

Eine erste Fischfauna (Chondrichthyes, Acanthodii, Osteichthyes) aus dem Permokarbon Niederösterreichs (Zöbing, NE Krems) mit paläoökologischen und biostratigraphischen Anmerkungen

First findings of fossil fishes (Chondrichthyes, Acanthodii, Osteichthyes) from the Permocarboniferous of Lower Austria (Zöbing, NE Krems) with paleoecological and biostratigraphically remarks



von

Thomas SCHINDLER und Oliver HAMPE*

PALAEOZOIC MICROVERTEBRATES

SCHINDLER, T. & HAMPE, O., 1996. Eine erste Fischfauna (Chondrichthyes, Acanthodii, Osteichthyes) aus dem Permokarbon Niederösterreichs (Zöbing, NE Krems) mit paläoökologischen und biostratigraphischen Anmerkungen. — Beitr. Paläont., 21:93–103, 6 Abbildungen, Wien.

Inhalt

Kurzfassung, Abstract	93
1. Einleitung	93
1.1. Überblick über bisherige Funde.....	94
1.2. Fauna und Fazies der neuen Fischfundstellen ..	94
2. Systematischer Teil: Morphologische Beschreibung der Fischfunde.....	94
2.1. Chondrichthyes	94
2.2. Acanthodii	99
2.2. Osteichthyes	99
2.4. Koprolithen.....	100
3. Ausdeutung der Faunenfunde.....	100
3.1. Paläoökologische und biostratigraphische Aspekte.....	100
3.2. Paläogeographische Anmerkungen.....	101
4. Schlußbemerkungen.....	102
5. Literatur.....	102

Kurzfassung

Aus dem höchsten Stephanium und unterstem ?Autunium von Zöbing/Niederösterreich werden Erstfunde einer limnischen Fischfauna beschrieben. Es liegen isolierte Reste der Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii), Acanthodii und Chondrostei (Osteichthyes) vor. Begleitende Invertebraten werden kurz erwähnt. Paläoökologische und biostratigraphische Aspekte werden diskutiert.

* Dr. Th. Schindler & Dr. O. Hampe, Johannes Gutenberg-Universität Mainz, Institut für Geowissenschaften, Lehrfach Paläontologie, Saarstraße 21, D-55122-Mainz, Deutschland

Summary

In Austria, remains of fossil fishes of Permocarboniferous age are very rare. Only two teeth were known so far from the "Drauzug" (N Karawanken/Kärnten). Until now, no relicts had been discovered in the neighbourhood of Zöbing (Bohemian Massif; NE Krems/Lower Austria). We present the first findings of fish remains from three localities of this area. The material appears as disarticulated fragments in carbonate nodules, in a bituminous shale and within a thin limestone bed. The fishes are sometimes associated with a few invertebrate remnants and coprolithes. The fish fauna includes chondrichthyan teeth of the genera *Triodus* and *Plicatodus* (Elasmobranchii: Xenacanthida) and acanthodian fragments of the genus *Acanthodes*. Furthermore there are scales and teeth which could be determined with reservation to the osteichthyan families *Elonichthyidae* and *Paramblypteridae* (genus *Paramblypterus*). Based on observations made in the SW-German Saar-Nahe basin, the depositional environment of the Zöbing localities was interpreted as small, shallow lakes or temporally stagnant oxbow lakes. Biostratigraphical comparisons indicate that the findings could partly correlate with the Uppermost Carboniferous/Lowermost Permian deposits of the Saar-Nahe basin and the Thuringian Forest. We assume a connection of the Zöbing area with the Bohemian Permocarboniferous basins in the North and the marine deposits of the South (Alps).

1. Einleitung

Im Permokarbon von Zöbing/Niederösterreich glückten während der Exkursion zur Jahrestagung 1991 der

Paläontologischen Gesellschaft und der Österreichischen Paläontologischen Gesellschaft erste Fischfunde für dieses Gebiet. Aus verschiedenen daraufhin beprobten Gesteinen konnten später im Labor weitere Fischreste sowie Invertebraten- und Ichnofossil-Reste gewonnen werden. Sie werden hier vorgestellt und mit Anmerkungen zur Paläoökologie und Biostratigraphie ergänzt.

Die Funde werden im Geologisch/Paläontologischen Institut der Universität Mainz (GPIM) aufbewahrt.

An dieser Stelle möchten wir verschiedenen Personen danken, durch deren Hilfe diese Arbeit ermöglicht wurde: Herrn Dipl.-Geol. W. Vasicek, Eggenburg, für die Führung während der Paläontologischen Tagung 1991 in Eggenburg, Herrn Dipl.-Geol. M. Grimm für Hilfe im Gelände, Herrn K. Schuchmann für die Präparation der Chondrichthyer-Zähne, Frau G. Försterling für die Essigsäureaufbereitung der Kalkproben und Herrn M. Forst, alle Mainz, für die Herstellung von Gesteinsanschnitten.

1.1. Überblick über bisherige Funde

Fossilfunde aus dem Permokarbon Österreichs beschränkten sich bisher auf Invertebraten in den marinen Schichtanteilen und auf Pflanzen, Bivalven und Insekten in den kontinentalen Ablagerungen (z.B. SCHÖNLAUB, 1979; GROSS, 1986; FOHRER, 1991; VASICEK, 1991). SCHÖNLAUB (1979:65) konnte erstmals aus Kalk-/Dolomitknollen im kontinentalen Unterperm des Drauzuges (nördliche Karawanken/Kärnten) zwei Fischreste gewinnen. Es handelt sich einesteils um die Schmelzspitze eines Palaeonisciden-Zahnes (SCHÖNLAUB, 1979:Abb. 41). Sie gehört zu einem nicht näher bestimmbareren räuberischen Vertreter dieser Fischgruppe. Der zweite Fischrest (SCHÖNLAUB, 1979:Abb. 42) ist die Placoidschuppe eines Chondrichthyers. Es handelt sich um einen Hautdentikel eines Hybodontiers, vergleichbar mit Typ H-d1 bei GEBHARDT (1986:Taf. I, Fig. 2).

1.2. Fauna und Fazies der neuen Fischfundstellen

Das Permokarbon von Zöbing liegt am Südrand der Böhmisches Masse. Es handelt sich um festländische Klastika, die diskordant auf moldanubischen Metamorphiten abgelagert wurden (VASICEK, 1991). Der älteste Faunenfund liegt im Leopoldacker Siltstein-Member (Fundpunkt 1; Zöbing-Formation, Stephanium C; Abb. 1). Am Lauserweg östlich von Zöbing (Abb. 1, Fundpkt. 1) wurden als Lesesteine Kalkbrocken gefunden. VASICEK (1991) nahm hier ein Profil auf (umgesetzt in Abb. 1) und deutet die Kalkknollen als "coal balls". Im Krauletz-Museum Eggenburg sind in einem solchen Kalk Anschnitte von Süßwasser-Gastropoden zu sehen.

Bei den Kalken handelt es sich um intraklastführende Mudstones. Das Gefüge ist wolkig; man erkennt Bioturbation mit Gangquerschnitten bis 7 mm. Durch Auflösen mit Essigsäure konnten phosphatisch erhaltene Fischreste (s. Kap. 2) und verkieselte, z.T. doppelklappige Ostracoden gewonnen werden. Bei letzteren handelt es sich um nicht näher bestimmbarere Vertreter der Süßwasser-Gattung *Carbonita* (vgl. BOY, 1976: Abb. 5).

Der nächstjüngere Fundpunkt gehört in das Rockenbauer Sandstein - Member (Fundpunkt 2; Zöbing-Formation, tiefes Rotliegend - ?Autunium; Abb. 1). Auf der Halde des Kohlenschachtes am Rand des Rockenbauer-Kellers östlich von Zöbing (Abb. 1, Fundpkt. 2) fanden sich tonige, pyritreiche Brandschiefer. Sie lieferten beim Spalten eine - für permokarbonische lakustrine Ablagerungen reiche Fischfauna (s.u.).

- Des weiteren fanden sich plattgedrückte Ostracodenschälchen und ein fragmentärer Insektenflügel, der wahrscheinlich zu den Schabenartigen (Blattodea gen. et sp. indet.) gehört.

Die dritte Fundstelle liegt im Kalterbachgraben Sandstein/Siltstein Wechselfolge - Member (Fundpunkt 3; Zöbing-Formation, Rotliegend - ?Autunium; Abb. 1). Im Kalterbachgraben östlich von Zöbing (Abb. 1, Fundpkt. 3) wurde ein kurzes Profil aufgenommen, um eine hier bisher nicht bekannte, dünne fossilführende Kalkbank einzuordnen (Detailprofil in Abb. 1). An der Basis liegt in einem stark gestörten Verband das von VASICEK (1991:13) erwähnte Kohlenflözchen. Darüber folgen, eingelagert in Siltsteine, eine dünne Bank eines rhyolithischen Tuffes sowie in der Mitte des Profils die erwähnte Kalkbank. Zum Top hin schalten sich schließlich Sandsteinbänke ein.

Der Kalkstein ist mikrofaziell ein Intraklast-führender Onkoid-Packstone. Er führt auffallend viele Ostracoden (z.T. doppelklappig, z.T. räumlich erhalten). Daneben finden sich wenige Fischreste (s. Kap. 2).

2. Systematischer Teil

Morphologische Beschreibung der Fischfunde

2.1. Chondrichthyes

Nachgewiesen wurden vier Xenacanthiden-Zähne, bzw. deren Hohlformen. Sie stammen alle aus dem Rockenbauer Sandstein - Member (Fundpkt. 1).

Classis Chondrichthyes HUXLEY 1880

Subclassis Elasmobranchii BONAPARTE 1838

Ordo Xenacanthida GLIKMAN 1964

Familia Xenacanthidae FRITSCH 1895

Genus *Triodus* JORDAN 1849

Das von JORDAN (1849) beschriebene Typus-Material besteht aus einem anterioren Cranialfragment mit

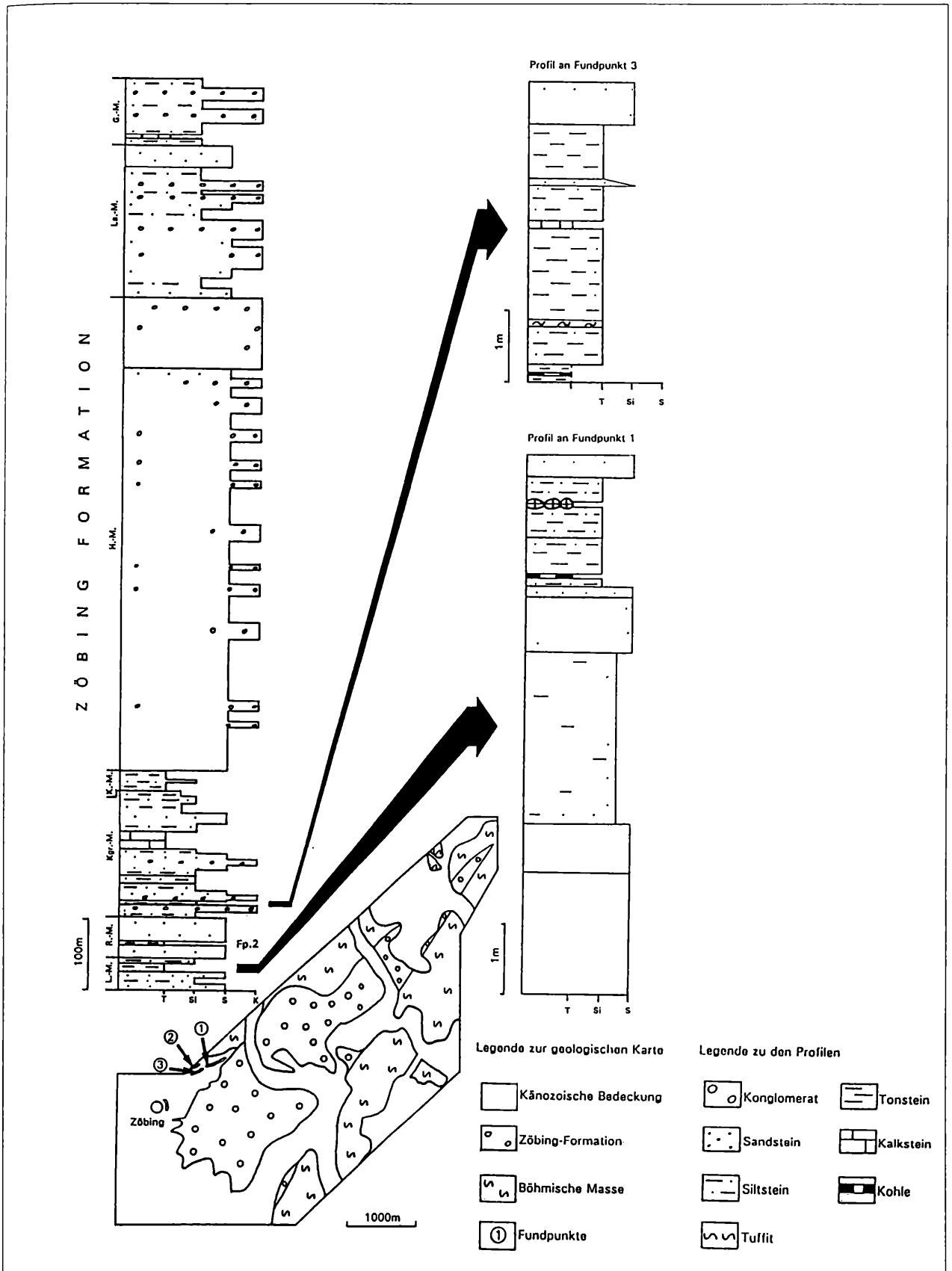


Abbildung 1: Geologische Übersichtskarte der Umgebung von Zöbing (verändert nach WALDMANN, 1922) mit den Fundpunkten 1 (Leopoldacker), 2 (Rockenbauerkeller) und 3 (Kalterbachgraben); Gesamtprofil der Zöbing-Formation (verändert nach VASICEK, 1991) mit Detailprofilen der Fundpunkte 1 (nach VASICEK, 1991) und 3 (eigene Aufnahme): L.-M. = Leopoldacker Siltstein-Member, R.-M. = Rockenbauer Sandstein-Member, Kgr.-M. = Kaltergraben Sandstein/Siltstein Wechselfolge-Member, K.-M. = Kampbrücke Siltstein-Member, H.-M. = Heiligenstein Arkose/Konglomerat-Member, L.-M. = Lamm Siltstein/Arkose-Member, G.-M. = Geisberg Sandstein-Member.

vollständiger Oberkieferbeziehung des *Triodus sessilis* aus dem Lebacher Toneisensteinlager (Unterperm, Saar-Nahe-Becken) und befindet sich in der Sammlung des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (KNER, 1867: Taf. VI).

Die Existenz dieser Gattung wurde in der Vergangenheit von mehreren Autoren angezweifelt und in Synonymie zu *Pleuracanthus* AGASSIZ 1837 gesetzt.

HEYLER führte 1969 (später auch HEYLER, 1980; 1987 bei einigem Vorbehalt; HEYLER & DEBRIETTE, 1986; HEYLER & PACAUD, 1978; HEYLER & POPLIN, 1982 und 1989 sowie POPLIN & HEYLER, 1989) den Namen „*Expleuracanthus*“ anstelle von *Pleuracanthus* ein (nomenklatorische Präokkupation durch die Benennung eines Insektes) und übertrug diesen Namen auf das von AGASSIZ 1837 beschriebene erste *Pleuracanthus*-Material.

Bislang ist das englische Xenacanthiden-Material nicht wieder untersucht und revidiert worden. Die Typusart „*Pleuracanthus*“ *laevissimus* aus dem tiefen Westfalium Englands ist nach dem momentanen Wissensstand anhand der in den frühen Arbeiten abgebildeten Zähnen weder der Gattung *Xenacanthus* noch der Gattung *Triodus* eindeutig zuordbar. Auch aus diesem Grund ist es höchst brisant, dieses Material, welches HEYLER (mdl. Mitt.) selbst nicht studiert hat, als Typus für einen neuen Namen einzusetzen. Leider taucht die Übernahme der invaliden Bezeichnung „*Expleuracanthus*“ seit kurzem auch im nicht-französischen Sprachkreis auf (s. ZIDEK, 1988; ZAJIC, 1989). Die Zähne der Gattung *Triodus* sind charakterisiert durch:

- Krone tricuspidat mit langer Medianspitze
- Spitzen rund bzw. polygonal mit einer unterschiedlichen Anzahl von vertikal verlaufenden Skulpturleisten
- Coronaltuberkel von kräftiger Gestalt, höckerartig
- Basaltuberkel mit gelenkpfannenartiger Eintiefung.

Triodus sp. ZÖ

(Abb. 2)

Regionale und stratigraphische Verbreitung: Rockenbauer Sandstein - Member, Zöbing-Formation, basales Rotliegend (?Autunium) von Zöbing, Niederösterreich.

Material: 3 Zähne

Beschreibung: Die Zähne variieren innerhalb einer Höhe von 1 und 2,5 mm. Der Querschnitt der Spitzen ist mehr oder weniger rund und wird in Basisnähe zunehmend oval. Die Länge der Medianspitze liegt zwischen etwas über $\frac{1}{2}$ bis ca. $\frac{2}{3}$ der der Lateralspitzen. Ca. sechs Skulpturleisten unterschiedlicher Länge (meist kurz, aber auch Ausdehnung bis in Basisnähe möglich) sind an den Lateralspitzen erkennbar. Teilweise zeigen einige Leisten Aufspaltungen (Abb. 2b, c.).

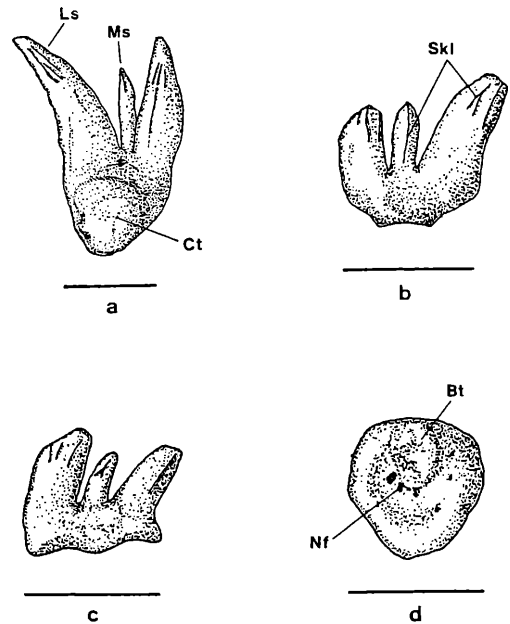


Abbildung 2: *Triodus* sp. ZÖ, isolierte Zähne; Fpkt. 2, Rockenbauer Sandstein-Member. a – GPIM-M 5306, von lingual; b – GPIM-M 5307, von labial; c und d – GPIM-M 5308, von labial (c) und basal (d). Abkürzungen: Bt = Basaltuberkel, Ct = Coronaltuberkel, Ls = Lateralspitze, Ms = Medianspitze, Nf = Nährforamina, Skl = Skulpturleisten. Maßstabsbalken = 1 mm.

Der Umriss der Zahnbasis ist gerundet bis leicht wabenartig (Abb. 2d). Auf der Wurzeloberseite befindet sich (nur bei einem Zahn sichtbar) ein relativ großflächiger Coronaltuberkel von rundlicher Gestalt ohne Schaft. Ein der Medianspitze lingual vorgelagertes Foramen ist vorhanden (Abb. 2a). Drei weitere Nährforamina sind unmittelbar am Rand des Coronaltuberkels platziert.

Die Wurzelunterseite zeigt einen gut ausgebildeten Basaltuberkel mit basaler Artikulationspfanne und fünf Nährforamina.

Der laterale Anstellwinkel (s. HAMPE, 1988: Abb. 1c) zwischen Wurzel und Krone ist relativ hoch und beträgt ca. 130–135°. Aufgrund der Zahnhöhendifferenz kann der Gebißtyp dieses Haies als heterodont bezeichnet werden.

Vergleiche: Eine recht hohe Affinität besitzen die niederösterreichischen Zähne zu *Triodus lauterensis* aus dem Stephanium C und tiefem Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens/SW-Deutschland, mit *T. carinatus* aus dem basalen Perm des Podrkonose-Beckens und der Boskovice-Furche in der Tschechischen Republik sowie mit *T. palatinus* aus dem unteren Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens. Der Übersichtlichkeit halber werden die folgenden ausreichend bekannten Arten Mitteleuropas stichwortartig in ihren Merkmalen in bezug zu *Triodus* sp. ZÖ gesetzt:

***Triodus lauterensis* HAMPE 1989**

Stephanium C und tiefes unteres Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens/SW-Deutschland: bekannt sind isolierte Zähne (HAMPE, 1989:84–86, Abb. 3).

Gemeinsamkeiten Zahnhöhe 1–2,5 mm; Querschnitt der Spitzen rund bis semielliptisch; zwischen drei und acht Skulpturleisten pro Lateralspitze; Basaltuberkel kräftig ausgebildet; Anzahl der Nährforamina auf der Wurzeloberseite drei bis acht und vier bis acht auf der Unterseite.

Unterschiede Coronaltuberkel rund bis eiförmig und mit kleinem Schaft; Medianspitze mit $\frac{1}{2}$ bis $\frac{4}{5}$ Lateralspitzenlänge; selten Abspaltungen an den Skulpturleisten; Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone in Lateralansicht 100–110°.

***Triodus carinatus* (FRITSCH 1895)**

Basales Perm des Podrkonose-Beckens und der Boskovice-Furche/Tschechische Republik: bekannt sind ein artikuliertes Skelett und isolierte Zähne, teilweise aus Bohrkernen (FRITSCH, 1895:Taf. 97; ZAJIC, 1989:288–289).

Gemeinsamkeiten: Zahnhöhe 1–3 mm; Medianspitze mit $\frac{3}{4}$ Lateralspitzenlänge nur minimal länger; drei bis sechs Skulpturleisten pro Spitze, die bis an die Basis reichen können, selten mit Abspaltungen.

Unterschiede Coronaltuberkel flach bei oviformer oder rhomboider Form; Basaltuberkel springt nur schwach hervor; Anzahl der Nährforamina unterschiedlich, evtl. auf der Wurzeloberseite höher (fünf bis sechs), auf der Unterseite geringer (zwei bis vier); Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone geringer (100–130°).

***Triodus palatinus* HAMPE 1989**

Tieferes unteres Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens: bekannt sind ein artikuliertes Skelett und isolierte Zähne (u.a. BOY, 1976:30–32, Abb. 11e–g; HAMPE, 1989:86–90, Abb. 4; HAMPE, 1991:Abb. 1c).

Gemeinsamkeiten Zahnhöhe 1–3 mm; Spitzenquerschnitt ist gerundet; Skulpturleisten mit dichotomen Aufspaltungen und zusätzlichen Abspaltungen; zwischen drei und sechs Nährforamina sowohl auf der Wurzeloberseite als auch auf der Unterseite.

Unterschiede: Sechs bis neun Skulpturleisten pro Lateralspitze; Coronaltuberkel oft mit linguad gerichtetem Schaft; Basaltuberkel eher schwach ausgebildet; Wurzel-Krone Anstellwinkel niedriger bei 90–120°.

***Triodus obscurus* HAMPE 1989**

Höheres unteres Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens: bekannt sind artikuliertes Skelette und isolierte Zähne (HAMPE, 1989:90–92, Abb. 5).

Gemeinsamkeiten: Medianspitzenlängenverhältnis; Anzahl der Nährforamina auf der Wurzeloberseite (zwei bis vier) und der -unterseite (drei bis fünf).

Unterschiede: Zahnhöhe 1–2 mm; Skulpturleisten ausschließlich auf der Labialseite; Coronaltuberkel rund bis rhomboid; Basaltuberkel schwächer hervortretend; Anstellwinkel 90–120°

Die beiden folgenden Arten sind anhand ihrer Merkmale nicht als in die nähere Verwandtschaft der österreichischen Zähne einzustufen. Sie besitzen im Gegensatz zu den vorher besprochenen Arten ein ihrer generellen Morphologie und Variationsbreite nach homodontes Gebiß!

***Triodus sessilis* JORDAN 1849**

Höheres unteres Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens: bekannt sind artikuliertes Skelette und Crania sowie isolierte Zähne (z.B. SCHNEIDER, 1985:94, Taf. IV, Figs. 9–17; SCHNEIDER, 1988:Taf. I, Fig. 17; HAMPE, 1989:82–84, Abb. 1–2).

Gemeinsamkeiten kräftig ausgebildeter Basaltuberkel.

Unterschiede: Zahnhöhe 1–2 mm; Länge der Medianspitze $> \frac{2}{3}$ der der Lateralspitzen; Anzahl an Nährforamina mit bis zu neun je Wurzeloberseite; sich lediglich in Apicalnähe vereinigende Skulpturleisten; Vorhandensein eines Coronaltuberkelschaftes; Anstellwinkel konstant bei 90°

***Triodus kraetschmeri* HAMPE 1989**

Tiefes oberes Rotliegend (Nahe-Gruppe) des Saar-Nahe-Beckens; tiefes oberes Rotliegend (Langenschichten) der Wetterau: bekannt sind isolierte Zähne und Skelettfragmente (REIS, 1913:161; HAMPE, 1989:94–95, Abb. 6).

Gemeinsamkeiten Deutlich ausgeprägter Basaltuberkel; geringe Anzahl an Nährforamina auf der Wurzeloberseite (zwei bis vier).

Unterschiede: Zähne mit 1 mm wesentlich kleiner; Medianspitze mit $> \frac{3}{4}$ Lateralspitzenlänge; sich in Apicalnähe vereinigende Skulpturleisten; nur zwei bis vier Nährforamina auf der Wurzelunterseite; Anstellwinkel stets um 100°.

Genus *Plicatodus* HAMPE 1995

Die Gattung *Plicatodus* ist anhand seiner bisher bekannten Skelettmerkmale von *Triodus* kaum unterscheidbar. Sehr auffällig sind dagegen die Kieferzähne mit ihrem hybodontoiden Skulpturmuster aus kräftig ausgebildeten, senkrecht verlaufenden, geschwungenen und verzweigten Leisten.

Der Typus, bestehend aus einer Geode aus dem Lebacher Toneisenstein-Lager/Unterrotliegend des Saar-Nahe-Beckens mit zerdrücktem Cranialskelett und Rumpfansatz, befindet sich im Institut für Geo-

physik und Geologie der Universität Leipzig. SCHNEIDER (1988) erwähnt die charakteristischen Zähne des Typusexemplares zum ersten Mal in einer Arbeit über die Morphogenie und Biostratigraphie isolierter Xenacanthiden-Zähne noch unter der deskriptiven Bezeichnung „*Xenacanthus*“ *plicatus* A. Bekannt sind ähnliche Zähne aus dem Stephanium B des Rakovnice-Beckens in Böhmen (erstmalig FRITSCH, 1889); in jüngerer Zeit ist weiteres Material im Bohrarchiv des Tschechischen und Slowakischen Geologischen Dienstes gesammelt worden.

Die Zähne der Gattung *Plicatodus* sind charakterisiert durch:

- Krone tricuspidat mit unterschiedlich langer Medianspitze
- Spitzen oval bis rund bzw. polygonal mit unterschiedlicher Anzahl von teilweise geschwungenen und sich aufgabelnden Skulpturleisten (hybodontoides Muster)
- oft stark abgeflachte Wurzel
- Basaltuberkel mit basaler Artikulationspfanne.

Plicatodus sp. ZÖ

Regionale und stratigraphische Verbreitung: Rocken-

bauer Sandstein - Member, Zöbing-Formation, basales Rotliegend (?Autunium) von Zöbing, Niederösterreich.

Material: 1 Zahn

Beschreibung: Der relativ robust und kräftig

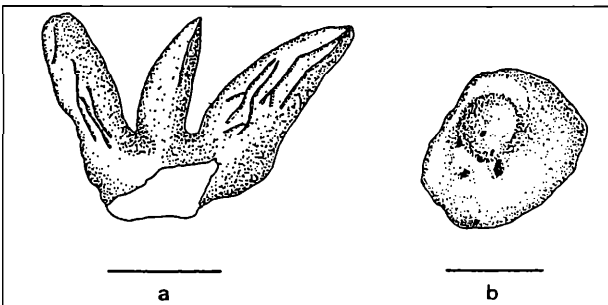


Abbildung 3: *Plicatodus* sp. ZÖ, Zahn; Fundpkt. 2, Rockenbauer Sandstein - Member. GPIM-M 5309, a von labial, b von basal. Maßstabsbalken = 1 mm.

wirkende Zahn besitzt eine Höhe von etwa 2 mm. Seine ebenfalls kräftig ausgebildete Medianspitze mißt ca. $\frac{6}{7}$ bis $\frac{6}{8}$ Lateralspitzenlänge und ist somit nur geringfügig kürzer (Abb. 3a). Der Querschnitt der Spitzen ist als leicht oval bis gerundet zu bezeichnen. Der nur von der labialen Seite sichtbare Zahn zeigt vier Skulpturleisten an jeder Lateralspitze. Sie sind teilweise leicht geschwungen oder zeigen schwache Abknickungen; im unteren Drittel der Lateralspitzen sind Abspaltungen zu beobachten (Abb. 3a). Das Muster erinnert an das hybodontider Haie.

Ansprechbar ist noch die Wurzelunterseite (Abb. 3b).

Die Basis ist unregelmäßig gerundet und irregulär konkav eingewölbt. Der gut entwickelte Basaltuberkel besitzt eine sehr deutliche gelenkpfannenartige Eintiefung. Zwei größere sowie zwei oder drei weitere, kleinere Nährforamina sind verifizierbar. Der laterale Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone beträgt 115–120°

Vergleiche: Bislang sind noch zu wenig Überreste von *Plicatodus*-Arten bekannt, um eine erweiterte Variationsbreite der Bezahnung zu definieren. Sehr auffällig, und damit deutlich verschieden von den beiden im folgenden zum Vergleich herangezogenen bekannten Arten Mitteleuropas, ist die äußerst kräftig ausgebildete Medianspitze des Zöbinger Zahnes. Nicht auszuschließen ist hier die Möglichkeit der ungewöhnlich prominenten Entwicklung infolge anomalen Wachstums. Nach REIF (1984) ist die Zahnmorphologie bei Haien nicht genetisch starr fixiert – Veränderungen aufgrund unterschiedlich einsetzender Störfaktoren, z.B. bei Verletzung, disproportionalen Kieferwachstum etc., sind spontanen Regulationsvorgängen des Protokeimes im Zahnrevolver unterworfen.

Plicatodus jordani HAMPE 1995

Unterstes Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens: bekannt ist ein Cranium mit Bezahnung, Dorsalstachel und Pectoralgürtel (SCHNEIDER, 1988:74, Abb. 3.7, 4, Taf. I: Fig. 11; HAMPE, 1995:212–218, Fig. 1–5).

Gemeinsamkeiten: Die Zahnhöhe schließt die des *P. sp. ZÖ* (2 mm) mit 1–3,5 mm ein; in Basisnähe ovaler, zur Spitze hin runder Spitzenquerschnitt; Lateralspitzen mit teilweise geschwungenen, vier bis zehn sich aufgabelnden Skulpturleisten (bezieht sich auf die gesamte Spitzenoberfläche); neben rhomboidem auch runder Basaltuberkel mit basaler Artikulationspfanne auf der Wurzelunterseite.

Unterschiede: Medianspitze von $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$ Lateralspitzenlänge; Zahnbasis gerundet bei mesio-distaler Dehnung; 7–15 Nährforamina auf der Wurzelunterseite; Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone 100°.

Plicatodus plicatus (FRITSCH 1889)

Stephanium B und C (?) des Rakovnice-Beckens, Böhmen/Tschechische Republik: bekannt sind isolierte Zähne (FRITSCH, 1889:Taf. 88, Fig. 13; SCHNEIDER, 1988:74, Abb. 3.6, Taf. I, Fig. 10; HAMPE, 1995:218–220, Fig. 6)).

Gemeinsamkeiten: Lateralspitzen massiv mit geschwungenen, im allgemeinen bis an den Wurzelsatz reichenden Skulpturleisten; lateraler Anstellwinkel zwischen Wurzel und Krone in der Regel ca. 115°.

Unterschiede: Zahnhöhe 2,5 bis 6 mm; Medianspitze $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$ der Lateralspitzenlänge; durchgängig sigmoidale Biegung der Lateralspitzen in Labial- oder Lingualansicht im oberen Abschnitt; Spitzen tragen

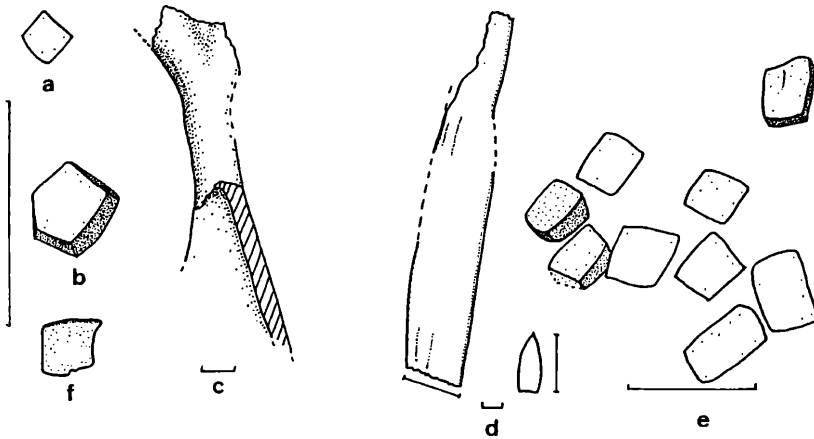


Abbildung 4: Reste von *Acanthodes* sp. a – GPIM-M 5283, Schuppe (Hohlform) (Ätzrest; Fundpkt. 1, Leopoldacker Siltstein - Member); b–e von Fundpkt. 2 (Rockenbauer Sandstein - Member); b – GPIM-M 5286, fünfeckige Schuppe; c – GPIM-M 5289, Scapulocoracoid (Pectoralstachel-Aufhängung); d – GPIM-M 5290, Pectoralstachel (oberer Teil ist hälftig hohl); e – GPIM - M 5293, Schuppenpflaster in Fundlage; f – GPIM-M 5777, Schuppe im Anschnitt; Schmelzschicht (oben) überlappt posterior (rechts) auf die nächste Schuppe (Fundpkt. 3, Kalterbachgraben Sandstein/Siltstein Wechselfolge - Member). Maßstabsbalken = 1 mm.

10–14 Skulpturleisten; Wurzel äußerst flach mit mesial lappenartig und basalwärts gebogenem Wurzelrand; Basaltuberkel mit nur schwacher Eintiefung; 12 Nährforamina auf der Wurzelunterseite.

2.2. Acanthodii

Classis incertae sedis

Subclassis Acanthodii OWEN 1846

Ordo Acanthodida BERG 1940

Familia Acanthodidae HUXLEY 1861

Genus *Acanthodes* AGASSIZ 1834

Acanthodes sp. indet.

(Abb. 4)

An allen drei Fundpunkten treten *Acanthodes*-Reste auf. Es handelt sich um ± quadratische Schuppen, Bruchstücke der charakteristischen Flossenstacheln sowie um ein isoliertes Scapulocoracoid (Schultergürtelknochen, an dem der Pectoralstachel artikuliert; Abb. 4). Eine artliche Zuordnung zu einer der beiden im mitteleuropäischen Permokarbon auftretenden Arten ist anhand der isolierten Reste nicht möglich. We-

gen des paläogeographischen und tektonischen Zusammenhanges der Zöbinger Permablagerungen mit denen in der nordnordöstlich gelegenen Boskovic-Furche (vgl. Kap. 3.2.) ist eine Zugehörigkeit zu dem dort auftretenden *Acanthodes gracilis* wahrscheinlich.

2.3. Osteichthyes

Classis Osteichthyes HUXLEY 1880

Subclassis Actinopterygii KLEIN 1885

Superordo Palaeonisci (sensu BERG, KAZANTSEVA & OBRUCHEV 1964)

Ordo Elonichthyiformes KAZANTSEVA 1977

Familia ? Elonichthyidae ALDINGER 1937

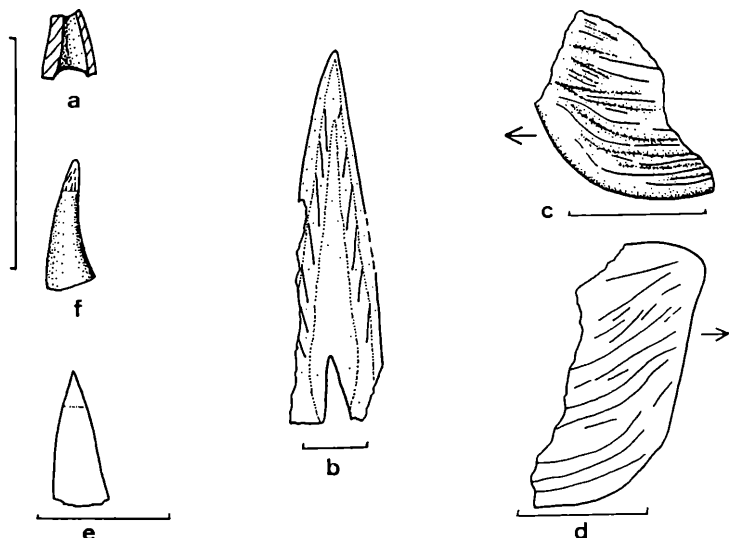
Genus et Species indeterminatus

(Abb. 5)

An allen drei Lokalitäten treten Zähne und Schuppen auf, die man mit Vorbehalt der Familie Elonichthyidae zuweisen kann. Es handelt sich um skulpturierte Flankenschuppen, eine Firstschuppe sowie um isolierte Fangzähne. Die Schuppen weisen eine Skulptur aus langen, diagonal von antero-dorsal nach postero-ven-

Abbildung 5: Reste der Familie ?Elonichthyidae.

a – GPIM-M 5284, aufgebrochener Fangzahn ohne Spitze (Ätzrest; Fundpkt. 1, Leopoldacker Siltstein-Member); b–e von Fundpkt. 2 (Rockenbauer Sandstein - Member): b – GPIM-M 5288, Firstschuppe, wahrscheinlich vom Beginn des oberen Schwanzlappens (Abdruck, durchgezogene Striche sind Schmelzleisten); c – GPIM-M 5287, Flankenschuppe aus dem mittleren Körperbereich; d – GPIM-M 5285, Flankenschuppe aus dem vorderen Körperbereich (Abdruck, durchgezogene Striche sind Schmelzleisten); e – GPIM-M 5292, Fangzahn mit Schmelzkappe (Abdruck); f – GPIM-M 5777, leicht gebogener Fangzahn mit längsgestreifter hyaliner Schmelzkappe (Ätzrest; Fundpkt. 3, Kalterbachgraben Sandstein/Siltstein Wechselfolge - Member). Maßstabsbalken = 1 mm.



tral verlaufenden Schmelzleisten auf. Ventral verlaufen die Leisten parallel zum Schuppenunterrand (Abb. 5c und d). Der Hinterrand der Schuppen ist leider nicht erhalten. Die Firstschuppe ist V-förmig, posterior tief geschlitzt und weist wenige schräg nach posteroventral gerichtete Schmelzleisten auf. Die Zähne besitzen eine Gliederung in einen zylindrischen, weitgehend hohlen Basalteil und eine hyaline Schmelzkappe. Beide sind fein längsgestreift (Abb. 5f). Es handelt sich um Fangzähne, die auf dem Außenrand der Kiefer stehen.

Die vorbehaltliche Zuweisung zur Familie *Elonichthyidae* erfolgte auf Grund der Skulptur der Flankenschuppen. Der diagonale Verlauf der langen Schmelzleisten und der unterrandparallele Verlauf der Leisten im Ventralteil der Schuppen sind typisch für die Vertreter dieser Familie, z.B. für die Typusart *Elonichthys germari* GIEBEL 1848 aus dem Stephanium C der Saale-Senke und *Rhabdolepis macropterus* (AGASSIZ 1835) aus dem höheren unteren Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens (SCHINDLER, 1993). Allerdings weisen die Arten dieser Familie zusätzlich ein Auslaufen der Skulpturleisten in Zähnelungen am Hinterrand der Schuppen auf. Dies konnte erhaltungsbedingt bei den Zöbing-Schuppen nicht nachgewiesen werden.

Ordo *Paramblypteriformes* HEYLER 1969

Familia *Paramblypteridae* BLOT 1966

Genus *Paramblypterus* SAUVAGE 1888

Paramblypterus sp. indet.

(Abb. 6)

An der Fundstelle 2 (Abb. 1) wurden mehrere Schuppen sowie ein Flossenstrahl-Fragment gefunden, die wahrscheinlich zu dieser Gattung gehören. Es handelt sich um relativ dicke rhombische Ganoidschuppen mit glatter Schmelzoberfläche, die andeutungsweise oder deutlich außenrandparallele Anwachsstreifen aufweisen (Abb. 6). Der Flossenstrahl (Abb. 6d) weist kurze Einzelglieder auf, die schwach mit zwei Längsfurchen skulpturiert sind.

Eine Zuordnung zur Gattung *Paramblypterus* kann wegen der vorgefundenen Merkmale und aufgrund der weiten Verbreitung der Gattung im mitteleuropäischen

limnischen Permokarbon angenommen werden (vgl. HEYLER, 1969; BOY, 1976; STAMBERG, 1976; MARTENS, 1981). Da leider keine ganzrandig erhaltenen Schuppen aus dem Pectoralbereich gefunden wurden, konnte ein eindeutiges Merkmal von *Paramblypterus*, der leicht skulpturierte Schuppenhinterrand, nicht nachgewiesen werden.

2.4. Koprolithen

An der Fundstelle 2 wurden mehrere phosphatische Koprolithen gefunden. Zwei davon sind flach und oval, sie messen 11 x 7 mm. Der dritte ist ebenfalls oval, aber relativ räumlich erhalten (15 x 10 mm, bei 8 mm Höhe). Reste von Beutetieren konnten in der feinkörnigen Grundmasse der Koprolithen nicht identifiziert werden. Vermutlich waren es aber Fische. Als Erzeuger der Koprolithen kommen räuberische Wirbeltiere, entweder Vertreter der beschriebenen *Xenacanthiden* oder größerwüchsige *Elonichthyiden*, in Frage.

3. Ausdeutung der Faunenfunde

3.1. Paläoökologische und biostratigraphische Aspekte

Im folgenden sollen, gegliedert nach den Fundpunkten, fazielle und faunistische Ergebnisse dieser Arbeit auf ihre paläoökologische und biostratigraphische Bedeutung hin diskutiert werden.

Fundpunkt 1: Der intraklastführende Mudstone dieser Fundstelle kam in einer Abfolge pflanzenreicher Siltsteine zum Absatz (Detailprofil in Abb. 1). VASICEK (1991: 10) deutet den Standort der Pflanzenfunde als überwiegend Kohlenflöz-fern und relativ trockenen. Das Ablagerungsmilieu selbst wird von ihm als „ansatzweise steinkohlebildend“ umschrieben.

Das von VASICEK beschriebene Profil erinnert faziell stark an Kalk- und Kohle-führende Profile im Stephanium C und tieferen Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens. CLAUSING (1990: Abb. 4) gibt ein Profil der Odenbach-Flöz-Bank (Lauterecken-Schichten, tieferes Rotliegend) mit einer sehr ähnlichen Sedimentabfolge: über pflanzenführenden feinkörnigen Sand-

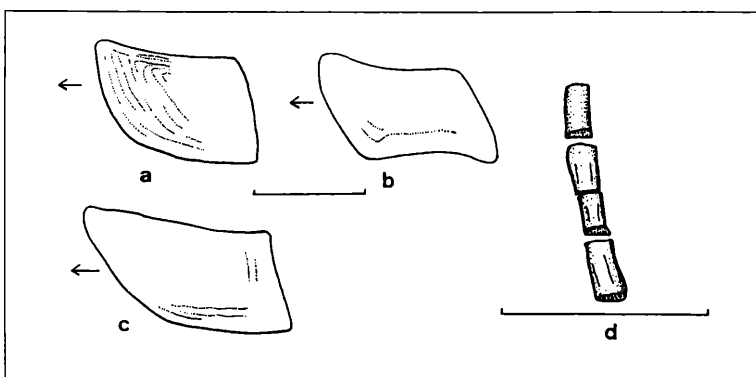


Abbildung 6: Reste von *Paramblypterus* sp., wegen der Lage auf einer Schichtoberfläche und dicht nebeneinander gehören wahrscheinlich alle Reste zu einem disartikulierten Individuum; Fundpkt. 2 (Rockenbauer Sandstein-Member) GPIM-M 5291: a – vordere Flankenschuppe kurz vor der Bauchkante; b – vordere Flankenschuppe kurz vor der Bauchkante, etwas weiter hinten als a; c – Ventralschuppe; d – artikuliertes Lepidotrichien eines Flossenstrahls. Maßstabsbalken = 1 mm; Pfeil weist nach anterior.

steinen folgen ebenfalls pflanzenführende dunkle Siltsteine, dann ein Kohleflöz, darüber Kalksteine mit karbonatischen Tonsteinen, und dann wieder dunkle pflanzenführende Siltsteine. CLAUSING (1990) deutet die Abfolge als Bildung in einem flachen eutrophen See mit vegetationsreicher Uferzone, die zur (allochthonen) Kohlebildung führte.

Ähnliche Verhältnisse lassen sich für den Fundpunkt 1 im Zöbinger Raum annehmen. Der intraklastführende Mudstone wäre also ein sedimentärer Karbonatabsatz, teilweise durch Strömungen umgelagert (Intraklasten), in einem flachen See. Intensive Bioturbation führte zur Auflösung der Schichtung und zur Bildung von knolligen Lagen.

Biostratigraphische Hinweise ergeben sich aus der Faunenführung nicht.

Fundpunkt 2: Der tonige pyritreiche Brandschiefer dieser Fundstelle läßt sich in keine lithologische Abfolge einfügen, da er von der Schachthalde des dortigen Kohlenbergwerks stammt. Es handelt sich um eine Einlagerung in eine durch viele Pflanzenreste charakterisierte Abfolge, die basal grobe glimmerreiche Sandsteine enthält (VASICEK, 1974). Der Brandschiefer selbst gab wohl den Anlaß zur Kohlensuche. Aufgrund von Funden nichtmariner Bivalven in benachbarten Aufschlüssen (FLÜGEL, 1960; VASICEK, 1991) sowie zahlreicher Pflanzenreste interpretiert VASICEK (1991:13) das Milieu als limnisch mit weit transportierten Pflanzenresten.

Faziell handelt es sich bei dem faunenführenden Gestein um schlecht geschichtete, leicht siltige schwarze Tonsteine mit Vitritlagen, in die selten cm-große Goethit/Pyrit-Konkretionen eingelagert sind. Die Mächtigkeit der Schicht beträgt maximal 8 cm. Das Gestein nimmt eine Mittelposition zwischen vitritreichem Brandschiefer und Kohle-Ölschiefer ein.

Sehr ähnliche Kohle-Ölschiefer treten auch im Saar-Nahe-Gebiet auf. Aus dem Stephanium C (Breitenbach-Schichten) wurde ein solcher von DROZDZEW-SKI (1969:87, Abb. 3) kurz beschrieben. Im Rahmen eines von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützten Projektes („Rotliegend-Palökologie“ / Prof. Boy, Universität Mainz) wurde dieser Kohle-Ölschiefer ebenfalls untersucht (Profil Altenkirchen in BOY et al., 1991). Die Faunenführung ist sehr ähnlich. Es treten Schuppen von *Paramblypterus* sp., *Elonichthys* sp., Stacheln von *Acanthodes* sp., Zähne von *Triodus lauterensis* und von *Orthacanthus* cf. *gracilis* sowie kleine Koprolithen auf. Daneben finden sich als Arthropoden-Vertreter Reste des syncariden Kleinkrebses *?Palaeocaris* sp. Das Ablagerungsmilieu solcher Kohle-Ölschiefer sind flache, meist kleine eutrophe Seen, in die viel allochthones Pflanzenmaterial gelangen konnte (BOY et al., 1991). Derartige Sedimente treten häufiger auch in abgeschnittenen Altarmen von Flüssen auf (oxbow lakes). Dafür, daß letzteres für Fund-

punkt 2 zutreffen könnte, spricht auch das lithologische Umfeld (fluviale Sandsteine des Rockenbauer-Sandstein - Members).

Biostratigraphisch ist die Fischfauna interessant. Die Vergesellschaftung mehrerer Arten der Xenacanthida, mehrerer Actinopterygier-Gattungen und von Acanthodien in einem Gesteinshorizont ist bemerkenswert. In limnischen jungpaläozoischen Ablagerungen Mitteleuropas ist ein solches gemeinsames Vorkommen stratigraphisch deutlich auf das Stephanium bzw. das tiefste ?Autunium beschränkt (BOY, HAMPE & SCHINDLER, in Vorb.). In jüngeren Rotliegend-Ablagerungen (?Autunium; z.B. jünger als Remigiusberg-Schichten, Saar-Nahe-Becken; jünger als Untere Gehren-Schichten, Thüringer Wald) ist mit wenigen Ausnahmen eine deutliche Verarmung der Fischfauna, bemessen an der Anzahl der Arten in jeweils einem Horizont, festzustellen. Berücksichtigt man die Pflanzenführung der Fundstellenumgebung mit Elementen wie *Ernestiodendron filiciformis* und *Callipteris conferta*, die altersmäßig auf „Autunium“ hinweisen (VASICEK, 1991:7; vgl. hier aber BROUTIN et al., 1990), so ergibt sich biostratigraphisch eine Einordnung des Fundpunktes in den Grenzbereich Stephanium-Rotliegend (?Autunium; vergleichbar Remigiusberg-Schichten, Saar-Nahe-Becken; Untere Gehren-Schichten, Thüringer Wald).

Fundpunkt 3: Der fossilführende Onkoidpackstone des dritten Fundpunktes kam in stark bewegtem Flachwasser zum Absatz. Dies führte zur Bildung konzentrischer ooidähnlicher Onkoide. Intraklasten und umgelagerte zementverfüllte Ostracodenschalen belegen Aufarbeitungen. Die Fischreste sind folglich nur in Form einzelner Schuppen und Zähne erhalten. Das sedimentäre Umfeld mit schlecht laminierten Siltsteinen, die hangend zum Kalkstein gröber werden und von einem fluvialen Sandstein überlagert werden (Detailprofil in Abb. 1), deutet als Ablagerungsmilieu auf einen kleinen flachen See hin, der sich auf einer schlammigen Überflutungsfläche entwickelt hat. Hangend wird er von einem fluvialen Vorstoß während eines Uferdammbrechens (crevasse splay) verfüllt. Es treten zunehmend Rhizokonkretionen und Wurzelabdrücke auf. Schließlich überlagert ein durchwurzelter Sandstein des Uferdammes die Überflutungsebene.

Biostratigraphisch zeigt die vorgefundene Fischfauna keine signifikanten Merkmale.

3.2. Paläogeographische Anmerkungen

Die jungpaläozoischen Ablagerungen von Zöbing setzen sich mit erosionsbedingten Lücken (SCHERMANN, 1971:A68) nordöstlich bis Niederfladnitz fort. Weiter nach Nordosten ist eine Verbindung mit der hinter der tschechischen Grenze gelegenen Boskovice-Furche anzunehmen (VASICEK, mdl. Mitt.). Der

Schichtaufbau der Zöbing-Formation und der Ablagerungen in der Boskovice-Furche ist vergleichbar (VASICEK, 1977; zit. in SCHÖNLAUB, 1979:108). Enge faunistische Bindungen an das Jungpaläozoikum von Böhmen ergeben sich aus dem Auftreten von *Plicatodus* sp. in Zöbing und in der Innersudetischen Mulde (Rakovnice-Becken). Zur benachbarten Boskovice-Furche bestehen Gemeinsamkeiten mit Fischfunden, die RZEHAK 1881 kurz erwähnte. Es handelt sich um den Nackenstachel eines Xenacanthiden, um etliche Acanthodier der Art *Acanthodes gracilis* sowie Vertreter glattschuppiger wie skulpturiertschuppiger Palaeonisciden, denen RZEHAK (1881:79) mehrere neue Namen verlieh. Eine Verbindung nach Süden (Nördliche Grauwackenzone, Karnische Alpen) war nach SCHÖNLAUB (1979: 106 ff.) aufgrund pflanzenbiogeographischer und tektonischer Überlegungen vorhanden. Damit war auch eine Anbindung an die dortigen marinen Sedimentationsräume des Oberkarbons und Perms gegeben.

4. Schlußbemerkungen

Die hier beschriebenen Fischfunde stellen sicherlich nur einen Ausschnitt aus dem Spektrum der ehemals vorhandenen Fauna der Zöbing-Formation dar. Umfangreichere Probennahmen lassen die Qualität und Quantität der Funde für die vorgestellten Fundorte sicherlich ansteigen. Zudem ist zu bedenken, daß nur wenige der möglicherweise fossilführenden Gesteine beprobt werden konnten. Interessant für spätere Beprobungen sind weitere Brandschiefer an der Basis der Zöbing-Formation bei Falkenstein (WALDMANN, 1922), die Lamellenkalke von Abschnitt 3c des Kalterbachgraben Sandstein/Siltstein-Wechselfolge Members (VASICEK, 1991:Abb. 2) sowie die teilweise verkieselten Kalke des Lamm Siltstein/Arkose - Members (VASICEK, 1991:7). Auch SCHERMANN (1971) und VASICEK (1974, 1975) erwähnen stratigraphisch nicht eingeordnete, teilweise relativ mächtige Karbonatbänke, die faunenführend sein könnten. Gerade im Hinblick auf die guten Anbindungen des Zöbinger Rotliegend an die alpinen (tethyalen) marinen Ablagerungsräume sind sicher noch einige Überraschungen bei zukünftigen Untersuchungen der Zöbinger Faunen zu erwarten.

5. Literatur

- AGASSIZ, L., 1835–36. Recherches sur les poissons fossiles. — Contenant l'Histoire de l'Ordre des Ganoïdes, 2: 646 S., 84 Taf., Neuchâtel.
- AGASSIZ, L., 1837–43. Recherches sur les poissons fossiles. — Contenant l'Histoire de l'Ordre des Placoïdes, 3: 422 S., 65 Taf., Neuchâtel.
- BOY, J.A., 1976. Überblick über die Fauna des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm). — Mainzer geowiss. Mitt., 5:13–85, 41 Abb., Mainz.
- BOY, J.A., CLAUSING, A., SCHINDLER, T. & SCHMIDT, D., 1991. Projekt Bo 553/6–2 „Rotliegend-Paläoökologie“ – Bericht über den Zeitraum 1.7.1989 bis 1.7.1991. — 145 S., 20 Abb., 14 Anlagen, Mainz (unveröff. DFG-Forschungsbericht).
- BROUTIN, J., DOUBINGER, J., FARJANEL, G., FREYTET, P., KERP, H., LANGIAUX, J., LEBRETON, M.-L., SEBBAN, S. & SATTA, S., 1990. Le renouvellement des flores au passage Carbonifère Permien: approches stratigraphique, biologique, sédimentologique. — C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. II, 311:1563–1569, 1 Abb., 1 Taf., Paris.
- CLAUSING, A., 1990. Mikrofazies lakustriner Karbonathorizonte des Saar-Nahe-Beckens (Unter-Perm, Rotliegend, SW-Deutschland). — Facies, 23:121–140, 14 Abb., 1 Tab., 3 Taf., Erlangen.
- DROZDZEWSKI, G., 1969. Sedimentation und Struktur des nordöstlichen Saarbeckens. — Oberrh. geol. Abh., 18:77–117, 8 Abb., 4 Taf., 1 Kte., Karlsruhe.
- FLÜGEL, E., 1960. Nichtmarine Muscheln aus dem Jungpaläozoikum von Zöbing (Niederösterreich). — Verh. Geol. B.-A., 1:78–82, Wien.
- FOHRER, B., 1991. Verkieselte Flachwasserostrakoden und ihre Begleitfauna und -flora aus dem Oberkarbon der Karnischen Alpen (Nassfeld-Region). — Abh. Geol. B.-A., 46:1–107, 32 Abb., 2 Tab., 28 Taf., Wien.
- FRITSCH, A., 1889. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. — 2: 114 S., 71 Abb., 42 Taf., Prag.
- FRITSCH, A., 1895. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. — 3: 132 S., 22 Abb., 42 Taf., Prag.
- GEBHARDT, U., 1986. Ichthyolithen aus dem Stefan C (Oberkarbon) der Saalesenke (DDR). — Freiburger Forsch.-Heft, C410:65–87, 4 Taf., Leipzig.
- GROSS, W., 1986. Die Karbonflora Kärntens. — Fossilien, 3(6):265–270, 8 Abb., 1 Tab., Korb.
- HAMPE, O., 1988. Über die Bezahnung des *Xenacanthus* (Chondrichthyes: Xenacanthida; Unterperm, SW-Deutschland). — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1988 (12):743–756, 4 Abb., Stuttgart.
- HAMPE, O., 1989. Revision der *Triodus*-Arten (Chondrichthyes: Xenacanthida) aus dem saarpfälzischen Rotliegenden (Oberkarbon–Perm, SW-Deutschland) aufgrund ihrer Bezahnung. — Paläont. Z., 63(1/2):79–101, 7 Abb., Stuttgart.
- HAMPE, O., 1991. Histologische Untersuchungen an fossilen Zähnen der Haifisch-Ordnung Xenacanthida (Chondrichthyes: Elasmobranchii) mit Hilfe der Fluoreszenzmikroskopie. — Leica Mitt. Wiss. Tech., 10(1):17–27, 2 Abb., 8 Taf., Wetzlar.
- HAMPE, O., 1994. *Plicatodus jordani* nov. gen. nov. sp., a new xenacanthid shark from the Lower Permian of Europe (Saar-Nahe-basin, Germany). — [in:] ARSENAULT, M., LELIÈVRE, H. & JANVIER, P. (eds.):

- Studies on Early Vertebrates (VIIth Internat. Symp., 1991, Miguasha Parc, Quebec). — Bull. Mus. natl. Hist. nat., 4^e sér., Sect. C, **17**(1–4):209–226, 7 Abb., Paris.
- HEYLER, D., 1969. Vertèbres de l'Autunien de France. — Cahiers de Paléont., 259 S., 166 Abb., 52 Taf., Paris.
- HEYLER, D., 1980. Les vertébrés du Stéphanien de Montceau-les-Mines (Saône-et-Loire). — Bull. Soc. d'Hist. Nat. d'Autun, **94**:53–75, 1 Abb., 8 Taf., Autun.
- HEYLER, D., 1987. Vertébrés des bassins stéphanien et autuniens du Massif Central Français; paléobiogéographie et paléoenvironnements. — Ann. Soc. Géol. Nord, **61**:123–130, Lille.
- HEYLER, D. & DEBRIETTE, P., 1986. Sur les Xénacanthiformes (Poissons, élasmobranches), à la lumière de découvertes récentes dans le Permo-Carbonifère de France. — Congr. nat. Soc. Savantes Sci., **1**:89–109, 3 Taf., Paris.
- HEYLER, D. & PACAUD, G., 1978. Nouveautés paléontologiques et géologiques dans l'Autunien du Bassin d'Autun. — Bull. Soc. d'Hist. Nat. d'Autun, **85**:12–23, 6 Abb., 4 Taf., Autun.
- HEYLER, D. & POPLIN, C., 1982. Sur quelques neurocranes d'elasmobranches du Permien du Bassin d'Autun (Saône-et-Loire, France). — Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), **68**(1):15–32, 3 Abb., 2 Taf., Paris.
- HEYLER, D. & POPLIN, C., 1989. Systematics and relationships among the Xenacanthiformes (Pisces, Chondrichthyes) in the light of Carboniferous and Permian French material. — Act. Mus. Reginaehradecensis, Ser. A: Sci. Nat., **22**:69–78, 4 Abb., Hradec Králové.
- JORDAN, H., 1849. *Triodus sessilis*, ein neuer Fisch der Kohlenformation von Lebach. — N. Jb. Min. Geol. Paläont., **1849**:843, 2 Abb., Bonn.
- KNER, R., 1867. Über *Orthacanthus dechenii* GOLDF. oder *Xenacanthus dechenii* BEYR. — Sitz.-Ber., math.-naturwiss. Kaiserl. Akad. Wiss., **55**:540–584, 10 Taf., Wien.
- MARTENS, T., 1981. Zur Fauna der Manebacher Schichten (Unteres Rotliegendes) bei Manebach (Thüringer Wald). — Z. geol. Wiss., **9**:1057–1063, 3 Taf., Berlin.
- POPLIN, C. & HEYLER, D., 1989. Évolution et phylogénie des Xenacanthiformes (= Pleuracanthiformes) (Pisces, Chondrichthyes). — Ann. Paléont. (Vert.-Invert.), **75**(4):187–222, 12 Abb., 2 Taf., Paris.
- REIF, W.-E., 1984. Pattern regulation in shark dentition. — [in:] MALACINSKI, G.M. (ed.): Pattern formation. A primer in developmental biology. — :603–621, 13 Abb., New York (Macmillan).
- REIS, O.M., 1913. Über permische Pleuracanthidenreste. — Geogn. Jh., **26**:155–161, 1 Abb., Taf. 6, München.
- RZEHAK, A., 1881. Die Fauna des mährischen Rotliegenden. — Verh. kaiserl.-königl. geol. Reichsanst., Vienna, **1881**:78–79, Wien.
- SCHERMANN, O., 1971. Bericht über die Neukartierung des Perms bei Zöbing (Blätter 21 und 38). — Verh. Geol. B.-A., **1971**(4):A67–A68, Wien.
- SCHINDLER, T., 1993. „*Elonichthys palatinus* n. sp., a new species of actinopterygians from the Lower Permian of the Saar-Nahe Basin (SW-Germany). — [in:] HEIDTKE, U. (compiler): New Research on Permo-Carboniferous Faunas. — POLLICHA-Buch, **29**:67–81, 3 Abb., 1 Tab., Bad Dürkheim.
- SCHNEIDER, J., 1985. Elasmobranchier-Zahntypen (Pisces, Condriichthyes) und ihre stratigraphische Verbreitung im Karbon und Perm der Saale-Senke (DDR). — Freiburger Forsch.-Heft, **C400**:90–100, 3 Abb., 4 Taf., Leipzig.
- SCHNEIDER, J., 1988. Grundlagen der Morphogenie, Taxonomie und Biostratigraphie isolierter Xenacanthodier-Zähne (Elasmobranchii). — Freiburger Forsch.-Heft, **C419**:71–80, 2 Abb., 1 Taf., Leipzig.
- SCHÖNLAUB, H.P., 1979. Das Paläozoikum in Österreich. — Abh. Geol. B.-A., **33**:1–124, 79 Abb., 4 Tab., 7 Taf., Wien.
- STAMBERG, S., 1976. Revision of Genus *Paramblypterus* (Actinopterygii) from the Lower Permian of Bohemia. — Sbornik geol. ved., paleont., **18**:9–52, 24 Abb., 12 Taf., Prag.
- VASICEK, W., 1974. Bericht 1973 über die Aufnahmen im Perm von Zöbing auf den Kartenblättern Horn (21) und Krems (38). — Verh. Geol. B.-A., **4**:A114–A115, Wien.
- VASICEK, W., 1975. Geologische Aufnahme (Paläozoikum). — Verh. Geol. B.-A., **1**:A25–A26, Wien.
- VASICEK, W., 1991. Das Jungpaläozoikum von Zöbing. — Exkursionen in das Jungpaläozoikum und das Mesozoikum Österreichs. — :1–21, 3 Abb., Wien (Österr. Paläont. Ges.).
- WALDMANN, L., 1922. Das Südennde der Thayakuppel. — Jb. Geol. B.-A., **72**:183–204, 2 Abb., Wien.
- ZAJIC, J., 1989. Remains of Permo-Carboniferous vertebrates from the HK-1 borehole (Horní Kalná, Krkonose Piedmont Basin, East Bohemia). — Vest. ústr. úst. geol., **64**(5):287–296, 3 Abb., 4 Taf., Prag.
- ZIDEK, J., 1988. Hamilton quarry (Kansas, Late Pennsylvanian) Chondrichthyes. — Reg. Geol. Paleont. Upper Paleozoic Hamilton area, KGS Guidebook Series, **6**:167–172, 4 Abb., Lawrence, KS.