

Beiträge zur Paläoökologie der Triasconodonten

von H. Kozur^{†)}

Zusammenfassung

Salinitätsgehalt, Tiefe, Temperatur, aber auch der Energieindex und der Sauerstoffgehalt des Wassers spielen neben dem Substrat eine große Rolle für das Auftreten der triassischen Conodonten. Conodonten fehlen in extrem flachem Wasser, z.B. intertidalen Kalken, sie sind sehr selten in Dasycladaceen-reichen Kalken, fehlen in Riffkalken und anderen Hartbodensedimenten. Sehr viele Conodonten wurden in kalkigen euhalinen marinen Weichbodensedimenten mit Ausnahme von psychrosphärischen Tiefwassersedimenten gefunden. Die meisten triassischen Conodonten sind stenohalin, einige Arten euryhalin. Eine Reihe davon ist stenotherm wie z.B. *Gladigondolella*, andere wiederum eurytherm wie z.B. die vielen *Gondolella*-Arten. In Flachwassersedimenten mit starker Turbulenz (hoher Wellenenergie) gibt es nur robuste Conodonten.

Die Conodonten leben in Wasser mit einem relativ geringen Sauerstoffgehalt, aber sie benötigen stets einen höheren Sauerstoffgehalt als die Colecodonten. Es konnten nie mehr als drei bis vier natürliche Conodonten-Vergesellschaftungen (natürliche Arten) in einem Environment bzw. an einem Platz gefunden werden. In einem Environment, das nicht besonders geeignet für Conodonten ist, sind es höchstens ein bis zwei natürliche Conodontenarten. Dieses Untersuchungsergebnis ist von enormer Bedeutung für die Multielementtaxonomie.

Die paläoökologischen Untersuchungen der triassischen Conodonten zeigen folgendes auf:

- 1) Die Conodonten-führenden Organismen waren nicht planktonisch oder pseudoplanktonisch,

^{†)} Anschrift des Verfassers: Dipl. Geol. Dr. Heinz Kozur,
Staatliche Museen, Schloß Elisabethenburg, DDR-61 Meiningen

- 2) sie waren Bodenbewohner, zumindest für einen gewissen Zeitabschnitt ihres Lebens,
- 3) sie hatten die Fähigkeit, zu schwimmen.

Diesem Verhalten nach waren die Conodonten-führenden Tiere den primitiven Chordaten (Acrania, Agnatha) sehr ähnlich.

Summary

The occurrence and frequency of the triassic conodonts as well as the generic composition of the triassic conodont faunas are controlled by the salinity, water depth, water temperature and to a lesser degree by the level of energy, substratum and oxygen content of the water. No conodonts occur in extremely shallow water deposits (e.g. intratidal limestones), they are very rare or absent in limestones rich in dasycladacean algae as well as in reef limestones and other hard bottom sediments. Many conodonts are found in limy euhaline marine soft bottom sediments, except of psychrospheric deep water sediments.

The most triassic conodonts are stenohaline marine; some species are euryhaline marine.

Some triassic conodonts are stenotherme (e.g. *Gladigondolella*), others eurytherme (e.g. many species of *Gondolella*).

In shallow water sediments influenced by high wave energies only robust conodonts occur.

Conodonts could live also in water with relatively small oxygen content, but they need a higher oxygen content than the Eunicida (scolecodonts). No more than 3-4 natural conodont-assemblages (natural species) occur in one environment at one place. In environments not so favourable for conodonts mostly only 1-2 natural conodont species occur in one place. This is of great importance for the multielement taxonomy.

The paleoecology of the triassic conodonts demonstrates that

- 1) the conodont-bearing animal was not planktonic or pseudo-planktonic,

- 2) the conodont-bearing animals were bottom dwellers, at least in parts of their life-cycle,

- 3) the conodont-bearing animal was able to swim.

In this behaviour the conodont-bearing animals were very similar to primitive Chordata (Acrania, Agnatha).

In den letzten Jahren ist eine große Anzahl von Arbeiten über die Taxonomie und stratigraphische Bedeutung der Triasconodonten erschienen. Mit der Paläoökologie der Triasconodonten befaßten sich aber nur wenige Arbeiten, obwohl die Kenntnis der Paläoökologie der Triasconodonten für die stratigraphische Auswertung oftmals entscheidend wichtig ist. Erst bei KOZUR (1971a, b, 1973d) und KOZUR & MOSTLER (1971a, 1972b, c) wurden detaillierte Angaben zur Paläoökologie der Triasconodonten veröffentlicht. Die wichtigsten ökologischen Faktoren, welche die Verbreitung der Triasconodonten beeinflussen oder begrenzen, sind Salzgehalt, Wassertemperatur, Wassertiefe und in geringerem Maße Wasserbewegung, Substrat und Sauerstoffgehalt.

1. Einfluß des Salzgehaltes auf die Verbreitung der Triasconodonten

Schon lange ist unbestritten, daß die Triasconodonten wie alle Conodonten marine Lebewesen sind. Wie erstmalig bei KOZUR (1971a, b) und KOZUR & MOSTLER (1971a) aufgezeigt wurde, kommen einige Conodonten aber nicht nur in euhalin-marinen Sedimenten, sondern auch in brachyhalin-marinen und hyposalinar-marinen Ablagerungen vor. Deutlich lassen sich hinsichtlich der Salzgehaltsansprüche zwei Gruppen von Conodonten unterscheiden: stenohalin und euryhalin-marine Conodonten. Zu den stenohalin-marinen Conodonten gehört z.B. das *Gladigondolella tethydis*-Multielement. Dieses Multielement findet sich stets nur in euhalin-marinen Sedimenten, niemals dagegen im Brachyhalinikum oder Hyposalinar. Das *Gladigondolella tethydis*-Multielement kommt nicht einmal in überwiegend euhalin-marinen Ablagerungen vor, wenn in diesem Bereich größere Salzgehaltsschwankungen auftreten. Zu den ausgeprägt euryhalinen Conodonten gehören z.B. *Neohindeodella*, *Pseudofurnishius* und ein Teil der *Neospathodus*-Arten. Diese Gattungen kommen nicht nur in euhalin-marinen Sedimenten, sondern auch im Brachyhalinikum und (oder) im Hyposalinar, gelegentlich bis zur beginnenden Gipsabscheidung, vor. Zwischen diesen Extremen gibt es alle Übergänge. Viele *Gondolella*-Arten, die extrem empfindlich gegen selbst geringfügige Übersalzungen sind (nur *G. haslachensis* findet sich gelegentlich auch im Hyposalinar), kommen nicht nur im Euhalinikum, sondern auch im Brachyhalinikum vor; nur wenige *Gondolella*-Arten sind stenohalin (*G. navicula*, *G. polygnathiformis*). Die meisten Arten vertragen geringe Verbrackungen recht gut und sind daher auch in brachyhalin-marinen Ablagerungen recht häufig, wobei sie hier stärkere Verbrackungen vertragen als alle anderen Conodonten, die nicht zum *Gondolella*-Multielement gehören. Andererseits sind aber z.B. alle untertriassischen *Gondolella*-Arten sehr empfindlich gegen geringfügige Übersalzungen und selbst gegen geringe Salzgehaltsschwankungen, sofern es sich dabei um kurzzeitige geringfügige Übersalzungen handelt. Da solche Bedingungen in den ausgedehnten untertriassischen Flachmeeren der europäischen Tethys herrschten, fehlen hier die Gondolellen vollständig, während euryhaline marine Conodonten, wie die *Hadrodontina-Pachycladina*-Gruppe, *Eurygnathodus*, *Platyvillosus*, *Neohindeodella* und einige *Neospathodus*-Arten z.T. häufig auftreten.

Die Reaktion der Triasconodonten auf vergleichsweise geringe Salzgehaltsschwankungen innerhalb des marinen Bereichs ist also recht stark und sollte bei biostratigraphischen Gliederungen niemals unberücksichtigt bleiben. Besonders anschaulich zeigen sich die Auswirkungen vergleichsweise geringerer Salzgehaltsschwankungen, die nicht einmal die Verbreitung der Crinoiden beeinflussen, im Unteren Muschelkalk (Unteranis und Pelson) des Germanischen Beckens. Die Ablagerungen sind hier durchwegs marin, doch treten häufig geringe Salzgehaltsschwankungen auf, die zum überwiegenden Teil in einer geringfügigen Übersalzung bestehen. In der Nähe der Verbindungswege zur euhalin-marinen Trias (im Unteranis am Südrand der Holy Cross Mts. und im Pelson zusätzlich in Oberschlesien) wirkten sich diese Salzgehaltsschwankungen kaum aus. Hier trifft man daher reichlich Gondolellen neben anderen Conodonten an. Weiter westlich, im zentralen und westlichen Germanischen Becken, sind Conodonten ebenfalls sehr häufig (massenhaftes Auftreten von *Neohindeodella*, *Chirodella*, *Cornudina*, zum Teil sind auch *Neospathodus germanicus* bzw. *N. kockeli* und die begleitenden Zahnreihenconodonten häufig). Dagegen fehlen hier die Gondolellen völlig. Nur an der Unteranis/Pelson-Grenze (Oolithbank-Zone) dringen die Gondolellen kurzzeitig mit vereinzelten juvenilen Exemplaren bis in das zentrale Germanische Becken (Thüringen) vor. Zur gleichen Zeit dringen auch andere stenohaline Organismen weit in das Germanische Becken vor. Besonders interessant ist die Tatsache, daß es sich bei den kurzzeitig bis ins zentrale Becken vordringenden Gondolellen stets nur um früheste, fast plattformlose juvenile Stadien handelt. Die gleiche Erscheinung kann man in ähnlichen Situationen ganz generell beobachten. Bei Salinitätsverhältnissen (oder anderen ökologischen Faktoren), die für eine bestimmte Conodontengruppe sehr ungünstig sind, erfolgen aus benachbarten Gebieten mit günstigen faziellen Verhältnissen mehrfach Vorstöße von juvenilen Conodontenträger müssen daher wesentlich beweglicher gewesen sein als adulte.

2. Einfluß der Wassertemperatur auf die Verbreitung der Triasconodonten

In der Trias lassen sich stenotherme und eurytherme Conodonten unterscheiden. Wie KOZUR (1973d) aufzeigte, existierten in der Trias zwei zirkumpolare boreale Großprovinzen, die sich unter anderem durch ihre Conodontenfaunen ganz wesentlich von der (tropischen) tethyalen Großprovinz unterscheiden. Gattungen wie *Gladigondolella* sind streng stenotherm und auf die tethyle Großprovinz beschränkt. Andere, wie *Gondolella* und *Neospathodus*, sind eurytherm bzw. besitzen einige eurytherme Arten. Solche eurythermen Arten und Gattungen kommen sowohl in der tethyalen als auch in den borealen Großprovinzen vor.

3. Abhängigkeit der Triasconodonten von der Wassertiefe

Die Abhängigkeit der Häufigkeit und des Auftretens der Triasconodonten von der Wassertiefe ist beträchtlich. KOZUR (1972c) konnte mit Hilfe von Ostracoden und anderen Fossilien eine

detaillierte Wassertiefengliederung in der Trias vornehmen. Die Conodontenverteilung und Häufigkeit zeigt klare Abhängigkeit von den festgestellten Wassertiefen. Es ist schon lange bekannt, daß Conodonten in intertidalen und supratidalen Ablagerungen fehlen (z.B. im Hauptdolomit, sofern nicht einzelne Partien unter größeren Wassertiefen abgelagert wurden). Auch in den unter sehr geringen Wassertiefen entstandenen Dasycladaceen-reichen Kalken und Dolomiten sind Conodonten sehr selten. In Dasycladaceen-armen Kalken, die unter etwas höheren Wassertiefen abgelagert wurden, können Conodonten bereits recht häufig sein. Am häufigsten sind Conodonten in Wassertiefen zwischen 10 und 150 m. In größeren Wassertiefen nimmt die Häufigkeit vieler Arten wieder rasch ab und in psychrosphärischen Ablagerungen (unter 500 m Wassertiefe) gehören Conodonten oftmals schon zu den Seltenheiten. Es gibt allerdings auch Arten, die in psychrosphärischen Ablagerungen besonders häufig sind. Dazu gehört z.B. *Gondolella timorensis*. Die Abhängigkeit der Conodonten von der Wassertiefe gehört zu den interessantesten Erscheinungen, da sie weitreichende Rückschlüsse auf die Lebensweise der Conodontenträger gestattet. Mit der Zielstellung, Angaben über die Lebensweise der Conodontenträger zu erhalten, wurden zahlreiche Proben aus dem Illyr (Oberanin) Ungarns, der ČSSR und Österreichs untersucht. Hier finden sich psychrosphärische Ablagerungen in unmittelbarer Nachbarschaft von epibathyalen (200-500 m Wassertiefe), tiefneritischen (100-200 m Wassertiefe) und flachneritischen (10-100 m Wassertiefe) Ablagerungen. Laterale und vertikale Faziesübergänge sind vorhanden, sodaß Tief- und Flachwassersedimente fließend ineinander übergehen und nicht tektonisch begrenzt sind. Es konnte generell festgestellt werden, daß die Zahl der Conodonten in illyrischen psychrosphärischen Ablagerungen relativ gering ist, selbst wenn es sich nur um regional vergleichsweise kleine Gebiete mit psychrosphärischen Ablagerungen handelt. Gleichaltrige Ablagerungen aus angrenzenden epibathyalen, tief- und flachneritischen Arealen (außer extrem flachen Bildungen) sind reich an Conodonten, mit einem Maximum der Conodontenhäufigkeit im tief- und flachneritischen Bereich. Selbstverständlich kann man die Wassertiefe (abgesehen von der Druckzunahme) nicht als ökologischen Faktor an sich ansprechen. Mit der Erhöhung der Wassertiefe erhöht sich nicht nur der Druck, sondern im offenen Weltmeer nimmt die Temperatur beträchtlich ab (und bleibt ohne jahreszeitliche Schwankungen etwa konstant), das Nahrungsangebot wird allgemein geringer, die Wasserbewegung nimmt ab usw. Daher kann das Fehlen einer Conodontenart in psychrosphärischen Ablagerungen z.B. darauf zurückzuführen sein, daß es sich bei dieser Conodontenart um eine stenotherme Warmwasserform handelt. Da aber auch eurytherme Formen in der Psychrosphäre fehlen können, kann die niedrige Wassertemperatur in vielen Fällen nicht zur Erklärung der starken Abnahme der Arten- und Individuenzahl in psychrosphärischen Ablagerungen herangezogen werden. Vielmehr wirken auf die Conodontenträger in der Psychrosphäre eine Vielzahl von Faktoren ein, die darauf schließen lassen, daß die Conodontenträger zumindest während großer Teile ihres Lebenszyklus benthonisch lebten.

4. Abhängigkeit der Triasconodonten vom Sediment, der Wasserbewegung und dem Sauerstoffgehalt

Die Abhängigkeit der Triasconodonten vom Sediment ist ganz offensichtlich. Einerseits sind Conodonten in ausgeprägten Hartbodensedimenten sehr selten oder fehlen dort völlig. Andererseits zeigen einige Arten eine deutliche Variabilität in Abhängigkeit vom Substrat. So sind z.B. die *Hadrodontina*- und *Pachycladina*-Arten in Sandsteinen bzw. Kalksandsteinen deutlich robuster als in Kalken, selbst wenn es sich um Ablagerungen der gleichen Wassertiefe und etwa gleicher Wasserbewegung handelt. Ähnliche Auswirkungen hat die Stärke der Wasserbewegung. In Stillwassersedimenten treten durchwegs zartere Conodonten auf als in stark bewegten Schillkalken. Hierbei handelt es sich einerseits um die Folge selektiver Zerstörungen von zarten Zahnreihenconodonten in stark bewegtem Wasser, andererseits aber sind auch die gleichen Arten in Sedimenten, die unter starker Wasserbewegung entstanden, etwas robuster als in Stillwasserablagerungen.

Hinsichtlich geringer Sauerstoffgehalte sind Conodonten nicht sehr empfindlich. Allerdings vertragen sie nicht so niedrige Sauerstoffgehalte wie die Eunicida und Phyllococida (Scolecodonten).

5. Abhängigkeit der Triasconodonten von den Begleitfaunen

Direkte Abhängigkeiten der Conodontenverteilung und Häufigkeit von nektonischen und planktonischen Organismen lassen sich nicht nachweisen. Das reiche Vorkommen von Conodonten in Ammonitenkalken resultiert aus ähnlichen Ansprüchen der Ammoniten und Conodonten an Salinität und Wassertiefen. Es gibt jedoch auch zahlreiche überaus Conodonten-reiche Sedimenten, die frei von Ammoniten sind, während Conodonten-arme Ammonitenkalke selten sind. Das für die Ammoniten gesagte trifft auch für die häufig zu beobachtende Assoziation von reichlich Conodonten mit stenohalinen Brachiopoden zu. Dagegen lassen sich gewisse Abhängigkeiten zwischen der Conodontenhäufigkeit und dem Benthos, speziell dem Mikrobenthos erkennen. So schließen sich Ostracoden und Conodonten zwar nicht aus, Ostracoden-reiche Proben enthalten aber, von wenigen Ausnahmen abgesehen, wenig oder keine Conodonten, und zwar selbst bei Conodonten-günstiger Fazies.

6. Rückschlüsse auf die Lebensweise der Conodontenträger

Lange Zeit herrschte die Auffassung vor, daß die Conodontenträger durchwegs freischwimmende Tiere waren, wodurch ihre oftmals weltweite Verbreitung leicht zu erklären ist und zweifelsohne setzt die ungewöhnlich rasche Ausbreitungsgeschwindigkeit der meisten triassischen Conodonten (sie ist oftmals größer als diejenige der Ammoniten) voraus, daß sie zumindest in Teilen ihres Lebenszyklus eine hohe aktive oder passive Beweglichkeit aufwiesen. Da die Eroberung der für einzelne Conodontenarten oder für die Conodonten insgesamt ungünstigen faziellen Bereiche aus benachbarten ökologisch-faziell günstigeren Bereichen bei Verbesserung der ökologischen Bedingungen generell zuerst durch

juvenile Conodonten erfolgt, kann man annehmen, daß die Conodontenträger ein hochbewegliches juveniles Stadium besaßen, wobei diese juvenilen Formen überwiegend nahe der Wasseroberfläche schwammen oder planktonisch drifteten. Die adulten Formen aber waren ganz offensichtlich Substratbewohner. Dafür spricht u.a. die Abhängigkeit vom Substrat, ebenso aber auch die Tatsache, daß viele Conodonten in psychrosphärischen Ablagerungen ihr Verbreitungsminimum haben, während sie in den unmittelbar benachbarten epibathyalen, vor allem aber tief- und flachneritischen Ablagerungen sehr häufig sind, und das selbst bei vergleichsweise kleinen Tiefwasserarealen; die nicht allzuweit von der Küste entfernt waren und von Conodonten-reichen Flachwasserablagerungen eingerahmt werden. Bei nektonischer und planktonischer Lebensweise müßte man in solchen Fällen erwarten, daß die Conodonten in den geringer mächtigen psychrosphärischen Ablagerungen besonders häufig wären. Da andererseits aber in psychrosphärischen Tiefwasserablagerungen und im Paläozoikum sogar in euxinischen Sedimenten (z.B. in Graptolithenschiefern) vereinzelt auch adulte Conodonten vorkommen, muß man annehmen, daß die adulten Formen zwar nach den obigen Ausführungen im allgemeinen im Substrat lebten, aber sehr wohl aktive und gute Schwimmer waren, die durchaus größere Entfernungen aktiv schwimmend zurücklegen konnten. Daraus ergibt sich die folgende Rekonstruktion der Lebensweise: Planktonisches oder freischwimmendes juveniles (larvales) Stadium. Die adulten Conodontenträger waren zwar aktive Schwimmer, lebten aber allgemein im Sediment. Interessant ist in diesem Zusammenhang auch die häufige räumliche Trennung von juvenilen und adulten Vertretern einer Art. Eine solche hier skizzierte Lebensweise finden wir rezent nur bei den Acrania und bei einigen Agnatha (*Myxine*). Auch bei einigen wenigen Fischen leben die adulten Vertreter im Sediment eingegraben. Wir erhalten somit indirekt sehr wertvolle Hinweise für die systematische Stellung der Conodontenträger. In diesem Zusammenhang ist das Problem der Überrepräsentation der Plattformconodonten gegenüber den Zahnreihenconodonten in bekannten Multielementen (vergleiche hierzu auch die grundlegenden Untersuchungen von MERRILL, Vortrag Mexico City, 1968, in Druck, und von BITTER, 1972) sehr interessant. Eine solche Überrepräsentation finden wir z.B. bei den Gattungen *Gondolella*, *Neospathodus*, *Metapolygnathus*, *Pseudofurnishius*, aber auch bei dem karbonischen *Streptognathodus*. Nach den z.T. bekannten Gruppenfunden dieser Conodontengattungen (von *Streptognathodus* liegen die meisten und am besten erhaltenen Gruppenfunde vor) müßten stets wesentlich mehr Zahnreihenconodonten als Plattformconodonten vorhanden sein. In Faunen, die nur Jugendformen der obengenannten triassischen Gattungen enthalten, ist dies auch stets der Fall. In Faunen, die nur oder überwiegend adulte Formen führen, ergibt sich dagegen bei den obengenannten Gattungen ein enormes statistisches Mißverhältnis, das sich in einer starken Überrepräsentation der Plattformconodonten manifestiert. Zweifelsohne muß man berücksichtigen, daß die Zahnreihenconodonten gegen mechanische Zerstörungen viel anfälliger sind als die wesentlich robusteren Plattformconodonten und in Sedimenten, die unter starker Wasserbewegung entstanden sind, könnte man das beobachtete statistische Mißverhältnis allein durch selektive Zerstörungen

der Zahnreihenconodonten oder auch durch selektiven Transport erklären. Weitere Möglichkeiten der selektiven Zerstörungen der Zahnreihenconodonten ergeben sich durch Sedimentationssackungen, bei der Aufbereitung der Proben und schließlich auch beim Passieren der Conodontenträger durch den Verdauungstractus der sicherlich zahlreichen Tiere, denen die praktisch Hartteil-freien Conodontenträger als Nahrung dienten. Alle beobachteten Fälle von Überrepräsentation lassen sich dadurch aber nicht erklären, vor allem nicht jene, wo bei einzelnen Multielementen in der gleichen Probe Überrepräsentationen von Plattformconodonten auftreten, bei anderen Multielementen dagegen nicht. So zeigt das *Gladigondolella tethydis*-Multielement z.B. keine Erscheinungen der Überrepräsentation, wenn man von einigen wenigen Fällen bei Sedimenten mit extrem starker Wasserbewegung absieht. Wir müssen daher bei einem Teil der Conodontenträger annehmen, daß sie ein larvales Stadium besaßen, das einen anderen Multielementaufbau aufwies als die adulten Formen. Es könnte sich allerdings auch um Erscheinungen des Sexualdimorphismus handeln, der sich bei einem Geschlecht in dem Verlust von Zahnreihenelementen bei der Geschlechtsreife äußert. Im Zusammenhang mit der oben diskutierten Lebensweise der Conodontenträger grenzt die sehr wahrscheinlich vorhandene Metamorphose mit unterschiedlich aufgebauten larvalen und adulten Formen die mögliche systematische Zugehörigkeit der Conodonten weiter ein. Man kann daher die Conodontenträger in ihrer systematischen Stellung wohl in die Nähe der Acrania oder der Agnatha stellen. Damit könnten die Conodonten funktionell Schlundzähne der Agnatha oder nahe verwandter Tiere oder Stützelemente der Mundzirren bzw. noch wahrscheinlicher aus dem Bereich des Kiemendarmes der Acrania oder nahe verwandter Formen sein. Wie in einer separaten Arbeit ausführlich erläutert wird, sind die kambrischen Conodonten sehr wahrscheinlich Schlundzähne von Agnatha. Die kambrischen Conodonten bestehen nicht, wie bisher angenommen wurde, aus Phosphat mit geringen Beimengungen organischer Substanz, sondern aus einer hornig-chitininigen Substanz, die entweder primär einen geringen Phosphatgehalt aufwies oder (wahrscheinlicher) sekundär phosphatisiert wurde bzw. es wurde sekundär Phosphat angelagert, ähnlich wie das KOZUR (1974e) für die kambrischen "Phosphatocopina" (*Bradoriina*, Ostracoda) nachweisen konnte, die primär chitininige Schalen besitzen. Die kambrischen Conodonten stimmen damit sowohl in ihrer chemischen Zusammensetzung, als auch in der Mikrostruktur und äußeren Form sowie in den zu beobachtenden Multielementen völlig mit den Schlundzähnen einiger heute lebender Agnatha überein. So kann man selbst solche morphologisch extremen Formen, wie *Westergaardodina*, heute noch nachweisen. Der "Zungenzahn" von *Geotria chilensis* ist eine typische *Westergaardodina* und auch die übrigen Schlundzähne von *Geotria chilensis* lassen sich unschwer im Gattungsbestand der kambrischen Conodonten auffinden. Selbst die verschiedenen recht unterschiedlichen Formtypen innerhalb der Gattung *Westergaardodina* lassen sich bei verschiedenen rezenten Agnatha nachweisen. Solche verschiedenartigen perfekten Übereinstimmungen kann man wohl kaum als homöomorphe Bildungen von Tiergruppen auffassen, die nicht miteinander verwandt sind. Ergänzend soll hier vermerkt werden, daß es sich bei einem Teil der kambrischen Cono-

donten (speziell bei jenen Formen, die schon im Mittelkambrium einsetzen) um Wangen- und Pleurenstacheln von Trilobiten handelt. Diese Formen haben primär eine andere chemische Zusammensetzung als die übrigen kambrischen Conodonten und lassen sich auch morphologisch leicht abgrenzen. Die postkambrischen eigentlichen Conodonten stammen offensichtlich nicht von den kambrischen Conodonten ab. Sie werden hier gemäß den obigen Ausführungen als Stützelemente (? Mundzirren, wahrscheinlicher aber im Bereich des Kiemendarmes) von Acrania-ähnlichen Lebewesen gedeutet. Die Plattformconodonten könnten durchaus zahnähnliche Funktion gehabt haben, wobei der zentripetal wachsende Basiskörper das kaum verfestigte Analogon des eigentlichen Vertebra-zahnes, der zentrifugal wachsende Conodont das Analogon der Schmelzkappe wäre. Zusammenfassend kann man zur systematischen Stellung der postkambrischen Conodontenträger sagen, daß es sich dabei vermutlich um einen Seitenzweig der Entwicklung handelt, die von den Acrania-ähnlichen Formen zu den Agnatha bzw. zu primitiven Gnathostomata, am ehesten zu den Chondrichthyes führte. Die bisher bekannt gewordenen Daten über das Aussehen des Conodontentieres (MELTON & SCOTT 1973) stehen durchaus in Übereinstimmung mit der hier ausgesprochenen Vermutung über die systematische Zugehörigkeit der Conodontenträger. Nicht bei allen triassischen Multielementen mit Plattformconodonten tritt das Phänomen der Überrepräsentation der Plattformconodonten auf. Beim *Gladigondolea tethydis*-Multielement stehen Plattformconodonten und Zahnreihenconodonten fast immer im Verhältnis 1:4 oder der Anteil der Zahnreihenconodonten ist noch höher. Das *Gladigondolea tethydis*-Multielement zeichnet sich überdies durch eine extrem geringe Ausbreitungsgeschwindigkeit aus. Während dieses Multielement in der obersten Untertrias nur in der asiatischen Faunenprovinz (im Sinne von KOZUR 1973d, Westgrenze in Bulgarien) bekannt ist, gelangt es im Pelson (Mittelanis) bereits in die dinarische Faunenprovinz (nach KOZUR 1973d: Dinariden, Südalpen, Bükkgewirge, Meliata-Serie der südlichen Westkarpaten). Die teilweise nur wenige Kilometer weiter nördlich liegende austroalpine Provinz erreicht diese Art erst an der Ladinbasis (nach KOZUR 1972a, b, 1973a, b, c, 1974a, b, c liegt die Ladinbasis nach der Priorität und dem schärfsten Faunenschnitt an der Basis der *Aplococeras avisianus*-Zone). In den Westkarpaten liegen Ablagerungen der austroalpinen Faunenprovinz in einder Decke (Silica-Decke nach KOZUR & MOCK 1973) sogar über Ablagerungen der dinarischen Provinz (Meliata-Serie). Zwischen der austroalpinen und dinarischen Faunenprovinz lag in der Trias kein Ozean und nicht einmal ein ausgedehntes Meeresgebiet, wie man es vielleicht nach dem plattentektonischen Modell rekonstruieren könnte, sondern nach lithofaziellen Kriterien und nach den Untersuchungsergebnissen hinsichtlich des gesamten Benthos lagen auch in der Trias beide Faunenprovinzen unmittelbar nebeneinander (vgl. auch KOZUR 1973d und in Druck). In alle übrigen Faunenprovinzen (vielleicht mit Ausnahme der *Cycloides*-Bank im Fasan/Langobard-Grenzbereich des Germanischen Beckens) gelangte das *Gladigondolea tethydis*-Multielement überhaupt nicht. Aufgrund der ungewöhnlich langsamen Ausbreitungsgeschwindigkeit muß man annehmen, daß die adulten Formen dieser Art ihre Mobilität weitgehend verloren haben. Die juvenilen

(larvalen) Formen waren aber selbst beim *Gladigondolella tethydis*-Multielement beweglicher als die adulten Formen. An der Anis/Ladin-Grenze wandern in die austroalpine Faunenprovinz zunächst scheinbar nur Zahnreihenconodonten des *Gladigondolella tethydis*-Multielements ein. Anstelle des Plattformelements *Gladigondolella tethydis* findet sich aber "*Prioniodina kochi*" HUCKRIEDE. Bei dieser Formart handelt es sich eindeutig um juvenile plattformlose Vertreter des Plattformelements *Gladigondolella tethydis*, da "*Prioniodina kochi*" in ontogenetischen Reihen lückenlos in *Gladigondolella tethydis* übergeht.

7. Die Bedeutung paläoökologischer Untersuchungen für die Multielementtaxonomie der Triasconodonten

Eine exakte stratigraphische Gliederung der Trias mit Hilfe von Conodonten ist unmöglich, wenn man nicht deren beträchtliche Faziesabhängigkeit durch gründliche paläoökologische Studien untersucht. Die paläoökologischen Resultate sind aber auch von außerordentlicher Bedeutung für die Multielementtaxonomie. Bisher ist man bei Arbeiten über die Multielementtaxonomie der Triasconodonten (die Pionierarbeit auf diesem Gebiet leistete SWEET 1970) von Sedimenten ausgegangen, die für die Conodonten faziell besonders günstig sind. In solchen Sedimenten finden sich generell die Multielemente von mehreren natürlichen Conodontenarten (im allgemeinen nicht mehr als 3-4). Daher sind solche Sedimente für Grundlagenuntersuchungen auf dem Gebiete der Multielementtaxonomie wenig geeignet. Ausgehend von den Erfahrungen bei der Multielementtaxonomie der Scolecodonten (KOZUR 1970, 1971c, 1972d) kommt es aber darauf an, gerade solche Sedimente zu untersuchen, die faziell für viele Conodontenarten ungünstig sind. In solchen Fällen erhält man Conodontenfaunen, die meist nur aus einer, selten aus zwei natürlichen Arten bestehen, d.h. aus einem oder zwei Multielementen. Gerade solche Faunen sind aber für die Grundlagenuntersuchungen auf dem Gebiete der Multielementtaxonomie ganz entscheidend wichtig. Als besonders günstig erweisen sich laterale Faziesänderungen, die auf Salzgehaltsschwankungen beruhen. In solchen Fällen kann man die Veränderungen der Conodontenfaunen z.B. in solchen Ablagerungen beobachten, deren übrige ökologische Bedingungen für Conodonten günstig waren. So finden sich im Unteren Muschelkalk des Germanischen Beckens in entsprechenden Sedimenten durchwegs reichlich Conodonten, wobei sich aber die artliche Zusammensetzung beim Übergang vom Euhalinikum nahe der Verbindungswege zur vollmarinen Tethys zu den geringfügig hyposalinaren Ablagerungen in den zentralen Gebieten des Germanischen Beckens grundsätzlich ändert. In stärker hyposalinaren Teilbereichen des Germanischen Beckens treten dann noch weitere artenmäßige Verarmungen der Conodontenfaunen auf, wobei die Individuenzahl beträchtlich bleiben kann. Bei einem solchen großräumigen lateralen Fazieswechsel haben alle zu einem Multielement gehörenden Conodonten stets die gleiche regionale Reichweite und sie dringen bei Verbesserungen der ökologisch-faziellen Bedingungen immer gleich weit in das Germanische Becken vor. Auf diese Weise kann man z.B. feststellen, daß *Gondolella mombergensis*, *Ozarkodina tortilis*, *Enantiognathus zieglerei*, *Prioniodina muelleri*, *Metaprioniodus latidentatus* und *Hibbardella magnidentata* stets

miteinander vergesellschaftet sind (zu beachten sind aber die einschränkenden Bemerkungen hinsichtlich der dreiästigen Conodonten, siehe unten). *Gondolella navicula* und andere triassische *Gondolella*-Arten sind mit den gleichen Zahnreihenconodonten vergesellschaftet bzw. die Zahnreihenconodonten weichen nur in Nuancen von den obengenannten Arten ab (teils im Formartbereich faßbare, teils im Formartniveau nicht definitiv faßbare Unterschiede). Damit aber weisen die triassischen Gondolellen in Perfektion das gleiche Multielement auf wie die karbonischen Gondolellen (vgl. von BITTER, in Druck), eine Tatsache, auf die schon KOZUR 1974d verwiesen hat. Selbst feinste Details, wie die Verteilung der "white matter" und das schräge Hineinragen der Basalgrube in den Hauptzahn, stimmen bei den karbonischen und triassischen Zahnreihenconodonten des Multielements mit *Gondolella* völlig überein. Überdies konnte nachgewiesen werden, daß z.B. auch *Neospathodus* das gleiche Multielement aufweist wie *Gondolella*, wobei sich die einzelnen Elemente nur im Formartbereich und bei einigen Formen nicht einmal im Formartbereich von den Zahnreihenconodonten des Multielements mit *Gondolella* unterscheiden (z.B. ist das prioniodiniforme Element von Multielement zu Multielement nur sehr wenig unterschieden). Eine solche Tatsache ist an sich nicht sehr verwunderlich, da sich *Neospathodus* in mehreren Reihen iterativ durch Plattformreduktion aus Gondolellen entwickelte (vgl. KOZUR 1974d) und daher die Formgattung *Neospathodus* nur plattformlose Gondolellen repräsentiert. Desgleichen weisen *Metapolygnathus*, *Mosherella*, *Pseudofurnishius*, *Celsigondolella* und *Parvigondolella*, die sich (z.T. über Zwischenformen) ebenfalls fließend aus Gondolellen entwickeln, weitgehend mit *Gondolella* übereinstimmende Multielemente auf. Größere Abweichungen in der Form des ozarkodiniformen Elements treten dabei nur bei *Celsigondolella* und *Parvigondolella* auf. Die weitgehende Übereinstimmung der Multielemente der genannten Gattungen und die gerade bei *Gondolella* und den anderen obengenannten Gattungen häufig zu beobachtende Überrepräsentation der Plattformconodonten (vgl. Ausführungen im Abschnitt 6.) sind wohl Ursachen dafür, daß SWEET (1970) die Gattung *Gondolella* (von ihm als *Neogondolella* angesehen) und *Neospathodus* als Einzelelementgattungen ansah. Es konnte fernerhin nachgewiesen werden, daß *Anchignathodus minutus* (= *A. typicalis*) und "*Ellisonia*" *téicherti* zu einem Multielement gehören. Alle diese neuen Daten über die triassische Multielementtaxonomie sind ohne die genaue Beachtung der ökologisch-faziellen Ansprüche der Triasconodonten nicht zu gewinnen. Besonders interessante Rückschlüsse für die Multielementtaxonomie aber lassen sich aus vergleichenden Untersuchungen zahlreicher Proben gewinnen, in denen nur ein bestimmtes Multielement auftritt. Solche Faunen sind in der Trias leicht zu erhalten, wenn man Proben nahe der Toleranzgrenze der Salzgehalte für bestimmte Multielemente aus Ablagerungen aussucht, die unter anderweitig für Conodonten günstigen ökologisch-faziellen Verhältnissen entstanden sind. So findet man z.B. in deutlich verbrackten brachyhalin-marinen Schichten prinzipiell nur Gondolellen und die dazugehörigen Elemente. Bei der Auswertung solcher Faunen kann man die interessante Feststellung machen, daß die dreiästigen hibbardelliformen oder

diplododelliformen Elemente in allen Multielementen durch ein Paar von Rechts- und Linksformen hindeodelliformer Elemente ersetzt werden können und daß dreiästige Conodonten stets in so geringer Anzahl vorhanden sind (auch in Proben, wo keine Überrepräsentation von Plattformconodonten auftritt), daß sie nur in einem geringen Bruchteil der Multielemente einer Multielement-Art auftreten können. Aus diesem Grunde dürfen dreiästige Conodonten nicht zur Benennung der Gattung oder Art eines Multielements herangezogen werden. Das ist für die triassische Multielementtaxonomie insofern wichtig, als SWEET (1970) die dreiästige Conodontengattung *Ellisonia* zur Benennung von Multielementen herangezogen hat. *Ellisonia triassica*, die Typusart von *Ellisonia*, ist stets mit "*Hindeodella*" *nevadensis* in einem Multielement vergesellschaftet, das keine Plattformconodonten enthält und in dem diese Art ganz oder teilweise durch ein Paar von Rechts- und Linksformen von "*Hindeodella*" *nevadensis* ersetzt werden kann. Nur für dieses Multielement könnte die Gattungsbezeichnung *Ellisonia* verwendet werden, obwohl auch in diesem Multielement das dreiästige Element *Ellisonia* meist durch ein Paar hindeodelliformer Elemente ersetzt ist. Alle anderen Multielemente, die SWEET (1970) zu *Ellisonia* stellte, gehören zu *Gondolella*, *Neospathodus* und *Anchignathodus*. Wie fast alle bekannten Multielemente enthalten sie (mit Ausnahme des Multielements von *Anchignathodus*) dreiästige Conodonten, was jedoch durchaus nicht berechtigt, diese und fast alle anderen bekannten Multielemente mit dem Gattungsnamen *Ellisonia* zu belegen. Die dreiästigen Conodonten sind hinsichtlich der Multielementtaxonomie gattungsunspezifische Formgattungen, die durch symmetrische Gabelung des Vorderendes hindeodelliformer Elemente entstehen. In der Trias treten darüber hinaus vielfach auch unsymmetrische Gabelungen des Vorderastes auf, wie z.B. bei *Metapriodontus latidentatus*, wo diese Gabelungen zu Recht nicht einmal als Artmerkmal gewertet werden. Ganz vereinzelt kommt es auch zu symmetrischen Gabelungen des Hinterastes (Gattung *Veghella* KOZUR & MOSTLER 1970, die durch symmetrische Gabelung des Hinterastes von *Neohindeodella aequiramosa* entsteht). Die hier hinsichtlich der Bedeutung der Paläoökologie der Triasconodonten für die Multielementtaxonomie gemachten Ausführungen lassen sich auch auf das Paläozoikum übertragen. So bildet gerade das Perm und das Oberkarbon mit seinem oftmals vom Euhalinikum abweichenden Ablagerungsbedingungen ideale Bedingungen für die Untersuchung von Faunen, die nur eine oder zwei Multielementgattungen enthalten. Solche Conodontenfaunen sind z.B. im Kazan der nördlichen Russischen Plattform und im Zechstein des Germanischen Beckens weit verbreitet. Es könnte bei dem hier skizzierten Verfahren der Einwand gemacht werden, daß es sich bei den unter Berücksichtigung der ökologischen Ansprüche festgestellten Multielementen nicht um Teile einer natürlichen Conodontenart, sondern um Assoziationen von Conodonten mit genau den gleichen Ansprüchen hinsichtlich bestimmter ökologischer Parameter handelt. Ein solcher Einwand würde sich aber auch ganz allgemein gegen die Multielementtaxonomie aufgrund statistischer Untersuchungen richten. Bekannterweise spielen sich gerade bei "normalen" (günstigen) ökologischen Verhält-

nissen in rezenten Plankton-Assoziationen, aber nicht nur dort, bestimmte statistisch erfaßbare zahlenmäßige Relationen ein, die man eventuell auch bei dem gemeinsamen Auftreten bestimmter Conodontengruppen erwarten könnte. Gerade nahe der Toleranzgrenzen hinsichtlich bestimmter ökologischer Parameter dürften solche Relationen zwischen verschiedenen Faunenkomponenten immer seltener werden, vor allem dann, wenn man die verschiedensten ökologischen Parameter beachtet. So kann man in den detaillierten Studien über die Paläoökologie der Conodonten eine der wichtigsten Hilfsmittel für die Lösung der zahlreichen Probleme der Multielementtaxonomie sehen.

Literatur

- BITTER, P.H. von: Environmental control of conodont distribution in the Shawnee group (Upper Pennsylvanian) of eastern Kansas. - Univ. Kansas, Paleont. contrib., 59, 7-105, 18 Abb., 19 tab., 16 Taf., Kansas 1972.
- BITTER, P.H. von: The element composition and micromorphology of *Gondolella sublanceolata* GUNNEL (Conodontophorida) from the Hebner Shale (Virgilian, Upper Pennsylvanian) of western Iowa, U.S.A. - Royal Ontario mus. life sci., contr. (in Druck)
- CLARK, D.L.: Early Permian crisis and its bearing on Permian-triassic conodont taxonomy. - *Geologica et Palaeontologica*, SB 1, 147-158, 11 Abb., 3 Tab., Marburg 1972.
- CLARK, D.L.: Factors of early Permian conodont paleoecology in Nevada. - *J. Paleont.*, 48 (4), 710-720, 3 Abb., 1 Taf., Lawrence 1974.
- HASS, W.H.: Conodonts. - In: *Treatise on invertebrate paleontology* part W, Miscellaneous, 3-69, 42 Abb., Kansas 1962.
- HUCKRIEDE, R.: Die Conodonten der mediterranen Trias und ihr stratigraphischer Wert. - *Paläont. Z.*, 32, 141-175, 1 Tab., 5 Taf., Stuttgart 1958.
- JEPSON, L.: Notes on some Upper Silurian multielement conodonts. - *Geol. Fören. Stockholm Förh.*, 91, 12-24, Stockholm 1969.
- KLAPPER, G. & G.M. PHILIP: Devonian conodont apparatuses and their vicarious skeletal elements. - *Lethaia*, 4, 429-452, 14 Abb., Oslo 1971.
- KOZUR, H.: Zur Klassifikation und phylogenetischen Entwicklung der fossilen Phyllodocida und Eunicida (Polychaeta). - *Freiberger Forsch.-H.* - C 260, 35-81, 2 Tab., 12 Taf., Leipzig 1970.
- KOZUR, H.: Zur Verwertbarkeit von Conodonten, Ostracoden und anderen Mikrofossilien für stratigraphische und ökologisch-fazielle Untersuchungen in der Trias. - *Geol. Zborn. Geol. Carpathica*, 22 (1), 105-130, 1 Tab., 6 Taf., Bratislava 1971a.
- KOZUR, H.: Ökologisch-fazielle Probleme der Biostratigraphie des Oberen Muschelkalkes. - *Freiberger Forsch.-H.* - C 267, 127-152, 10 Tafeln, Leipzig 1971b.
- KOZUR, H.: Die Eunicida und Phyllodocida des Mesozoikums. - *Freiberger Forsch.-H.* - C 267, 71-109, 17 Taf.m Leipzig 1971c.
- KOZUR, H.: Die Conodontengattung *Metapolygnathus* HAYASHI 1968 und ihr stratigraphischer Wert. - *Geol. Paläont. Mitt.* Innsbruck, 2 (11), 1-37, 1 Tab., 7 Taf., Innsbruck 1972a.
- KOZUR, H.: Vorläufige Mitteilung zur Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias sowie einige Bemerkungen zur Stufen- und Unterstufengliederung der Trias. - *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 21, 361-412, 1 Tab., Innsbruck 1972.
- KOZUR, H.: Die Bedeutung triassischer Ostracoden für stratigraphische und paläoökologische Untersuchungen. - *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 21, 623-660, 3 Abb., 2 Tab., 3 Taf., Innsbruck 1972c
- KOZUR, H.: Die Bedeutung der triassischen Scolecodonten insbesondere für die Taxonomie und Phylogenie der fossilen Eunicida. Hat sich die Synthese vom "orthotaxonomischen" und

- "parataxonomischen" System in der Praxis bewährt? - Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 21, 745-776, 9 Abb., 2 Tab., 1 Taf., Innsbruck 1972d.
- KOZUR, H.: Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie der Trias. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 3 (1), 1-30, 1 Abb., 2 Tab., 3 Taf., Innsbruck 1973a.
- KOZUR, H.: Beiträge zur Stratigraphie von Perm und Trias. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 3 (3), 1-31, Innsbruck 1973b.
- KOZUR, H.: Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie der Trias. II. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 3 (4), 1-20, 1 Tab., Innsbruck 1973c.
- KOZUR, H.: Faunenprovinzen in der Trias und ihre Bedeutung für die Klärung der Paläogeographie. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 3 (8), 1-41, Innsbruck 1973d.
- KOZUR, H.: Die Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. Teil I. - Freiburger Forsch.-H. - C 280, 1-56, 11 Tab., Leipzig 1974a.
- KOZUR, H.: Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias. Teil II. - Freiburger Forsch.-H. - C 280, 1-70, Leipzig 1974b.
- KOZUR, H.: Probleme der Triasgliederung und Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias. Teil I: Abgrenzung und Gliederung der Trias. - Freiburger Forsch.-H. - C 298, 139-197, 2 Tab., Leipzig 1974c.
- KOZUR, H.: Die Conodontengattung *Metapolygnathus* HAYASHI 1968 und ihr stratigraphischer Wert. Teil II. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 4 (1), 1-35, Innsbruck 1974d.
- KOZUR, H.: Die Bedeutung der Bradoriida als Vorläufer der postkambrischen Ostracoden. - Z. geol. Wiss., 2 (7), 839-846, 2 Abb., Berlin 1974e.
- KOZUR, H.: Revision der Conodontengattung *Anchignathodus* und ihrer Typusart. - Zeitschr. geol. Wiss. (in Druck).
- KOZUR, H.: Paläontologische, paläogeographische und paläoklimatologische Kriterien der Globaltektonik. - Nova Acta Leopoldina (in Druck).
- KOZUR, H. & R. MOCK: Neue Holothurien-Sklerite aus der Trias der Slowakei. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 2, 1-47, 8 Taf., Innsbruck 1972.
- KOZUR, H. & R. MOCK: Die Bedeutung der Trias-Conodonten für die Stratigraphie und Tektonik der Trias in den Westkarpaten. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 3 (2), 1-14, 1 Abb., 1 Taf., Innsbruck 1973a.
- KOZUR, H. & R. MOCK: Zwei neue Conodonten-Arten aus der Trias des Slowakischen Karstes. - Časopis min. geol., roč., 19 (2), 135-139, Prag 1974a.
- KOZUR, H. & R. MOCK: Die Obergrenze der karnischen Dasycladaeen-Kalke in der Lokalität Silická Brezová (Slowakischer Karst). - Vestn. Ústr. ústav. geol., 49, 223-225, 1 Abb., (1974b).
- KOZUR, H. & R. MOCK: *Misikella posthernsteini* n. sp., die jüngste Conodontenart der tethyalen Trias. - Časopis min. geol., roč., 19 (3), 245-250, 3 Abb., Prag 1974c.
- KOZUR, H. & H. MOSTLER: Neue Conodonten aus der Trias. - Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck, 58, 429-464, 4 Taf., Innsbruck 1970.

- KOZUR, H. & H. MOSTLER: Probleme der Conodontenforschung in der Trias. - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 1 (4), 1-19, 2 Taf., Innsbruck 1971a.
- KOZUR, H. & H. MOSTLER: Holothurien-Sklerite und Conodonten aus der Mittel- und Obertrias von Köveskal (Balatonhochland, Ungarn). - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 1 (10), 1-36, 6 Abb., 2 Tab., 1 Taf., Innsbruck 1971b
- KOZUR, H. & H. MOSTLER: Die Conodonten der Trias und ihr stratigraphischer Wert, I. Die "Zahnreihen-Conodonten" der Mittel- und Obertrias. - Abh. geol. B.A., 28 (1), 1-53, 1 Abb., 15 Taf., Wien 1972 a.
- KOZUR, H. & H. MOSTLER: Die Bedeutung der Mikrofossilien für stratigraphische, paläoökologische und paläogeographische Untersuchungen in der Trias. - Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 21, 341-360, Innsbruck 1972b.
- KOZUR, H. & H. MOSTLER: Die Bedeutung der Conodonten für stratigraphische und paläogeographische Untersuchungen in der Trias. - Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 21, 777-810, 2 Tab., 4 Taf., Innsbruck 1972c.
- KOZUR, H. MOSTLER: Beiträge zur Mikrofauna permotriadischer Schichtfolgen. Teil I: Conodonten aus der Tibetzone des Niederen Himalaya (Dolpogebiet, Westnepal). - Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 3 (9), 1-23, Taf., Innsbruck 1973.
- KOZUR, H. u.a.: Contribution to the Triassic ostracode faunas of the Betic Zone (southern Spain). - Scripta geol., 23, 1-56, 22 Abb., 1 Tab., 4 Taf., Leiden 1974.
- LINDSTRÖM, M.: A suprageneric taxonomy of the conodonts. - Lethaia, 3 (4), 427-445, 9 Abb, Oslo 1970.
- MELTON, W. & H.S. SCOTT: Conodont-bearing animals from the Bear Gulch limestone, Montana. - Geol. soc. Amer., spec. paper, 141, 31-65, 20 Abb., 3 Tab., (1973).
- MERRILL, G.K.: Pennsylvanian nonplatform conodont genera, I: *Spathognathodus*. - J. Paleont., 47 (2), 289-314, 6 Abb., 3 Taf., Lawrence 1973.
- MERRILL, G.K.: Pennsylvanian conodont paleoecology. - Geol. soc. Amer., spec. paper, 141, 239-274, 13 Abb., (1973c).
- MERRILL, G.K.: Pennsylvanian conodont localities in northeastern Ohio. - Division of geological survey, guidebook no. 3, 25 S., 5 Abb., 2 Tab., 2 Taf., Columbus 1974.
- MERRILL, G.K.: Pennsylvanian conodont biostratigraphy and paleoecology of northwestern Illinois. - (in Druck).
- MOSHER, L.C.: Triassic conodonts from western North America and Europe and their correlation. - J. Paleont., 42 (4), 895-946, 14 Abb., 6 Taf., Tulsa 1968.
- SWEET, W.C.: Uppermost Permian and Lower Triassic conodonts of the Salt Range and Trans-Indus ranges, West Pakistan. In: KUMMEL, B. & C. TEICHERT: Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan, 207-275, 6 Abb., 1 Tab., 5 Taf., Kansas 1970.
- TEICHERT, C., KUMMEL, B. & W. SWEET: Permian-Triassic strata, Kuh-E-Ali Bashi, northwestern Iran. - Bull. mus. compar. zool., 145 (8), 359-472, 16 Abb., 10 Tab., 14 Taf., Cambridge 1973.