

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 95 (2002)  
**Heft:** 3

**Artikel:** Die Gattung Ctenognathichthys (Actinopterygii, Perleidformes) aus der Prosanto-Formation (Ladin, Mitteltrias) Graubündens (Schweiz), mit der Beschreibung einer neuen Art, *C. hattichi* sp.nov.  
**Autor:** Bürgin, Toni / Herzog, Annette  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-168971>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Die Gattung *Ctenognathichthys* (Actinopterygii; Perleidiformes) aus der Prosanto-Formation (Ladin, Mitteltrias) Graubündens (Schweiz), mit der Beschreibung einer neuen Art, *C. hattichi* sp. nov.

TONI BÜRGIN<sup>1</sup> & ANNETTE HERZOG<sup>2</sup>

**Key words:** Actinopterygii, Perleidiformes, *Ctenognathichthys*, Middle Triassic, Prosanto Formation, Switzerland

**Schlüsselwörter:** Actinopterygii, Perleidiformes, *Ctenognathichthys*, Mitteltrias, Prosanto-Formation, Schweiz

## ZUSAMMENFASSUNG

Aus der mitteltriassischen Prosanto-Formation Graubündens wird die eigentümliche Strahlenflossergattung *Ctenognathichthys* BÜRGIN 1992 mit der neuen Art *C. hattichi* sp. nov. beschrieben. Diese unterscheidet sich von der Typusart *C. bellottii* (DE ALESSANDRI 1910), die bisher nur aus der Mitteltrias der Südschweiz (Monte San Giorgio) und Norditaliens (Besano, Perledo) bekannt war, durch die deutlich schwächer ausgebildete Kieferbezahnung und das verkürzte, hohe Maxillare. Eine funktionsmorphologische Analyse des Schädelbaus deutet auf Fische hin, die ihre vermutlich festsitzende Nahrung mit den spezialisierten Zähnen abreißen konnten. Als mögliche Nahrung sind Algen oder gewisse benthisch lebende Invertebraten (z.B. Seeigel) denkbar.

## ABSTRACT

A new species of the genus *Ctenognathichthys* BÜRGIN 1992 has been described. It is called *C. hattichi* and comes from the Middle Triassic Prosanto Formation (Ladinian) of Canton Grisons (Eastern Switzerland). It is distinguished from the type specimen *C. bellottii* (DE ALESSANDRI 1910), previously only known from the Middle Triassic of Southern Switzerland (Monte San Giorgio) and Northern Italy (Besano, Perledo), by its poorly developed oral dentition and its shortened and deepened maxilla. A functional analysis of the morphology of their skulls suggests fishes which had been able to tear off sessile organisms with their specialised teeth. Algae or some benthic invertebrates, such as sea urchins, may have been their potential prey.

## RESUME

Le genre *Ctenognathichthys* BÜRGIN 1992, représenté notamment par la nouvelle espèce *C. hattichi*, est décrit en provenance de la formation Prosanto du Trias moyen (Ladinien) du Canton de Grisons (Suisse occidentale). La nouvelle espèce se distingue de l'espèce type *C. bellottii* (DE ALESSANDRI 1910), connue auparavant uniquement dans le Trias moyen du sud de la Suisse (Monte San Giorgio) et du nord de l'Italie (Besano, Perledo), par sa dentition orale faiblement développée et par un maxillaire raccourci et plus élevé. Une analyse fonctionnelle de l'architecture crânienne indique que ces poissons étaient capables d'arracher des organismes sessils grâce à leurs dents spécialisées. Les proies potentielles ont pu être des algues ou des invertébrés benthiques tels que des oursins.

## RESUMAZIUN

Da la furmaziun Prosanto dal trias mesaun dal Grischun vegn descrit il gener *Ctenognathichthys* BÜRGIN 1992 cun la nova spezia *C. hattichi*. Quella sa distingua da la spezia tip *C. bellottii* (DE ALESSANDRI 1910) - ch'era conuscenta fin uss mo dal trias mesaun da la Svizra meridiunala (Monte San Giorgio) e da l'Italia dal nord (Besano, Perledo) - tras sia dentadira da la missella pauc sviluppada e ses maxillar aut e scursani. In'analisa funcziunala da la morfologia da la chavazza lascha supponer ch'i sa tractava da peschs ch'eran abels da stgarpar giu cun lur dents spezialisads organissem senza fustis. Sco nutriment pussaivel pon ins s'imaginar algas u tscherts invertebrads bentic, sco p.ex. l'erizun da mar.

## 1. Einleitung

Die Gattung *Ctenognathichthys* BÜRGIN 1992 wurde für ein durch einen speziellen Kieferapparat ausgezeichnetes Taxon der Strahlenflosser-Ordnung Perleidiformes aus der Mittleren Trias des Monte San Giorgio (Kanton Tessin, Südschweiz) und Perledos (Lecce, Norditalien) errichtet (Bürgin 1992). Die Ty-

pusart *Ctenognathichthys bellottii* (DE ALESSANDRI 1910) wurde ursprünglich als *Heterolepidotus bellottii* von de Alessandri (1910) in seiner Monographie über die Fische aus der Trias der Lombardei beschrieben. Zu den augenfälligsten Merkmalen der Gattung *Ctenognathichthys* gehört wie erwähnt die

<sup>1</sup> Naturmuseum, Museumstrasse 32, CH-9000 St.Gallen, Switzerland. E-mail: tbuergin@naturmuseumsg.ch.

<sup>2</sup> Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Karl Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Switzerland. E-mail: anubisiii@hotmail.com.

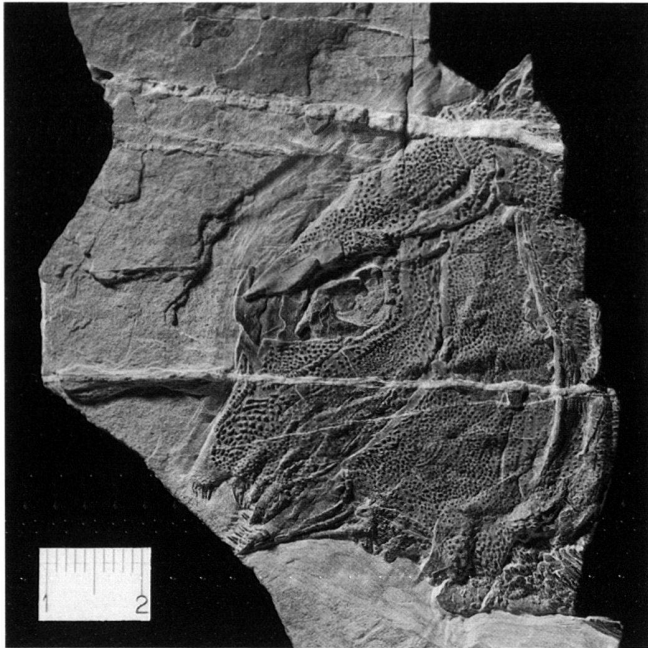


Fig. 1. *Ctenognathichthys hattichi* sp. nov. Holotypus, PIMUZ A/I 2847, Prosanto-Formation, Strel, Graubünden (Schweiz).

spezielle Kieferbezahnung, die aus einer Reihe stark verlängert, stiftförmiger Zähne besteht (vgl. Bürgin 1992: Fig. 87).

Seit 1992 werden unter der Leitung von Heinz Furrer, Universität Zürich, in der bis zu 200 Meter mächtigen Prosanto-Formation Graubündens systematische Grabungen durchgeführt (Furrer 1995, 1999). Die geographische Verbreitung der Prosanto-Formation erstreckt sich über das Landwasser- und Ducangebiet. Ausführliche Angaben zur Geologie und Stratigraphie der Prosanto-Formation finden sich in Eichenberger (1986), Bürgin et al. (1991) und Furrer et al. (1992). Die dabei gewonnenen Fossilien stammen ebenfalls, wie am Monte San Giorgio und in Perledo, aus Meeres-Ablagerungen des Ladin (Bürgin et al. 1991; Bürgin 1999). Eine detaillierte Beschreibung der Strahlenflosser aus der Prosanto-Formation Graubündens ist gegenwärtig in Arbeit (Herzog 2001; Herzog in Vorb.). Die vorliegende Arbeit beschreibt neben einigen neu gefundenen Exemplaren der Typus-Art *Ctenognathichthys bellottii* eine neue Art dieser Gattung.

## 2. Material und Methoden

Das nachfolgend beschriebene Material stammt aus Grabungen des Paläontologischen Instituts und Museums der Universität Zürich (PIMUZ) und ist in der dortigen Sammlung hinterlegt. Die Stücke wurden mechanisch mit Druckluft-Präparierstichel und Stahlnadeln präpariert. Die Zeichnungen entstanden mit Hilfe eines WILD M 8 Stereo-Mikroskopes mit Zeichenspiegel.

## 3. Systematische Paläontologie

Unterklasse Actinopterygii COPE 1887

Ordnung Perleidiformes BERG 1940

Familie Perleididae BROUGH 1939

Gattung *Ctenognathichthys* BÜRGIN 1992

### *Ctenognathichthys hattichi* sp. nov.

Holotypus

PIMUZ A/I 2847, ein unvollständiges Exemplar, die linke Seite zeigend, bei dem nur die Kopfpartie bis zum Schultergürtel erhalten geblieben ist (Fig. 1 und 2). Zähne und Kieferknochen zeigen eine von der Typusart deutlich verschiedene Gestalt (Fig. 3).

Locus typicus

Gipfel des Strel, Gemeinde Wiesen, Landwassertal, Kanton Graubünden, Schweiz, Grabung des Paläontologischen Instituts und Museums 1993.

Stratum typicum

Prosanto-Formation, Bank 53, Ladin, Mittlere Trias der Silvretta-Decke, Ostalpin.

Derivatio nominis

In Anerkennung der unermüdlichen Sammlungstätigkeit von Alfred Hattich, Chur, der eine Vielzahl wichtiger Fossilien aus der Prosanto-Formation Graubündens zusammengetragen und der wissenschaftlichen Bearbeitung zugänglich gemacht hat.

Diagnose

Kleinere *Ctenognathichthys*-Art die sich von der Typusart *C. bellottii* durch das verkürzte und hohe Maxillare und die deutlich feinere Bezahnung unterscheidet. Die Schädelknochen, mit Ausnahme der Adnasale, Nasale und des Rostrale, aber einschliesslich der Schultergürtелеlemente, tragen eine ausgeprägte Ornamentierung, die aus unregelmässig angeordneten, warzenförmigen bis länglichen Tuberkeln besteht (Fig. 1).

Verbreitung

Mittlere Trias der Ostalpen (Prosanto-Formation, Landwassertal, Graubünden, Schweiz).

Morphologische Beschreibung

*Körperform und Proportionen:* Da lediglich der Schädel erhalten ist, lässt sich zur Körperform nur wenig aussagen. *Ctenognathichthys hattichi* sp. nov. scheint gedrungenere zu sein als die Typusart. Bei einer Kopflänge von 30 mm dürfte der Fisch etwa 130 mm Standardlänge erreicht haben.

*Schädel:* Da der Schädel seitlich kompaktiert wurde, sind die dorsalen und ventralen Knochenelemente des Schädels nur

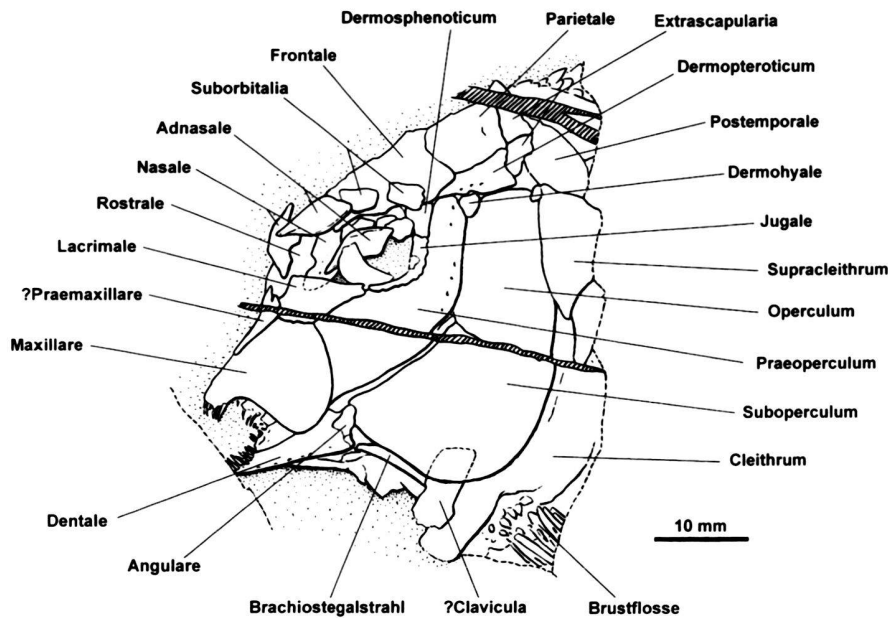


Fig. 2. *Ctenognathichthys hattichi* sp. nov. Holotypus, PIMUZ A/I 2847, Prosanto-Formation, Strel, Graubünden (Schweiz), erläuternde Zeichnung.

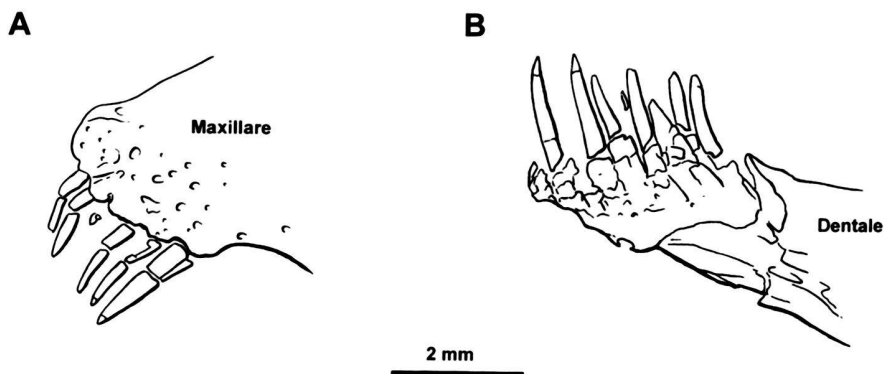


Fig. 3. *Ctenognathichthys hattichi* sp. nov. Holotypus, PIMUZ A/I 2847, Prosanto-Formation, Strel, Graubünden (Schweiz), Details der Kieferbezahnung.

unvollständig erkennbar (Fig. 1 und 2). Das Schädeldach zeigt das linke Frontale, das linke Parietale und das linke Dermopteroticum. Das Frontale ist rostral deutlich schmaler als in der caudalen Hälfte, die an das annähernd quadratische Parietale grenzt. Der Rand, welcher der Orbita-Region anliegt, ist leicht konkav. Das Dermopteroticum ist langgestreckt, leicht keilförmig mit einem schmalen rostralen und einem breiteren caudalen Teil. Am Hinterrand des Schädeldaches sitzen beiderseits zwei paarige Extrascapularia, von denen das laterale eine annähernd quadratische und das mediale eine rechteckige Form aufweist. Die Schnauzenpartie ist relativ kurz und keilförmig zugespitzt. Der markante Oberkiefer besteht rostral aus einem schmalen, zahntragenden Abschnitt, dem sich caudal eine nach hinten abgerundete, hohe Platte anschliesst. Ob beim zahntragenden Abschnitt das Praemaxillare beteiligt ist, oder gänzlich fehlt, ist aufgrund der Erhaltung nicht zu erken-

nen. Insgesamt lassen sich auf der linken Seite sechs stiftförmige Zähne ausmachen (Fig. 3A). Der längste von ihnen misst knapp 2 mm, bei einem Durchmesser von 0,3 mm. Der Unterkiefer ist keilförmig mit einem kurzen zahntragenden Teil rostral. Das linke Dentale zählt sieben stiftförmige Zähne, mit ähnlichen Dimensionen wie im Oberkiefer (Fig. 3B). Alle Zähne weisen eine kleine, durchsichtige Spitze (Schmelzkappe) auf. Im caudalen Abschnitt des Unterkiefers lassen sich ganz schwach einzelne Suturen ausmachen. Am Unterrand des Unterkiefers lassen einzelne Poren auf den Verlauf des mandibulären Teils des cephalen Sinneskanal-Systems schliessen. Die übrigen Teile der Schnauzenregion: Rostrale und Nasalia sind disartikuliert und liegen vergleichsweise hoch im Schädel. Gut erkennbar ist das paarige Adnasale mit seiner gewölbten Form und einem prominenten, zur Schnauzenspitze weisenden, spitzen Fortsatz. Die circumorbitalen Elemente sind zum

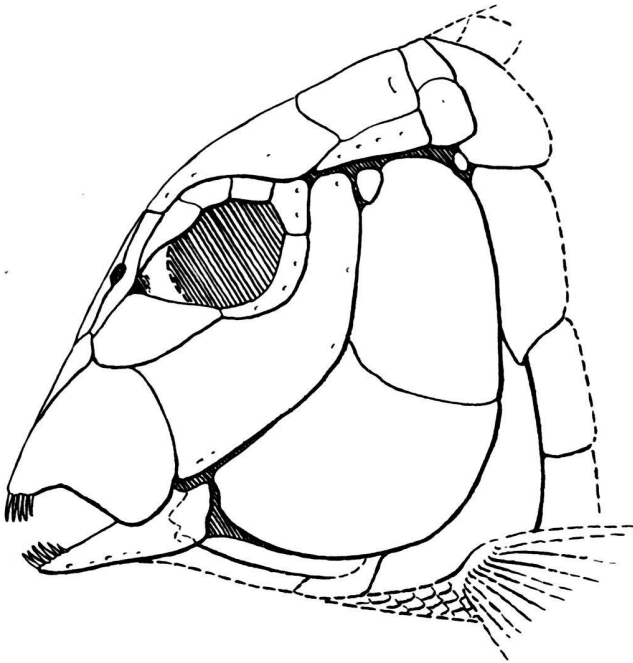


Fig. 4. *Ctenognathichthys hattichi* sp. nov. Holotypus, PIMUZ A/I 2847, Pro-santo-Formation, Strel, Graubünden (Schweiz), Rekonstruktion des Schädels.

Teil disartikuliert. Dennoch lassen sie sich gut identifizieren. Es sind zwei rechteckige Suborbitalia, ein grösseres Dermosphenoticum, ein sichelförmiges Jugale und ein recht grosses, keilförmiges Lacrimale auszumachen. Dominiert wird das Schädelskelett durch eine breite und hohe Wangenregion, die sich aus dem gebogenen Praeoperculum, dem annähernd rechteckigen Operculum und dem dreieckigen Suboperculum zusammensetzt. Das Praeoperculum zeichnet sich, wie bei *C. bellottii*, durch einen vertikal orientierten dorsalen und einen abgewinkelten, rostral gebogenen ventralen Teil aus. Der nach rostral gebogene Teil umfasst den Hinterrand des Maxillare und scheint mit ihm fest verbunden zu sein. Die wenigen Poren deuten darauf hin, dass der Sinneskanal nahe am Hinterrand des Praeoperculum verlief. Zwischen der dorsalen Spitze des Praeoperculum und dem Vorderrand des Operculum findet sich ein kleines, tropfenförmiges Dermohyale. Das Suboperculum besitzt gegenüber dem Praeoperculum und dem Operculum annähernd gerade Ränder. Hingegen ist der freie, ventrale Rand weit nach unten gezogen und konvex. In der Gular-Region lässt sich nur ein einziger Branchiostegalstrahl ausmachen, der langgestreckt und schmal ist und sich dem ventralen Rand des Suboperculum anschmiegt. Alle Schädelemente sind bis auf die schmalen Überlappungsflächen mit gut ausgeprägten, warzen- bis bohnenförmigen Tuberkeln ornamentiert. Der genaue Verlauf der Sinneskanäle lässt sich nur teilweise über die oberflächlich liegenden Poren rekonstruieren (Fig. 4).

**Achsen- und Gürtelskelett:** Vom Achsen- und Gürtelskelett sind nur Teile des linksseitigen Schultergürtels erhalten (Fig. 1 und 2). An den Hinterrand des Schädeldaches schmiegt sich ein ovoides Posttemporale an. Ihm folgt ventral ein annähernd rechteckiges Supracleithrum und das sichelförmige Cleithrum. Dem Vorderende des Cleithrum sitzt ein rechteckiges Element auf, bei dem es sich möglicherweise um die Clavicula handelt. Alle diese Elemente, mit Ausnahme des ventralen Teils des Cleithrum, sind mit deutlichen Tuberkeln besetzt.

**Paarige Flossen:** Es ist lediglich der Ansatz der linksseitigen Brustflosse erhalten. Erkennbar sind dabei mindestens sieben Brustflossenstrahlen und deutliche Randfalkren.

**Unpaare Flossen:** Nicht erhalten.

**Beschuppung:** Die Beschuppung ist nur ansatzweise am Hinterrand des Schultergürtels überliefert. Erkennbar ist eine Flankenschuppe unterhalb des Supracleithrum. Sie trägt eine deutliche Ornamentierung, bestehend aus warzenförmigen Erhebungen. Der Hinterrand der Schuppe ist nicht erhalten. Im ventralen Bereich zwischen Brustflossenansatz und Hinterrand des Cleithrum finden sich zahlreiche kleinere Schuppen, die ebenfalls stark ornamentiert sind. Ihre Form variiert von rhomben- zu tropfenförmig.

#### Bemerkungen

*Ctenognathichthys hattichi* sp. nov. unterscheidet sich im Schädelbau deutlich von der Typusart *C. bellottii*. Besonders augenfällig sind diese Unterschiede bei der Form des Maxillare und den deutlich schwächer entwickelten Zähnen. Obwohl von *Ctenognathichthys hattichi* sp. nov. bisher lediglich der Schädel bekannt ist, lässt sich auf Grund der oben beschriebenen Unterschiede die Errichtung einer neuen Art rechtfertigen.

#### *Ctenognathichthys bellottii* (DE ALESSANDRI 1910)

##### Holotypus

Cat. n. 96.3890.10623, Liceo Ginnasio „A. Volta“, Como, Norditalien (siehe Tintori 1998). Bei der Beschreibung des Materials vom Monte San Giorgio wurde durch einen der Autoren (T.B.) erfolglos nach dem Verbleib des Holotypus geforscht und anschliessend ein Neotypus bestimmt (Bürgin 1992: p. 78). In der Zwischenzeit wurde jedoch der Holotypus von Andrea Tintori, Universität Mailand, im Liceo Ginnasio „A. Volta“ in Como (Norditalien) aufgespürt und teilweise neu präpariert (Tintori 1998).

##### Locus typicus

Perledo-Varenna-Formation, Anis-Ladin, Mittlere Trias, Perledo, Varenna, Italien (siehe Tintori 1998).

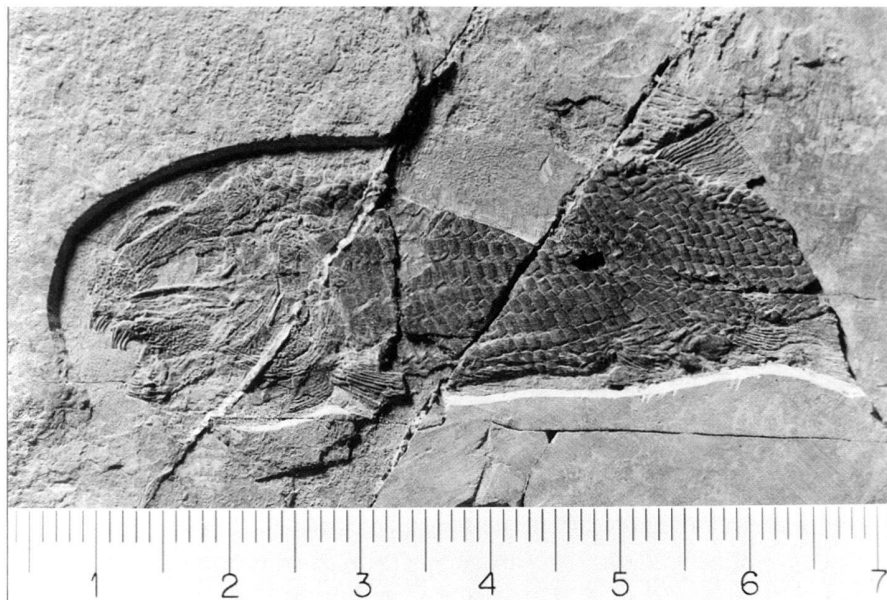


Fig. 5. *Ctenognathichthys bellottii* (DE ALESSANDRI 1910), PIMUZ A/I 2842, juveniles Exemplar, Kopflänge 19 mm, Prosanto-Formation, Strel, Graubünden (Schweiz).

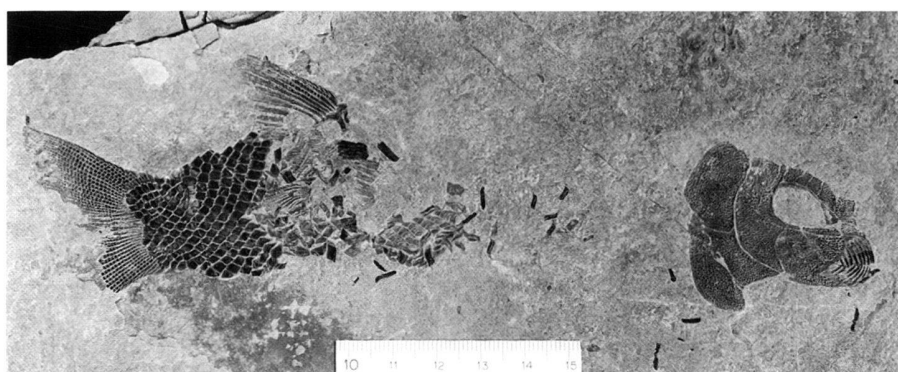


Fig. 6. *Ctenognathichthys bellottii* (DE ALESSANDRI 1910), PIMUZ A/I 3387, disartikuliertes, grösseres Exemplar, Kopflänge 45 mm, Prosanto-Formation, Ducanfurrga, Graubünden (Schweiz).

#### Diagnose

Ein spindelförmiger Vertreter der Gattung *Ctenognathichthys* mit kräftiger Kieferbezahnung, stark verlängerten, meisselförmigen Zähnen, dreieckiger Rücken- und Afterflosse und einer tief gegabelten, äusserlich symmetrischen Schwanzflosse. Alle Flossen weisen gut entwickelte Randfukren auf. Der terminale Achsenlobus der Beschuppung ist kurz und gerundet. Siehe auch Bürgin (1992: Fig. 84, 90)

#### Untersuchtes Material

PIMUZ A/I 1994 (isolierte Schuppen, Gletscherducan 5), A/I 2550 (isoliertes Maxillare, medial, Strel 5), A/I 2842 (kleines Exemplar, gute Erhaltung, unvollständig, Strel 5, Fig. 5), A/I 3220 (unvollständig, verwittert, Ducantal 2), A/I 3348 (isolierte Schuppen, Raiweng 2, Wiesen), A/I 3387, Fig. 6 & A/I 3631, Fig. 7 (2 grössere Exemplare, gute Erhaltung, beide Ducanfurrga 4), PIMUZ A/I 2581 (grösseres Exemplar, gute Erhal-

tung, Ducanfurrga, Fig. 8), PIMUZ A/I 1137 (unvollständig, verwittert, Ducantal 2) und PIMUZ A/I 1991 (unvollständig, verwittert, Ducanfurrga). Alle untersuchten Stücke stammen aus der Prosanto-Formation (Ladin) von Graubünden.

#### Verbreitung

Mittlere Trias der Südalpen (Grenzbitumenzone/Besano-Formation, Monte San Giorgio und Besano; Perledo-Varenna-Formation, Perledo) und der Ostalpen (Prosanto-Formation, Ducan- und Landwassergebiete der Silvretta-Decke, Graubünden).

#### Morphologische Beschreibung:

*Körperform und Proportionen:* Ein mittelgrosser, spindelförmiger Strahlenflosser mit gut entwickelten paarigen und unpaaren Flossen. Bei einer Kopflänge von 55 mm erreicht der Fisch rund 200 mm Standardlänge. Die dreieckige Rücken-



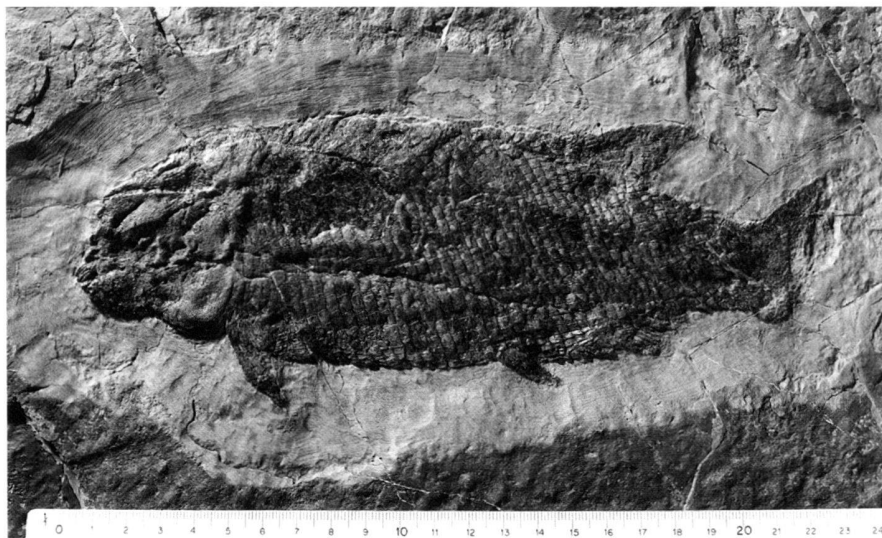


Fig. 7. *Ctenognathichthys bellottii* (DE ALESSANDRI 1910), PIMUZ A/I 3631, grösseres Exemplar, Kopflänge 52 mm, Prosanto-Formation, Ducanfurga, Graubünden (Schweiz).

und Afterflosse liegen relativ weit hinten; sie setzen beide erst am Anfang des letzten Viertels der Standardlänge an. Die Schwanzflosse ist äusserlich homocerk und tief gegabelt.

**Schädel:** Das Kopfprofil scheint, im Gegensatz zu *Ctenognathichthys hattichi* sp. nov., leicht gerundet gewesen zu sein. Die Neufunde aus der Prosanto-Formation liefern ergänzende Informationen insbesondere zur Anordnung der Skelettelemente im Schädelbereich. Bei PIMUZ A/I 3220 sind zudem Teile des Parasphenoid erhalten. Deutlich sichtbar ist das Buccohypophyseal-Foramen und die Bezahnung, die aus einem dichten Teppich winzig kleiner Zähnchen besteht. Das Maxillare trägt 9 und das Dentale 8 stark verlängerte, griffelförmige Zähne.

**Achsen- und Gürtelskelett:** Vom Achsen- und Gürtelskelett sind nur die dermalen Teile des kräftigen Schultergürtels erkennbar. Das stumpfe Vorderende des Cleithrum deutet darauf hin, dass eine Clavicula vermutlich vorhanden war.

**Paarige Flossen:** Brust- und Bauchflosse sind vergleichsweise mässig entwickelt und weisen beide einen mit dicht stehenden Randfulkren verstärkten Vorderrand auf. Die Anzahl der Flossenstrahlen liegt bei 14 für die Brust- und bei 6 für die Bauchflosse.

**Unpaare Flossen:** Die dreieckige Rückenflosse besteht aus 12–15 Flossenstrahlen. Die ähnlich geformte Analflosse aus 9 Flossenstrahlen und die tief gegabelte Schwanzflosse setzt sich aus 35–39 Flossenstrahlen zusammen. Bei allen diesen Flossen sind die Vorderränder mit gut entwickelten Randfulkren besetzt.

**Beschuppung:** Die Beschuppung besteht aus etwa 45 vertikalen Schuppenreihen, mit in der Körpermitte etwa 18–20 Schuppen pro Reihe. Der terminale Achsenlobus ist wie bei

den meisten Perleididen stark verkürzt. Die Schuppen zeigen vor allem im vorderen Flankenbereich eine deutliche Ornamentierung und einen schwach gezähnelten Hinterrand (siehe auch Bürgin 1992: Fig. 88A).

#### Bemerkungen

Unter den Neufunden befindet sich mit PIMUZ A/I 2842 ein relativ kleines Exemplar. Seine Kopflänge beträgt lediglich 19 mm. Interessanterweise sind an den Zähnen keine durchsichtigen Schmelzkappen zu erkennen. Aufgrund der hohen Übereinstimmung im Bau der Schädelemente kann dieses Exemplar als juveniles Individuum von *C. bellottii* angesprochen werden. Darauf deuten auch die glatten Schuppen hin, die noch keine Zeichen einer Ornamentierung aufweisen. Eine gewisse Variation ist auch bei den grösseren Exemplare zu bemerken: Während PIMUZ A/I 2581 eine schlanke Spindelform aufweist, ist PIMUZ A/I 3631 deutlich hochrückiger, was sich auch im Vergleich der Anzahl Schuppen pro vertikaler Reihe in der Körpermitte bemerkbar macht (17 gegenüber 22). Dies scheinen aber intraspezifische Variationen zu sein, da die Zahl der vertikalen Schuppenreihen in etwa vergleichbar und die Gestalt des Schädels nahezu identisch ist.

Die Neufunde aus der Prosanto-Formation erlauben eine aktualisierte Rekonstruktion des Schädels. Im Gegensatz zum Material von Monte San Giorgio zeigen die Prosanto-Exemplare nur ein anamestisches Postorbitale.

#### 4. Diskussion

Vertreter der Gattung *Ctenognathichthys* gehören zu den selteneren Funden aus der Prosanto-Formation Graubündens. Bisher wurden die Reste von lediglich 9 Individuen gefunden, die sich zwei deutlich unterscheidbaren Arten, *C. bellottii* (8 Expl.) und *C. hattichi* sp. nov. (1 Expl.), zuordnen lassen. Die

Tabelle 1. Morphometrische und meristische Daten der untersuchten Exemplare von *Ctenoganthichthys hattichi* sp. nov. (A/I 2847) und *C. bellottii* (übrige) aus der Prosanto-Formation Graubündens. Abkürzungen: S.Nr. – Sammlungsnummer, GL – Gesamtlänge, SL – Standardlänge, HL – Schädellänge, BD – maximale Körperhöhe (geschätzt), ScR – Schuppenreihen (Anzahl), Sc/R – max. Schuppen pro Reihe

| S.Nr            | PF           | PeF | DF   | AF   | CF   | P-PeF | P-DF | P-AF |
|-----------------|--------------|-----|------|------|------|-------|------|------|
| <b>A/I 2847</b> | <b>&gt;5</b> | -   | -    | -    | -    | -     | -    | -    |
| A/I 2842        | > 11         | > 4 | > 9  | > 9  | -    | 16    | 27   | 23   |
| A/I 3387        | -            | -   | 15   | 15   | > 9  | -     | -    | -    |
| A/I 3631        | 15           | > 4 | -    | > 9  | -    | 14    | 26   | 23   |
| A/I 2581        | > 14         | 6   | > 11 | > 11 | > 27 | 14    | -    | 24   |

Tabelle 2. Morphometrische und meristische Daten der untersuchten Exemplare von *Ctenoganthichthys hattichi* sp. nov. (A/I 2847) und *C. bellottii* (übrige) aus der Prosanto-Formation Graubündens. Abkürzungen: S.Nr. – Sammlungsnummer, PF – Brustflosse (Anzahl Strahlen), PeF – Bauchflosse, DF – Rückenflosse, AF – Afterflosse, CF – Schwanzflosse, P-PeF – Ansatzstelle (vertikale Schuppenreihe) der Bauchflosse, P-DF – Ansatzstelle der Rückenflosse, P-AF – Ansatzstelle der Afterflosse

| S.Nr            | PF           | PeF | DF   | AF   | CF   | P-PeF | P-DF | P-AF |
|-----------------|--------------|-----|------|------|------|-------|------|------|
| <b>A/I 2847</b> | <b>&gt;5</b> | -   | -    | -    | -    | -     | -    | -    |
| A/I 2842        | > 11         | > 4 | > 9  | > 9  | -    | 16    | 27   | 23   |
| A/I 3387        | -            | -   | 15   | 15   | > 9  | -     | -    | -    |
| A/I 3631        | 15           | > 4 | -    | > 9  | -    | 14    | 26   | 23   |
| A/I 2581        | > 14         | 6   | > 11 | > 11 | > 27 | 14    | -    | 24   |

auffälligsten Unterschiede zwischen den beiden Arten sind das Kopfprofil, die Form des Maxillare und die Ausbildung der Kieferbezahnung. Betreffend der verwandtschaftlichen Beziehung zu anderen perleidiformen Fischen zeigt sich mit Ausnahme des Kieferapparates grosse Ähnlichkeit mit Vertretern der Familie Colobodontidae s.s. (Mutter 2002). Eine detaillierte phylogenetische Analyse wird separat publiziert (Mutter et al. subm.).

#### Funktionsmorphologie

Die spezielle Kieferbezahnung von *Ctenoganthichthys* lädt geradezu ein, Betrachtungen zu ihrer möglichen Funktion anzustellen (vgl. Bürgin 1996; Wainwright & Bellwood 2002). Form und Ausprägung deuten auf einen Fisch hin, der seine Beute vom Untergrund abreißen oder aufnehmen konnte. Dies könnten sessile oder vagile, benthisch lebende Organismen gewesen sein. Ein Vergleich mit rezent lebenden Strahlenflossern zeigt auffallende Parallelen zu Vertretern aus der Familie der Drückerrische - Balistidae. Zum Beutespektrum

der Balistiden gehören Mollusken, Echinodermen und Krustaceen, mit Pflanzen und kleinen Fischen als weitere mögliche Nahrung. Einzelne Arten unter ihnen, wie z.B. *Pseudobalistes fuscus*, sind in der Lage, giftige Diadem-Seeigel umzudrehen und mit ihren kräftigen Zähnen von der Bauchseite her zu knacken (Fricke 1972). Drückerrische sind überwiegend durophag und weisen als Besonderheit eine persistierende Zahnleiste auf. Die mit ihnen nah verwandten Feilenfische, Familie Monacanthidae, weisen etwas zarter gebaute Zähne auf und sind ebenfalls typische Nibbler in riffartigen Habitaten, die dort erheblich zur Bioerosion beitragen können. Sie gelten als omnivor, obwohl vermutlich einige Arten überwiegend herbivor und andere vorwiegend corallivor sind. Einzelne Arten können sogar auf bestimmte Korallenarten fixiert sein. Typisch für Drücker- und Feilenfische ist die Versteifung ihres postcranialen Skelettes, das ein schnelles und ausdauerndes Schwimmen nicht zulässt. Eine stark verbreiterte Rücken- und Afterflosse, die in eine undulierende Bewegung versetzt werden kann, ermöglicht ihnen aber eine hohe Manövrierfähigkeit in den Riffstrukturen.



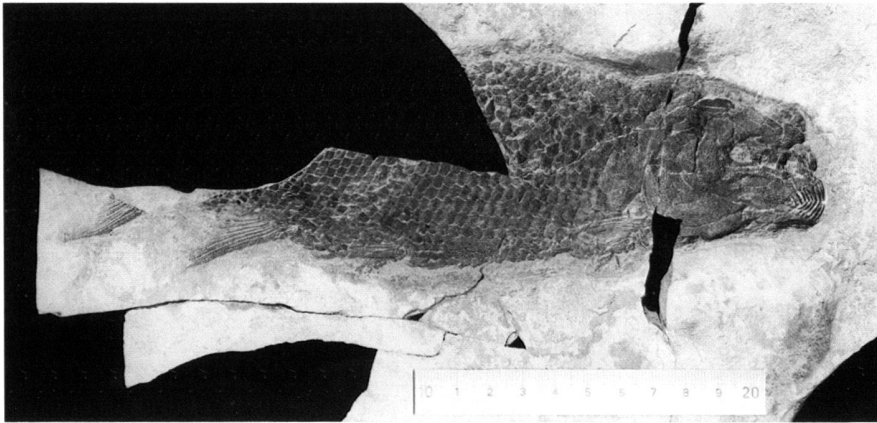


Fig. 8. *Ctenognathichthys bellottii* (DE ALESSANDRI 1910), Sammlung PIMUZ A/I 2581, grösseres Exemplar, Kopflänge 55 mm, Prosanto-Formation, Ducanfurrga, Graubünden (Schweiz). (Fund, Präparation und Legat Christian Obrist, Stein).

Eine recht ähnliche Bezahnung wie bei *Ctenognathichthys* findet sich bei *Polzbergia brochatus* GRIFFITH 1977 aus den obertriassischen Rheingrabener Schiefer in Polzberg bei Lunz (Nördliche Kalkalpen, Österreich). Bei diesem monotypischen Taxon, dessen systematische Zuordnung recht unsicher ist, sind die Kiefer ebenfalls mit stark verlängerten, stiftförmigen Zähnen besetzt (Griffith 1977). Mit 27,5 mm Kopflänge liegt *Polzbergia brochatus* zudem im Grössenbereich von *C. hattichi* sp. nov. Auch ist eine sehr ähnliche Ornamentierung der Schädelelemente vorhanden. Für eine Zuordnung zu den Perleidi-formes sprechen der Bau der Flossen und der stark verkürzte Axsenlobus der Beschuppung.

Bei den paläozoischen Amblypteriden sind zwar auch verlängerte, stiftförmige Zähne vorhanden, die aber insgesamt viel feiner gebaut sind und auf eine planktivore Ernährungsweise hindeuten (Dietze 2001). Stark verlängerte Kieferzähne und eine ausgeprägte Prognathie finden sich auch bei vielen mesozoischen Pycnodontiden (Nursall 1996, 1999). Bei ihnen tritt zusätzlich ein gut entwickeltes Quetschgebiss auf, das aus molariformen Zähnen im Unterkiefer und Gaumendach besteht. Auch unter den Macrosemiiden finden sich Arten mit ausgeprägter Prognathie und kräftigen, stiftförmigen Zähnen. Nach Bartram (1977) sollen sie sich vornehmlich von schwach bewehrten Wirbellosen ernährt haben, zum Teil waren sie vermutlich sogar herbivor (siehe Diskussion in Mudroch & Thies 1996).

Die Untersuchung der Anordnung der Schädelelemente bei *Ctenognathichthys* deutet darauf hin, dass das Maxillare fest mit dem Praeoperculum und dem Ethmoidblock des Neurocranium verbunden war, dass also nur eine leichte seitliche Bewegung möglich war. Das einzige gut bewegliche Element im Kieferapparat ist der keilförmige Unterkiefer, der vermutlich relativ weit nach unten geklappt werden konnte. Die daraus resultierende Kieferbewegung erinnert in der Funktion an eine Beisszange, mit der die potenzielle Beute gepackt und abgerissen werden konnte. Eine weitere Bearbeitung der Nahrung scheint nicht stattgefunden zu haben. Aufgrund der gegenwärtigen Analyse lassen sich deshalb als mögliche Nah-

rung in erster Linie sessile Organismen vermuten. Denkbar wären aber auch vagile, benthisch lebende Invertebraten wie Mollusken oder Seeigel oder sogar schwimmende Organismen.

Die bisherigen Untersuchungen an den Strahlenflossern der Prosanto-Formation Graubündens (Bürgin et al. 1991; Bürgin 1999; Herzog 2001; Herzog in Vorb.) dokumentieren eine hohe Diversität nicht nur was die Artenzahl betrifft, sondern auch bezüglich der Ausprägung des Kieferapparates bei den verschiedenen Taxa. Beide Hinweise deuten auf eine reiche Fischfauna, die vor rund 235 Millionen Jahren im Umfeld der damals weit verbreiteten Kalkalgenrasen gelebt haben. Die neuen und oftmals hervorragend erhaltenen Funde aus der Mitteltrias Graubündens heben dieses Gebiet auf den gleichen wissenschaftlichen Rang wie denjenigen am Monte San Giorgio (Bürgin et al. 1989) und helfen mit, die damalige Ichthyofauna am Nordrand der Tethys besser verstehen zu können.

#### Verdankungen

Diese Arbeit entstand im Rahmen eines Nationalfonds-Projektes zur systematischen Untersuchung der in der Prosanto-Formation Graubündens gefundenen Strahlenflosser (SNF-Projekt No. 88-355.3003). Die Fossilien stammen aus systematischen Grabungen, die von Heinz Furrer (Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, PIMUZ) in Zusammenarbeit mit dem Bündner Natur-Museum Chur durchgeführt wurden. Die Bergung der Funde wurde durch den Kanton Graubünden finanziell unterstützt. Ein wissenschaftlich wertvolles Stück wurde von Christian Obrist (Stein) gefunden, präpariert und dem PIMUZ übergeben. Wir bedanken uns recht herzlich bei der Direktion des PIMUZ für die Möglichkeit, dieses interessante Fundmaterial bearbeiten zu dürfen. Besten Dank auch an Yolanda Mutter-Freuler, Markus Hebeisen, beide PIMUZ, Christian Obrist, Basel, für Bergung und Präparation, Urs Oberli, St.Gallen, für die Präparation und Heinz Lanz, PIMUZ, und Chris Mansfield, St.Gallen, für die Fotografien. Das Manuskript wurde durch die Durchsicht von Heinz Furrer und Raoul Mutter, beide PIMUZ, sowie durch die Begutachtung durch Gottfried Klappert, TU Darmstadt, und Alexander Mudroch, Universität Hannover, in Aussagekraft und Inhalt massgeblich verbessert. Die Zusammenfassung wurde auf Englisch durch Edward Watson, St.Gallen, und auf Französisch durch Lionel Cavin, Esperaza, Frankreich, überprüft. Die Übersetzung ins Rätoromanische erfolgte durch Marlis Menzli, Lia rumantscha, Chur.

# LITERATURVERZEICHNIS

- ALESSANDRI, G. de 1910: Studi sui pesci Triasici della Lombardia. Mem. Soc. ital. Sci. nat. 7, 1–147.
- BARTRAM, A. W. H. 1977: The Macrosemiidae, a Mesozoic family of holostean fishes. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol. Ser.) 29, 137–234.
- BÜRGIN, T. 1992: Basal Ray-finned Fishes (Osteichthyes: Actinopterygii) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Southern Switzerland. Schweiz. Paläont. Abh. 114, 1–164.
- 1996: Diversity in the feeding apparatus of perleidid fishes (Actinopterygii) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland). In: Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology (Ed. by ARRATIA, G. & VIOHL, G.). Verlag Dr. F. Pfeil, München, 555–565.
- 1999: Middle Triassic marine fish faunas from Switzerland. In: Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record (Ed. by ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P.). Verlag Dr. F. Pfeil, München, 481–494.
- BÜRGIN, T., RIEPEL, O., SANDER, P. M. & TSCHANZ, K. (1989): The fossils of Monte San Giorgio. Sci. Amer. 260/6, 74–81.
- BÜRGIN, T., EICHENBERGER, U., FURRER, H. & TSCHANZ, K. 1991: Die Prosanto-Formation – eine fischreiche Fossil-Lagerstätte in der Mitteltrias der Silvretta-Decke (Kanton Graubünden, Schweiz). Eclogae geol. Helv. 84/3, 921–990.
- DIETZE, K. 2001: Biological aspects of an interesting fossil fish: *Paramblypterus duvernoyi* (Amblypteridae, Actinopterygii). Mitt. Mus. Nat.kd. Berlin., Geowiss. Reihe 4, 121–138.
- EICHENBERGER, U. 1986: Die Mitteltrias der Silvretta-Decke (Ducankette und Landwassertal, Ostalpin). Mitteilungen aus dem Geologischen Institut der ETH und der Universität Zürich, N.F. 252, Zürich.
- FRICKE, H. W. 1972: Korallenmeer, Belser Verlag, Stuttgart.
- FURRER, H. 1995: The Prosanto Formation, a marine Middle Triassic Fossil-Lagerstätte near Davos (Canton Graubünden, Eastern Swiss Alps). Eclogae geol. Helv. 88/3, 681–683.
- 1999: New excavations in marine Middle Triassic Fossil-Lagerstätten at Monte San Giorgio (Canton Ticino, Southern Switzerland) and the Ducan Mountains near Davos (Canton Graubünden, Eastern Switzerland). Riv. Mus. civ. Sc. Nat. „E. Caffi“ Bergamo 20, 85–88.
- FURRER, H., FROITZHEIM, N. & WURSTER, D. 1992: Geologie, Stratigraphie und Fossilien der Ducankette und des Landwassergebiets (Silvretta-Decke, Ostalpin). Eclogae geol. Helv. 85/3, 245–256.
- GRIFFITH, J. (1977): The Upper Triassic fishes from Polzberg bei Lunz, Austria. Zool. J. Linn. Soc. 60, 1–93.
- HERZOG, A. 2001: *Peltoperleidus obristi* sp. nov., ein neuer, kleiner Strahlenflosser (Actinopterygii, Perleidiformes) aus der Prosanto-Formation (Mitteltrias) von Graubünden (Schweiz). Eclogae geol. Helv. 94/3, 495–507.
- MUDROCH, A. & THIES, D. 1996: Knochenfischzähne aus dem Oberjura des Langenberges bei Oken (Norddeutschland). Geologica et Paleontologica 30, 239–265.
- MUTTER, R. J. 2002: Revision of the Triassic Colobodontidae sensu Andersson 1916 (emended) with a tentative assessment of Perleidiform Interrelationships (Actinopterygii: Perleidiformes). Dissertation Universität Zürich, 1–336, 55 Taf.
- MUTTER, R. J., HERZOG, A. & BÜRGIN, T. subm.: Phylogenetic Analysis of Perleidiform Fishes.- In: Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Palaeoenvironment and Biodiversity (Ed. by ARRATIA, G. & TINTORI, A.). Verlag Dr. F. Pfeil, München.
- NURSALL, J. R. 1996: Distribution and Ecology of pycnodont fishes. In: Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology (Ed. by ARRATIA, G. & VIOHL, G.). Verlag Dr. F. Pfeil, München, 153–188.
- 1999: The family Mesturidae and the skull of pycnodont fishes.- In: Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record (Ed. by ARRATIA, G. & SCHULTZE, H.-P.). Verlag Dr. F. Pfeil, München, 153–188.
- TINTORI, A. 1998: *Ctenognathichthys bellottii* (DE ALESSANDRI, 1910): nomenclatural problems and stratigraphical importance of this Middle Triassic actinopterygian fish. Riv. It. Paleont. Strat. 104/3, 417–422.
- WAINWRIGHT, P. C. & BELLWOOD, D. R. 2002: Ecomorphology of Feeding in Coral Reef Fishes. In: Coral Reef Fishes – Dynamics and Diversity in an Complex Ecosystem (Ed. by SALE P. F.). Academic Press, San Diego.

Manuskript eingegangen am 6. Juni 2002

Revidierte Fassung angenommen am 10. Oktober 2002

