

Die Cypriniden (Teleostei: Cypriniformes) des oberoligozänen Maares von Enspel nebst Bemerkungen zur Phylogenie und Biogeographie der Phoxininae

MADELAINE BÖHME, München

Mit 11 Abbildungen und 1 Tabelle

Abstract: *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996), the only fish species from the Upper Oligocene maar lake Enspel (Westerwald), is described and its phylogenetical position within the subfamily Phoxininae is discussed. The cladistic analysis of osteological and lepidological features indicates that the genus *Palaeorutilus* GAUDANT 1988 is a member of the Chub Clade. Furthermore, including of the recent Eurasian taxa *Lagowskiella* and *Eupallasella* in the analysis, the Chub Clade can be divided into two monophyletic Clades: the Eurasian *Phoxinus* Clade (including the holarctic *Phoxinus*) and the eastern North American Creek Chub Clade which includes the fossil genus *Palaeorutilus* as its basal sister taxon. These phylogenetical investigation as well as the recent and fossil distribution pattern of the Phoxininae support the following biogeographical hypothesis: The settlement of cyprinids in North America took place in several waves and different directions. The separation of Western Clade and Chub Clade did not occur in North America but in Eocene times in Asia. Members of the Creek Chub Clade migrated from Europe to eastern North America via a transatlantic route prior to the Middle Miocene.

Kurzfassung: *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996), die einzige Fischart des oberoligozänen Maares von Enspel (Westerwald), wird anhand neuer Funde detailliert beschrieben, und ihre phylogenetische Stellung innerhalb der Unterfamilie Phoxininae wird mittels cladistischer Methoden bestimmt. Die Ergebnisse der Untersuchungen zeigen, daß *Palaeorutilus* GAUDANT 1988 ein Angehöriger des nordamerikanischen Chub Clade ist. Nach der Einbeziehung der rezenten eurasischen Taxa *Lagowskiella* und *Eupallasella* in die cladistische Analyse wird eine Gliederung des Chub Clades in zwei monophyletische Gruppen, den eurasischen *Phoxinus* Clade (mit der holarktischen Gattung *Phoxinus*) und den ost-nordamerikanischen Creek Chub Clade vorgeschlagen. *Palaeorutilus* stellt sich danach als die basale Schwestergruppe der im östlichen Nordamerika beheimateten Creek Chubs dar. Diese Ergebnisse sowie die rezenten und fossilen Verbreitungsmuster der Phoxininae führen zu folgenden biogeographischen Hypothesen. Die Besiedlung Nordamerikas durch Cypriniden erfolgte in mehreren Schüben und wahrscheinlich aus mehreren Richtungen. Die Trennung von Western Clade und Chub Clade geschah nicht in Nordamerika, sondern im Eozän Asiens. Vertreter des Creek Chub Clade migrierten im Prä-Mittelmiozän über eine transatlantische Route von Europa in das östliche Nordamerika.

Einleitung

Karpfenfische der Familie Cyprinidae sind seit dem Oligozän die dominierenden Fische innerhalb der Süßgewässer Europas und Asiens. Im Oligozän und Untermiozän Mitteleuropas stellen Kleincypriniden der Gattung *Palaeoleuciscus* OBRHELOVA 1969 die sowohl artlich diverseste als auch zahlenmäßig häufigste Gruppe dieser Familie dar. Eine Revision der Gattung erbrachte acht valide Taxa (BÖHME 1996). Innerhalb dieser zunächst sehr weit gefaßten Gattung kristallisierten sich durch Merkmalskomplexe wie Dentalmorphologie, craniales Sinneskanalsystem, Seitenliniensystem und Beschuppung drei Artengruppen heraus (BÖHME 1997): die *P. papyraceus* - Gruppe (mit *P. colei*, *P. papyraceus*, *P. enspelensis*, *P. minor*), die *P. medius* - Gruppe (mit *P. medius*, *P. primigenius*) und die *P. dietrichsbergensis* - Gruppe (mit *P. dietrichsbergensis*, *P. chartaceus*). Aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Neuuntersuchung an vorzüglich erhaltenem Material von *P. enspelensis* ergeben sich neue Möglichkeiten, die Taxonomie der Artengruppen zu prüfen. Dabei kann gezeigt werden, daß die auf das Oligozän beschränkte *P. papyraceus*-Gruppe in eine eigene Gattung gestellt werden muß, die zugleich zu dem Creek Chub Clade innerhalb der Unterfamilie Phoxininae gehört. Als Gattungsname ist *Palaeorutilus* GAUDANT 1988 verfügbar.

Die Phoxininae sind (neben den Leuciscinae mit einer nordamerikanischen Gattung) die einzige Unterfamilie der Cypriniden mit holarktischer Verbreitung. Den 52 nordamerikanischen Gattungen (MAYDEN 1991) stehen acht eurasische gegenüber, darunter die einzige holarktische Gattung *Phoxinus* RAFINESQUE.

Eine osteologische Revision der nordamerikanischen Phoxininae durch COBURN & CAVENDER (1992) gliederte die Unterfamilie in drei monophyletische Clades (COBURN & CAVENDER 1992: Fig. 3): den Shiner Clade, den Western Clade und den Chub Clade. Der Chub Clade

	1	5	6	15	16	17	18	19	20	21	25	27	33	34	35	36	37
Leuciscinae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Shiner Clade	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Western Clade	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tribolodon</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Rhynchocypris</i>	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Lagowskiella</i>	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Eupallasella</i>	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Phoxinus</i>	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>Palaeorutilus</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Margariscus</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>Semotilus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>Hemitrema</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	?	0	1	1	1	0	0
<i>Coesius</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0

Tab. 1. Merkmalszustände der dem Cladogramm (Abb. 11) zugrundeliegenden Merkmale (aus COBURN & CAVENDER 1992, erweitert um die Gattungen *Lagowskiella*, *Eupallasella* und †*Palaeorutilus*). Plesiomorphe Ausprägungen wurden mit ‚0‘, apomorphe Ausprägungen mit ‚1‘ kodiert. Unbekannte Merkmalszustände sind mit ‚?‘ bezeichnet. Die Merkmale und ihre Ausprägungen sind COBURN & CAVENDER 1992 zu entnehmen.

38	39	45	46	47	48	49	59	60	62	83	87	95	98	108	109	110	111	112	114	116	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1
0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	?	?	1	1	0	?	1	1	1
0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	?	?	1	1	0	?	1	1	1
1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	?	1	1	0	0	0	1	1	1
1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1
1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	?	0	1	1	1
1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1

Tab. 1. Character state distribution for characters used to construct the cladogram shown in Fig. 11 (from COBURN & CAVENDER 1992, completed by the genera *Lagowskiella*, *Eupallasella* and †*Palaeorutilus*). Plesiomorphic states are coded ‚0‘, apomorphic states are coded ‚1‘, unknown characters are marked with ‚?‘. The characters and their states are listed in COBURN & CAVENDER 1992.

setzt sich neben den eurasischen Taxa *Tribolodon* und *Rhynchocypris* und dem holarktischen *Phoxinus* aus den Creek Chubs (*Margariscus*, *Semotilus*, *Hemitrema*, *Coesius*) sowie dem Exoglossin Clade zusammen (COBURN & CAVENDER 1992: Abb. 13).

Genetische Untersuchungen durch SIMONS & MAYDEN (1997, 1998) bestätigten die Gliederung der Phoxininae in drei Clades. Im Gegensatz zu COBURN & CAVENDER (1992) erachten sie den Shiner Clade und den Chub Clade aber nicht als monophyletisch. Monophylie konnte hingegen für ein Open Posterior Myodome Clade (mit Vertretern des Western Clade, des Shiner Clade und des Exoglossin Clade [sensu COBURN & CAVENDER 1992], ein Creek Chub Clade (mit den Creek Chubs, den Plagopterygins und der Gattung *Snyderichthys*) und ein Western Clade (mit der Gattung *Phoxinus* als basalem Schwertaxon) bestätigt werden.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist, die in den Grabungsjahren 1996 und 1997 in Enspel getätigten Neufunde von *Palaeorutilus enspelensis* detailliert zu beschreiben, ihre phylogenetischen Beziehungen zu den Creek Chubs – insbesondere im Vergleich mit den genetischen Analysen von SIMONS & MAYDEN (1998) – zu diskutieren und mögliche biogeographische Konsequenzen anzudeuten.

Zur Geologie und Fossilführung der Fundstelle Enspel

Die 7 km südöstlich von Hachenburg im Westerwald gelegene Fossilagerstätte Enspel zählt zu den ganz jungen ‚Entdeckungen‘, obwohl die Kenntnis fossilführender Ölschiefer in diesem Gebiet schon mehr als einhundert Jahre zurückreicht (VON DECHEN 1884; ANGELBIS & SCHNEIDER 1891).

Unter dem Basalt des Berges Stöffel lagern im Zentralbereich über 100 m mächtige limnische Sedimente. Die hangenden 1,5 m wurden durch Rettungsgrabungen des Landesamtes für Denkmalpflege Rheinland-Pfalz aufgeschlossen. Das dabei angeschnittene Profil zeigt Wechsellagerungen von diatomeenreichen Ölschiefen und Aschen- bzw. Lapillituffen (FELDER et al. 1998). Die Ölschiefer lieferten neben einer relativ diversen Flora eines mesophytischen Waldes (KÖHLER unpubl.) einige hundert Exemplare der hier beschriebenen Art *Palaeorutilus enspelensis*, Kaulquappen von *Pelobates/Eopelobates*, ein Skelett von *Pelobates decheni*, einen Raniden, den Urodelen *Chelotriton paradoxus*, einen weiteren Salamandriden (ROCEK & WUTTKE unpubl.), eine Schildkröte sowie Zähne eines Krokodiliers.

Der derzeit bedeutendste Fund aus den Enspeler Seesedimenten ist das komplette Skelett eines Eomyiden vom Gleitfliegertyp (neben einigen Eomyidenzähnen aus Gewöllen). Das zu *Eomys quercyi* gestellte Exemplar ermöglicht eine stratigraphische Einstufung der Fundschicht in das Oberoligozän, genauer in die Säuger-Paläogen-Zone MP28 (STORCH et al. 1996). Weitere Säugerfunde sind zwei Teilskelette von Talpiden, ein juveniles *Potamotherium* (Mitt. Dr. MÖRS, Bonn) sowie ein weiteres Eomyiden-Skelett (Mitt. Dr. WUTTKE).

Bei dem Enspel-See handelt es sich nach geologischen und geophysikalischen Untersuchungen um ein 1-2 km² großes Trachytmaar (PIRRUNG 1998). Nach einer ersten Untersuchung der Fischfauna kennzeichnete BÖHME (1996) das Gewässer wie folgt:

„Der Enspel-See war kalkuntersättigt, somit mit schwankenden pH-Werten (6,5-7) und schwach euthroph. Der Sauerstoffgehalt der höheren Wasserschichten war gering. Das verhältnismäßig kleine Gewässer besaß kei-

nen Abfluß. Die Strömungsverhältnisse waren unbedeutend, es herrschten stagnierende Bedingungen. Ein ausgedehntes, pflanzenreiches Litoral schien zu fehlen. Ein episodisches Massensterben der Fischpopulation (Erstickten durch Sauerstoffmangel und/oder Kohlendioxidvergiftung) trat zu verschiedenen Etappen der Seentwicklung auf. Die Vorstellungen zur Maar-Genese sind mit der Fischfauna vereinbar.“

Material und Methodik

Aus den Funden der Grabungsjahre 1996/1997 wurden von der Autorin 20 gut erhaltene Cypriniden-Skelette ausgewählt und am Landesamt für Erdgeschichtliche Denkmalpflege Rheinland-Pfalz durch Frau SCHÄFER auf Kunstharz umgebettet. Die Skelette werden im Naturhistorischen Museum Mainz unter folgenden Inventarnummern aufbewahrt: NHMM-PW 5002, 5010a+b, 5011, 5012, 5013, 5014, 5015a+b, 5016, 5017, 5018a+b, 5020, 5022a+b, 5023a+b, 5024a+b, 5180a+b, 5181, 5182, 5183, 5184, 5717.

Die cladistische Analyse stützt sich auf die Arbeit COBURN & CAVENDER (1992). Die Merkmalsnumerierung wie auch die Polarisierung der Merkmale wird von ihr übernommen. Die Erstellung der Cladogramme erfolgte manuell nach dem Parsimonie-Prinzip. Weitere osteologische Daten zu nordamerikanischen Phoxininae entstammen den Arbeiten von MAHY (1975 a, b, c), GASOVSKA (1979) und CAVENDER & COBURN (1992), jene zu eurasischen Phoxininae aus GASOVSKA (1979), HOWES (1985) und BOGUTSKAYA (1988).

Abkürzungen:

ar	Articulare
ch	Ceratohyale
Icio	1. Circumorbitale
CIO	infraorbitaler Sinneskanal
cl	Cleithrum
co	Coracoideum
CPO	praeoperculo-mandibularer Sinneskanal
CSO	supraorbitaler Sinneskanal
CST	supratemporaler Sinneskanal
de	Dentale
epi	Epioticum
f	Frontale
fgo	Fossa glenoidalis operculi
hy	Hyomandibulare
iop	Interoperculum
leth	Lateroethmoid
meth	Mesethmoid
mLR	Schuppenzahl entlang der mittleren Längsreihe
mx	Maxillare
op	Operculum
osp	Orbitosphenoid
pa	Parietale
pam	Processus adductoris maxillaris
pcl	Postcleithrum
pdm	Processus dentalis maxillaris
peth	Praeethmoid
pi	Processus ischiacus des Basipterygiums
pl	Processus lateralis des Basipterygiums
pm	Processus medialis des Basipterygiums
pmx	Praemaxillare
pop	Praeoperculum
ps	Strahlen der Pectoralflosse
psp	Parasphenoid
pt	Dermopteroticum
qu	Quadratum
ra	Radii der Pectoralflosse
rbr	Radii branchiostegii

sc	Scapulare
scl	Supracleithrum
seth	Supraethmoid
socc	Supraoccipitale
sop	Suboperculum
sor	Supraorbitale
sph	Sphenoticum
sy	Symplecticum
uh	Urohyale
uhl	Lamina horizontalis des Urohyales
uvl	Lamina verticalis des Urohyales

Systematische Paläontologie

Familie Cyprinidae

Serie Leuciscini

Unterfamilie Phoxininae

Rezente Gattungen: alle nordamerikanischen Cypriniden (52 Gattungen, exklusive des leuciscinen *Notemigonus*), sowie die eurasischen *Tribolodon* SAUVAGE 1883, *Rhynchocypris* GÜNTHER 1889, *Phoxinus* RAFINESQUE 1820, *Eupallasella* DYBOWSKI 1916, *Lagowskiella* DYBOWSKI 1916, *Pseudaspius* DYBOWSKI 1869, *Oreoleuciscus* WARPACHOWSKY 1889 und *Acanthorutilus* BERG 1912.

Fossile Gattungen: aus dem Oligozän Mitteleuropas *Palaeorutilus* GAUDANT 1988 sowie eine weitere unbeschriebene Gattung (*“Palaeoleuciscus medius”*-Artengruppe BÖHME 1997).

Diagnose (nach CAVENDER & COBURN 1992): Hauptsächlich kleine, leuciscine Fische, gekennzeichnet durch das Fehlen der Verbindung zwischen infraorbitalem (CIO) und praeoperculo-mandibularem Sinneskanal (CPO) sowie das Fehlen eines opercularen Kanalsegments im praeoperculo-mandibularen Kanal; in der Regel lange und U-förmige Processi hypohyales des Urohyales (außer im Western Clade) und anteroventral gerichteter Praeethmoide (außer im Western Clade); Schuppen in Größe, Verknöcherungsgrad und Dicke reduziert, Schuppenform abgerundet, basilaterale Ecken schwach entwickelt; Focus in subbasaler Position; apikale Radii teilweise geschwungen und zahlreich, apikale Circuli dicker und stärker irregulär als basale Circuli; Basal- und Lateralradii fehlen (außer bei *Rhinichthys* und im *Phoxinus* Clade).

Gattung *Palaeorutilus* GAUDANT 1988

Typusart: *Cyprinus papyraceus* BRONN 1828.

Weitere Arten: *Palaeorutilus colei* (REUSS 1844), *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996), *Palaeorutilus minor* (BÖHME 1996).

Erweiterte Diagnose: Kleine bis sehr kleine (adult SL 25 - 90 mm) Angehörige der Phoxininae mit folgenden Merkmalen: Maul endständig; Neurocranium mit verbreitertem und verkürztem postorbitalen Bereich; Septum orbitosphenoidale mit konkavem posterioren Rand und mit erweitertem Kontakt zum Parasphenoid, Parasphenoid ist posterior des Septum orbitosphenoidale gekielt, die Parasphenoid-Flügel sind nach anterior gerichtet; die Fossa dilatatoris ist nur geringfügig auf das

Frontale ausgedehnt; distaler Bereich der Lateroethmoide posterior gekrümmt; Supraethmoid schmal, seitlich eingeschnürt und anterior verbreitert; Supraorbitale klein; Circumorbitalia leicht verbreitert; Dentale gedrun- gen, Foramen des Nervus facialis vorhanden, Mandi- belllänge 47-50% der Neurocraniallänge; Hyomandibulare verbreitert; Processus anterodorsalis des Operculums horizontal orientiert; Vorderabschnitt des Coracoideums zugespitzt, eine Fenestra zwischen Coracoideum und Cleithrum ist nicht entwickelt; praeoperculo-mandibularer Sinneskanal (CPO) stark verkürzt; Tuben der cranialen Sinneskanäle teilweise frei oder nur schwach mit den darunterliegenden Knochen verbunden; Caudalbereich des Urohyales zugespitzt; anteriore und poste- riore Ecken des Schlundknochens (sensu CAVENDER & COBURN 1992) gerundet, Schlundzähne zweireihig 4-5.1-3.; dritter und vierter Wirbel des Weberschen Apparates nicht verwachsen; wenn Schuppen vorhanden, dann ohne Basalradii, apikale Radii zahlreich (15-20), seitliche apikale Radii leicht lateral geschwungen, Focus stark basal gelegen, mLR ca. 50, LL 8 bis 22; Seitenlinie unvollständig, bis in die Höhe der Analflosse reichend; Basipterygium distal schwach eingeschnitten; Gesamt- wirbelzahl 34 bis 38; Supraneuralia schwach verknö- chert; das Lot der Insertion der Dorsalflosse leicht vor dem Lot durch den Ansatz der Ventralflosse, Dorsalflosse mit sieben geteilten Weichstrahlen (D 3/7), Analflosse mit sieben bis neun geteilten Weichstrahlen (A 3/7-9); drei oder vier Analflossenstrahlträger liegen vor dem ersten Haemalfortsatz und werden einerseits über verknö- cherte Ligamente direkt an der Wirbelsäule verankert, andererseits indirekt durch das letzte Rippenpaar gestützt; ein freies Uroneurale fehlt; der Körperquerschnitt ist ab- gerundet.

Bemerkungen: Die Gattung *Palaeorutilus* GAUDANT 1988 (Typusart: *Cyprinus papyraceus* BRONN 1828) wurde von BÖHME (1996) als nomen dubium bezeichnet. Die diagnostischen Merkmale, die GAUDANT angab, waren am Originalmaterial entweder nicht verifizierbar oder nicht konstant. Infolge der enger gefaßten Gattungs- diagnose von *Palaeoleuciscus* OBRHELOVA 1969 ergibt sich die Notwendigkeit, die von BÖHME (1997) umrisse- nen Artengruppen (*P. papyraceus* - Gruppe, *P. medius* - Gruppe, *P. dietrichsbergensis* - Gruppe) verschiedenen Gattungen zuzuweisen. Für die *papyraceus*-Gruppe ist *Palaeorutilus* verfügbar. Dies hat auch zur Folge, daß den ursprünglich als Unterart von *P. papyraceus* geführten Enspeler Fischen Artstatus zukommt.

Geographische und stratigraphische Verbrei- tung: vom basalen Oligozän (MP21 - *P. colei*) bis zum termi- nalen Oligozän (MP30 - *P. papyraceus*) in Mitteleuropa.

Palaeorutilus enspelensis (BÖHME 1996)

Abb. 1-5, 7-10

1996 *Palaeoleuciscus papyraceus enspelensis* nov. subsp. – BÖHME: 44-46, Abb. 22-27, Taf. 6.

Holotypus: NHMM-PW 5725, Naturhistorisches Museum Mainz (BÖHME 1996: Taf. 6, Fig. 1).

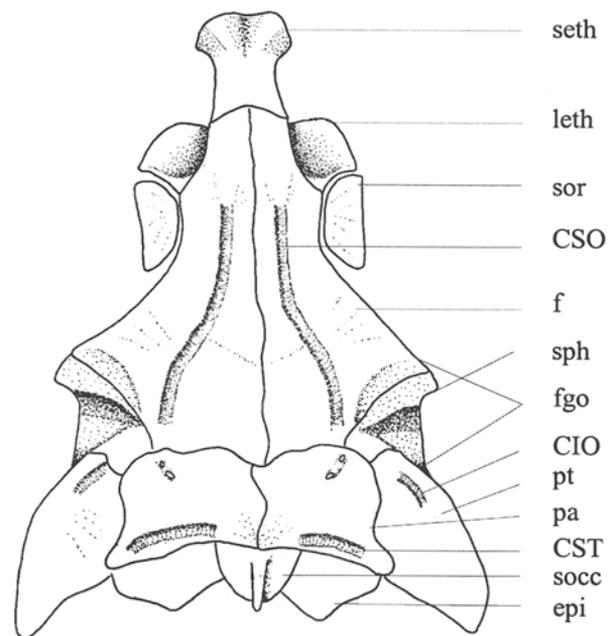


Abb. 1. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Dorsalan- sicht des Neurocraniums (nach NHMM-PW 5181).

Fig. 1. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Dorsal view of the neurocranium (according NHMM-PW 5181).

Parotypen: NHMM-PW 5734, 5828, 5837, 6723a+b, Natur- historisches Museum Mainz (BÖHME 1996: Taf. 6, Fig. 2). **Locus typicus:** Berg Stöffel östlich Enspel, 8 km nord- westlich Westerburg im Westerwald (Rheinland-Pfalz, TK 25 Blatt 5313 Bad Marienberg, R34 21810 H56 09330).

Diagnose: kleine (max. 76 mm SL), nahezu schup- penlose Art der Gattung; einzige Schuppen sind rudimen- täre Seitenliniensuppen bei adulten Individuen; Ges- amtwirbelzahl 36 bis 37, davon 21 Abdominalwirbel (d.h. vier Wirbel des Weberschen Apparates, 12 rippen- tragende Wirbel, fünf Übergangswirbel) und 15 bis 16 Postabdominalwirbel (Mittelwert $x = 15,73$), praedorsale Wirbelanzahl beträgt 9, selten 10; Flossenformeln: D 3/ 7, A 3/7, P 2/13-14, V 2/8, C 11I9-8I7-9; Dorsal- und Analflosse relativ kurz, Einschnitt der Caudalflosse leicht abgerundet.

Beschreibung

Neurocranium: Das Neurocranium, im Umriß annähernd dreieckig (Abb. 1), zeichnet sich durch ein anterior schmales Frontale und einen breit ausladenden post- orbitalen Abschnitt aus. Von lateral gesehen (Abb. 3) ist das Neurocranium verhältnismäßig flach, der ventrale Knick des Parasphenoids und die Höhe des interorbitalen Septums sind gering (Merkmal 46). Der postorbitale Neurocranialbereich ist verkürzt. Die Margo orbitalis des Frontales ist stark konkav (Merkmal 34). Die Supra- orbitalia sind klein, ihre Länge ist geringer als die halbe Länge der Margo orbitalis (Merkmal 38). Die Fossa glenoidalis operculi ist flach und ist nicht weit auf das

Frontale ausgedehnt. Das Frontale ist anterior schmal (Merkmal 35). Zwischen Frontale und Pteroticum ist das Sphenoticum eingeschoben, so daß der dorsomediane Bereich des Sphenoticums am Aufbau des Neurocranialdaches beteiligt ist. Der Processus sphenoticus ist posterior gerichtet. Die Parietalia sind verhältnismäßig schmal und posterolateral fingerförmig ausgezogen. Die Crista supraoccipitalis ist kurz.

Der posteriore Rand des interorbitalen Septums des Orbitosphenoids ist konkav (Merkmal 48). Die Höhe des Septums ist gering, der Kontakt Orbitosphenoid/Parasphenoid nur relativ kurz. Hinter diesem Kontakt trägt der interorbitale Bereich des Parasphenoids einen dorsalen Kiel (Merkmal 47).

Das Parasphenoid wirkt – verglichen mit anderen Phoxininae – gedrunken, sein Pars interorbitalis relativ breit (Abb. 4a). Die transversalen Flügel sind an der Margo prootici nach anterior gebogen (Merkmal 49). Der hintere Teil des Knochens, der Pars cerebralis, ist im Verhältnis zur Gesamtlänge kurz (Merkmal 45). Ein Einschnitt am posterioren Ende der Margo basioccipitalis parasphenoidei tritt nicht auf.

Ethmoid-Block: Der Ethmoidblock, aber auch das Lacrimale (s.u.) und das Palatinum sind (im Vergleich zu den Plagopterinis - siehe COBURN & CAVENDER 1992: 345) nicht verlängert (Merkmal 36).

Die posterior orientierten Lateroethmoide sind nicht weit ausladend (Abb. 1). Ihr Vorderrand ist konvex (Merkmal 33). Das Foramen olfactorii liegt mehr im Lateroethmoid als im Mesethmoid und nimmt eine relativ dorsale Position ein (Abb. 3). Das Supraethmoid ist gestreckt (das Längen/Breitenverhältnis beträgt 1,3 [Merkmal 37]), lateromedial eingeschnürt und im Vorderteil deutlich verbreitert. Der Vorderrand des Supraethmoids wird von einem leichten Sulcus gebildet. Die Praeethmoide liegen, von lateral gesehen, unmittelbar unterhalb der Vorderkante des Supraethmoids. Die Dorsalsicht war an keinem Stück einsehbar; es scheint jedoch, daß die Praeethmoide eher anteroventral als anterolateral orientiert sind (Merkmal 39).

Kieferapparat: Der Ventralrand des Maxillares ist leicht sigmoidal gebogen. Sein ventral orientierter Processus dentalis ist löffelförmig verbreitert. Der Processus adductor maxillaris ist als gebogener Grat ausgebildet. Der ventrale Rand des gedrunkenen Dentales ist konvex. Der Processus coronoideus ist rückwärts gerichtet. Die Symphyse ist durch eine ventrale Einschnürung vom Dentalkörper abgesetzt. Unmittelbar hinter dieser Einschnürung befindet sich das erste Sinneskanalforamen. Ein Foramen für den Nervus facialis (Foramen mentale, dorsomediales Foramen) ist stets entwickelt und liegt genau in der Mitte des Ramus gnathii. Der Dorsalrand des Articulares zieht nicht zur Spitze des Processus coronoideus hoch. Die Mandibellänge beträgt 47% der Neurocraniallänge.

Circumorbitalia: Das I. Circumorbitale (Lacrimale) ist von gedrungener, abgerundet fünfeckiger Form. Dorsal,

Richtung Lateroethmoid, ist eine prominente Ecke ausgebildet. Die II. bis IV. Circumorbitalia sind durch einen breiten lateralen Schelf charakterisiert (Abb. 3, 4b). Das II. Circumorbitale kann in einigen Fällen in zwei Teilen vorliegen (dies wird auch von GASOVSKA [1979: 385, Abb. 35] von verschiedenen *Phoxinus*-Arten berichtet). Ein V. Circumorbitale konnte bei den untersuchten Exemplaren nicht nachgewiesen werden.

Suspensorium: Das Hyomandibulare ist durch die Verbreiterung des anterioren Flügels gedrunken (Merkmal 59). Am stabförmigen Symplecticum ist dorsal eine Protoberanz entwickelt (Abb. 4c).

Opercularia: Die dorsale Kante des Operculums ist gerade, der Processus anterodorsalis ist schwach ausgeprägt, verläuft nicht vertikal (Merkmal 60). Das Interoperculum ist nicht verlängert (Merkmal 62).

Schultergürtel: Der Horizontalschenkel des Cleithrums ist länger als der Vertikalschenkel (Abb. 4d). Das Coracoid ist verkürzt, anterior zugespitzt (Merkmal 109) und steht anterodorsal im breiten Kontakt zum Cleithrum (Merkmal 110). Eine Fenestra zwischen Coracoid und Cleithrum ist demnach nicht entwickelt.

Craniale Sinneskanäle: Der infraorbitale Kanal (CIO) und der praeoperculo-mandibulare Kanal (CPO) sind nicht verbunden (Merkmal 19). Der CPO ist verkürzt, er endet im unteren Bereich des vertikalen Praeoperculum-Schenkels (Merkmal 21), ein Opercularsegment (Opercularkanal) fehlt (Merkmal 20). Auf dem Dentale ist der Kanal im Knochen eingebettet und trägt drei (selten vier) große Öffnungen. Auf dem Articulare hingegen befindet sich der CPO in einem verknöcherten Tubus und ist nicht oder nur schwach mit dem Knochen verbunden. Im horizontalen Ast des Praeoperculums liegt der Kanal ebenfalls auf der Oberfläche des Knochens (Merkmal 27). Der verknöcherte Kanaltubus ist nur schwach mit dem Praeoperculum verbunden. Es treten 6 bis 7 Foramina auf. Der CIO beginnt im ventralen Abschnitt des 1. Circumorbitales (ein anterodorsal gerichteter Abschnitt fehlt) und ist nicht mit dem supraorbitalen Kanal (CSO) verbunden. Auf dem 1. und 2. Circumorbitale ist die Verbindung von Kanaltubus und Knochen so schwach, daß der Kanalverlauf nur durch eine Rinne, flankiert von schwachen Knochengraten, sichtbar wird. Auf dem dritten und vierten Circumorbitale ist die Verbindung von Knochen und Tubus stärker und entspricht jener des Praeoperculums (Abb. 4b). Die Fortsetzung des CIO im temporalen Abschnitt auf dem Pteroticum ist nur sehr kurz und ebenfalls nur als Rinne erkennbar. Der CSO reicht bis auf das Parietale und weist in diesem Bereich ein bis zwei Öffnungen auf. Sein posteriores Ende biegt demnach nicht nach lateral, Richtung Dermopteroticum, um (Merkmal 25). Auf dem Frontale sind die Kanaltuben, ähnlich wie auf dem 1. und 2. Circumorbitale, nicht mit dem Knochen verbunden (Merkmal 27). Dies betrifft auch den supratemporalen Sinneskanal (CST). Die Kanäle beider Parietalia sind median nicht verbunden. Die

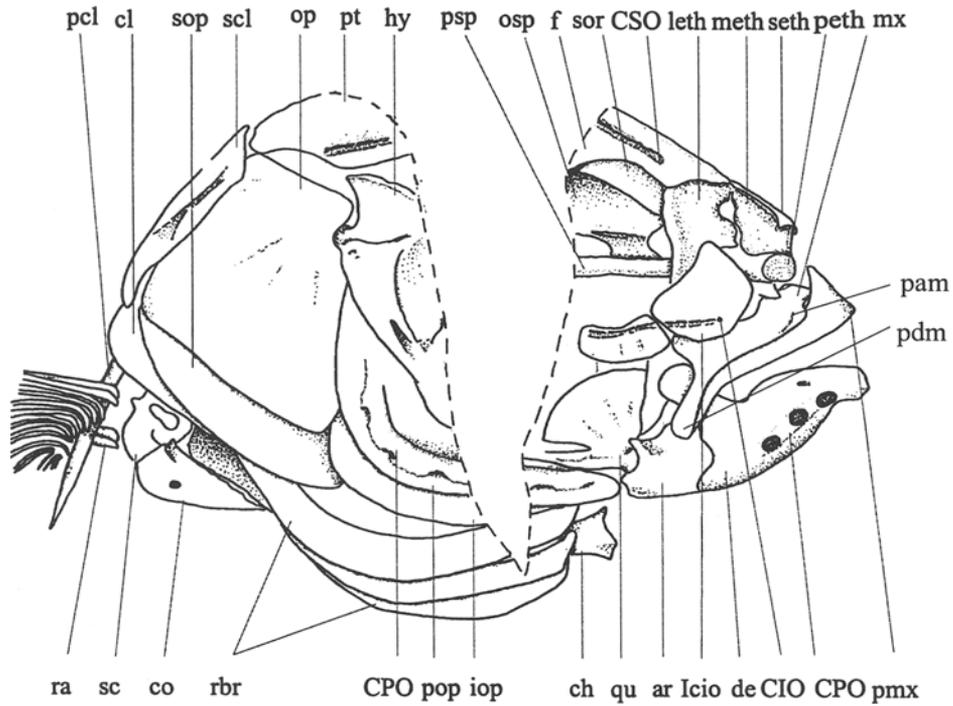


Abb. 2. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Schädel in Fundsituation (NHMM-PW 5184).

Fig. 2. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Skull in finding position (NHMM-PW 5184).

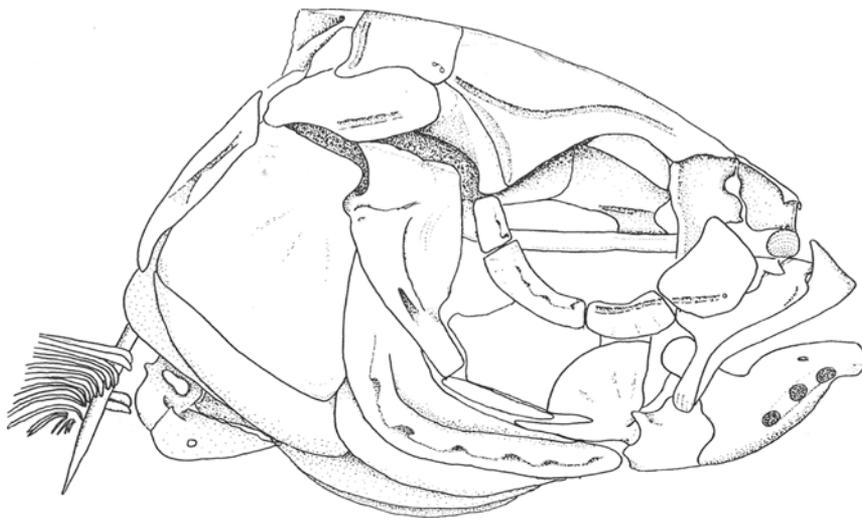


Abb. 3. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Schädelrekonstruktion (nach NHMM-PW 5184).

Fig. 3. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Reconstruction of skull (according NHMM-PW 5184).

Fortsetzung des CIO und CST auf dem Supracleithrum ist gleichfalls nicht mit dem Knochen verbunden.

Somit sind mit Ausnahme des dentalen Abschnitts des praeoperculo-mandibularen Kanales (und der Öffnungen auf dem Parietale) alle weiteren Kanäle (supraorbitaler, infraorbitaler, supratemporaler) nicht vollständig in die Knochen eingebettet. Ihre Tuben liegen mehr oder weniger frei auf deren Oberflächen (Merkmal 27). In besonders starkem Ausmaß ist dies auf dem Frontale zu beobachten, wo sich die Existenz, bzw. der Verlauf des

Kanales nur durch eine Rinne zeigt (Abb. 1). Ist eine Rinne in Verbindung mit flankierenden dünnen Knochengraten erhalten (wie dies häufig beim intraorbitalen Kanal der Fall ist), kann das als ein Zeichen für teilweise mit dem unterliegenden Knochen verbundene Kanaltuben gewertet werden. Nur in seltenen Fällen sind diese Kanaltuben erhalten (Abb. 4b).

Hyoid: Die anterioren Processus hypohyales am Urohyale sind verlängert (Merkmal 83) (Abb. 4c). Die

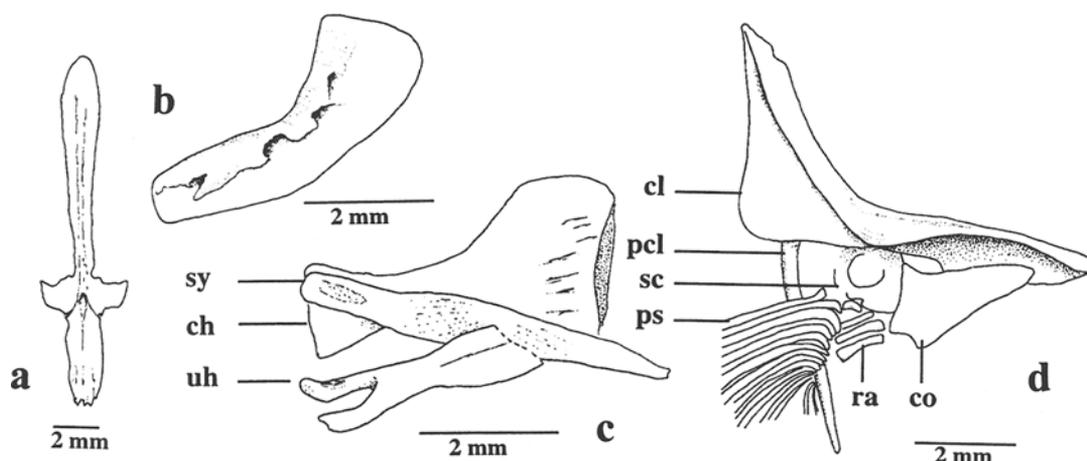


Abb. 4. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). - **a:** Parasphenoid (NHMM-PW 5792); **b:** III. Circumorbitale (NHMM-PW 5010a); **c:** Ceratohyale, Symplecticum, Urohyale (NHMM-PW 5017); **d:** Pectoralgürtel (NHMM-PW 5024a).

Fig. 4. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). - **a:** parasphenoid (NHMM-PW 5792); **b:** III. circumorbital (NHMM-PW 5010a); **c:** ceratohyal, symplectic, urohyal (NHMM-PW 5017); **d:** pectoral girdle (NHMM-PW 5024a).

Lamina verticalis ist etwas länger als die Lamina horizontalis. Die Medianachse der Lamina horizontalis ist länger als die lateralen Ränder (Abb. 5a), so daß die Lamina von ventral gesehen zugespitzt ist (Merkmal 87). Das Ceratohyale ist anterior ohne Einschnitt für das Foramen hypohyale (Abb. 4c).

Schlundknochen und -zähne: Von ventral gesehen, ist der Schlundknochen relativ stark gerundet (Abb. 5b). Die posteriore Ecke ist vollständig verschwunden, die anteriore ist stark gerundet und als Ecke nur noch angedeutet (Merkmal 95). Die Schlundzähne sind in zwei Reihen angeordnet. Auf der Hauptreihe sind stets fünf, auf der Nebenreihe ein Zahn entwickelt (5.1.-1.5.). Die Zahnmorphologie ist vom Typus der ‚dentes raptatorii‘. Die ‚hohe Kante‘ (sensu RUTTE 1962) der hinteren Zähne ist nur sehr schwach gezackt bis glatt (siehe BÖHME 1996; Abb. 25).

Weberscher Apparat: Die zweiten und dritten Wirbelzentren sind getrennt. Das dorsal gespaltene Supraneurale 3 ist gedrunken, nicht sehr hoch und durch zwei oder drei dorsale Zacken gekennzeichnet (Abb. 8). Aufgrund der schlechten Erhaltung war nicht festzustellen, ob an der Rippe des vierten Weberschen Wirbels proximal ein anteriorer Processus entwickelt ist (Merkmal 98).

Axialskelett: Die Gesamtwirbelzahl beträgt 36 (vier Exemplare) bis 37 (11 Exemplare). Die Wirbelformel lautet 4/12/5/15-16, d.h., neben vier Wirbeln des Weberschen Apparates existieren 12 rippentragende Wirbel, fünf Übergangswirbel (abdominale Wirbel ohne Rippen) und 15 bis 16 Haemalwirbel (postabdominale Wirbel). Es stehen somit 21 Abdominalwirbel einer Zahl von 15 bis 16 (Mittelwert $\bar{x} = 5,73$) Postabdominalwirbeln gegenüber. Die Anzahl der praedorsalen Wirbel beträgt 9, selten 10.

Das auffälligste Merkmal des Axialskelettes betrifft die Artikulation der Analflosse (Abb. 7). Die vordersten drei

bis vier Flossenstrahlträger der Anals inserieren vor dem bzw. am ersten Haemalwirbel (Merkmal 114). Dies weicht von der plesiomorphen Merkmalsausprägung innerhalb der Cyprinidae ab, bei der der erste oder selten die ersten beiden Flossenstrahlträger diese Position einnehmen. Dazu kommt, daß diese vorderen drei bis vier Strahlen aufgrund ihrer vorgerückten Position von zwei paarweise angeordneten verknöcherten Ligamenten und zusätzlich vom letzten Rippenpaar gestützt werden. Dabei ist das längere Ligamentpaar am zweiten Übergangswirbel (von vorn) und das kürzere am dritten Übergangswirbel angeheftet. Diese innerhalb der Cyprinidae einzigartige Konstruktion ist nach CAVENDER & COBURN (1992) eine Apomorphie der ‚Phoxinus-Gruppe‘.

Die freien Supraneuralia sind reduziert. Ein vorderstes freies Supraneurale (Supraneurale 5, vor dem Neuralbogen des 5. abdominalen Wirbels gelegen) konnte nicht eindeutig identifiziert werden. Einzig bei einem Individuum (PW 5015 - zugleich mit SL 76 mm das größte artikulierte Skelett) konnten fragmentäre Reste eines möglichen Supraneurale 5 wahrgenommen werden. Dieser Knochen tritt möglicherweise erst bei den größten und am stärksten verknöcherten Individuen auf. Es folgen maximal sechs weitere kleine und sehr dünne Supraneuralia (Supraneuralia 6 bis 11), wobei nicht bei jedem Exemplar alle sichtbar sind (Abb. 8).

Die Epineuralia sind ab dem fünften oder sechsten abdominalen Wirbel vorhanden, Epihaemalia ab dem ersten postabdominalen Wirbel. Epipeuralia fehlen.

Im Caudalflossenstützskelett sind fünf Hypuralia entwickelt. Ein freies Uroneurale fehlt stets (Merkmal 108). Die Haemapophysen (seltener die Neurapophysen) des vorletzten praeuralen Zentrums (PU2) können (? durch Wirbelverschmelzung) verdoppelt sein.

Unpaare Flossen: Die Dorsalflosse besteht aus drei ungeteilten Strahlen und sieben geteilten Weichstrahlen (D 3/7). Die Analflosse setzt sich ebenfalls aus drei unge-

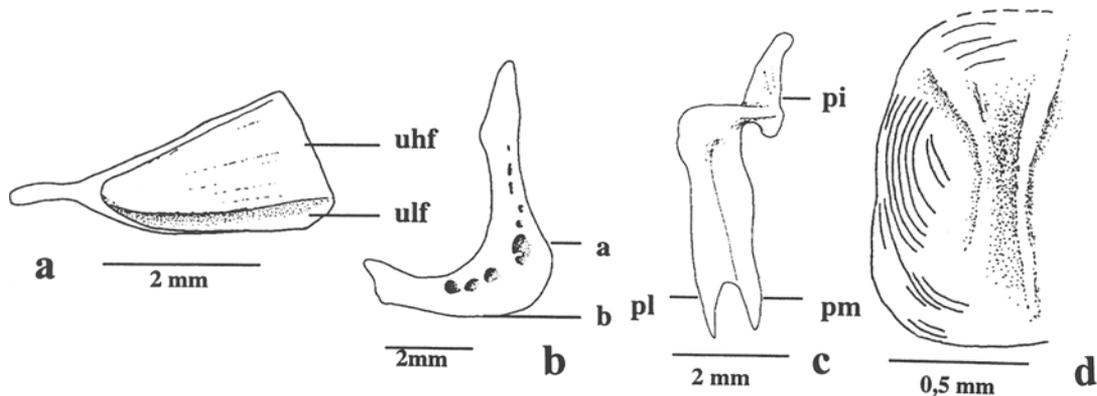


Abb. 5. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). - **a:** Urohyale (NHMM-PW 5717); **b:** Schlundknochen von ventral (NHMM-PW 5733); **c:** Basipterygium (NHMM-PW 5017); **d:** rudimentäre Seitenlinienschuppe (NHMM-PW 5010a).

Fig. 5. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). - **a:** urohyal (NHMM-PW 5717); **b:** ventral view of the pharyngeal bone (NHMM-PW 5733); **c:** pelvic bone (NHMM-PW 5017); **d:** rudimentary lateral line scale (NHMM-PW 5010a).

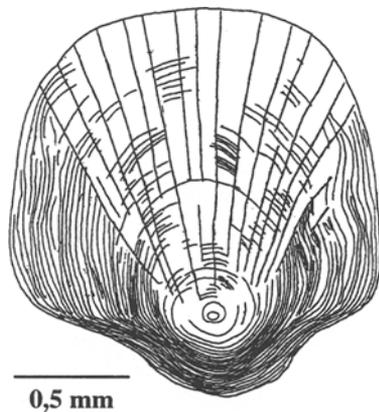


Abb. 6. *Palaeorutilus papyraceus* (BRONN 1828). - Schuppe, Rott bei Bonn (Sammlung Universität Leipzig Ro-6).

Fig. 6. *Palaeorutilus papyraceus* (BRONN 1828). - Scale, Rott near Bonn (collection University of Leipzig Ro-6).

teilten Strahlen sowie sieben geteilten Weichstrahlen (A 3/7) zusammen. Gemeinsam sind ihnen ebenfalls neben der Anzahl der Flossenstrahlträger (jeweils acht) die verhältnismäßig kurzen Flossenstrahlen (die Flossenstrahlen der Analflosse besitzen die Länge eines Orbitadurchmessers) und ein gerader Hinterrand.

Der Einschnitt in der Caudalflosse ist verhältnismäßig gering, so daß beide Lappen leicht ineinander übergehen. Die Anzahl der geteilten Flossenstrahlen ist generell 19. Die ungeteilten und ungegliederten Randstrahlen sind nicht hypertrophiert, ihre Anzahl ist am dorsalen Lappen stets 11 und am ventralen 7 bis 9.

Paarige Flossen: Die Pectoralflossen bestehen aus zwei ungeteilten und 13 bis 14 geteilten Strahlen (P 2/13-14). Verdickte Pectoralstrahlen, welche auf einen Geschlechtsdimorphismus während der Laichablage hindeuten könnten, wurden nicht gefunden (Merkmal 112).

Dies betrifft ebenso sogenannte Kammschuppen oder Laichtuberkel im Brustbereich (Merkmal 111).

Die Ventralflosse besteht aus zwei ungeteilten und 8 geteilten Strahlen (V 2/8). Das Lot durch den Insertionspunkt der Ventralflosse liegt leicht vor dem Lot des Insertionspunktes der Dorsalflosse.

Basipterygium: Das Basipterygium zeichnet sich durch einen starken, anterior breiten Processus ischiacus aus (Abb. 5c). Die typische anteriore Spaltung des Knochens in die Processus laterales et mediales ist beim vorliegenden Material nicht sehr tief. Beide Processus sind annähernd gleich stark.

Schuppen und Seitenliniensystem: Die Art ist in ihren frühen bis mittleren ontogenetischen Stadien schuppenlos. Nur bei größeren Individuen können rudimentäre Schuppenreste unmittelbar am Seitenlinienkanal auftreten. Dies ist auch dann nur bei sehr gut verknöcherten (wahrscheinlich senilen) Exemplaren sichtbar. Bisher ist mit PW 5010a+b allerdings nur ein einziges in dieser Erhaltung bekannt.

Die Form der rudimentären Schuppe ist länglich oval (Abb. 5d). Im lateralen und basilateralen Bereich verlaufen engstehende Circuli. Im apikalen Schuppenfeld treten wenige, sehr undeutliche Circuli auf, welche einen deutlich weiteren Abstand als die lateralen aufweisen (Merkmal 1). Radii fehlen in allen sichtbaren Schuppenfeldern. Der Seitenlinienkanal ist apikal im Bereich der Öffnung verbreitert. Das Seitenliniensystem ist bei adulten Exemplaren durch die verknöcherten Tuben gut sichtbar. Die Seitenlinie ist posterior stark verkürzt. Sie endet zwischen der Ventral- und der Analflosse bzw. nahe an letzterer. Zumeist können 10 Tuben gezählt werden. Etwas variabel ist die ventral gerichtete Biegung der Seitenlinie. Sie kann bei einigen Individuen etwas stärker, in der Regel jedoch flacher ausfallen.

Körperquerschnitt: Der Körperquerschnitt war abgerundet (Merkmal 116). Dies kann aufgrund des breiten

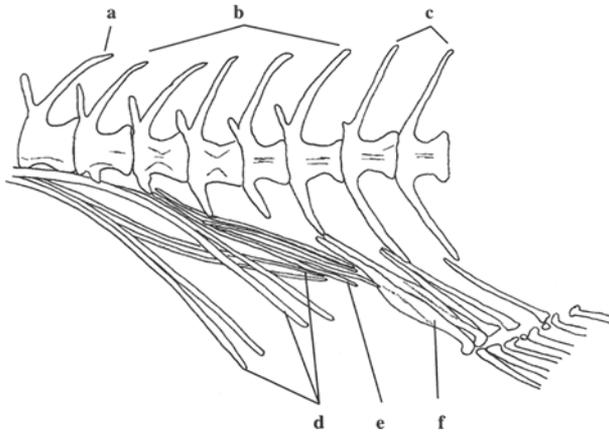
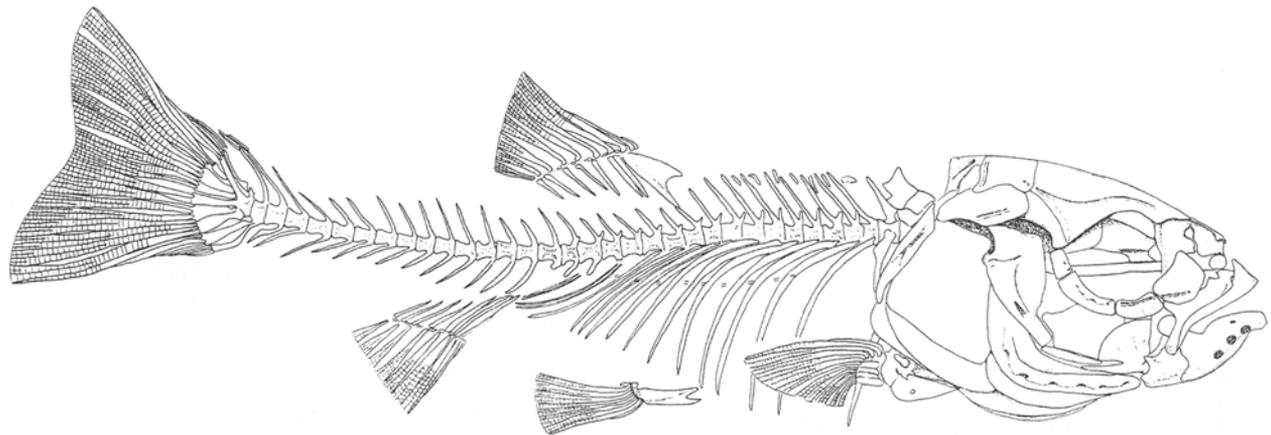


Abb. 7. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Insertion der Analflosse (NHMM-PW 5024b).

Fig. 7. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Anal fin suspension (NHMM-PW 5024b).

Abb. 8. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Skelett-rekonstruktion (nach NHMM-PW 5184).

Fig. 8. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). Rekonstruction of skeleton in lateral view (according NHMM-PW 5184).



Neurocraniums und der geringen Körperhöhe angenommen werden.

Geographische und stratigraphische Verbreitung: Bisher nur am Locus typicus; mittleres Oberoligozän, MP28 (nach STORCH & ENGESSER 1995).

Diskussion

Die wichtigsten Apomorphien der Phoxininae finden sich im Bereich der cranialen Sinneskanäle (Reduktion von Kanalabschnitten, Tendenz zur Ablösung des Kanaltubus aus dem Verband mit dem darunter liegenden Knochen) und in der Schuppenmorphologie (COBURN & CAVENDER 1992). Die rudimentären Schuppen bei adulten/senilen Exemplaren von *P. enspelensis* weisen einige phoxinine Merkmale auf. Dazu gehören die ovale Form, das Fehlen von basilateralen Ecken sowie basaler und lateraler Radii und die breiteren und unregelmäßigen apikalen Circuli. Da es sich bei diesen Schuppen jedoch um degenerierte Seitenlinienschuppen handelt, ist für die taxonomische Beurteilung ein Blick auf die Schuppenmorphologie anderer *Palaeorutilus*- Arten sinnvoll (Abb. 6).

Bei der Art *Palaeorutilus papyraceus* (BRONN 1828) setzt die Beschuppung ebenfalls relativ spätontogenetisch ab einer Standardlänge von ca. 45 mm ein (BÖHME 1996). Die Schuppen sind relativ klein (Schuppenanzahl entlang der Seitenlinie ca. 50), dünn und demnach nur sehr schwach verknöchert. Die Schuppenform ist nahezu

rund mit leichten laterobasalen Ecken. Die apikalen Circuli sind im Gegensatz zu den basalen und lateralen weitstehend und unregelmäßig ausgebildet. Die lateralen Circuli gehen nicht in die apikalen über (Merkmal 1). Der Focus (Wachstumszentrum) befindet sich sehr weit basal (Merkmal 5). Basale Radii fehlen (Merkmal 6). Die wenigen lateralen Radii biegen leicht nach lateral (Merkmal 15). Die mit 15 bis 20 sehr zahlreichen apikalen Radii (Merkmal 18) laufen im Focus zusammen. Sie sind gerade oder biegen leicht nach lateral (Merkmal 16). Perifocale akzessorische Ossifikationen konnten nicht wahrgenommen werden (Merkmal 17).

Für die Gattung *Palaeorutilus* wird die Zugehörigkeit zu den Phoxininae durch sieben Apomorphien gestützt: Drei gehören zu der Schuppenmorphologie (Merkmale 1, 6, 18), zwei zu den cranialen Sinneskanälen (Merkmale 19, 20), und zwei weitere sind osteologische Merkmale (Merkmale 39, 83). Durch den Bau von Orbitosphenoid (Merkmal 48), Hyomandibulare (Merkmal 59) und des Schlundknochens (Merkmal 95) sowie durch die Körperform (Merkmal 116) kann der Shiner Clade ausgeschlossen und der Western Clade + Chub Clade wahrscheinlich gemacht werden (COBURN & CAVENDER 1992: Abb. 3). Weitere fünf Apomorphien (Merkmale 15, 33, 37, 46, 47) bestätigen die Eingliederung in den Creek Chub Clade (Abb. 11).

Zu den Creek Chubs zählen die vier im östlichen Nordamerika beheimateten Gattungen *Margariscus*, *Semotilus*, *Hemitrema* und *Couesius*. Nach COBURN &

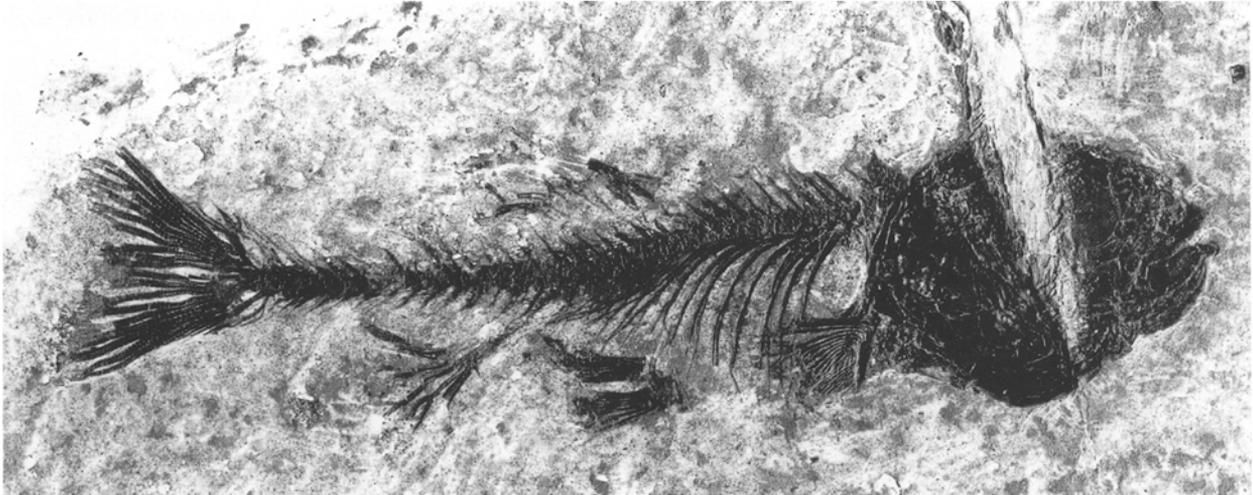


Abb. 9. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). NHMM-PW 5184, SL 72 mm.

Fig. 9. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). NHMM-PW 5184, SL 72 mm.

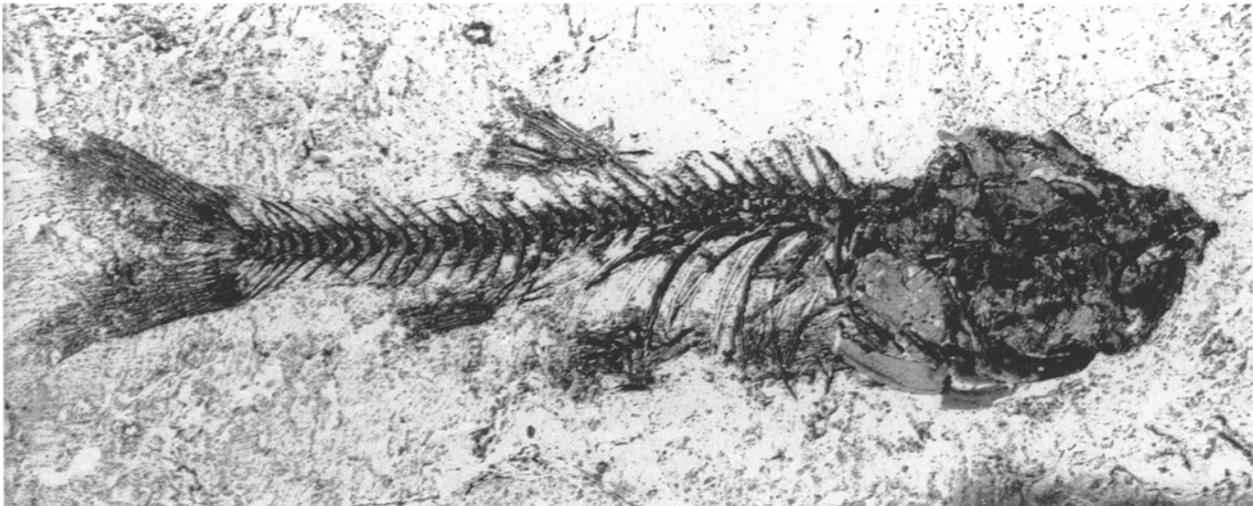


Abb. 10. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). NHMM-PW 5017, SL 52 mm.

Fig. 10. *Palaeorutilus enspelensis* (BÖHME 1996). NHMM-PW 5017, SL 52 mm.

CAVENDER (1992) ist die holarktische Gattung *Phoxinus* die Schwestergruppe zu den Creek Chubs, die ostasiatische Gattung *Rhynchocypris* das Schwestertaxon zu *Phoxinus*+Creek Chubs, und die ebenfalls ostasiatische Gattung *Tribolodon* ist das Adelphotaxon zu *Rhynchocypris*+*Phoxinus*+Creek Chubs (COBURN & CAVENDER 1992: Abb. 13).

Durch die Art der Insertion der Analflosse (Merkmal 114), dem anterior zugespitzten Coracoideum (Merkmal 109) und dem verkürzten postorbitalen Neurocranialbereich (Merkmal 45) ist *Palaeorutilus* oberhalb *Tribolodon* zu gruppieren.

In die vorliegende Analyse wurden nun zwei weitere Taxa, die eurasischen *Eupallasella* und *Lagowskiella*, einbezogen (Daten aus GASOVSKA 1979; HOWES 1985 und BOGUTSKAYA 1988). Im Gegensatz zu COBURN &

CAVENDER (1992) erachte ich *Rhynchocypris* + *Lagowskiella* + *Eupallasella* + *Phoxinus* (= *Phoxinus* Clade) als monophyletisch (Abb. 11). Diese Monophylie wird durch eine Apomorphie (Merkmal 110) und ein Reversal (Merkmal 6) gestützt. Die breitovale bis kreisrunde Schuppenform, die Existenz und hohe Anzahl von basalen (Merkmal 6) und apikal gebogenen lateralen Radii führt zur typischen *Phoxinus*-Schuppe, wie sie bei den vier Gattungen in nahezu identischer Form auftritt (CAVENDER & COBURN 1992: Abb. 8c+d; LAGLER 1947: Abb. 22, 23), bei der Gattung *Palaeorutilus* und den Vertretern des Creek Chub Clade jedoch fehlt. Das Merkmal 110 betrifft den Coracoid/Cleithrum-Kontakt. Bei allen vier Gattungen ist das Coracoid in den vordersten zwei Dritteln sehr stark verschmälert (nahezu stabförmig), ein anteriorer Kontakt zum Cleithrum kommt nicht zustande.

Die Schwestergruppe zum *Phoxinus* Clade ist der *Palaeorutilus*+Creek Chub Clade. Die Monophylie dieses Taxons wird durch sechs Apomorphien, vier osteologische (Merkmale 21, 27, 38, 87), zwei lepidologische (Merkmale 5, 16) und ein Reversal (Merkmal 15) gut gesichert. Drei Merkmale erweisen sich im vorliegenden Cladogramm als Konvergenzen. Merkmale 21 und 27 treten konvergent im *Phoxinus* Clade oberhalb *Lagowskiella* auf. Bei beiden Merkmalen handelt es sich um Reduktionserscheinungen im cranialen Sinneskanalsystem (Längenreduktion, Reduktion der Verknöcherung und tendenzielle Loslösung vom Verband mit dem unterliegenden Dermalknochen). Konvergent ist auch Merkmal 34 (Reduktion des Supraorbitales) bei *Phoxinus*.

Der Creek Chub Clade besitzt als Apomorphie breite, nach posterior geneigte Parasphenoid-Flügel (Merkmal 49). Die schmalen, anterior gerichteten Flügel bei *Palaeorutilus* erinnern an die Vertreter des Shiner Clades (vgl. COBURN & CAVENDER 1992: Abb. 6e) und viele Leuciscinae und sind demnach plesiomorph. Daraus ergibt sich, daß *Palaeorutilus* als basales Schwesertaxon zum Creek Chub Clade zu gelten hat.

Eine Anzahl weiterer Merkmale, welche *Palaeorutilus* von einzelnen Vertretern des *Phoxinus* Clade unterscheiden, konnten aufgrund fehlender diesbezüglicher Informationen über die Creek Chubs nicht in die cladistische Analyse aufgenommen werden. Sie seien im folgenden genannt (die Angaben beziehen sich auf die Arbeiten GASOVSKA 1979 und MAHY 1975a, b, c).

Die sigmoidale Biegung des ventralen Maxilla-Randes ist bei *Eupallasella* und *Palaeorutilus* stärker als bei *Phoxinus*.

Die Circumorbitalia sind bei *Phoxinus* (insbesondere den nearktischen Arten) sehr schmal. Bei *Lagowskiella*, *Eupallasella* und *Palaeorutilus* sind die Circumorbitalia II bis IV stärker verbreitert. Die Anzahl der Circumorbitalia kann bei *Phoxinus* schwanken (vier bis fünf), bei *Lagowskiella* und *Eupallasella* beträgt sie stets fünf, bei *Palaeorutilus* konnten nur vier gezählt werden.

Der Frontale/Dermopteroticum Kontakt wird wie bei *Palaeorutilus* bei allen nearktischen *Phoxinus*-Arten durch einen breiten Anteil des Sphenoticums unterbrochen. Bei *Phoxinus phoxinus* und bei *Eupallasella percunurus* ist dieser Kontakt in der Mehrzahl der Fälle vorhanden, nur selten ist zwischen ihnen ein schmaler Bereich des Sphenoticums entwickelt.

Der postorbitale Abschnitt des Parasphenoids ist bei *Phoxinus* im Bereich des Prooticums auffallend verbreitert und insgesamt verlängert. Bei *Eupallasella* und *Palaeorutilus* ist dieser Teil schmal und kürzer. Der Bereich hinter dem Vorderrand der Parasphenoid-Flügel beträgt bei *Phoxinus* 46% bis 51%, bei *Eupallasella* 39% und bei *Palaeorutilus* 38% der Gesamtlänge. Im Vergleich dazu beträgt dieser Wert bei *Relictus solitarius* (Western Clade) 50%, bei *Tribolodon brandti* (Chub Clade) 48%, bei *Semotilus corporalis* (Creek Chub Clade) 42% und bei *Notropis atherinoides* (Shiner Clade) 35% (Werte ermittelt nach Zeichnungen aus COBURN &

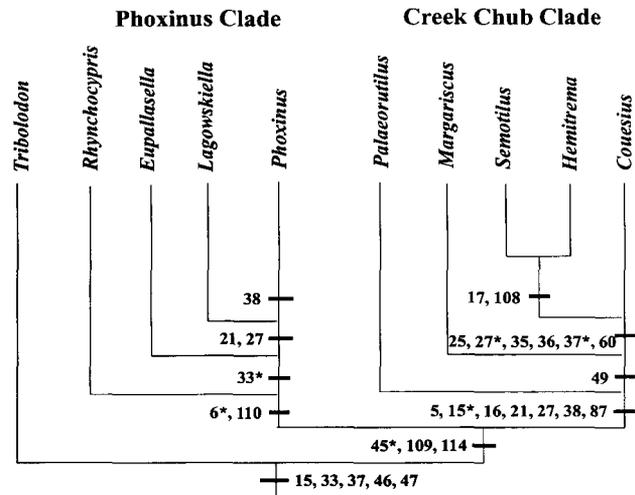


Abb. 11. Cladogramm des Chub Clades inklusive †*Palaeorutilus*, *Lagowskiella* und *Eupallasella*.

Fig. 11. Cladogram of the Chub Clades inclusive †*Palaeorutilus*, *Lagowskiella* and *Eupallasella*.

CAVENDER 1992 und BOGUTSKAYA 1990). Die Werte zeigen, daß *Palaeorutilus* und *Eupallasella* im Vergleich mit *Phoxinus* den kürzeren postorbitalen Schädelabschnitt besitzen, was als plesiomorph zu werten ist. Das wird auch durch die kürzeren Parietalia beider Gattungen bestätigt. Ein verlängerter postorbitaler Schädel wird als Apomorphie des Western Clade + *Tribolodon* (Merkmal 45; COBURN & CAVENDER 1992: 335) bewertet. Die Verhältnisse bei *Phoxinus* könnten einen ähnlichen Trend (zur Verlängerung des postorbitalen Schädelbereiches) im *Phoxinus* Clade bedeuten oder unter Umständen ein erster osteologischer Hinweis für eine Zugehörigkeit des *Phoxinus* Clade zum Western Clade sein, wie dies von SIMONS & MAYDEN (1998) gefordert wurde (siehe unten).

Der Processus ischiacus des Basipterygiums ist bei *Palaeorutilus* ähnlich wie bei *Eupallasella* sehr kräftig ausgebildet. Bei allen *Phoxinus*-Arten ist dieser schwach, am schwächsten bei *Ph. phoxinus* und *Ph. neogeus*. Die distale Spaltung des Basipterygiums in einen lateralen und medialen Processus ist im *Phoxinus* Clade (*Lagowskiella*, *Eupallasella*, *Phoxinus* - zu *Rhynchocypris* lagen keine Informationen vor) sehr tief, und beide Processus (insbesondere die lateralen) sind sehr schmal. Bei *Palaeorutilus* ist die Tiefe der Spaltung geringer, und beide Processus sind dadurch kräftiger. Alles in allem macht das Basipterygium bei *Palaeorutilus* einen massiveren Eindruck als bei den verglichenen Gattungen.

Vergleich mit den Ergebnissen von SIMONS & MAYDEN 1998

Die im Kontext dieser Arbeit wesentlichen Unterschiede in den Ergebnissen der osteologisch-lepidologischen Analyse der Phoxininae von COBURN & CAVENDER

(1992) und der genetischen Analyse (mitochondriale RNA) der Unterfamilie durch SIMONS & MAYDEN (1998) sind folgende:

1. Nach letzteren Autoren ist *Phoxinus* kein Angehöriger eines monophyletischen Chub Clade (inklusive den Creek Chubs), sondern als *Phoxinus* Clade das basale Schwestertaxon eines *Orthodon* Clade. Beide bilden zusammen den Western Clade.
2. Der Creek Chub Clade (inklusive den Plagopterin und *Snyderichthys*) ist das Schwestertaxon zum Open Posterior Myodome Clade, und beide sind das Adelphotaxon des Western Clade.

SIMONS & MAYDENS (1998) Ergebnisse bestätigen meine Hypothese, wonach ein monophyletisches *Phoxinus* Clade existiert. Sie widerlegen gleichzeitig auch die Annahmen, daß sowohl der Schuppentyp der Creek Chubs durch ein Reversal aus einem *Phoxinus*- Schuppentyp entstand als auch, daß der Coracoideum/Cleithrum-Kontakt der Creek Chubs aus einer Umkehr der Verhältnisse bei *Phoxinus* herzuleiten ist. Beide Annahmen ergaben sich aus COBURN & CAVENDERS Cladogramm (1992: Abb. 13) und sind aufgrund der hohen Spezialisierung der *Phoxinus*- Schuppe (siehe oben) und der abgeleiteten Merkmalsausprägung des Coracoideum/Cleithrum-Kontaktes unwahrscheinlich.

Für ein Schwestergruppen-Verhältnis der Creek Chubs zu den Plagopterin + *Snyderichthys*, ebenso wie für eine Zugehörigkeit von *Phoxinus* zum Western Clade gibt es meiner Meinung nach (außer dem oben erwähnten Hinweis bezüglich der relativen Länge des postorbitalen Schädelbereiches) derzeit keine hinreichenden osteologischen Belege. Im Gegenteil spricht Merkmal 114 als Autapomorphie von *Phoxinus* Clade + Creek Chub Clade direkt dagegen (vgl. auch CAVENDER & COBURN 1992). Es widerspräche auch dem Parsimonie-Prinzip, daß ein solch kompliziertes Arrangement der Analflosseninsertion konvergent erworben wurde. Zur Klärung dieser auch biogeographisch entscheidenden Frage sind noch weitere osteologische und genetische Studien (inklusive der Gattungen *Eupallasella*, *Lagowskiella* und *Rhynchocypris*) erforderlich.

Durch den Nachweis von *Palaeorutilus* als basales Schwestertaxon der Creek Chubs wird gleichzeitig aber auch SIMONS & MAYDENS (1998) Hypothese bestätigt, wonach auch für diese Gruppe eine asiatische (besser palaearktische) Verwandtschaft existiert.

Phylogenetische und biogeographische Schlußfolgerungen

Die Kenntnis über fossile Phoxininae ist derzeit noch sehr gering. Nach CAVENDER (1991) befinden sich die drei einzigen oligozänen Vorkommen in Nordamerika an der Pazifikküste (Staaten Washington, Oregon und Kalifornien) und gehören demnach dem westlichen Drainagesystem an. Ein Vorkommen ist radiometrisch mit 31,1 Ma in das Unteroligozän datiert. Diese noch unbearbeiteten Ichthyofaunen enthalten, soweit bekannt, aus-

schließlich Vertreter des Western Clade. Auch die untermiozänen Cyprinidenfunde sind pazifisch (Montana), und erst im Mittelmiozän erscheinen erste Phoxininae im Bereich des Mississippi-Drainagesystems (North-Dakota). Nach CAVENDER (1991) weisen ihre Schlundknochen Merkmale der Creek Chub- Gattung *Semotilus* auf.

Aus Asien sind mit einer Ausnahme noch keine fossilen Phoxininae bekannt. Diese Ausnahme bilden taxonomisch schwer zu beurteilende isolierte Schlundzähne aus dem Unter- bis Mittelmiozän Zentral- und Ostkasachstans, welche von SYTCHEVSKAYA (1986) zu *Tribolodon* gestellt wurden.

Aus dem europäischen Oligozän ist neben der beschriebenen Gattung *Palaeorutilus*, welche seit dem basalen Oligozän auftritt, noch eine weitere Gattung bekannt: die *Palaeoleuciscus* 'medius' - Artengruppe (BÖHME 1997). Aus dem Miozän gibt es bisher noch keine sicheren Nachweise.

Seit dem Unteroligozän sind demnach zwei der drei Clades der Phoxininae nachgewiesen: der Western Clade von der nordamerikanischen Westküste und der Chub Clade von Mitteleuropa und möglicherweise aus Westasien. Die Existenz der beiden Clades seit mindestens 34 Ma verdeutlicht, daß der Ursprung der Phoxininae wohl weit in das Eozän zurückreicht. Sie zählen somit neben den Cyprininae und Gobioninae, welche aus dem Eozän Chinas bekannt sind (CHOW CHIA CHIEN 1990), mit zu den ältesten Unterfamilien der Karpfenfische. Dies ist deshalb besonders interessant, weil die als Schwestertaxon zu den Phoxininae gewerteten Leuciscinae (CAVENDER & COBURN 1992) erst mit *Palaeoleuciscus dietrichsbergensis* ab dem mittleren Untermiozän (Säugetier-Zone MN3) Mitteleuropas auftreten (BÖHME 1996). Diese zeitliche Diskrepanz von ca. 14 Ma könnte auf eine Nachweislücke zurückzuführen sein oder aber als ein Hinweis verstanden werden, das angenommene Schwesterngruppen-Verhältnis zwischen Phoxininae und Leuciscinae neu zu überprüfen.

Nimmt man als wahrscheinliches Ursprungsgebiet der Phoxininae zentral- bis ostasiatische Räume an, verdeutlicht der Fossilnachweis eine posteoazäne, holarktische Radiation der Gruppe in zwei Richtungen. Der Western Clade migrierte nach Osten über die Beringbrücke in das westliche Nordamerika und der Creek Chub Clade nach Westen über die regredierte Turgai-Straße nach Mitteleuropa. Beide Migrationsrouten sind für den Eozän/Oligozän- Grenzbereich durch mannigfaltige weitere botanische und zoologische Nachweise belegt.

Das Auftreten der ersten nordamerikanischen Creek Chubs im Mittelmiozän östlich der Rocky Mountains und der Nachweis ihres Schwestertaxons *Palaeorutilus* im Oligozän von Mitteleuropa lassen auf eine transatlantische Migration der Gruppe im Prämittelmiozän schließen. Diese Annahme würde eine gute Erklärung für das ausschließliche Vorkommen von Creek Chubs in östlichen nordamerikanischen Drainagesystemen bieten, ebenso wie für das Fehlen des Western Clade östlich der Rocky Mountains.

Über die Möglichkeit einer posteozänen transatlantischen Migration für terrestrische Wirbeltiere ist in den letzten Jahrzehnten vielfach diskutiert worden (vgl. STRAUCH 1970). So stellten sich eine Reihe ‚heißer Kandidaten‘ vor allem innerhalb der Kleinsäuger, aber auch der Raubtiere, durch Funde in Asien als transpazifische Migranten heraus (FAHLBUSCH 1973; ENGESSER 1979; WANG & EMRY 1991; KOHNO 1997). Gegen eine solche Möglichkeit bei den Creek Chubs spricht meines Erachtens neben ihrem völligen Fehlen im Tertiär Asiens (bei sehr diversen Cypriniden-Faunen aus dem Miozän Sibiriens und Kasachstans, vgl. SYTCHEVSKAYA 1980) vor allem ihr fossiles und rezentes Verbreitungsmuster in Nordamerika.

Hierbei muß erwähnt werden, daß die Fische nicht unbedingt eine Landbrücke ‚auf breiter Front‘ benötigten. Zur Chub Clade- Gattung *Tribolodon* gehört mit *Tribolodon hakonensis* die einzige Cypriniden-Art, welche in der Lage ist, längere Zeit vollmarine Bedingungen zu tolerieren und rezent mit anadromer Lebensweise im Japanischen Meer vorkommt (OKADA 1955; RESCHETNIKOV et al. 1997). Könnte man vergleichbare osmoregulatorische Fähigkeiten auch frühen Creek Chubs zuschreiben, wären küstenparallele Wanderungen denkbar, und selbst schmalere marine Abschnitte sollten dann kein größeres Hindernis dargestellt haben. Dies könnte erklären, warum mit einer einzigen Ausnahme nur phoxinine Karpfen Nordamerika erreichten, obwohl auf der anderen Seite des Pazifik in Ostasien die weltweit größte Cypriniden-diversität herrscht.

Das gleichzeitige Vorkommen von Western Clade und Chub Clade beiderseits des Atlantik läßt zumindest eines deutlich werden: Die Besiedlung Nordamerikas durch Cypriniden muß in mehreren Schüben vonstatten gegangen sein. Die Trennung von Western Clade und Chub Clade ereignete sich nicht in Nordamerika, sondern höchstwahrscheinlich im Eozän von Asien.

Danksagung

Mein herzlicher Dank gilt Herrn Dr. MICHAEL WUTTKE für die Anregung zu dieser Arbeit und Frau PETRA SCHÄFER (beide Landesamt für Denkmalpflege Rheinland Pfalz) für die erstklassige Präparation der untersuchten Fundstücke. Herrn Dr. NORBERT MICKLICH danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Dem Landesamt für Denkmalpflege in Rheinland-Pfalz sei für die finanzielle Förderung des Projektes an dieser Stelle ebenfalls herzlichst gedankt.

Literatur

- ANGELBIS, G. & SCHNEIDER, A. 1891. Erläuterungen zur geologischen Spezialkarte von Preussen und den Thüringischen Staaten. Blatt Marienberg.– Berlin.
- BOGUTSKAYA, N. 1988. Topographie der Kanäle des Seitenliniensystems der Karpfen der Unterfamilie Leuciscinae, Xenocyprininae und Cultrinae.– *Voprosi Ikhtiologii* **28** (3): 367-382, Leningrad. [in Russisch].
- 1990. Morphologische Grundlagen der Unterfamilie Leuciscinae (Leuciscinae, Cyprinidae). Mitteilung 2.– *Voprosi Ikhtiologii* **30** (6): 920-933, Leningrad. [in Russisch].
- BÖHME, M. 1996. Revision der oligozänen und untermiozänen Vertreter der Gattung *Palaeoleuciscus* OBRHELOVA, 1969 (Teleostei, Cyprinidae) in Mitteleuropa.– Dissertation Universität Leipzig: 103 S., Leipzig.
- 1997. Small Cyprinids from the Tertiary of Europe - the genus *Palaeoleuciscus* (Leuciscinae).– IX. International Congress of European Ichthyologists, 'Fish Biodiversity'. Book of Abstracts: 15, Trieste.
- CAVENDER, T. M. 1991. The fossil record of the Cyprinidae.– [In:] WINFIELD, I. J. & NELSON, J. S. [eds.] *Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation*: 34-54, London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras (Chapman & Hall).
- CAVENDER, T. M. & COBURN, M. M. 1992. Phylogenetic Relationships of North American Cyprinidae.– [In:] MAYDEN, R. L. [ed.] *Systematics, Historical Ecology and North American Freshwater Fishes*: 293-327, Stanford/Calif. (Stanford University Press).
- CHOW-CHIA-CHIEN 1990. The Cyprinidae fossils from the middle Miocene of Shanwang basin.– *Vertebrata Palasiatica* **28** (2): 95-127. [in Chinesisch, mit englischer Zusammenfassung].
- COBURN, M. M. & CAVENDER, T. M. 1992. Interrelationships of North American Cyprinid Fishes.– [In:] MAYDEN, R. L. [ed.] *Systematics, Historical Ecology and North American Freshwater Fishes*: 328-373, Stanford/Calif. (Stanford University Press).
- DECHEN, H. VON 1884. Erläuterungen zur geologischen Karte der Rheinprovinz und der Provinz Westfalen sowie einiger angrenzender Gegenden.– 933 S., Bonn (Henry).
- ENGESSER, B. 1979. Relationships of some Insectivores and Rodents from the Miocene of North America and Europe.– *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* **14**: 1-68, Pittsburgh.
- FAHLBUSCH, V. 1973. Die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den Eomyiden (Mammalia, Rodentia) Nordamerikas und Europas.– *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* **13**: 141-175, München.
- FELDER, M.; WEIDENFELLER, M. & WUTTKE, M. (1998). Lithologische Beschreibung einer Forschungsbohrung im Zentrum des oberoligozänen, vulkano-lakustrinen Beckens von Enspel/Westerwald (Rheinland-Pfalz; Bundesrepublik Deutschland).– *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen* **27**: 101-136, Mainz.
- GASOWSKA, M. 1979. Osteological revision of the genus *Phoxinus* RAF., sensu BANARESCU 1964, with description of a new genus, *Parchrosomus* gen. n. (Pisces Cyprinidae).– *Annales Zoologici* **34** (12): 371-413, Warszawa.
- HOWES, G. J. 1985. A revised synonymy of the minnow genus *Phoxinus* RAFINESQUE, 1820 (Teleostei: Cyprinidae) with comments on its relationships and distribution.– *Bulletin of the British Museum of natural History (Zoology)* **48** (1): 57-74, London.
- KOHNO, N. 1997. The first record of an amphicyonid (Mammalia: Carnivora) from Japan, and its implication for amphicyonid paleobiogeography.– *Paleontological Research* **1** (4): 311-315, Tokyo.
- LAGLER, K. F. 1947. Lepidological studies. 1. Scale characters of the families of the Great Lake fishes.– *Transactions of the American Microscopical Society* **66**: 149-171, Peoria/Ill.
- MAHY, G. 1975a. Ostéologie comparée et phylogénie des poissons Cyprinoides I. Ostéologie crânienne du goujon à fines écailles, *Chrosomus neogeus* (COPE).– *Le Naturaliste Canadien* **102** (1): 1-31, Québec.
- 1975b. Ostéologie comparée et phylogénie des poissons Cyprinoides II. L'appareil de Weber, le squelette axial et les ceintures du goujon à fines écailles *Chrosomus neogeus*

- (COPE).— *Le Naturaliste Canadien* **102** (2): 165-180, Québec.
- 1975c. Ostéologie comparée et phylogénie des poissons Cyprinoides III. Ostéologie comparée de *C. erythrogaster* RAFINESQUE, *C. eos* COPE, *C. oreas* COPE, *C. neogaeus* (COPE), et *P. phoxinus* (LINNE) et phylogénie du genre *Chrosomus*.— *Le Naturaliste Canadien* **102** (5): 617-642, Québec.
- MAYDEN, R. L. 1991. Cyprinids of the New World.— [In:] WINFIELD I. J. & NELSON, J. S. [ed.] *Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation*: 240-263, London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras (Chapman & Hall).
- OKADA, Y. 1955. *Fishes of Japan*.— 434 S., Tokyo.
- PIRRUNG, M. 1998. Zur Entstehung isolierter alttertiärer See-sedimente in zentraleuropäischen Vulkanfeldern.— *Mainzer Geowissenschaftliches Archiv, Beiheft* **20**: 1-117, Mainz.
- RESCHETNIKOV, J. S. et al. 1997. Die Fischverwandten und Fische des Süßwassers Russlands.— *Voprosi Ikhtiologii* **37** (6): 723-771, St. Petersburg. [in Russisch].
- RUTTE, E. 1962. Schlundzähne von Süßwasserfischen.— *Palaeontographica, (A)* **120** (4-6): 165-212, Stuttgart.
- SIMONS, A. M. & MAYDEN, R. L. 1997. Phylogenetic relationships of the Creek Chubs and the Spin-Fins: an enigmatic group of North American Cyprinid fishes (Actinopterygii: Cyprinidae).— *Cladistics* **13**: 187-205, London.
- SIMONS, A. M. & MAYDEN, R. L. 1998. Phylogenetic relationships of the Western North American phoxinins (Actinopterygii: Cyprinidae) as inferred from mitochondrial 12S and 16S ribosomal RNA sequences.— *Molecular Phylogenetics and Evolution* **9** (2): 308-329, Orlando/Fla.
- STORCH, G.; ENGESSER, B. & WUTTKE, M. (1996). Oldest fossil record of gliding in Rodents.— *Nature* **379**: 439-441, London.
- STRAUCH, F. 1970. Die Thule-Landbrücke als Wanderweg und Faunenscheide zwischen Atlantik und Skandik im Tertiär.— *Geologische Rundschau* **60**: 381-417, Stuttgart.
- SYTCHEVSKAYA, E. K. 1980. Cyprinidae.— [In:] *Fossile Knochenfische der UdSSR*: 50-61, Moskva (Akademie der Wissenschaften der UdSSR, Verlag 'Nauka'). [in Russisch].
- 1986. Palaeogene freshwater fish fauna of the USSR and Mongolia.— The joint Soviet-Mongolian paleontological expedition, *Transactions* **29**, Moskva (Verlag 'Nauka'). [in Russisch mit englischer Zusammenfassung].
- WANG, B. & EMRY, R. J. 1991. Eomyidae (Rodentia: Mammalia) from the Oligocene of Nei Mongol, China.— *Journal of Vertebrate Paleontology* **11** (3): 370-377, Chicago.

Eingang des Manuskriptes am 1. Juli 1998;
Annahme durch die Schriftleitung am 28. März 2000.