

Beschreibung paläozoischer Semionotiden (Holostei) aus dem Oberperm der Dolomiten und Anmerkungen zur Gattung *Acentrophorus* aus dem europäischen Zechstein

von
Dr. Silvio Brandt
Henriettenstr. 55 - D-09112 Chemnitz, Deutschland - Germany
www.kupferschiefer.de - email: janassa69@hotmail.com

Kurzfassung

Neufunde von oberpermischen Semionotiden aus dem Grödner Sandstein (obere Val Gardena-Formation) der Seceda werden vorgestellt und interpretiert. Es handelt sich dabei um einen der ältesten bekannten Vertreter der Neopterygier weltweit. Bisher gelten die Funde von *Acentrophorus glaphyrus* aus dem europäischen Zechstein (etwa 258 Mio Jahre) als die ältesten Vorfahren. Die neuen Funde sind wahrscheinlich nur wenig jünger. Auf Grund von morphologischen Unterschieden zur verwandten Art aus dem Zechstein wird die neue Art *Acentrophorus robustus* n. sp. errichtet. Merkmale der Gattung *Acentrophorus* und der Art *Acentrophorus glaphyrus* werden definiert und diskutiert.

Mai 2021

Stichworte: *Acentrophorus glaphyrus*, *Acentrophorus robustus* sp. nov., Semionotidae, Kupferschiefer, Marl Slate, Gröden-Formation, Zechstein, Oberperm, Dolomiten, Deutschland, England, Italien

Description of some Paleozoic Semionotids (Holostei) and comments about the genus *Acentrophorus* from the Upper Permian Dolomites and the European Zechstein

Abstract

New findings of Upper-Permian Semionotides from the Grödner Sandstone of the Seceda-mountain in the Gröden Valley are presented and interpreted. They are probably the oldest known representatives of Neopterygian-fishes in the world. Until now the oldest representative was considered *Acentrophorus glaphyrus* from the European Zechstein (approximately 258 million years old). The new finds are probably a little bit younger. Due to morphological differences to the related Zechstein species, the new described species *Acentrophorus robustus* n. sp. is established. The characteristics of the genus *Acentrophorus* and the species *Acentrophorus glaphyrus* are defined and discussed in this publication.

May 2021

Key words: *Acentrophorus glaphyrus*, *Acentrophorus robustus* sp. nov., Semionotidae, Kupferschiefer, Marl Slate, Gröden-Formation, Zechstein, Upper Permian, Dolomites, Germany, England, Italy

1. Einleitung

Herr Michael WACHTLER (Museum Dolomythos, Innichen), informierte den Autor über Neufunde fossiler „palaeoniscider Fische“ aus dem alpinen Oberperm der Dolomiten bei St. Ulrich (Obere Val Gardena- oder Obere Gröden-Formation, Wuchiaping; Abb. 1) und bat ihn um eine Bearbeitung. Bereits nach der ersten Begutachtung war schnell ersichtlich, dass es sich dabei nicht

um Palaeonisciden, sondern um Neopterygier bzw. Semionotiden handelt.

Die erste Abbildung des ältesten Vertreters der Semionotidae aus dem Oberperm – *Acentrophorus glaphyrus* – gibt MYLIUS 1709 anhand eines Stückes aus dem mitteleuropäischen Kupferschiefer von Bottendorf (Abb. 2). Erst über 100 Jahre später erfolgte die wissenschaftliche Beschreibung als *Palaeoniscus glaphyrus* durch AGASSIZ 1833

anhand eines Exemplares aus dem Magnesian Limestone (Zechstein 2) von England. Der Dresdner Paläontologe Hanns Bruno GEINITZ meldet Funde aus dem deutschen Kupferschiefer (GEINITZ 1848, 1861, KING 1850). Stets um korrektes Latein bemüht, korrigiert GEINITZ (1861) u.a. diesen Art-namen in „*glaphyrus*“. Der Name bekommt dadurch jedoch keine Priorität, findet sich aber dennoch bis heute in der Literatur.

R. TRAQUAIR (1877) erkennt, dass der Fisch und verwandte Fossilien aus dem englischen Oberperm keine Palaeonisciden sind und stellt dafür die neue Gattung *Acentrophorus* anhand der Art *Acentrophorus varians* auf, nachdem J. KIRKBY (1862) drei neue Arten aus dem englischen Zechstein 2 beschreibt (s. Kap. 2.) und bereits 1873 LÜTKEN die Abgrenzung von der Gattung *Palaeoniscus* fordert. Die Zuordnung der Art „*glaphyrus*“ zur Gattung vermutet TRAQUAIR, lässt es jedoch offen, bei fehlender Vorlage des Originalmaterials. Die Art wird seit den Arbeiten von GEINITZ (1848, 1861) fortan nur für Funde aus dem europäischen Kupferschiefer und dem englischen Äquivalent Marl Slate verwendet.

GILL (1923) gibt die bis heute einzige umfangreiche Bearbeitung der oberpermischen Fische der Gattung *Acentrophorus*. Er nutzt dabei ebenfalls englische Fossilien der größeren Art *Acentrophorus varians*, die im 19.

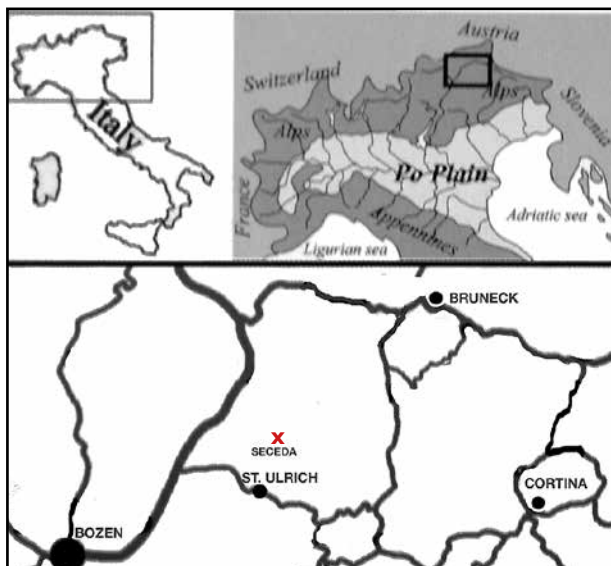


Abb. 1: Übersicht zum Fundort von *Acentrophorus robustus* sp. nov. in den Südalpen unterhalb der Seceda bei St. Ulrich.

Fig. 1: Map of the area of *Acentrophorus robustus* sp. nov. in the Southern Alps (Seceda, Gröden Valley).



Abb. 2: Älteste Abbildung von *Acentrophorus glaphyrus* aus dem Kupferschiefer von Bottendorf. Aus MYLIUS 1709, Kupferstich von Johann Gottfried KRÜGNER (1684-1769).

Fig. 2: Oldest drawing of *Acentrophorus glaphyrus* from the Copper slate/Zechstein of Bottendorf, from MYLIUS 1709, copper engraving by Johann Gottfried KRÜGNER (1684-1769).

Jahrhundert sehr häufig im Fulwell-Quarry bei Sunderland in Nordostengland gefunden und von KIRKBY erstmals 1864 abgebildet wurden.

Die 3 bis 9 cm kleinen Fische aus dem Kupferschiefer blieben vor allem Untertage oft unbemerkt, sodass man anfangs glaubte, dass Funde sehr selten sind. LAATSCH (1931) waren erst sechs Funde bekannt und nur ein Exemplar davon mit erhaltenem Schädel, GEINITZ konnte in seiner Monographie 1861 auf nur ein Exemplar aus dem Dresdner Museum zurückgreifen. Heute weiß man, dass Funde deutlich häufiger sind, aber die Funddichte lokal schwanken kann. LAATSCH erwähnt interessanterweise auch ein Exemplar, welches wahrscheinlich durch „Stress“ bei der Einbettung in die Länge gezogen wurde und gibt nicht nur fotografisch zwei Funde wieder, sondern erstmals auch eine umfassende Beschreibung der wenigen ihm vorliegenden Fischfunde aus dem Kupferschiefer.



Abb. 3: *Acentrophorus glaphyrus*, Stinkschiefer (Staßfurtkarbonat, Zechstein 2), von Mansfeld, Länge ca. 47 mm, coll. BRANDT/MUNK (NKM Kassel).

Fig. 3: *Acentrophorus glaphyrus*, Stinkschiefer, (Staßfurt-Carbonate, Zechstein 2), Mansfeld, length ca. 47 mm, coll. BRANDT/MUNK (NKM Kassel).

K.v. FRITZSCH hatte LAATSCH (1931) zufolge die Zugehörigkeit der Kupferschieferfunde zur Gattung *Acentrophorus* bereits Ende des 19. Jahrhunderts vermutet, wie es ihm nachfolgend POMPEKJ (1914) in seine Fossilliste übernahm. BERG (1936: 345) errichtet die Familie Acentrophoridae.

Ergänzungen und aktuelle Informationen zu *Acentrophorus glaphyrus* aus dem ca. 258 Mio Jahre alten mitteldeutschen Kupferschiefer geben SCHAUMBERG (1977), HAUBOLD & SCHAUMBERG (1985), sowie BRANDT (1997). SUES (2020) gibt ebenfalls eine kurze Beschreibung. Neue Erkenntnisse zur Gattung oder Art finden sich jedoch nicht.

LAATSCH (1931) publizierte den ersten Fischfund aus dem Stinkschiefer des Zech-

stein 2 – einen *Platysomus*-Schädel von der Abteufhalde des Hermannschachtes bei Eisleben. Kurz darauf lag WEIGELT (1939) ein *Palaeoniscum*-Fund von Wendelstein/Unstrut vor. GÜNTHER (1965) konnte anfangs 5 Exemplare von *Acentrophorus glaphyrus* und danach sogar zahlreiche *Palaeoniscum*-Funde aus dem Stinkschiefer von Bad Frankenhausen vorweisen, die z. T. im Spengler-Museum in Sangerhausen ausgestellt sind.

Nachdem dem Autor der erste Fund von *Acentrophorus* im Stinkschiefer von Mansfeld gelang (Abb. 3), folgten ein weiterer Fund von Könnern durch Stephan BRAUNER & Kerstin FOHLERT, Wutha-Farnroda, sowie mehrere Funde durch den Autor von Könnern und Eisleben. Ein oder zwei weitere Belegstücke von Eisleben liegen in der Sammlung von Hartmut HUHLE, Rößlingen, sodass inzwischen mindestens 20 Funde aus den letzten Jahrzehnten vorliegen.

2. Die Gattung *Acentrophorus* im Oberperm und weltweit

Die bisher ältesten bekannten Vertreter der Neopterygii stammen aus ca. 258 und 256 Mio. Jahre alten Ablagerungen des europäischen Oberperms. Die Fossilien stammen aus äquivalenten Schichten von England, Deutschland und Polen.

Alle Funde werden zur Gattung *Acentrophorus* TRAQUAIR 1877 gerechnet.

Aktuell werden fünf Arten zur Gattung gestellt:



Abb. 4: *Acentrophorus glaphyrus*, Kupferschiefer (Zechstein 1), Eisleben, Original zu BRANDT 1997, Länge 50 mm, coll. BRANDT, (Nr. 508).

Fig. 4: *Acentrophorus glaphyrus*, Kupferschiefer (Zechstein 1), Eisleben; original BRANDT 1997, length 50 mm, coll. BRANDT, (Nr. 508).

1. *Acentrophorus glaphyrus* AGASSIZ 1833 (Abb. 4)
Gefunden in unzähligen Exemplaren im deutschen und englischen Zechstein 1 (Werra-Formation, Kupferschiefer und seine Äquivalente), sowie im deutschen Zechstein 2 (Staßfurt-Formation, Staßfurtkarbonat - Stinkschiefer). Die Körperlänge liegt durchschnittlich um 45 mm (25 – 90 mm).

2. *Acentrophorus varians* KIRKBY 1864 (Abb. 5)
Gefunden in unzähligen Exemplaren im englischen Zechstein 2 (Upper Magnesian Limestone – Concretionary Limestone Formation, z.B. SMITH 1995) und vereinzelt auch im deutschen Zechstein 2 (Staßfurt-Formation, Staßfurtkarbonat, Stinkschiefer). Die Körperlänge liegt durchschnittlich um 80 mm (ca. 60-100 mm).

3. *Acentrophorus abbsii* Kirkby 1864 und

4. *Acentrophorus altus* Kirkby 1864

wurden nur in je einem vollständigen Exemplar im englischen Zechstein 2 gefunden (Abb. 6). Der Autor kennt die Exemplare im Original. Ob es sich wirklich um jeweils eine eigenständige Art handelt, muss an dieser Stelle offen bleiben und ist nicht Gegenstand dieser Arbeit. Denkbar sind auch Pathologien oder Deformationen des Fischkörpers bei der Einbettung, wie es LAATSCH (1931) erwähnt, da die beiden gefundenen Exemplare mit abweichender Körperform nur ein einziges Mal komplett auftraten unter hunderten anderen Exemplaren. Bereits die Untersuchungen von GILL (1923: 34) ergaben, dass es sich bei den zwei oder drei Funden von *Acentrophorus abbsii* um verdrückte Exemplare von *Acentrophorus varians* handelt.



Abb. 5: *Acentrophorus glaphyrus* („*variens*“), Upper Magnesian Limestone (Zechstein 2), Länge des Fisches ca. 80 mm, coll. Sunderland Museum, Sunderland (nach einem Diascan).

Fig. 5: *Acentrophorus glaphyrus* („*variens*“), Upper Magnesian Limestone (Zechstein 2), length of the fish approx. 80 mm, coll. Sunderland Museum, Sunderland (after a slide scan).

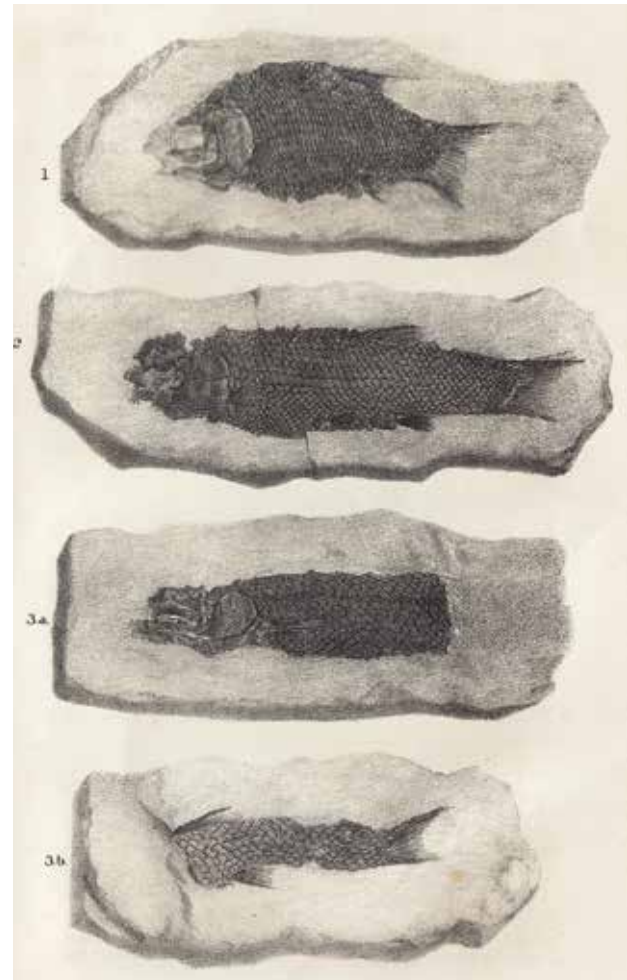


Abb. 6: *Acentrophorus glaphyrus* (mittig), „*Palaeoniscus altus, varians und abbsii*“, Tafel aus KIRKBY 1864. Die unteren beiden Abbildungen stammen von einem Fisch, der sich – durch Tektonik verschoben – auf einer Gesteinsplatte befindet.

Fig. 6: *Acentrophorus glaphyrus* (middle), „*Palaeoniscus altus, varians und abbsii*“, plate from KIRKBY 1864. The lower two pictures are from one specimen that is—moved by tectonics—on a slab of rock.

KIRKBY beschreibt 1862 eine etwas hochrückigere Form zuerst als *Palaeoniscus latus*, da dieser Name bereits vergeben war, korrigiert er kurz darauf (1864) den Namen in *Palaeoniscus altus*.

5. *Acentrophorus chicopensis* NEWBERRY 1888

Funde aus der Portland Formation, Trias/Jura Grenzsichten, von Massachusetts (USA) werden ebenfalls zur Gattung *Acentrophorus* gerechnet (RAPP 1946).

Ungeachtet des deutlich jüngeren Alters, zeigen die Funde auch eine andere Körpergröße und -form, sowie eine abweichende Anzahl an Schuppenreihen zwischen Kopf und Schwanzflosse.



Abb. 7: *Acentrophorus glaphyrus*, unverwitterter Stinkschiefer (Staßfurtkarbonat, Zechstein 2), Abteufhalde des Hermannschachtes bei Eisleben, Länge ca. 46 mm (Umriss durch Präparation hervorgehoben), coll. BRANDT.

Fig. 7: *Acentrophorus glaphyrus*, unweathered Stinkschiefer (Staßfurt Carbonate, Zechstein 2), Hermannschacht, Eisleben, length approx. 46 mm (Outline highlighted by preparation), coll. BRANDT.

Eine Revision bzw. aktuelle Bewertung der Stücke ist dem Autor nicht bekannt. Es erscheint jedoch zweifelhaft, dass diese Fische zur Gattung *Acentrophorus* gehören, zumal sie auch nicht die Kriterien der Gattungsdia-
gnose erfüllen.

6. *Acentrophorus dispersus* Fritsch 1894

FRITSCH (1894) beschreibt ein interessantes Bruchstück aus dem Karbon von Böhmen mit am Hinterrand stark gezähnelten Schuppen. Die Rekonstruktion des Schädels (FRITSCH 1894, Fig. 279) deutet auf einen Palaeonisciden hin, auch die übrigen Merkmale an dem unvollständigem Fund weisen nicht auf eine Zugehörigkeit zur Gattung *Acentrophorus* hin. Folgerichtig korrigierte ŠTAMBERG (1986) den Gattungsnamen für diese Form in *Spinrichthys dispersus*.

Die beiden Arten „*varians*“ und „*glaphyrus*“ blieben bisher die wichtigsten und einzigen Vertreter der Neopterygii im Oberperm. Vermutlich liegt auch hier nur eine einzige Art vor, was auch Untersuchungsgegenstand dieser Arbeit ist. Das wäre dementsprechend die AGASSIZ'sche Art *Acentrophorus glaphyrus*. Auch wenn es in der Faunenliste der Wirbellosen mehrere verschiedene Formen im Zechstein 1 zum Zechstein 2 gibt (BRANDT 2020), sind die Fischfunde wie *Palaeoniscum freieslebeni* und *Platysomus gibbosus* aus dem deutschen Zechstein 2 (Stinkschiefer) identisch mit denen aus dem

Kupferschiefer des Zechstein 1 (z.B. WEIGELT 1939, LAATSCH 1931).

Ein Überleben im Zechsteinmeer vom Zechstein 1 zum Zechstein 2 ist wegen der zunehmenden Salinität in der Werra-Formation ausgeschlossen, deshalb muss man von einem erneuten Einwandern derselben Fischformen in das Zechsteinbecken zu Zeiten der zweiten Überflutung des Zechsteinbeckens (Beginn der Staßfurt-Formation) ausgehen. Es ist damit zu vermuten, dass sich neben den bereits bekannten Fischen aus dem Kupferschiefer/Stinkschiefer weitere identische Arten im Stinkschiefer finden lassen. Übertageaufschlüsse sind selten und



Abb. 8: *Acentrophorus glaphyrus*, unvollständig mit isoliertem Schädeldach, Stinkschiefer (Staßfurtkarbonat, Zechstein 2), Könnern, Länge ca. 68 mm, ergänzt um 90 mm, coll. BRANDT.

Fig. 8: *Acentrophorus glaphyrus*, incomplete with isolated skull roof, Stinkschiefer (Staßfurt Carbonate, Zechstein 2), Könnern, length approx. 68 mm, otherwise about 90 mm, coll. BRANDT.

die Fischfauna des Stinkschiefers (Zechstein 2, Staßfurt-Formation) wurde dadurch bisher nicht umfangreich untersucht.

Auffällig ist nach bisherigen Erkenntnissen, dass auch im deutschen Zechstein 2 Fischfunde von *Acentrophorus* dominieren und entgegen den in der Größe deutlich getrennten Funden in England die Körperlänge stark variiert und sich für beide Arten überschneidet. Es finden sich im Stinkschiefer sowohl kleinere Exemplare, der Form *A. glaphyrus* entsprechend, als auch größere Fische, die in das Spektrum von *A. varians* fallen (Abb. 7, 8). Neben der Körperlänge konnten bisher keine anderen eindeutigen Unterschiede festgestellt werden, wobei jedoch die Anzahl der Funde bisher nicht groß ist.

In England fehlen neue Aufschlüsse im Magnesian Limestone, sodass zu den bekannten Funden aus dem 19. Jahrhundert keine weiteren hinzu gekommen sind. Funde aus dem Kupferschieferäquivalent Marl Slate sind hingegen bis in die jüngste Zeit und sogar aktuell noch möglich.

3. Oberpermische Fischfossilien aus den Alpen

Fossile Funde von artikulierten oberpermischen Fischen sind nicht nur in den Dolomiten, sondern paläogeografisch und durch das Ablagerungsmilieu in intramontanen Becken bedingt, im gesamten Alpenraum extrem selten. Neben dem unvollständigen Einzelfund von *Archaeolepidotus leonardii* (Abb. 9) und Kieferresten mit Kugelzähnen, die ACCORDI 1955 beschrieb, waren bislang nur noch eine Sandsteinplatte mit Tetrapodenfährten und 34 kleinen „Palaeonisciden“ bekannt.



Abb. 11: Unvollständiger *Acrodus*-ähnlicher Zahn, Bellerophonschichten, Seceda bei St. Ulrich, Lesefund, Breite ca. 8 mm, coll. BRANDT.

Fig. 11: Incomplete *Acrodus*-like tooth, Bellerophon Formation, Seceda near Ortisei, isolated finding, width ca. 8 mm, coll. BRANDT.

Letzterer Fund wurde von CONTI et al. 1975 beschrieben. Es handelt sich um eine ca. 195x90 cm große Platte aus dem Grödner Sandstein der Bletterbachschlucht bei Aldein (Provinz Bozen), Südtirol (Abb. 10). Das Original dazu findet sich heute im Museo Geologico in Predazzo. Der Fund wird deshalb nachfolgend als „Predazzo-Platte“ bezeichnet. Eine Abbildung eines Fisches von der Platte geben AVANZINI & WACHTLER (1999). Entgegen den im oberen Perm vorherrschenden palaeonisciden Knorpelganoiden hat der Semionotide *Archaeolepidotus* schon deutliche Affinitäten zu modernen triadischen Knochenganoiden. Der Fund stammt aus den oberen Bellerophonschichten der Seceda bei St. Ulrich, nahe der Perm-Trias-Grenze, die – nach Aufsammlung des Autors – zahlreiche Fischschuppen und Fischzähne von Palaeonisciden, sowie selten Reste von Knorpelfischen enthalten (Abb. 11). In diesen strati-



Abb. 9: *Archaeolepidotus leonardii*, Seceda, Länge ca. 154 mm, Museum Gherdeina in St. Ulrich, Foto V. MAIR, Archiv Dolomythos.

Fig. 9: *Archaeolepidotus leonardii*, Seceda, length approx. 154 mm, Museum Gherdeina, Ortisei, photo V. MAIR, archive Dolomythos.

grafischen Bereich gehören vermutlich auch die Kieferreste mit unzähligen Kugelzähnen von Neopterygiern wie *?Paralepidotus* (ACCORDI 1955). Die Funde sind im Museum Gherdina in St. Ulrich ausgestellt. Damit liegen weitere Fischfunde mit deutlich mesozoischen Affinitäten aus den oberen Bellerophon-schichten vor.

Einzigartig sind die Fischfunde auf der „Predazzo-Platte“ mit 28 kompletten und sechs inkompletten Abdrücken von kleinen Fischen

und Tetrapodenfährten. Die Fischkörper sind durch die Körnigkeit der sandigen Matrix nicht optimal erhalten, geben aber dennoch ein paar wichtige morphologische Details preis. Neben der ersten Beschreibung von CONTI et al. (1975) vor fast 50 Jahren als „Palaeonisciden“, gibt es bis heute keine weitere Bearbeitung.

Das ist verwunderlich, da die Platte einerseits seit Jahrzehnten öffentlich zugänglich ist und andererseits die Morphologie der Fi-



Abb. 10: „Predazzo-Platte“: Fährtenplatte mit 34 Fischresten von *Acentrophorus robustus* sp. nov., Grödner Sandstein, Bletterbachschlucht, Größe der Platte ca. 195 x 90 cm, Geologisches Museum in Predazzo.

Fig. 10: "Predazzo specimen": track slab with 34 fish remains of *Acentrophorus robustus* sp. nov., Grödner Sandstone, Bletterbach gorge; size of the slab approx. 195 x 90 cm, Geological Museum in Predazzo.

sche deutlich verschieden von Palaeonisciden ist. Bereits auf den ersten Blick erkennt man die Fische auf Grund ihrer von den Palaeonisciden deutlich verschiedenen Körperform, vor allem an der Schwanzflosse und am Schädel (Maul) als zur Ordnung Semionotiformes oder gar zur Familie der Semionotiden gehörig.

3.1 Systematik

Klasse

Actinopterygii COPE 1887

Unterklasse

Neopterygii REGAN 1923

Teilklassse

Holostei MÜLLER 1846
(Ginglymodi)

Ordnung

Semionotiformes ARAMBOURG & BERTIN
1958

Familie

Acentrophoridae BERG 1936

Gattung

Acentrophorus TRAQUAIR 1877

Typusart:

Palaeoniscus glaphyrus AGASSIZ 1833,
Zechstein, Wuchiaping von England und
Deutschland

Gattungsdiagnose:

Kleine bis mittelgroße Fische von etwa 25 bis 150 mm Größe mit typischer semionotiformer Kopfform mit Verkürzung des Mundspaltes und nach weiter hinten verlagter Augenhöhle. Der Schädel ist klein und macht etwa 20-25% der Körperlänge aus. Der Kopf ist bei ausgewachsenen Exemplaren proportional kleiner als bei *Palaeoniscum* aus dem europäischen Kupferschiefer. Operculum und Suboperculum sind auffallend prominent. Die Zähne sind klein, konisch und spitz, meist gerade oder leicht gebogen. Sie messen bei kleinen, um 50 mm großen Fischen 0,3 mm.

Die Flossen sind an der Basis ungegliedert, die Dorsalis und Analis sind viereckig. Die Bauchflossen sind sehr klein. Die Caudalis

ist nur leicht gelappt und zeigt eine halbe Heterozerkie, die Pectoralis liegt im Vergleich zu Palaeonisciden mehr an der Körperflanke etwa in Höhe des hinteren unteren Randes des Suboperculum.

Die Schuppen sind glatt und wenig abgerundet mit stark glänzender Ganoinauflage. Die Schuppen des Seitensinnesorgans sind auffallend vergrößert. Die Anzahl der Schuppenreihen vom Kopf bis zum Ansatz der Schwanzflosse liegt um 30, im Bereich der Flanke vor der Rückenflosse sind es etwa 12 bis 15 Reihen in der Höhe.



Abb. 12a und b: „Fisch-Fundstelle“ in pflanzenführenden Schichten des Grödner Sandsteins der Seceda bei St. Ulrich, Foto M. Wachtler 2020.

Fig. 12a and b: "Fish site" in the plant-bearing strata of the Grödner Sandstone of the Seceda near Ortisei, photo M. Wachtler 2020.

Vorkommen:

Zechstein, Wuchiaping, Oberperm von Deutschland, Polen, England und Italien

3.2 Beschreibung der Neufunde und der Funde auf der „Predazzo-Platte“

Vor wenigen Monaten gelangen Herrn M. Wachtler, Innichen, zahlreiche Funde von kleinen Fischen in einer pflanzenführenden, glimmerreichen Sandsteinschicht des Grödner Sandsteins an den gefährlichen Steilhängen unterhalb der Seceda des Cuccenes-Tals. Neben dem Eifer, dem Gespür für Fossilien und Finderglück, verdanken wir die Neufunde vor allem den „sicheren Bergtritt“ WACHTLERs in sehr schwierigem Gelände (Abb. 12a, b).

Bei den Neufunden handelt es sich fast ausschließlich um unvollständige Funde von kleinen Knochenganoidfischen, die nach den vorhandenen Merkmalen der Gattung *Acentrophorus* zugeordnet werden können.

Insgesamt 9 Fischreste konnten z.T. mit Gegenplatte 2019/2020 unterhalb der Se-

ceda bei St. Ulrich geborgen werden. Die Stücke sind in der Sammlung WACHTLER im Museum Dolomythos inventarisiert mit den Nummern: CUEC 347, CUEC 417, CUEC 418, CUEC 420, CUEC 436, CUEC437, CUEC 438, CUEC 439, CUEC 440. Das Belegstück CUEC 420 wurde in der Sammlung des Autors hinterlegt. Die Einbettung mit zahlreichen ebenfalls kohlig erhaltenen Pflanzenresten im Sandstein, erschwert die Beurteilung der Funde ebenso, wie ihre fotografische Wiedergabe.

Es handelt sich bei den Funden überwiegend um Bruchstücke aus der mittleren Körperflanke (Abb. 13). Flossen sind an keinem Fund erhalten, was die Orientierung an den Fossilien anfangs erschwerte. Die Schädel und insbesondere das zu vermutende markante Schädeldach sind – selbst wenn es die Größe der Matrix hergab – ebenfalls nicht erhalten. An einem Exemplar sind angedeutete Reste des Schultergürtels (Cleithrums) erhalten (CUEC 347). Obwohl die Flossen in keinem Fall sichtbar sind, lässt sich an diesem Exemplar der beschuppte Teil des obe-



Abb. 13: *Acentrophorus robustus* sp. nov., mittlere Flanke, Grödner Sandstein, Seceda bei St. Ulrich, Bildbreite ca. 15 mm, Museum Dolomythos (CUEC 347, Holotyp).

Fig. 13: *Acentrophorus robustus* sp. nov., middle flank, Grödner Sandstone, Seceda near Ortisei, image width approx. 15 mm, Museum Dolomythos (CUEC 347, holotype).



Abb. 14: *Acentrophorus robustus* sp. nov., Holotyp, vom bruchstückhaft erhaltenen Schultergürtel bis zum Ende der Wirbelsäule erhalten, Grödnert Sandstein, Seceda bei St. Ulrich, Länge ca. 70 mm, Museum Dolomythos (CUEC 347).

Fig. 14: *Acentrophorus robustus* sp. nov., holotype, preserved from the fragmented shoulder girdle to the end of the spine, Grödnert Sandstone, Seceda near Ortisei, length approx. 70 mm, Museum Dolomythos (CUEC 347).

ren Schwanzlobus bis zum Ende verfolgen. Damit wird es nicht nur möglich die halbe Heterozerkie zu belegen, sondern auch die Anzahl der Schuppenreihen vom Schädel bis zur Schwanzwurzel mit etwa 30-32 zu bestimmen (Abb. 14). Nur eine einzige unskulpturierte glatte Schuppe mit Ganoinauflage ließ sich nachweisen (Cuec 439). Die Schuppen sind leicht abgerundet und nicht so eckig wie es typisch für Palaeonisciden ist.

Die Anzahl der Schuppenreihen längs des Körpers lässt sich gut bestimmen, in der Höhe ist das etwas schwieriger. Hier zählt man an der breitesten Stelle der Flanke vor der Rückenflosse ca. 14-15 Schuppenreihen.

Die Schuppen des Seitensinnesorgans ließen sich am besten am Exemplar „Cuec 440“ (Abb. 15) erkennen. Sie sind deutlich vergrößert und lassen sich mit ca. 3,0 x 1,5 mm angeben. Die übrigen Schuppen der Flanke haben Maße von 2,2 x 1,3 an der vorderen, 2,2 x 1,5 mm in der mittleren und 2,2 x 1,2 mm an der hinteren Flanke.

Die Schuppen wurden mit einer Messlupe mit 0,1 mm Skala (Fa. Carl Zeiss Jena) vermessen.

Ein Exemplar zeigt eine pyritisierte Auftreibung in der Magenregion (Cuec 436), die wahrscheinlich durch verwesenden Mageninhalt hervorgerufen wurde, denn auf Platte und Gegenplatte erkennt man die Strukturen eindeutig als im Fischkörper befindlich, sie sind nicht sekundär aufgelagert (Abb. 16).

Die erkennbaren Merkmale zeigen erstaunliche Übereinstimmung mit Funden aus dem mitteldeutschen Kupferschiefer und Stinkschiefer sowie dem englischen Zechstein 1 und 2 (Abb. 4, 7, 8).

Von zusätzlichem Interesse ist der Fund „CUEC 417“, der leicht schräg im Sandstein eingebettet ist und teilweise die Unterseite (Bauchseite) des Fisches zeigt. Bei schlechter Detailerhaltung ist hier eine zart streifige Skulptur auf den kohligen Schuppenresten nicht ausgeschlossen. Die Ganoinauflage ist leider nicht erhalten, so dass es nicht sicher ist, ob es sich hier um Verformungen bei der Einbettung oder durch Tektonik während der Fossilisation oder um eine wirkliche Skulptur der Schuppen handelt.

Obwohl die typische Ganoinauflage der Schuppen nicht erhalten ist und die Neu-



Abb. 15 *Acentrophorus robustus* sp. nov. mit deutlich sichtbaren vergrößerten Seitensinnesorganschuppen, Grödner Sandstein, Seceda bei St. Ulrich, Bildbreite ca. 30 mm, Museum Dolomythos (CUEC 440).

Fig. 15: *Acentrophorus robustus* sp. nov. with clearly visible enlarged lateral line organ scales, Grödner Sandstone, Seceda near Ortisei, picture width ca. 30 mm, Museum Dolomythos (CUEC 440).



Abb. 16: *Acentrophorus robustus* sp. nov. mit Pyritausfällung im Magenbereich, Grödner Sandstein, Seceda bei St. Ulrich, Bildbreite ca. 80 mm, Museum Dolomythos (CUEC 436).

Fig. 16: *Acentrophorus robustus* sp. nov. with pyrite precipitation in the stomach area, Grödner Sandstone, Seceda near Ortisei, picture width ca. 80 mm, Museum Dolomythos (CUEC 436).



Abb. 17: *Acentrophorus robustus* sp. nov., komplettes Exemplar, Grödner Sandstein, Bletterbachschlucht, Ausschnitt aus der „Predazzo-Platte“, Länge ca. 73 mm, Geologisches Museum in Predazzo.

Fig. 17: *Acentrophorus robustus* sp. nov., complete specimen, Grödner Sandstone, Bletterbach gorge, section from the „Predazzo slab“, length approx. 73 mm, Geological Museum, Predazzo.

funde im Wesentlichen nur als Abdruck vorliegen, rückt der Vergleich nicht nur durch ähnliche Erhaltung, sondern auch durch die Größe und Form der Schuppen, die Körperlänge und ihr stratigrafisches Vorkommen im Grödner Sandstein sehr nahe an die Fischfossilien auf der „Predazzo-Platte“. Dort sind an den Fischen auch weitere typische Merkmale von Semionotiden sichtbar (Abb. 17). Sie wurden komplett vom Sandstein umhüllt und liegen mehr oder weniger als dreidimensionaler Hohlraum vor. Die Schuppengröße und deren glatte Skulptur sind mit den Funden von der Seceda identisch. Eine Firstschuppe vor der Rückenflosse ist an einem Fund erkennbar, auch die Firstschuppen am oberen Schwanzlobus lassen sich erkennen.

Eindeutig erkennbar sind die kaum gespaltene Schwanzflosse und die halbe Heterozerkie, wobei die Wirbelsäule auf der Hälfte des oberen Schwanzlobus endet. Auch die besondere Form des Schädels mit nach hinten verlagerten Augen und dem spitzen Maul ist an fast allen Exemplaren erkennbar, genauso wie das relativ große Operculum. Damit haben die Fische ein deutlich moderneres, an heutige Fische erinnerndes Aussehen, als die eher „haiartig“ anmutenden Palaeonisciden mit den vorn liegenden Augen und der unterständigen langen Maulspalte (Abb. 18, 19).

Auch die *Acentrophorus*-Funde im europäischen Zechsteinmeer sind sehr variabel und haben immer relativ kräftige, stark glänzende, glatte Schuppen (Abb. 4). Der Kopf macht ca. 20% der Körperlänge aus (SCHAUMBERG 1977: 339). Er wirkt bei ausgewachsenen Exemplaren proportional kleiner als bei dem altzeitlichen *Palaeoniscum* aus dem Kupferschiefer (vgl. Abb. 26).

Die Flossen sind nur mehr oder weniger sichtbar erhalten und die Flossenstrahlen oft als ungegliedert erkennbar oder nur im vorderen ungegliederten Teil erhalten. Der Leib ist häufig zerplatzt, der Schuppenpanzer aufgerissen und vom (zerfallenen) Schädel ist fast immer nur das verschobene Schädeldach und der noch im Verbund befindliche Schultergürtel zu sehen. Manchmal ist auch der gesamte Fischkörper zerrissen oder zerfallen (Abb. 20).

Die durchschnittliche Länge der Fischfunde auf der „Predazzo-Platte“ – gemessen an 22 vollständigen Exemplaren – beträgt knapp 8 cm (Mittelwert 7,87 cm, Spannweite: 6,5–12,0 cm) mit Längen von 6,5; 6,5; 7,0; 7,0; 7,0; 7,0; 7,0; 7,0; 7,5; 7,5; 7,5; 7,5; 8,0; 8,0; 8,0; 8,0; 8,0; 8,0; 9,0; 10,0; 10,0 und bei dem größten Exemplar ergänzt ca. 12 cm. Die Rückenhöhen konnten an einem vorliegenden Abguss in der Sammlung WACHTLER nur relativ ungenau eingemessen werden und betragen durchschnittlich schlanke 1,8 cm, gemessen an 19 Exemplaren (12; 12; 13; 14; 16; 16; 16; 18; 18; 18; 18; 20; 20; 20; 20; 20; 20; 22; 22 und 24 mm).

Mit einem schlanken Körper und etwa 30-35 Schuppenreihen vom Kopf bis zur Schwanzwurzel und in der Körpergröße liegt die Fundbreite genau im Spektrum der Gattung *Acentrophorus*.

An den Funden aus dem Grödnertal Sandstein auf der „Predazzo-Platte“ finden sich aber auch geringe, eindeutige morphologische Unterschiede zu den Zechsteinfunden: Der Bauch wirkt bei den meisten Exemplaren flacher und der Körper vor der Schwanzflosse schmaler (Abb. 17, 21). Dies könnte ablagerungsbedingt sein, lässt sich aber mehrfach an den Funden auf der „Predazzo-Platte“ erkennen. Unzweifelhaft verschieden ist die

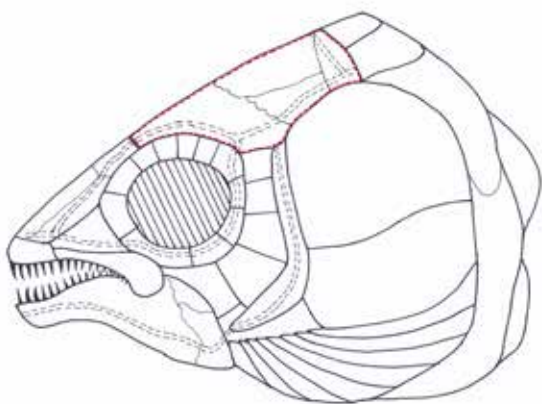


Abb. 18: Schädelsskizze von *Acentrophorus glaphyrus*, verändert nach HAUBOLD & SCHAUMBERG 1985, rot eingezeichnet ist das an Fundstücken oft prominente Schädeldach (vgl. Abb. 20 und 25).

Fig. 18: Drawing of the skull region of *Acentrophorus glaphyrus*, modified after HAUBOLD & SCHAUMBERG, 1985.

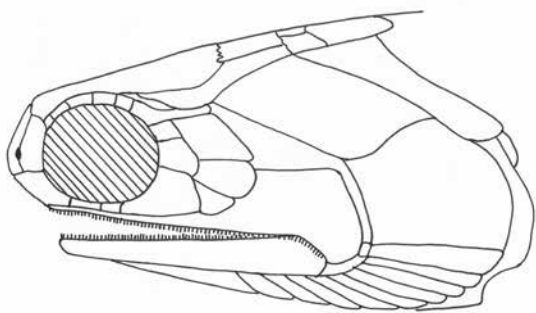


Abb. 19: Schädelsskizze von *Palaeoniscus freieslebeni*, verändert nach Haubold & SCHAUMBERG 1985.

Fig. 19: Drawing of the skull region of *Palaeoniscus freieslebeni*, modified after Haubold & SCHAUMBERG 1985.



Abb. 20: *Acentrophorus glaphyrus*, zerfallenes Exemplar mit isoliertem Schädeldach und abgerissener Schwanzflosse, Kupferschiefer (Zechstein 1), Hermannsschicht bei Eisleben, Länge ca. 45 mm, coll. BRANDT (Nr. 726).

Fig. 20: *Acentrophorus glaphyrus*, decomposed specimen with isolated skullroof and turn off caudal fin, (Zechstein 1), Hermannsschicht near Eisleben, length ca. 45 mm, coll. Brandt (Nr. 726).

Anordnung der relativ kräftigen Rücken- und Afterflosse. Beide Flossen sind im Vergleich zu den Zechsteinfunden deutlich nach hinten verlagert. Das Ende der Afterflosse erreicht dabei **stets** den Ansatz des unteren Schwanzlobus – was an **keinem** Zechsteinfund bisher zu beobachten ist. Die Rückenflosse steht der Afterflosse fast gegenüber. Firstschuppen sind vor der Rückenflosse (erhaltungsbedingt?) nur an einem Exemplar angedeutet erkennbar (Abb. 17).

Diese Differenzen lassen eine eindeutige Unterscheidung zu und begründen keine neue Gattung, sondern werden als Artmerkmal interpretiert. Die schwach kohlige Erhaltung des Fischkörpers mit seinen kräftigen im Sandstein abgedrückten Schuppen bei den aktuellen Funden von der Seceda setzt eine rasche Einbettung oder eine gewisse Widerstandsfähigkeit des Fischkörpers und speziell seiner Beschuppung voraus. In ähnlicher Weise trifft dies auch für die Funde auf der „Predazzo-Platte“ zu. Die Fischform soll daher den Artnamen „*robustus*“ (lat. aus Eichenholz, stark, kräftig – „der Robuste“) tragen.

Nach Ansicht des Autors besteht kein Zweifel an der Identität der Neufunde von der Seceda mit den Funden auf der „Predazzo-Platte“.

Vollständigster Neufund von der Seceda ist der Fund „CUEC 347“ (Abb. 14). Er ist im Museum Dolomythos in Innichen als Holotyp hinterlegt und für zukünftige Forschungen zugänglich.

Eine Rekonstruktion von *Acentrophorus robustus* gibt die Abb. 22 wieder.

***Acentrophorus robustus* sp. nov.**

(Abb. 10, 13-17, 21, 22)

Etymologie:

Nach dem lat. Wort „robustus“ (aus Eichenholz, stark, kräftig) - „der Robuste“.

Holotyp:

Museum Dolomythos, Innichen, Italien, CUEC 347 (Abb. 13, 14).

Locus typicus:

Cuecenes-Tal, unterhalb der Seceda bei St. Ulrich, Dolomiten, Südalpen, Italien.

Stratum typicum:

Grödner Sandstein, Obere Gröden-Formation, Wuchiaping, Oberperm.

Art diagnose:

Etwa 60 bis 120 mm große Fische. Die besonderen Kennzeichen dieser Art in Abgrenzung zu *Acentrophorus glaphyrus* sind neben der Anordnung auch:

- die deutliche Verlagerung der Dorsalis und Analis zur Caudalis hin
- die im Vergleich größere Dorsalis und Analis, die stets mit dem Ende den unteren Ansatz der Caudalis erreicht
- die Rückenflosse steht der Afterflosse fast gegenüber

Vergrößerte Firstschuppen ließen sich bisher am oberen Schwanzlobus und (unsicher) vor der Rückenflosse beobachten.

Der Bauch scheint flacher zu sein als bei *Acentrophorus glaphyrus*.

Vorkommen:

Wuchiaping, Oberperm von Italien.

Paratypus:

Museum Dolomythos, Innichen: CUEC 417, 418, 436, 437, 438, 439, 440, Sammlung des Autors: CUEC 420.

Die Funde auf der „Predazzo-Platte“ sind untereinander identisch und gelten, wie alle anderen Neufunde ebenfalls als Paratypus-Exemplare.

3.3 Revision der Spezies *Acentrophorus glaphyrus*

Acentrophorus glaphyrus AGASSIZ 1833 (Abb. 2-8, 20, 23-27)

- 1709 „gantz kleiner Fisch“ MYLIUS, S. 56, Taf. S.46/47, Fig. 2
- 1833 *Palaeoniscus glaphyrus* AGASSIZ 1833 (S. 98, Taf. 10c, Fig.1,2)
- 1848 *Palaeoniscus glaphyrus* GEINITZ, S. 5
- 1850 *Palaeoniscus glaphyrus* KING, S. 224-225, Taf. 22, Fig. 3, 4(?)
- 1861 *Palaeoniscus glaphyrus* GEINITZ, S. 18
- 1862 *Palaeoniscus varians* KIRKBY, S. 267
- 1862 *Palaeoniscus abbsii* KIRKBY, S. 267
- 1862 *Palaeoniscus latus* KIRKBY, S. 267
- 1864 *Palaeoniscus varians* KIRKBY, S. 353, Taf. 18, Fig. 2
- 1864 *Palaeoniscus abbsii* KIRKBY, S. 355, Taf. 18, Fig. 3a, 3b
- 1864 *Palaeoniscus altus* KIRKBY, S. 356, Taf. 18, Fig. 1
- 1865 *Palaeoniscus varians* KIRKBY, S. 76, Taf. 9, Fig. 2
- 1865 *Palaeoniscus abbsii* KIRKBY, S. 78, Taf. 9, Fig. 3a, 3b
- 1865 *Palaeoniscus altus* KIRKBY, S. 80, Taf. 9, Fig. 1
- 1877 *Acentrophorus varians* TRAQUAIR, S. 565
- 1877 *Acentrophorus abbsii* TRAQUAIR, S. 565
- 1877 *Acentrophorus altus* TRAQUAIR, S. 565
- 1895 *Acentrophorus varians* WOODWARD, S. 51f.
- 1895 *Acentrophorus abbsii* WOODWARD, S. 52f.
- 1895 *Acentrophorus altus* WOODWARD, S. 53
- 1895 *Acentrophorus glaphyrus* WOODWARD, S. 53f.
- 1923 *Acentrophorus varians* GILL, S. 19-40, Fig. 1-16
- 1931 (?)*Palaeoniscidarum* n.g. n.sp. ERNST, S. 113-114, Taf. 6, Fig. 4
- 1931 *Acentrophorus glaphyrus* LAATSCH, S. 187-191, Taf. 17, Fig. 8; Taf. 20, Fig. 1, 2
- 1977 *Acentrophorus glaphyrus* SCHAUMBERG, S. 338f, Abb. 12, 13c, 35
- 1985 *Acentrophorus varians* HAUBOLD & SCHAUMBERG, S. 171-173, Abb. 112, 114
- 1985 *Acentrophorus glaphyrus* HAUBOLD & SCHAUMBERG, S. 171-173, Abb. 113
- 1997 *Acentrophorus glaphyrus* BRANDT, S. 39-40, Abb. 25
- 2015 *Acentrophorus glaphyrus* BRANDT, S. 32, Abb. 2

Holotyp:

Palaeoniscus glaphyrus AGASSIZ 1833, S. 98, Taf. 10c, Fig. 1, 2 – aufbewahrt im Yorkshire Museum in York, England.

Locus typicus:

Co. Durham, Nordostengland.

Stratum typicum:

Magnesian Limestone, Roker Formation, E22, Wuchiaping, Oberperm.



Abb. 21: *Acentrophorus robustus* sp. nov., mit flachem Bauch, Grödner Sandstein, Bletterbachschlucht, Ausschnitt aus der „Predazzo-Platte“, Länge ca. 84 mm, Geologisches Museum in Predazzo.

Fig. 21: *Acentrophorus robustus* sp. nov., with flat belly line, Grödner Sandstone, Bletterbach gorge, section from the "Predazzo slab", length approx. 84 mm, Geological Museum, Predazzo.

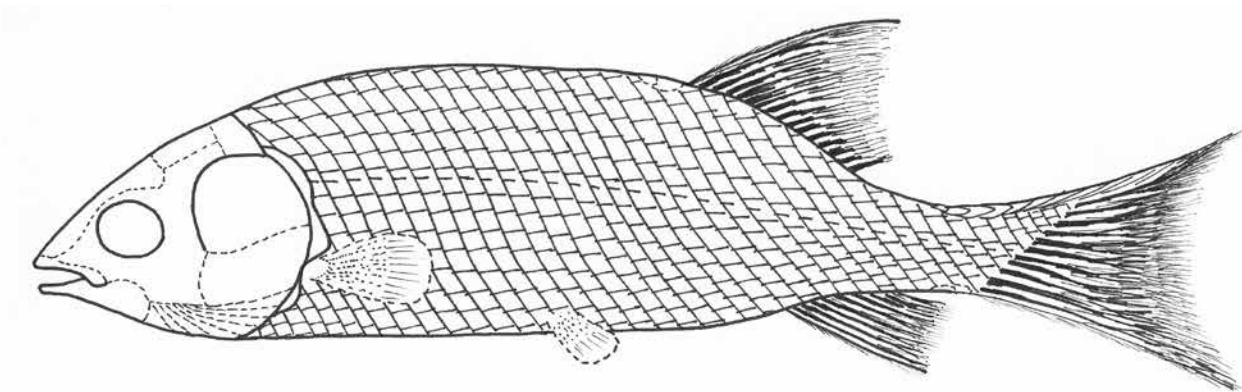


Abb. 22: Rekonstruktionszeichnung von *Acentrophorus robustus* sp. nov.

Fig. 22: Reconstruction of *Acentrophorus robustus* sp. nov.

AGASSIZ schreibt „Magnesian Limestone“, dieser erstreckt sich vom EZ1 (Lower and Middle Magnesian Limestone) bis zum EZ2 (Upper Magnesian Limestone), das „fishbed“ im Magnesian Limestone gehört zum EZ2 (KIRKBY 1864).

Artdiagnose:

Kleine etwa 25 bis 110 mm große semionotiforme Fische mit kleinen viereckigen Flossen und proximal ungegliederten Flossenstrahlen. Die Schwanzflosse besitzt etwa 20 Flossenstrahlen, davon 12 an der Basis bis zum beschuppten Teil des oberen Schwanzlobus.

Die Schuppen sind glatt mit gezähnten Hinterrand, welcher häufig nicht sichtbar, aber auch variabel ist. An größeren Exemplaren sind manchmal bis zu fünf zarte Zuwachslinien sichtbar. Etwa fünf Firstschuppen finden sich vor dem oberen Schwanzlobus, etwa drei vor dem unteren Schwanzlobus und zwei oder drei vor der Rückenflosse. Die Afterflosse setzt relativ konstant zwei Schuppenreihen vor der Rückenflosse an und hat ebenfalls vor dem Ansatz ein bis zwei Firstschuppen.

Vorkommen:

Zechstein 1 und 2, Wuchiaping, Oberperm von Deutschland, Polen und England.

4. Diskussion

Die Gattung *Acentrophorus* für oberpermische Semionotiden Europas ist valide. Zahlreiche Neufunde aus den letzten Jahrzehnten aus dem Kupferschiefer und Stinkschiefer lassen weitere Untersuchungen zur Beurteilung spezifischer Merkmale zu.

LAATSCH (1931) nennt für *Acentrophorus* neben der unvollständigen Heterozerkie, die er als „halbe Heterozerkie“ bezeichnet und der nicht vorhandenen Zweilappigkeit, also die geringe Spaltung der Schwanzflosse, vor allem 12 bis 14 (kräftige) proximal ungegliederte Flossenstrahlen. Bei Untersuchungen an mehreren Funden aus dem Kupferschiefer, aber auch an Funden aus dem englischen Marl Slate und Magnesian limestone, konnten relativ konstant um 20 Strahlen für die gesamte Caudalis gezählt werden. In Übereinstimmung mit den englischen Funden werden glatte Schuppen ohne Skulptur mit zarter Zähnelung am Hinterrand erwähnt. Diese Zähnelung ist aber nur selten sichtbar, ebenso wie zarte Anwachsstreifen an den Schuppenrändern [SCHAUMBERG (1977) und HAUBOLD & SCHAUMBERG (1985)].

Die Zähnelung wird von WOODWARD (1895) und GILL (1923) zusammen mit den vergrößerten Schuppen des Seitensinnesorgans als spezifisch für die Kupferschiefer- und Marl Slate Funde genannt und sollen Merkmale zur Abgrenzung der Art *Acentrophorus varians* sein. Die vergrößerten Schuppen des Seitensinnesorgans und die prominente Seitensinneslinie sind jedoch an fast allen Funden von *Acentrophorus* konstant erkennbar und sind kein spezifisches Merkmal für eine der beiden Arten. Auch die Zähnelung am Hinterrand der Schuppen ist einerseits variabel und andererseits nur selten, an manchen Funden nur an einer Schuppe mikroskopisch sichtbar. An den englischen Funden aus dem Marl Slate in der Sammlung des Autors sind sie wahrscheinlich auf Grund der Überlappung der Schuppen an keinem Fund sichtbar. Eine mikroskopische Überprüfung an den zahlreichen Funden im Sunderland Museum und am Holotyp in York wäre deshalb sinnvoll.

Die nur wenig vergrößerten Firstschuppen vor dem oberen Schwanzlobus (4 oder 5) und besonders vor der Rücken- und Afterflosse (2-3) sind zwar fast immer nachzu-

weisen, aber nur sehr selten komplett vor allen Flossen sichtbar.

Das Auszählen der Schuppenreihen ergab um 30 Reihen längs und 12 bis 15 Reihen in der Höhe am Fischkörper, dies kann ein wichtiges Merkmal bei der Bestimmung unvollständiger Funde darstellen. Ebenso auffällig ist der kleine Kopf mit gegenüber den altertümlichen Palaeonisciden deutlich kleinerem Mundspalt und der nach hinten verlagerten Augenhöhle.

Alle untersuchten Fische erfüllen diese Merkmale, so dass an der Zugehörigkeit zu der bisher ältesten bekannten Gattung semionotider Fische kein Zweifel besteht.

GILL (1923) untersucht den Fisch eingehend anhand der im 19. Jahrhundert zahlreich gesammelten Exemplare aus dem Magnesian Limestone vom Fulwell Quarry im Norden von Sunderland. Die vorzügliche Detailerhaltung der Fische ermöglichte diese umfangreiche Untersuchung. Besonders der knöchernen Aufbau des Schädels wird detailliert untersucht und dargestellt, was die Arbeit bis heute wertvoll macht.

Die bislang älteste bekannte Art ist *Acentrophorus glaphyrus*. Sie repräsentiert die Gattung mit der nur wenig jüngeren Form *Acentrophorus varians*. Die Unterschiede sind, wie oben dargestellt, aber nur marginal und betreffen die Größe des Fisches. Seit längerem hegte der Autor die Vermutung, dass nur eine Art vorliegen könnte, weil sich im deutschen Zechstein 1 (Kupferschiefer) und Zechstein 2 (Stinkschiefer) inzwischen auch identische größere Fossilien fanden. Die kleineren Kupferschieferfunde werden seit GEINITZ's Werken (1848, 1861) ausschließlich dieser Schicht und dem englischen Äquivalent Marl Slate zugeordnet, die größeren jüngeren Funde aus dem englischen Zechstein 2 wurden nach der Erstbeschreibung von KIRKBY (1862) der Schwesernart zugeordnet.

Die Recherche zum Holotypus von *Acentrophorus glaphyrus* bei AGASSIZ (1833), welcher heute im Museum York aufbewahrt wird, ergab überraschenderweise, dass dieser Fund aus dem Magnesian Limestone, also dem englischen Zechstein 2 stammt! Allein dadurch muss KIRKBYs Neubeschreibung von 1862 revidiert werden und der Artnamen *Acentrophorus varians* wird zum jüngeren Synonym. Der Vergleich von deutschen und englischen Funden aus dem Zech-

stein 1 und 2 ergab die Identität aller Funde und die Zugehörigkeit zu einer Art. Leider ist der Holotyp momentan nicht zugänglich, so dass eine direkte Begutachtung noch aussteht.

LAATSCH (1931) gibt an, dass die Afterflosse von *Acentrophorus glaphyrus* drei Schuppenreihen vor der Rückenflosse beginnt. Die Überprüfung an zahlreichen Funden aus Deutschland und England ergibt relativ konstant einen Abstand von nur zwei Schuppenreihen, in Einzelfällen liegt sie direkt gegenüber oder sogar zwei Schuppenreihen hinter der Rückenflosse (Abb. 4). Wahrscheinlich sind diese abweichenden Erhaltungen im Rahmen der Einbettung entstanden oder gering variabel. Die Kleinheit der Funde erschwert zudem die exakte Beurteilung an manchen Funden.

Die Fischkörper sind im Kupferschiefer oder Marl Slate wie beim Kupferschieferhering *Palaeoniscum freieslebeni* nicht selten aufgeplatzt oder zerrissen und kommen komplett erhalten in gerader oder gekrümmter Lage vor (Abb. 4, 20, 23, 24). Die meist schlechte Erhaltung der Schädel ist in diesen Schichten nicht ungewöhnlich. Gerade bei den Funden aus dem Zechstein 1 scheint dies sogar eher die Regel zu sein. Oft ist vom Schädel nur das kräftige Schädeldach

sichtbar. Gerade an den englischen Funden im Marl Slate sind auf Grund der geringeren Inkohlung trotz ihrer geringen Größe weitere anatomische Details sichtbar (Abb. 25).

Das Schädeldach zeigt an einem Fund eine zarte Skulptur (Abb. 4), an einem englischen Fund ist es glatt und nicht skulpturiert (Abb. 23). Neben dem meist isoliert erhaltenen Schädeldach und dem Schultergürtel, sind die übrigen Schädelknochen bei dem kleinen *Acentrophorus glaphyrus* nur selten erhalten. Die Rekonstruktion des Schädels basiert auf den größeren englischen Funden aus dem Zechstein 2 (HAUBOLD & SCHAUMBERG 1985, Abb. 18).

Die unterschiedliche Größe der Zechstein 1 (Kupferschiefer, Marl Slate) zu den Zechstein 2 Funden (Stinkschiefer, Magnesian limestone) hängt vermutlich mit lokal besseren Lebensbedingungen im Zechstein 2 zusammen, zumal die Häufigkeit der Fischfunde lokal stets schwankt. Dennoch kommen in Deutschland und England ähnlich große Individuen vor (Abb. 4, 5, 7, 8, 23, 24, 26). An den kleineren Funden ist der Kopf proportional größer (1:3,5-4; Abb. 3, 7), es liegt nah, dass hier juvenile Tiere vorliegen und die o.g. Beobachtungen unterstreicht. Im Kupferschiefer kommen – wenn auch ganz selten – große adulte Exemplare



Abb. 23: *Acentrophorus glaphyrus*, Marl Slate (Zechstein 1), Old Quarrington Quarry, Co. Durham, England, Original zu BRANDT 2015, Länge ca. 50 mm, coll. BRANDT (Nr. 843).

Fig. 23: *Acentrophorus glaphyrus*, Marl Slate (Zechstein 1), Old Quarrington Quarry, Co. Durham, England, original to BRANDT 2015, length approx. 50 mm, coll. BRANDT (Nr. 843).



Abb. 24: *Acentrophorus glaphyrus*, unverdrückt und ohne Zerfallserscheinungen des Fischkörpers, Marl Slate (Zechstein 1), Old Quarrington Quarry, Co. Durham, England, erhaltene Länge ca. 42 mm, coll. BRANDT.

Fig. 24: *Acentrophorus glaphyrus*, unpressed and without decay of the fish body, Marl Slate (Zechstein 1), Old Quarrington Quarry, Co. Durham, England, preserved length approx. 42 mm, coll. BRANDT.

vor, wo das Längenverhältnis von Kopf- und Körperlänge sich deutlich verschiebt (bis 1:5,5; Abb. 5, 26).

Eine Rekonstruktion von *Acentrophorus glaphyrus* gibt Abb. 27 wieder.

Leider sind bis heute keine neuen Funde aus dem Magnesian Limestone von England bekannt geworden. KIRKBY beschreibt, dass mit der Eröffnung eines neuen Steinbruchs in Fulwell, der erstmals basale Schichten erschloss, im August 1861 die Fischfunde gelangen, die dann gezielt ein Jahr lang gesammelt, 1862 vorgestellt und 1864 umfangreicher publiziert und weltweit bekannt wurden (Abb. 6).

In ähnlicher Weise tritt im Grödnert Sandstein offenbar auch nur eine Fischform auf. Die bisher bekannten Merkmale der neu gefundenen *Acentrophorus robustus* Belegstücke stimmen mit den Funden auf der „Predazzo-Platte“ überein. Die Abweichungen zu den mitteleuropäischen Funden betreffen die Rücken- und die Afterflosse, die weiter nach hinten verlagert und deutlich größer sind. Zusammen mit der schlanken Körperform muss es sich um einen schnellen wendigen Schwimmer gehandelt haben. Die Brustflossen und die Bauchflossen ließen sich bisher nicht eindeutig abgrenzen, wahrscheinlich sind sie nur sehr klein.

Der Vergleich der Flossen ergab einerseits die Abgrenzung der neuen Art, andererseits die Möglichkeit zum Vergleich an den beiden Zechsteinarten.

Etwa 30-35 Schuppenreihen vom Kopf bis zur Schwanzwurzel findet sich bei keiner bisher bekannten Knochenganoidfischgattung aus der unteren Trias. Die Anzahl an Schuppenreihen zwischen Schädel und Schwanzwurzel und vertikal vor der Rückenflosse (etwa 12-15) ist bei allen *Acentrophorus*-Funden bisher ziemlich konstant und kann als Gattungsmerkmal dienen. Die Fische werden stets in Seitenlage gefunden, was auf eine seitliche Abplattung des Körpers hinweist.

Da keine älteren Vertreter der Neopterygier bisher bekannt sind, wurde zum weiteren Vergleich auf nächst jüngere Vertreter aus der unteren Trias geschaut. In Mitteleuropa wären das Vertreter aus dem Buntsandstein, wo Körperfunde von Fischfossilien allgemein sehr selten sind. Bei JÖRG (1969) finden sich Neopterygier, von denen nur *Pericentrophorus minimus* unseren Funden ähnlich ist, da *Praesemionotus* eine deutlich höhere Körperform und andere Flossen hat. Die Schuppen von *Pericentrophorus* sind deutlich größer – die Zahl der Schuppenreihen ist in beiden Richtungen geringer, der Körper wirkt gedrungen, die Flossen sind viel kleiner. Die Funde sind dadurch als deutlich verschieden von *Acentrophorus robustus* zu erkennen. Auch *Semionotus bergeri* aus dem Coburger Sandstein (Obere Trias, Carnian) hat neben einem anderen Schädelbau eine hochrückige Körperform und ist allein dadurch schon morphologisch von der Gattung *Acentrophorus* abgrenzbar (LOPEZ-ARBARELLO 2008).



Abb. 25:
Acentrophorus
glaphyrus,
Schädeldach mit
deutlich sichtbaren
Suturen. Länge des
Schädeldachs ca. 5
mm, Ausschnitt von
Abb. 23.

Fig. 25: *Acentrophorus*
glaphyrus, skull roof
with clearly visible
sutures. Length of the
skullroof, nearly 5 mm,
detail of Fig. 23.

In der unteren Trias von Madagaskar kommen weitere Neopterygier vor (z.B. FRICK-HINGER 1991). Erwähnt werden die Gattungen *Jacobulus* und *Parasemionotus*, die beide ebenfalls wenig Ähnlichkeit mit *Acentrophorus robustus* aufweisen, im Habitus durch die höhere Körperform moderner wirken und äußerlich noch mehr an heutige Fische erinnern. Dies unterstreicht die Zuordnung der Neufunde und besonders der Funde der „Predazzo-Platte“ zur oberpermischen Gattung *Acentrophorus*.

Aus Norditalien beschreiben LOMBARDO & TINTORI (2008) einen Semionotiden aus der späten Trias von Bergamo, der einen deutlich anderen Schädel- und Körperbau und keine Ähnlichkeiten besitzt. Interessant ist die Varianz der Körperform, die von deutlich gedrunken und hochrückig bis relativ schlank erscheint und etwas an die Verhältnisse von *Acentrophorus varians* und *A. altus* erinnert.

MINIKH & MINIKH (2009) erwähnen in ihrer Monografie keinen einzigen Fund eines Neopterygiers aus dem gesamten russischen Perm Europas.

Bei der Untersuchung von Fund „CUEC 417“, der leicht schräg im Sandstein eingebettet ist und teilweise die Bauch- oder Rückenseite des Fisches zeigt, ist - jedoch bei schlechter Detailerkennbarkeit - eine zart streifige Skulptur auf den kohligen Schuppenresten nicht ausgeschlossen. Die Ganoinauflage ist leider nicht erhalten, so dass es nicht sicher ist, ob es sich hier um Verformungen bei der Einbettung oder durch Tektonik oder um eine wirkliche Skulptur der Schuppen handelt. Dies könnte dann eine Differenzierung von der Gattung *Acentrophorus* ergeben, was nur über zukünftige Funde und Untersuchungen zu klären ist.

Auch *Archaeolepidotus leonardii* hat ganz offensichtlich eine nach hinten verlagerte, kräftige und wahrscheinlich noch breitere Rückenflosse (Abb. 9). Er unterscheidet sich neben der Körpergröße vor allem durch die Anzahl der Schuppenreihen, die deutlich größer ist als bei *Acentrophorus* und bei unvollständiger Erhaltung des Fundes ergänzt mindestens 40 oder 45 ergibt.

Die Gattung *Acentrophorus* bleibt damit die einzige besser bekannte Gattung der



Abb. 26: *Acentrophorus glaphyrus*, großes Exemplar, Kupferschiefer (Zechstein 1) von Eisleben, Länge ca. 68 mm coll. BRANDT (Nr. 90).

Fig. 26: *Acentrophorus glaphyrus*, large specimen, (Zechstein 1) from Eisleben, length approx. 68 mm, coll. BRANDT (Nr. 90).

Neopterygii im Perm. Zu den von ACCORDI (1955) beschriebenen Kieferresten gibt es keine neuen Funde bzw. neuen Erkenntnisse. Sie belegen aber, dass die Neopterygier bereits im oberen Perm mit weiteren Fischgattungen vertreten waren.

Interessant sind in diesem Zusammenhang Fischfunde von *Palaeoniscidarum* sp. ERNST 1931, die älter sind, vermutlich aus dem Rotliegend oder dem untersten Zechstein von Norddeutschland stammen und etwa 3,50 m im Liegenden des Kupferschiefers in einer Kalkbank gefunden wurden. Die Einordnung der Funde ist nicht nur stratigrafisch, sondern auch morphologisch problematisch. Sie sind offensichtlich älter als die Kupferschieferfunde von *Acentrophorus*, wie alt genau, ist nicht geklärt. Die Aufschlüsse um Lieth existieren heute nicht mehr. Von den sechs erwähnten Funden bei ERNST (1931) ist nur noch ein Belegstück im Hamburger Institut erhalten, die anderen Platten sind Kriegsverlust. Der Autor hatte vor wenigen Jahren die Gelegenheit sich dieses Stück anzusehen.

Sowohl auf der Abbildung von ERNST (Taf. 6, Fig. 4) und in der Beschreibung finden sich Hinweise auf Funde von Neopterygiern. Die Schwanzflosse ist wenig tief gespalten (ERNST 1931: 114), man erkennt klar eine halbe Heterozerkie – Merkmale, die von Palaeonisciden deutlich verschieden sind. Die Größe der Fische beträgt um 5 cm. Lediglich ein undeutlicher Schädelrest lag vor, der keine Details erkennen ließ (ERNST 1931: 113). Schuppen sind an keinem Fund erhalten, man erkennt das Innenskelett und dieses ist auffällig identisch oder mindestens ähnlich mit dem von *Acentrophorus* und entsprechen der Textfigur 11 bei GILL (1923: 32). Auch die Zahl der Flossenträger an der Basis der Caudalis beträgt 12. Die Vermutung liegt nah, dass es sich um entschuppte oder

skelettierte Exemplare von *Acentrophorus glaphyrus* handeln könnte. Auch aus dem Kupferschiefer sind in Ausnahmefällen skelettierte Exemplare von *Palaeoniscum* bekannt geworden, die ursprünglich als *Palaeomyzom hassiae* beschrieben wurden (WEIGELT 1930, Taf. VIII, Fig. 2). In privaten und musealen Sammlungen konnte der Autor ähnliche Funde von *Palaeoniscum*, *Pygopterus* und *Platysomus* finden, was eine solche Deutung bei *Acentrophorus* zusätzlich stützt.

Schwierig ist die genaue zeitliche und stratigrafische Zuordnung der Neufunde im Vergleich mit den Stücken aus dem europäischen Kupferschiefer, der die bisher ältesten Vertreter der Neopterygier lieferte. Der Kupferschiefer wird in den letzten Jahren in das untere Wuchiaping eingeordnet mit einem Alter von ca. $257,3 \pm 1,6$ Mio. Jahren (BRAUNS et al. 2003), welches nach magnetostratigrafischen Daten mglw. noch etwas jünger ausfallen könnte (MENNING 2018, SZURLIES 2013, 2020). Zu ähnlichen Ergebnissen kommt neuerdings SPIETH (2019), der das Alter des Kupferschiefers mit nur 252,5 Mio. Jahren angibt und Analysen an Illiten (Tonmineralien) - Sulfiden und über Kalium-Argon durchführt. Nach Conodonten aus dem Kupferschiefer-Äquivalent in der Nordsee korrelieren LEGLER et al. (2005) mit dem frühen bis mittleren Wuchiaping. Die Angaben zur Altersstellung des Grödnert Sandsteins schwanken nicht weniger, allge-

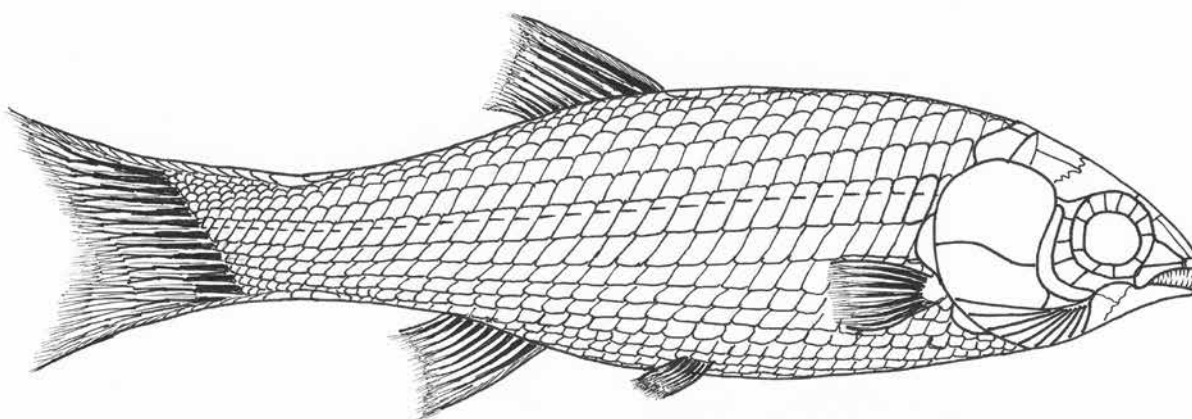


Abb. 27: Rekonstruktionszeichnung von *Acentrophorus glaphyrus* verändert nach GILL 1923.

Abb. 27: Reconstruction of *Acentrophorus glaphyrus* modified after GILL 1923.

mein wird er heute mit ca. 260 bis 255 Mio. Jahren angegeben (BUGGISCH 1978, KUSTATSCHER et al. 2017, MARCHETTI et al. 2020). KUSTATSCHER et al. (2017) geben das Top der Auer-Formation mit $274 \pm 1,4$ Mio. Jahren an und für die Gröden-Formation eine Lücke von 14-27 Mio. Jahren. Damit ist es durchaus möglich, dass es sich bei den Neufunden aus der Sammlung WACHTLER und den Funden auf der „Predazzo-Platte“ mit ähnlichem Alter, sogar um die ältesten Semionotiden weltweit handeln könnte. Dagegen spricht aber der Fundhorizont im oberen Grödnert Sandstein. Nach MARCHETTI et al. (2017) sowie MARCHETTI in SCHNEIDER et al. (2020) ist die Val Gardena bzw. Gröden Formation jünger als die Werra-Formation des Zechsteins. Der Fundhorizont, nicht weit entfernt von der Basis der Bellerophon-Formation entspricht nach vorstehenden Angaben dem mittleren bis oberen Zechstein (SCHNEIDER et al., 2020, Fig. 2). Unterstützt wird dies auch durch Angaben bei POSENATO & PRINOTH (2004), die das Ende der Bellerophon-Formation mit 251 Mio. Jahren angeben. Dies würde nach aktueller Auffassung aber bereits der Triaszeit entsprechen und bildet einen Widerspruch zur Perm-Trias-Grenze, die im Tesero-Member festgelegt wurde (THOMPSON et al. 2019). Der Grödnert Sandstein ist eine kontinentale Ablagerung mit marinen Ingressionen im oberen Abschnitt, welche entscheidend sind für die Ablagerung der zahlreich enthaltenen Fossilien (KUSTATSCHER et al. 2017).

Die Fische sind sehr wahrscheinlich marin. Ihre Ablagerung erklärt sich deshalb nur im Rahmen der marinen Ingressionen. Es ist denkbar, dass sich in ähnlichen Horizonten im Grödnert Sandstein weitere, vielleicht sogar noch besser erhaltene Funde erschließen lassen, wobei die schwierigen Geländeverhältnisse dies limitieren. Das Vorkommen mit unzähligen zusammengeschwemmten Pflanzenresten an der Seceda lässt auch weitere interessante Fossilien wie Arthropoden- oder gar Wirbeltierreste aus dem oberen Perm in realistische Nähe rücken.

Der marine Einfluss im Grödnert Sandstein lässt sich in der Bletterbachschlucht durch die Cephalopodenbank sehr gut belegen. Sie bildet einen markanten Leithorizont und repräsentiert den höchsten Wasserstand einer Überflutung im Bletterbachprofil. Von etwas oberhalb dieser Bank stammt vermutlich die „Predazzo-Platte“ her. Genauere Angaben finden sich bei CONTI et al. (1975, 2020) nicht. Die Fundgeschichte und die schwierige Bergung der Platten im Jahr 1973 wurde erst kürzlich beschrieben CONTI et al. (2020).

Das Fehlen der Cephalopodenbank an der Seceda erschwert die exakte Korrelation innerhalb der Gröden-Formation zwischen beiden Fundpunkten. Die vorwiegend kontinentalen Sedimente wurden in einem Becken abgelagert, das in eine Meeresbucht öffnete. Eine von Osten nach Westen fortschreitende Überflutung durch das Tethys-Meer bewirkte die Verzahnung mit einer flachmarinen Fazies (BUGGISCH 1978).

Eine vorhandene Sammellücke im Grödnertal Sandstein in Bezug auf die Fauna könnten zukünftige Aufsammlungen schließen. Genauso gilt dies für die Bellerophon-Formation, die zahlreiche Fischschuppen, Fisch- und Reptilzähne und andere Hartteile enthält, die aber nur wenig erforscht und bisher nicht publiziert sind (Abb. 11). Weitere Körperfunde von Fischen und Belege von weiteren Neopterygiern wären wünschenswert, werden aber sicherlich die seltene Ausnahme bleiben.

Nicht zuletzt auf Grund der schlechten Zugänglichkeit der Schichten im gesamten Profil und der Unterbindung von privaten paläontologischen Aufsammlungen und Forschungen durch staatliche Behörden und Museen werden nur weitere Zufallsfunde die noch offenen Fragen klären können, insofern die „Berufspaläontologie“ nicht – dem allgemeinen Trend folgend – weiter zurückgefahren wird.

„Wenn noch viele Fragen offen sind, muss man sich seiner Wissenschaft widmen, um das Fortbestehen und Interesse daran zu fördern.“

Prof. Dr. R. Daber, Paläobotaniker

5. Zusammenfassung

1. Neue Funde von Neopterygiern aus den Dolomiten der Südalpen der Seceda von St. Ulrich im Grödnertal werden als *Acentrophorus robustus* sp. nov. beschrieben.
2. Ältere Funde im Grödnertal Sandstein, die als Palaeonisciden beschrieben wurden, werden mit den aktuellen Fundstücken verglichen und als identisch mit *Acentrophorus robustus* festgestellt.
3. Die Beziehungen zu etwa gleichalten Funden aus dem europäischen Zechsteinmeer und jüngeren Funden aus der unteren Trias werden diskutiert.
4. *Acentrophorus varians* wird als jüngeres Synonym von *Acentrophorus glaphyrus* gedeutet und begründet.
5. Etwa 30-32 Schuppenreihen vom Kopf bis zur Schwanzwurzel und 12-15 in der Höhe vor der Rückenflosse sind ein Gattungsmerkmal von *Acentrophorus*; meist zwei Schuppenreihen vor der Dorsalis beginnt die Anals bei *Acentrophorus glaphyrus*; bei *Acentrophorus robustus* ist die Angabe auf Grund der Erhaltung nicht eindeutig möglich.

6. Auch die vergrößerten und deutlicher abgerundeten Schuppen des Seitensinnesorgans können zur Gattungsdiagnose von *Acentrophorus* herangezogen werden.

7. Die zusammenfassende Betrachtung aller bisher bekannten Fischreste aus dem Oberperm der Dolomiten belegt die Präsenz von Knochenganoiden in mehreren Gattungen und Arten bereits im Paläozoikum, die ihre Wurzeln wahrscheinlich schon im frühen Perm haben.

Danksagung

Mein Dank gilt dem Museum in Predazzo für die Möglichkeit zur Untersuchung der im Museum aufbewahrten beeindruckenden Sandsteinplatte mit den zahlreichen Fischfossilien und Herrn Michael Wachtler, Innichen, für die Möglichkeit der Bearbeitung des umfangreichen Materials im Museum Dolomythos und die stete Unterstützung bei der Vorbereitung und Umsetzung des Manuskripts. Herrn Prof. Dr. Jörg W. Schneider und Dr. Ilja Kogan, beide Freiberg, gilt mein besonderer Dank für wertvolle Hinweise und Ratschläge bei der Erstellung und Korrektur des Manuskripts.

Acentrophorus robustus sp. nov.

Etymology:

After the latin "robustus" (from oak wood, strong, robust).

Holotype:

Museum Dolomythos, Innichen, Italy, CUEC 347 (Fig. 13, 14).

Diagnosis and description:

Fishes about 60 to 120 mm in size. The special characteristics of this species in distinction to *Acentrophorus glaphyrus* are the following:

- The clear shift of the dorsalis and analis towards the caudalis;
- The comparatively larger dorsalis and analis, which always reaches the lower base of the caudalis;
- The dorsal fin is almost opposite to the anus fin.

Enlarged first scales could be observed so far at the upper tail globe and (uncertainly) in front of the dorsal fin.

The abdomen appears to be flatter than in *Acentrophorus glaphyrus*

Summary

1. New finds of neopterygians from the Dolomites (Seceda, Ortisei, Val Gardena, Southern Alps) were described as *Acentrophorus robustus* sp. nov.
2. Older finds in the Grödnert sandstone, described as Palaeoniscidae, are compared with the current finds can be regarded as identical to *Acentrophorus robustus*.
3. The relationships to approximately coeval finds from the European Zechstein Sea and more recent recoveries from the Lower Triassic are discussed.
4. *Acentrophorus varians* can be regarded and interpreted as a younger synonym of *Acentrophorus glaphyrus*.
5. About 30–35 rows of scales from head to tail root and 12–15 in height in front of the dorsal fin are a characteristic of the genus *Acentrophorus*. Usually two rows of scales in front of the dorsalis the anal begins in *Acentrophorus glaphyrus*; in *Acentrophorus robustus* the indication is not possible due to the preservation.
6. The enlarged and more clearly rounded scales of the lateral sensory organ can also be used for the diagnosis of the genus *Acentrophorus*.
7. A summary examination of all known fish remains from the upper Perm of the Dolomites shows the presence of boneganoids in several genera and species already in the Paleozoic, which probably have their roots just in the Early Permian.

References-Literatur

- ACCORDI, B. (1955): *Archaeolepidotus leonardii* n.gen. n.sp. e altri pesci permo-werfeniani delle Dolomiti. - Memorie degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell'Università di Padova 19: 1-28, Padova.
- ACCORDI, B. (1956): A new genus of Lower Triassic holostean fish from the Dolomite Alps. - Journal of Paleontology 30(2): 345-351.
- AGASSIZ, L. (1833): Recherches sur les poissons fossiles Tome II. - Neuchâtel.
- ARAMBOURG, C. & BERTIN, L. (1958): Super-Ordres des Holosteens et des Halecostomes (Holostei et Halecostomi). In: GRASSE, P. (ed.): Traité de Zoologie 13(3): 2173-2203, Paris.
- AVANZINI, M. & WACHTLER, M. (1999): Dolomiten Reisen in die Urzeit. - 150 S., Trient, Innichen, Bozen.
- BERG, L.S. (1936): *Teleopterina* n. g., a highly organized acanthopterygian from the Carboniferous of North America. - Doklady Akademii Nauk SSSR (Comptes rendus de l'Académie des sciences de l'URSS (N.S.)) 4 (7): 345-347.
- BRANDT, S. (1997): Die Fossilien des Mansfelder und Sangerhäuser Kupferschiefers. - Schriftenreihe des Mansfeld-Museums (Neue Folge) Heft 2, 68 S., Hettstedt.
- BRANDT, S. (2015): Der Fund einer unbekannten Pflanze aus dem englischen Ober-Perm. - Der Steinkern, Heft 20: 31-35.
- BRANDT, S. (2020): Invertebraten des Zechsteins. - In: Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.: Koordination und Redaktion J. PAUL & H. HEGGEMANN für die Subkommission Perm-Trias): Stratigraphie von Deutschland XII. Zechstein. - In: Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften, Heft 89: 69-82, Berlin.
- BRAUNS, C.M.; PÄTZOLD, T. & HAACK, U. (2003): A Re-Os study bearing on the age of the Kupferschiefer mineralization at Sangerhausen (Germany)(abs.): XVth International Congress of Carboniferous and Permian Stratigraphy, Utrecht, Abstracts, p.66.
- BUGGISCH, W. (1978): Die Grödnert Schichten (Perm, Südalpen). Sedimentologische und geochemische Untersuchungen zur Unterscheidung mariner und kontinentaler Sedimente.- Geologische Rundschau 67: 149-180.
- CONTI, M.A.; LEONARDI, G.; MIETTO, P. (1975): The saga of tetrapod tracks, trackmarkers and trackers in Italy - Journal of Mediterranean Earth Sciences 12: Memorie Geopaleontologiche dell'Università di Ferrara 3 (2): 139-150.
- CONTI, M.A.; LEONARDI, G.; MARIOTTI, N. (2020): Tetrapod Footprints, Fishes and Molluscs from the Middle Permian of the Dolomites (N. Italy). - Memorie Geopaleontologiche dell'Università di Ferrara 3 (2): 139-150.
- COPE, E.D. (1887): Zittel's manual of palaeontology - The American Naturalist 21: 1014-1019.
- ERNST, W. (1931): Über das Perm von Lieth bei Elmsborn (Holstein). - Mitteilungen aus dem Mineralogisch-Geologischen Staatsinstitut Heft XII, 124 S., Hamburg.
- FRICKHINGER, K.A. (1991): Fossilien Atlas Fische. - 1088 S., Melle.
- FRITSCH, A. (1894): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. - Band 3, 132 S., 42 Taf. (Nr. 91-132), Prag.
- GEINITZ, H.B. (1848): Die Versteinerungen des deutschen Zechsteingebirges. - 26 S., Dresden und Leipzig, Arnold.
- GEINITZ, H.B. (1861): Dyas oder die deutsche Zechsteinformation und das Rothliegende. - 342 S., Leipzig.
- GILL, E.L. (1923): The Permian fishes of the genus *Acentrophorus*. - Proceedings of the Zoological Society of London, S. 19-40, London.
- GÜNTHER, H. (1965): Lebewesen im Stinkschiefermeer? - Unstrut-Echo vom 26.5.1965, S. 5.
- HAUBOLD, H. & SCHAUMBERG, G. (1985): Die Fossilien des Kupferschiefers. - Die Neue Brehm-Bücherei 333, 223 S., A. Ziemsen, Lutherstadt Wittenberg.
- JÖRG, E. (1969): Eine Fischfauna aus dem Oberen Buntsandstein (Unter-Trias) von Karlsruhe-Durlach (Nordbaden). - Beiträge naturkundlicher Forschungen Südwestdeutschlands 28: 87-102, Karlsruhe.
- KING, W. (1850): A monograph of the Permian fossils of England. - The Palaeontographical Society Vol. 3.1, 258 S., London.
- KIRKBY, J.W. (1862): On the remains of fish and plants from the upper limestone of the Permian series of Durham. - The Annals and Magazine of Natural History,

3th. series 9: 267-269.

KIRKBY, J.W. (1864): On some Remains of Fish and Plants from the "Upper Limestone" of the Permian Series of Durham. – Quarterly Journal of the Geological Society of London 20: 345-358, London.

KIRKBY, J.W. (1865): On some Remains of Fish and Plants from the "Upper Limestone" of the Permian Series of Durham. – Natural History Transactions of Northumberland and Durham 1: 64-83, London.

KUSTATSCHER, E.; BERNARDI, M.; PETTI, F.M., FRANZ, M.; VAN KONIJNENBURG - VAN CITTERT, J. & KERP, H. (2017): Sea-level changes in the Lopingian (late Permian) of the northwestern Tethys and their effects on the terrestrial palaeoenvironments, biota and fossil preservation. – Global and Planetary Change 148: 166-180.

LAATSCH, W. (1931): Die Biostratonomie der Ganoidfische des Kupferschiefers. – Palaeobiologica 4: 175-238, Wien und Leipzig.

LEGLER, B., GEBHARDT, U., SCHNEIDER, J.W. (2005): Late Permian non-marine-marine transitional profiles in the central Southern Permian Basin, northern Germany. – International Journal of Earth Sciences 94 (5-6): 851-862.

LOMBARDO, C. & TINTORI, A. (2008): A new semionotid fish (Actinopterygii) from the Upper Triassic of northern Italy. – In: ARRATIA, G.; SCHULTZE, H.-P. & WILSON, M.V.H. (eds.): Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny. S. 129-142, München.

LOPEZ-ARBARELLO, A. (2008): Revision of Semionotus bergeri AGASSIZ, 1833 (Upper Triassic, Germany), with comments on the taxonomic status of Semionotus (Actinopterygii, Semionotiformes). – Paläontologische Zeitschrift 82(1): 40-54.

LÜTKEN, C. (1873): Über die Begrenzung und Einteilung der Ganoiden. – Palaeontographica 22: 1-54.

MARCHETTI, L.; CEOLONI, P.; LEONARDI, G.; MASSARI, F.; MIETTO, P.; SACCHI, E. & VALENTINI, M. (2020): The Lopingian tetrapod ichnoassociation from Italy, a key for the understanding of low-latitude faunas before the end-Permian crisis. In: ROMANO, M. & CITTON, P. (Eds.), Tetrapod ichnology in Italy: the state of the art. – Journal of Mediterranean Earth Sciences 12: 61-81.

MENNING, M. (2018): Die Stratigraphische Tabelle von Deutschland 2016 (STD 2016). The Stratigraphic Table of Germany 2016 (STG 2016). – Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften 169(2): 105-128.

MINIKH, A.V. & MINIKH, M.G. (2009): Die permische Fischfauna aus dem europäischen Teil Russlands. – 244 S. (in russisch).

MYLIUS, G.F. (1709/1718): Saxoniae subterraneae. – Teil 1 (1709) 99 S. und Teil 2 (1718), 89 S., Leipzig.

PATTERSON, C. (1973): Interrelationships of holosteans. – In: GREENWOOD, P.H.; MILES, R.S. & PATTERSON, C. (eds.): Interrelationships of Fishes. – Zoological Journal of the Linnean Society London 53, supplement 1: 233-305, London.

POMPEKJ, J.F. (1914): Das Meer des Kupferschiefers. – Branca-Festschrift: 444-494.

POSENATO, R. & PRINOTH, H. (2004): Orizzonte a Nautiloidi e a Brachiopodi della formazione a Bellerophon (Permiano superiore) in Val Gardena (Dolomiti) – Geo. Alp 1: 71-85, Innsbruck.

RAPP, W.F. (1946): Check list of the fossil fishes of New

Jersey. – Journal of Paleontology 20(5): 510-513.

REGAN, C. T. (1923): The skeleton of Lepisosteus, with remarks on the origin and evolution of the lower Neopterygian fishes. – Proceedings of the Zoological Society London, S. 445-461.

SCHAUMBERG, G. (1977): Der Richelsdorfer Kupferschiefer und seine Fossilien IV. – Der Aufschluß 28 (11): 427-442, Heidelberg.

SCHNEIDER, J.W.; LUCAS, S.G.; SCHOLZE, F.; VOIGT, S.; MARCHETTI, L.; KLEIN, H.; OPLUŠTIL, S.; WERNBURG, R.; GOLUBEV, V.K.; BARRICK, J.E.; NEMYROVSKA, T.; RONCHI, A.; DAY, M.O.; SILANTIEV, V.V.; RÖßLER, R.; SABER, H.; LINNEMANN, U.; ZHARINOVA, V. & SHEN, S.Z. (2020): Late Paleozoic-early Mesozoic continental biostratigraphy – Links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale. – Paleoworld 531: 186-238.

SMITH, D.B. (1995): Marine Permian of England. – 205 S., Chapman & Hall, London.

SPIETH, V. (2019): Zechstein Kupferschiefer at Spremberg and related sites: Hot hydrothermal origin of the polymetallic Cu-Ag-Au deposit. – 440 S., Dissertation, Stuttgart.

ŠTAMBERG, S (1986): Fish *Spinarachthys dispersus* (Actinopterygii) from the Carboniferous of Bohemia. – Acta Universitatis Carolinae, Geologica, Špinar Vol. 2: 155-169, Praha.

SUES, H.-D. (2020): Wirbeltiere des Zechsteins. – In: Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.: Koordination und Redaktion J. PAUL & H. HEGGEMANN für die Subkommission Perm-Trias): Stratigraphie von Deutschland XII. Zechstein. – In: Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften, Heft 89: 59-68, Berlin.

SZURLIES, M. (2013): Late Permian (Zechstein) magnetostratigraphy in Western and Central Europe. – Geological Society, London, Special Publications 376(1): 73-85, London.

SZURLIES, M. (2020): Magnetostratigraphy of the Zechstein: implications for the Late Permian geological time-scale. – In: Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.: Koordination und Redaktion J. PAUL & H. HEGGEMANN für die Subkommission Perm-Trias): Stratigraphie von Deutschland XII. Zechstein. – In: Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften, Heft 89: 129-143, Berlin.

THOMPSON, J.R.; POSENATO, R.; BOTTJER, D.J. & PETSIOS, E. (2019): Echinoids from the Tesero Member (Werfen Formation) of the Dolomites (Italy): implications for extinction and survival of echinoids in the aftermath of the end-Permian mass extinction. – PeerJ. 2019; 7: e7361.

TRAQUAIR, R.H. (1877): The ganoid fishes of the British Carboniferous formations. Part I Palaeoniscidae. – 60 S. Palaeontographical Society, London.

WEIGELT, J. (1930): Wichtige Fischreste aus dem Mansfelder Kupferschiefer. – Leopoldina Band 6 (Festschrift für Johannes Waltherr), Leipzig.

WEIGELT, J. (1939): *Palaeoniscus Freieslebeni* Blv. im Stinkschiefer von Wendelstein. – Zeitschrift für Naturwissenschaften 93 (2): 52-54, Halle.

WOODWARD A.S. (1895): Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History) Part 3. – 544 S., London.



Permian Fossil Floras and Faunas from the Dolomites Permo-Triassic climate catastrophes as basis for the birth of new life forms

Edited by
Michael Wachtler and Nicolas Wachtler

Wachtler M. 2021: Permo-Triassic climate catastrophes as basis for the birth of new life forms
p. 1-18

Wachtler M. 2021: The Early Permian (Artinskian) Floras of the Dolomites p. 19-58

Wachtler M. 2021: The Early Permian (Kungurian) Floras of the Dolomites p. 59-124

Wachtler M. 2021: Upper Permian climate changes in the Dolomites p. 125-136

Wachtler M. 2021: The first Upper Permian amphibian from the Dolomites p. 137-140

Brandt S. 2021: Description of some Paleozoic Semionotids (Holostei) and comments about the genus *Acentrophorus* from the Upper Permian Dolomites and the European Zechstein - Beschreibung paläozoischer Semionotiden (Holostei) aus dem Oberperm der Dolomiten und Anmerkungen zur Gattung *Acentrophorus* aus dem europäischen Zechstein - p. 141-164

Wachtler M. 2021: Upper Permian floras of the Dolomites p. 165-240

Published by Dolomythos Museum, 39038 Innichen, South Tyrol, Italy
First edition May, 2021 ISBN 978-88-944100-6-8

Hardcover Euro 98
Pages 240