

# Neubeschreibung und erste Rekonstruktion von *Elonichthys germari* GIEBEL, 1848 (Pisces, Actinopterygii; Oberkarbon, Mitteldeutschland)

THOMAS SCHINDLER

Am Wald 11, D-55595 Spabrücken, psg.t.schindler@t-online.de

Schlüsselwörter: Niedere Actinopterygier, Oberkarbon, Revision, Rekonstruktion, Ökologie

Keywords: Lower Actinopterygians, Pennsylvanian, revision, skull reconstruction, ecology

## Kurzfassung

Seit dem 19. Jahrhundert wurden keine neuen Daten zu *Elonichthys germari* bekannt. Nachuntersuchungen am Lectotyp führten bei mehreren Autoren zu dem Ergebnis, dass dieser unbrauchbar sei. Untersuchungen des alten Sammlungsmaterials und neu ergrabene Funde aus dem Typusgebiet führen zu einer Neubeschreibung von *Elonichthys germari* und zu einer Rekonstruktion des Schädels. Ergänzend werden die Paläoökologie der Fundschichten und die Autökologie von *Elonichthys germari* diskutiert.

## Abstract

Since the 19th century, no new data on *Elonichthys germari* have been published. Detailed investigations on the lectotype by several researchers led to the result that the type specimen is unsuitable. Own investigations of the types, of unpublished old finds, and of newly excavated specimens from the type region result in an improved description of *Elonichthys germari*. A first reconstruction of the skull is given. In addition, data on the palaeoecology of the bedding layers and of the autecology of *Elonichthys germari* are presented.

## 1. Einleitung

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts erschienen mehrere grundlegende Werke über fossile Fische. BLAINVILLE (1818) publizierte mit *Palaeoniscum freieslebense* die erste gültige Art der Schmelzschupper (primitive Actinopterygier). AGASSIZ (1833-1843) legte kurz darauf das bisher umfassendste Werk über fossile Fische vor. GIEBEL (1848a) folgte mit einer Zusammenstellung aller bis dahin bekannten tierischen Fossilien, u.a.

mit einem Teilband über Fische, in dem er auch neue Arten aufstellte.

In einem dieser Werke (GIEBEL 1848a: 249) wurde eine Gattung der Schmelzschupper aufgestellt, zu der in der Folgezeit immer neue Arten gestellt wurden und die sogar namensgebend für eine ganze Ordnung der Schmelzschupper wurde: *Elonichthys*. Die Typusart *E. germari* GIEBEL blieb jedoch bis heute unrevidiert. Das lag v. a. am mangelhaften Typusexemplar und führte im Laufe der Jahrzehnte zu den unterschiedlichsten Definitionen der Gattung und zu einer Fülle von Arten, die unkritisch zu dieser Gattung hinzu gestellt wurden (SCHINDLER 1993b; Anlage 1).

Die vorliegende Arbeit versucht deshalb, basierend auf einer Revision der Typusart, die Gattung *Elonichthys* GIEBEL neu zu definieren.

## 2. Material und Methodik

### 2.1 Material

Die Materialkollektion zur vorliegenden Arbeit stammt von Halden des Steinkohlebergbaus bei Wettin und Löbejün nördlich von Halle/Saale. Neben den Originalen von GIEBEL (1848a) und GIEBEL in GERMAR (1849) (heute im Zentralmagazin Naturwissenschaftlicher Sammlungen der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Geologisch-Paläontologische Sammlung) wurden von 1990 bis 1994 am locus typicus durch den Autor unter zeitweiser Mithilfe von Jörg Schneider/Freiberg und Markus Poschmann/Waldesch umfangreiche Neuaufsammlungen vorgenommen. Dieses Material ist heute ebenfalls im Zentralmagazin Naturwissenschaftlicher Sammlungen der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Geologisch-Paläontologische Sammlung, untergebracht (Sammlungsabkürzungen s. Tab. 1).

Tabelle 1: Verwendete Kürzel für Sammlungen.

GH	Sammlung Geiseltalmuseum Halle (Saale)
GPIM	Sammlung Institut für Geowissenschaften, Lehrereinheit Paläontologie, der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz
MLU.GP	Zentralmagazin Naturwissenschaftlicher Sammlungen der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Geologisch-Paläontologische Sammlung
MNG	Sammlung Museum der Natur Gotha
NMBS	Sammlung Naturhistorisches Museum Schloss Bertholdsburg Schleusingen
SBF	Sammlung Institut für Geowissenschaften TU Bergakademie Freiberg
STS	Sammlung Thomas Schindler Spabrücken

## 2.2 Methodik der Rekonstruktion

Zur räumlichen Rekonstruktion der ehemaligen Schädelgestalt wurde die von der Stockholmer Wirbeltier-Schule entwickelte und von Prof. J.A. Boy/Mainz und Schülern erweiterte Methode angewandt (GAD 1988, DIETZE 1999). Anhaltspunkte für die räumliche Form waren die vorliegenden Rekonstruktionen dreidimensional erhaltener Vertreter von *Palaeoniscum freieslebeni* BLAINVILLE (MÜLLER 1962), *Moythomasia durgaringa* GARDINER & BARTRAM (GARDINER 1984) und *Mimia toombsi* GARDINER & BARTRAM (GARDINER 1984).

## 3. Beschreibender Teil

Im folgenden Kapitel wird die Typusart der Familie Elonichthyidae, *Elonichthys germari* GIEBEL, 1848, beschrieben. Der Schwerpunkt liegt dabei auf dem Cranialskelett, da hier die entscheidenden Artunterschiede zu finden sind. Verwendete Messstrecken sind in Abb. 1 dargestellt. Die Benennung der Knochen erfolgte entsprechend den Arbeiten von GARDINER (1963), BERG et al. (1964) und KAZANTSEVA (1981); neueren Homologisierungen (zuletzt SCHULTZE 2008) wurde durch Anfügung in Klammern Rechnung getragen (Tab. 2). Die Sinneslinien-Benennung folgt ZISWILER (1976: Abb. 34B). Die Schuppen wurden nach Skulpturtypen eingeteilt (Definition s. Tab. 3).

### Systematik

Unterklasse Actinopterygii COPE, 1887 (als Actinopterygia)

Überordnung Palaeonisci (sensu BERG, KAZANTSEVA & OBRUCHEV 1964)

Ordnung inc. sed.

Familie Elonichthyidae ALDINGER, 1937 emend. SCHINDLER in SCHINDLER & POSCHMANN 2004

Die Familiendefinition muss in einem Punkt korrigiert werden: Das Dermosphenoticum erreicht bei einer Gattung (*Meisenheimichthys*) nicht das Nasale, bei den anderen Gattungen (*Elonichthys*, *Rhabdolepis*) wird es erreicht.

Gattung *Elonichthys* GIEBEL, 1848a

1848a *Elonichthys* GIEBEL, S. 249f.

1878 *Elonichthys* FRIEDRICH, S. 728f.

1976 *Watsonichthys* (partim) HEYLER, S. 27f.

1991 *Watsonichthys* (partim) STAMBERG, S. 30

2004 *Elonichthys* - SCHINDLER in SCHINDLER & POSCHMANN, S. 295

2006 „*Elonichthys*“ STAMBERG, S. 217f.

2007 *Elonichthys* SCHINDLER, S. 243f.

2007 *Elonichthys* STAMBERG, S. 72f

2008 *Elonichthys* STAMBERG & ZAJÍC, S. 145f.

2010 „*Elonichthys*“ STAMBERG, S. 165f.

### Diagnose (emendiert)

Hinteres Schädeldach bei einer Art schmal abgesetzt, sonst gleich breit wie vorderes Schädeldach; Frontale grenzt nicht an Orbita; Verhältnis Länge Frontale zu Länge Parietale liegt zwischen 1,47 und 2,62; Verhältnis Länge Frontale+Parietale zu größter Breite des medianen Schädeldaches liegt zwischen 1,18 und 1,86; Schädeldach mit Noppen und kurzen Leisten (teils mit Schmelzgrat) skulpturiert; Dermosphenoticum

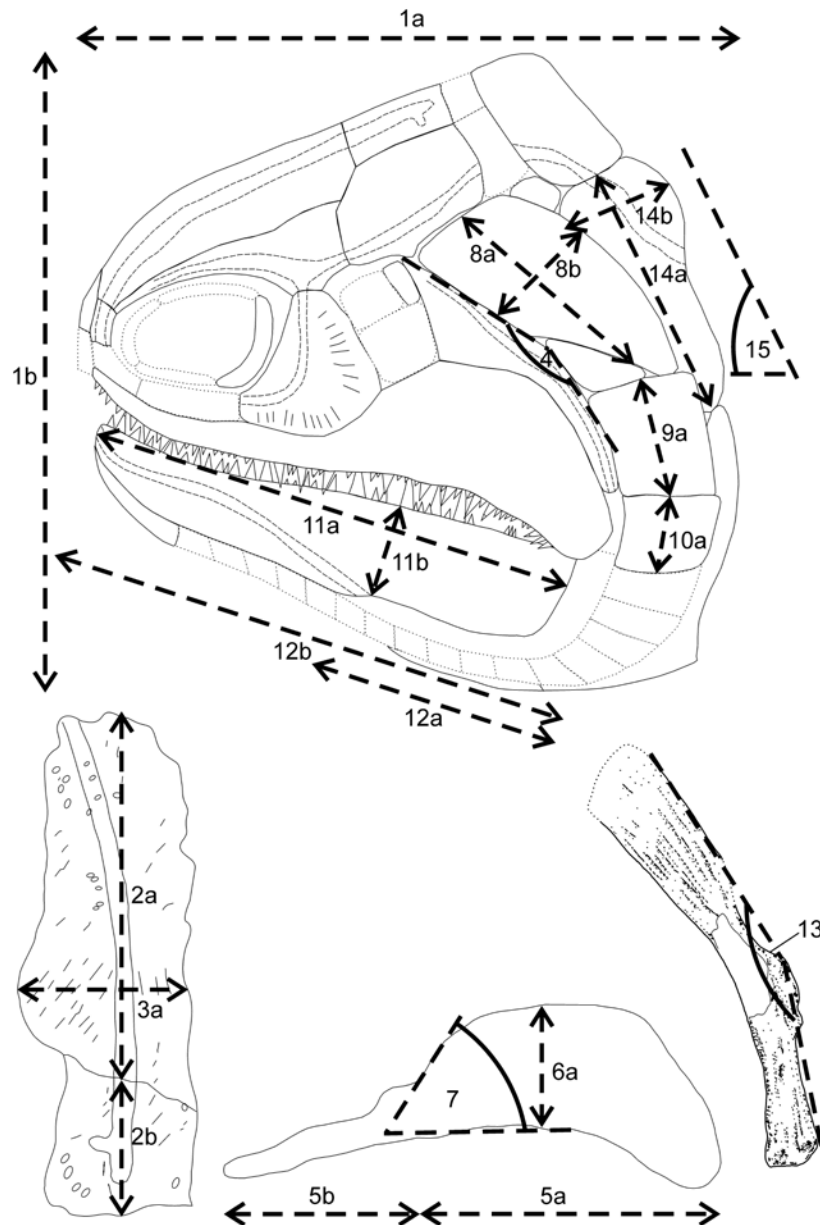


Abb. 1: Verwendete Messstrecken an Schädel und Schultergürtel:

- 1 Verhältnis Länge Schädel + Schultergürtel (1a) zu größter Höhe (1b) (in Rekonstruktion)
- 2 Verhältnis Länge Frontale (2a) zu Länge Parietale (2b), gemessen am Übergang der Sinneslinie, parallel zur medianen Schädelsutur
- 3 Verhältnis Schädeldachlänge (Frontale + Parietale = 2a + 2b) zu größter Schädeldachbreite (3a, größte Breite senkrecht zur medianen Schädelsutur: zweimal Frontal- oder zweimal Parietalbreite)
- 4 Knickwinkel Praeoperculum
- 5 Verhältnis Länge posteriore Platte (5a) zu Länge anteriorem Splint (5b) des Maxillare
- 6 Verhältnis Höhe (6a) zu Länge (5a) der posterioren Maxillarplatte
- 7 Winkel Anterodorsalrand zu Ventralrand der Platte des Maxillare
- 8 Verhältnis Höhe (8a) zu Breite (8b) des Operculums (in der Mitte gemessen)
- 9 Verhältnis Höhe Suboperculum (9a) zu Höhe Operculum (8a)
- 10 Verhältnis Höhe erste Branchiostegalplatte (10a) zu Höhe Suboperculum (9a)
- 11 Verhältnis Länge (11a) zu Höhe (11b) des Dentale am Angulare-Ansatz
- 12 Verhältnis Länge des Angulare (12a) zu Länge des Unterkiefers insgesamt (12b)
- 13 Knickwinkel des Hyomandibulare
- 14 Verhältnis Höhe (14a) zu maximaler Breite (14b) des Suprascapulare
- 15 Neigung Supracleithrum zu Körperachse (in Rekonstruktion)

Tabelle 2: Verwendete Kürzel für Knochen- und Sinneslinien-Benennungen (in Klammern moderne Homologisierung nach SCHULTZE 2008).

aInf	anteriores Infraorbitale (Lacrimale)	mG	mediane Gularplatte
Ang	Angulare	Na	Nasale
ano	anteriore Nasenöffnung	oml	Operculomandibularlinie
Ant	Antorbitale	Op	Operculum
Antop	Antoperculum	Par	Parietale (Postparietale)
Art	Articulare	pInf	posteriores Infraorbitale (Jugale)
avG	akzessorische vomerische Gaumenplatte	pno	posteriore Nasenöffnung
Br	Branchiostegalplatte	pol	Postorbitallinie
Cl	Cleithrum	Pop	Praeoperculum
Clav	Clavicula	Prm	Praemaxillare
Cth	Ceratohyale	Pro	Postrostrale
Dent	Dentale	prop	processus opercularis
Dpt	Dermopteroticum	PrScl	Praesupracleithrum
Dsph	Dermosphenoticum	Ro	Rostrale
Dspl	Dentalospleniale	Rpa	Rostroprämaxilloantorbitale
Epb	Epibranchiale	Sbo	Suborbitalia
Fr	Frontale (Parietale)	Scl	Supracleithrum
iol	Infraorbitallinie	Scr	Scleroticalring
It	Intertemporale	sol	Supraorbitallinie
lG	laterale Gularplatte	Sop	Suboperculum
lpl	laterale Pitlinie	Ssc	Suprascapulare
lEx	laterales Extrascapulare	stl	Supratemporallinie
Max	Maxillare	vaOp	ventrales akzessorisches Operculum
mEx	medianes Extrascapulare		

Tabelle 3: Definition von Skulpturtypen der Flankenschuppen der *Elonichthyidae*.

Typ	Beschreibung	entwickelt bei
1	diagonale Aufteilung; posterodorsal mehr Leisten entwickelt; halten nicht durch; laufen +/- parallel zur Diagonalen; setzen am Vorderrand und am Oberrand ein; erreichen posterioren Schuppenrand und enden dort in Zähnelungen; anteroventral weniger Leisten, halten weit durch; setzen nur am Vorderrand ein; enden an Diagonale bzw. max. eine erreicht posterioren Schuppenrand; laufen nach kurzer abwärtsgebogener Strecke parallel zur Schuppenunterkante; jede Leiste mit Grat, anterodorsal bis 3 Grate; Leisten enden posterior in freier Spitze	<i>E. germari</i> , <i>M. glanensis</i> , <i>M. palatinus</i> , <i>E. fritschi</i>
2	diagonale Teilung schlechter sichtbar; Leisten Anwachslineien-parallel unterbrochen/ingeschnürt, Skulptur wirkt wulstig; kaum Grate auf Leisten entwickelt; Leisten enden posterior in freier Spitze	<i>M. breitenheimensis</i>
3	diagonale Aufteilung; ungefähr gleichviele posterodorsale wie anteroventrale Leisten; 3-4 anteroventrale Leisten halten durch; jede Leiste mit Grat; Leisten enden posterior in freier Spitze	<i>R. macropterus</i> , <i>R. saarbrueckensis</i> (letzterer zeigt Tendenz zu Typ 1)
4	diagonale Aufteilung; Leisten spalten auf, setzen auch an Diagonale neu ein; anteroventrale Leisten halten nicht durch; Leisten enden posterior in freier Spitze	<i>E. krejci</i>

ist meistens deutlich länger wie Dermopteroticum; Dermosphenoticum und Dermopteroticum bilden zusammen kastenförmiges bis stärker differenziertes Element; Dermosphenoticum besitzt schwachen bis deutlichen ventralen Ast; Dermosphenoticum erreicht Nasale; Lage der Grenze Dermosphenoticum/Dermopteroticum ist gleichauf bis leicht anterad zu Grenze Frontale/Parietale; Form Postrostrale schwankt zwischen rundlich-lang und rundlich-kurz; Nasale ist bei einer Art gleich lang wie Postrostrale, sonst deutlich kürzer; Nasale liegt bezüglich Postrostrale in verschiedenen Positionen; Nasale erreicht bei den älteren Arten das Praemaxillare, bei den meisten jüngeren Arten nicht; Antorbitale bildet liegendes L bis hohes Trapez; Praemaxillare ist relativ zu anteriorem Maxillarsplint gleich hoch oder deutlich höher; anteriores Infraorbitale ist einmal vorhanden, posteriores Ende gleich hoch oder höher als anteriores Ende; posteriores Infraorbitale bildet schmalen Sichelmond bis ausladenden Halbmond; Suborbitalia bilden zusammen hohen Kasten, ein bis drei Suborbitalia vorhanden; Vorderrand Praeoperculum ist gerade bis leicht konkav; Verhältnis Höhe zu Länge posteriore Maxillarplatte ist 0,25 bis 0,63; Winkel zwischen Anterodorsalrand und Ventralrand der posterioren Maxillarplatte beträgt 24° bis 55°; Maxillare-Vorderrand besitzt bei zwei Arten eine anterodorsale Vorwölbung (Knubbel), sonst gerade; ein Antoperculum ist manchmal vorhanden, kürzer bis gleich lang als das Operculum; Verhältnis Höhe zu Breite Operculum liegt zwischen 1,70 und 3,42; ventrales akzessorisches Operculum ist dreieckig; ventrale Ausdehnung Supracleithrum reicht von Unterkante Operculum bis maximal zur Unterkante Suboperculum; Schuppenskulpturtyp 1, bei der ältesten Form 4.

#### Typusart

*Elonichthys germari* GIEBEL, 1848 non *Elonichthys nematopterus* (AGASSIZ): SAUVAGE 1888: 60

Zu der Gattung zählen weiterhin *E. fritschi* FRIEDRICH, 1878 und *E. krejci* (FRITSCH, 1895) (vgl. Kapitel 4). Die stratigrafische Reichweite geht vom Oberkarbon (Stefanium C) bis zum Unterperm (Autunium), paläogeografisch ist die Gattung in Europa verbreitet.

*Elonichthys germari* GIEBEL, 1848

1844 cf. *Amblypterus eupterygius* GERMAR, S.1; Taf. 1, Fig. 10

1844 cf. *Pygopterus* sp. GERMAR, S.2; Taf. 1, Fig. 2

1844 aff. *Palaeoniscus ornatissimus* GERMAR, S.3; Taf. 1, Fig. 3-5, 9

1846 cf. *Amblypterus striatus* GERMAR, S. 211

1848a *Elonichthys germari* n.g. n.sp. GIEBEL, S. 249-251 [ohne Abbildungen und Benennung von Typen]

1848a *Elonichthys crassidens* n.sp. GIEBEL, S. 251 [ohne Abbildungen und Benennung von Typen]

1848a *Elonichthys laevis* n.sp. GIEBEL, S. 251 [ohne Abbildungen und Benennung von Typen]

vid. 1849 *Amblypterus macropterus* (partim) GIEBEL in GERMAR, S. 73; Taf. 24, Fig. 10 u. 11

vid. 1849 *Elonichthys germari* GIEBEL, S. 74-77; Taf. 30, Fig. 1-4

vid. 1849 *Elonichthys crassidens* GIEBEL, S. 77-78; Taf. 30, Fig. 5-6

1849 *Elonichthys laevis* GIEBEL, S. 78-79; Taf. 30, Fig. 7-8

vid. 1849 *Palaeoniscus striolatus* (partim) GIEBEL, S. 79; Taf. 29, Fig. 12

#### Anmerkungen

1844 beschrieb GERMAR kurz erste Fischreste aus dem Steinkohlengebirge von Wettin und Löbejün. Er bildete ein komplettes kleines Exemplar, das er mit *Amblypterus eupterygius* AGASSIZ verglich, sowie etliche Schuppen ab. Aus der Beschreibung und den Abbildungen wird deutlich, dass es sich bei den Schuppen sehr wahrscheinlich um Überreste von Amblypteren (glatte Schuppen) sowie einer weiteren Form mit gestreift skulpturierten Schuppen handelt. Weiter fand er einen Kiefer mit kräftigen spitzen Zähnen, den er mit *Pygopterus* sp. verglich. GERMAR (1844) erwähnt, dass die Fischreste in mehreren Horizonten auftreten. Der Verbleib des Materials ist unbekannt.

GERMAR (1846) diskutiert die Fischreste mit den gestreiften Schuppen und weist auf die Nähe zu cf. *Amblypterus striatus* AGASSIZ hin; die Zahnung sei sauroid (d.h. labyrinthodont).

GIEBEL (1848a) beschreibt dann weitere und komplettere Funde. Er stellte für die Fischreste

mit skulpturierten Schuppen und kräftiger Kieferbezahnung die Gattung *Elonichthys* mit drei Arten auf. Typusart ist *E. germari*. Abbildungen werden nicht gebracht, ebenso wenig Typen festgelegt. Als stratum typicum wird für alle Arten summarisch das "Kohleengebirge von Wettin" genannt, als locus typicus "Wettin" (GIEBEL 1848a: 250). Aufbewahrungsort des Materials ist das „Mineralogische Museum“ in Halle.

1848 wird dasselbe Material von GIEBEL in einer weiteren Arbeit erwähnt (GIEBEL 1848b: 161) und zum ersten Mal abgebildet: ein Maxillare und eine Schuppe von *Elonichthys germari* GIEBEL sowie eine Schuppe von *E. crassidens* GIEBEL (GIEBEL 1848b: Taf. 6, Fig. 58).

1849 bearbeitet GIEBEL in einem weiteren Heft von Germars Abhandlung über das Steinkohleengebirge von Wettin und Löbejün ausführlich die Fischreste und die drei *Elonichthys*-Arten. Die Herkunft des Materials wird teilweise genau angegeben, jedoch nicht für die Reste von *E. germari*. Anhand der Tafeln konnte das Material zu GIEBEL (1849) weitgehend in den Beständen des ehemaligen Geiseltal-Museums Halle (Saale) (heute Zentralmagazin Naturwissenschaftlicher Sammlungen der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Geologisch-Paläontologische Sammlung) ausfindig gemacht werden. GIEBEL (1852) listet lediglich noch einmal die 1849 beschriebenen Arten auf. TRAQUAIR (1877a) hat das Originalmaterial der GIEBEL'schen *Elonichthys*-Arten eingesehen. Er erstellt jedoch keine Neubeschreibung der Art(-en), sondern benutzt die vorgefundenen Merkmale zur Neudefinition und Erweiterung der Gattung *Elonichthys*.

FRIEDRICH (1878) führt an, dass die Typen zu schlecht für einen Vergleich seien.

WOODWARD (1891) behandelt die Arten *E. crassidens* GIEBEL und *E. laevis* GIEBEL als fraglich, da nur auf Kieferknochen basierend. Von *E. germari* GIEBEL beschreibt er erstmals ein Merkmal der Opercularregion („Head with opercular apparatus occupying about one quarter of the total length“; WOODWARD 1891: 488), die Skulptur der Schädelknochen sowie postcraniale Merkmale. Die Art soll nahe verwandt sein mit *E. caudalis* TRAQUAIR (Westfalium von England).

SCHINDLER (1993a, b, 2007) erwähnt ebenfalls das schlecht erhaltene Typusmaterial zu *E. germari* GIEBEL, aber auch umfangreiche

Neuaufsammlungen am locus typicus (SCHINDLER 1993a, b).

SCHINDLER (2009) stellt in einer Übersichtsarbeit über die Fischfauna von Wettin und Löbejün fest, dass alle Raubfische mit skulpturierten Schuppen dieser Fundregion zu *Elonichthys germari* gehören.

STAMBERG (2010) beschreibt ein Hyomandibulare des Typusexemplares von *E. crassidens* GIEBEL.

Die bisher publizierten Arten sowie die von GIEBEL aufgesammelten und handbeschrifteten Individuen besitzen folgende gemeinsame Merkmale:

- mit Leisten skulpturierte Schuppen des Skulpturtyps 1 (s. Tab. 3)
- mit Noppen und Leisten (teils mit Schmelzgrat) skulpturierte Schädeldach-Knochen und Kiefer
- Maxillare mit halbmondförmiger hinterer Platte und einem Anstellwinkel von 45° (Medianwert)
- Maxillare und Dentale mit mehrreihiger heterodonter Bezahnung
- ventrales akzessorisches Operculum vorhanden
- hohe erste Branchiostegalplatte
- Cleithrum mit spitz zulaufendem Dorsalteil und breitem Ventralteil, der parallel zur Körperachse gekantet ist.

Beim neu aufgesammelten Material (1990-1994) wurden mehrere hundert Knochen und Schuppen mit den obigen beschriebenen Merkmalen gefunden, dazu ergänzende Knochenfunde. Das Hauptproblem bestand bei diesem überwiegend als Einzelknochen vorliegenden Material darin, Knochen anderer Gattungen der Palaeonisci zu erkennen und auszuschließen. Am locus typicus treten neben *Elonichthys*-Resten selten solche von Amblypteriden auf. Daneben finden sich noch seltener Knochen von osteolepididen Sarcopterygiern, die aber durch auffallende Größen- und Skulpturunterschiede schnell herausfallen (SCHINDLER 2009). Die Reste von Amblypteriden sind mit einiger Erfahrung ebenfalls leicht zu erkennen (abweichende Skulptur der Schädeldachknochen, weitere Knochen ohne Skulptur, charakteristische Knochenumrisse und Breiten-/Höhen-Verhältnisse; z.B. DIETZE 1999). Probleme bestanden lediglich bei Knochen aus dem Schnauzenbereich. Hier konnte manches unsichere Material nicht verwertet werden.

Nach den aufgefundenen Schuppen an der Typuslokalität sowie nach den Auswertungen von ausgesäuertem Material durch GEBHARDT (1986) sind in den Fundschichten keine weiteren Vertreter der Osteichthyes zu erwarten (SCHINDLER 2009).

Deshalb wird das Material als eine Art zusammengefasst.

#### Lectotypus (hier benannt)

Abbildungsoriginal zu GIEBEL (GIEBEL in GERMAR 1849: Taf. 30, Fig. 1; GH-GIE1849.2; Abb. 2); teilarthiertes Skelett, durch Pyritausblühung stark angegriffen, keine Knochen anterad zum Cleithrum vorhanden.

Anmerkung: drei weitere Abbildungsoriginale dieser Art (GIEBEL in GERMAR 1849: Taf. 30, Fig. 2 bis 4), die z. T. nach den Abbildungen GIEBELS wesentlich mehr Anteile des Kopfskeletts zeigen, waren schon in der ehemaligen Sammlung

Geiseltalmuseum Halle (Saale) nicht mehr auffindbar (J. Schneider/Freiberg, mdl. Mitt. 1990). Als Lectotyp kam deswegen nur das genannte Individuum infrage.

#### Syntypen

Abbildungsoriginale zu GIEBEL (GIEBEL in GERMAR 1849: Taf. 30, Fig. 2-4, verschollen).

#### Locus typicus

„Wettin“ (GIEBEL 1848: 250); Wettiner Oberzug (Halden um den großen Schachtberg westlich von Wettin) (BEYSCHLAG & FRITSCH 1900: 212); Halden des ehemaligen Steinkohlenbergbaus am nordwestlichen Stadtrand von Wettin, bei Döbel sowie südöstlich von Löbejün, Sachsen-Anhalt.

#### Stratum typicum

„Kohlengebirge von Wettin“ (GIEBEL 1848: 250): wahrscheinlich hangender Muschelschiefer der oberen Wettin-Subformation (SCHNEIDER, SIE-

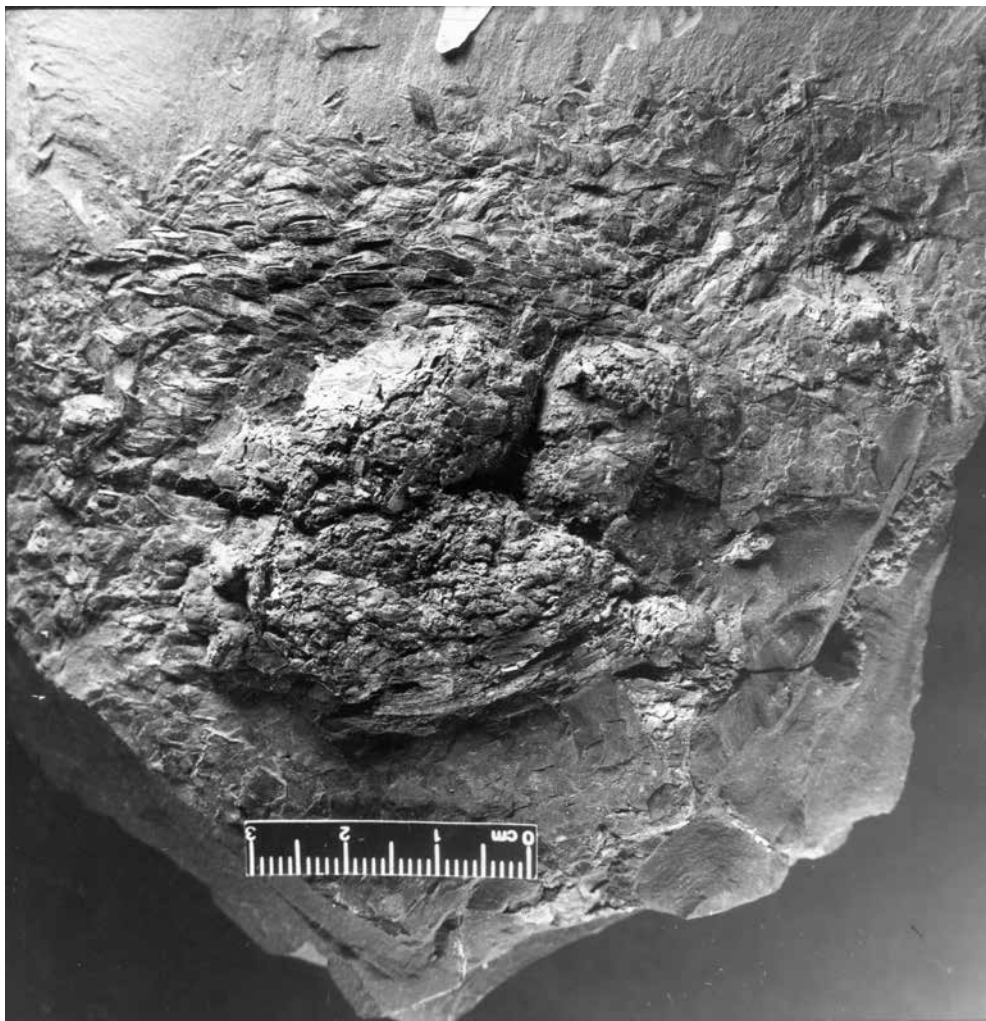


Abb. 2: Lectotyp zu *Elonichthys germari* GIEBEL (GH-GIE1849.2; Foto: Institut für Geowissenschaften TU Bergakademie Freiberg).

GESMUND & GEBHARDT 1984: 48); Oberkarbon, Stephanium C (SCHNEIDER et al. 2005).

#### Vorkommen

Oberkarbon, Stephanium C: Siebigerode-Formation, Wettin-Subformation, NE' Saale-Becken (SCHNEIDER et al. 2005), Raum Wettin-Löbejün W'+N' Halle/Saale.

Oberkarbon, Stephanium C: Möhrenbach-Formation von Moosbach bei Ilmenau, SW' Saale-Senke

Oberkarbon, Stephanium C: Möhrenbach-Formation vom Silbergraben im Freibachtal bei Manebach, SW' Saale-Senke.

#### Material

Diese Art ist durch wenige teilartikulierte Skelette (im Wesentlichen das Altmaterial von GERMAR und GIEBEL) sowie durch viele disartikulierte Reste und Einzelknochen belegt (Neuaufsammlungen 1990-1994). Außer dem oben benannten Lectotyp liegt folgendes Material vor:

- der ehemalige Lectotyp zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL (GIEBEL in GERMAR 1849: Taf. 30, Fig. 6; GH-GIE1849.3)
- die Abbildungsoriginale zu „*Amblypterus macropterus*“ (GIEBEL in GERMAR 1849: Taf. 29, Fig. 10-11; MLU. GP2017.1)
- das Abbildungsoriginal zu „*Palaeoniscus striolatus*“ (GIEBEL in GERMAR 1849: Taf. 30, Fig. 12; GH-GIE1849.1)
- unpublizierte Aufsammlung GIEBEL, in derselben Handschrift wie die GIEBEL'schen Abbildungsoriginale als *Elonichthys laevis* GIEBEL beschriftet (ex-GH-W2, GH-GIE1849.5)
- unpublizierte Aufsammlung GIEBEL, in derselben Handschrift wie die GIEBEL'schen Abbildungsoriginale beschriftet, aber ohne Bestimmung (ex-GH-W1, GH-GIE1849.4; ex-GH-W3 + W4, mit Passung, ehemals eine Platte; GH-GIE1849.6a, 6b)
- ein disartikulierter Fund im British Museum of Natural History (BMNH-P.4395; WOODWARD 1891: 488)
- Aufsammlungen im Anstehenden der Wettin-Subformation westlich der Typusregion (SCHNEIDER et al. 1984; Material in der Sammlung des Instituts für Geowissenschaften der TU Bergakademie Freiberg)
- umfangreiche Neuaufsammlungen in der süd-

östlichen Typusregion durch den Autor 1990-1994 durch Grabungen auf der Halde des Martinschachts östlich von Wettin-Löbejün (UTM 32U701890, 5724585; SCHINDLER 2009) (ex-Slg. Institut für Geowissenschaften Universität Mainz und ex-Slg. Schindler, beide jetzt Geologisch-Paläontologische Sammlungen der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg im Institut für Geowissenschaften und Geographie in Halle (Saale), MLU.GP2016.3 bis MLU.GP2016.7, MLU.GP2016.8 bis MLU.GP2016.31, MLU.GP2017.1 und MLU.GP2017.2).

- ergänzendes Material aus dem Oberkarbon des SW' Saale-Beckens (Museum der Natur Gotha, ohne Inventarnummern; Institut für Geowissenschaften der TU Bergakademie Freiberg, Nr. SBF-222, Nr. SBF-223 und weitere ohne Inventarnummern; Naturhistorisches Museum Schloss Bertholdsburg Schleusingen, Nr. NMBS-WP40, NMBS-WP75, NMBS-WP112 und NMBS-WP1157).

#### Diagnose (emendiert)

Eine Art der Gattung *Elonichthys* mit folgenden Kennzeichen:

Hinteres Schädeldach deutlich schmal abgesetzt; Längenverhältnis Frontale zu Parietale ist im Median 2,42; Verhältnis Länge Frontale+Parietale zur größten Breite des medianen Schädeldachs ist im Median 1,48; Dermosphenoticum besitzt einen schwach ausgebildeten ventralen Ast; die Grenze Dermosphenoticum/Dermopteroticum liegt anterior zur Grenze Frontale/Parietale; Form Dermosphenoticum+Dermopteroticum ist komplex (kein Kasten); Postrostrale ist rundlich und breiter wie hoch; Nasale ist kürzer als Postrostrale, beide schließen ventral auf gleicher Höhe ab; Nasale erreicht wahrscheinlich Praemaxillare; es sind drei Suborbitalia vorhanden, die zusammen einen hohen Kasten formen; Praeoperculum besitzt einen geraden bis leicht konkaven Vorderrand; Verhältnis Höhe zu Länge der posterioren Maxillarplatte ist im Median 0,49; der Winkel zwischen Anterodorsalrand und Ventralrand der posterioren Maxillarplatte ist im Median 45°; am Maxillare-Vorderrand sitzt häufig eine anterodorsale Vorwölbung (Knubbel); ein Antoperculum ist wahrscheinlich vorhanden, es erreicht halbe Operculum-Länge; das Operculum ist doppelt so hoch wie breit; das Supracleithrum reicht ventral bis zur Unterkante des Operculums, eventuell leicht darüber hinaus; das Supracleithrum weist am Dorsalrand einen



Fortsatz auf; Schuppenskulpturtyp 1; Vorderrand von Pectoralis und Dorsalis gezähnt.

### Beschreibung

#### Schädelrekonstruktion und Verlauf der Sinneslinien

Die Schädelrekonstruktion basiert in wesentlichen Teilen auf den Abbildungsoriginalen zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL (GIEBEL in GERMAR 1849: Taf. 30, Fig. 6; Neuzeichnung von Fr, Dpt, Pop, Br1, Max, Dent), *Palaeoniscus striolatus* Agassiz (GIEBEL in GERMAR 1849: Taf. 30, Fig. 12; Neuzeichnung von plnf, Op, vaOp) und *Elonichthys laevis* GIEBEL (unpublizierte Aufsammlung GIEBEL, in derselben Handschrift wie die GIEBEL'schen Abbildungsoriginalen als *Elonichthys laevis* GIEBEL beschriftet; ex-GH-W2, GH-GIE1849.5; Neuzeichnung von Pro, Ssc). Fehlende Knochen wurden aus neu aufgesammeltem Material ergänzt (sofern von der Individualgröße in Rekonstruktion passend; Sbo, Scr, aInf, PrScl).

Anlass für dieses Vorgehen ist:

- die schlechte Erhaltung des Lectotyps von *E. germari* (fehlende Kopfknochen anterior zum Schultergürtel)
- die begründete Annahme der artlichen Übereinstimmung aller mit skulpturierten Schuppen und

Knochen versehenen Palaeonisci-Individuen der Fundschichten (s.o.)

• Art. 23 des „Codes of Zoological Nomenclature“ (The Code Online, <http://iczn.org>), nach dem ein Taxon der Artgruppe, das durch die Vereinigung von zwei oder mehreren Taxa dieser Gruppe gebildet wurde, den ältesten gültigen Namen unter denen seiner Komponenten erhält.

Der rekonstruierte Schädel in Seitenansicht läuft anterad gerundet-dreieckig zu (Abb. 3). Die Schnauze ist kaum prominent. Der Mundspalt weist anterad leicht aufwärts. Der Oberkiefer steht etwas über den Unterkiefer vor. Die Orbita liegt weit vorne. Sie ist langoval und erreicht 1/5 der Schädellänge. Das Verhältnis Länge Schädel (mit Schultergürtel) zu größter Schädelhöhe ist nahezu 1:1 (Abb. 1).

Der Sinneslinienverlauf entspricht dem Typ C nach PEARSON (1982: Fig. 2). Die **Supraorbital**-Linie (sol, Abb. 3; Legende zu Signaturen s. Abb. 4) beginnt fast am Hinterende des Parietale. Eine Untergliederung in anteriore und posteriore Pit-Linie ist nicht erkennbar. Im letzten Drittel bis in die Nähe der Mitte zweigt dann die laterale Pit-Linie ab. Die sol kreuzt die Grenze Parietale-Frontale etwa in der Mitte und verläuft dann leicht diagonal über das

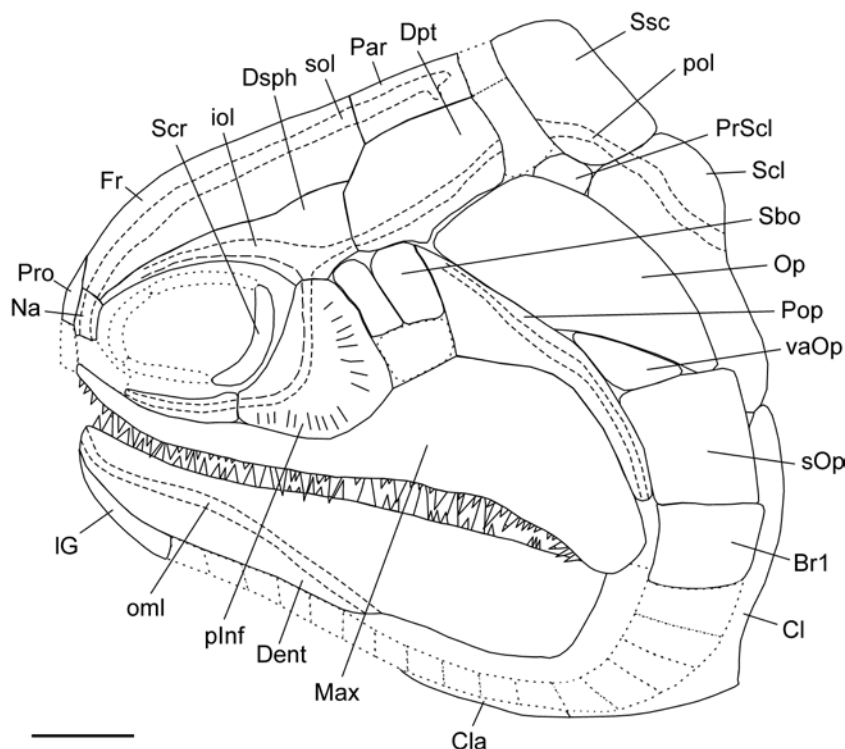


Abb. 3: Leicht idealisierte Rekonstruktion des Kopfes in linker Lateralansicht; Maßstabsbalken 5 mm; Legende s. Abb. 4.



Abb. 4: Aufgespaltenes linkes Frontale mit Parietale und Supraorbital-Linie; reliktsche Skulptur aus Leisten und Noppen; Maßstabsbalken 1°mm (ex-GPIM-M3074, MLU.GP2016.3); daneben die Legende für alle Abbildungen.

Frontale. Sie verlässt das Frontale nahe dessen anteroventraler Ecke und läuft auf dem Nasale weiter. Die Vereinigung mit der Infraorbital-Linie ist mangels eines erhaltenen Antorbitale nicht erkennbar. Die **Infraorbital-Linie** (iol, Abb. 3) lässt sich über das anteriore Infraorbitale auf das posteriore Infraorbitale verfolgen, wo sie ventrale und posteriore Ausfransungen besitzt (Abb. 3). Auf dem Dermosphenoticum zweigt von der iol die Postorbital-Linie ab. In der Nähe des Vorderrandes des Dermosphenoticum endet die iol. Die **Postorbital-Linie** (pol, Abb. 3) zweigt in der Nähe des ventralen Astes des Dermosphenoticum von der Infraorbital-Linie ab und verläuft am ventralen Rand des Dermopteroticum. Am posterioren Ende des Dermopteroticum biegt sie leicht dorsal hoch. Die Verzweigung mit der Supratemporal-Linie erfolgt in der Mitte des lateralen Extrascapulare. Auf dem Suprascapulare knickt die pol scharf ventral ab, um über das Supracleithrum mit einem weiteren Knick auf das Schuppenkleid überzugehen. Die

**Supratemporal-Linie** (stl, Abb. 3) beginnt auf dem lateralen Extrascapulare an der Postorbital-Linie und kreuzt quer das hintere Schädeldach. Sie besitzt auf dem lateralen Extrascapulare posterior Ausfransungen. Die Ausbildung und der weitere Verlauf über das mediane Extrascapulare sind aufgrund des Fehlens dieses Knochens nicht dokumentiert.

Die **Operculomandibular-Linie** (oml, Abb. 3) beginnt in der Nähe des Dorsalrandes des Praeoperculum. Sie verläuft am posterioren Rand dieses Knochens bis zu dessen ventraler Spitze. Pit-Linien zweigen nicht ab. Der weitere Verlauf über Quadratojugale und Angulare ist nicht dokumentiert. Etwa in der Mitte des Dentale setzt die oml auf dieses über und erreicht leicht ansteigend die Unterkiefer-Symphyse.

#### Neurocranium, Otolithen und Gaumendach

Vom Neurocranium sind keinerlei Reste erhalten. Von Otolithen fand sich nur ein Rest (Abb. 5). Es handelt sich um einen angebrochenen großen

kugeligen Otolithen, vergleichbar mit dem größeren Otolith in SCHINDLER (1993a: 77, Abb. 2a). Vom Gaumendach ist das **Parasphenoid** (Psp), Abb. 6) erhalten. Es zeigt die Dorsalseite mit einem Wulst auf dem anterioren Fortsatz. Etwa in der Mitte des Knochens liegt eine Erhebung, auf der sich ein kleiner runder Knubbel befindet. Nach Vergleichen mit dem Psp von *Paramblypterus gelberti* (GOLDFUSS) (GAD 1988: 159) handelt es sich um die Hypophysenregion. Kanäle und andere Indizien für Nervenverläufe sind nicht erkennbar.

Von Gaumenrand liegt eine Platte vor, die die **Dermopalatina** (Dpl), Teile des Palatoquadratum (s.u.) sowie nicht abgrenzbar das **Entopterygoid** (Ent) und das **Ectopterygoid** (Ect) zeigt (Abb. 7). Vorder- und Hinterende der Platte sind verdeckt. Die Dpl sind nur als Abdruck im Sediment erhalten. Sie sind mit kurzen, relativ stumpfkegeligen Zähnen besetzt. Ent/Ect besitzen viele fast zahnähnliche kleine spitze Rauigkeiten. Der Dorsalrand der Platte ist leicht konkav gebogen und weist einen schmalen glatten Randsaum auf wie für die Artikulation mit einer weiteren Gaumenplatte. Hier könnte die zusätzliche vomerische Gaumenplatte, wie sie GARDINER (1984) bei vielen paläozoischen Palaeonisci nachgewiesen hat, gelegen haben (vgl. auch SCHINDLER 1993a: 76).

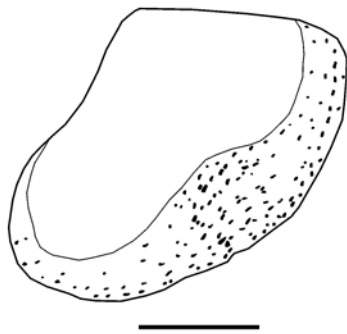


Abb. 5: Angebrochener relativ großer Otolith; Lectotyp zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL; Maßstabsbalken 1 mm (GH-GIE1849.3).

Abb. 6: Leicht aufgespaltenes und auf der rechten Seite abgebrochenes Parasphenoid in dorsaler Ansicht; Lectotyp zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL; Maßstabsbalken 1 mm (GH-GIE1849.3).

### Schädeldach

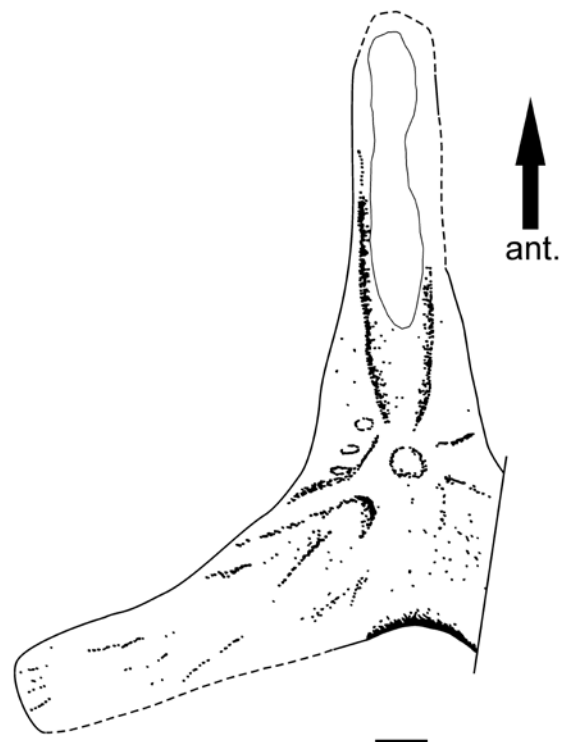
Die Skulptur des Schädeldaches besteht aus meist dicht gesetzten rundlichen bis langovalen Noppen mit Schmelzgrat auf Frontale (Abb. 4 und Abb. 8) und Parietale (Abb. 4) sowie aus rundlichen Noppen oder kurzen Schmelzgraten auf dem Dermosphenoticum (Abb. 9) und dem Dermopteroticum (Abb. 10). Das laterale Extrascapulare besitzt nur wenige runde Noppen sowie flache Ausfransungen posterodorsal zu den Sinneslinien (Abb. 11).

Das hintere Schädeldach ist im Bereich der Parietalia deutlich schmaler als das vordere Schädeldach (Abb. 3 und Abb. 4). Das Dermopteroticum reicht mesial hinter das Frontale bzw. in eine Ausbuchtung des Parietale hinein (Abb. 12).

Das Längenverhältnis von Frontale zu Parietale weist Werte zwischen 1,99 und 2,69 auf, im Median bei 2,42. Das Verhältnis Länge medianes Schädeldach zu größter Breite desselben liegt zwischen 1,33 und 1,82, im Median bei 1,48.

Die Grenze Dermosphenoticum/Dermopteroticum liegt anterad zur Grenze Frontale/Parietale.

Das **Frontale** (Fr, Abb. 4, Abb. 8 und Abb. 13) besitzt eine langgestreckte Form und ist posterior breiter als anterior. Der Vorderrand besitzt eine schräge oder winklige Aussparung zur Artikulation des Postrostrale. Manchmal ist eine schräge



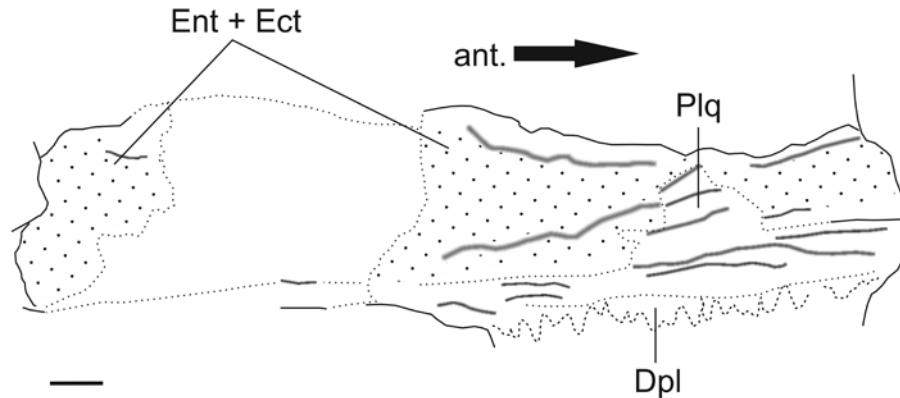


Abb. 7: Teile des linken Gaumens mit Entopterygoid, Ectopterygoid, Dermopalatina und abgebrochenem Palatoquadratum; Entopterygoid und Ectopterygoid weisen großenteils eine zahnähnliche Rauigkeit auf; die stumpfen Zähne der Dermopalatina sind nur als Abdruck erhalten; Lectotyp zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL; Maßstabsbalken 1 mm (GH-GIE1849.3).

Artikulationsfläche zu sehen, auf der das Postrostrale auf das Fr überlappt (Abb. 13). Die mediane Begrenzungslinie ist meist gerade ausgebildet, selten unruhig-gezackt (Abb. 4). Die laterale Begrenzung zum Dermosphenoticum ist dagegen häufiger unruhig geformt (Abb. 8 und Abb. 13). Das posteriore Ende ist schräg ausgebildet zur Artikulation des Dermopteroticum und des Parietale.

Das **Parietale** (Par, Abb. 12) kann unterschiedlich geformt sein. Es ist bedeutend kürzer als das Frontale und im Grundriss fast quadratisch. Selten besitzt es eine Ausbuchtung, in die ein Vorsprung des Dermopteroticum hineinreicht (Abb. 12).

Das **Dermosphenoticum** (Dsph, Abb. 9 und Abb. 14) ist ein schmaler Splint, anterad spitz ausgezogen und posterad verdickt. Das Hinterende weist manchmal einen schwachen ventralen Ast auf (Abb. 9 und Abb. 14).

Das **Dermopteroticum** (Dpt, Abb. 10, Abb. 15 und Abb. 16) ist trapezförmig mit einem kleinen ventralen Vorsprung. Es besitzt anteromesial eine Schräge zur Artikulation mit dem Frontale. Manchmal ist mesial ein breiter Vorsprung vorhanden (Abb. 16), der in eine Ausbuchtung des Parietale hineinreicht. Der kleine ventrale Vorsprung reicht zwischen das anterodorsale Ende des Praeoperculum und des Operculum hinein. Er bildet auf der posterioren Seite eine deutliche kleine Hohlkehle mit glatter Wandung (Abb. 16). Es handelt sich bei der Hohlkehle nicht um die Spiraculargrube wie bei den devonischen Palaeonisci (*Mimia*, *Moythomasia*: GARDINER 1984; *Cheirolepis*, *Moythomasia*: PEARSON 1982), da diese weiter vorne zwischen Supratemporalen (=

Dpt), Intertemporalen und Dermosphenoticum sitzt. Die Oberfläche ist mit vielen flachen bis deutlich erhabenen, teils fusionierten Noppen besetzt (Abb. 15), teils mit einer Mischung aus Noppen und Leisten; dazwischen sind einzelne lange Furchen erkennbar (Abb. 10). Das Dpt ist länger als das Parietale.

Das **mediane Extrascapulare** ist leider nicht erhalten. Wahrscheinlich lag – wie bei den übrigen *Elonichthyiden* – ein paariges Element vor (vgl. SCHINDLER 1993, 2006, SCHINDLER in POSCHMANN & SCHINDLER 2004).

Das **laterale Extrascapulare** (lExsc, Abb. 11) ist einmal erhalten. Es ist ein rechteckiges Element, das ventral etwas breiter als mesial ist. Mesial liegt es gleichauf mit dem Dermopteroticum. Es ist ventro-mesial etwas schmaler als der Hinterrand des Dermopteroticum. Der Dorsalrand ist anterodorsad erhöht (Verzahnung mit dem nicht überlieferten medianen Extrascapulare). Die Sinneslinien liegen in einem erhöhten Knochenwulst.

#### Schnauzenregion

Knochen der Schnauzenregion sind kaum überliefert. Lediglich ein Postrostrale mit danebenliegendem Nasale konnte gefunden werden. Das **Postrostrale** (Pro, Abb. 17) ist rundlich und breiter als hoch. Die Ventralkante ist gerade und glatt. Dorsal sind zwei winklige Einbuchtungen vorhanden. Die Skulptur ist größtenteils abgerissen, man erkennt noch einige rundliche bis längliche Noppen. Dorsal ist eine Anwachslinie vorhanden. Die Aussparung für die linke Nasenöffnung konnte nachgewiesen werden (Abb. 17). Die Innenseite zeigt im anterioren Bereich eine Felderung aus

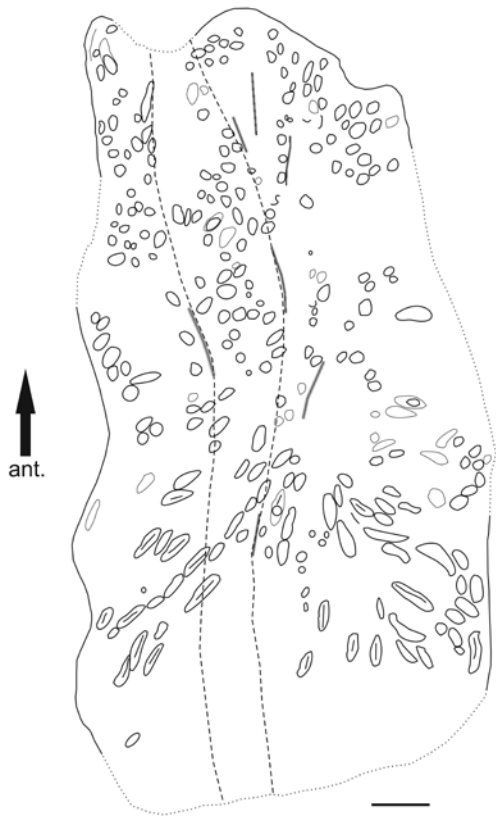


Abb. 8: Linkes Frontale mit Supratemporal-Linie sowie Skulptur aus rundlichen bis länglichen Noppen, teils mit Leisten; Lectotyp zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL; Maßstabsbalken 1 mm (GH-GIE1849.3).

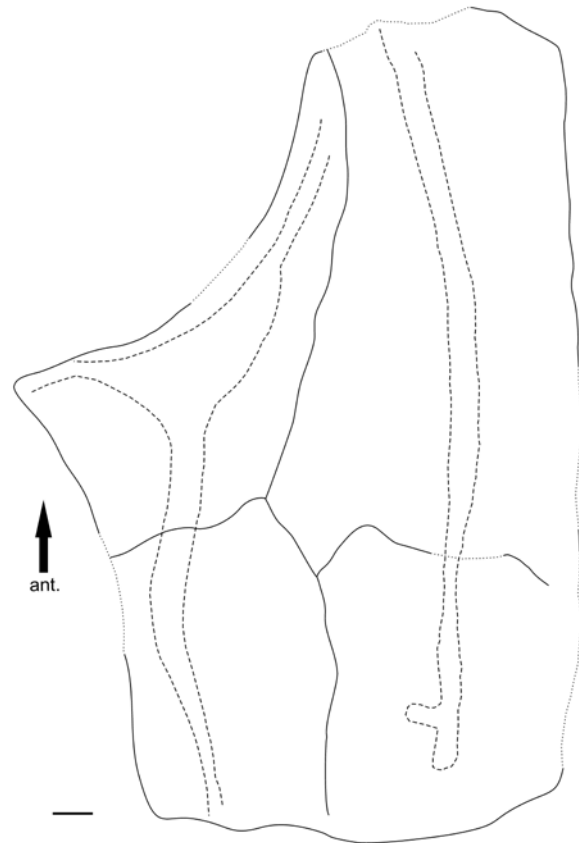


Abb. 9: Umriss eines artikulierten linken Schädeldaches mit Frontale, Parietale, Dermosphenoticum und Dermopteroticum sowie der Supraorbital-, der Infraorbital- und der Postorbital-Linie; Fundstelle Moosbach bei Ilmenau/Thüringerwald; Maßstabsbalken 1 mm (MNG ohne Nummer).

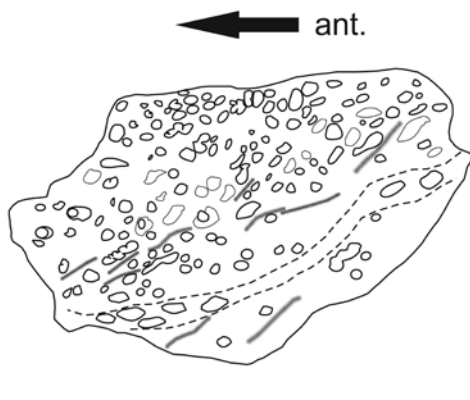


Abb. 10: Linkes Dermopteroticum mit Skulptur aus teils fusionierten Noppen sowie der Postorbital-Linie; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M3053, MLU.GP2016.6).



Abb. 11: Rechtes laterales Extrascapulare mit der Verzweigung Postorbital-/Supratemporal-Linie; posterodorsal der Sinneslinien sind flache Ausfransungen zu erkennen; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M2998, MLU.GP2016.7).



Abb. 12: Umriss eines linken Parietale mit durch aufspalten sichtbarem Kanal der Supraorbital-Linie; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M3075, MLU. GP2016.5).

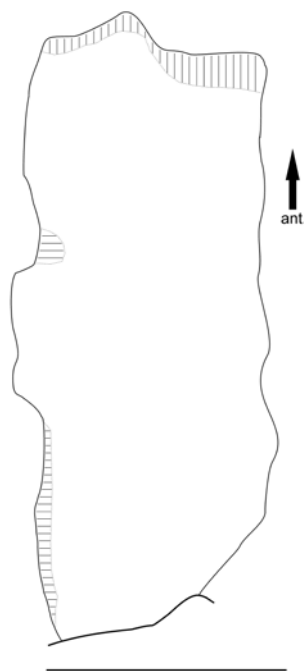


Abb. 13: Umriss eines rechten Frontale; Schraffur: glatter Überlappungsbereich mit benachbarten Knochen; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M3051, MLU. GP2016.4).

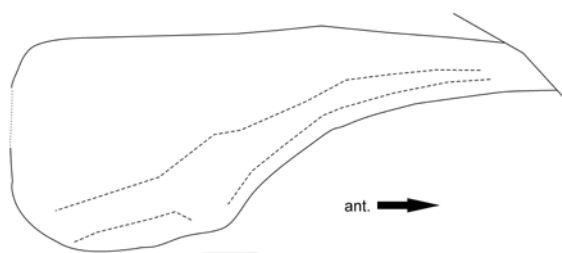


Abb. 14: Umriss eines rechten Dermosphenoticum mit Verlauf der Infraorbital-Linie und dem Abzweig der Postorbital-Linie; Zusammenzeichnung von Stück und Gegenstück; Maßstabsbalken 1 mm (ex-STSLö.1a,b, MLU. GP2016.20).

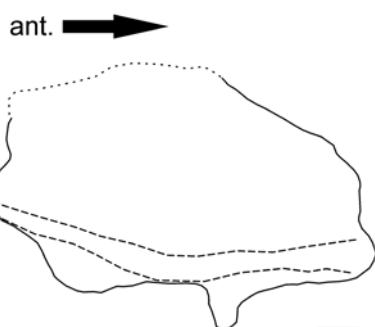


Abb. 15: Umriss eines rechten Dermopteroticum mit Postorbital-Linie; Lectotyp zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL; Maßstabsbalken 1 mm (GH-GIE1849.3).

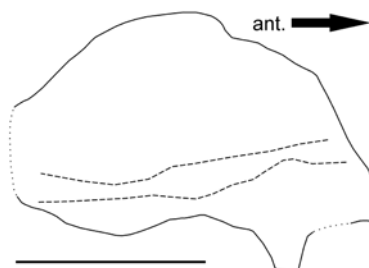


Abb. 16: Umriss eines rechten Dermopteroticum mit Postorbital-Linie; Maßstabsbalken 5 mm (ex-STSLö.21, MLU. GP2016.21).

Fünf- bis Sechsecken. Das **Nasale** (Na, Abb. 17) ist nur einmal und sehr schlecht erhalten. Es ist ein durchgespaltenener schmaler Knochen mit einer Längsfurche zu sehen, der nur aufgrund seiner Lage neben dem Postrostrale recht eindeutig als Na angesprochen werden kann. Aussparungen für Nasenöffnungen sind nicht erkennbar. Die

Länge des Na beträgt etwa die Hälfte derjenigen des Postrostrale. Es dürfte ventral etwa mit dem Unterrand des Postrostrale abschließen. Ein **Antorbital** konnte nicht gefunden werden. Es kann nur gemutmaßt werden, dass es in rein orbitaler Position sitzt und damit unbezahlt ist (Vergleich mit den übrigen Vertretern der *Elonichthyidae*;

SCHINDLER 1993a, SCHINDLER in POSCHMANN & SCHINDLER 2004, SCHINDLER 2006). Ein **Praemaxillare** wurde ebenfalls nicht gefunden. Der glatte, gerade und unbezahnte Ventralrand des Postrostrale spricht aber für das Vorhandensein dieses Knochens (vermutlich wie bei vielen Palaeonisci in Form eines paarigen Rostro-Praemaxillare im Sinne von GARDINER 1963).

#### Wangenregion

Das **Praeoperculum** (Pop, Abb. 18 und Abb. 19) besitzt einen schlanken Stiel und ein anterad verbreitertes Ende. Der Knickwinkel zwischen diesen Teilen schwankt zwischen  $140^\circ$  und  $150^\circ$  bei einem Median von  $145^\circ$ . Der Vorderrand ist gerade bis schwach konkav. Bei zwei Exemplaren konnte eine kleine konkave Einbuchtung am Anteroventralrand nachgewiesen werden (Abb. 19 sowie ex-STSLö.34, MLU.GP2016.22).

Von den **Suborbitalia** (Sbo, Abb. 18) liegen zwei neben dem Praeoperculum dislozierte, fast gleich große Elemente vor. Sie sind gerundet-rechteckig mit einer Anwachsline parallel zum Außenrand. Die Oberfläche ist glatt. Wahrschein-

lich handelt es sich um paarige Elemente des dorsalen Sbo-Anteils, wie sie ähnlich bei *Meisenheimichthys palatinus* (SCHINDLER) entwickelt sind (SCHINDLER 1993a: Abb. 1a). Der ventrale Teil könnte dementsprechend aus einem bisher nicht gefundenen singulären Element bestanden haben; die Sbo würden dann zusammen einen hochrechteckigen Kasten formen.

Das **posteriore Infraorbitale** (pInf, Abb. 20 und Abb. 21) ist ein gewinkelt bis rundliches Element. Es besitzt eine erhabene Leiste, die ca.  $90^\circ$  gewinkelt ist und die Infraorbital-Linie trägt. Bei großen Exemplaren befindet sich vor dieser Leiste eine glatte Knochenfläche, die vom anterioren Ende bis zum dorsalen Ende des Knochens reichen kann und dann dem pInf ein rundliches Aussehen verleiht (Abb. 20). Hinter der gewinkelten Leiste befindet sich ein stark skulpturiertes Feld mit radial verlaufenden Rippen und Kanälen, die posteriore Ausfransungen der Infraorbital-Linie überdecken. In mittlerer Knochenhöhe kann dieses halbmondförmige Feld eine rechteckige glatte Fläche aufweisen (Abb. 21), die auch bei *Meisenheimichthys palatinus* (SCHINDLER) vor-

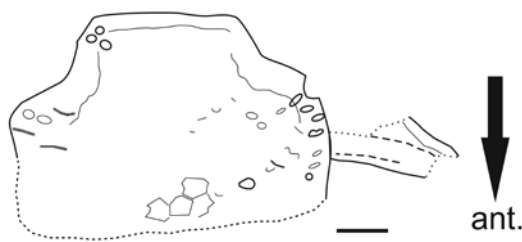


Abb. 17: Durchgespaltenes Postrostrale mit Noppen-Skulptur; im Bieungsbereich zum Kieferrand ist fünf- bis sechseckige Felderung zu erkennen; rechts oben ist eine Aussparung für die linke Nasenöffnung vorhanden; daneben liegt verdriftet das durchgespaltenes linke Nasale mit Supraorbital-Linie; Maßstabsbalken 1 mm (Aufsamm. GIEBEL, in derselben Handschrift wie die GIEBEL'schen Abbildungsoriginale als *Elonichthys laevis* GIEBEL beschriftet; ex-GHW2, GH-GIE1849.5).

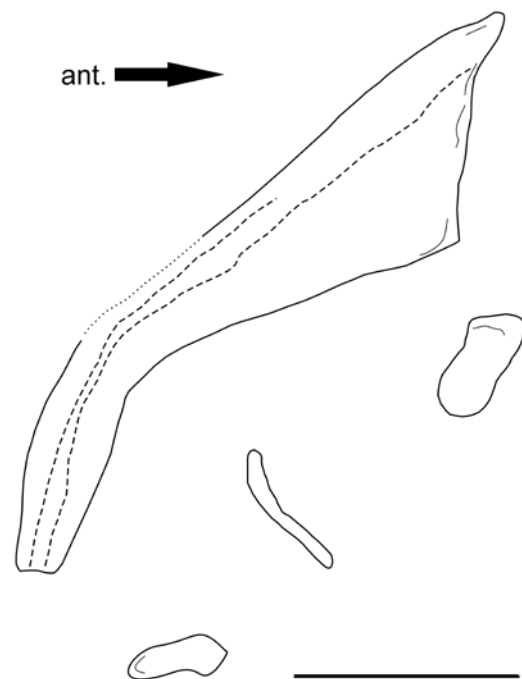


Abb. 18: Rechtes Praeoperculum mit der Operculomandibular-Linie und Anwachsline parallel zum Anteroventral-Rand; daneben zwei dislozierte Suborbitalia mit partiellen Anwachsline sowie ein Element des Scleroticalrings; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M2972, MLU.GP2016.8).

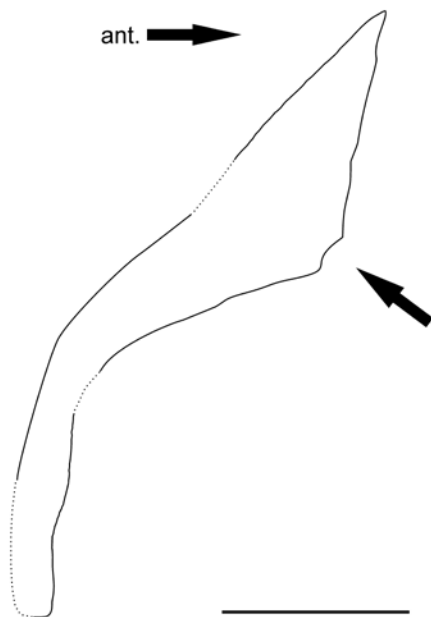


Abb. 19: Rechtes Praeoperculum mit Ausbuchtung am Anteroventralrand (Pfeil; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-MXII, MLU.GP2016.9).

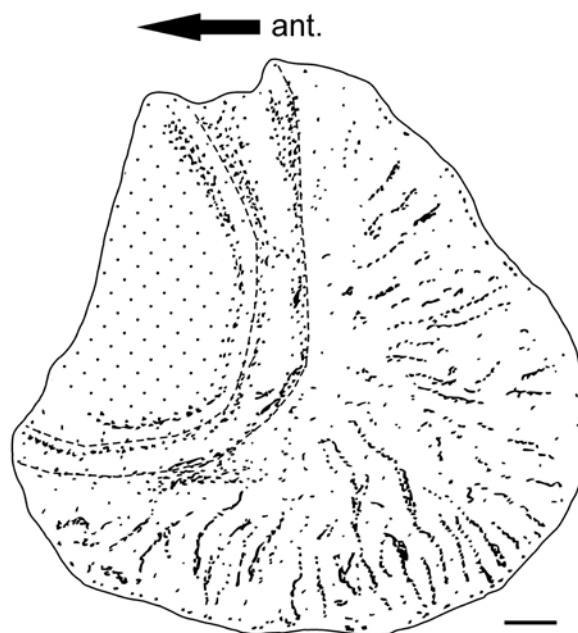


Abb. 20: Linkes posteriores Infraorbitale mit posterioren und ventralen Ausfransungen der Infraorbital-Linie; Maßstabsbalken 1 mm (Abb.-Original zu GIEBEL 1849, „*Palaeoniscus striolatus*“, GH-GIE1849.1).

handen ist (ex-GPIM-M.2771, heute Naturhistorisches Museum Mainz/Landessammlung für Naturkunde Rheinland-Pfalz). Bei kleineren Exemplaren sind Anwachslinien am Hinterrand des pInf vorhanden (ex-STLS-Lö.8, MLU.GP2016.24).

Ein **anteriores Infraorbitale** (aInf, Abb. 22) konnte nur einmal gefunden werden. Es handelt sich um einen länglichen Knochen, dessen posteriorer Rand etwa doppelt so hoch ist wie sein anteriorer Rand. Auf dem Knochen erhebt sich im posterioren Teil ein Wulst, unter dem die Infraorbital-Linie liegt. Im anterioren Knochenteil lassen sich in Fortsetzung des Wulstes drei porenartige Öffnungen feststellen, die zur Infraorbital-Linie gehören.

Das **Maxillare** (Max, Abb. 23, Abb. 24 und Abb. 25) ist selten vollständig überliefert. Eine Besonderheit ist ein anterodorsaler Vorsprung am Übergang Maxillarplatte zu Maxillarsplint, der das posteriore Infraorbitale unterlagert. Bei anderen Exemplaren ist weiterhin eine glatte Fläche erhalten, auf der das posteriore Infraorbitale auflagert. Das Längenverhältnis von Platte zu Splint reicht von 0,76 bis 1,09 mit einem Median von 0,9. Höhe zu Länge der Maxillarplatte schwankt zwischen 0,45 und 0,51 mit einem Schwerpunkt bei 0,45. Der Anstellwinkel der Platte beträgt 36°

bis 54°,  $m=45^\circ$ . Die Hauptfläche ist mit kurzen bis mittellangen Leisten skulpturiert. Lediglich der vorderste Teil sowie die Auflagefläche des Postorbitale sind glatt. LUND (1994) konnte über Modellversuche nachweisen, dass solche Leisten bei Actinopterygiern zur Ableitung des Kau-drucks dienen. Die Bezahnung ist deutlich heterodont. Teilweise sind bis zu drei verschiedene Zahngrößen feststellbar. Die kleinsten Zähne sitzen außen und entwickeln sich scheinbar aus der narbigen Skulptur des Kiefferrandes. Dahinter folgen mittelgroße Zähne, die weiter gesetzt sind. An der Innenkante des Max stehen vereinzelt noch größere Fangzähne (Abb. 24). Dieser heterodonte Bezahnungstyp ist von einigen paläozoischen Actinopterygiern bekannt (SCHINDLER 1993: Fig. 1; POPLIN & HEYLER 1993: Taf. 1.1 u.v.a.). Die Außenseiten der Zähne des Maxillare und des Dentale sind mit einem Muster aus mikroskopisch kleinen spindelförmigen Erhebungen versehen, die alternierende diagonale Reihen bilden und dicht an dicht sitzen (Abb. 26). Ein ähnliches Muster fand RICHTER (1983) bei Palaeonisci-Zähnen aus dem Oberperm von Brasilien.

Ein Element eines **Scleroticarings** (Scr, Abb. 18) konnte bei einem teilarthikulierten Individuum nachgewiesen werden. Es handelt sich um eine



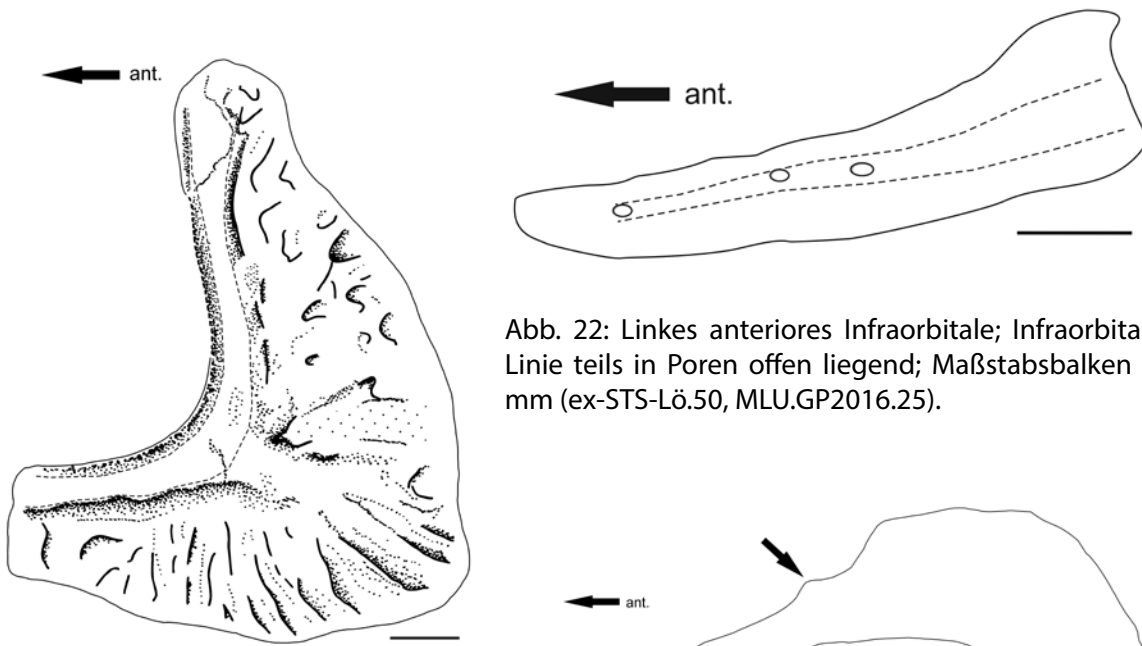


Abb. 22: Linkes anteriores Infraorbitale; Infraorbital-Linie teils in Poren offen liegend; Maßstabsbalken 1 mm (ex-ST5-Lö.50, MLU.GP2016.25).

Abb. 21: Rechtes posteriores Infraorbitale; im hinteren mittleren Teil ist ein glattes rechteckiges Feld entwickelt; die Infraorbital-Linie liegt unter einem erhöhten Knochenwulst, posterior und ventral der Sinneslinie sind Ausfransungen sichtbar; Maßstabsbalken 1 mm (ex-ST5-Lö.9, MLU.GP2016.23).

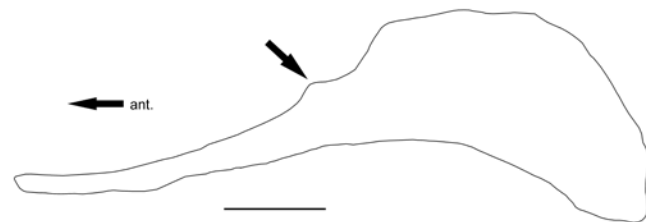


Abb. 23: Umriss eines rechten Maxillare; Pfeil weist auf Vorsprung am Anterodorsalrand hin; Maßstabsbalken 5 mm (ex-ST5-Lö.42, MLU.GP2016.26).

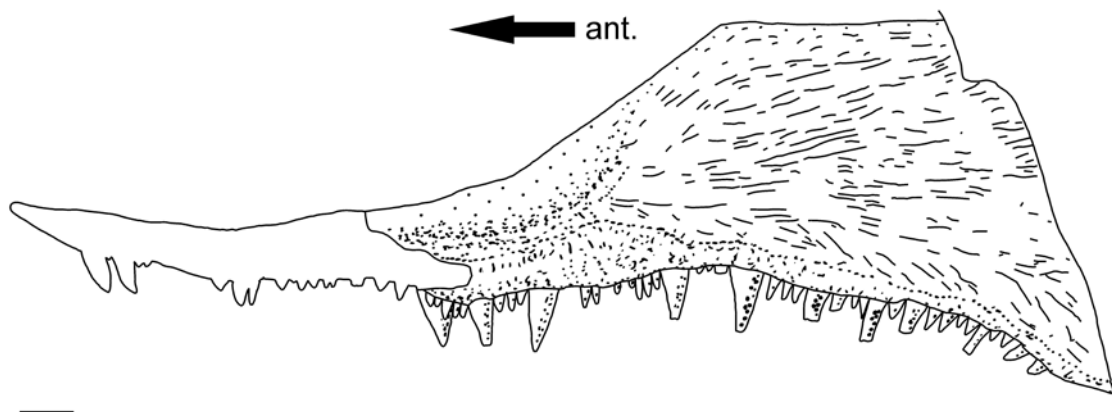


Abb. 24: Linkes Maxillare mit ausgeprägter heterodonter Bezahnung und langen Skulpturleisten; am Übergang Maxillarplatte zu -spline ist eine gebogene glatte Fläche entwickelt; vorderer Maxillarspline ist nur im Abdruck erhalten; Lectotyp zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL; Maßstabsbalken 1 mm; (GH-GIE1849.3).

schwach gebogene Spange, die etwa die Länge des Vorderrandes des Praeoperculum besitzt. Es dürften – wie bei allen Actinopterygii – vier solcher Elemente vorhanden gewesen sein (ROSEN et al. 1981).

Auf ein **Antoperculum** (Antop) kann rückgeschlossen werden über Aussparungen am Vorderrand des Operculums (Abb. 27 und Abb. 28; vgl. auch Diskussion Dermohyale versus Antop in GARDINER et al. 2005). Es erreicht wahrscheinlich bis  $\frac{1}{2}$  Opercularlänge. Da es nur indirekt nachweisbar ist, wurde es nicht in der Rekonstruktion (Abb. 3) verwendet.

#### Opercularregion einschließlich Branchiostegal- und Gularplatten

Das **Operculum** (Op, Abb. 27, Abb. 28 und Abb. 29) ist ontogenetisch etwas variabel. Es besitzt häufig die Form eines Parallelogramms, das anterodorsal zu einer Spitze ausgezogen ist und anteroventral eine Aussparung für das ventrale akzessorische Op besitzt (Abb. 27). Anterodorsal ist ebenfalls manchmal eine Aussparung für das Antoperculum sichtbar (Abb. 28). Das Verhältnis Höhe zu Länge des Op schwankt zwischen 1,9 und 2,34, Median = 2,05; damit ist es ungefähr doppelt so hoch wie breit. Anwachslinien parallel zum Außenrand sind meist gut sichtbar und dann dicht gedrängt (z.B. Abb. 28), werden mit zunehmender Größe aber tendenziell schwächer. Die Artikulationskante zum Suboperculum wird mit zunehmender Größe tendenziell breiter (z.B. Abb. 29).

Das **Suboperculum** (Sop, Abb. 30) ist ziemlich quadratisch. Der Dorsalrand und der anteriore Rand sind meist konkav, der Ventralrand und der posteriore Rand konvex geformt. Ein anterad zum Knochenzentrum gelegener Bereich zeigt deutlich grubchenförmige Skulptur. Anwachslinien sind relativ weit gesetzt, drängen sich aber am Außenrand.

Das Verhältnis der Höhe von Operculum zu Höhe Suboperculum kann mangels Fundmaterial, das beide Knochen enthält, nicht festgelegt werden; da das Operculum aber hoch-rechteckig ist und das Suboperculum quadratisch, ist das Verhältnis immer  $>1$ .

Das **ventrale akzessorische Operculum** (vaOp, Abb. 31) konnte bei zwei teil- bis disartikulierten Funden nachgewiesen werden. Es handelt sich um einen dreieckigen bzw. annähernd dreieckigen Knochen. Teils zeigt er Anwachslinien parallel zum posterioren und ventralen Rand sowie Grubensculptur (Abb. 31). Geht man von der Aussparung am Anteroventralrand des Operculums aus, so erreicht das vaOp dorsal bis  $\frac{1}{4}$  der Höhe des Operculums und posterad bis etwas mehr als halbe Opercularbreite.

Von den **Branchiostegalstrahlen** (Br, Abb. 32 und Abb. 33) ist der direkt an das Suboperculum anschließende Strahl von Bedeutung (Br1, Abb. 32). Er fällt dadurch auf, dass er fast die Höhe des Suboperculum erreicht, deutliche Anwachslinien besitzt und ebenfalls Grubensculptur zeigt. Die übrigen Strahlen sind wesentlich niedriger

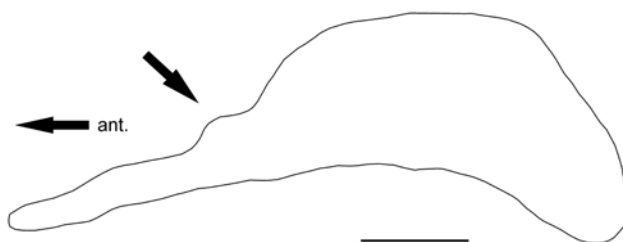


Abb. 25: Umriss eines linken Maxillare; Pfeil weist auf Vorsprung am Anterodorsalrand hin; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M2987, MLU.GP2016.10).

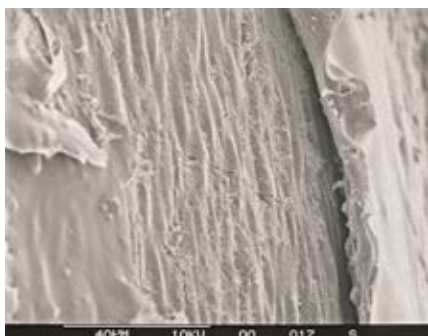


Abb. 26: Diagonal angeordnete linsenförmige Skulptur auf einem konischen Fangzahn; REM-Aufnahme (ex-GPIM-M2972, MLU.GP2016.18).

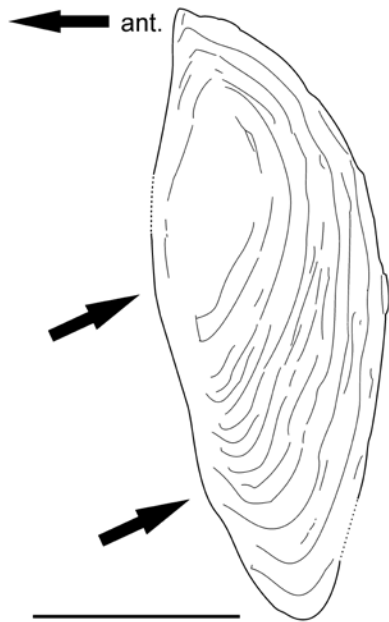


Abb. 27: Aufgespaltenes linkes Operculum mit intensiven Anwachslineien; Knicke am Vorderrand (Pfeile: weisen auf Aussparungen für ein dorsales Antoperculum und ein ventrales akzessorisches Operculum hin; Maßstabsbalken 5 mm (ex-STSLö.39, MLU.GP2016.27).



Abb. 28: Aufgespaltenes rechtes Operculum mit Anwachslineien und geringer Grubenskulptur; der Vorderrand weist eine Aussparung für ein Antoperculum auf, der schmale Unter- rand deutet auf ein ventrales akzessorisches Operculum hin; Maßstabsbalken 1 mm (ex-STSLö.36b, MLU.GP2016.28).

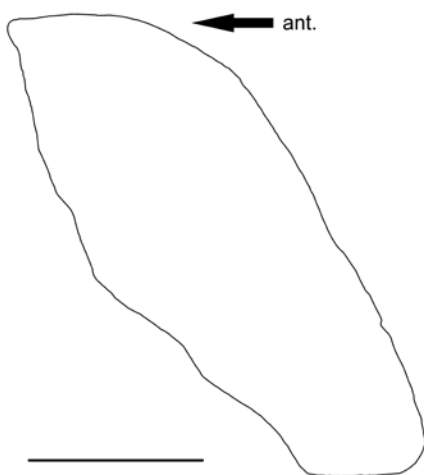


Abb. 29: Umriss eines linkes Operculum; der schmale Unter- rand und ein Knick der anterioren Kante weisen auf ein ventrales akzessorisches Operculum hin; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-MXV, MLU.GP2016.11).

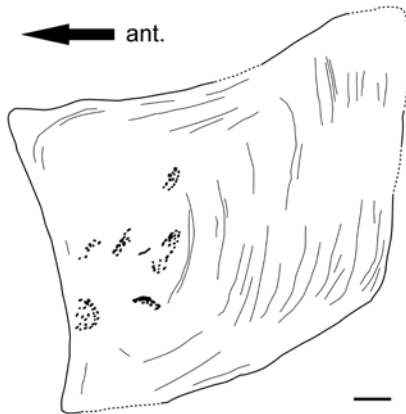


Abb. 30: Linkes Suboperculum mit Anwachsli-  
nien und Grubensculpatur; Maßstabsbalken  
1 mm (Aufsammlung GIEBEL, ex-GH-W1, GH-  
GIE1849.4).

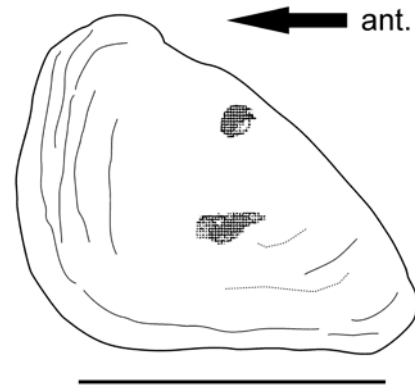


Abb. 31: Linkes ventrales akzessorisches Oper-  
culum mit Anwachsli-  
nien und Grubensculpatur; Maßstabsbalken 1 mm (ex-STS-Lö.27,  
MLU.GP2016.29).

und meist keiner eindeutigen Position zuordenbar (Abb. 33). Die Gesamtzahl der Br ist mangels artikulierter Individuen nicht ermittelbar.

Eine **mediane Gularplatte** (mG) ist nur einmal überliefert (Abb. 34). Sie besitzt Tropfenform. Beide Vorderränder sind leicht abgeschrägt, hier überlappen die lateralen Gularplatten. Am Hinterende sind wenige Anwachsli-  
nien sichtbar.

Die paarige **laterale Gularplatte** (Abb. 35 und Abb. 36) ist bei zwei teilartikulierten Individuen überliefert. Sie besitzt eine leicht gebogene Außenkante, die am Vorderrand des Dentale anliegt. Im 120°-Winkel dazu steht posteromesial die zweite gerade Knochen-  
seite. Die mit einer mehr oder weniger auffälligen Einbuchtung für die Aufnahme der medianen Gularplatte versehene Mediankante bildet die dritte Seite des Knochens.

#### Dermalknochen des Unterkiefers

Das **Dentale** (Dent, Abb. 37 und Abb. 38) ist mit einem Längen/Höhen-Verhältnis von 5,1-6,6 (Median = 6,5) recht schlank. Es besitzt eine Skulptur aus meist unverzweigten Leisten mit Grat (Abb. 37). Die Länge der Leisten kann 1/5 der Dentallänge erreichen (Abb. 37). Die Bezahnung (Abb. 37 und Abb. 38) unterscheidet sich nicht von der des Maxillare. Die Operculomandibular-Linie setzt etwa in der Hälfte des Dent an dessen Ventralseite aus. Wahrscheinlich setzt sie hier auf das nicht erhaltene **Angulare** über. Am Posterodorsalende des Knochens befindet sich eine kleine Erhöhung (Abb. 37 und Abb. 38). Sie weist eine kleine konkave Einbuchtung auf. Wahrscheinlich handelt es sich bei der Erhöhung

um das mit dem Dent verwachsene **Articulare** (Art) (vgl. GARDINER 1984: Abb. 90 und 94). Die Einbuchtung dürfte der Artikulation mit dem Quadratum dienen.

Der einzige weitere überlieferte Knochen des Unterkiefers ist das **Dentalospleniale** (Dspl, Abb. 39). Es besteht aus einem posterior gerundeten länglichen Knochen. Erhalten ist die dem Dentale zugewandte Seite. Am Dorsalrand sind wenige stumpfkegelige Zähnnchen feststellbar. Darunter befindet sich eine hervorstehende Leiste, die über die gesamte Länge des Knochens verläuft. Ansonsten ist das Dspl glatt.

#### Visceralskelett

Ein **Palatoquadratum** ist nur als abgebrochener Rest an einer halben Gaumenplatte (s. dort) erhalten, sodass über die Form nichts ausgesagt werden kann. Das **Hyomandibulare** (Hym, Abb. 40; STAMBERG 2010: Fig. 4b) besteht aus einem kräftig ausgebildeten stabförmigen Knochen. Es besitzt etwas unterhalb der Knochenmitte einen leichten Knick. Die größte Länge (drei Fünftel) des Knochens liegt oberhalb des Knicks. Posterad zur Knickstelle sitzt ein deutlich ausgebildeter processus opercularis. Die Oberfläche des Knochens besitzt mehrere in Längsrichtung verlaufende Furchen. Aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes (beim Spalten durchgerissene Stücke) können keine Nervenöffnungen ausgemacht werden. Das dorsale und das ventrale Ende des Knochens zeigen teilweise Anwachsli-  
nien senkrecht zur Längsachse. Der Knickwinkel beträgt 158° bis 160° (drei Exemplare) und nicht 145°, wie bei STAMBERG (2010: 158) angegeben.

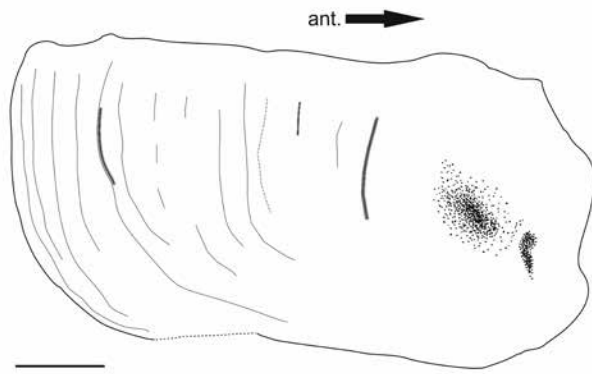


Abb. 32: Rechter 1. Branchiostegalstrahl mit Anwachslineien und Grubenskulptur; Maßstabsbalken 1 mm (ex-ST5-Lö.10, MLU.GP2016.30).

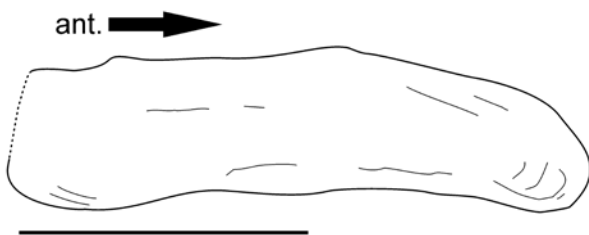


Abb. 33: Einer der oberen Branchiostegalstrahlen mit Anwachslineien; Maßstabsbalken 5 mm (ex-ST5-Lö.27, MLU.GP2016.29).

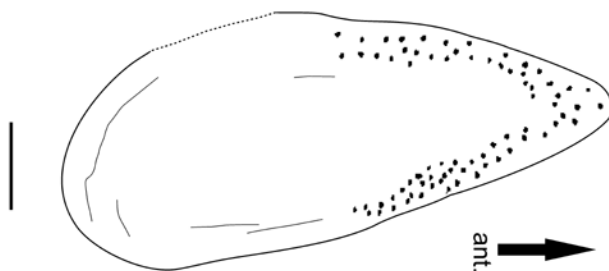


Abb. 34: Mediane Gularplatte mit wenigen Anwachslineien; Maßstabsbalken 1 mm (Abb.-Original zu „*Palaeoniscus striolatus*“, GIEBEL in GERMAR 1849, GH-GIE1849.1).

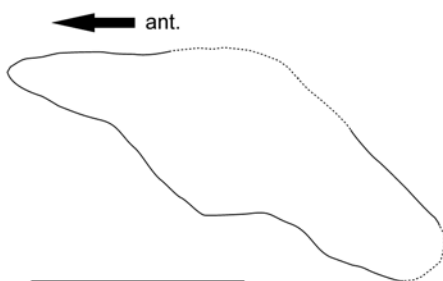


Abb. 35: Linke (?) laterale Gularplatte; Maßstabsbalken 5 mm (ex-ST5-Lö.27, MLU.GP2016.29).

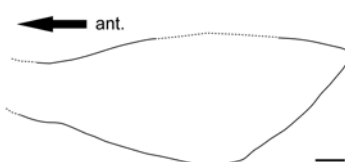


Abb. 36: Linke laterale Gularplatte von dorsal; Maßstabsbalken 1 mm (Abb.-Original zu „*Palaeoniscus striolatus*“, GIEBEL in GERMAR 1849, GH-GIE1849.1).

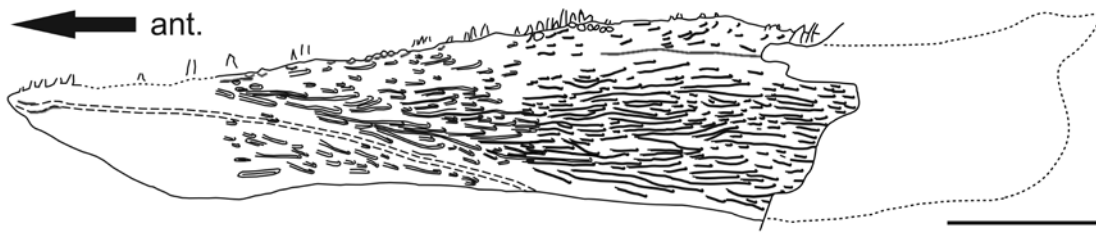


Abb. 37: Linkes Dentale mit Articulare; Skulptur aus langen Leisten; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M2995, MLU.GP2016.12).



Abb. 38: Umriss eines rechten Dentale mit Artikulare; Lectotyp zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL; Maßstabsbalken 1 mm (GH-GIE1849.3).

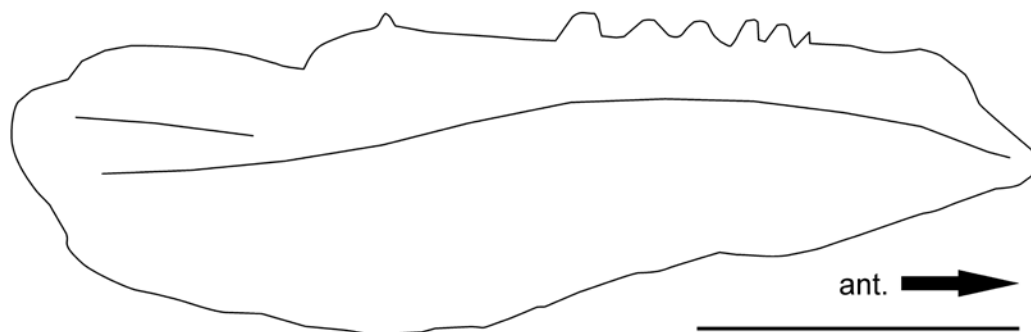


Abb. 39: Rechtes Dentalospleniale von innen; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M3047, MLU.GP2016.13).

Sehr wahrscheinlich liegt weiterhin ein **Ceratohyale** vor (Cth, Abb. 41). Es besteht aus einem kurzen, gedrungenen Knochen, dessen Lateralseite eine Furche und Vertiefung für die efferente Hyoid-Arterie aufweist (vgl. GARDINER 1984: Abb.106).

Des Weiteren findet man nicht selten stabförmige Knochen, die zu den **Ceratobranchialia** (Ctb) oder **Epibranchialia** (Epb) gehören. Sie sind wegen ihrer schlechten Erhaltung nicht eindeutig zuordenbar (Abb. 42).

#### Schultergürtel

Das **Suprascapulare** (Abb. 43) ist nur zwei-

mal erhalten. Es ist gerundet-trapezförmig und beinhaltet die Postorbital-Sinneslinie (pol, Abb. 43). Die Außenseite ist mit Leisten parallel zur Posterodorsalkante skulpturiert (ex-GH-W2, GH-GIE1849.5). Die Innenseite zeigt einen erhabenen vortretenden Wulst über der Postorbitallinie. Das Höhen-/Breiten-Verhältnis beträgt 1,5 und 1,8.

Ein **Praesupracleithrum** (PrScl, Abb. 44) konnte nur einmal mit Sicherheit nachgewiesen werden. Es handelt sich um ein rundliches Element mit Anwachslineien und Skulptur aus Noppen, wie sie typischerweise auch die Knochen der Opercularregion zeigen.

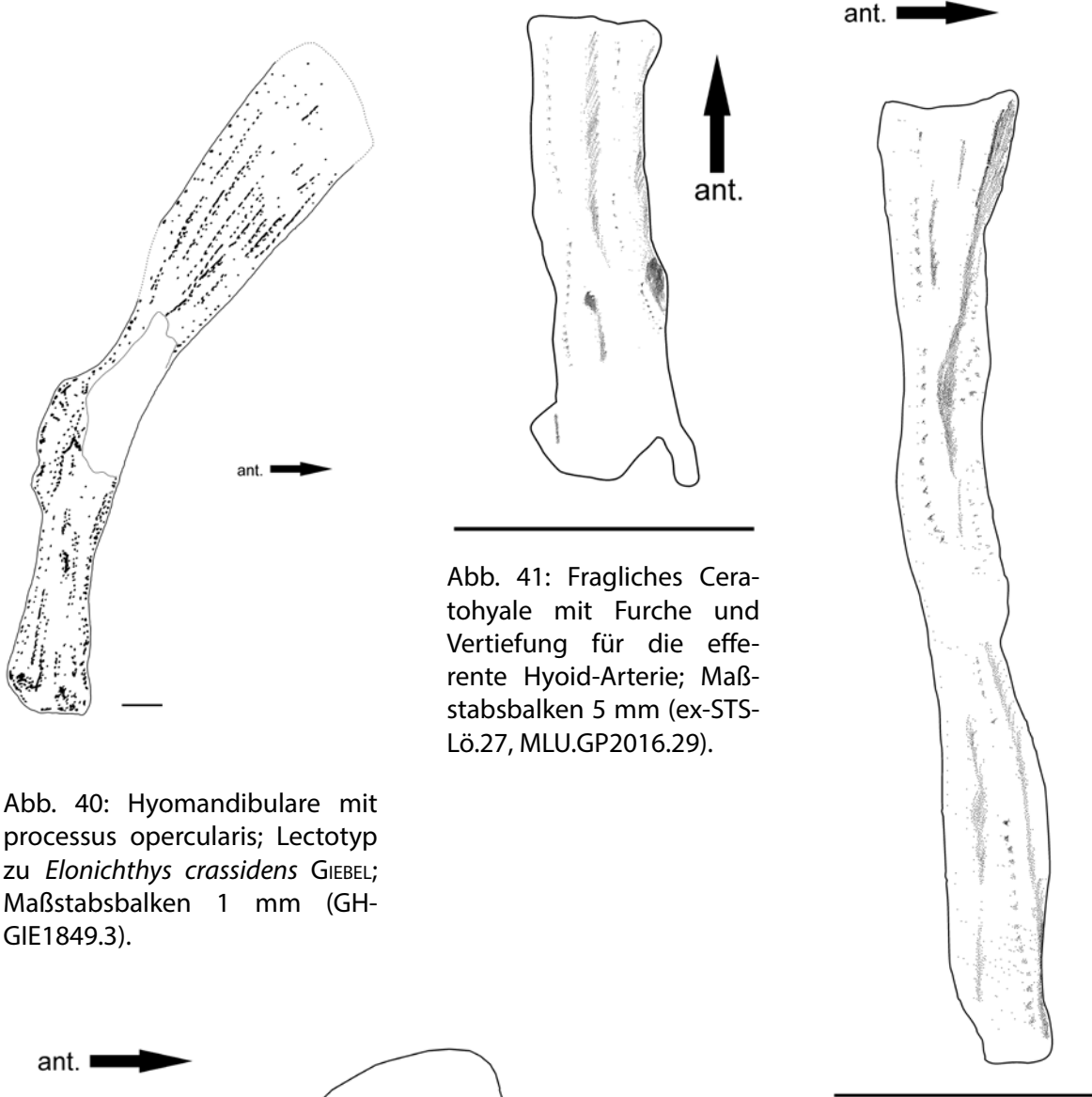


Abb. 40: Hyomandibulare mit processus opercularis; Lectotyp zu *Elonichthys crassidens* GIEBEL; Maßstabsbalken 1 mm (GH-GIE1849.3).

Abb. 41: Fragliches Ceratohyale mit Furche und Vertiefung für die efferente Hyoid-Arterie; Maßstabsbalken 5 mm (ex-STS-Lö.27, MLU.GP2016.29).

Abb. 42: Fragliches Epibranchiale; Maßstabsbalken 5 mm (ex-STS-Lö.27, MLU.GP2016.29).

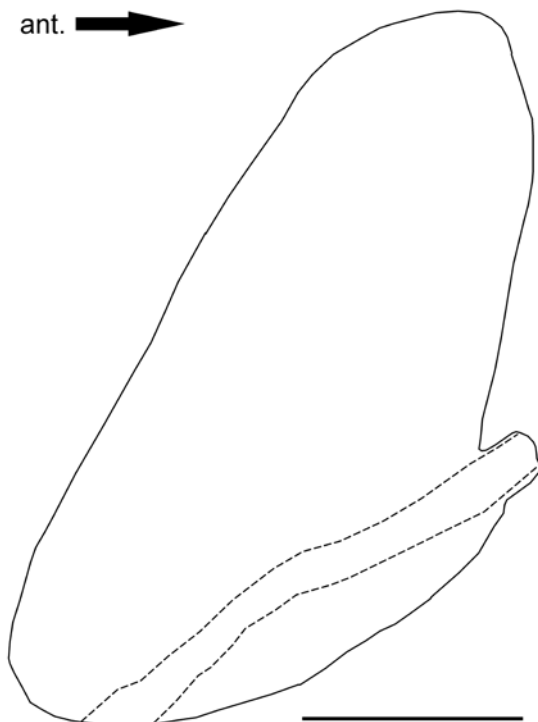


Abb. 43: Linkes Suprascapulare von innen mit Postorbital-Linie; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M2998, MLU.GP2016.7).

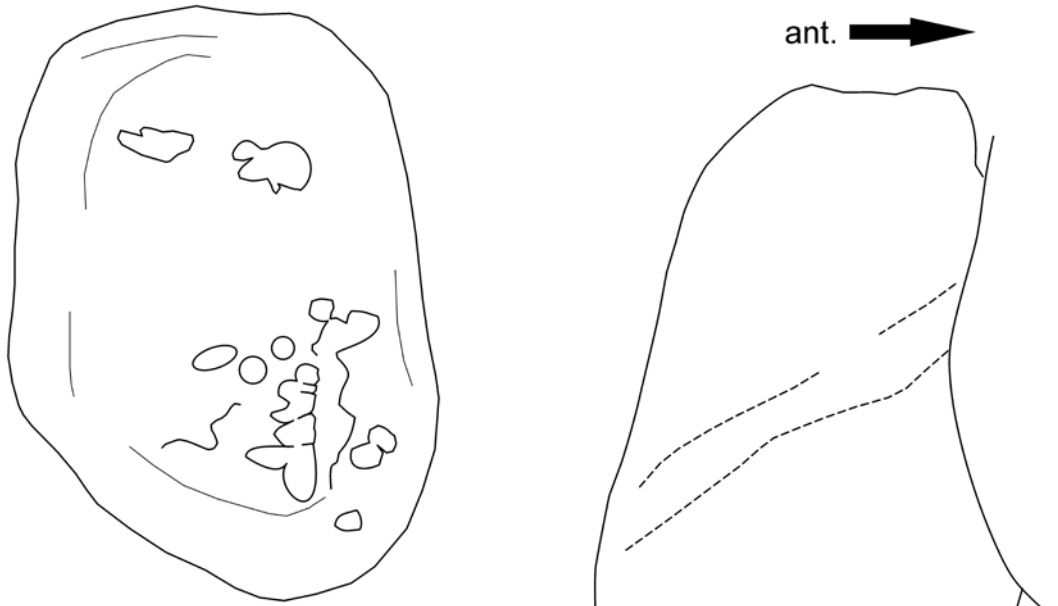


Abb. 44: Rechtes oder linkes Praesupracleithrum mit Anwachslinien und Skulptur aus Noppen; Maßstabsbalken 5 mm (ex-GPIM-M3045b, MLU.GP2016.15).

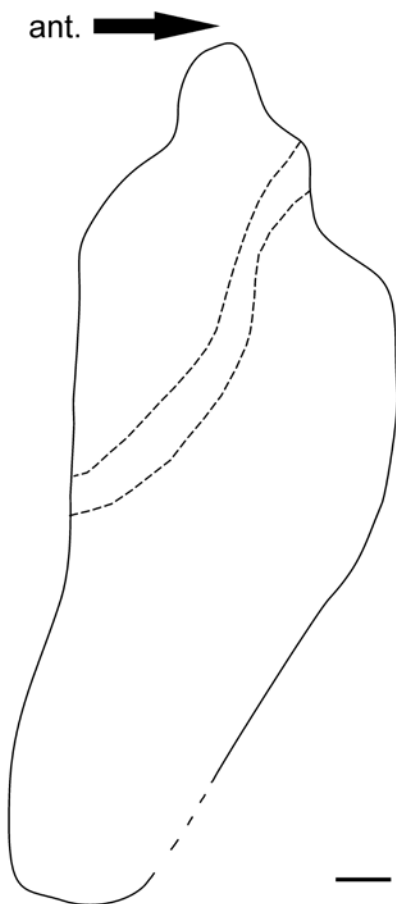


Abb. 46: Rechtes Supracleithrum mit Postorbital-Linie und deutlichem dorsalem Fortsatz; Fundstelle Moosbach bei Ilmenau/Thüringen; Maßstabsbalken 1 mm (SBF ohne Nummer).

Abb. 45: Linkes Supracleithrum von innen mit Postorbital-Linie und angedeutetem dorsalem Fortsatz; Maßstabsbalken 1 mm (Abb.-Original zu „*Palaeoniscus striolatus*“, GIEBEL in GERMAR 1849, GH-GIE1849.1).



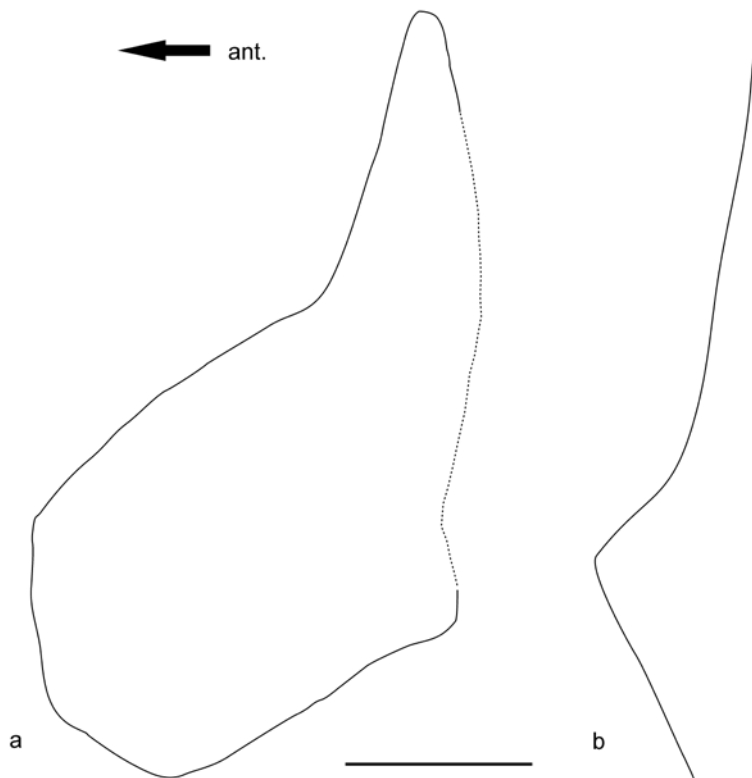


Abb. 47: Cleithrum zweier Individuen; Maßstabsbalken 5 mm  
 a: Umriss eines linken Cleithrum (Aufsammlung GIEBEL, ex-GH-W1, GH-GIE1849.4;  
 b: Querschnitt eines räumlich erhaltenen linken Cleithrum (ex-GPIM-M3057, MLU.GP2016.16).

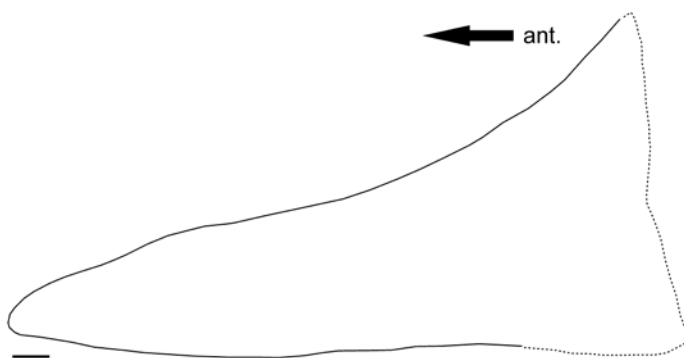


Abb. 48: Linke Clavicula; Maßstabsbalken 1 mm (Aufsammlung GIEBEL, ex-GH-W1, GH-GIE1849.4).

Ein **Supracleithrum** (Scl, Abb. 45 und Abb. 46) ist ebenfalls nur einmal vorhanden. Der Knochen ist hoch, das untere Ende relativ spitz auslaufend, das obere Ende posterad verbreitert. Hier setzt die Postorbitallinie mit einem sinusförmigen Schwung vom Suprascapulare über das Scl auf die Seitenlinie über. An Skulpturelementen sind auf dem durchgerissenen Knochen nur zwei lange Leisten parallel zum Hinterrand sichtbar. Ventral erreicht der Knochen die Unterkante des Operculum, eventuell reicht er noch leicht darüber hinaus (Abb. 3). Die Neigung des Scl zur Körperachse (in der Rekonstruktion) beträgt  $63^\circ$ .

Das **Cleithrum** (Cl, Abb. 47) ist häufig überliefert. Es weist einen spitz zulaufenden Dorsalteil und einen breiten Ventralteil auf. Der dorsale Ast

besitzt eine Verstärkung mit vorgelagerter Rinne. Der Ventralteil ist parallel zur Körperachse gekantet (Querschnitt in Abb. 47b). Skulptur ist nur in Form von wenigen Anwachslineien in der Nähe der Außenkanten erhalten, da die Knochen fast immer durchgerissen sind.

Die **Clavicula** (Cla, Abb. 48) ist selten überliefert. Es handelt sich um ein spitz-zungenförmiges Element, das parallel zur Körperachse stark gewölbt ist. Die Skulptur ist wiederum nicht überliefert.

Ein **Postcleithrum** konnte nicht nachgewiesen werden. Allerdings ist der sichere Nachweis auch nur bei artikulierter Erhaltung möglich, die am locus typicus aber nicht gegeben ist.

### Postcraniales Skelett

Es sind nur Aussagen anhand zweier teilartikulierter Skelette aus der Typusregion möglich. Die allgemeine Gestalt und die Form der Flossen entsprechen dem Grundtyp, wie er in der Familiendefinition weiter oben beschrieben wurde. Neben dem Vorderrand der Pectoralis ist derjenige der Dorsalis gezähnt. Die Schuppenformel (vgl. Blot 1966) konnte nur an einem juvenilen Individuum von ca. 4 cm Gesamtlänge ermittelt werden (ex-GH-W3/4, GH-GIE1849.6a, 6b); sie ist mit Vorbehalt zu betrachten, da das Skelett auf zwei tektonisch versetzten Platten verteilt und zudem ab der Körpermitte nach hinten von ventral erhalten ist:

26	-----46-50
11-15	20-24 41-45

Die Schuppenskulptur entspricht Typ 1 (Definition in Tab. 3; Abb. 49).

### 4. Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen

### hungen

Das Taxon *Elonichthys* GIEBEL nimmt in manchen taxonomischen Konzepten der niederen Actinopterygier eine Schlüsselposition ein (vgl. KAZANTSEVA-SELEZNEVA 1977, 1980). Die hier vorgelegte erste Schädelrekonstruktion ist daher wichtig für eine m.E. erforderliche Neubewertung. Das betrifft folgende Taxa dieses Verwandtschaftskreises:

- *Elonichthyidae* ALDINGER emend. SCHINDLER in POSCHMANN & SCHINDLER 2004
- *Elonichthys* GIEBEL emend. SCHINDLER, diese Arbeit
- *Rhabdolepis* TROSCHER emend. GARDINER 1963
- *Meisenheimichthys* SCHINDLER in POSCHMANN & SCHINDLER, 2004

Da etliche Arten dieser höheren Taxa betroffen sind, soll eine phylogenetische Analyse der *Elonichthyidae* und ihrer Stellung innerhalb der basalen Actinopterygier erst nach Revision zweier weiterer Arten erstellt werden (s. Kapitel 6; SCHINDLER in Vorb.). An dieser Stelle präsentiere ich lediglich eine Tabelle mit dem taxonomischen Status der Arten, die bisher der Familie *Elonichthyidae* bzw. *Rhabdolepididae* zugeordnet wurden (An-

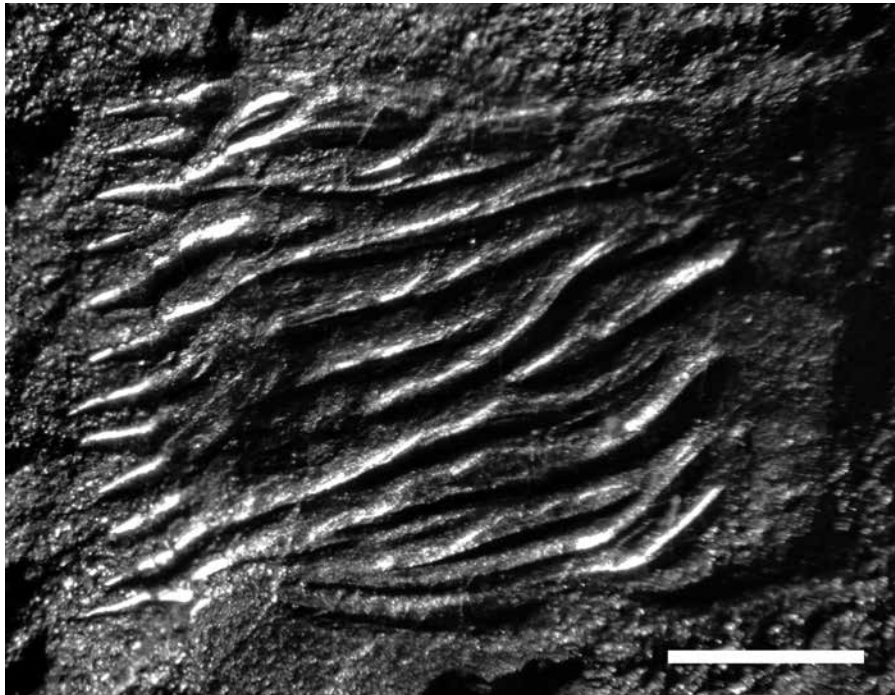


Abb. 49: Schuppe der rechten Flanke mit diagonalen sowie parallel zur Unterkante verlaufenden Leisten mit Schmelzgrat; diese enden an der Hinterkante als Zähnelungen; Maßstabsbalken 1 mm (ex-GPIM-M2977, MLU.GP2017.2).

lage 1). Wie schon aus Kapitel 3 hervorgeht, ist derzeit eine Einstufung in eine Ordnung innerhalb der Palaeonisci nicht möglich. Die bisherige Ordnung *Elonichthyiformes* (KAZANTSEVA-SELEZNEVA 1977) und die Unterordnung *Elonichthyoidei* (KAZANTSEVA-SELEZNEVA 1980) basieren i.W. auf nicht zu den *Elonichthyidae* gehörenden Arten und sind daher nicht aufrecht zu halten.

### 5. Ökologische Aspekte

#### 5.1 Autökologie

*Elonichthys germari* ist anhand seiner Zähne als räuberischer Fisch einzustufen. Wahrscheinlich war er wie die übrigen Vertreter der Familie *Elonichthyidae* piscivor. Darauf deuten auch kleine zylindrische Koprolithen in der Fundschicht hin, die Actinopterygier-Schuppen enthalten. Ähnliche Koprolithen sind in den Fundschichten anderer *Elonichthyiden*-Vertreter häufig und diesen sehr wahrscheinlich zuzuordnen (SCHINDLER 2007). Weiterhin ist davon auszugehen, dass juve-

nile Vertreter der Art von kleinerer Beute (Invertebraten) lebten.

#### 5.2 Synökologie

Mit *Elonichthys* treten auf denselben Handstücken des Silt- bis Tonsteins gemeinsam auf (SCHINDLER 2009):

- Ostracoden
- Bivalven
- Xenacanthodier
- Hybodontier
- Amblypteriden
- Acanthodier
- Osteolepididen
- Amphibien

Dazu kommen im „Oberen Muschelschiefer“ der Wettin-Subformation allgemein *Conchostraken* und ein *Xiphosuride* (SCHNEIDER et al. 1984). Die Assoziation spricht für einen bis zum Grund gut belüfteten See als Ablagerungsort des „Oberen Muschelschiefers“. Mangelnde Artikulation der Wirbeltiere deutet auf flaches Gewässer hin.

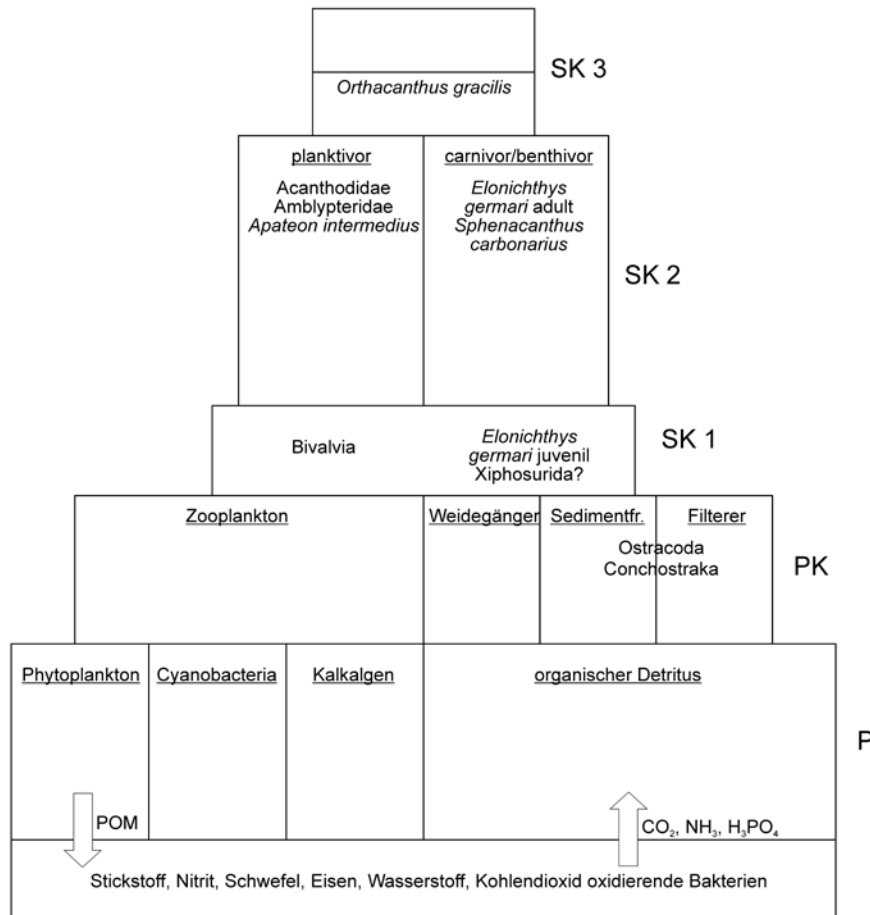


Abb. 50: Nahrungspyramide des Oberen Muschelschiefers der Wettin-Subformation (nach Daten aus SCHNEIDER et al. 1984 und SCHINDLER 2009; P = Produzenten, PK = Primärkonsumenten, SK = Sekundärkonsumenten).

Die Anwesenheit vieler eingespülter Pflanzenreste (Equisetophyten, Farnlaubartige, Coniferales, andere Samenpflanzen) sowie eingespülter/eingewehter Insektenreste spricht für Strömungen mit Transport allochthoner Elemente aus einem nahen meso- bis hygrophilen Uferbereich. Das entspricht auch dem gemischt fluviatil-lakustrinpalustrinen Ablagerungsmodell von SCHNEIDER et al. (2014) für die Wettin-Subformation insgesamt. Aus der Fossilassoziaton lässt sich eine Nahrungspyramide rekonstruieren (Abb. 50). Ausgewachsene *Elonichthyiden* stehen dabei auf der Ebene der Sekundärkonsumenten zweiter Ordnung. Juvenile *Elonichthyiden* könnten – wie für verschiedene Arten im Saar-Nahe-Becken nachgewiesen (SCHINDLER 2007) – Opfer adulter Exemplare geworden sein; kleine zylindrische Koprolithen ohne Spiraldrehung (d.h. nicht von Selachiern) mit Schuppen deuten darauf hin. Juvenile Exemplare gehören daher auf die Ebene der Sekundärkonsumenten erster Ordnung. Wie ein größerer Koprolith mit vielen Schuppen zeigt, wurden die *Elonichthyiden* aber auch zur Beute größerer Xenacanthodier.

## 6. Ausblick

Gegenüber der Erstbeschreibung in GIEBEL (1848), der erweiterten Beschreibung durch GIEBEL in GERMAR (1849) sowie den Ergänzungen durch TRAQUAIR (1877), WOODWARD (1891), ALDINGER (1937), GARDINER (1963) sowie STAMBERG (2010) konnten deutlich mehr Knochen dokumentiert, der Schädel rekonstruiert und eine erweiterte Definition sowohl der Gattung *Elonichthys* als auch der Typusart *Elonichthys germari* GIEBEL erstellt werden. Verbleibende Unsicherheiten liegen in einer evtl. nicht erkannten höheren Diversität der Taxa an dieser Fundstelle.

Wie in Kapitel 4 erwähnt, stehen noch zwei weitere Arten der *Elonichthyidae* zur Revision an:

- *Elonichthys fritschi* FRIEDRICH: Unterperm des SW‘ Saale-Beckens; hierzu gehört inzwischen auch das von SCHINDLER (2007) zu *Elonichthys eupterygius* (AGASSIZ) gestellte Material aus dem Unterperm des Saar-Nahe-Beckens, da STAMBERG (2010) feststellte, dass die Art *eupterygius* ein jüngerer Synonym von *Rhabdolepis macropterus* ist.
- *Rhabdolepis macropterus* (BRONN): Eigene Untersuchungen am Typusmaterial sowie an weiteren Exemplaren in diversen Sammlungen ergaben, dass die Schädelrekonstruktion von

GARDINER (1963: Fig. 9) und GARDINER & SCHAEFFER (1989: Fig. 3E) revisionsbedürftig ist.

Beide Revisionen sollen in Kürze angegangen werden.

## Extended english summary

An emended diagnosis of the family *Elonichthyidae* ALDINGER has been presented by SCHINDLER (in POSCHMANN & SCHINDLER 2004). This definition should be corrected in one point: Within one genus, the dermosphenotic anteriorly does not reaches the nasal (*Meisenheimichthys*), but within other genera (*Elonichthys*, *Rhabdolepis*) the nasal is contacted.

To this family belong only three genera: *Elonichthys* GIEBEL, 1848, *Rhabdolepis* TROSCHEL, 1857 and *Meisenheimichthys* SCHINDLER in POSCHMANN & SCHINDLER, 2004. The majority of species formerly positioned within the *Elonichthyidae* belongs to other families (see attachment 1).

Emended diagnosis of genus *Elonichthys* GIEBEL

Posterior skull roof at one species narrower, otherwise of same width as anterior part; frontal doesn't border the orbita; ratio of length of frontal to length of parietal lies between 1.77 and 2.62; ratio of length of frontal+parietal to greatest width of the median skull roof lies between 1.48 and 1.86; skull roof sculptured with tubercles and short striae, partly decorated with ganoin ridges; dermosphenotic mostly much longer than dermopterotic; dermosphenotic and dermopterotic together form a box or a more differentiated element; dermosphenotic possesses a poorly to clearly developed ventral branch; dermosphenotic contacts the nasal; position of the border dermosphenotic/dermopterotic is level or slightly anterad to the border frontal/parietal; shape of postrostral fluctuates between roundish elongated and roundish short; in one species, the nasal equals the postrostral, otherwise it is significantly shorter regarding the postrostral, the nasal occupies different positions; antorbital forms lying L to high trapezium; in older species nasal contacts the premaxilla, in contrast to most of the younger species; compared with the height of the anterior maxilla splint, the premaxilla is equal or significantly higher; the anterior infraorbital is a single bone, its posterior end is equal or higher as its anterior end; posterior infraorbital forms a small sickle moon up to a plump half moon; the

suborbitals form a high box, composed of one to three elements; anterior border of preopercular is straight to slightly concave; ratio height to length of posterior maxilla plate is 0.39 to 0.58; angle between anterodorsal border and ventral border of posterior maxilla plate is 40° to 52°; within two species the anterior border of maxilla shows an anterodorsal protrusion, otherwise it is straight; within the older species, an antopercular is present which is shorter than the opercular, within the younger species there is no such bone; ratio of height to width of the opercular ranges from 1.90 to 3.42; ventral accessory opercular is triangular; ventral extension of supracleithrum reaches from ventral border of opercular up to ventral border of subopercular; scale sculpture is type 1, at the oldest species type 4.

Besides the type species *E. germari* GIEBEL, 1848, also *E. fritschi* FRIEDRICH, 1878 and *E. krejci* (FRITSCH, 1895) belong to this genus.

Emended diagnosis of species *E. germari* GIEBEL

Posterior skull roof is narrower as the anterior part; ratio of length of frontal to length of parietal is in median 2.42; ratio of length of frontal+parietal to greatest width of median skull roof is in median 1.48; dermosphenotic possesses a poorly developed ventral branch; position of the border dermosphenotic/dermopterotic is anterad to the border frontal/parietal; form of dermosphenotic+dermopterotic is complex (no simple box); postrostral is roundish and wider than high; nasal is shorter than postrostral, both level ventrally; nasal contacts probably the premaxilla; there are three suborbitals present, forming a high box together; preopercular possesses a straight to slightly concave anterior border; ratio of height to length of the posterior maxilla plate is in media 0.49; the angle between anterodorsal border and ventral border of the posterior maxilla plate is in median 45°; frequently, the anterior border of maxilla shows an anterodorsal protrusion; an antopercular is probably present, reaching half the length of the opercular; the opercular is twice as high as wide; the ventral extension of the supracleithrum reaches to the ventral border of opercular, maybe slightly beyond that; dorsally, the supracleithrum possesses a protrusion; the scale sculpture is type 1; anterior borders of pectoral and dorsal fins are denticulated.

Compared with the original descriptions of GIEBEL (GIEBEL 1848, GIEBEL in GERMAR 1849) and the additional informations given by TRAQUAIR

(1877), WOODWARD (1891), ALDINGER (1937), GARDINER (1963), and STAMBERG (2010), a big amount of further bones could be documented. A first reconstruction of the skull is presented, and an emended definition of both the genus *Elonichthys* and the type species *E. germari* could be given. Persistent uncertainties lie in a possibly unrecognized higher diversity of the taxa at the findspot.

Within the family *Elonichthyidae*, two more species are awaiting a revision:

- *Elonichthys fritschi* FRIEDRICH: Lower Permian of the SE Saale Basin/Germany. Since STAMBERG (2010) redirected *Elonichthys eupterygius* (AGASSIZ) to *Rhabdolepis macropterus* (both from the Saar-Nahe Basin/Germany), the individuals mentioned by SCHINDLER (2007) belong also to *E. fritschi*.

- *Rhabdolepis macropterus* (BRONN): Own investigations on the type material and additional material in diverse institutional collections have shown that the skull reconstructions given by GARDINER (1963: Fig. 9) and GARDINER & SCHAEFFER (1989: Fig. 3E) are in need of revision.

Both revisions are in progress.

## 7. Danksagung

Folgenden Personen und Institutionen danke ich herzlich für vielfältige Hilfe:

Jürgen A. Boy/Mainz, Kirsten I. Grimm/Mainz, Hartmut Haubold/Halle (Saale), Norbert Hauschke/Halle (Saale), Karina Kaufmann/Mainz, Michael Maus/Mainz, Markus Poschmann/Waldesch, Jörg W. Schneider/Freiberg und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für Teilfinanzierung im Rahmen des Projekts „Rotliegend-Palökologie“/J.A. Boy Bo553/6. Schließlich danke ich meiner Frau Elke Schindler vielmals für die Durchsicht der englischen Teile und das Korrektur der Endfassung des Manuskripts.

## 8. Literatur

AGASSIZ, L. (1833-1843): *Récherches sur les poissons fossiles*. 2. Contenant l'Histoire de l'Ordre des Ganoides. 336 S., Atlas, Petit-pierre, Neuchatel.

ALDINGER, H. (1937): *Permische Ganoidfische aus Ostgrönland*. *Meddelelser om Grönland*, 102(3), 1-392.

BERG, L.S., KAZANTSEVA, A.A. & OBRUCHEV,

- D.V.(1964): Superorder Palaeonisci. In: ORLOV, D.V. (1964, ed.), *Fundamentals of Palaeontology*, XI, Agnatha, Pisces, 336-396. (engl. Übersetzung, Israel Progr. f. Scient. Transl., Jerusalem 1967).
- BLAINVILLE, H.M.D. de (1818, dt. Übers. 1823): *Die versteinerten Fische*. 16 + 232 S., G.Basse, Quedlinburg und Leipzig.
- BLOT, J. (1966): *Étude des Palaeonisciformes du Bassin Houillér de Commeny*. Cahiers de Paléontologie, 1: 1-99.
- COPE, E.D. (1887): *Geology and palaeontology*. Zittel's Manual of Palaeontology. American Naturalist, 22, 1014-1019 (sensu KOGAN & ROMANO 2016, J. vert. Paleont., DOI: 10.1080/02724634.2016.1151886).
- DIETZE, K. (1999): *Paramblypterus duvernoyi* (Actinopterygii): Skull morphology and intra-specific variation, and its implications for the systematics of paramblypterid fishes. J. Vertebr. Paleont., 19, 247-262.
- FRIEDRICH, P.A. (1878): *Das Rothliegende und die basischen Eruptivgesteine in der Umgebung des grossen Inselsbergs*. Z. f. d. gesamten Naturwissenschaften, 51, 719-770.
- FRITSCH, A. (1895): *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens*, 3, 132 S., Selbstverlag, Prag.
- GAD, J. (1988): *Der Schädel und der Schultergürtel von Paramblypterus gelberti* (Actinopterygii) und seine Verwandtschaft mit den Paramblypteriformes und Redfieldiiformes. Paläont. Z., 62, 147-164.
- GARDINER, B.G. (1963): *Certain palaeoniscid fishes and the evolution of the snout in actinopterygians*. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., 8, 255-325.
- GARDINER, B.G. (1984): *The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of Mimia and Moythomasia from the Upper Devonian of Western Australia*. Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), 37, 173-428.
- GARDINER, B.G. & SCHAEFFER, B. (1989): *Interrelationships of lower actinopterygian fishes*. Zool. J. Linn. Soc., 97, 135-187.
- GARDINER, B.G., SCHAEFFER, B. & MASSERIE, J.A. (2005): *A review of the lower actinopterygian phylogeny*. Zool. J. Linnean Soc., 144, 511-525.
- GEBHARDT, U. (1986): *Ichthyolithen aus dem Stefan C (Oberkarbon) der Saalesenke (DDR)*. Freib. Forsch.-H., C410, 65-87.
- GERMAR, E.F. (1844): *Die Versteinerungen des Steinkohlengebirges von Wettin und Löbejün im Saalkreise*, 1, Fischüberreste, 1-3, Schwetschke & Sohn, Halle (Saale).
- GERMAR, E.F. (1846): *Mittheilungen an Prof. Bronn gerichtet*. N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petrefakten-Kde., 1846: 211-212; Stuttgart.
- GIEBEL, C.G. (1848a): *Fauna der Vorwelt*, 1(3), Fische. 459 S., Brockhaus, Leipzig.
- GIEBEL, C.G. (1848b): *Gaea excursoria germanica*. Deutschlands Geologie, Geognosie und Paläontologie. IV+510 S., Kummer, Leipzig.
- GIEBEL, C.G. (1849): *Fischüberreste*. In: GERMAR, E.F. (ed.), *Die Versteinerungen des Steinkohlengebirges von Wettin und Löbejün im Saalkreise*, VI, 69-79, Schwetschke & Sohn, Halle (Saale).
- GIEBEL, C. G. A. (1852). *Allgemeine Palaeontologie: Entwurf einer Systematischen Darstellung der Fauna und Flora der Vorwelt, zum Gebrauche bei Vorlesungen und zum Selbstunterrichte*. VIII + 414 S., Abel, Leipzig.
- HEYLER, D. (1976): *Sur le genre Amblypterus AGASSIZ (Actinoptérygien du Permien inférieur)*. Bull. Soc. d'Hist. nat. d'Autun, 78, 17-37.
- Kazantseva, A.A. (1977): *Fulcra and Keel Scales in Palaeoniscoids*. Paleont. J., 10(1), 113-115 (Israel Translation Programme, Washington D.C.).
- KAZANTSEVA-SELEZNEVA, A.A. (1980): *A new Palaeoniscoid Fish from the Permian of the Kuznetsk Basin*. Paleont. J., 13(2), 263-266 (Israel Translation Programme, Washington D.C.).
- KAZANTSEVA-SELEZNEVA, A.A. (1981): *The late Paleozoic palaeoniscids of Eastern Ka-*

- zachstan (Systematics and Phylogeny) (in russ.). Trudy paleontologiceskogo Instituta Akademija Nauk SSSR, 180, 1-139, Moskva.
- LUND, R. (1994): Structural significance of "ganoine ornamentation" in Paleozoic Actinopterygii. *J. vert. Pal.*, 14, abstract volume, 34A.
- MÜLLER, A.H. (1962): Körperlich erhaltene Fische (Palaeoniscoidea) aus dem Zechstein (Kupferschiefer) von Ilmenau (Thüringen). *Geologie*, 11, 844-856.
- PEARSON, D.M. (1982): Primitive bony fishes, with especial reference to Cheirolepis and palaeonisciform actinopterygians. *Zool. J. Linnean Soc.*, 74, 35-67.
- POPLIN, C. & HEYLER, D. (1993): The marginal teeth of the primitive fossil actinopterygians: systematics and evolution. In: HEIDTKE, U. (ed.), *New Research on Permo-Carboniferous Faunas; POLLICHIA-Buch*, 29, 113-124, POLLICHIA, Bad Dürkheim.
- POSCHMANN, M. & SCHINDLER, T. (2004): Sitters and Grügelborn, two important Fossil-Lagerstätten in the Rotliegend (?Late Carboniferous – Early Permian) of the Saar-Nahe Basin (SW-Germany), with the description of a new palaeoniscoid (Osteichthyes, Actinopterygii). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 232(2/3), 283-314.
- RICHTER, M. (1983): Ultra-estrutua de dentes de Paleoniscideos (Pisces) do Grupo Passa Dois, RS, Brasil. *IHERINGIA, Sér. Geo.*, 8, 131-145.
- ROSEN, D. E., FOREY, P. L., GARDINER, B. G. & PATTERSON, C. (1981): Lungfishes, tetrapods, paleontology, and plesiomorphy. *Bull. American Mus. Natur. Hist.*, 169, 159-276.
- SAUVAGE, M.E. (1888): Poissons du Terrain Houiller de Commentry. *Etudes sur le Terrain Houiller de Commentry*, 3, 39-120.
- SCHINDLER, T. (1993a): "*Elonichthys palatinus* n. sp., a new species of actinopterygians from the Lower Permian of the Saar-Nahe Basin (SW-Germany). In: HEIDTKE, U. (Hrsg.): *New Research on Permo-Carboniferous Faunas; POLLICHIA-Buch*, 29, 67-81, POLLICHIA, Bad Dürkheim.
- SCHINDLER, T. (1993b): What is *Elonichthys* GIEBEL? In: TURNER, S. (ed.), *IGCP 328: SDS The Gross Symposium (Göttingen, 31 July - 7 Aug. 1993)*, Abstract volume, Univ. Göttingen, Göttingen.
- SCHINDLER, T. (2006): Eine weitere Strahlenflosser-Art aus dem Saar-Nahe-Becken: *Meisenheimichthys glanensis* n. sp. (Osteichthyes: Actinopterygii; Permokarbon, SW-Deutschland). *Mitt. POLLICHIA*, 92, 1-4.
- SCHINDLER, T. (2007): Knochenfische (Osteichthyes). Die häufigsten Wirbeltieren permokarbonischer Seen. In: SCHINDLER, T. & HEIDTKE, U.H.J. (eds.), *Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten. Dokumente einer 300 Millionen Jahre alten Lebewelt zwischen Saarbrücken und Mainz; POLLICHIA-Sonderveröffentlichung*, 10, 240-256, POLLICHIA, Bad Dürkheim.
- SCHINDLER, T. (2009): Tierisches aus dem Oberkarbon: Wettin ist auch für Fische gut. *Fossilien*, 2009(6): 363-366.
- SCHNEIDER, J.W., RÖSSLER, R., GAITZSCH, B.G., GEBHARDT, U. & KAMPE, A. (2005): 4.2.4 Saale-Senke. In: WREDE, V. (ed.): *Stratigraphie von Deutschland, Oberkarbon; Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 254, 419-440.
- SCHNEIDER, J.W., RÖSSLER, R., WERNEBURG, R., SCHOLZE, F. & VOIGT, S. (2014). The Carboniferous–Permian basins in Saxony, Thuringia, and Saxony–Anhalt of East Germany. In: SCHNEIDER, J.W., OPLUSTIL, S. & SCHOLZE, F. (eds.), *CPC-2014 Field Meeting on Carboniferous and Permian Nonmarine–Marine Correlation*, July 21st–27th, Freiberg, Germany, *Excursion Guide; Wissenschaftliche Mitteilungen*, 46, 55–121.
- SCHNEIDER, J., SIEGESMUND, S. & GEBHARDT, U. (1984): Paläontologie und Genese limnischer Schill- und Algenkarbonate in der Randfazies der kohleführenden Wettiner Schichten (Oberkarbon, Stefan C) des NE-Saaletroges. *Hall. Jb. Geowiss.*, 9, 35-51.
- SCHULTZE, H.-P. (2008): Nomenclature and

- homologization of cranial bones in actinopterygians. In: ARRATIA, G., SCHULTZE, H.-P. & WILSON, M.V.H. (eds.), *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*, 23-48, Dr. Friedrich Pfeil, München.
- STAMBERG, S. (1991): Actinopterygians of the Central Bohemian Carboniferous Basins. *Acta musei nationalis pragrae*, B47(1-4), 25-104.
- STAMBERG, S. (2006): Carboniferous/Permian actinopterygian fishes of the continental Basins of the Bohemian Massif, Czech Republic – an overview. In: LUCAS, S., CASSINIS, G. & SCHNEIDER, J.W. (eds.), *Non-marine Permian Biostratigraphy and Biochronology*; *Geol. Soc. Spec. Publ.*, 265, 217-230.
- STAMBERG, S. (2007): Permo-Carboniferous Actinopterygians of the Boskovic Graben, 1, *Neslovicella*, *Bourbonnella*, *Letovichthys*, *Elonichthys*. 155 S., Museum of Eastern Bohemia, Hradec Králové.
- STAMBERG, S. (2010): Taxonomic remarks on *Rhabdolepis saarbrueckensis* GARDINER, 1963 (Osteichthyes: Actinopterygii) and its relationships to some actinopterygians from the Late Carboniferous of the Bohemian Massif, Czech Republic. *J. Nat. Mus. Prague, Natur. Hist. Ser.*, 179, 153-170.
- STAMBERG, S. & ZAJÍC, J. (2008): Carboniferous and Permian faunas and their occurrence in the limnic basins of the Czech Republic. 224 S., Museum of Eastern Bohemia, Hradec Králové.
- TRAQUAIR, R.H. (1877): On the Agassizian genera *Amblypterus*, *Palaeoniscus*, *Gyrolepis* and *Pygopterus*. *Quart. J. geol. Soc. London*, 33, 548-578.
- TROSCHEL, F.H. 1857): Beobachtungen über die Fische in den Eisennieren des Saarbrücker Steinkohlengebirges. *Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinl. u. Westf.*, 14. Jg., N.F. 4, 1-19.
- WOODWARD, A.S. (1891): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History), Part II: Containing the Elasmobranchii (Acanthodii), Holocephali, Ichthyodorulites, Ostracodermi, Dipnoi, and Teleostomi (Crossopterygii and Chondrostean Actinopterygii), 1-567, British Museum (Natural History), London.
- ZISWILER, V. (1976): *Die Wirbeltiere*. 1. 278 S., Thieme, Stuttgart.



Anlage 1: Taxonomischer Status der Arten, die bisher den Elonichthyidae und/oder den Rhabdolepididae zugeordnet wurden.

Attachment 1: Taxonomic state of species up to now regarded as members of the family Elonichthyidae resp. Rhabdolepididae.