 6). This observation is in concordance with the ecological sensitivity of pycnodontiforms (Poyato-Ariza 2005).

Pycnodontiforms reached their highest diversity in northern Germany in the fully marine lower Kimmeridgian to lower Tithonian. A minimum of six genera (representing potentially even more species, e. g. Münster 1846, Fricke 1876, Mudroch & Thies 1996, Thies & Mudroch 1996, Mudroch 2001, Licht & Reich 2007, Kriwet 2008, Licht 2009, 2011, 2013, Licht et al. 2015) are present, including proscinetines, gyrodontids, as well as taxa not belonging to either of both subclades. Mudroch (2001) still found a minimum of four genera in the lower Tithonian (Holzen Formation), including *Gyrodus* sp., *Proscinetes* sp. and "*Coelodus*" spp. This record may be added by "*Eomesodon granulatus*" (Münster, 1846) (MB f.7134, Kriwet 2005: fig. 36A). From the middle Tithonian (Eimbeckhausen Formation) onwards, this diversity abruptly diminished to a single genus (*Proscinetes*, see Brauns 1874, Struckmann 1887, Mudroch 2001), and near the Tithonian/Berriasian boundary two genera of proscinetines (*Proscinetes* and *Turbomesodon*) were present.

The non-marine Berriasian yielded one to two genera (*Turbomesodon* cf. *arcuatus* and an unnamed taxon, see Appendix I). With recurrence of the marine facies in the lower Valanginian the diversity of pycnodontiforms remained low. It is nearly exclusively dominated by gyrodontids up to the Hauterivian, although at least one non-gyrodontid taxon was present in the lower Valanginian. Gyrodontids proceed to be present in the distal basin facies up into the Aptian but are supplemented by non-gyrodontids again

in marginal facies from the Hauterivian/ Barremian onwards (e. g. *Gregoriopycnodus*? sp. s. Appendix II), including a potential basal member of Serrasalmimidae or alternatively a highly derived gyrodontid (*Polygyrodus*? sp.).

7.9.2 Environmental factors potentially controlling pycnodontiform diversity

The striking differences in the composition and diversity of pycnodontiform assemblages from the Upper Jurassic and marine Lower Cretaceous, respectively, of northern Germany require an inquiry into the potentially underlying causes.

Cawley et al. (2020) suggested that the palaeozoogeography of marine pycnodonts was controlled by water temperatures, confining the group to tropical warm waters. These authors postulate that the latitude range oscillated according to climate-related changes in water temperatures in the marine realm. While it was associated during most of the Jurassic to the Tethyan Realm, the Lower Saxony Basin occupied from the Lower Cretaceous onwards a nexus position as part of the seaway that connected the Boreal Sea with the Tethys Ocean (e. g. Kemper & Wiedenroth 1987, Mutterlose 1992, 1997, Mutterlose & Bornemann 2000, Stollhofen et al. 2008). The Late Jurassic climate and sea-surface temperatures in the study areas are generally accepted as to be warm-tropical (e. g. Gröcke et al. 2003, Bergman et al. 2004), however, with a significant cooling of surface water temperatures from the late Kimmeridgian onwards (e. g. Bergman et al. 2004), that led together with contemporaneous warm to hot air temperatures to a regional aridification and increased development of evaporites near the Jurassic-Cretaceous boundary (e. g. Abbink et al. 2001, Föllmi 2012, Grabowski et al. 2020). The lowermost Cretaceous has been characterized as a phase of cooler climate with increasing precipitation (e. g. Bergman et al. 2004, Föllmi 2012, Kujau et al. 2013, Meissner et al. 2015) and for the Valanginian even a drop in marine temperatures has been inferred that led to a build-up of polar ice-caps (e. g. Price & Mutterlose 2004). Recent application of a more diverse array of palaeotemperature proxies has differentiated this picture: at least for the Hauterivian-Barremian of the Lower Saxony Basin a thermally stratified water body has been suggested, in which warm surface waters were separated from cooler bottom waters (Mutterlose et al. 2010, 2012). Nonetheless a fluctuation of overall water temperature is indicated by alternating dominance patterns of Tethyal (southern) versus boreal faunal and microfloral assemblages (e. g. Mutterlose 1992, Mutterlose & Bornemann 2000, Mutterlose et al. 2009a, Stollhofen et al. 2008). Anyhow, as the record of pycnodontiforms shows, the seawater temperatures at least in parts of the Lower Saxony Basin did not overall drop beneath a level supportive for members of this group throughout the Lower Cretaceous.

However, a marked contrast between the Late Jurassic and Early Cretaceous marine settings lies in the diversity and abundance of habitats: the Oxfordian through early Tithonian interval in northern Germany was characterized by the widespread distribution of coral reefs that were later replaced by well-oxygenated, highly productive open marine carbonate ramps during the Kimmeridgian transgression (e. g. Leinfelder 2001, Stollhofen et al. 2008). Such environments, combined with a palaeogeographically complex basin structure at a small scale (Stollhofen et al. 2008) provided an ample diversity of habitats (lagoonal, reefal, basinal, etc.), supporting a broad diversification of pycnodontiform taxa (Licht 2013, Licht et al. 2015). In contrast, the Valanginian-Aptian interval is characterized by relatively uniform, strongly siliciclastically dominated shallow-marine settings, that episodically show restricted basin configurations, and thermally and chemically stratified water bodies including dys- to anoxic, hypersaline bottom waters (e. g. Kemper & Zimmerle 1978, Mutterlose & Bornemann 2000, Mutterlose et al. 2009b, Pauly et al. 2013, Möller

& Mutterlose 2014). Aside from a few local exceptions linked to transgressive phases (e. g. Michael & Pape 1971, Seibertz & Vodrážka 2014), reef-communities were mostly absent. The distribution of macrobenthos – the source of food for pycnodonts (Kriwet 2001) – is accordingly patchy in deeper, episodically stagnant parts of the basin (e. g. Klein & Mutterlose 1998), limiting suitable habitats at least temporarily to the water column above the chemocline. Transgressive phases, most notably in the early Valanginian and early Hauterivian, were favorable for an expansion of such near-littoral, oxygenated and topographically structured warm-water habitats (e. g. Michael & Pape 1971) and therefore for pycnodonts. These conditions fostered the presence of non-gyrodontid pycnodontiforms in shallow, marginal regions especially in the early Valanginian and the Hauterivian-Barremian. Members of the latter clade were the most able to cope with the conditions in the off-shore parts of the Lower Saxony Basin as their persistent presence in the argillaceous facies demonstrates. This is in accordance to their inferred more pelagic lifestyle and wide palaeogeographic distribution in the Lower Cretaceous (Kriwet & Schmitz 2005).

During the upper Tithonian-Berriasian interval the environmental conditions differed greatly from those in the Upper Jurassic and later Lower Cretaceous. A global fall in sea-level (Miller et al. 2005) in combination with an aridity pulse (Abbink et al. 2001) resulted in widespread regression and the formation of hypersaline restricted conditions in deeper subbasins of the Lower Saxony Basin. The early Berriasian was characterized by a complex interplay of hypersaline-evaporitic, lagoonal, shallow-marine and lacustrine environments (e. g. Herrmann & Kunz 1999, Arp & Mennerich 2008, Wiese & Arp 2013, Schneider & Kürschner 2016) that is reflected by frequently palaeoecologically stressed biotic communities of highly variable diversity. This phase is accompanied by the drastic reduction of pycnodontiform diversity to two genera of proscinetines (notwithstanding a potentially higher diversity from undocumented specimens mentioned in Roemer [1839] and Agassiz [1844], see section 3.5.1). Furthermore, their occurrence may be restricted – together with other actinopterygians and selachians – to a few horizons in the succession (Mudroch 2001). In the continental realm the climate is interpreted as warm-arid in the upper Tithonian, with an increase of humidity already in the terminal Tithonian (Schneider & Kürschner 2016). Facies succession within the basin continued into the Berriasian with the formation of a freshwater lake that was episodically connected to the Boreal Sea from the late Berriasian onwards, resulting in increased salinity (e. g. Schneider et al. 2019). One member of the genus *Turbomesodon* and another, possibly related, taxon ("*Pycnodus*" *mantellii* Dunker 1846), occurred during this time. This supports the view that at least some members of *Turbomesodon* were highly tolerant with regard to their environment, occurring in open marine as well as lagoonal, brackish and freshwater ecosystems. The faunal succession of northern Germany is mirrored by that in the Wessex Basin of southern England, were marine conditions of the Upper Jurassic pass upwards into lagoonal and freshwater lacustrine settings of the Purbeck Limestone Group during the Berriasian (Batten 2002). Although much more diverse than that from the Lower Saxony Basin, the pycnodontiform assemblage from southern England is also rich in *Turbomesodon* spp. and proscinetine taxa (Woodward 1918 and Appendix I).

In conclusion the distribution and diversity of pycnodontiforms in the Upper Jurassic through Lower Cretaceous of Germany was probably predominantly controlled by habitat availability and variety, and therefore rather by sea-level changes than by climatic factors. Restricted conditions narrowed the diversity, to *Turbomesodon* spp. (in lagoonal and lacustrine deposits), as well as, rare members of Proscinetinae (in lagoonal deposits), and Gyrodontidae (in open marine deposits) that were able to cope with stressed environments.

Cavin et al. (2020) suggested that at least some taxa of pycnodontiforms migrated during ontogeny between marine and freshwater realms. The available material from Germany does not support nor contradict such a hypothesis; but the supposed presence of identical species (*Turbomesodon arcuatus*, "*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846) in the continental Wessex Basin, that was probably not hydrographically connected to the Lower Saxony Basin, gives some credence to the idea that these species may have been anadromous.

7.10 Conclusions

- The Lower Cretaceous record of pycnodontid actinopterygians from northern Germany is nearly exclusively confined to isolated teeth and dentitions but occurs across a broad range of facies realms.
- The Upper Jurassic to Lower Cretaceous pycnodont fauna in northern Germany shows changing patterns in terms of diversity and abundance. A diversity peak is reached in the lower Kimmeridgian followed by a strongly reduced diversity in the Tithonian. A low number of taxa inhabited the Lower Saxony Basin during the lagoonal to limnic Berriasian deposition. The Valanginian transgression did not see the recurrence of the Jurassic diversity but the record of pycnodonts is confined to a low-diversity, low-abundance fauna, that is dominated by gyrodontids. Non-gyrodontid taxa occur occasionally in littoral shallow-water environments, especially during transgressive phases (Hauterivian-Barremian).
- The availability and diversity of habitats is suggested to be the main control for the diversity of pycnodont faunas in the Upper Jurassic / Lower Cretaceous of northern Germany.
- The patterns of abrasion facets on the teeth of the primary row of prearticular teeth – combined with other characters of the dentition – are found to provide a limited but valuable taxonomic signal. A terminology for types of abrasion patterns is suggested.
- A total of 16 characters in the dentition of pycnodonts is suggested to have a taxonomical value, when applied as combination of character sets. Care must be given to individual, ontogenetic or pathological variation.

  Dental character combinations are suggested herein to reassign a number of taxa from the non-marine Lower Cretaceous of England and Germany, that were previously referred to the genus "*Coelodus*" to the genus *Turbomesodon*. This plexus of species may represent some degree of oversplitting but their relationships can currently not be determined and the species are here largely accepted in their historical definitions.

  Taxonomic modifications (Appendix I) apply to the species *Turbomesodon arcuatus* comb. nov., *Turbomesodon laevidens* comb. nov., *Turbomesodon microdon* comb. nov., and *Turbomesodon multidens* comb. nov. *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839 is a taxonomical chimaera and nomen dubium, however part of the type material forms the type of the valid senior synonym "*Pycnodus*" *microdon* Agassiz, 1833a [= *Turbomesodon microdon*]. Material from the Tithonian-Berriasian of northern Germany that has been referred to "*Pycnodus mantellii*" and *Coelodus* spp. has been partially referred herein to *Turbomesodon* cf. *arcuatus* and *T.* aff. *arcuatus*. A further morphotype, that cannot be safely referred to *Turbomesodon* and possibly represents a separate genus, is referred herein to as "*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 non Agassiz, 1839. *Gyrodus schusteri* Roemer, 1839 and *Pycnodus hartlebeni* Roemer, 1841 are nomina dubia as their material is lost, was never figured, and the descriptions are not sufficient for an unambiguous diagnosis.

Appendix I: Taxonomy of the „*Coelodus*" complex of northwestern Europe

I.1 Systematic palaeontology

Actinopterygii Cope, 1872
Pycnodontiformes Berg, 1937
Pycnodontidae Agassiz, 1833a

Note: Ebert (2016, 2019) and Kölbl-Ebert et al. (2018) found the genus *Turbomesodon* to be a member of the subfamily Proscinetinae Poyato-Ariza & Wenz, 2004. Other phylogenetic analyses (e. g. Cawley et al. 2019, Poyato-Ariza 2020) did not concur with such a position or found larger, more inclusive groups including *Turbomesodon* and *Proscinetes* within the Pycnodontidae.

This problem is considered unresolved herein. From the perspective of dentition morphology, *Turbomesodon* clearly shows similarities to that in *Proscinetes* and *Neoproscinetes*, while maintaining unique trait combinations.

Genus *Turbomesodon* Poyato-Ariza & Wenz, 2004

Type species: *T. relegans* Poyato-Ariza & Wenz, 2004.

Referred species: *T. bernissartensis* (Traquair, 1911); *T. praeclarus* Poyato-Ariza & Wenz, 2004; *T. arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov.; *T.* aff. *arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov.; *T. laevidens* (Woodward, 1918) comb. nov.; *T. microdon* (Agassiz, 1833a) comb. nov.; *T. multidens* (Woodward, 1918) comb. nov.; *T.* cf. *relegans* Poyato-Ariza & Wenz, 2004 [="*Mesodon daviesi*" Woodward, 1890, = "*Mesodon parvus*" Woodward, 1918, see Appendix I.2].

Occurrence: Upper Jurassic (Kimmeridgian) through Lower Cretaceous (upper Barremian), Western and Central Europe.

Diagnosis (except of dental characters): See Poyato-Ariza & Wenz (2004), Ebert (2016).

Diagnostic characters of the dentition: No single apomorphic character has been identified but the following combination is considered diagnostic: Lateroapical abrasion pattern on the prearticular primary row teeth. Five rows of teeth in the vomer, three (plus one accessoric) rows of teeth in the prearticular, rows in all jaw elements persistent along the length of the element, those in the vomer do not form alternating patterns. Primary row teeth of the vomer transversally broad, rectangular, often slightly arcuate (concave in caudal direction), rectangular, slightly dumbbell shaped or triangular. Teeth of secondary rows of the vomer subcircular-globose to isometric-polygonal. Three plus one accessory rows of teeth on the prearticular. Primary teeth of the prearticular transversally broad, trapezoidal to rectangular, secondary row teeth variable in outline from rectangular to elliptical. The width of teeth decreases linguolabially. The primary row teeth form about a right angle with the symphysial axis. No raised apices. Ornamentation consists of prominent transverse ridges on the primary row teeth of both jaws, and faint radial wrinkling, tuberculation or basal plications, that are quickly lost to abrasion, can be present on most teeth. Tooth to tooth contact varies between species, teeth can intercalate but never firmly articulate with their neighbouring teeth. Lingual accessory row is present but contains rarely more than a few teeth. Disorganized array of rostral teeth frequently present on the prearticular. Prearticular broadly triangular to nearly trapezoidal in outline. The vomeral trituration surface is narrow with straight margins or slightly labially inflated in the mid-region and relatively blunt rostral terminus, the trituration surface is broadly U-shaped in cross-section.

Remarks: The phylogenetic analyses by Ebert (2019) and Cawley et al. (2020) found the type species, *T. relegans*, in a paraphyletic position relatively to *T. praeclarus* and *T. bernis-*

sartensis, the only other species known from complete individuals (Fig. 4b–c). The dental characters of *T. relegans* are insufficiently known (especially those of the prearticular), and the comparisons herein are mostly based on the referred species. If the latter will prove to belong to a separate genus in the future, the taxa solely based on dental material should probably also be attached to this genus. Until further clarification on these issues, *Turbomesodon* is considered herein as originally defined by Poyato-Ariza & Wenz (2004).

***Turbomesodon arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov.**

* 1918 *Coelodus arcuatus* n. sp. – Woodward: 70; pl. XIII, fig. 5.
cf. 1976 *Coelodus muensteri* – Kemper: pl. 24, fig. 7.
cf. 2005 *Coelodus* sp. – Kriwet: fig. 28C.
2018 *Coelodus arcuatus* Woodward, 1918 – Bernard & Smith: p. 78; unnumbered fig.

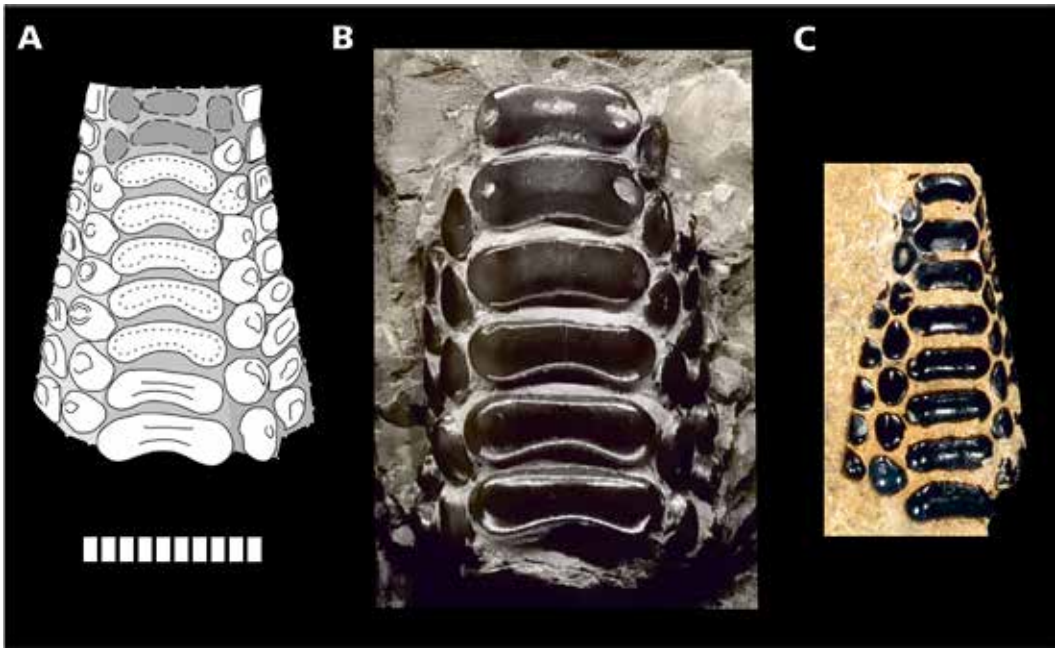


Abb. 9 A: *Turbomesodon arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov., Vomeralbezahnung (BGS 28353, Holotypus, n. Bernard & Smith 2018, umgezeichnet). Middle Purbeck Limestone Group, Berriasium; Swanage, Dorset, Südengland. **B–C:** *Turbomesodon* cf. *arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov. **B**: Vomeralbezahnung (DMFE TW00000629). Obere Isterberg-Formation, oberes Berriasium; ehem. Tongrube Gerdemann, Gronau/Westfalen, Nordrhein-Westfalen, Nordwestdeutschland. **C**: Verdrückte Vomeralbezahnung (NHM PV P.45763); Durlston Formation (15 Fuß über Roach bed), Intermarine Member, Mittlere Purbeck Limestone Group, Berriasium; Suttle's „Mutton Hole" Quarry, Swanage, Dorset, Südengland. Bild: © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Maßstab A–C: 10 mm.

Fig. 9 A: *Turbomesodon arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov., vomeral dentition (BGS 28353, holotype, after Ber-nard & Smith 2018, redrawn). Middle Purbeck Limestone Group, Berriasian; Swanage, Dorset, southern England. **B–C**: *Turbomesodon* cf. *arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov. **B**: Vomeral dentition (DMFE TW00000629). Upper Isterberg Formation, upper Berriasian; abandoned Gerdemann clay-pit, Gronau/Westfalen, Northrine-Westphalia, northwestern Germany. **C**: Crushed vomeral dentition (NHM PV P.45763); Durlston Formation (15 Feet above Roach bed), Intermarine Member, Middle Purbeck Limestone Group, Berriasian; Suttle's „Mutton Hole" quarry, Swanage, Dorset, southern England. Image: © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Scalebar A–C: 10 mm.

Holotype: BGS 28353 (Bernard & Smith 2018, Fig. 9a), vomeral dentition.
Tentatively referred material: DMFE TW00000629 (cf., Fig. 9b); IPFUB uncat. (cf.); NHM PV P.45763 (cf., Fig. 9c), vomeral dentitions.
Locus typicus: Swanage, Dorset, England.
Stratum typicum: Middle Purbeck Limestone Group, Lower Berriasian.
Range: Purbeck Limestone Group (Berriasian), Dorset, England, and probably Bückeberg Group (middle to upper Berriasian), northwestern Germany.

Dental characteristics (slightly adapted from Woodward 1918: S. 70): Only vomeral dentition known, up to > 2 cm in maximum length. Primary row teeth about three times wider as long, mesially strongly constricted and strongly arched posteriorly; apical transversal groove well marked, crenulated around the margin, and the posterior face of the tooth vertically plicated in its concavity. Secondary row teeth nearly equal in size, their width together not equaling that of the primary row teeth; apical pit well marked, large, and crenulated around the margin.

Remarks: This species was based by Woodward (1918) on a single specimen of a vomeral dentition. It differs from *T. microdon* (see below) and *T. relegans* (compare Ebert 2016: fig. 20) by slightly shorter and wider primary row teeth. Compared to the former species, the width of the primary row teeth is also more constant along the row and their number is higher (8–9 instead of 6–7).

Specimens from the upper Isterberg Formation (Bückeberg Group) of Gronau/Westfalen, similar in size and morphology to the type material from England, have been referred to „*Coelodus muensteri*" by various authors (Kemper 1968, 1976; Nyhuis & Herbig 2009a). The type material of *Pycnodus munsterii* Agassiz (1839: pl. 72a, figs. 29–36, = *Coelodus muensteri* auct.) consists of isolated teeth and prearticular tooth row fragments from the Regensburg Greensand (Upper Cenomanian) of Bavaria (southern Germany). More complete material (prearticulars) from the type region was figured by Schlosser (in Zittel 1923) and Müller (1985). A plethora of other material from many localities with a broad stratigraphic range (extending from the Valanginian through Cenomanian) has been referred to this taxon as well (summary in Schultz & Paunovic 1997). A relationship to proscinetines is possible (compare also Hérenger 1946). However, a morphological congruence with the material from the Bückeberg Group cannot be confirmed, especially as vomeral dentitions of *P. munsterii* are not yet known. „*Coelodus muensteri*" in the current spelling also qualifies as a nomen nudum, as no proper definition of the species was given by the authors, assuming its conspecifity with *Pycnodus munsterii*. The German material differs slightly from the English specimens in somewhat more transversally straight primary teeth and less conspicuous or indistinguishable posterior plications. These differences may well be in the range of individual variation and in fact the backward curvature of the primary row teeth is less distinct in the holotype material than indicated in the figure by Woodward (1918: pl. XIII, fig. 5, see Bernard & Smith 2018). In conclusion, the Berriasian material from Germany is herein referred to as *T.* cf. *arcuatus*.

NHM PV P.45763 from the Purbeck Limestone Group is – despite of a smaller size – very similar to the German specimens and may represent a second record from southern England.

T. arcuatus may either be a junior synonym (by page priority) of *T. laevidens* comb. nov., or be conspecific to „*Pycnodus*" *mantellii* Dunker 1846 (non Agassiz, 1839) (see below), or may represent a third species from the Purbeck Limestone Group. However, all known specimens of the latter two taxa are distinctly smaller than the material of *T. arcuatus* and *T.* cf. *arcuatus*. Conspecifity with one of the latter species may be more probable for the uppermost Tithonian *T.* aff. *arcuatus* according to the smaller size of the latter.

***Turbomesodon* aff. *arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov.**

1880 *Pycnodus Mantelli* Ag. – Struckmann (1880a): p. 89, pl. III, figs. 6–7.
2005 *'Coelodus'* sp. – Kriwet: fig. 28A.

Referred material: IFUB uncat. (Kriwet 2005: fig. 28a), two specimens figured by Struckmann (1880a: pl III, figs. 6-7, lost?, here: Fig. 10), vomeral dentitions.
Range: Upper Münder Formation (uppermost Tithonian); southern Lower Saxony, northwestern Germany.

Dental characteristics: Only vomera known. Up to minimum of 9 teeth in the primary row. Teeth of the primary row very wide and short, very gently convex in rostral direction to nearly transversely straight; caudal margin of teeth slightly concave; with grooved transverse ridge that is accompanied by coarse plications. In contrast to *Turbomesodon arcuatus*, the teeth become narrower transversally towards the caudal end of the row from about the middle of the row. The caudal most teeth of the primary row can become irregular in outline or replaced by two individual teeth (KRIWET 2005: fig. 28A). Teeth of secondary rows somewhat irregular in outline and size.

Remarks: The morphotype from the upper Münder Formation of Germany (Struckmann 1880a, Kriwet 2005: fig. 28A) is distinct in some details from those from the Purbeck Limestone and Bückeberg groups by being smaller, the primary row teeth very wide and short, and becoming slightly narrower posterior to the middle of the row. The primary row teeth can be replaced by two irregular teeth next to each other in some specimens. Due to these differences and the limited material they are referred herein to as *T.* aff. *arcuatus*.

Similar to *T. arcuatus*, a conspecifity with *T. laevidens* or „*Pycnodus*" *mantellii* Dunker 1846 (non Agassiz, 1839) cannot be excluded on the basis of the available data. In contrast to the former, the size of *T.* aff. *arcuatus* is more similar to that of the latter two species.

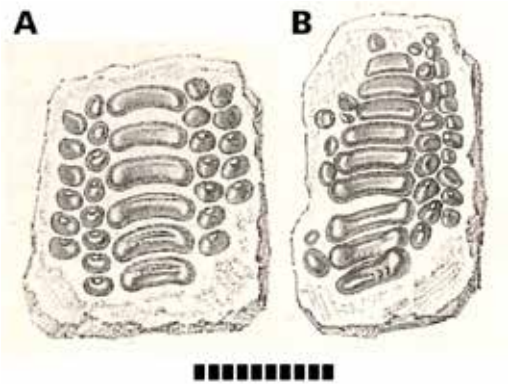


Abb. 10: *Turbomesodon* aff. *arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov., Vomeralbezahnungen. Obere Münder-Formation, oberstes Tithonium; Thüster Berg, Südniedersachsen, Norddeutschland. **A**: Aus Struckmann (1880a: Taf. III, Abb. 6), **B**: Aus Struckmann (loc. cit.: Taf. III, Abb. 7). Der Verbleib des Materials ist unbekannt. Maßstab: 10 mm.

Fig. 10: *Turbomesodon* aff. *arcuatus* (Woodward, 1918) comb. nov., vomeral dentitions. Upper Münder Formation, uppermost Tithonian; Thüster Berg, southern Lower Saxony, northern Germany. **A**: From Struckmann (1880a: pl. III, fig. 6), **B**: from Struckmann (loc. cit.: pl. III, fig. 7). The whereabouts of the material is unknown. Scalebar: 10 mm.

***Turbomesodon laevidens* (Woodward, 1918) comb. nov.**

* 1918 *Coelodus laevidens* n. sp. – Woodward: 69; pl. XV, figs. 19-20.
1918 *Coelodus mantelli* (Agassiz) – Woodward: p. 67; pl. XV, fig. 11.
2018 *Coelodus laevidens*. Woodward, 1918 – Bernard & Smith: p. 78; unnumbered fig.
2020 *Coelodus laevidens* (Woodward, 1918) – Cooper & Martill (2020a): fig. 8H.

Holotype: NHM PV P 10679_1, right prearticular dentition (Bernard & Smith 2018).
Paratype: NHM 33480 (Fig. 11a), left prearticular dentition.
Locus typicus: Swanage, Dorset, England.
Stratum typicum: Middle Purbeck Limestone

Group, Lower Berriasian, England.
Referred material: NHM P.3755, NHM P.11903 (Fig. 11b), NHM P.34064, left prearticular dentitions.
Range: Berriasian to ?lower Valanginian of southern England.

Dental characteristics: Only prearticular dentitions known. Primary row teeth rounded-trapezoidal in outline, two to three times wider as long, slightly inclined towards the craniocaudal axis of the jaw; surface smooth in the holotype but with a slight transverse groove in the referred material. Teeth of lingual secondary row transversally broad, transverse-subovate to slightly concave in rostral direction; with distinct transverse groove. Teeth of labial secondary row rounded-subovate, with a slightly raised apex in unworn specimens and with an apical groove. The width of both secondary rows together roughly equals that of the primary row teeth. Small accessory lingual teeth are occasionally present. The width of the primary row and lingual secondary row teeth decrease relatively to their length along the rows in rostral direction. The oral surface of the prearticular is slender triangular in outline.

Remarks: The main character used by Woodward (1918: p. 69) to distinguish the species as distinct, "the absence of a well-defined apical pit in the principal teeth" is unreliable as it depends on the degree of wear. However, the decrease of relative tooth width along the primary and lingual secondary tooth rows and the slender-triangular outline of the prearticular are distinguishing features of the species compared to other taxa from the Purbeck and Wealden Groups.

A prearticular dentition (NHM P.11903, Fig. 10b) from „Lower Wealden or Upper Purbeck Beds" of Sussex was included by Woodward (1918: p. 67; pl. XV, fig. 11) in his specimens of "*Coelodus mantelli*". However, its morphology is closer to *T. laevidens* and may extend the range of this species into the Valanginian.

This species may be a senior synonym (by page priority) of *T. arcuatus* (comb. nov.), as there is no overlapping material known.

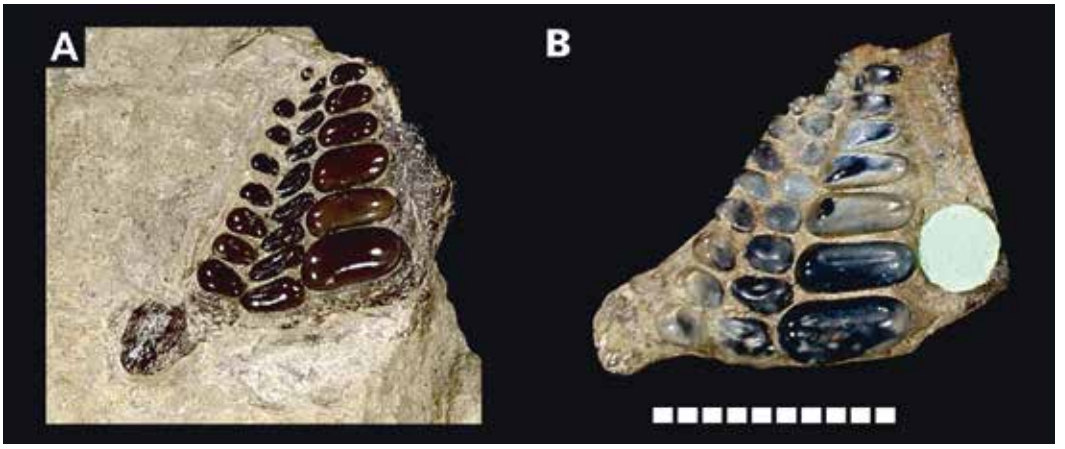


Abb. 11: *Turbomesodon laevidens* (Woodward, 1918) comb. nov., linke Präarticularbezahnungen. **A**: NHM 33480 (Paratypus); mittlere Purbeck Limestone Group, Berriasium; Swanage, Dorset, Südengland. **B**: NHM PV P.11903; obere Purbeck Limestone Group oder untere Wealden Supergroup, Berriasium-?Valanginium; Township Netherfield, Sussex, Südengland. Bilder (**A, B**): © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Maßstab: 10 mm.

Fig. 11: *Turbomesodon laevidens* (Woodward, 1918) comb. nov., left prearticular dentitions. **A**: NHM 33480 (paratype); middle Purbeck Limestone Group, Berriasian; Swanage, Dorset, southern England. **B:** NHM PV P.11903; upper Purbeck Limestone Group or Lower Wealden Supergroup, Berriasian-?Valanginian; Township Netherfield, Sussex, southern England. Images (**A, B**): © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Scalebar: 10 mm.

***Turbomesodon microdon* (Agassiz, 1833a) comb. nov.**

	1827	Palates of an unknown fish. – Mantell: p. 58; pl. XVII, figs. 26–27.
*	1833a	*Pycnodus microdon* Mant. – Agassiz: p. 480.
	1833b	*Pycnodus microdon* Agass. – Agassiz: p. 17.
	1836	*Pycnodus microdon* – Fitton: 180, 368.
?	1839	*Gyrodus Mantellii* Ag. – Agassiz: pl. 69a, fig. 18.
	1839	*Pycnodus Mantellii* Ag. – Agassiz: pl. 72a, figs. 7-8, 12–13.
?	1839	*Pycnodus Mantellii* Ag. – Agassiz: pl. 72a, figs. 6, 10–11, 14.
non	1839	*Pycnodus Mantellii* Ag. – Agassiz: pl. 72a, fig. 9.
partim	1844	*Pycnodus Mantellii* Agass. – Agassiz: p. 196.
?	1837	*Gyrodus Mantellii* Agass. – Agassiz: p. 234.
partim	1854–6	*Glossodus mantellii* – Costa: p. 30.
partim	1856	*Coelodus Mantelli* – Heckel: p. 203.
non	1872	*Pycnodus Mantelli* Agassiz – F.-J. Pictet in de Loriol: p. 18, pl. I, fig. 4.
non	1877	? *Pycnodus mantelli*, Agassiz – Cornuel: p. 616, pl. XI, figs. 23–25.
non	1879	? *Pycnodus Mantelli*, Ag. – Cornuel: p. 151, pl. III, figs. 1–9, 12–15.
non	1879	? *Pycnodus Mantelli*, Ag. var. *brevis*, Corn. – Cornuel: p. 154, pl. III, fig. 10.
non	1879	? *Pycnodus Mantelli*, Ag. var. *stricta*, Corn. – Cornuel: p. 154, pl. III, fig. 11.
non	1880	*Pycnodus Mantelli* Ag. – Struckmann (1880a): p. 89, pl. III, figs. 6–7.
	1890	*Coelodus mantelli* (Agassiz) – Woodward & Sherborn: p. 42.
partim	1895	*Coelodus mantelli* (Agassiz) – Woodward: p. 252.
partim	1918	*Coelodus mantelli* – Woodward: 66f.: pl. XV, figs. 6–8, 10, *non* figs. 9, 11.
?	1918	*Coelodus mantelli* (Agassiz) – Woodward: pl. XV, fig. 9.
non	2011	*Coelodus mantelli* (Agassiz) – Forey & Sweetman: text-fig. 18.1B–C.

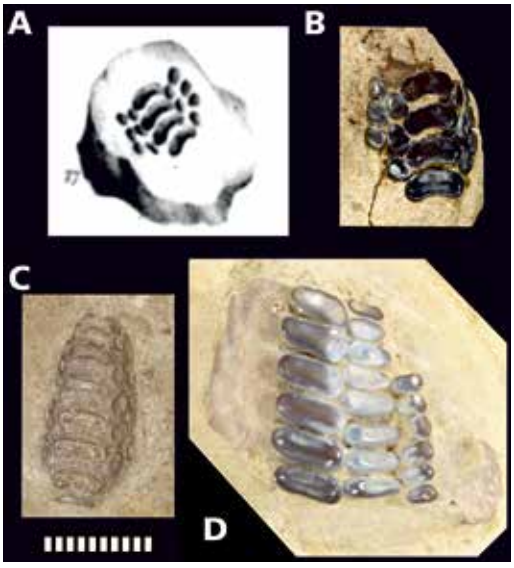


Abb. 12: *Turbomesodon microdon* (Agassiz, 1833) comb. nov., Grinstead Clay Formation, Wealden Supergroup, Oberes Valanginium; Cuckfield, Sussex, Südengland. **A–B**: Vomeralbezahnung (NHM P.34051, Syntypus), **A**: aus Mantell (1827: Taf. XVII, Abb. 27), **B:** Orginalmaterial. **C**: Vomeralbezahnung (NHM 2698, Syntypus von *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839: pl. 72a, fig. 13). **D**: Rechte Präarticularbezahnung (NHM P.3763). Bilder (**B-D**): © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Maßstab **B–D**: 10 mm.

Fig. 12: *Turbomesodon microdon* (Agassiz, 1833) comb. nov., Grinstead Clay Formation, Wealden Supergroup, Upper Valanginian; Cuckfield, Sussex, Südengland. **A–B**: Vomeral dentition (NHM P.34051, syntype), **A**: from Mantell (1827: pl. XVII, fig. 27), **B:** specimen as preserved. **C**: Vomeral dentition (NHM 2698, syntype of *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839: pl. 72a, fig. 13). **D**: Right prearticular dentition (NHM P.3763). Images (**B–D**): © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Scalebar **B–D**: 10 mm.

Syntypes: NHM P.34051 (Mantell 1827: pl. XVII, fig. 27, here Figs. 12a-b) and the (lost?) specimen figured by Mantell (1827: pl. XVII, fig. 26), vomeral dentitions.
Locus typicus: Whitemans Green, Cuckfield, Sussex, England
Stratum typicum: Grinstead Clay Fm., Wealden Supergroup, Upper Valanginian, Lower Cretaceous.
Referred specimens: NHM 2690 (syntype of *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839), NHM 2698 (Fig. 12c, syntype of *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839), NHM 2700, NHM 2707, NHM 28416, NHM 28417 (syntype of *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839), NHM 49115 (two specimens), NHM P.4392, vomeral dentitions.

Possibly referrable specimens: NHM P.1629, NHM 28415a (holotype of *Gyrodus mantellii* Agassiz, 1839), NHM 28415b, NHM P.34050 (syntype of *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839), NHM P.34053 (syntype of *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839), NHM P.34063, left prearticular dentitions; NHM 2709 (syntype of *Pycnodus mantellii* Agassiz, 1839), NHM P.3763 (Fig. 12d), right prearticular dentitions.
Range: Upper Valanginian of Sussex, England.

Dental characteristics: Only the vomeral dentition is known with certainty from this taxon. The description of the prearticular dentition is based on referred material. Primary row of vomeral teeth consists of a minimum of up to seven teeth that become gently transversely wider towards the middle of the row to decrease in width or stay at equal width towards the caudal end of the row. Primary row teeth transversely moderately broad, with straight or gently convex rostral and gently concave caudal margin; they exhibit a prominent transverse ridge and groove. Teeth of the secondary vomeral rows ovate, transversely compressed in outline, slightly decreasing in size rostrally; width of both secondary rows combined equals about 50–60 % the width of the primary row teeth.

Teeth of the primary row of the prearticular rounded-rectangular to trapezoidal, of slightly inflated appearance, very gently inclined towards the axis of the jaw; with prominent transverse grooves surrounded by crenulations in unworn teeth. Teeth of the lingual secondary tooth row of the prearticular rounded triangular to ovate or crescent shaped, transversely wide, tapering labially; more isometric in younger individuals (e. g. Woodward 1918: pl. XV, figs. 8–9); with apical transverse grooves and pits, surrounded by coarse crenulations when unworn. Teeth of the labial secondary prearticular row smaller than those of the lingual secondary row, ovate; with prominent apical pits when unworn. Width of secondary tooth rows combined about 110 % of that of primary teeth. Teeth of all rows only very weakly decrease in width along the jaw in rostral direction, the prearticular oral surface is anteriorly squared and rounded-rectangular in outline. Lingual accessory teeth are occasionally present and in one specimen (NHM P.1629) the anterior section of the labial secondary tooth row shows a splitting of the row into two by additional teeth. Otherwise, irregular tooth patterns have not been observed.

Remarks: Pycnodont material from Mantell's collection found at Cuckfield (originally referred to as 'Tilgate Forest') has been summarized as "*Pycnodus mantelli*" (or "*Coelodus mantelli*") since Agassiz (1839, 1844), Woodward & Sherborn (1890), and Woodward (1895, 1918). However, as Forey & Sweetman (2011) and Sweetman et al. (2014) pointed out, the supposed type series of Agassiz (1839, 1844) comprises several different morphotypes of vomeral and prearticular dentitions, and is not suited to define a natural species group. Additional confusion may result from the fact that Agassiz (1839) also erected a third species, *Gyrodus mantellii*, based on a single specimen from Mantell's Cuckfield collection, that was later synonymised with "*Pycnodus mantellii*" by Woodward & Sherborn (1890) and Woodward (1918).

However, a close look into the early taxonomic history of what was conceived as "*Pycnodus microdon*", "*P. mantellii*", and "*Gyrodus mantellii*" may help to untangle the dilemmas

caused by Agassiz' (1839) assignments of material from Cuckfield.

The first of these taxa was "*Pycnodus microdon*", established by Agassiz (1833a: p. 480, 1833b: p. 17). He gave a very brief characterization ("Zähne sehr verlängert", "Dents très-allongées", [teeth strongly elongated]) and referred to a depiction of the material in Mantell (1827: pl. XVII, figs. 26–27). However, by all provisions given by the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999: Articles 11, 12) for establishing a species before 1931 the introduction of this taxon has to be considered valid, as it includes a reference to a figure of the intended type material. Later Agassiz (1839, 1844: p. 196) expanded on this taxon – unambiguously identifying it with his "*Pycnodus microdon* Agass. (Antérieurement)" - by including a suite of material (figured in Agassiz 1839: pl. 72a, figs. 6–14, marking the publication date of the species) summarily under the new name "*Pycnodus Mantellii*". This was an obvious attempt to subsequently change the name of the species "*P. microdon*" into "*P. mantellii*", a move that was later underscored in Agassiz (1844: p. 302 – "Mon *Pycnodus microdon* est synonyme du *Pycnodus Mantellii*. Décrit 2e part. [i. e. Agassiz 1844] p. 196."). Notwithstanding that this deliberate creation of an objective junior synonym was not legitimated even by the more flexible standards of the era, it would not change the fact that the type material of "*P.*" *microdon* is restricted to the two vomeral dentitions figured by Mantell (1827, see also Fitton 1836: p. 80). One of these (Mantell 1827: pl. XVII, fig. 27, here Fig. 12b) is probably the same specimen as figured by Agassiz (1839: pl. 72a, fig. 7) in his hypodigm of "*P.*" *mantellii*. All other material included by Agassiz (1839: pl. 72a, figs. 6, 8-14) in this taxon has only the status of referred material to *microdon/mantellii*. This includes the morphologically incongruent vomeral dentition depicted in Agassiz (loc. cit.: plate 72a, figure 9).

In conclusion, a valid species, "*Pycnodus*" *microdon*, was established by Agassiz (1833) based on two vomeral dentitions from Tilgate Forest. At least one of them is still preserved in the Mantell collection (NHM P.34051, Figs. 12a–b). The species "*Pycnodus mantellii*" is an objective junior synonym of "*P.*" *microdon*, and additionally – as currently in use, following the revisions by Woodward & Sherborn (1890) and Woodward (1895, 1918) – a taxonomic chimaera. The taxon as defined by Agassiz (1839, 1844) is therefore a nomen dubium and pro parte a junior synonym of *Pycnodus microdon*. This applies also to the genus *Glossodus* [praeocc.], created by Costa (1854–56: p. 30f) to include "*P. mantellii*" as type species.

As it is the problem with other occurrences of isolated pycnodont dentitions, it remains unproven if the prearticular dentitions referred by Agassiz (1839, 1844), Woodward & Sherborn (1890), and Woodward (1895, 1918) to "*Pycnodus mantellii*" or "*Coelodus mantellii*", respectively, belong to the same taxon as the type vomera. However, as all material comes from a confined stratigraphic interval and geographic region, and there is no evidence for the presence of more than one species with traits similar to *Turbomesodon* spp. among the material from Tilgate Forest, their conspecifity is herein tentatively accepted.

Gyrodus mantellii Agassiz, 1839 was based on a very small, incomplete left prearticular dentition (NHM 28415a, Agassiz 1839: pl. 69a, fig. 18, 1844: p. 234; Woodward 1918: p. 67, pl. XV, fig. 9) from Cuckfield. Although generally similar to the other prearticulars referred to "*P. mantellii*", it shows some deviations in the relative size of the primary row teeth compared to the secondary row teeth. However this may be related to a juvenile status of the specimen and *Gyrodus mantellii* is best considered a nomen dubium.

The material herein referred to "*Pycnodus*" *microdon* exhibits morphological characters typical for *Turbomesodon* as outlined above. Therefore, the species is herein tentatively referred to as *Turbomesodon microdon* (Agassiz, 1833a) comb. nov. It should be stressed that *T. microdon* as defined herein is currently

restricted to the upper Valanginian of Sussex and the broad use of "*Coelodus mantelli*" (= *T. microdon*) as "collective taxon" for a variety of material from the Lower Cretaceous of western Europe is discouraged. Aside from the taxa from England and Germany discussed herein that are distinct from *T. microdon*, the previous tentative record of "*Pycnodus mantelli*" from the Tithonian of Germany by Struckmann (1880a), and France by Pictet (in de Loriol 1872) and Cornuel (1877, 1879) cannot be identified with this taxon. For the specimens figured by Struckmann (1880a) see comments above for *Turbomesodon* aff. *arcuatus*. In Pictet's (in de Loriol 1872: pl. I, fig. 4) specimen the primary row of the vomer consists only of six teeth that strongly narrow transversally towards both ends of the row. The specimens figured in Cornuel (1877: pl. XI, figs. 23–25) are incomplete. In the material of Cornuel (1879: pl. 3, figs. 1, 10–11) the teeth of the vomeral primary row continuously increase in width in caudal direction and the associated prearticular dentitions (loc. cit.: pl. 3, figs. 5, 8–9, 12–13) show no similarity to the material from Sussex. Forey & Sweetman (2011) figured a prearticular (NHM P.13282) and a vomeral dentition (NHM P.51106) from two sites in the upper Wealden Group (Barremian) of southern England. While the prearticular can be referred to *T. multidens* comb. nov. (s. below), the triserial vomeral dentition does not show any characters of *T. microdon*. It may be comparable to *Arcodonichthys* Poyato-Ariza & Bermúdez-Rochas, 2009, a pycnodont genus otherwise known from the non-marine Barremian of Spain (Poyato-Ariza & Bermúdez-Rochas 2009).

Turbomesodon multidens (Woodward, 1918) comb. nov.

* 1918 *Coelodus multidens* n. sp. – Woodward: 68, pl. XV, figs.12–13.
2011 *Coelodus mantelli* (Agassiz) – Forey & Sweetman: text-fig. 18.1B.
2018 *Coelodus multidens*. Woodward, 1918 – Bernard & Smith: p. 79, unnumbered figs.

Holotype: BGS 7492 (Bernard & Smith 2018), left prearticular dentition.

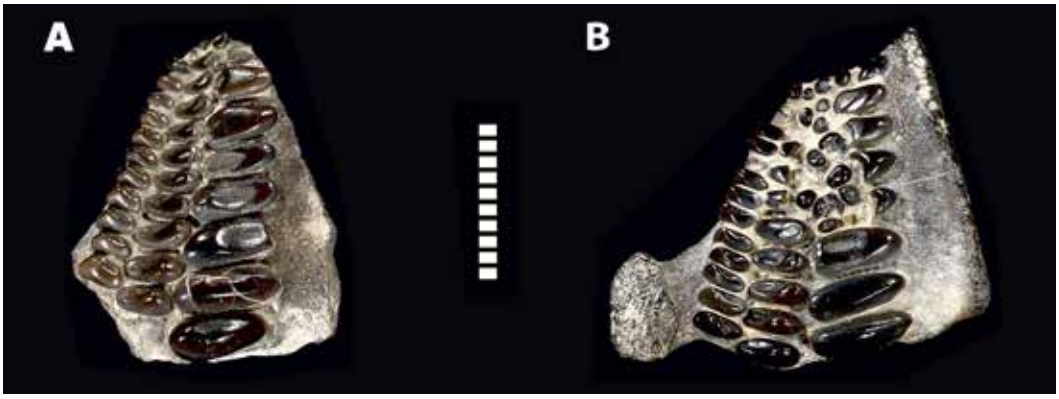


Abb. 13: *Turbomesodon multidens* (Woodward, 1918) comb. nov., linke Präarticularbezahnungen. Boundary Sandstone, oberste Wessex Formation, Wealden Supergroup, Barremium; Cowleaze Chine, Atherfield, Isle of Wight, Südengland. **A**: NHM P.13283 **B**: NHM P.13282. Bilder (**A, B**): © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Maßstab: 10 mm.

Fig. 13: *Turbomesodon multidens* (Woodward, 1918) comb. nov., left prearticular dentitions. Boundary Sandstone, uppermost Wessex Formation, Wealden Supergroup, Barremian; Cowleaze Chine, Atherfield, Isle of Wight, southern England. **A**: NHM P.13283, **B**: NHM P.13282. Images (**A, B**): © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Scalebar: 10 mm.

Paratype: NHM PV OR 39215 (Bernard & Smith 2018), fragmentary right prearticular dentition.
Locus typicus: Sevenoaks, Kent, England.
Stratum typicum: "Wealden" [Weald Clay Group], Hauterivian-Barremian, Lower Cretaceous.
Referred specimens: NHM P.13282 (Fig. 13b), NHM P.13283 (Fig. 13a), NHM P.13289, NHM P.51095, NHM P.51105 left prearticular dentitions; NHM P.13284, NHM P.13285, NHM P.13286, NHM P.13287, NHM P.13288, NHM P.13290, NHM P.13292, NHM P.46838, NHM P.46839, NHM P.46840, NHM P.57663, right prearticular dentitions.
Range: Hauterivian-Barremian of southern England.

Dental characteristics: Only the prearticular dentition is known. Up to a minimum of eight teeth in the primary row, that are elliptical to spindle-shaped, tapering distinctly towards the labial and lingual ends, three to four times wider than long; bearing a transverse ridge and a smooth surface when unworn; the teeth are arranged with a moderate angle towards the axis of the jaw. Teeth of the lingual secondary row are transversely shorter (ca. two to three times wider than long), rounded-elliptical in outline with a smooth surface when unworn. Teeth of the labial secondary row are similar in morphology to those of the lingual secondary row but smaller and slightly stouter. The relative width of the teeth decreases rostrally along all three rows. In most specimens, the three tooth rows dissolve into a chaotic array of small, rounded to irregularly outlined teeth in the rostral region of the prearticular – however, this feature is subject to high individual variability: some specimens have highly regular rows along the entire prearticular (e. g. NHM P.13283, Fig. 13a), while in others (e. g. BGS 7492, NHM P.13282, Fig. 13b) only the caudalmost three teeth of the primary row are present in the regular morphology. Accessory lingual teeth are occasionally present. The outline of the prearticular oral surface is broad-triangular with rounded rostral end.

Remarks: This species is very close in morphology to *T. bernissartensis* and *T. praeclarus*, two other freshwater species from Belgium and Spain, respectively. They differ in a less pronounced inclination of the primary row teeth, and at least in *T. praeclarus*, in the presence of a crenulated ornamentation on the enamel of the primary and lingual secondary row teeth (Poyato-Ariza & Wenz 2004: fig. 9) A number of well preserved specimens (all prearticular dentitions) from the upper Wealden Supergroup (Hauterivian-Barremian) of southern England are in the collection of the NHM, showing the wide range of variability in the regularity of dental rows. They have been occasionally referred to "*Coelodus mantellii*" (e. g. by Forey & Sweetman 2011) but the consistent differences in morphology clearly indicate that the Hauterivian-Barremian specimens warrant to be recognized as a species different from the upper Valanginian "*Coelodus mantellii*" (*T. microdon* herein).

I.2 Other specimens potentially referable to *Turbomesodon*

Subadult, nearly complete specimens from the Berriasian (middle Purbeck Limestone Group) of southern England have been described as *Mesodon daviesi* Woodward, 1890 and *Mesodon parvus* Woodward, 1918. Both taxa have been considered nomina dubia and the specimens have been tentatively referred to as *Turbomesodon relegans* by Poyato-Ariza & Wenz (2004) and *T.* cf. *relegans* by Ebert (2016). While their status as separate species requires re-evaluation, they can clearly be referred to the genus. The dentition of these individuals is very imperfectly known (Woodward 1918: pl. XII, figs. 1a–1c, 4a), but the prearticular dentition differs from those of other Lower Cretaceous species of *Turbomesodon* by possessing transversely shorter and more globose, pillow-shaped, smooth primary row teeth. It is, however, not clear to what degree this morphology

may be affected by the subadult status of the specimens.

Isolated dentitions have also been figured by Fricke (1876: pl. III, figs. 5–9) from the Kimmeridgian of Hannover, northern Germany, as *Microdon minutus* Münster, 1846. They have partly been re-assigned by Licht (2011: fig. 2c-d) to *Proscinetes minutus* (Münster, 1846). However, their proportionally wide prearticular lingual secondary row teeth are more reminiscent of members of the genus *Turbomesodon*. A vomeral dentition, referred by Fricke (1876: pl. III, fig. 5) to the same species, shows strongly diminutive teeth of the lingual secondary row, although they are not distinctly interlocking with the primary row teeth as typical for *Proscinetes*. Further assessment of this material and its relationship to proscinetine taxa requires additional research.

I.3 Unnamed genus

Remarks: Dunker (1846) described a pycnodontian morphotype from the Berriasian of northern Germany as *Pycnodus mantellii*, suggesting similarity to the taxon figured and described by Agassiz (1839) under this name from the Valanginian of England (herein *T. microdon*). However, he noted several important differences to the latter, suggesting a high variability of the species but expressing doubts about their taxonomic separation from the English material.

The material seems to be so different from the morphotypes referred above to the genus *Turbomesodon* that they probably represent a different, yet unnamed genus or belong to a taxon from which the dental morphology is not yet sufficiently known.

Given the uncertain status of its type material and the scanty remains, this morphotype is kept herein under the original designation as "*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839), pending further studies.

Similar material has also been figured from the Berriasian of England by Woodward (1918). It may belong to the same or a closely related taxon.

As this morphotype is yet only represented by prearticular dentitions, its relationship to vomera referred to *Turbomesodon* spp. of the same stratigraphic age (*T.* cf. *arcuatus* in Germany, *T. arcuatus* in England) remains unclear.

"*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839)

* 1846 *Pycnodus Mantellii* Ag. – Dunker: 65; pl. XV, figs. 19–20.

? 1918 *Mesodon* sp. – Woodward: p. 58, pl. XIII, figs. 3–4.

mscr. 2009b Pflasterzahnreihe eines unbestimmten Actinopterygiers – Nyhuis & Herbig: fig. 11.

Holotype: Left prearticular dentition, figured by Dunker (1846: pl. XV, fig. 19; here Fig. 14a), material possibly lost.
Paratype: Left prearticular dentition, figured by Dunker (1846: pl. XV, fig. 20; here Fig. 14b), material possibly lost.
Type locality: Osterwald mountains, Lower Saxony, Germany (Dunker 1846: p. 65).
Stratum typicum: "Wälderthon", i.e. Bückeberg Group, Upper Berriasian, Lower Cretaceous.
Referred material: Prearticular primary tooth row, specimen in private collection (Nyhuis & Herbig [2009b]: fig. 11, C. Nyhuis pers. comm. 2019).
Possibly referrable material: NHM P.3757 (Fig. 14c), BGS 28354 (Woodward 1918: pl. XIII, fig. 4), left prearticular dentitions; NHM 21349, right prearticular dentition.

Range: Bückeberg Group of Lower Saxony and North-Rhine Westphalia, northern Germany and possibly middle Purbeck Limestone Group of Dorset, southern England; Berriasian.

Dental characteristics: Only prearticulars known. Primary row consists of a minimum of 4 (up to 6 in the English material) very short and transversely wide teeth (width/length

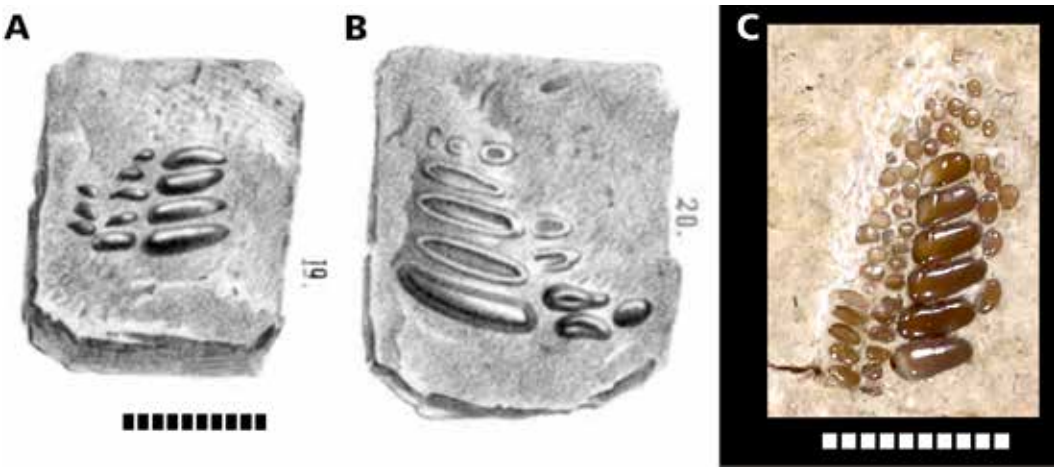


Abb. 14 A–B: „*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839), **A**: linke Präarticularbezahnung, Holotypus, aus Dunker (1846: Taf. XV, Abb. 19), verbleib unbekannt. Bückeberg-Gruppe, oberes Berriasium; Osterwald, Südniedersachsen, Norddeutschland. **B**: Rechte Präarticularbezahnung, Paratypus, aus Dunker (1846: Taf. XV, Abb. 20), verbleib unbekannt. Bückeberg-Gruppe, oberes Berriasium; Otternhagen, Neustadt am Rübenberge, Niedersachsen, Norddeutschland. **C**: ?„*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839), linke Präarticularbezahnung (NHM P.3757). Mittlere Purbeck Limestone Group, Berriasium; Swanage, Dorset, Südengland. Bild (**C**): © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Maßstab in **C**: 10 mm.

Fig. 14 A–B: „*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839), **A**: left prearticular dentition, holotype, from Dunker (1846: pl. XV, fig. 19), whereabouts of the material unknown. Bückeberg Group, upper Berriasian; Osterwald, southern Lower Saxony, northern Germany. **B**: Right prearticular dentition, paratype, from **Dunker** (1846: pl. XV, fig. 20), whereabouts of the material unknown. Bückeberg Group, upper Berriasian; Otternhagen, Neustadt am Rübenberge, Lower Saxony, northern Germany. **C**: ?„*Pycnodus*" *mantellii* Dunker, 1846 (non Agassiz, 1839), left prearticular dentition (NHM P.3757). Middle Purbeck Limestone Group, Berriasian; Swanage, Dorset, southern England. Image (**C**): © The Trustees of the Natural History Museum, London, CC-BY. Scalebar in **C**: 10 mm.

ration up to 4.5:1 but decreasing markedly rostrally); they are rostrally concave, strap-like and pointed towards their lingual and labial ends; with a broad, rounded transversal ridge surrounded by a circumferential faint groove on all sides. They exhibit clearly developed lateromedial abrasion facets in the English material, as well as in the specimen figured by Nyhuis & Herbig [2009b]. Lingual secondary row teeth transversally wide, irregular in outline, pointed towards the labial side, with an apical groove. Labial secondary row teeth similar but smaller. Secondary rows combined equal about 45–60 % of the width of the primary row teeth. The primary row passes rostrally into a field of small, subcircular teeth. In the English material the rostral two thirds of the secondary rows dissolve into an irregular field of small, subcircular tooth crowns, and similar teeth form two rows of lingual accessory teeth. It is not clear, if such a morphology of the rostral region was also present in the German specimens, potentially missing on the figures of Dunker due to preservational factors.

Remarks: Although being clearly similar, particularly in the arrangement of three main tooth rows and the abrasion pattern, this morphotype also exhibits some unusual characters compared to those species referred to *Turbomesodon* above. These include the very broad primary row teeth, the absence of a distinct transversal ridge/groove, the presence of a fine circumferential groove running around the primary tooth crowns, and the extensive development of lingual accessory teeth at least in the English material.

Appendix II: New material from the Osning Formation of North-Rhine Westphalia

Genus *Gregoriopycnodus* Taverne, Capasso & del Re, 2020

***Gregoriopycnodus*? sp.**

Figs. 1e, 15; Tab. 5.
Material: NAMU ES/kru-10972a-c, an incomplete right prearticular dentition.
Locality: Abandoned quarry at the northwestern end of the northeastern face of Hengeberg mountain, between Halle (Westfalen) and Werther (Westfalen), Northrhine-Westphalia, northwestern Germany (ca. 52° 03‘ 58“ N, 8° 23‘ 43“ E; Outcrop R of Althoff [1931]).
Horizon: Osning Formation, Minden Braunschweig Group, Lower Hauterivian, Lower Cretaceous.

Description: The right, incomplete prearticular is still embedded in the sedimentary matrix, a fine-grained, well-sorted sandstone. The occlusal surface is exposed, the „coronoid process“ and the peripheral regions are largely missing. Only the convex caudal margin of the prearticular is undamaged. The location of the base of the „coronoid process“ is indicated by a transversally inclined position of the secondmost caudal tooth of the outer secondary row.

Four rows of teeth are present: a primary row, two labial secondary rows and one accessory medial row. The primary tooth row is slightly elevated, the secondary tooth rows are located on a planum formed by the dentigerous bone. In the primary row, four teeth are preserved, the anterior three of them are positioned very close to each other and have a subcircular to trapezoidal outline. The third tooth, as counted rostrocaudally, is the largest and almost ovate in outline. The fourth, caudalmost tooth of the primary row – the proportionally shortest and widest – is slightly separated from the more rostrally located teeth. The tooth-crowns are bulbous to pillow-shaped. Only in the caudalmost tooth the enamel is preserved without damage. It is completely smooth and structureless, probably due to wear. In the next tooth in rostral direction, the enamel is also completely preserved but a deep, steeply labially inclined wear facet is present on the labial side (lateroapical wear pattern). The crowns of all other primary row teeth show strong wear and incomplete enamel.

In the lingual secondary row four teeth are preserved. A fifth tooth position was probably located on the convex caudal margin, however, this position was largely resorbed after the loss of the tooth. The teeth are distinctively smaller than those of the primary row. The three caudal teeth show a tetra- to pentagonal, subcircular to heart-shaped outline, with a rostrally slightly embayed margin. They are slightly wider than long. The rostralmost tooth is subovate. In transverse section the tooth-crowns profile is low and lenticular. Their apical region is damaged by wear. If preserved, the enamel is smooth.

In the labial secondary row four teeth are preserved also. The rostral- and caudalmost, respectively, of these are subcircular in outline, while those in the middle posess an elliptical outline with an anterolateral oriented main axis. The tooth-crowns are slightly smaller than those of the lingual secondary row. The anterior three tooth-crowns show a gentle, circular wear-facet surrounded labially by a slightly protruding rim. Due to enamel abrasion it is not possible to determine if this rim originally encircled the whole tooth-crown. The caudalmost tooth is more hemispherical in shape, but the enamel is also damaged apically in this tooth.

At the level of the two posteriormost teeth of the primary row, a lingual accessory row is represented by a single, small, spheroidal tooth. For measurements see Table 5.

Relationships of NAMU ES/kru-10972: The presence of an abrasio lateroapicalis, as well as the correspondence in number and arrangement of the tooth rows approach the conditions in the genera *Gregoriopycnodus,*

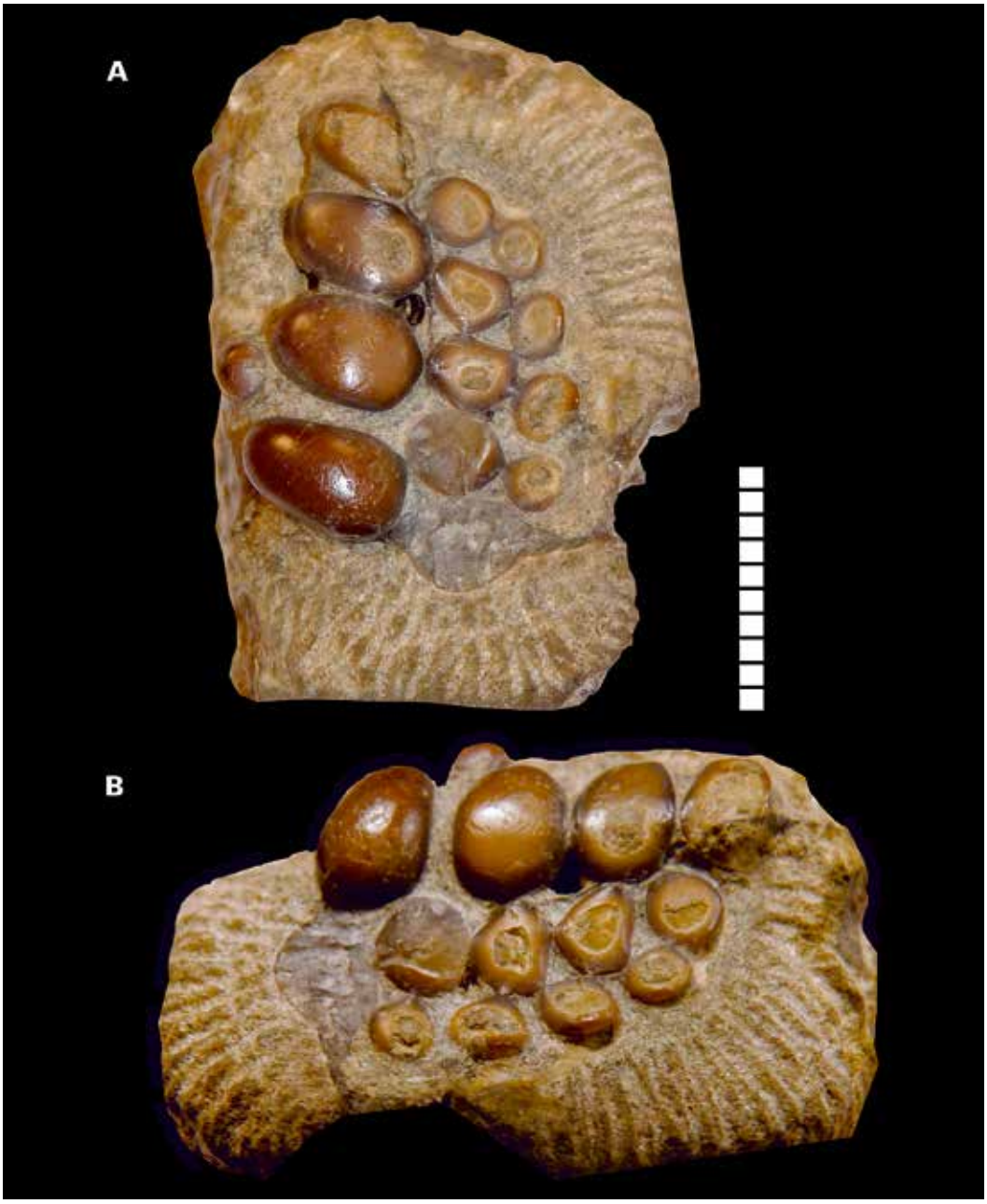


Abb. 15: *Gregoriopycnodus*? sp. ‚fragmentarische, rechte Präarticularbezahnung (NAMU ES/kru-10972). Untere Osning-Formation, Minden-Braunschweig-Gruppe, Unteres Hauterivium; aufgelassener Steinbruch am Hengeberg, Halle (Westfalen), Nordrhein-Westfalen, Nordwestdeutschland. **A**: Occlusalansicht, **B**: Schrägansicht, labial. Vgl. Abb. 1e, Maßstab: 10 mm.

Fig. 15: *Gregoriopycnodus*? sp., fragmentary, right prearticular dentition (NAMU ES/kru-10972). Lower Osning Formation, Minden Braunschweig Group, Lower Hauterivian; abandoned quarry at Hengeberg mountain, Halle (Westfalen), Northrhine-Westphalia, northwestern Germany. **A**: Occlusal view, **B**: oblique view, labial. Compare Fig. 1e, Scalebar: 10 mm.

Tooth position	LiAT		PRT		LiSR		LaSR	
	Length	Width	Length	Width	Length	Width	Length	Width
1	2,6	2,4	3,1	5	2,9	3,2	2,5	2,6
2	n/a	n/a	4,2	6,5	3,2	3,9	3,1	2,5
3	n/a	n/a	4,8	6,8	3,5	4,2	3,3	2,8
4	n/a	n/a	4,8	7,5	3,6	4,6	2,7	2,9

Tab. 5: *Gregoriopycnodus*? sp., fragmentarisches rechtes Präarticulare (NAMU ES/kru-10972), Abmessungen (in mm). Zahnreihenbezeichnungen (vgl. Abb. 1b, e): **LaSR**: labiale Sekundärreihenzähne, **LiSR**: linguale Sekundärreihenzähne, **LiAT**: linguale akzessorische Zähne, **PRT**: Primärreihenzähne. Length: Maximale Länge in rostrocaudaler Richtung, Width: Maximale Breite in labiolingualer Richtung, die Zählung der Zahnpositionen erfolgt von rostral nach caudal.

Tab. 5: *Gregoriopycnodus*? sp., fragmentary right prearticular (NAMU ES/kru-10972), measurements (in mm). Tooth row abbreviations (compare Fig. 1b, e): **LaSR**: labial secondary row teeth, **LiSR**: lingual secondary row teeth, **LiAT**: lingual accessory teeth, **PRT**: primary row teeth. Length: Maximum length in rostrocaudal direction, Width: maximum width in labiolingual direction, counting of tooth positions from rostral to caudal.

Proscinetes, Neoproscinetes, Turbomesodon, and *Thurmondella* Özdikmen & Akbulut, 2012.

NAMU ES/kru-10972 shows the closest similarity to *Gregoriopycnodus bassanii* (D'Erasmo, 1911) from the Albian of Italy (Taverne et al. 2020). The prearticular dentitions of this taxon figured by Taverne et al. (2020: fig. 10, fig. 9 shows a pathological or individual variation), Despite being in a late stage of wear, indicate the presence of a low-angle abrasio lateroapicalis. The size proportions among teeth, their arrangement and morphology of the secondary row teeth are also very similar. The primary row teeth are similar in occlusal outline but transversely slightly shorter and more globose than in *G. bassanii*.

NAMU ES/kru-10972 differs from members of *Proscinetes* in the outline of the primary row teeth, as well as in the relative size and shape of the secondary row teeth.

Species of *Neoproscinetes* are more similar in morphology and size proportions of the teeth. The outline of the primary row teeth especially mirrors that in *N. africanus*. However, in this genus the secondary row teeth are circular in outline and subequal in size (Poyato-Ariza 2003: fig. 1D, Cooper & Martill 2020a).

NAMU ES/kru-10972 differs from members of *Turbomesodon* in the more circular, narrower outline of all prearticular teeth, as well as in the smaller size difference between the teeth of the inner and outer secondary rows. Finally, members of *Thurmondella* differ from NAMU ES/kru-10972 clearly in the narrower, more squared outline of all prearticular teeth and the narrow, elongate shape of the lower jaw.

The genera *Macromesodon, Gyrodus*, and *Palaeobalistum* also show surficial similarities to NAMU ES/kru-10972: The type species of *Macromesodon, M. macropterus* (Wagner, 1851), differs from the present specimen by proportionally smaller outer secondary row teeth and wider primary row teeth, that are irregular in outline (Zittel 1887: fig. 261c). The teeth are overall more circular and the dentition lacks a lateroapical wear pattern. Except from the type species, the content of this genus is uncertain, as it was often used often as a „collective" taxon for a morphologically wide range of incomplete material.

Although some characters, including the pillow-shaped morphology of the primary row teeth, the relatively large secondary row teeth, the polygonal outline of the inner secondary row teeth, the transverse orientation of the secondary row teeth, and a similar morphology of heavily worn secondary row teeth, are shared with *Gyrodus* (see Woodward, 1895, Kriwet 2005, Kriwet & Schmitz 2005, Gouiric-Cavalli et al. 2019), the distinctly different wear pattern of the primary row teeth, and the proportions of the secondary row teeth

exclude NAMU ES/kru-10972 from this genus. *Gyrodus* spp. exhibit an apical abrasion pattern of the primary row teeth, and the teeth of the inner secondary row are distinctly smaller then those of the outer secondary row.

In species of *Palaeobalistum* the tooth rows are arranged and proportioned similarly to NAMU ES/kru-10972. However, the primary tooth row consists of more cuboid teeth with apical wear patterns (e. g. Thurmond 1974).

In conclusion, NAMU ES/kru-10972 probably belongs to a taxon closely related to *Gregoriopycnodus bassanii*. Given the incomplete state of the available material, as well as of the current knowledge of Lower Cretaceous European marine pycnodont fauna, it is referred herein to as *Gregoriopycnodus*? sp.

8 Literaturverzeichnis / References

Veröffentlichungsdaten für / Publication dates for Agassiz (1833b, 1834, 1839, 1842, 1844) nach / according to Brown (in Woodward & Sherborn 1890).

Abbink, O., Targarona, J., Brinkhuis, H. & Visscher, H. (2001): Late Jurassic to Early Cretaceous paleoclimatic evolution of the southern North Sea. – Global and Planetary Change, **30(3–4)**: S. 231–256.

Agassiz, L. (1833a): Synoptische Übersicht der fossilen Ganoiden. – Neues Jahrbuch für Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, **1**: S. 470–481.

Agassiz, L. (1833b): Recherches sur les poissons fossiles. Bd. II, Text Teil I, Lieferung I: S. 1–48 – Neuchâtel und Soleure (Imprimerie de Petitpierre).

Agassiz, L. (1834): Recherches sur les poissons fossiles. Feuilleton additionnel. 20 S. – Neuchâtel und Soleure (Imprimerie de Petitpierre).

Agassiz, L. (1839): Recherches sur les poissons fossiles. Bd. II, Atlas, Lieferung X, XII: pl. 72a – Neuchâtel und Soleure (Imprimerie de Petitpierre).

Agassiz, L. (1842): Recherches sur les poissons fossiles. Bd. II, Atlas, Lieferung XIV: pl. 69c – Neuchâtel und Soleure (Imprimerie de Petitpierre).

Agassiz, L. (1844): Recherches sur les poissons fossiles. Bd. II, Text Teil II, Lieferung XVII-XVIII: S. 73–336. – Neuchâtel und Soleure (Imprimerie de Petitpierre).

Althoff, W. [1931]: Aufschluss R. [Unveröff. Aufschlussprotokoll], 3 S. – Bielefeld (Naturkunde-Museum Bielefeld).

Ansorge J. (1990): Fischreste (Selachii, Actinopterygii) aus der Wealdentonscholle von Lobber Ort (Mönchgut/Rügen/DDR). – Paläontologische Zeitschrift, **64(1–2)**: S. 133–144.

Arp, G. & Mennerich, C. (2008): Ostracod associations, palaeoenvironment and cyclicity of Purbeck-type sediments of the Münder Formation (Lower Cretaceous, Hils Syncline, N-Germany). – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **264**: S. 230–249.

Batten, D. J. (2002): Palaeoenvironmental setting of the Purbeck Limestone Group. – Special Papers in Palaeontology, **68**: S. 13–20.

Berg, L. S. (1937): Classification of fishes, both Recent and fossil. – Traveaux de l'Institut Zoologique de l'Academie des Sciences de l'URSS, **5(2)**: S. 345 S. (engl. Übersetzung 1947).

Bergman, N. M., Lenton, T. M. & Watson, A. J. (2004): COPSE: A new model of biogeochemical cycling over Phanerozoic time. – American Journal of Science, **304**: S. 397–437.

Bernard, E. L. & Smith, M. (2018): Arthur Smith Woodward's fossil fish type specimens. 148 S. – London (Geological Society): *http://www.geolsoc.org.uk/SUP18874*

Berner, U. (2011): The German Wealden, an unconventional hydrocarbon play? – Erdöl, Erdgas, Kohle, **127(7/8)**: S. 303–307.

Biese, W. (1958): Microdon del Aptiano de Copiapó. – International Geological Congress, **20**: S. 235–238.

Blake, J. F. (1905): A monograph of the fauna of the Cornbrash. Part I. – Palaeontographical Society, **59(282)**: S. 1–100.

Brauns, D. (1874): Der obere Jura im nordwestlichen Deutschland von der oberen Grenze der Ornatenschichten bis zur Wealdbildung, mit besonderer Berücksichtigung seiner Molluskenfauna. 469 S. – Braunschweig (Viehweg und Sohn).

Cavin, L., Garcia, G. & Valentin, X. (2020): A minute freshwater pycnodont fish from the Late Cretaceous of southern France: Palaeoecological implications. – Cretaceous Research, **106**: *https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104242*

Cawley, J. & Kriwet, J. (2018): A new pycnodont fish, Scalacurvichthys naishi gen. et sp. nov., from the Late Cretaceous of Israel. – Journal of Systematic Palaeontology, **16**: S. 659–673.

Cawley, J. J., Marramà, G., Carnevale, G. & Kriwet, J. (2018): A quantitative approach to determine the taxonomic identity and ontogeny of the pycnodontiform fish Pycnodus (Neopterygii, Actinopterygii) from the Eocene of Bolca Lagerstätte, Italy. – PeerJ, **6**: e4809.

Cawley, J., Lehmann, J., Wiese, F. & Kriwet, J. (2020): Njoerdichthys dyckerhoffi gen. et sp. nov. (Pycnodontiformes, lower Turonian) northward migration caused by the Cretaceous Thermal Maximum. – Cretaceous Research, **166**: *https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104590*

Cooper, S. L. A. & Martill, D. M. (2020a): A diverse assemblage of pycnodont fishes (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the mid-Cretaceous, continental Kem-Kem Group of south-east Morocco. – Cretaceous Research, **112**: *https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104456*

Cooper, S. L. A. & Martill, D. M. (2020b): Pycnodont fishes (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the Upper Cretaceous (lower Turonian) Akrabou Formation of Asfla, Morocco. – Cretaceous Research, **116**: *https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104607*

Cope, E. D. (1872): Observations on the systematic relations of the fishes. – Proceedings of the American Association for the Advancement of Science, **2**: S. 317–343.

Cornuel, M. J. (1877): Description de débris de Poissons fossiles provenant principalement du calcaire néocomien du département de la Haute-Marne. – Bulletin de la Société géologique de France, **series 3, 5**: S. 604–626.

Cornuel, M. J. (1879): Note sur de nouveaux débris de Pycnodontes portlandiens et néocomiens de l'Est du bassin de Paris. – Bulletin de la Société géologique de France, **series 3, 8**: S. 150–162.

Costa, O. G. (1854-56): Paleontologia del Regno di Napoli. Parte II. 380S. – Neapel (G. Cateneo).

de Blainville, H. D. (1818): Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle. Tome 27. 586 S. – Paris (Deterville).

D'Erasmo, G. (1914): La fauna e l'età dei calcari a ittioliti di Pietraroia. – Paleontographica Italica, **20**: S. 29–86.

de Loriol, P. (1872): Monographie Paléontologique et géologique des étages supérieurs de la Formation Jurassique du Département de la Haute-Marne. – Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie, **16**: S. 1–484.

Dixon, F. (1850): The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. 423 S. – London (Longman, Brown, Green & Longmans).

Dunker, W. (1846): Monographie der norddeutschen Wealdenbildung: Ein Beitrag zur Geognosie und Naturgeschichte der Vorwelt. 136 S. – Braunschweig (Oehme und Müller).

Dunkle, D. H. & Hibbard, C. W. (1946): Some comments upon the structure of a pycnodontid fish from the upper Cretaceous of Kansas. – University Kansas Science Bulletin, **31(8)**: S. 161–181.

Ebert, M. (2013): The Pycnodontidae (Actinopterygii) in the late Jurassic: 1) The genus *Proscinetes* Gistel, 1848 in the Solnhofen Archipelago (Germany) and Cerin (France). – Archaeopteryx, **31**: S. 22–43.

Ebert, M. (2016): The Pycnodontidae (Actinopterygii) in the Late Jurassic: 2) *Turboscinetes* gen. nov. in the Solnhofen Archipelago (Germany). – Archaeopteryx, **33**: S. 12–53.

Ebert, M. (2019): A new genus of Pycnodontidae (Actinopterygii) from the Upper Jurassic of France and Germany, included in a phylogeny of Pycnodontiformes. – Zoological Journal of the Linnean Society, **188(2)**: S. 434–454.

Egerton, P. G. (1877): On some new pycnodonts. – Geological Magazine, **4 (dec. 2)**: S. 49–55.

Figueiredo, F. J. & Silva Santos, R. da (1987): Considerações taxinômicas dos picnodontidos da Formaçaõ Gramame (camada de Fostato). Anais X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro: S. 25–31.

Fitton, W. H. (1836): Observations on some of the strata between the Chalk and the Oxford Oolite in the South-east of England. – Transactions of the Geological Society of London, **Series 2, 4**: S. 103–379.

Föllmi, K. B. (2012): Early Cretaceous life, climate and anoxia. – Cretaceous Research, **35**: S. 230–257.

Forey, P. & Sweetman, S. C. (2011): Bony Fishes. In: Batten, D. J. (Hrsg.): English Wealden fossils. Palaeontological Association Field Guide to Fossils, **14**: S. 225–235.

Forir, H. (1887): Contributions à l'étude du système crétacé de la Belgique. I. Sur quelques poissons et crustacés nouveaux ou peu connus. – Annales de la Société Géologique de Belgique, **14**: S. 25–56.

Frerichs U. (2017): Fische. – In: Arbeitskreis Paläontologie Hannover (Hrsg.): Fossilien aus der ehemaligen Ziegeleitongrube Sachsenhagen. Arbeitskreis Paläontologie Hannover, **45(1-2)**: S. 59–62.

Fricke, K. (1876): Die fossilen Fische aus den oberen Juraschichten von Hannover. – Palaeontographica, **22**: S. 347–398.

Gidley, J. W. (1913): Some new American Pycnodont fishes. – Proceedings of the United States National Museum, **46(2036)**: S. 445–449.

Gistel, J. (1848): Naturgeschichte des Thierreichs für höhere Schulen. X. Pisces. 216 pp. – Leipzig (J. J. Weber)

Grabowski, J., Chmielewski, A., Ploch, I., Rogov, M., Smoleń, J., Wójcik-Tabol, P., Leszczyński, K. & Maj-Szeliga, K. (2020): Palaeoclimatic changes and inter-regional correlations in the Jurassic/Cretaceous boundary interval of the Polish Basin: portable XRF and magnetic susceptibility study. – Newsletters on Stratigraphy, DOI: 10.1127/nos/2020/0600.

Gramann, F., Heunisch, C., Klassen, H., Kockel, F., Dulce, G., Harms, F.-J., Katschorek, T., Mönnig, E., Schudack, M., Schudack, U., Thies, D., Weiss, M. & Hinze, C. (1997): Das Niedersächsische Oberjura-Becken – Ergebnisse interdisziplinärer Zusammenarbeit. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **148(2)**: S. 165–236.

Gouiric-Cavalli, S., Remírez, M. & Kriwet, J. (2019): New pycnodontiform fishes (Actinopterygii, Neopterygii) from the Early Cretaceous of the Argentinian Patagonia. – Cretaceous Research, **94**: S. 45–58.

Gröcke, D. R., Price, G. D., Ruffel, A. H., Mutterlose, J., Baraboshkin, E. (2003): Isotopic evidence for late Jurassic – early Cretaceous climate change. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **202**: S. 97–118.

Hay, O. P. (1916): Description of some fossil vertebrates found in Texas. – Bulletin of the University of Texas, **71**: S. 3–24.

Heckel, J. J. (1854): Über den Bau und die Eintheilung der Pycnodonten nebst kurzer Beschreibung einer neuer Arten derselben. – Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, **12**: S. 433–464.

Heckel, J. J. (1856): Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Österreichs. – Denkschriften der Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe, **11**: S. 187–274.

Hendricks, A. & Speetzen, E. (1983): Der Osning-Sandstein im Teutoburger Wald und im Egge-Gebirge (NW Deutschland) – ein marines Küstensediment aus der Unterkreidezeit. Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde, **45(1)**: S. 1–11.

Hérenger, L. (1946): Sur les fragments de machoires de Pycnodontes jurassiques et crétacés du Sud-Est de la France. – Travaux du Laboratoire de Géologie de Grenoble, **25**: S. 33–48.

Herrmann, R. & Kunz, R. (1999): Stratigraphie und Fazies der Salinar-Folge (Münder Mergel/Ober-Malm) der SE- und SW-Hilsmulde/S-Niedersachsen. – Philippia, **9(2)**: S. 103–114.

Hibbard, C. W. & Graffam, A. (1941): A new pycnodont fish from the Upper Cretaceous of Rooks County, Kansas. – The University of Kansas Science Bulletin, **27(1)**: S. 72–77.

Hiss, M. (2018): Lithostratigraphische Einheiten der Unterkreide in Norddeutschland. – Anlage 2008144-1, Litholex Online-Datenbank, Datensatz-Nr. 2008144, Aktualisiert: 24.09.2018, Abgerufen am 14.07.2021, *http://litholex.bgr.de*, BGR, Hannover.

Hollstein, W. (1923): Der Teutoburger Wald zwischen Werther und Borgholzhausen. – Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande und Westfalens, **80**: S. 1–33.

Hussakof, L. (1916): A new pycnodont fish, *Coelodus syriacus*, from the Cretaceous of Syria. – Bulletin of the American Museum of Natural History, **35(15)**: S. 135–137.

ICZN (1999): International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition. xxix+306 S. – London (The International Trust for Zoological Nomenclature).

Jordan, R. (1959): Die Ziegeleitongrube westlich Wätzum, Blatt Sarstedt, an der Ostflanke des Salzstockes von Sarstedt-Lehrte (Dogger, Wealden, marine Unterkreide). – Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover, **104**: S. 5–24.

Karl, H.-V., Staesche, U., Tichy, G., Lehmann, J. & Peitz, S. (2007): Systematik der Schildkröten (Anapsida: Chelonii) aus Oberjura und Unterkreide von Nordwestdeutschland. – Geologisches Jahrbuch, **B98**: S. 5–89.

Kemper, E. (1968): Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentheim und die angrenzenden Gebiete. 3. Auflage. – Das Bentheimer Land, **64**: S. 1–172.

Kemper, E. (1976): Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentheim und die angrenzenden Gebiete mit Abriss einem der emsländischen Unterkreide, 4. Auflage. – Das Bentheimer Land, **64**: S. 1–206.

Kemper, E. & Wiedenroth, K. (1987): Klima und Tiermigrationen am Beispiel der frühcretazischen Ammoniten Nordwestdeutschlands. – Geologisches Jahrbuch, **A96**: S. 315–363.

Kemper, E. & Zimmerle, W. (1978): Die anoxischen Sedimente der präoberaptischen Unterkreide NW-Deutschlands und ihr paläogeographischer Rahmen. – Geologisches Jahrbuch, **A45**: S. 3–41.

Kemper, E., Ernst, G. & Thiermann, A. (1978): Die Unterkreide im Wiehengebirgsvorland bei Lübbecke und im Osning zwischen Bielefeld und Bevergern. 65 S. – Symposium Deutsche Kreide, Münster 1978, Exkursion A1, Münster.

Klein, C. & Mutterlose, J. (1998): Verteilungsmuster der Mesofauna im hohen Ober-Hauterive Nordwestdeutschlands. – Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der Universität Hannover, **38**: S. 163–177.

Kölbl-Ebert, M., Ebert, M., Bellwood, D. R. & Schulbert, C. (2018): A piranha-like pycnodontiform fish from the Late Jurassic – Current Biology, **28(21)**: S. 3516–3521.

Kriwet, J. (2001): Feeding mechanisms and ecology of pycnodont fishes (Neopterygii, †Pycnodontiformes). – Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde zu Berlin, Geowissenschaftliche Reihe, **4**: S. 139–165.

Kriwet, J. (2005): A comprehensive study of the skull and dentition of pycnodont fishes. – Zitteliana, **A45**: S. 135–188.

Kriwet, J. (2008): The dentition of the enigmatic pycnodont fish, Athrodon wittei (Fricke, 1876) (Neopterygii, Pycnodontiformes; Late Jurassic; NW Germany). – Fossil Record, **11(2)**: S. 61–66.

Kriwet, J. & Schmitz, L. (2005): New insight into the distribution and palaeobiology of the pycnodont fish Gyrodus. – Acta Palaeontologica Polonica, **50(1)**: S. 49–56

Kujau, A., Heimhofer, U., Hochuli, P. A., Pauly, S., Morales, C., Adatte, T., Föllmi, K. Ploch, I. & Mutterlose, J. (2013): Reconstructing Valanginian (Early Cretaceous) mid-latitude vegetation and climate dynamics on spore-pollen assemblages. – Review of Palaeobotany and Palynology, **197**: S. 50–69.

Lambers, P. H. (1991): The Upper Jurassic actinopterygian fish *Gyrodus dichactinius* Winkler 1862 (*Gyrodus hexagonus* [Blainville 1818] from Solnhofen, Bavaria and anatomy of the genus *Gyrodus* Agassiz. – Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, **94(4)**: S. 489–544.

Leinfelder, R. R. (2001): Jurassic Reef Ecosystems. In: Stanley jr., G. D. (Hrsg.): The History and Sedimentology of Ancient Reef Systems. 251–309. New York (Kluwer Academic/ Plenum Publishers).

Licht, M. (2009): The relationship of prearticular length and standard length in pycnodontiform fishes. – Studia Geologica Salamanticensia, **45(2)**: S. 139–148.

Licht, M. (2011): A short contribution about the pycnodont fishes (Actinopterygii, Neopterygii) from Lower Saxony (NW-Germany) described by Fricke (1876). – Studia Geologica Salamanticensia, **41(1)**: S. 69–76.

Licht, M. (2013): Indications for a retreat area of small pycnodont fishes from the Pteroceras layer (Kimmeridgian, Late Jurassic) of Hanover (Lower Saxony, NW-Germany). – Freiberger Forschungshefte, **C545**: S. 99–105.

Licht, M. & Kogan, I. (2011): Late Cretaceous pycnodont fishes (Actinopterygii, Neopterygii) from Saxony (Eastern Germany). – Freiberger Forschungshefte, **C 540**: S. 79–90.

Licht, M., Kriwet, J. & Buchwitz, M. (2015): Body-size variation of pycnodontiform fishes from the Late Jurassic of Lower Saxony (Northern Germany) as a consequence of interspecific competition? – Paläontologische Zeitschrift, **89**: S. 891–900.

Licht, M. & Reich, M. (2007): Late Jurassic pycnodontiform fishes from Lower Saxony, NW-Germany. – Wissenschaftliche Mitteilungen des Instituts für Geologie der TU Bergakademie Freiberg, **36**: S. 85.

Longbottom, A. E. (1984): New Tertiary pycnodonts from the Tilemsi valley, Republic of Mali. – Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology), **38(1)**: S. 1–26.

Meissner, P., Mutterlose, J., Bodin, S. (2015): Latitudinal temperature trends in the northern hemisphere during the Early Cretaceous (Valanginian-Hauterivian). – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **424**: S. 17–39.

Miller, K. G., Kominz, M. A., Browning, J. V., Wright, J. D., Mountain, G. S., Katz, M. E., Sugarman, P. J., Cramer, B. S., Christie-Blick, N. & Pekar, S. (2005): The Phanerozoic record of global sea-level change. – Science, **310**: S. 1293–1298.

Möller, C. & Mutterlose, J. (2014): Middle Hauterivian biostratigraphy and palaeoceanography of the Lower Saxony Basin (northwest Germany). – Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften, **165**: S. 501–520.

Mönnig, E., Franz, M. & Schweigert, G. (2018): Der Jura in der Stratigraphischen Tabelle von Deutschland (STD 2016). – Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften, **169(2)**: S. 225–246.

Mudroch, A. (2001): Fischzähne aus dem Oberjura Nordwesteuropas – Systematik, Biogeochemie und Palökologie. – Unveröffentlichte Dissertation, Universität Hannover, 142 S., Hannover.

Mudroch, A. & Thies, D. (1996): Knochenfischzähne (Osteichthyes, Actinopterygii) aus dem Oberjura (Kimmeridgium) des Langenbergs bei Oker (Norddeutschland). – Geologica et Palaeontologica, **30**: S. 239–269.

Müller, A. H. (1985): Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 3, Teil 1. Fische im weiteren Sinne und Amphibien. 655 S. – Jena (VEB G. Fischer).

Müller, M. K. (2011): The fish fauna of the Late Jurassic Solothurn Turtle Limestone (NW

Switzerland). – Swiss Journal of Geosciences, **104(Supplement 1)**: S. 133–146.

Münster, G. Graf zu (1846): Ueber die im Korallenkalk des Lindner Berges bei Hannover vorkommenden Ueberreste von Fischen. – Beiträge zur Petrefactenkunde, **7**: S. 36–50.

Mutterlose, J. (1992): Migration and evolution patterns of floras and faunas in marine Early Cretaceous sediments of NW Europe. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **94**: S. 261–282.

Mutterlose, J. (1995): Die Unterkreide-Aufschlüsse des Osning-Sandsteins (NW-Deutschland) – Ihre Fauna und Lithofazies. – Geologie und Paläontologie in Westfalen, **36**: S. 1–85.

Mutterlose, J., Wippich, M. G. E. & Geisen, M. (1997): Cretaceous depositional environments of NW Germany. – Bochumer geologische und geotechnische Arbeiten, **46**: S. 1–134.

Mutterlose, J. & Bornemann, A. (2000): Distribution and facies patterns of Lower Cretaceous sediments in northern Germany – a review. – Cretaceous Research, **21**: S. 733–759.

Mutterlose, J., Bornemann, A., Herrle, J. (2009a): The Aptian-Albian cold snap: Evidence for „mid" Cretaceous icehouse interludes. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **252**: S. 217–225.

Mutterlose, J., Pauly, S. & Steuber, T. (2009b): Temperature controlled deposition of early Cretaceous (Barremian-early Aptian) black shales in an epicontinental sea. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **273**: S. 330–345.

Mutterlose, J., Malkoc, M., Schouten, S., Sinninghe Damsté, J. S. & Forster, A. (2010): TEX86 and stable $\delta^{18}O$ palaeothermometry of early Cretaceous sediments: Implications for belemnite ecology and palaeotemperature proxy application. – Earth and Planetary Science Letters, **298**: S. 286–298.

Mutterlose, J., Malkoc, M., Schouten, S. & Sinninghe Damsté, J. S. (2012): Reconstruction of vertical temperature gradients in past oceans – proxy data from the Hauterivian-early Barremian (Early Cretaceous) of the Boreal Realm. – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **363/364**: S. 135–143.

Nursall, J. R. (1996): The phylogeny of the pycnodont fishes. – In: Arratia, G. & Viohl, G. (Hrsg.): Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology: S. 125–152, München (Dr. F. Pfeil).

Nyhuis, C. & Herbig, H.-G. (2009a): Ichthyolithe aus dem Berriasium von Gronau/Westfalen (westliches niedersächsisches Kreidebecken) – Rekonstruktion einer trophischen Kette aus sturmkondensierten Bonebeds. – Terra Nostra, **2009(3)**: S. 85.

Nyhuis, C. & Herbig, H.-G. [2009b]: Ichthyolithe aus dem Berriasium von Gronau/Westfalen (westliches niedersächsisches Kreidebecken) – Rekonstruktion einer trophischen Kette aus sturmkondensierten Bonebeds. – [Unveröff. Poster], 79. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft in Bonn.

Özdikmen, H. & Akbulut, A. (2012): *Thurmondella* nom. nov., a new name for the preoccupied genus *Paramicrodon* Thurmond, 1974 (Osteichthyes: Actinopterygii: Pycnodontiformes). – Munis Entomology & Zoology, **7(2)**: S. 1280–1281.

Pauly, S., Mutterlose, J. & Wray, D. S. (2013): Palaeoceanography of Lower Cretaceous (Barremian-lower Aptian) black shales from northwest Germany evidenced by calcareous nannofossils and geochemisty. – Cretaceous Research, **42**: S. 28–43.

Pictet, F.-J. (1850): Descriptions de quelques poissons fossiles du Mount Liban. 59S. – Genf (J.-G. Fick).

Poyato-Ariza, F. J. (2003): Dental characters and phylogeny of pycnodontiform fishes. – Journal of Vertebrate Paleontology, **23**: S. 937–940.

Poyato-Ariza, F. J. (2005): Pycnodont fishes: morphologic variation, ecomorphologic plasticity, and a new interpretation of their evolutionary history. - Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, series A (Natural History), **3**: S. 169–184.

Poyato-Ariza, F. J. (2020): Studies on pycnodont fishes (II): Revision of the subfamily Pycnodontinae, with special reference to Italian forms. – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, **126(2)**: S. 447–473.

Poyato-Ariza, F. J. & Bermúdez-Rochas, D. D. (2009): New pycnodont fish (*Arcodonichthys pasiegae* gen. et sp. nov.) from the Early Cretaceous of the Basque-Cantabrian Basin, Northern Spain. – Journal of Vertebrate Paleontology, **29(1)**: S. 271–275.

Poyato-Ariza, F. J. & Wenz, S. (2002): A new insight on pycnodontiform fishes. – Geodiversitas, **24(1)**: S. 139–248.

Poyato-Ariza, F. J. & Wenz, S. (2004): The new pycnodontiform fish genus *Turbomesodon*, and a revision of *Macromesodon* based on Lower Cretaceous new material from Las Hoyas, Cuenca, Spain. – In: Arratia, G. & Tintori, A. (Hrsg.): Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Palaeoenvironment, and Biodiversity: S. 341–378, München (Dr. F. Pfeil).

Price, G. D. & Mutterlose, J. (2004): Isotopic signals from late Jurassic – early Cretaceous (Volgian-Valanginian) sub-Arctic belemnites, Yatria River, Western Siberia. – Journal of the Geological Society London, **161**: S. 959–968.

Rasband, W. S. (1997-2018): ImageJ. – Bethesda (U.S. National Institutes of Health): *https://imagej.nih.gov/ij*

Roemer, F. A. (1839): Die Versteinerungen des Norddeutschen Oolithen-Gebirges. Ein Nachtrag. 59 S. – Hannover (Hahn'sche Hofbuchhandlung).

Roemer, F. A. (1841): Die Versteinerungen des Norddeutschen Kreidegebirges. 136S. – Hannover (Hahn'sche Hofbuchhandlung).

Roemer, H. (1874): Ein neuer Aufschluss der Wälderthon- und Hilsthon-Bildung. – Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **26**: S. 345–348.

Salisbury, S. W., Willis, P. M. A., Peitz, S. & Sander, P. M. (1999): The crocodilian *Goniopholis simus* from the Lower Cretaceous of northwestern Germany. – Special Papers in Palaeontology, **60**: S. 121–148.

Sauvage, H. É. (1879): Etude sur les poissons et les reptiles des terrains crétacés et jurassiques supérieurs de l'Yonne. – Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de l'Yonne, 3eme série, **1**: S. 20–84.

Sauvage, H. É. (1880): Synopsis des poissons et des reptiles des terrains jurassiques de Boulogne-sur-Mer. – Bulletin de la Société géologique de France, Sér. 3, **8**: S. 524–47.

Schmitz, L. (1999): Fischreste (Actinopterygier und Selachier) aus dem Osningsandstein (Unteres Barrême) von Halle/Westfalen im Teutoburger Wald. - Terra Nostra, **99(8)**: S. 112.

Schmitz, L. (2003): Fischzähne (Neoselachii; Actinopterygii) aus dem Unter-Barremium von NW-Deutschland. – Neues Jahrbuch

für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **227(2)**: S. 175–199.

Schneider, C. A. & Kürschner, W. M. (2016): Pollen und Sporen als Indikatoren für den Klimawandel an der Jura/Kreide-Grenze. Palynologische Untersuchungen an einem Bohrprofil im Nordosten von NRW. – Scriptum online, **1**: S. 1–26.

Schneider, A. C., Mutterlose, J., Blumenberg, M., Heimhofer, U. & Luppold, F. W. (2019): Palynofacies, micropalaeontology, and source rock evaluation of non-marine Jurassic-Cretaceous boundary deposits from northern Germany – Implications for palaeoenvironment and hydrocarbon potential. – Marine and Petroleum Geology, **103**: S. 526–548.

Schultz, O. & Paunović, M. (1997): Der Nachweis von *Coelodus* (Osteichthyes, Pycnodontidae) im Turonien (Oberkreide) von Gams bei Hieflau, Steiermark, Österreich, und aus der Oberkreide von Kroatien und Italien. – Annalen des Naturhistorischen Museums Wien, **98A**: S. 73–141.

Schultze, H.-P. (1981): A pycnodont dentition (Paramicrodon volcanensis n. sp.; Pisces, Actinopterygii) from the Lower Cretaceous of El Volcan Region, southeast of Santiago, Chile. – Revista Geológica de Chile, **12**: S. 87–93.

Scott, B. & Smith, V. (2014): Natural History Museum Data Portal. – *https://data.nhm.ac.uk.*

Seibertz, E. & Vodrážka, R. (2014): Kalkschwämme im Ökosystem des Hilskonglomerates in der unterkretazischen Braunschweiger Bucht (Hauterivium, NW-Deutschland). – Geologica Saxonica, **60(2)**: S. 334–335.

Silva Santos, R. da (1970): A paleoictiofauna da Formaçaõ Santana – Holostei: Familia Girodontidae. – Anais da Academia Brasileira de Ciencias, **42(3)**: S. 446–452.

Stollhofen, H., Bachmann, G. H., Barnasch, J., Bayer, U., Beutler, G., Franz, M., Kästner, M., Legler, B., Mutterlose, J. & Radies, D. (2008): Upper Rotliegend to Early Cretaceous basin development. In: Littke, R., Bayer, U., Gajewski, D. & Nelskamp, S. (Hrsg.): Dynamics of complex intracontinental basins. The Central European Basin System. 181–210, Berlin, Heidelberg (Springer).

Struckmann, C. (1878): Geognostische Studien am östlichen Deister. – Jahresbericht der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover, **27/28**: S. 53–80.

Struckmann, C. (1880a): Die Wealdenbildungen der Umgegend von Hannover. 122 S. – Hannover (Hahn'sche Buchhandlung)

Struckmann, C. (1880b): Geognostische Studien am Deister. – Jahresbericht der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover, **29/30**: S. 60–75.

Struckmann, C. (1887): Die Portland-Bildungen der Umgegend von Hannover. – Zeitschrift der Geologischischen Gesellschaft, **39(1)**: S. 32–67.

Struckmann, C. (1891): Die Wealdenbildungen von Sehnde bei Lehrte. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **1891(1)**: S. 117–131.

Stumpf, S., Ansorge, J., Pfaff, C. & Kriwet, J. (2017): Early Jurassic diversification of pycnodontiform fishes (Actinopterygii, Neopterygii) after the end-Triassic extinction event: Evidence from a new genus and species, *Grimmenodon aureum*. – Journal of Vertebrate Paleontology, **37**: e1344679.

Sweetman, S. C., Goedert, J. & Martill, D. M. (2014): A preliminary account of the fishes of the Lower Cretaceous Wessex Formation (Wealden Group, Barremian) of the Isle of Wight, southern England. – Biological

Journal of the Linnean Society, **113(3)**: S. 872–896.

Taverne, L. (1981): Les Actinoptèrygiens de l'Aptien Inférieur (Töck) d'Helgoland. – Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Univeristät Hamburg, **51**: S. 43–82.

Taverne, L. (2014): À propos du pycnodonte *Paramesturus* (Gyrodontidae) de l'Aptien inférieur marin d'Allemagne et de ses relations systématiques. – Paleontos, **25**: S. 69–77.

Taverne, L. & Capasso, L. (2018a): Osteology and phylogenetic relationships of Haqelpycnodus picteti gen. and sp. nov., a new pycnodont fish genus (Pycnodontidae) from the marine Late Cretaceous tropical sea of Lebanon. – Geo-Eco-Trop, **42(1)**: S. 117–132.

Taverne, L. & Capasso, L. (2018b): Osteology and relationships of *Libanopycnodus wenzi* gen. et sp. nov. and *Sigmapycnodus giganteus* gen. et sp. nov. (Pycnodontiformes) from the Late Cretaceous of Lebanon. – European Journal of Taxonomy, **420**: S. 1–29.

Taverne, L. & Capasso, L. (2020): New data on the osteology of *Flagellipinna rhomboides*, a pycnodont fish (Pycnodontidae) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Lebanon. – Geo-Eco-Trop, **44(1)**: S. 175–184.

Taverne, L., Capasso, L. & del Re, M. (2019): The pycnodont fishes from the Lower Cretaceous of the Capo d'Orlando, near Castellammare di Stabia (Naples, Campania, southern Italy), with the description of the new genus *Costapycnodus*. – Geo-Eco-Trop, **43(1)**: S. 53–74.

Taverne, L., Capasso, L. & del Re, M. (2020): Osteology and phylogenetic relationships of *Gregoriopycnodus bassanii* gen. nov., a pycnodont fish (Pycnodontidae) from the marine Albian (Lower Cretaceous) of Pietraroja (southern Italy). – Geo-Eco-Trop, **44(1)**: S. 161–174.

Thies, D. & Mudroch, A. (1996): Actinopterygian teeth from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of N Germany. – In: Arratia, G. & Viohl, G. (Hrsg.): Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology: S. 105–114, München (Dr. F. Pfeil).

Thiollière, V. (1852): Troisième notice sur les gisements à poissons fossiles situés dans le Jura du département de l'Ain. – Annales des Sciences Physiques et Naturelles, Lyon, **2**: S. 354–446.

Thurmond, J. T. (1971): Jaw mechanics and paleoecology of Lower Cretaceous pycnodont fishes from Texas. – The Journal of the Alabama Academy of Science, **42(3)**: S. 167–168.

Thurmond, J. T. (1974): Lower vertebrate faunas of the Trinity Division in north-central Texas. Geoscience and Man, **8**: S. 103–129.

Traquair, R. H. (1911): Les Poissons Wealdiens de Bernissart. Mémoires du Musée Royale d'Histoire Naturelle de Belgique, **6**: S. 1–65.

Vullo, R., Cavin, L., Khalloufi, B., Amaghzaz, M., Bardet, N., Jalil, N.-E., Jourani, E., Khaldoune, F., & Gheerbrant, E. (2017): A unique Cretaceous-Paleogene lineage of piranha-jawed pycnodont fishes. – Scientific Reports, **7(6802)**: S. 1–9.

Vullo, R. Archembeau, J.-P, Bailly, G. & Bénéfice, P. (2018): Reassessment of *Cosmodus* Sauvage, 1879, a poorly known genus of large pycnodont fish (Actinopterygii, Pycnodontiformes) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Western Europe. – Cretaceous Research, **91**: S. 217–228.

Wagner, A. (1851): Beiträge zur Kenntniss der in den lithographischen Schiefern abgelagerten urweltlichen Fische. – Abhandlungen der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-physikalische Classe, **6(1)**: S. 1–80.

Wagner, A. (1862): Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefern Bayerns. – Abhandlungen der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-physikalische Classe, **9(2)**: S. 277–352.

Weerth, O. (1884): Die Fauna des Neokomsandsteins im Teutoburger Wald. – Paläontologische Abhandlungen, **2(1)**: S. 1–77.

Wenz, S. (1989): *Iemanja palma* n. g. n. sp., Gyrodontidae nouveau (Pisces, Actinopterygii) du Crétacé inférieure de la Chapada do Araripe (N-E du Brésil). – Compte rendu de l'Académie des Sciences, **Série 2**, **308**: S. 975–980.

Wenz, S. (1991): *Neoproscinetes penalvai* and *Iemanja palma*. – In: Maisey, J. (Hrsg.): Santana Fossils: an illustrated Atlas: S. 130–140. – Neptune City (T.F.H. Publications).

Wiese, F. & Arp, G. (2013): Ober-Jura und Ober-Kreide in Hils- und Sackmulde (NW-Deutschland) (Exkursion K am 5. April 2013). – Jahresberichte und Mitteilungen des oberrheinischen geologischen Vereins, **N.F. 95**: S. 221–258.

Woodward, A. S. (1890): On some new fishes from the English Wealden and Purbeck beds, referable to the genera *Oligopleurus, Strobilodus*, and *Mesodon*. – Proceedings of the Zoological Society of London, **1890**: S. 346–353.

Woodward, A. S. (1893): Some Cretaceous pycnodont fish. – Geological Magazine, **10(10)**: S. 433–436; **10(11)**: S. 487–493.

Woodward, A. S. (1895): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part III. XLII+544 S. – London (British Museum (Natural History)

Woodward, A. S. (1896): On some remains of the pycnodont fish, *Mesturus*, discovered by Alfred N. Leeds, Esq., in the Oxford Clay of Peterborough. – The Annals and Magazine of Natural History, sixth series, **17(97)**: S. 1–15.

Woodward, A. S. (1906): On a pycnodont fish of the genus *Mesodon* from the Portland Stone. – Proceedings of the Dorset Natural History and Antiquarian Field Club, **27**: S. 187–193.

Woodward, A. S. (1909): The fossil fishes of the English Chalk. Part V. – Palaeontographical Society **63 (308)**: S. 153–184.

Woodward, A. S. (1918): The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations. Part II. – Palaeontographical Society Monographs, **2**: S. 49–104.

Woodward, A. S. & Sherborn, C. D. (1890): A catalogue of British fossil vertebrata. 396 S. – London (Dulau & Co.)

Zittel, K. A. (1887): Handbuch der Palaeontologie. 1. Abteilung. Palaeozoologie. III. Band. Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). 900 S. – München (R. Oldenbourg).

Zittel, K. A. (1923): Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). II. Abteilung: Vertebrata. 4. Aufl. 706 S. – München (R. Oldenbourg).