

Über den Feinbau der Conodonten

Von

Klaus J. MÜLLER, Bonn,* und Yasuo NOGAMI, Kyoto**

Mit 22 Tafeln und 21 Abbildungen im Text

Inhalt

Summary	S. 2
Zusammenfassung	S. 3
A. Einleitung	S. 4
B. Frühere Untersuchungen über die Histologie der Conodonten	S. 6
C. Erhaltung und Arbeitstechniken	
1. Erhaltungszustände	S. 10
2. Diagenetische Veränderungen	S. 11
3. Zur Technik der Dünnschliffe	S. 12
D. Die Struktur der ältesten Conodonten	S. 13
E. Zur Gliederung der Conodontophorida	S. 16
F. Der Bau der Conodontiformes BRANSON & MEHL 1944	
1. Die Erstanlage	S. 18
2. Organische Matrix	S. 19
3. Der Bau der Zuwachslamellen	S. 24
4. Wachstum der Conodonten	S. 27
5. Die weiße Substanz	S. 28
a) Interlamellare Spalten	S. 29
b) Zentral gelegene Bläschenstrukturen	S. 30
c) Die Anwachslamellen kreuzende Bläschenlagen	S. 33
6. Periodizitäten und Rhythmen im Wachstum	S. 38
7. Der Bau von Basalhöhle und Basalgrube	S. 40
8. Sekundäre Wachstumszentren	S. 45
9. Bau der Mittelfurche bei astförmigen Conodonten	S. 47
10. Zentraler Achsenkanal?	S. 48
11. Das Längen- und das Breitenwachstum	S. 48

* Institut für Paläontologie der Universität Bonn, 53 Bonn, Nussallee 8, BRD.

** z.Z. in Bonn.

12. Strukturen der Oberfläche	
a) Skulptur	S. 50
b) Mikroskulptur	S. 50
13. Der Basiskörper	S. 51
14. Resorption und Regeneration	S. 59
15. Verheilung	S. 65
G. Zur Abgrenzung der „Neurodontiformes“	S. 66
H. Schriften	S. 68

Summary

A comprehensive redescription of the histology of conodonts has been made possible by collections of excellently preserved material from numerous localities and from Cambrian to Triassic in age. The oldest representatives differ from the younger ones in that they have a higher content of the organic matter, which also builds up a cover on the outer surface. The growth lamellae are interrupted on the upper, and in some cases also on the lower side. The main growth is directed toward the basal rim. White matter is still lacking in these Cambrian conodonts, which are not differentiated into a conodont proper and a basal plate. The number of growth lamellae is considerably smaller than in later conodonts.

This oldest group is now regarded as a suborder, *Paraconodontida* MÜLLER, 1962 *n. em.*, which is subdivided into 2 families, one of which, *Furnishinidae*, is defined for the first time. Seven genera, including *Problematoconites* MÜLLER, 1959, belong to this family. *Prooneotodus* (type species *Oneotodus gallatini* MÜLLER, 1959), *Prosagittodontus* (type species *Sagittodontus dahlmani* MÜLLER, 1959), *Proscandodus* (type species *Scandodus tortilis* MÜLLER, 1959) have been newly established.

The oldest representative of Conodontiformes was found in Uppermost Cambrian. In this suborder in the tubiform initial growth stage a differentiation between the conodont proper and the basal plate can already be seen. Organic matter is primarily present in the lamellae, but also may have intruded secondarily between the lamellae and into fine cracks.

For the first time it was possible to establish with certainty interlamellar striations in conodonts. The width of lamellae not only changes during growth, but also may be determined genetically. In some species broad and in other closely related species narrow lamellae have been observed in individuals from same locality and of similar size.

The white matter was studied in detail. This term includes genetically quite different structures: 1. interlamellar spaces; 2. centrally located, peg-like bubble structures, 3. layers of bubbles which cross the conodont structure, trespassing the lamellae. In the latter category several modi have been observed: (a) structures which cross the denticle directly; (b) cone structures; (c) inverted cone structures; (d) cone structures with an inverted tip which appear in longitudinal section in the shape of an M.

Periodicity and rhythmic growth have been observed in various morphological details, and their impact for mode and course of life is discussed.

Basal cavity and pit have been investigated in orientated sections. The size of pit which is a stable character for species is dependent on the number of growth lamellae which have contributed to its formation. This number was therefore recognized as to be determined genetically. The pit rim is built up by numerous lamellae, each one of which forms the edge for a short distance and then crosses into the pit.

Secondary growth centers at the inner limit of the crimp have been observed and investigated

using thin sections for the first time. They have been formed around small atavistic basal cavities. The development of growth toward the length and the width has been described. Besides the sculpture a microscopic or submicroscopic microsculpture was observed in most conodonts, and representative examples are illustrated by stereoscan photography.

Conodont and basal plate have concordant growth lamellae, although discordant arrangement was suggested in earlier publications. Detailed investigations of the histology of the basal plate lead to the conclusion that there is a general trend from the oldest toward the youngest conodonts in the decreasing degree of sclerotisation of the inner portions of the growth lamellae. Many basal plates were found to have tunnel-like structures, which obviously were formed during lifetime of the animal. Some specimens formed small spherically grown structures, which were subsequently overgrown by lamellae of the basal plate. This phenomenon cannot be explained as yet.

Numerous thin sections demonstrate that resorption of previously deposited parts is much more common in conodonts than was previously thought. Many specimens show several subsequent resorptions including large parts of plate. Rejuvenation of denticles occurs perhaps mainly after a resorption; fractures are only the exception. For the first time healing of a fracture was investigated in a longitudinal thin section. Resorption can also be observed in this case, smoothing off the sharp edges of the fractured parts before healing.

Eight genera originally regarded as belonging to „Neurodontiformes“ have been investigated in thin sections in various orientations. No differences in histology can be recognized between these genera and Conodontiformes.

Zusammenfassung

Hervorragend erhaltenes Material von zahlreichen Fundpunkten aus dem Kambrium bis in die Trias ermöglichte die zusammenfassende Neubearbeitung der Histologie der Conodonten. Die ältesten Formen unterschieden sich von den späteren Conodonten durch einen höheren Anteil an organischer Substanz, die auch auf der Außenseite eine geschlossene Deckschicht bildet. Die nach oben und z.T. auch nach unten hin offenen Anwachslamellen wuchsen hauptsächlich in Richtung nach unten, zum Basalrand hin. Weiße Substanz ist noch nicht ausgebildet. Eine Differenzierung von Conodonten und Basiskörper fand bei diesen Formen noch nicht statt und auch die Zahl der Anwachslamellen ist im Vergleich zu späteren Conodonten noch verhältnismäßig gering.

Diese Gruppe wird nunmehr als eine Unterordnung Paraconodontida MÜLLER, 1962 *n.em.* aufgefasst, die in zwei Familien untergegliedert wird, von denen die Furnishinidae neu ist. Sie umfaßt 7 Gattungen, von denen *Prooneotodus* (Typus-Art *Oneotodus gallatini* MÜLLER, 1959), *Prosagittodontus* (Typus-Art *Sagittodontus dahlmani* MÜLLER, 1959), *Proscandodus* (Typus-Art *Scandodus tortilis* MÜLLER, 1959) neu aufgestellt worden sind. Hierher gehört auch *Problematoconites* MÜLLER, 1959.

Die ältesten Conodontiformes treten im obersten Kambrium auf. Bereits in der schlauchförmigen Erstanlage ist bei dieser Unterordnung Conodont und Basiskörper voneinander differenziert. Organische Substanz ist primär in den Lamellen vorhanden, kann aber auch sekundär zwischen die Lamellen und in feine Risse eindringen. In den Anwachslamellen wurden erstmalig interlamellare Streifen mit Sicherheit nachgewiesen. Die Breite der Anwachslamellen ist vom Größenstadium abhängig. Darüber hinausgehend wurde festgestellt, daß für einige Arten breite und für andere, verwandte Arten schmale Anwachslamellen typisch sind. In geringerem Umfang ist auch eine ökologisch bedingte Variabilität vorhanden.

Die sog. weiße Substanz wurde im einzelnen untersucht. Unter diesem Begriff werden auf sehr verschiedene Weise entstandene Strukturen zusammengefaßt und zwar: 1. Interlamellare

Spalten, 2. im Zentrum des Zähnnchens gelegene Bläschenstrukturen, bei denen Übergänge zum lamellaren Teil beobachtet wurden, und 3. Bläschenlagen, die über die Anwachs-lamellen hinwegstreichen und diese kreuzen. Bei den Bläschenlagen können (a) quer über das Zähnnchen gehende, (b) kegelförmige und (c) invers kegelförmig angeordnete und sowie (d) Strukturen in Form von Kegeln mit eingestülpter Spitze, die im Längsschliff M-förmig erscheinen, unterschieden werden.

Periodizitäten und Rhythmen wurden bei verschiedenen morphologischen Details der Conodonten beobachtet, ihre Ausdeutungsmöglichkeit für die Lebensweise und Entwicklung der Tiere wurde diskutiert.

Der Bau von Basalgrube und Basalhöhle wurde nunmehr auch in orientierten Dünnschliffen untersucht. Die artkonstante Größe der Basalgrube ist durch die offensichtlich genetisch fixierte Anzahl der an ihrem Aufbau beteiligten Lamellen vorgegeben. Der Rand der Basalgrube ist aus zahlreichen Lamellen aufgebaut, die jeweils nur für eine kurze Strecke den Kamm bilden und dann in die Grube hineinstreichen.

Sekundäre Wachstumszentren am inneren Rand des Umschlages wurden erstmalig und bei verschiedenen Plattformelementen beschrieben und in Schliffen untersucht. Sie zeigen kleine, atavistische Basalhöhlen. Ferner wurde die Entwicklung des Längen- und Breitenwachstums beschrieben. Neben der Skulptur tritt bei den meisten Conodonten eine Mikroskulptur auf, die in repräsentativen Stereoscan-Photographien dokumentiert ist.

Zwischen Conodonten und Basiskörper besteht im Gegensatz zur bisherigen Auffassung Konkordanz der Anwachsstreifung. Der Bau des Basiskörpers wurde im Detail untersucht, wobei als allgemeine Tendenz von den ältesten zu den jüngsten Conodonten eine fortschreitende Öffnung der Mitte der skleritisierten Teile der Lamellen beobachtet wurde. In vielen Basiskörpern wurden Kanälchen angetroffen, die offensichtlich bereits zu Lebzeiten des Conodontentieres entstanden sind. Einige Conodonten zeigen kugelige Absonderungen, die später von den Lamellen des Basiskörpers umschlossen werden, diese Erscheinung wurde erstmalig beobachtet, konnte jedoch noch nicht gedeutet werden.

Wie in sehr zahlreichen Schliffen festgestellt wurde, spielt die Resorption von vorher angelegten Teilen bei Conodonten eine viel größere Rolle als bisher angenommen worden ist. An vielen Exemplaren wurden mehrfache und flächenhafte Resorptionen beobachtet und vielleicht sind die bisher meist auf Frakturen zurückgeführten Erneuerungen von Zähnnchen fast ausschließlich durch Resorptionen entstanden und bereinigte Brüche stellen nur eine Ausnahme dar. Erstmals gelang es, eine Verheilungszone im Längsschliff zu untersuchen, auch hier sind an den Kanten Resorptionserscheinungen vor Neuaufbau der Stumpf und Spitze verbindenden Substanz erkennbar.

Acht von den ursprünglich zu den Neurodontiformes gestellten Gattungen wurden in verschiedenen Orientierungen geschliffen. Sie zeigen keine histologischen Unterschiede zu den Conodontiformes.

A. Einleitung

Eine genaue Untersuchung der Histologie der Conodonten versprach in verschiedener Hinsicht Ergebnisse. Zunächst sollte durch Festlegung und den Versuch einer Deutung von allen beobachtbaren Details eine erweiterte Basis für den Vergleich der Conodonten mit anderen fossilen oder rezenten Organismen geschaffen werden, die schließlich zu einem Anschluß dieser Gruppe von bisher problematischer systematischer Stellung an das System des Tierreiches führen könnte.

Aber auch innerhalb der Gruppe war noch manche Frage offen, die durch histologische Forschungen einer Klärung näher gebracht werden konnte. So stand z.B. bisher ein detaillierter Vergleich der Conodontiformes mit lamellarem Bau und der „Neurodontiformes“ mit vermeintlich faserigem Aufbau noch aus. Außerdem war zu prüfen, ob übergeordnete histologische Merkmale vorhanden sind, welche die Aufdeckung von zusammengehörigen Gruppen möglich machen.

Die von CLARK & MILLER (1969) festgestellte Chemoevolution innerhalb der Conodonten ließ es wünschenswert erscheinen, besonders auch die ersten bekannten Conodonten auf ihren Feinbau hin zu untersuchen. Schließlich wurden in den letzten Jahren mehrfach den Conodonten in Größe und äußerer Form ähnliche Gebilde beschrieben, deren Aufbau oft schon im Auflicht erkennbar so unterschiedlich ist, daß sie nicht ohne weiteres an die Conodonten angeschlossen werden können. Ihre genaue histologische Untersuchung soll jedoch einer in Vorbereitung befindlichen gesonderten Publikation vorbehalten bleiben.

Die Arbeit ist gleichzeitig als Grundlage für spätere Untersuchungen im Ultrabereich mit dem Elektronenmikroskop und dem Elektronenrastermikroskop angelegt. Gerade die in jüngster Zeit erschienenen Publikationen über die Ultrastruktur von Conodonten zeigen eindringlich die Notwendigkeit der vorherigen möglichst genauen Erforschung der lichtmikroskopisch erkennbaren Details in räumlich genau definierten Schnittlagen, zumal ein für solche Arbeiten geeigneter Erhaltungszustand recht selten zu sein scheint.

Grundlage der Untersuchungen waren die großen, in jahrzehntelanger Tätigkeit zusammengebrachten Sammlungen in Bonn, die Conodonten aus fast 5000 verschiedenen Fundpunkten bzw. -Schichten von vier Kontinenten umfassen.

Die Arbeiten wurden im Jahre 1964 in Bonn begonnen und in den folgenden Jahren im brieflichen Kontakt gefördert. Doch erst ein erneutes Stipendium ermöglichte es Y.N. im Juli 1970 nach Bonn zurückzukehren, um die gemeinsame Arbeit zum Abschluß zu bringen. Der Alexander von Humboldt-Stiftung sei besonders für die Gewährung und Verlängerung der Stipendien und vielfache Hilfe gedankt.

Herr Dr. W. LANGER half bei den Stereoscan-Aufnahmen, Herr Doz. Dr. K. VIETEN bei optischen Bestimmungen, Frau D. BRÜSSAU bei der Reinzeichnung der Textabbildungen und der Herstellung der Tafeln, Frau H. GROSSMANN, Frl. H. LENZ und Frau C. PEILERT bei der Gewinnung und Ordnung des Materials. Frau E. MÜLLER schrieb die verschiedenen Fassungen des Manuskriptes.

Die Original-Dünnschliffe und Präparate der Stereoscan-Aufnahmen sind im Museum für Paläontologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn unter den Nummern UB 245–369 hinterlegt. Die Schliffe sind eine Auswahl aus den über 500 angefertigten.

B. Frühere Untersuchungen über die Histologie der Conodonten

Die seitherige, recht umfangreiche Conodontenliteratur enthält etwa 15 Arbeiten, die sich ganz oder teilweise mit der Histologie beschäftigen.

Schon in seiner klassischen Arbeit hat PANDER (1856) Schliffe durch verschiedene Conodonten abgebildet. Wie z.B. die breite Randlinie auf seiner Taf. 3, Fig. 1 zeigt (reproduziert in Text-Abb. 2A), waren seine Schliffe verhältnismäßig dick, sie ermöglichten deshalb noch keine genaueren Beobachtungen. Immerhin sind auf seinen Abbildungen die kegelförmig ineinandergreifenden Anwachs-lamellen, die zur Basis hin offen sind, sichtbar.

PANDER erkannte bereits, daß die „schneeweiße“, undurchsichtige, an den Rändern durchscheinende Substanz durch feine Bläschen gekennzeichnet ist. Diese Struktur wurde später von GROSS als Pseudopulpa und von den meisten Autoren als weiße Substanz bezeichnet. Die in der Richtung des stärksten Wachstums reihenförmig angeordneten kleinen Hohlräume (PANDER Taf. 3, Fig. 2) wurden als „größere Zellen“ gedeutet und seine „kleineren Zellen“ (PANDER Taf. 3, Fig. 10, 10b) sind vermutlich Bläschen. Aber auch die Querstreifung des Zähnnchens wurde bei *Cordylodus* (PANDER Taf. 3, Fig. 10) gut dokumentiert. In den Lamellen gelegene dunklere Partien (PANDER S.7, Taf. 3, Fig. 2, 10) wurden als eine besondere Art von Zellen gedeutet.

Nach der inneren Struktur unterschied PANDER (1856, S. 18) zwei Hauptabteilungen; eine häufige mit „aus über einander geschichteten, der äusseren Peripherie fast parallelen Kegeln“, die er als lamellos bezeichnet, und eine in wenig verschiedenen Formen aufgetretene ohne diese lamellöse Struktur, „die dichter sind und scheinbar aus mit einander abwechselnden, zelligen und zellenlosen Schichten bestehen, die, in der Quere des Zahns auf einander liegend, die Zahnschubstanz bilden - und diese sollen die quergeschichteten heissen“. Aus beiden Abteilungen beschrieb er sowohl einfache als auch zusammengesetzte Zähne.

ROHON & ZITTEL (1886) kommt das Verdienst zu, als erste darauf hingewiesen zu haben, daß die Conodonten aus Phosphat aufgebaut sind. Auch sie nahmen einen Aufbau von außen nach innen an (S. 120). Radiale und parallele Querstreifen, die senkrecht gegen die Lamellenkegel auf größere oder kleinere Strecken verlaufen, werden als feine Kanälchen gedeutet. Die einzelnen Elemente der weißen Substanz beschrieben sie als „Körnchen“, die nicht mit Altersunterschieden, sondern mit Fossilisationsprozessen in Zusammenhang gebracht werden (vergl. auch HINDE 1879). Auch die Querstreifung, die PANDER auf Taf. 3, Fig. 10 abbildete, wird als Erhaltungszustand gedeutet und PANDERS Untergliederung in 2 Abteilungen deshalb nicht als gültig anerkannt.

Nach diesen beiden Arbeiten vergingen mehr als 50 Jahre, bis die histologischen

Untersuchungen an Conodonten fortgesetzt wurden. Während bis zu diesem Zeitpunkt noch ein Wachstum des Conodonten von der Spitze nach unten angenommen worden war, berichtete FURNISH (1938, S. 324): „The tooth must have started as a minute cap which was extended upward to form the cusp, and down and outward to form the flangelike base enclosing the basal cavity“. An zusammengesetzten Formen erkannte er, daß die Zähnnchen vom Ast nach oben hin wachsen. Er widmete der bei manchen Erhaltungszuständen schon ohne Dünnschliffe im Durchlicht erkennbaren Lage der Linie des stärksten Wachstums besondere Aufmerksamkeit.

HASS (1941, S. 79) untersuchte unterkarbonisches Material mit Dünnschliffen. Bei allen Conodonten „a laminated cone-in-cone structure built up about the apex of the pulp cavity“. Während die Einzähner immer in Richtung einer Achse gewachsen sind, entstanden die zusammengesetzten Conodonten durch gleichzeitige Anlage mehrerer Achsen mit bevorzugtem Wachstum.

Regeneration von beschädigten Teilen wurde erstmalig im Dünnschliff dargestellt, und die Entstehung der bis dahin als „Keimzähnnchen“ beschriebenen Elemente durch Überwachsen wurde erkannt. Während vorher die meisten früheren Autoren die weißlichen Teile im Zentrum der Zähnnchen als „eingesetzt“ gedeutet hatten, wurde nunmehr von HASS der Unterschied zwischen einer lamellaren und einer Bläschenstruktur festgestellt. Er schloß, daß Conodonten im Inneren eines Gewebes gelegene Unterstützungsorgane waren, weil Abnutzungserscheinungen niemals beobachtet wurden und weil in allen Größenstadien Regenerationserscheinungen auftreten können.

BECKMANN (1949) hat sein Material aus einer tektonisch zerarbeiteten und durch Verwitterung mürben Mergellage aus dem Iberger Kalk bei Elberfeld geschlämmt. Seine Untersuchung leitete das allgemeine Interesse ein, das die Conodonten seither in Deutschland gefunden haben. Das Vorkommen war jedoch naturgemäß für die Untersuchung des Feinbaues schlecht geeignet und zudem stand ihm in der unmittelbaren Nachkriegszeit die Arbeit von HASS noch nicht zur Verfügung. Er konnte deshalb nicht erkennen, daß die an seinen Schliffen beobachteten „radiären Kanälchen“ in Wirklichkeit nur ein Erhaltungszustand der den Conodont aufbauenden Kristallite sind. Nach seiner Auffassung war „die äußere Lamelle nicht wesentlich älter als die innere und beweist die Dentinstruktur der Conodonten.“ (S. 167)

Wesentliche Fortschritte in der Kenntnis der Histologie verdanken wir GROSS. Er untersuchte zunächst (1954) *Spathognathodus munchisoni* (PANDER). Die in der Linie des stärksten Wachstums der meisten Zähnnchen gelegene Zone mit Bläschenstruktur bezeichnete er als Pseudopulpa. Er sah sie nicht als histologische Strukturen, sondern als postmortale Veränderungen an. Er schloß, daß die

Conodonten keine kutikularen Gebilde nach Art der Arthropoden-Skelette oder Annelidenkiefer, keine Mund- oder Hautzähne von Wirbeltieren und auch keine Gebilde eines Endoskelettes sein können. Er verglich ihren Wuchs mit exoskeletalen Knochen (Deckknochen, Hautknochen), wobei er Übereinstimmungen im Aufbau durch Aufschichtung auf die Oberfläche und Unterschiede im konzentrischen Aufbau der Deckknochen, dem Fehlen von Blutgefäßen sowie von Hohlräumen von Knochenzellen und ihren Ausläufern feststellte. Am meisten Ähnlichkeit bestände zwischen den Conodonten und dem Aspidin der Anaspidenschuppen.

In zwei weiteren Arbeiten (1957, 1960) beschäftigte er sich mit dem Aufbau des sog. Basiskörpers, dessen Feinbau er als erster mit Dünnschliffen untersuchte. Er wächst ebenfalls durch äußere Apposition und zwar nach entgegengesetzter Richtung wie der Conodont. Dadurch wurde erkannt, daß Conodont und Basiskörper zusammen ein allseitig wachsendes Gebilde sind.

Bei verschiedenen Gattungen aus dem oberen Silur (*Spathognathodus*, *Ligonodina*, *Trichonodella*, *Prioniodina*, *Lonchodina*) unterschied er am Basalorgan zwei verschiedene Teile.: 1. Einen Basistrichter mit einer Wand aus sehr zahlreichen und feinen Lamellen, die etwa parallel zur Trichtergrube verlaufen und 2. eine Trichterfüllung, die aus einer grob lamellierten Masse besteht, die sich oft glatt vom Basistrichter ablöst. Bei diesen Erhaltungszuständen fehlt dann die Trichterfüllung, die vielleicht bei lebenden Tieren kontinuierlich in ein Weichgewebe übergegangen sei und deshalb weniger stark mineralisiert war als die übrigen Teile des Basiskörpers. (vgl. Text-Abb. 2 B).

Bei anderen Gattungen (*Ozarkodina*, *Pelekysgnathus*, *Oistodus*, *Scolopodus*) ist nach GROSS der Basiskörper nicht in Basistrichter und Trichterfüllung differenziert. Der gesamte Inhalt der Basalgrube (bei *Ozarkodina*) sei gleichmäßig fein lamelliert wie im allgemeinen nur der Basistrichter. Es sei ein gewisser Winkel zwischen den Lamellen der Basis und ihrer Füllung vorhanden.

Die feinen radialen Fasern in den Zacken der Carina des Conodonten wurden von GROSS nicht als Dentinröhrchen anerkannt, sondern sind „vielleicht nur durch die Anordnung der Kristallite im phosphorsauren Kalk vorgetäuscht und [haben] keine organische Grundlage“. (S. 84)

Bei den Gattungen *Palmatolepis* und *Polygnathus* liegt nach der Deutung durch GROSS zwischen dem Basiskörper und der Basishaftfläche des Conodonten eine Zone periodischer Resorptionen am Innenrand des Umschlages. Für den Aufbau des Conodonten nahm er eine in sich geschlossene, aus konzentrischen Anwachsstreifen aufgebaute Erstanlage an; der Conodont sei also etwas früher entstanden als der Basiskörper (vgl. Text-Abb. 2C). Auch für den Basiskörper nahm er eine Erstanlage an, die den Kiel des Conodonten umschließt. „Höchstwahrscheinlich sind [die Lamellen der Basis] unten ebenso geschlossen wie die Lamellen des Conodonten in der Oberschicht.“ (S. 51)

QUINET (1962) diskutierte den Stand der vorliegenden Kenntnis und ergänzte ihn durch Schliffbilder.

STAESCHE (1964) untersuchte den Feinbau untertriadischer Conodonten. Wie bei den meisten Faunen aus der Trias scheint auch bei seinem Material die Struktur nicht besonders gut erhalten zu sein. Die feinen Hohlräume oder Bläschen im Conodonten erkannte er als primäre Strukturen an, deren Verteilung er zusammen mit der regelhaften Unterdrückung der sog. Keimzähnen als systematisch bedeutungsvoll ansah. Für Conodonten mit Zahnreihen unterschied er 3 Wachstumstypen (S. 295): „1. Viele Zähne werden mehr oder weniger gleichzeitig angelegt, einzelne wachsen stark und bilden die Hauptzähne, alle anderen (meist über die Hälfte) werden durch den stark wachsenden Ast unterdrückt. 2. Alle Zähne werden deutlich nacheinander angelegt, wenn die vorangehenden schon eine gewisse Größe erreicht haben. Zum Hauptzahn kann nur der zuerst entstehende heranwachsen. Dann unterdrückt er durch sein starkes Wachstum der Reihe nach seine Nachbarn. 3. Alle Zähne werden deutlich nacheinander angelegt, und zwar in so großen Abständen, daß sie sich gegenseitig nicht hemmen. Jeder Zahn kann Hauptzahn werden.“

LINDSTRÖM (1964) faßte die Kenntnis von der Histologie der Conodonten zusammen und teilte eigene detaillierte Beobachtungen mit. Er wies u.a. darauf hin, daß für die Deutung der Beziehungen zwischen Conodont und Basiskörper die Annahme einer Resorption unnötig ist.

PIETZNER, VAHL, WERNER & ZIEGLER (1968) gehen bei ihren histologischen Untersuchungen nicht von Dünnschliffen, sondern von Ultramikrotomschnitten aus, wobei durch den Druck des Diamantmessers teilweise starke Shatter-Effekte entstanden sind, die besonders bei den etwas gröberen Aggregaten keine sichere Deutung der Verhältnisse ermöglichen. Sie wiesen u.a. auf die im Vergleich zum Conodonten viel feinere Kristallinität des Basiskörpers hin.

PIERCE & LANGENHEIM (1969) untersuchten die Ultrastruktur von *Palmatolepis* und *Polygnathus* mit dem Transmissionselektronenmikroskop. Aufgrund von nicht genau orientierten, angeätzten Anschliffen stellten sie einen Aufbau der Lamellen aus $\pm$ parallelen Kristalliten von 1–2 μ Breite und bis zu 27 μ Länge fest, die subparallel zur langen Achse des Conodonten orientiert sein sollen. In der weißen Substanz im Zentrum der Zähne sei eine unorientierte feinkristalline Struktur ausgebildet. Wegen der in ihren Präparaten erkennbaren Unterschiede zwischen beiden Gattungen hielten sie eine verbesserte Klassifikation der Conodonten nach Merkmalen der Ultrastruktur für möglich.

BARNES, SASS & MONROE (1970) beschrieben die innere Struktur von drei ordovizischen Conodonten-Arten, wobei es ihnen besonders darauf ankam, den Unterschied zwischen dem „lamellaren“ und dem „fibrösen“ Aufbau im Sinne von

BRANSON & MEHL zu untersuchen. Auch in dieser Arbeit sind die mit dem Elektronenrastermikroskop aufgenommenen und miteinander verglichenen Schnitte nicht homolog orientiert, was wir für einen schwerwiegenden Nachteil halten. Da zudem auch durch Erhaltung und Präparation Um- bzw. Abwandlungen entstanden sein können, erscheint uns der Schluß (S. 12) verfrüht, daß zwischen den untersuchten Formen signifikante Unterschiede im Feinbau vorhanden sind.

Trotz dieser umfangreichen Vorarbeiten und auch durch die vorliegende Untersuchung scheint jedoch das Thema noch lange nicht erschöpft zu sein. Durch genau orientierte Dünnschliffe, durch Untersuchung von angeätzten Bruchflächen und Oberflächen sowie durch Heranziehung von Material mit besonders guter Erhaltung können sicherlich noch wichtige neue Ergebnisse gewonnen werden.

C. Erhaltung und Arbeitstechniken

1. Erhaltungszustände

Wie durch Anfertigung zahlreicher Dünnschliffe aus den verschiedenen Fundschichten und in allen erreichbaren Erhaltungszuständen festgestellt wurde, ist nur in verhältnismäßig seltenen Fällen die Feinstruktur der Conodonten wirklich gut erhalten. Vorherige genaue Auswahl nicht nur einer geeigneten Fundschicht, sondern darüber hinausgehend auch besonders wohlerhaltener Exemplare unter dem Lichtmikroskop ist deshalb eine Voraussetzung für erfolgreiche Untersuchung in höheren Größenordnungen mit dem Elektronenmikroskop oder dem Elektronenrastermikroskop.

Das am besten für solche Untersuchungen geeignete Material stammt naturgemäß aus wenig gefalteten und gering diagenetisch verfestigten epikontinentalen Serien, wobei bei unseren Untersuchungen hauptsächlich auf das Kambrium-Silur in Nordeuropa und das Ordovizium-Oberkarbon im amerikanischen Mittelwesten zurückgegriffen werden konnte. Aber auch in diesen Vorkommen bestehen sehr erhebliche Erhaltungsunterschiede, die zunächst durch zahlreiche Probeschliffe festgestellt werden mußten. Die Qualität der Erhaltung ist nämlich von außen und auch bei Betrachtung des Conodonten im Durchlicht nicht sicher zu erkennen. Sie ist hauptsächlich von dem bei und nach der Einbettung herrschenden geochemischen Gleichgewicht abhängig, ähnlich wie das z.B. auch bei der Erhaltung der Farbstreifung bei Mollusken und Brachiopoden der Fall ist.

Für Dünnschliffe am besten geeignet scheinen Stücke aus Sedimenten zu sein, in denen eine $\pm$ starke Anreicherung von Phosphat stattgefunden hat. Beispiele dafür sind viele Bonebeds, in denen Conodonten nicht nur massenhaft, sondern auch oft in hervorragender Strukturerhaltung vorliegen. Weniger bedeutungsvoll scheint zu sein, ob das Material aus einem kalkigen Sediment mit Essigsäure

herausgeätzt wurde, oder ob es vielleicht aus einem Ton oder Mergel mit den konventionellen Schlämmtechniken gewonnen worden ist. Material aus sehr hellen, wohl durchlüfteten Kalken hat zwar eine starke Transparenz und ist deshalb leicht im Durchlicht zu untersuchen, wobei dann die gröberen Innenstrukturen kenntlich sind. Für die Untersuchung mit Dünnschliffen ist dieses Material jedoch aus Kontrastmangel weniger gut geeignet. Diagenetisch durch organische Substanz dunkel gefärbte Conodonten zeigen viele sekundär entstandene Einzelheiten, die leicht zu Irrtümern und Fehldeutungen führen können.

2. Diagenetische Veränderungen

Bei *Idiognathodus* (Taf. 22, Fig. 1) sind Hohlräume zwischen den einzelnen Wachstumslamellen (und z.T. über sie hinausgehend) vorhanden. Wie bei Untersuchungen im polarisierten Licht festgestellt wurde, sind diese Hohlräume mit Apatit gefüllt, dessen optische Orientierung gut mit der Lamelle übereinstimmt. Das ist u.E. auf orientiertes Wachstum zurückzuführen und kann nicht als Beweis dafür gelten, daß diese Ausfüllungen schon im lebenden Tier erfolgt sind.

Schrumpfungsrisse durchschneiden als etwas unregelmäßig verlaufende Spalten die Anwachslamellen $\perp$ senkrecht (z.B. Taf. 19, Fig. 2) oder verlaufen parallel zu ihnen in den Zonen geringsten Widerstandes zwischen zwei Anwachslamellen. Besonders häufig folgen sie auch der durch die weiße Substanz in den Spitzen maximalen Wachstums gekennzeichneten Zone, so daß sie bei vielen Plattformtypen dazu tendieren, eine über dem Kiel gelegene Spalte zu bilden (z.B. Taf. 9, Fig. 2). Durch einen Schrumpfungsriss ist an manchen Stücken die genaue Lage der Spitze der Basalhöhle unkenntlich geworden (z.B. Taf. 19, Fig. 1a), diese ist bei einigen Arten von diagnostischem Wert. Die Kielspalte kann sich auch in die Richtung des Breitenwachstums aufgabeln und ist oftmals an ihrer Spitze verbreitert, so daß sie im Querschnitt keulenförmig erscheint (z.B. Taf. 21, Fig. 1).

Insgesamt ist die durch die Schrumpfungsrisse dokumentierte Volumenabnahme verhältnismäßig gering. Das läßt auf eine primär dichte Packung der phosphatischen Kristallite im Conodonten schließen.

Bei der Diagenese werden zuerst die interlamellaren Anwachsstreifen und die senkrecht auf den Lamellen stehenden Strukturen ausgelöscht. Als nächstes verschwindet die Feinstruktur der weißen Substanz und erst zuletzt die Anwachslamellen. Häufig ist dabei ein unterschiedliches Verhalten in den verschiedenen Teilen desselben Conodonten zu bemerken (z.B. Taf. 21, Fig. 1, 2).

Bei noch weitergehender Diagenese erfolgte eine partielle Umkristallisierung der Substanz, wobei die äußere Form zunächst noch erkennbar bleibt (beginnend und nur innerhalb der Mikroskulptur erkennbar, z.B. Taf. 12, Fig. 3; etwas stärker,

die Veränderung der Querschnitte der Zähnnchen bewirkend, z.B. Taf. 8, Fig. 3). Noch stärkere diagenetische Umwandlung führt dann zur Unkenntlichkeit der für die Bestimmung charakteristischen Merkmale.

Die diagenetischen Strukturumwandlungen im Basiskörper sind allgemein viel stärker ausgebildet als im eigentlichen Conodonten. Hier ist die Schrumpfung auch meist stärker, was vermutlich auf einen primär höheren Gehalt an organischem Material zurückzuführen ist. Außer den überwiegend $\pm$ vertikal verlaufenden Schrumpfungsrissen (z.B. Taf. 14, Fig. 5) lassen die Anwachsstreifen des Basiskörpers oftmals eine Schrumpfungsfältelung erkennen (z.B. Taf. 14, Fig. 1; Taf. 15, Fig. 3).

In manchen Fällen sind auch chemische Umlagerungen des apatitischen Materials zu beobachten, wodurch die Struktur zerstört wurde und das Phosphat dann meist in Form von Kollophan vorliegt. Im Material aus dem Genundewa Conodont Bed im Erie Co., New York liegen z.B. auf diese Weise entstandene helle-hyaline Bestege auf vielen Exemplaren, die im übrigen dunkel erhalten sind.

3. Zur Technik der Dünnschliffe

Besonderer Wert wurde auf die genaue Orientierung der Schnittlagen gelegt. Aber auch die Dicke des Schliffes ist für die Beurteilung der Strukturen von großer Bedeutung. Bei zu dicken Schliffen sind z.B. die Anwachsstreifen nur angedeutet, erst nachdem ein bestimmter Grenzwert unterschritten ist, werden sie klar erkennbar. Unsere Präparate wurden bis zu einer Dicke von meistens ca. 30–40 μ geschliffen, bis die Strukturen gut sichtbar waren. Dabei war genau zu beachten, daß die Schliffe auch nicht zu dünn wurden und dadurch vorher bereits sichtbare Details wieder verschwanden. Für besondere Fragestellungen, wie z.B. zur Beobachtung der interlamellaren Struktur oder des Überganges zwischen Conodonten und Basiskörper mußten die Präparate bis auf ca. 20 μ gebracht werden.

Wenn sowohl die Oberkante als auch die Unterkante einer schräg in einem verhältnismäßig dicken Schliff liegenden Struktur im Durchlicht beobachtet werden, können einzelne Lamellen u.ä. Strukturen doppelt erscheinen (z.B. Taf. 22, Fig. 2). Diese Tatsache könnte leicht zu Beobachtungsfehlern führen.

Trotz großer Vorsicht ließen sich bei der Anfertigung der Präparate gelegentliche Verunreinigungen und Lageveränderungen der Strukturen nicht vermeiden. In den Figuren der Tafeln liegen sie stets von den am jeweiligen Schliff diskutierten Stellen so weit entfernt, daß sie nicht stören. Bei darüber hinausgehender Ausdeutung der Schliffe nach anderen Gesichtspunkten wären sie jedoch in Betracht zu ziehen.

Die häufigsten durch Präparation vorgetäuschten Strukturen sind:

1. *Luftblasen*: Sie erscheinen im Durchlicht schwarz, manchmal kennzeichnen sie Fehlstellen im Schliff, die auf durchschnittene Hohlräume zurückzuführen sind.

2. Reste des *Schleifpulvers*, die nicht ausgewaschen werden konnten. Sie erscheinen auf den Photos als helle Punkte mit schwarzer Umrandung.

(Beispiel: Taf. 2, Fig. 1, 4 rechts unten)

3. *Spalten*: Sie entstanden gelegentlich durch Zerbrechen des aufgekitteten Conodonten. Das geschieht besonders leicht an vorgegebenen Diskontinuitätsflächen, wie z.B. der Grenze zwischen dem eigentlichen Conodonten und dem Basiskörper (z.B. Taf. 18, Fig. 4), auf einer besonders hervortretenden Anwachs-lamelle oder Resorptionsebene (z.B. Taf. 9, Fig. 1 links unten) und besonders in der sogen. Kielzone, an der in vielen Fällen eine Tendenz zum Auseinanderdriften der beiden Hälften vorhanden ist (z.B. Taf. 15, Fig. 4).

D. Die Struktur der ältesten Conodonten

Der Feinbau der kambrischen Conodonten war bisher noch nicht untersucht. Der im Vergleich zu den späteren Formen sehr hohe Gehalt an organischer Substanz, wie er z.B. im Oberkambrium von Schweden allgemein erhalten ist, ließ von vornherein Unterschiede im Aufbau erwarten. CLARK & MILLER (1969) haben auf die Zunahme der Phosphatisierung der Hartteile im Verlauf der Phylogenie hingewiesen. Stammesgeschichtlich allmähliche Zunahme der Mineralisierung von ursprünglich überwiegend aus organischen Substanzen aufgebauten Hartteilen ist auch innerhalb von vielen anderen Tiergruppen beobachtet worden.

Der wesentliche Unterschied zu späteren Formen liegt in der noch fehlenden Differenzierung von Substanz des Conodonten im engeren Sinne und des Basiskörpers. Die ursprüngliche Struktur dieses Types ist bei *Furnishina* verwirklicht (Taf. 1, Fig. 5; Text-Abb. 1A).

Die ersten 2–3 Anwachslamellen sind allseitig geschlossen. Das Wachstumszentrum liegt unterhalb der Spitze. Durch anisometrisches Wachstum ist zunächst eine Verlängerung nach unten erfolgt. Auf die allseitig geschlossenen Lamellen folgen dann ca. 5, deren nach oben gerichteter Teil nicht mehr als Hartteil ausgebildet ist, und die Lamellen setzen auf den Seiten aus. Wegen der nur schwachen Phosphatisierung sind die austreichenden Lamellen nur sehr fein, aber in Stereoscan-Bildern von gut erhaltenem Material oft noch erkennbar (z.B. MÜLLER 1971, Taf. 1, Fig. 9 u. 12 = *Furnishina furnishi*, 11 = *F. primitiva*; Taf. 2, Fig. 10 = *Problematocoenites*). Die untere Begrenzung ist in diesem Bereich noch ununterbrochen.

Der Aufbau der auf der Unterseite gelegenen Höhle ist durch das Aussetzen der

Lamellen auch auf der Unterseite gekennzeichnet. Die hier vorhandenen Anwachslamellen sind bei MÜLLER (1971, Taf. 1, Fig. 15, *F. furnishi*) abgebildet. In diesem Bereich ist die Phosphatisierung der einzelnen Lamellen dann auf die Richtungen des maximalen Wachstums beschränkt. Die Lamellen sind dort weder oben noch unten geschlossen und zeigen an ihren Enden jeweils $\pm$ deutliche Verdickungen.

Diese Struktur ist für die meisten der kambrischen Conodonten bezeichnend, sie wurde bisher bei den folgenden Formen nachgewiesen (Text-Abb. 1 u. 14A): *Furnishina furnishi* MÜLLER (siehe Taf. 1, Fig. 5).

Proacodus obliquus MÜLLER, Oberkambrium, *Olenus*-Zone, Grönhögen, Öland. Probe 1000, UB 346.

Prosagittodontus dahlmani (MÜLLER), Oberkambrium, Zone 5d, Grönhögen, Öland. Probe 917, UB 347.

Proscandodus oelandicus (MÜLLER), Oberkambrium, *Agnostus*-Zone (1), Sätra am Kinnekulle, Schweden, Probe 994, UB 349.

Hertzina elongata MÜLLER, Oberkambrium, Zone 5, Grönhögen, Öland. Probe 919, UB 343.

Prooneotodus gallatini (MÜLLER), Oberkambrium, Deadwood fm., Little Elk Creek, Black Hills, S. Dakota, Probe 622, UB 344 und Oberkambrium, Zone 5e, Grönhögen, Öland, Probe 926, UB 345.

Bei *Problematoconites perforatus* (Taf. 1, Fig. 1–4; Text-Abb. 1 B) ist prinzipiell

Text-Abb. 1: Die ältesten Conodonten.

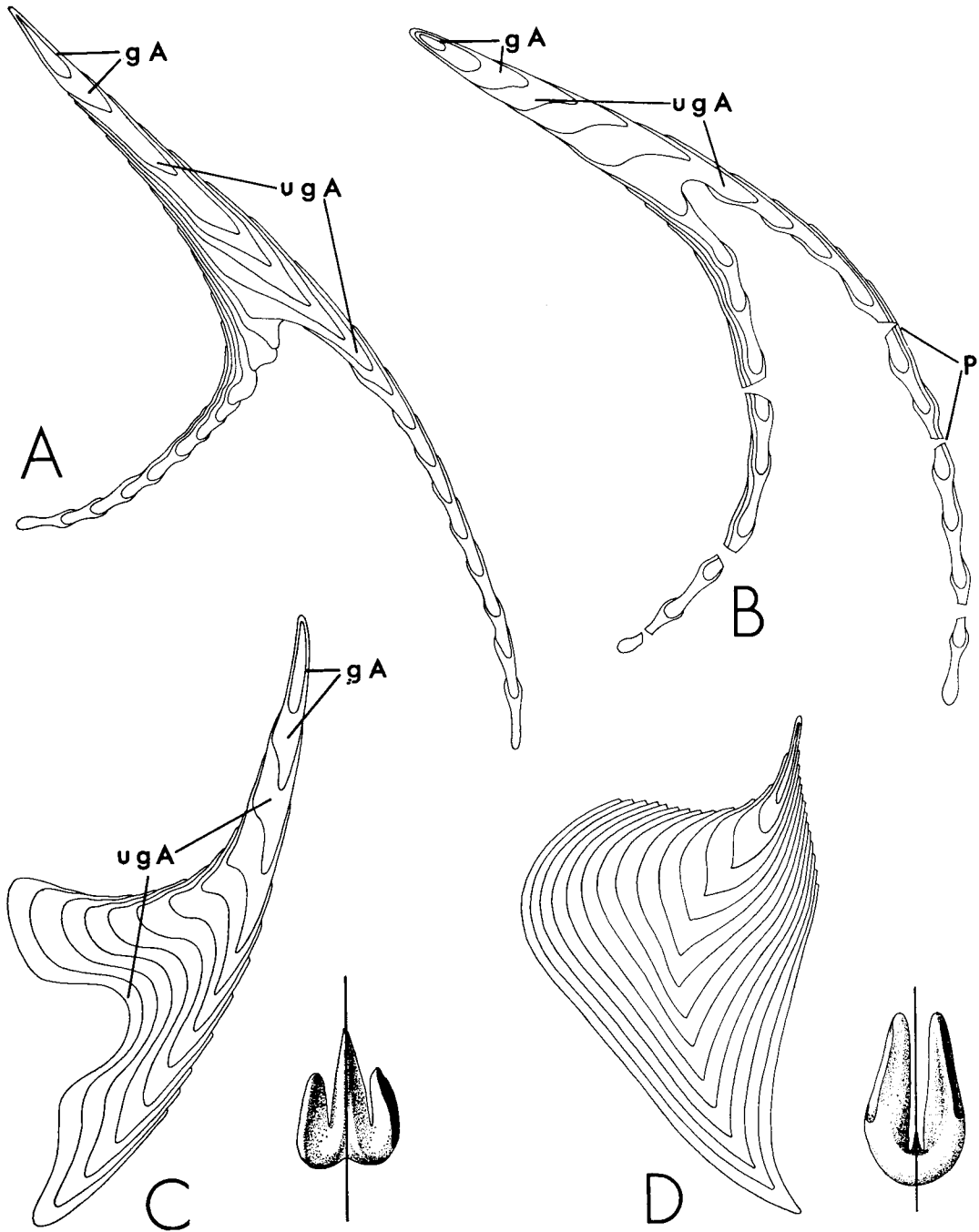
- A. *Furnishina furnishi* MÜLLER (vergl. Taf. 1, Fig. 5); 200 $\times$.
- B. *Problematoconites perforatus* MÜLLER (vergl. Taf. 1, Fig. 1–4); (P=Perforationen); 200 $\times$.
- C. *Westergaardodina tricuspidata* MÜLLER, Oberkambrium Zone 5e, Grönhögen, Öland, Probe 926, UB 326–327; 200 $\times$.
- D. *Westergaardodina bicuspidata* MÜLLER (vergl. Taf. 1, Fig. 6–7); 300 $\times$.

Hier ist noch keine Differenzierung zwischen Conodonten und Basiskörper erfolgt. Nur die ersten Lamellen sind allseitig geschlossen (gA), die darauf folgenden sind oben offen (ugA = unten geschlossene Anwachslamellen). Bei A und B ist etwa mit Bildung des Scheitelpunktes der basalen Depression beginnend die Ablagerung von erhaltungsfähigen Hartteilen auch nach unten auf die Zonen des stärksten Wachstums beschränkt, die Lamellen streichen dann nach oben und nach unten aus. Bei C und D bleibt die Lamelle der Unterseite geschlossen. Jeweils Längsschnitte durch die Erstanlage. Jede Lamelle ist gekennzeichnet. Oberkambrium von Schweden und China.

The oldest conodonts.

There is as yet no differentiation between conodont proper and basal plate. Only the first few lamellae are closed on all sides (gA), the following ones are open at the upper side (ugA = growth lamellae, closed on lower side). In case A and B about at the formation of apex of basal depression, the hard parts are restricted to the zones of predominant growth, and the lamellae cease to be sclerotized in their upper and lower portions. In case C and D lamellae on lower side remain closed.

All are longitudinal sections, crossing initial stage. Each lamella is drawn. Upper Cambrian from Sweden and China.



Text-Abb. 1.

der gleiche Aufbau zu beobachten und Schlifflagen, die keine Perforationen durchschneiden, unterscheiden sich nicht z.B. von *Furnishina*. Die hier $\pm$ regelmäßig angeordneten Perforationen sind im Schliff (Taf. 1, Fig. 3) durchschnitten. Sie sind konisch mit der breiteren Seite nach innen und durchstoßen die Struktur, ohne daß an ihren Rändern Abweichungen oder Anpassungen in der Wachstumsrichtung der Lamellen zu erkennen sind. Ursprünglich erschien es uns, als ob diese Perforationen sekundär entstanden sein könnten. Dagegen sprechen jedoch die Beobachtungen, daß auf der Oberseite die Löcher jeweils von einer leichten trichterförmigen Depression umgeben sind und daß am Unterrand Einziehungen auftreten, die in Stereoscan-Bildern eindeutig als primär und nicht etwa als Ausbrüche zu identifizieren sind (Taf. 1, Fig. 1, 2). Sie stellen vermutlich beginnende Umwachsungen irgendwelcher Fremdkörper dar.

Bei *Westergaardodina* (Taf. 1, Fig. 6, 7; Text-Abb. 1C u.D) stimmt der Bau mit den ersten Stadien von *Furnishina* überein. Bei den unten geschlossenen Formen ist auch bei ausgewachsenen Stadien die Unterseite noch aus durchgehenden Anwachs-lamellen aufgebaut. In den Seitenhöhlen entspricht der Querschnitt jedoch dem von *Furnishina*.

Wie auf Taf. 1, Fig. 3 links (= *Problematoconites perforatus*) und Fig. 7 oben (= *Westergaardodina bicuspidata*) erkennbar ist, scheinen die phosphatisierten Teile der ältesten Conodonten primär mit einer organischen Hüllschicht überzogen gewesen zu sein, die bei den Conodontiformes nicht beobachtet wurde. Diese geschlossene Decke schützt die apatitischen Anteile bei der Präparation mit Salzsäure und anderen starken Mineralsäuren, so daß die äußere Form auch nach dieser Behandlung noch vollständig erhalten sein kann. Während am Material aus den Stinkkalken Schwedens diese Hüllschicht fast immer erhalten ist, fehlt sie an den hellen Erhaltungszuständen, die uns z.B. aus Nevada, aus China und aus dem Iran vorliegen. Deshalb ist sie nicht in den schematischen Zeichnungen der Text-Abbildungen 1A-D berücksichtigt worden.

Die Unterschiede im Feinbau zwischen den ältesten und den späteren Conodonten sind recht erheblich und haben große taxionomische Bedeutung.

E. Zur Gliederung der Conodontophorida

Unsere Untersuchungen haben gezeigt, daß der Feinbau der kambrischen Conodonten nicht prinzipiell von dem der späteren abweicht. Diese können durch Annahme einer zunehmenden Skleritisierung der Anwachs-lamellen zwanglos aus den ursprünglichen Formen abgeleitet werden. Es bestehen jedoch charakteristische Unterschiede, die als Merkmale von supragenerischem Rang anzusehen sind. Sie können in den folgenden Punkten, die wir gleichzeitig als Diagnose der

Unterordnung Paraconodontida *n.em.* bezeichnen, zusammengefaßt werden:

1. Der Bestandteil an organischem Material in den Hartteilen ist größer als bei den späteren Conodonten und an wohl erhaltenem Material ist eine verhältnismäßig dicke, organische Deckschicht vorhanden, die die gesamten Außenseiten bedeckt.

2. Die skleritisierten Teile der Anwachslamellen sind nur in den ersten Wachstumsstadien auf der Oberseite geschlossen und in $\pm$ späteren Wachstumsstadien werden sie oft auch auf der Unterseite unterbrochen.

3. Die Substanz des gesamten Hartteils ist noch undifferenziert, und die Ausbildung eines vom eigentlichen Conodonten abweichend strukturierten Basiskörpers findet noch nicht statt.

4. Differenzierungen von Bläschenstrukturen oder weißer Substanz innerhalb der Anwachslamellen scheinen noch nicht zu erfolgen.

5. Das hauptsächliche Wachstum erfolgt nach unten und nicht nach oben. Jedoch auch bei hochentwickelten Conodonten, wie z.B. *Icriodus* und *Gnathodus*, wird die Form des Gewölbes durch ein starkes Wachstum nach unten gebildet.

6. Trotz z.T. erheblicher Größe der Formen sind oft nur wenige Anwachslamellen vorhanden.

Nach dieser Auffassung ist es erforderlich, für einige der ursprünglich von MÜLLER (1959) zu ordovizischen Gattungen gestellten Arten eigene Gattungsnamen einzuführen.

Gattung *Prooneotodus* MÜLLER & NOGAMI *n.g.*

Typus-Art: *Oneotodus gallatini* MÜLLER, 1959

S. 457, Taf. 13, Fig. 5.

Diagnose: Conodonten mit dem für die Paraconodontida typischen Feinbau. Einfache Zähnnchen mit undifferenziertem Querschnitt ohne Kiele oder Schneiden, entsprechend der Gattung *Oneotodus* LINDSTRÖM, 1954.

Gattung *Prosagittodontus* MÜLLER & NOGAMI *n.g.*

Typus-Art: *Sagittodontus dahlmani* MÜLLER, 1959

S. 460, Taf. 14, Fig. 10.

Diagnose: Conodonten mit dem für die Paraconodontida typischen Feinbau. Einfache Zähnnchen mit dreieckigem Querschnitt, von denen rechte und linke Formen nebeneinander vorkommen. Der Querschnitt (Horizontalschnitt) entspricht *Acodus* PANDER, 1856; jedoch hat die Gattung charakteristische Einstülpungen des Unterrandes.

Gattung *Proscandodus* MÜLLER & NOGAMI n.g.

Typus-Art: *Scandodus tortilis* MÜLLER, 1959
S. 464, Taf. 12, Fig. 8.

Diagnose: Conodonten mit dem für die Paraconodontida typischen Feinbau. Einfache, unsymmetrische Zähnnchenformen, die im übrigen der Diagnose von *Scandodus* LINDSTRÖM, 1954 entsprechen.

Wir schlagen nunmehr für die Conodonten folgende supragenerische Gliederung vor:

Ordnung: Conodontophorida EICHENBERG, 1930

1. Unterordnung: Paraconodontida MÜLLER, 1962 n. em.

Familie: Furnishinidae MÜLLER & NOGAMI n.

Diagnose: Einzähnlige Paraconodontida, bei denen die späteren Lamellen nach oben und unten hin offen sind.

Hierher gehören die Gattungen: *Furnishina*, *Proacodus*, *Problematoconites*, *Hertzina*, *Proscandodus* n., *Prosagittodontus* n. und *Prooneotodus* n.

Vorkommen: Unterkambrium?; Mittelkambrium bis unterstes Ordovizium (in Europa, Nordamerika, Asien und Australien).

Familie: Westergaardodinidae MÜLLER, 1959

Diagnose: Mehrzähnlige Paraconodontida mit auf der Unterseite geschlossenen Lamellen. Erst bei einigen der höchst entwickelten Formen ist die Lamelle auch auf der Unterseite unterbrochen.

Hierher gehören die Gattungen: *Westergaardodina*, *Chosonodina*.

Vorkommen: Mittelkambrium bis mittleres Ordovizium (Europa, Nordamerika, Asien, Australien).

2. Unterordnung: Conodontiformes BRANSON & MEHL, 1944

Vorkommen: oberstes Kambrium bis Obertrias.

Der älteste uns bekannte Vertreter dieser Unterordnung ist *Oneotodus nakamurai* aus der Yenko-Formation in SE China (Taf. 7, Fig. 1).

F. Der Bau der Conodontiformes BRANSON & MEHL, 1944

1. Die Erstanlage

Viele unserer Schiffe zeigen eindeutig, daß die Erstanlage nicht durch eine allseitig um ein Zentrum abgelagerte Anwachslamelle des eigentlichen Conodonten

entstanden ist, wie das von GROSS und auch noch in jüngster Zeit von LINDSTRÖM angenommen worden ist (Text-Abb. 2). Bereits in der ersten Lamelle sind vielmehr Conodont und Basiskörper voneinander differenziert (Taf. 2, Fig. 4; Text-Abb. 3).

Die Anlage des Wachstumszentrums geht von einer Einstülpung aus, die wegen ihrer verhältnismäßig großen Höhe eher ellipsoidisch als kugelig ist. Bereits mit der Erstanlage liegt dadurch die Achse fest, an der sich der Conodont in den folgenden Zuwachslamellen am stärksten entwickelt (Taf. 2).

Abweichend von den Schemazeichnungen von PIETZNER *et al.* (Text-Abb. 2 D) ist die Erstanlage stets nur eine dünne Lamelle, die sich in der Dicke kaum von den folgenden unterscheidet. Wenn eine Basalgrube ausgebildet ist, ist sie bereits aus vielen einzelnen Lamellen zusammengesetzt (Taf. 2, Fig. 2–6).

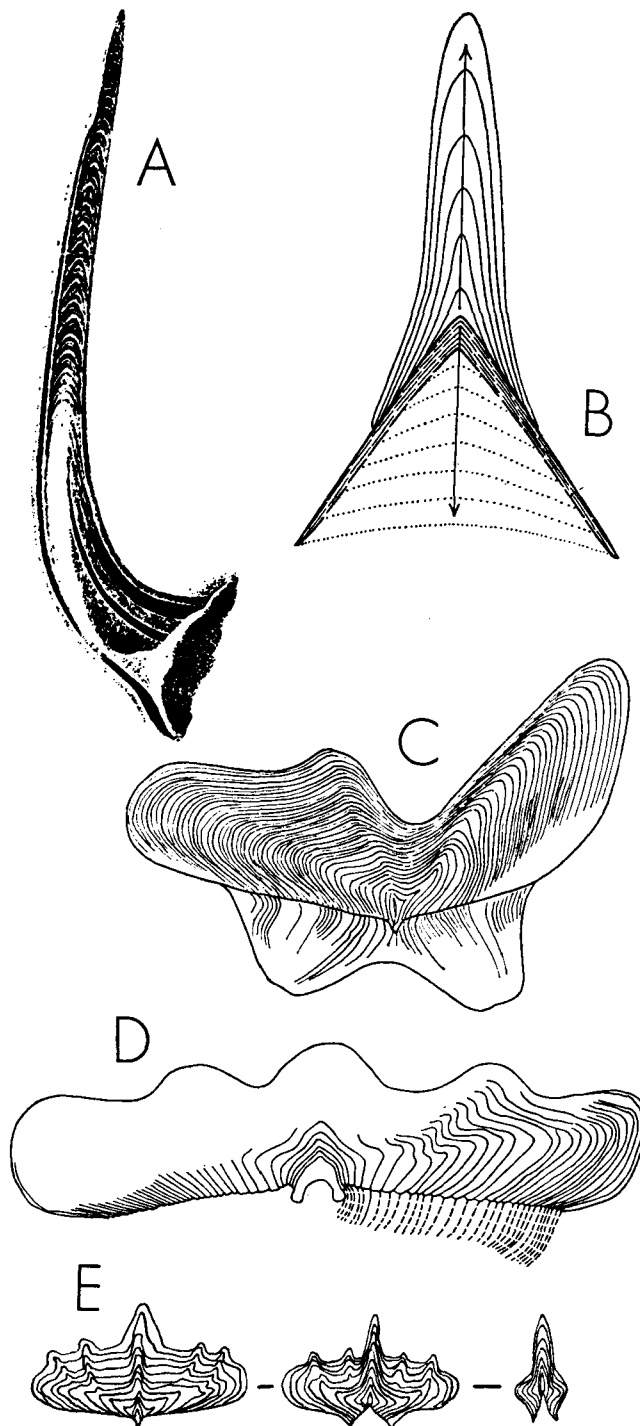
Dieser bereits verhältnismäßig hoch differenzierte Bau der Erstanlage ist u. E. für die Conodonten bezeichnend. Phosphatische Kugeln, die aus allseitig geschlossenen konzentrischen Anwachslamellen aufgebaut sind, sind von diesem Bautypus grundsätzlich verschieden und hatten u.E. mit dem Conodontentier nichts zu tun. Hierher gehören z.B. die sog. Oakleyite, bei denen es sich um phosphatische Ablagerungen in der silurischen Bryozoengattung *Favositella* handelt. Hervorragende Präparate dazu sind bei EISENACK (1965, S. 474 ff., Abb. 2–6) dokumentiert.

Unsicher ist noch der Bau der Kugeln, die mit *Westergaardodina bicuspidata* vergesellschaftet auftreten (MÜLLER 1959, S. 441, Taf. 15, Fig. 7). Obwohl die Conodonten derselben Schichten Anwachsstreifen zeigten, gelang es trotz mehrfacher Versuche mit Material aus verschiedenen Fundpunkten nicht, innerhalb der Kugeln Strukturen nachzuweisen. Entweder waren sie nicht schichtig aufgebaut oder der Feinbau ist nicht erhalten.

2. Organische Matrix

Zwischen den Kristalliten sind bei den meisten Erhaltungszuständen noch organische Reste vorhanden. Diese organische Substanz ist vor der Mineralisierung entstanden und bildet die Matrizen, in denen die Phosphatkristallite abgechieden worden sind. Wie CLARK & MILLER (1969, S. 126) erkannten, fand bei den Conodonten eine Evolution der mineralischen Zusammensetzung statt. Die ältesten Formen haben noch erheblich höhere Bestandteile an organischem Material. Daraus erklärt sich, daß diese Formen, besonders wenn sie in dunkel gefärbten Erhaltungszuständen vorliegen, auch nach Entmineralisierung mit Salzsäure noch scheinbar vollständig erhalten sind.

In den Dünnschliffen sind die organischen Bestandteile als Zonen mit dunklerer Färbung erkennbar. Sie liegen besonders an den Rändern der Lamellen



Text-Abb. 2.

(Taf. 5, Fig. 1), aber auch innerhalb der Zuwachsschichten in interlamellaren Streifen parallel zur Oberfläche oder auch in senkrecht auf den Lamellen stehenden Zwischenräumen zwischen den apatitischen Kristalliten (Taf. 4, Fig. 3–4).

Im Basiskörper scheint etwas mehr organische Substanz vorhanden gewesen zu sein als im eigentlichen Conodonten. Das wird aus der meist dunkleren Färbung und der häufig stärkeren Ausbildung von Schrumpfrissen in diesen Organen geschlossen.

Beim Auflösen von Conodonten aus dem Ordovizium und jüngeren Formationen in verdünnter Salzsäure bleibt eine ± weiche organische Struktur zurück (vergl. z.B. LINDSTRÖM 1964, S. 22, Fig. 6), an der in den meisten Fällen sogar noch die ursprüngliche Form erkennbar ist. PIETZNER *et al.* (1968, S. 136, Taf. 21, Fig. 4) haben zahlreiche Exemplare von *Cordylodus* mit Säure entmineralisiert und den Rückstand mit dem Ultramikrotom geschnitten. Das Präparat zeigt eine faserige Feinstruktur, die aber leider wegen der unorientierten Lage der einzelnen Bündel nicht im einzelnen zu analysieren ist.

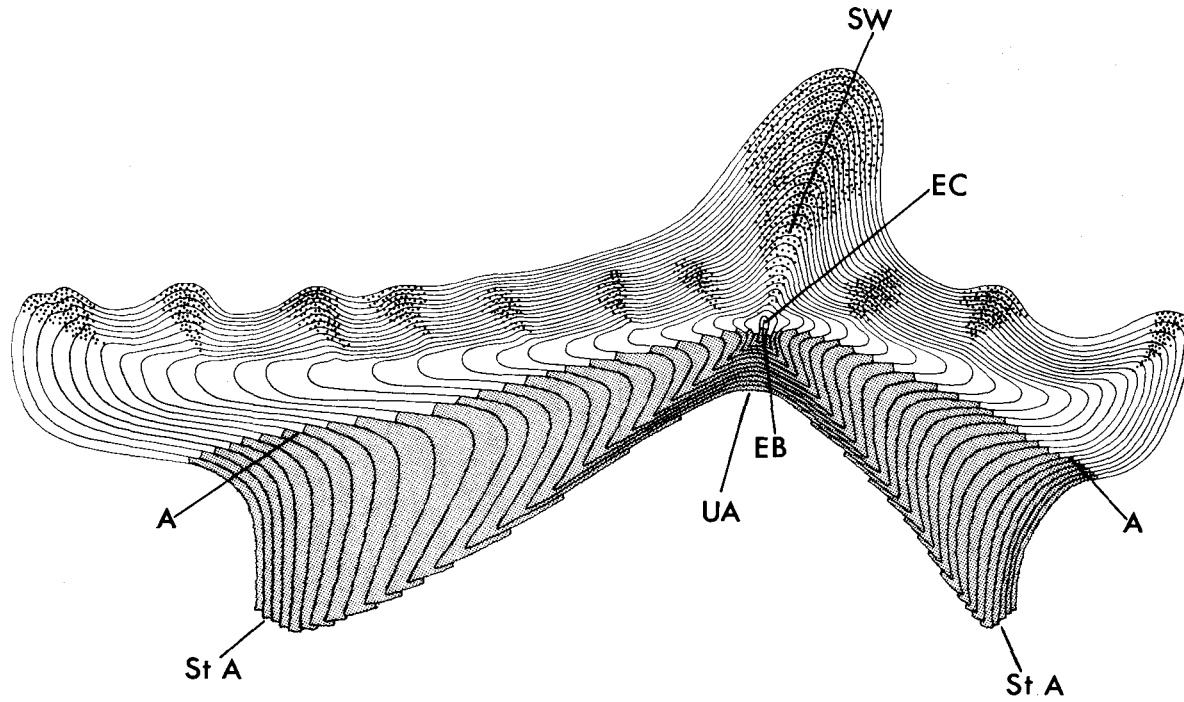
Besonders im Basiskörper, manchmal aber auch im Conodonten, sind die Anwachslamellen ± deutlich fein gefältelt und erscheinen dann im Dünnschliff zitterig (Taf. 15, Fig. 3; Taf. 14, Fig. 1, 4). Das könnte vielleicht im Zusammenhang mit der Kreuzlamellen-ähnlichen Struktur stehen. Eine weitere Deutungsmöglichkeit wäre die Annahme einer stärkeren Schrumpfung der zwischen den soliden Kristalliten liegenden organischen Substanz. Die von PIETZNER *et al.*

Text-Abb. 2: Frühere Rekonstruktionen des Baues der Erstanlage.

- A. Nach PANDER 1856, Taf. 3, Fig. 1. Fehldeutung der Wachstumsrichtung von außen nach innen, die Erstanlage müßte danach am oberen Rand liegen.
- B. Nach GROSS 1957, S. 87., Abb. 4. Die Pfeile zeigen die Wachstumsrichtungen des Conodonten und des Basiskörpers an. Die Abscheidung von einem getrennten Basistrichter und einer Trichterfüllung wurde angenommen.
- C. Nach GROSS 1960, S. 48, Abb. 4A. Die Erstanlage des Conodonten wurde als allseitig geschlossen, die Lamellen von Conodonten und Basiskörper als alternierend angesehen.
- D. Nach PIETZNER, VAHL, WERNER & ZIEGLER 1968, S. 139, Abb. 9. Die Basalgrube soll aus einer einzigen dicken Lamelle der Erstanlage bestehen. Lamellen von Conodonten und Basiskörper sollen alternieren.
- E. Nach LINDSTRÖM 1970, S. 438, Fig. 7.

Earlier reconstructions of the initial stage.

- A. After PANDER 1856, pl. 3, fig. 1. The growth direction was misinterpreted as running from outer to inner side, the initial stage would thus be below the upper rim of the structure.
- B. After GROSS 1957, p. 87, text-fig. 4. Arrows designate the growth directions of conodont and basal plate. Basal funnel and its basal filling have been regarded as separate organs.
- C. After GROSS 1960, p. 48, text-fig. 4A. The initial stage of conodont has been regarded as closed on all sides, lamellae of conodont and basal plate have been interpreted as alternating.
- D. After PIETZNER, VAHL, WERNER & ZIEGLER 1968, p. 139, text-fig. 9. The pit has been regarded as formed by a single thick lamella only. The lamellae of conodont and basal plate have been interpreted as alternating.
- E. After LINDSTRÖM 1970, p. 438, text-fig. 7.



Text-Abb. 3.

(1968, S. 137) angedeutete Möglichkeit, daß die Fältelung in ihren Schnitten präparationsbedingt sein könnte, halten wir nicht für wahrscheinlich, da die Erscheinung auch in vielen Dünnschliffen nachgewiesen wurde.

Bei der Untersuchung der Zusammensetzung der organischen Substanz z.B. auf Aminosäuren darf nicht außer acht gelassen werden, daß in den dunklen Zonen zwischen den Lamellen die Conodontensubstanz weniger stark zusammenhaftet als in den Lamellen selbst. Bei der Anfertigung von Dünnschliffen zeigt der Conodont oftmals die Tendenz, an diesen Diskontinuitätsflächen auseinanderzubrechen. LINDSTRÖM (1964) hat beobachtet, daß wasserlösliche Farben leicht in diese Diskontinuitätszonen eindringen können und daß es dadurch möglich ist, den Verlauf der Anwachs-lamellen sichtbar zu machen. Der gleiche Vorgang kann aber auch natürlich verwirklicht worden sein, wenn während der Diagenese allochthone

Text-Abb. 3: Schematischer Querschnitt durch *Palmatolepis*.

(Vergl. Taf. 15, Fig. 2; Taf. 18, Fig. 3); 200×.

Der Basiskörper ist durch Raster gekennzeichnet, jede zweite Lamelle ist gekennzeichnet. Unsere Darstellung weicht von der der früheren Autoren in folgenden Einzelheiten ab:

- a) (vergl. Text-Abb. 10 C; Taf. 2, Fig. 4=*Ancyrodella*) Die Erstanlage des Conodonten (EC) ist unten nicht geschlossen, sondern geht in die korrespondierende Erstanlage des Basiskörpers (EB) über.
- b) (vergl. Taf. 18, Fig. 1,2=*Polygnathus*) Die Anwachs-lamellen (A) von Conodonten und Basiskörper sind miteinander identisch und stehen nicht etwa alternierend.
- c) Eine Zone der Resorption zwischen Conodont und Basiskörper besteht nicht.
- d) Auch in den Zonen stärksten Wachstums (SW) erfolgt keine Einschaltung neuer Lamellen und der Wachstumsfortschritt ist durch örtliche Verdickung der Lamellen verursacht.
- e) Nur die ersten Anwachs-lamellen des Basiskörpers sind zusammen mit denen des Conodonten vollständig umlaufend (UA) ausgebildet. Bei den späteren scheidet der mittlere Teil keine mineralische Substanz mehr ab, wobei der phosphatisierte Anteil von den frühen zu den späteren Wachstumsstadien kontinuierlich abnimmt und im Reifestadium lediglich begrenzte Stümpfe (StA) an den Seiten bildet.
- f) (vergl. Text-Abb. 15; Taf. 15, Fig. 1; Taf. 17, Fig. 3a, b; Taf. 18, Fig. 3) An vielen, jedoch keinesfalls an allen Exemplaren sind innerhalb des Basiskörpers Kanälchen (BK) ausgebildet (vergl. Text-Abb. 15), die von den Lamellen umwachsen wurden und in späteren Lebensstadien teilweise oder auch ganz von innen her zugesetzt wurden.

Idealized cross section of *Palmatolepis*.

Basal plate is finely dotted, every second lamella is shown. This interpretation differs from that of earlier publications in the following details.

- a) The initial stage (EC) of conodont is not closed at its lower end, but is connected with the corresponding first lamella of basal plate (EB).
- b) The growth lamellae (A) of conodont and basal plate correspond, and do not alternate.
- c) There is no zone of resorption between conodont and basal plate.
- d) Even in the direction of maximum growth (SW) there is no intercalation of additional lamellae and the progression is caused by thickening of the lamellae only.
- e) Only the first few growth lamellae of basal plate and those of the conodont form completely closed units while in subsequent lamellae the middle part no longer forms a hard part. The phosphatized portion decreases in size continuously from earlier to later growth stages, and in the mature stage only limited stubs are formed at the sides.
- f) Many, if not all specimens have canals inside of the basal plate (BK) (see text-fig. 15). These have been surrounded by growth lamellae and may have been later partly or entirely closed from the inside.

organische Substanzen zwischen die Lamellen eingedrungen sind.

Der Nachweis einer bestimmten organischen Verbindung in den dunkleren Zonen kann deshalb nicht ohne weiteres als gesicherter Beweis für das Vorhandensein dieses Stoffes im Conodontentier gelten. So bildeten PIETZNER *et al.* (1968, Taf. 19, Fig. 8) eine spiralig gewundene Fibrille aus einem interlamellaren Zwischenraum von *Palmatolepis glabra* ab. Diese zahlreich beobachteten Fibrillen deuteten sie als eingedrungene Ölrückstände.

Vielleicht bestehen auch die bei der Ätzung der Basishaftflächen von *Polygnathus* (z.B. Taf. 3, Fig. 2) zwischen den aufgelösten Anwachs-lamellen zurückbleibenden organischen Zwischenlagen ebenfalls aus sekundär eingewandertem Bitumen. Beim Anätzen der Querschliffe bleiben organische Lagen als dünne Häutchen zurück und machen dann die angeätzten Flächen durch Überlappung unkenntlich. Erst nachdem diese Häutchen mit HNO_3 weggelöst worden sind, kann die Lage der einzelnen Kristallite innerhalb der Anwachs-lamellen beobachtet werden.

Eine sichere Entscheidung, ob es sich um primäre oder sekundär eingewanderte Substanz handelt, ist in den meisten Fällen nicht möglich. Gleichmäßige Färbung am Rand und in der Mitte des Conodonten sowie besonders der Wechsel von helleren und dunkleren Streifen am selben Exemplar (Taf. 9, Fig. 5; Taf. 22, Fig. 2, 3) sprechen jedoch gegen eingewandertes und für ein primäres Vorhandensein des färbenden organischen Materials.

3. Der Bau der Zuwachslamellen

PANDER (1856) hatte bereits den schichtweisen Aufbau der Conodonten erkannt (Text-Abb. 2 A), den er jedoch – wie später auch ROHON & ZITTEL (1886) sowie BECKMANN (1949) – als von außen nach innen gewachsen ansah. FURNISH (1938), HASS (1941) und GROSS (1957, 1960) haben jedoch zwingend nachweisen können, daß der Zuwachs durch äußere Apposition erfolgt.

In horizontal orientierten Schliffen erscheinen die Zuwachslinien als konzentrische Kreise (z.B. Taf. 8, Fig. 1; Taf. 9, Fig. 4). In gleicher Weise sind sie auch auf der Unterseite des eigentlichen Conodonten entweder in der Basalhöhle (z.B. Taf. 16, Fig. 1) oder in der Basalgrube und der sog. Basishaftfläche im engeren Sinne mehr oder weniger deutlich als Anwachsstreifen erkennbar. (z.B. Taf. 11, Fig. 2a).

Wie besonders in Querschliffen beobachtet werden kann, erfolgte Wachstum und Entwicklung der äußeren Gestalt durch anisometrische Anlagerung. Diese erfolgte in der Regel durch eine Verdickung der einzelnen Lamellen in der Richtung des bevorzugten Wachstums (Taf. 2, Fig. 3; Taf. 9, Fig. 5; Taf. 8, Fig. 1, Horizontalschliff). In extremen Fällen konnte sich an der Wachstumsachse sog. weiße Substanz bilden (Kapitel F 5; Taf. 5, Fig. 1, 2).

„Intercalation of additional lamellae at the fastest growing points... seems not to have been observed with certainty in conodonts“ (LINDSTRÖM 1964, S. 17). Nach unseren Beobachtungen treten Einschaltungen von nach den Seiten auskeilenden Lamellen in Fällen normaler Entwicklung nicht auf, sondern nur gelegentlich im Zusammenhang mit Resorptionen oder Regenerationen. Es sei hier jedoch darauf hingewiesen, daß stark gebogene Anwachslamellen in dicken Schliffen durch Überlagerung Lamelleneinschaltung vortäuschen können.

Für die Beurteilung des Wachstumsmodus ist die Frage, ob in den einzelnen Anwachslamellen noch Zwischenlagen vorhanden sind, von besonderer Bedeutung. Diese Frage war bisher noch nicht geklärt. Solche Strukturen sind nämlich nur selten erhalten und auch in unseren Schliffen nur in den Verdickungszonen der Lamellen zu beobachten (Taf. 4, Fig. 1, 3-4; Text-Abb. 4). Sie beweisen, daß die einzelnen Lamellen nicht spontan in einer $\pm$ kurzen Phase abgelagert worden sind, sondern daß das Wachstum in vielen Einzelschritten erfolgte.

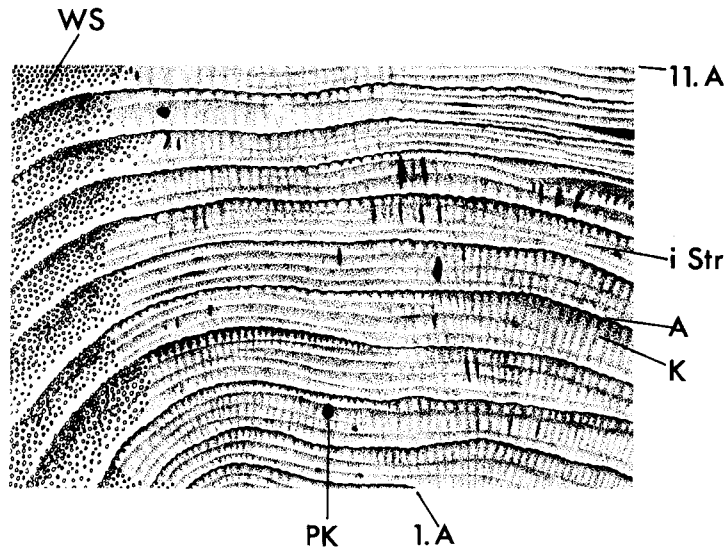
Die äußeren Begrenzungen der Anwachslamellen sind durch einen höheren Gehalt an organischer Substanz gekennzeichnet als der Zentralteil. In den Schliffen erscheinen sie deshalb als dunklere Linien. Auch die interlamellaren Streifen sind dunkler als die dazwischenliegenden Schichten, aber insgesamt viel weniger deutlich ausgeprägt. Die senkrecht stehenden Strukturen setzen in der Regel an den Anwachslamellen aus, sie gehen jedoch stets über die interlamellaren Streifen hinweg.

Gute Beispiele für interlamellare Streifung sind auf wenige Erhaltungszustände beschränkt. Diese Strukturen wurden bei folgenden Gattungen beobachtet:

- a) *Polygnathus* (Taf. 4, Fig. 4; Text-Abb. 4), jeweils 3 oder 4 interlamellare Streifen.
- b) *Polylophodonta* (Taf. 22, Fig. 2), jeweils 3 oder 4 interlamellare Streifen.
- c) *Palmatolepis* (Fundsicht wie a und b), interlamellare Streifung ist noch vorhanden, die Zahl der Streifen jedoch nicht mehr mit Sicherheit erkennbar, UB 350.
- d) *Siphonodella* (Taf. 11, Fig. 1a), interlamellare Streifen vorhanden, deren Zahl jedoch nicht mehr mit Sicherheit erkennbar ist.
- e) *Pseudopolygnathus* (Fundsicht wie d), jeweils 3 oder 4 interlamellare Streifen, UB 351.

Siphonodella und *Pseudopolygnathus* mit erhaltener interlamellarer Streifung liegen außerdem aus dem Chappel ls. in Texas vor, jedoch reicht auch hier der Erhaltungszustand nicht aus, um die Zahl der Streifen mit Sicherheit zu erkennen.

Außer den parallel in den Anwachslamellen liegenden Streifen sind an den Schliffen durch wohlerhaltenes Material auch senkrecht zu den Lamellen stehende, feine Strukturen aus einer Wechsellagerung von helleren und dunkleren Streifen



Text-Abb. 4: Interlamellare Streifen.

Sie sind nur in besonders günstigen Fällen erhaltungsfähig. In jeder Lamelle liegen 3 oder 4 Streifen, die beweisen, daß die Bildung einer Lamelle nicht das Ergebnis einer zeitlich eng begrenzten Abscheidungsphase war. (Gezeichnet nach Taf. 4, Fig. 4; vergl. auch Taf. 4, Fig. 1 und 3); 450 ×.

Interlamellar striations.

They can be seen only if preservation is excellent. In each lamella three or four stripes have been established. They produce evidence that the formation of a lamella did not take place in a single short episode. (Drawn after pl. 4, fig. 4 etc.)

WS = weiße Substanz, white matter

A = Grenzen der Anwachslamellen, limits of growth lamellae

i Str = interlamellare Streifen, interlamellar striation

K = vertikal stehende Kristallite, vertical crystallites

PK = Pyrit-Körner (sekundäre Einschlüsse), granulae of pyrite (secondary inclusions)

erkennbar (Taf. 4, Fig. 4, 1). Auch diese sind stets nur in Teilen der Schlitze zu beobachten, was jedoch vermutlich auf Erhaltungsunterschiede zurückzuführen ist. Lage und Größenordnung dieser interlamellaren vertikalen Streifung entspricht der Anordnung der Kristallite, wie sie in einer angeätzten Bruchfläche von *Polygnathus* im Stereoscanbild (Taf. 3, Fig. 2) sichtbar sind. Auch dieses Präparat zeigt, daß die Kristallite jeweils über die ganze Breite des Anwachsstreifens gewachsen sind. Die hier erkennbare Lage der Kristallite z.T. schräg zur Begrenzung der Anwachslamellen zeigt, daß ihre Orientierung vermutlich von der Lage einer bevorzugten Wachstumsrichtung beeinflusst ist.

Wir deuten die interlamellare vertikale Streifung als Unterschiede in der kristallographischen Orientierung der Kristallite, wie sie auch in vielen anderen

Tiergruppen zur Stabilisierung von Schalenbildungen angetroffen werden.

Außerdem können in den Lamellen Hohlräume vorhanden sein, die vermutlich zur Materialersparnis bei schnellem Wachstum dienten und oftmals später (oder während der Diagenese?) mit apatitischer Substanz geschlossen worden sind. Diese Hohlräume („interlamellar spaces“) sind besonders von LINDSTRÖM (1964, S. 17, Fig. 3) beschrieben und abgebildet worden, sie werden im Abschnitt weiße Substanz (F 5) im einzelnen diskutiert.

4. Wachstum des Conodonten

Die Abfolge der Anwachslamellen zeigt gewisse Regelmäßigkeiten. Generell läßt sich sagen, daß die Breite der Anwachslamellen während des individuellen Wachstums nicht konstant ist. In den Anfangsstadien liegen sie dicht beieinander. Das ist jedoch nicht auf besonders langsames Wachstum zurückzuführen, denn prozentual zur derzeitigen Größe ist gerade in diesem Stadium der Wachstumsfortschritt besonders groß. In mittleren Wachstumsstadien sind die Lamellen am weitesten (Taf. 2, Fig. 2) und in der Reife stehen sie eng bis sehr eng (Taf. 21, Fig. 1). Beim engen Aneinandertreten der Lamellen im fortgeschrittenen Wachstumsstadium handelt es sich vielleicht um eine Erscheinung, die mit der Lobendrängung an den Altersstadien von Goniatiten verglichen werden kann.

Im Bereich von Resorptionsflächen ist dieses allgemeine Bild differenziert. Die letzten Lamellen vor einer Resorption stehen dicht beieinander, während die ersten nach der Resorption in der Regel breiter sind als die vorhergehenden (Taf. 21, Fig. 2).

In manchen Fällen scheint die Breite der Anwachslamellen innerhalb einer gewissen Variabilität für eine Art typisch zu sein. Beispielsweise hat *Palmatolepis helmsi* aus dem Oberdevon von 3 weit auseinander gelegenen Fundpunkten bei gleicher Größe jeweils ziemlich genau die gleiche Lamellenzahl.

Im Hönnetal, Bl. Balve, wurden aus Probe 1709 bei 1,1 mm Länge ca. 16 Lamellen und bei 1,0 mm Länge ca. 13 Lamellen beobachtet. An einem Exemplar von 1,1 mm Länge aus der Georg-Josef-Grube auf dem Blatt Weilburg (Probe 299) wurden ebenfalls ca. 16 Lamellen festgestellt und vom Wolayer See in den Karnischen Alpen bei 1,0 mm Länge ca. 13 Lamellen.

Palmatolepis schindewolfi hat etwa die gleiche Lamellenzahl wie *P. helmsi*. Bei *P. rugosa tachytera* aus derselben Probe des Hönnetals waren bei 1,0 mm Länge bereits ca. 16–17 und bei 1,1 mm Länge 21–22 Lamellen vorhanden. Bei *P. glabra* aus der Probe vom Wolayer See stehen die Lamellen noch dichter.

Außer in der Dicke der Anwachsstreifen sind auch Unterschiede in der Entwicklung der Anisometrie im Verlaufe des Wachstums zu beobachten. Diese

scheinen weitgehend genetisch kontrolliert zu sein, wobei natürlich eine gewisse innerartliche Variabilität zu beobachten ist.

Die Ausgestaltung der Form erfolgt nicht etwa kontinuierlich mit ganz allmählichen Übergängen zwischen den verschiedenen Stadien, sondern die Veränderung tritt verhältnismäßig unvermittelt innerhalb von nur wenigen Anwachs-lamellen auf. Auch die Ausbildung der Skulptur ist an bestimmte Wachstumsstadien gebunden, sie erscheint meist innerhalb von ca. 5–8 Anwachsstreifen und im Reifestadium erfolgt oft eine gewisse Wiedereinebnung (Taf. 22, Fig. 1, 2).

5. Die weiße Substanz

In den Zähnnchen der Conodontiformes sind in der Regel opake Strukturen ausgebildet, die bei der Betrachtung im Auflicht je nach Erhaltung weißlich, hellgrau oder hellbräunlich erscheinen. In durchfallendem Licht sind sie dunkler als die viel transparentere Substanz der Lamellen. Obwohl sie in ihrem chemischen Aufbau, abgesehen vielleicht von einem etwas höheren Gehalt an organischer Substanz, mit dem übrigen Teil des Conodonten identisch sind, hat sich für sie die Bezeichnung „weiße Substanz“ eingebürgert.

Diese an den meisten Erhaltungszuständen erkennbare Struktur hat bisher Anlaß zu sehr verschiedenen Beschreibungen und Deutungen gegeben. PANDER (1856, S. 7, Taf. 3, Fig. 6) hatte sie als kleine Zellchen oder Bläschen, die regelmäßig in der Länge des Zahnes aneinandergereiht sind, beschrieben. STAUFFER & PLUMMER (1932, S. 22) glaubten „that the bar or base is composed of two elongate pieces and that the denticles [d.i. die weiße Substanz] are imbedded in, or set in, the groove formed where these two elements of the bar are cemented together along their sides. When a specimen is treated with hydrochloric acid, it is not uncommon for the denticles to fall out indicating very definitely that the denticles are set in, and are not a part of, the bar.“

HASS (1941, S. 78) beschrieb die weiße Substanz wie folgt; „...the usual laminated structure of the growth axes is often obscured by a cellular or cancellate structure.“ Die netzförmige Struktur sollte nach diesem Autor durch lagenweise angeordnete Hohlräume oder Röhrchen verschiedener Größe und Form verursacht worden sein, die mit ihrer Längsachse entweder parallel oder senkrecht zur langen Achse des Zähnnchens orientiert seien und sich somit überkreuzen.

BECKMANN (1949, S. 166) sah die weiße Substanz als aus feinen Haarkanälchen aufgebaut an, die z.T. bis auf Oberfläche durchzustoßen scheinen. GROSS (1954, S. 76) geht bei seiner Deutung von dem Vorhandensein vor sehr feinen Fasern aus, die die Lamellen allem Anschein nach $\pm$ senkrecht bzw. radial durchkreuzen. „Die Fasern sind nun in der Mehrzahl der Fälle im Kern der Zacken postmortal aufgelöst und in Ansammlungen kleinster Hohlräume verändert, die so dicht

liegen, daß sie im durchfallenden Licht einen sehr dunklen Schatten, im auffallenden Licht dagegen weißliche, undurchsichtige Streifen hervorrufen," und „oft ist ihre Anordnung so regelmäßig, daß sie Kanal- oder Pulpaförmigen Gebilden ähnlich sehen.“

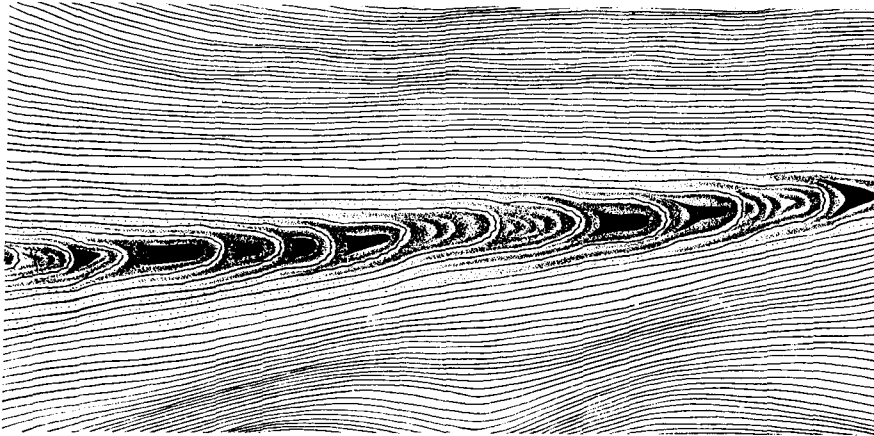
LINDSTRÖM (1964, S. 17 ff.) hat sich ausführlich mit der weißen Substanz beschäftigt. Er sah sie als aus dicht beieinanderstehenden Zellchen aufgebaut an. „The cellules are densely crowded, frequently branched, and usually irregular. In most of the early simple and compound conodonts the cells are largely disconnected but may fuse and form irregular branches.“ Seine Deutung faßte er wie folgt zusammen: „One may conclude that white matter is frequently formed through a resorption of conodont material. Eventually other material was introduced in place of that which was moved away. If this view of the formation of white matter is correct, one might regard it, crudely expressed, as an aid in growth economy. As material was wanted in the most actively growing parts, some was recovered from the interior parts where it was no longer absolutely necessary.“

STAESCHE (1964, S. 257 ff.) hat für die weiße Substanz eine organisch zumindest vorgebildete Anlage angenommen. Wie vorher auch schon PANDER (1856) sah er die Verteilung der Bläschen im Inneren des Conodonten als ein systematisch brauchbares Merkmal an und unterschied eine Gruppe, bei der die Bläschen fast den ganzen Innenraum der Zähne einnehmen von einer zweiten Gruppe, bei der sie sich praktisch auf den zentralen Teil, den Bereich der Wachstumsachse beschränken.

Die weiße Substanz kann nach unseren Beobachtungen durch drei verschiedene Erscheinungen verursacht worden sein, die entweder für sich alleine oder auch in Kombinationen miteinander verwirklicht sein können. So sind z.B. bei den meisten Plattform-Conodonten die beiden ersten, bei *Bryantodus inaequalis* (Taf. 5, Fig. 2) die zweite und die dritte Erscheinung gleichzeitig zu beobachten.

a) *Interlamellare Spalten* (Text-Abb. 5). Unmittelbar in der Richtung des stärksten Wachstums sind unter den an diesem Punkt stark umbiegenden Wachstumslamellen einzelne $\pm$ kegelförmige Zwickel ausgebildet, die im Auflicht weiß erscheinen. (Taf. 5, Fig. 1a, b). Hier handelt es sich vermutlich um primär offene Hohlräume, die vielleicht als Fehlstellen beim Wachstum beschrieben werden können (vergl. das Stereoscanbild Taf. 6, Fig. 2). Sie können sekundär durch mineralische Substanz gefüllt worden sein. Diese Strukturen entsprechen den „interlamellar spaces“ bei LINDSTRÖM (1964, S. 16 ff. Textfig. 3B, C und E).

In vielen Fällen ist die in den einzelnen Lamellen gelegene $\pm$ kegelförmige Spalte von der im nächsten Streifen gelegenen nur durch eine dünne Brücke getrennt, die durch die äußere Begrenzung der Anwachslamellen gebildet worden ist. Dadurch ist die Stabilität in der Richtung dieser interlamellaren



Text-Abb. 5: Interlamellare Spalten.

(Vergl. Taf. 5, Fig. 1a, b; Taf. 9, Fig. 4); 450×.

Im Zentrum der Hauptwachstumszonen stand manchmal nicht genügend Material zum soliden Aufbau der an dieser Stelle stark verbreiterten Lamellen zur Verfügung. Es entstanden kegel- bis napfförmige Hohlräume (schwarz), die bei manchen Erhaltungszuständen sekundär ausgefüllt sein können.

In den Lamellen ohne interlamellare Spalten sind in den Zonen des stärksten Wachstums interlamellare Streifen erkennbar (vergl. Text-Abb. 4). Jede Lamelle ist gezeichnet.

Interlamellar spaces.

In some cases there was short supply of phosphatic substance in the middle of the main growth axes, where the lamellae are considerably broadened. Therefore, funnel shaped cavities have been formed which later may have been secondarily filled.

In lamellae without spaces, interlamellar striations can be seen (ref. text-fig. 4). Every lamella is shown.

Spalten erheblich geringer als in den anderen Richtungen. Diese Schwächezone ist dann in vielen Erhaltungszuständen durch eine Schrumpfungsspalte überprägt (Taf. 7, Fig. 3; Taf. 19, Fig. 1; Taf. 21, Fig. 1).

Oftmals brechen auch die Conodonten in dieser Zone der Länge nach auseinander (Taf. 4, Fig. 1), wobei sowohl die Spitze als auch der Basiskörper mit einbezogen werden kann (Taf. 15, Fig. 6). Bei Anfertigung der Schliffe können dadurch technische Schwierigkeiten auftreten, denn die beiden Hälften tendieren dazu, im Kanadabalsam auseinander zu driften.

b) *Zentral gelegene Bläschenstrukturen* (Text-Abb. 3 oben). Diese oft zigarrenförmigen („peg-like“ bei HASS 1941, S. 79) Gebilde liegen ebenfalls in den Richtungen stärksten Wachstums (Taf. 2, Fig. 2, 5). Hierher gehören auch die durch das verstärkte Wachstum der Nachbarzähnnchen unterdrückten Anlagen, die in der Conodontenterminologie „Keimzähnnchen“ genannt werden. Alle diese Gebilde sind durch eine feine Bläschenstruktur verursacht. Nach unseren Beobachtungen scheinen die Bläschen prinzipiell rund zu sein. Die in den meisten

Dünnschliffen im Durchlicht sichtbare labyrinthische Struktur beruht auf der partiellen Überlagerung der dicht, aber recht unregelmäßig gepackten Bläschen, die so klein sind, daß noch in der Dicke des Schliffes mehrere Schichten übereinander liegen. Solche Überdeckungseffekte sind u.E. die auf den Zeichnungen Textfig. 4 E, C, F von LINDSTRÖM (1964) zum Ausdruck gebrachten starken Verzweigungen der individuellen Zellen. Lediglich in Zonen der maximalen Bläschenbildung scheinen diese aneinander zu treten und sich gegenseitig in ihrer Form zu beeinflussen (im Zentralknötchen Taf. 4, Fig. 2; Taf. 6, Fig. 3b).

Die in der Tat gelegentlich erkennbare netzförmige Struktur der früheren Autoren ist eine Kombination der Bläschenstruktur mit der der Kristallite, aus denen die einzelnen Lamellen aufgebaut sind. In dickeren Schliffen und besonders bei angewittertem Material können diese sogar das Vorhandensein von Kanälchen vortäuschen.

Auch bei diesem Modus der weißen Substanz handelt es sich um eine Struktur, die ursprünglich aus den Anwachslamellen hervorgegangen ist. Sehr dünne Schliffe von besonders gut erhaltenem Material lassen erkennen, daß zwischen dem lamellaren Teil des Conodonten und der weißen Substanz Übergänge vorhanden sind. Im Randbereich einer weißen Zone sind zunächst einzelne, runde Bläschen interlamellar eingeschaltet. Zur Mitte hin nehmen diese an Häufigkeit zu, bis der gesamte Interlamellarraum von ihnen dicht erfüllt ist. Auch in diesem Stadium sind die Anwachsstreifen noch vorhanden. Bei zu dicken Schliffen überdeckt allerdings die gröbere Bläschenstruktur die Streifung, so daß diese dann im Durchlicht nicht mehr erkennbar ist. Nur in einem verhältnismäßig engen Zentralteil der weißen Substanz scheint die Lagenstruktur oftmals nicht mehr vorhanden zu sein. Dieses Fehlen der Anwachslamellen halten wir für primär, und nicht etwa durch spätere Resorption oder Diagenese verursacht.

Bereits frühere Autoren haben festgestellt, daß beim Auflösen von Conodonten in verdünnter Salzsäure zwischen dem lamellaren Teil des Conodonten und der sog. weißen Substanz Unterschiede in der Löslichkeit vorhanden sind. Da beide chemisch offenbar identisch sind, ist die relativ große Widerstandsfähigkeit der weißen Substanz u.E. auf textuelle Unterschiede zurückzuführen. Außerdem könnte es sein, daß das im Conodonten vorhandene organische Material in der weißen Substanz so angeordnet ist, daß die Apatitkristallite besser geschützt sind als im lamellaren Teil. Die Beobachtung von STAUFFER & PLUMMER (1932; vergl. S. 28) beruht deshalb auf selektiver Herauslösung.

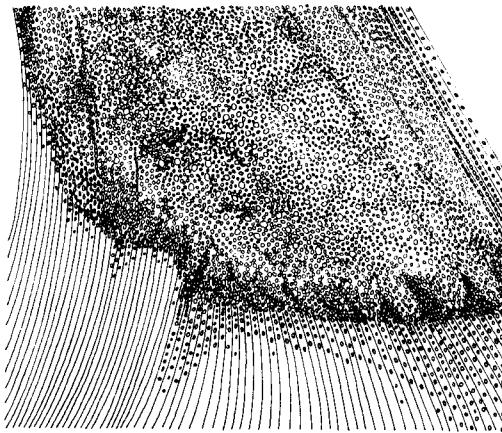
Wir stimmen mit LINDSTRÖM (1964) in der Auffassung überein, daß die weiße Substanz während des Wachstums des Conodonten gebildet worden ist. Dafür spricht die Beobachtung, daß in den Dünnschliffen bei Regeneration nach vorhergegangener Resorption ein scharfes Abschneiden der weißen Substanz zu

beobachten ist (Taf. 19, Fig. 2; Taf. 20, Fig. 1). Wir glauben auch, z.B. in Taf. 6, Fig. 3 Erscheinungen beobachten zu können, die der von diesem Autor mit Vorbehalt gegebenen Deutung der Hohlräume als Folge von Resorptionen zur Wiedergewinnung der Apatitsubstanz entsprechen könnten.

In der Regel sind jedoch u.E. die Strukturen von Anfang an angelegt worden. Da die Bläschen allseitig geschlossen sind, wäre eine Deutung als Resorption nur dann möglich, wenn man davon ausginge, daß gleichzeitig eine Umlagerung eines Teiles der Substanz erfolgt wäre. Gegen eine solche Deutungsmöglichkeit spricht aber die Tatsache, daß die Anwachslamellen auch innerhalb der weißen Substanz weitgehend erhalten sind und diese müßten bei einer Resorption verschwunden sein.

Der Übergang zwischen lamellarem Aufbau und der sog. weißen Substanz des Conodonten war bisher noch nicht aufgeklärt (PIETZNER *et al.* 1968, S. 144). Wir legen dazu einen besonders dünnen Schliff des Grenzbereiches vor (Taf. 6, Fig. 1; Text-Abb. 6).

Zunächst lagern sich in dem aus verhältnismäßig großen Kristalliten gebildeten Teil vereinzelt Bläschen ein, die seitlich schnell zunehmen, bis der ganze Raum



Text-Abb. 6: Übergänge zwischen lamellarer und weißer Substanz.

(Vergl. Taf. 6, Fig. 1); 500 $\times$.

Zunächst werden am Rande kugelige-ellipsoidische, einzelne, kleine Bläschen in die Lamellen eingelagert. Diese nehmen zur Mitte an Zahl zu und die Begrenzungen der Lamellen verschwinden. Am Rande der weißen Substanz ist die Richtung der ursprünglichen Anwachsstreifen noch an der lagenweisen Anordnung der Bläschen erkennbar, im Zentrum liegen sie ganz unregelmäßig. Gezeichnet ist jede zweite Lamelle.

Transition between lamellar structure and white matter.

In the lamellae small round-ellipsoidal bubbles have been formed. They then increase in number, and the growth striae disappear. In a transitional zone the bubbles are arranged in lines; in the center at random. Only every second lamella is shown.

der Anwachslamelle dicht von ihnen ausgefüllt ist. Auch dann ist jedoch die Begrenzung der Anwachslamellen noch $\pm$ schwach erhalten. Erst bei maximal ausgebildeter Bläschenbildung ist dann keine Anwachslamelle mehr vorhanden, offensichtlich wurde sie überhaupt nicht mehr angelegt. Weiter nach innen sind die Bläschen noch $\pm$ deutlich in Ketten angeordnet, zwischen denen verhältnismäßig weite Abstände liegen. Eine Ausrichtung dieser Ketten nach der Lage der Anwachslamellen ist in diesem Bereich nicht mehr vorhanden, und im Zentrum des Stückes liegen die Bläschen schließlich schaumförmig-ungeregt.

Es bestehen also eindeutige Übergänge zwischen dem lamellaren Teil und der sog. weißen Substanz. Die bei geringer Vergrößerung erscheinende Trennlinie ist nicht durch ein scharfes Aneinandertreffen von zwei verschiedenen Strukturtypen, sondern vielmehr durch das gut kontrollierte Einsetzen der Bläschenbildung genau über den Bläschen der vorhergehenden Lamelle verursacht worden.

c) *Die Anwachslamellen kreuzende Bläschenlagen.* Eine weitere Ausbildungsmöglichkeit weißer Substanz innerhalb der Zähnchen führte zu Strukturen, die die Anwachslamellen in verschiedenen Winkeln kreuzen, offensichtlich ohne diese in ihrem Verlauf zu beeinflussen oder von ihnen beeinflusst zu werden.

PANDER (1856, Taf. 3, Fig. 10a, b) bildete *Cordylodus angulatus* mit einer Querstreifung im Hauptzähnen ab, die bei starker Vergrößerung $\pm$ unregelmäßige Bänder von Bläschen erkennen lassen, während die dazwischen liegenden hellen Streifen aus homogener, durchsichtiger Grundsubstanz bestehen. STAESCHE (1964) hat an Material aus der untersten Trias eingehend diese Zonen untersucht und abgebildet.

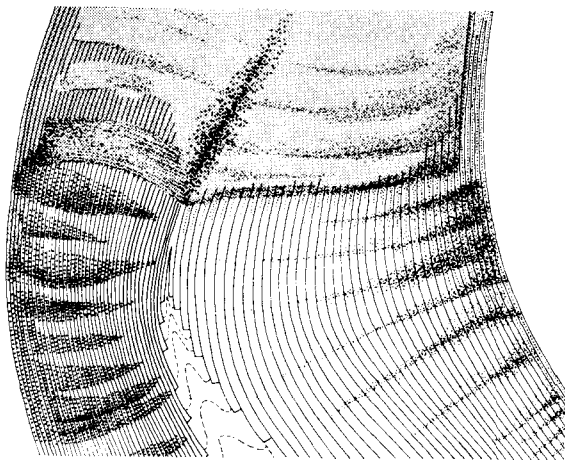
Durch die gegenseitige Überdeckung der Kegel sind diese Strukturen bei Betrachtung auch vorzüglich erhaltener Conodonten im Durchlicht nicht erkennbar. Den meisten Bearbeitern lagen jedoch keine Dünnschliffe vor, und deshalb blieb dieses interessante Merkmal in der Literatur bisher weitgehend unbeachtet.

Wir stimmen mit PANDER und STAESCHE darin überein, daß dieser Merkmalskomplex taxionomisch bedeutungsvoll ist. Das trifft sicherlich für die Kategorien der Arten und Gattungen zu. Ob er jedoch beständig genug ist, um darauf ein supragenerisches System aufzubauen, muß dahingestellt bleiben. Unsere Voruntersuchungen in dieser Richtung verliefen nicht erfolgversprechend.

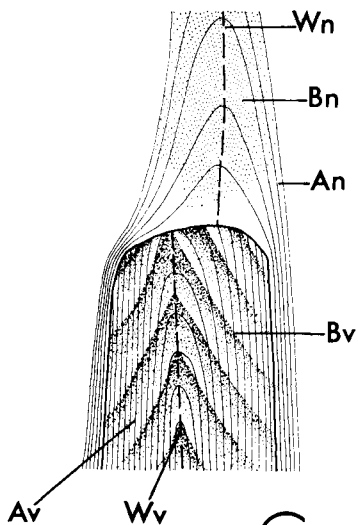
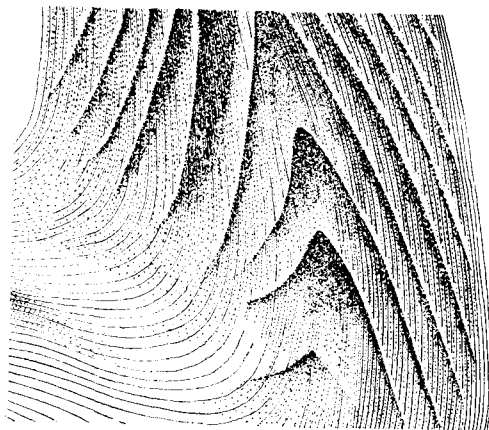
Im Verlauf der Bläschenlagen können mehrere Modi unterschieden werden. Im einfachsten Falle sind sie $\pm$ gradlinig und vertikal zum Verlauf der Lamellen. Bei *Oneotodus nakamurai* (Taf. 7, Fig. 1) sind die Bläschenzonen etwas unregelmäßig und dicht stehend ausgebildet. Sie lassen einen unregelmäßigen Wechsel zwischen Bläschen-Zonen und transparentem Material erkennen, eine geordnete Periodizität der Abfolge fehlt jedoch noch. Wie auch bei vielen anderen Einzelzähnen ist hier die weiße Substanz im oberen Teil, oberhalb der Hauptkrümmung am stärksten ausgebildet.

Bei *Cordylodus oklahomensis* (Taf. 7, Fig. 3) sind, wie auch bei vielen anderen Vertretern dieser Gattung, häufig ähnliche Strukturen ausgebildet. Oftmals sind die Streifen weißer Substanz am Rande am dicksten und dünnen zur Wachstumsachse hin aus (Text-Abb. 7A).

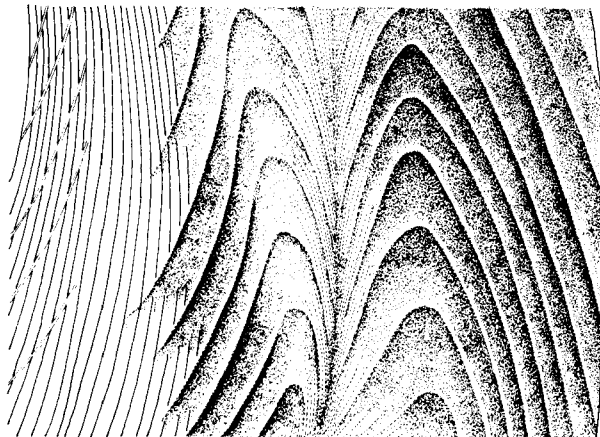
A



B



C



Text-Abb. 7.

D

Bei diesem besonders gut erhaltenen Material sind außerdem innerhalb der weißen Substanz hellere, z.T. buschförmig angeordnete Linien erkennbar, die vom Rande ausgehen und sich nach innen hin oft verzweigen, wobei die einzelnen Zweige sowohl von größeren Achsen ausgehen als auch durch Gablung entstanden sein können (Taf. 7, Fig. 4a, b; Text-Abb. 8). Jeweils über den Zentren dieser Entwicklung werden die Zähnnchen angelegt. Orimentär kann diese Astbildung

Text-Abb. 7: Die Anwachslamellen kreuzende weiße Substanz.

Sie tritt schon bei den ältesten Conodontiformes auf. Aus dem primitivsten, gerade durch das Zähnnchen verlaufenden Typus entwickelt sich bereits im Ordovizium ein kegelförmiger Aufbau, bei dem - im Unterkarbon nachgewiesen - die Spitze eingestülpt sein kann, so daß ein M-förmiger Querschnitt entsteht. Von den Anwachslamellen ist nur jede zweite gezeichnet.

A. *Cordylodus oklahomensis* MÜLLER (vergl. Taf. 7, Fig. 3; ganz ähnlich auch bei *Oneotodus nakamurai* NOGAMI, Taf. 7, Fig. 1); 450×.

Längsschnitt mit am Rande breiten und sich zur Mitte hin verschmälernden und z.T. auslaufenden Querstreifen.

B. *Ligonodina* sp. (vergl. Taf. 7, Fig. 2; auch Taf. 6, Fig. 3a; Taf. 10, Fig. 4a, b = *Lonchodina*); 250×.

Die weiße Substanz ist aus periodisch wiederkehrenden, kegelförmig angeordneten Bläschenstrukturen aufgebaut, die im Längsschnitt umgekehrt V-förmig erscheinen. Diese Struktur läßt sich nicht am ungeschliffenen Conodonten im Durchlicht erkennen; hier scheint dann fast die ganze Breite des Zähnnchens von gleichmäßig weißer Substanz erfüllt zu sein.

C. *Neophrionodus* sp. (vergl. Taf. 5, Fig. 3); 300×.

Längsschnitt durch den Hauptzahn. Ursprünglich sind kegelförmige Bläschenstrukturen ähnlich wie bei B vorhanden. Nach Resorption hat sich hier jedoch die Richtung der Kegel umgekehrt und an der Resorptionsfläche treffen die Spitzen der Kegel von Stumpf und Regenerationsanteil aufeinander.

D. *Ligonodina* sp. (vergl. Taf. 5, Fig. 4); 350×.

Längsschnitt durch den Hauptzahn. Die Bläschenkegel sind im Zentrum eingestülpt, so daß im Längsschnitt eine M-Form entstanden ist. Dargestellt sind alle Bläschenkegel.

Structures of white matter crossing the growth lamellae.

This structure can already be observed in the earliest conodontiformes. From the most primitive arrangement, commencing in Ordovician, which forms straight stripes crossing the denticles, a cross-like arrangement was developed. In an example from Lower Carboniferous a depression was formed in the center, and thus the cross sections form an M shape. Only every second lamella is shown.

A. Longitudinal section with stripes, which are broadest at the rims, and become narrow toward the middle. Some of them taper toward the center.

B. The crossing white matter was formed by conically arranged bubble structures which appear to be filled evenly with white matter.

C. Longitudinal section through main denticle. In the stub, cone-like structures with bubbles, similar to the case B are present. However, after resorption the direction is reversed and at the resorption plane the apex of the cone in the stub points toward the apex of the cone in the regenerated zone.

D. Longitudinal section through main denticle. The bubble-cones are inverted on their tips, thus forming a structure which is M-shaped in longitudinal section. Drawn are all bubble-cones.

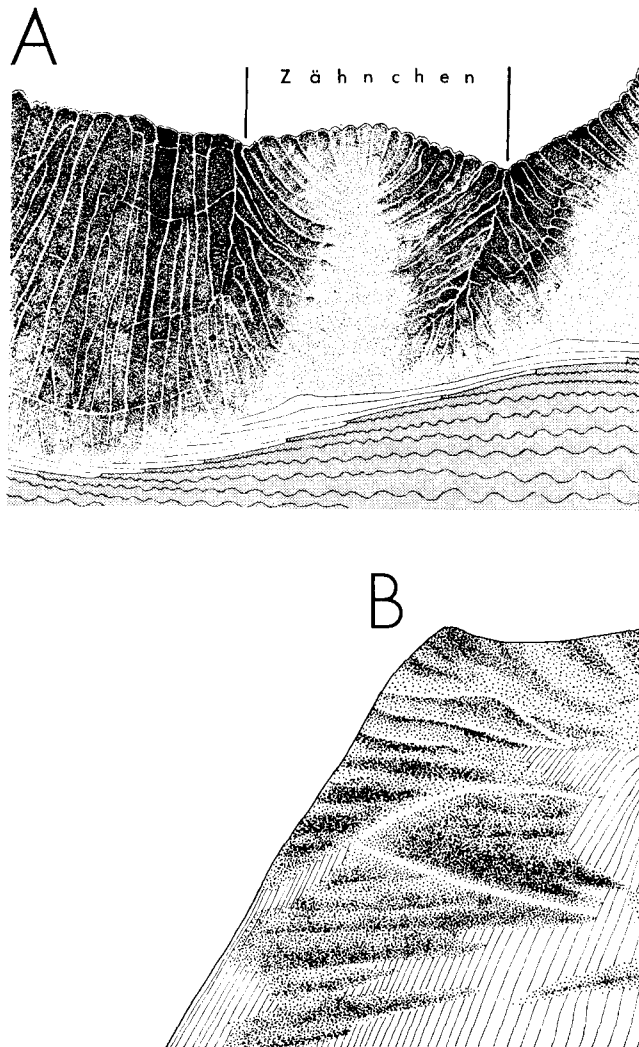
A = Anwachsstreifen, growth lamellae

B = Bläschenstrukturen, structures with bubbles

W = Wachstumsachse, growth axes

v = vor der Resorption, before resorption

n = nach der Resorption, after resorption



Text-Abb. 8: Verstärkungsstrukturen.

Bäumchen- oder unregelmäßig gitterförmige, die Anwachslamellen überschreitende Strukturen aus dichter strukturierter Substanz durchziehen in manchen Fällen besonders stark beanspruchte Teile des Conodonten oder auch den ganzen Conodonten.

A. *Cordylodus oklahomensis* MÜLLER (vergl. Taf. 7, Fig. 4 a,b); 250 ×.

Basiskörper gerastert.

B. *Idiognathodus magnificus* STAUFFER & PLUMMER (vergl. Taf. 21, Fig. 1); 450 ×.

Ähnliches z.B. auch bei *Gladigondolella tethydis* (HUCKRIEDE): Taf. 9, Fig. 1.

Reinforcement structures.

In some cases brush-like or irregular lattice-shaped structures constructed of more dense material trespass the growth lamellae. They may be limited to the portions exposed to highest stress or occur in the entire unit.

A. Basal plate dotted

B. Similar structures also can be seen in *Gladigondolella tethydis* (HUCKRIEDE).

auch schon oberhalb der Basis bei *Oneotodus nakamurai* beobachtet werden (Taf. 7, Fig. 1 links), doch kam es hier noch nicht zur Bildung eines Zähnnchens, sondern lediglich zu einer geringen Verdickung der Wand.

Auch bei *Gladigondolella tethydis* (Taf. 9, Fig. 1) sind vergleichbare hellere Linien in dunklerer Substanz zu erkennen, die $\pm$ senkrecht auf dem Außenrand stehen und sich unregelmäßig netzförmig verzweigen. Ähnliches wurde auch bei *Neogondolella milleri* aus dem Skyth von Portugiesisch Timor beobachtet (NOGAMI 1968, Taf. 11, Fig. 1). Bei *Siphonodella* und *Idiognathodus* fanden wir ähnliche, aber undeutlichere Strukturen (Taf. 21, Fig. 1 links; Text-Abb. 8B).

Weit verbreitet ist die nächst höhere Differenzierung dieser Strukturen in kegelförmig angeordnete Zonen, die mit bläschenärmeren und dadurch im Dünnschliff transparenteren Zonen abwechseln. Hier lassen sich zwischen den verschiedenen Gattungen und Arten Unterschiede im Winkel, in der $\pm$ deutlich ausgebildeten Periodizität und schließlich auch in den $\pm$ engen oder weiten Abständen zwischen den einzelnen Bläschenkegeln feststellen (Taf. 6, Fig. 3a; Taf. 10, Fig. 4). Die älteste uns vorliegende Form mit diesem Strukturtypus ist *Panderodus* aus dem Ordovizium von Frankfort, Missouri, Probe 602, UB 352, 353.

Als Beispiel soll das auf Taf. 7, Fig. 2; Text-Abb. 7 B abgebildete Exemplar von *Ligonodina* näher beschrieben werden. Hier ist die Überdeckung der Kegel der Anwachs-lamellen durch die ebenfalls kegelförmig angeordnete Bläschenstruktur besonders klar zu erkennen. Zwischen beiden Systemen besteht keinesfalls Konkordanz, nicht einmal Akkordanz. Im Unterteil des Schliffes verlaufen Anwachsstreifen und Bläschenzonen fast parallel, wobei jedoch schon ein Unterschied im Schnittwinkel zwischen der konvexen und der konkaven Seite des Conodonten festzustellen ist. Zur Spitze des Conodonten hin wird der Überschneidungswinkel allmählich immer stumpfer, so daß er einem steten Wechsel unterliegt. Die dadurch entstandene, unregelmäßig „cancellate“ Struktur ist viel gröber und deutlicher als die aus Anwachsstreifung und Kristallitstruktur bei bestimmten Erhaltungszuständen im lamellaren Teil vieler Conodonten erkennbare. Bei diesem Schliff liegen übrigens auch in den hyalinen Zwischenschichten einige weiter verstreute Bläschen. Der Unterschied zwischen den beiden Zonen ist danach nicht prinzipiell, sondern mehr graduell.

Interessant ist der Schliff durch ein Exemplar von *Neoprioniodus* (Taf. 5, Fig. 3; Text-Abb. 7C), bei dem an den Bläschenzonen nach einer Regeneration ein Richtungswechsel zu erkennen ist. Im Stumpf sind die Bläschenkegel gleichsinnig zur Anwachsstreifung ausgebildet, während im regenerierten Teil eindeutig die genau umgekehrte Anordnung zu beobachten ist. In diesem Abschnitt stehen die Spitzen der Bläschenkegel auf der Regenerationsfläche, während die Anwachsstreifung nach der Störung in gleicher Richtung wie bisher verläuft. Diese Beobachtung könnte vielleicht für die Klärung der Bedeutung der Bläschenzonen wertvoll

sein, doch hat sie uns bei unseren bisherigen Überlegungen nicht weitergeholfen.

Auch die nächst höhere Entwicklung dieser Struktur wird hier erstmalig beschrieben. Sie könnte als eine Kombination zwischen diesen beiden, im vorigen Falle im Stumpf und im Regenerationsteil beschriebenen Richtungen erklärt werden. Hier ist dann der Kegel in der Mitte durch eine umgekehrt kegelförmige Depression differenziert. Im Schliff ist dann die Form eines M erkennbar (Taf. 5, Fig. 4; Text-Abb. 7D).

Bereits PANDER (1856, S. 7) schrieb, daß ihm die Bedeutung der weißen Substanz nicht recht klar geworden sei, und in der Tat ist ihre Deutung recht schwierig. Vielleicht haben sich die die Anwachslamellen überschreitenden Strukturen aus der Querstreifung der Anwachslamellen entwickelt. Dafür spräche vielleicht, daß wenigstens in manchen Fällen die Lage der langen Achse der Kristallite mit der Richtung des Verlaufes der Bläschenzonen übereinzustimmen scheint. Offen bleibt dabei jedoch, wie und warum es zu einem lagenweisen Wechsel zwischen Bläschenzonen und bläschenarmen Zonen gekommen ist, denn Kristallite und Bläschenlagen gehören ganz verschiedenen Größenordnungen an.

Ob die Höhe der Differenzierung allgemein als ein Kriterium für die Alters-einstufung einer Form verwendet werden kann, erscheint sehr zweifelhaft. Der M-förmige Typus ist jedenfalls bisher nur im Unterkarbon nachgewiesen worden und wurde bei der Untersuchung triadischer Conodonten auch von STAESCHE nicht gefunden.

6. Periodizitäten und Rhythmen im Wachstum

Periodizitäten sind im Wachstum von Conodonten in verschiedenen Rhythmen zu beobachten, die sich z.T. überlagern. Die kleinsten zu beobachtenden Einheiten sind die interlamellaren Streifen (s.S. 25), von denen jedenfalls am untersuchten Material aus dem Oberdevon und dem Unterkarbon jeweils drei oder vier in einer Lamelle auftreten. Zur Feststellung, ob hier eine Regelmäßigkeit in der Anlage von 3 bzw. 4 Lamellen gegeben ist, reicht unser Material nicht aus.

Die auffälligsten Rhythmen im Wachstum der Conodonten sind die Anwachslamellen. Zahlreiche Dünnschliffe ermöglichten ihre genaue Auszählung. Die kambrischen Formen sind aus einer relativ geringen Lamellenzahl aufgebaut. Bei *Furnishina furnishi* wurden ca. 20 Streifen bei einer Länge von 0,7 mm und etwa die gleiche Dichte wurde auch bei *Westergaardodina* angetroffen (Taf. 1, Fig. 6). An einem wohl erhaltenen Bruchstück der gleichen Gattung, jedoch von einem anderen Fundpunkt (Oberkambrium Zone 3, erratisch, Beggerow bei Demmin, Pommern, Probe 834) wurden auf einer Länge von 0,8 mm ca. 50 Streifen geschätzt (UB 248).

Bei ordovizischen Conodonten stehen die Anwachsstreifen im allgemeinen viel dichter als bei den älteren und auch bei den meisten jüngeren Formen. Zum Beispiel wurden bei *Acontiodus staufferi* (aus dem Oneota von Iowa, Sect. 16, T95N, R3W, Probe 643, UB 354) bei einer Länge von 1,1 mm ca. 65 Lamellen gezählt.

Die Höchstwerte fanden sich in einem Querschliff von *Idiognathodus* sp. (Taf. 21, Fig. 2), wo bei einer Breite des Stückes von 0,7 mm ca. 160 Lamellen angetroffen wurden und in einem Horizontalschnitt eines ca. 1 mm breiten Exemplars von *Polygnathus* sp. (Taf. 9, Fig. 4), wo 150 Lamellen gezählt wurden.

Die generellen Unterschiede in der Breite der Lamellen bei den verschiedenen Arten und Größenstadien sind bereits oben beschrieben worden (s.S. 27). Darüber hinausgehend ist jedoch auch noch ein Wechsel in der Breite der unmittelbar aufeinanderfolgenden Lamellen zu beobachten. Es wäre von besonderem Interesse, diese Erscheinungen auf etwa vorhandene periodische Abfolgen zu untersuchen. Diese könnten vielleicht Aufschluß über die individuelle Lebensdauer des Conodontentieres geben. Ihre statistische Festlegung stößt jedoch noch auf erhebliche Schwierigkeiten.

Zunächst ist die Zahl der Lamellen jedes Conodonten nicht sehr groß und für eine statistische Untersuchung müßte ein großes Material mit jeweils mehr als ca. 60–80 Anwachsstreifen zur Verfügung stehen. Noch gravierender ist die Tatsache, daß in den meisten Conodonten Resorptionsebenen zu beobachten sind, die naturgemäß die geregelten Abfolgen unterbrochen und zerstört haben. Außerdem muß in Betracht gezogen werden, daß die Conodonten im Gewebe liegende Sklerite waren, deren Wachstum nicht in dem Maße von exogenen Einflüssen wie z.B. der Wassertemperatur abhängig war, wie das bei außen gelegenen Schalen der Fall ist.

Wir halten es trotzdem für möglich, diese Frage mit Hilfe eines großen und genau orientiert geschnittenen, einheitlichen Materials und mit der Computertechnik einer Klärung näher zu bringen. Diese Fragestellung würde jedoch so weit über den Rahmen der vorliegenden Untersuchung hinausgegangen sein, daß sie zunächst zurückgestellt werden mußte.

Wie z.B. auf Taf. 21, Fig. 2 gezeigt wurde, sind an Conodonten oftmals mehrere aufeinanderfolgende Resorptionshorizonte nachzuweisen. Der Nachweis der Regelmäßigkeit im Auftreten dieser Erscheinung könnte vielleicht Fingerzeige auf die Lebensweise des Tieres geben.

Aber auch bei der weißen Substanz sind periodische Wechsellagen erkennbar. Die die Anwachsramellen schneidenden Streifen von Bläschen wechseln manchmal recht regelmäßig mit dazwischen liegenden bläschenarmen Zonen ab (Taf. 5, Fig. 4; Taf. 6, Fig. 3; Taf. 7, Fig. 2). Zur Untersuchung, ob hier übergreifende Rhythmen vorhanden sind, reicht das vorliegende Schliffmaterial nicht aus.

Außer diesen, im Feinbau mit Hilfe von Dünnschliffen zu beobachtenden Rhythmen treten auch in der äußeren Morphologie erkennbare Periodizitäten auf, z.B. in der Abfolge größerer und kleinerer Zähne bei kammförmigen Conodonten wie *Hindeodella segaformis* (Taf. 10, Fig. 1) und in der $\pm$ regelmäßigen Anordnung von Skulpturelementen bei Plattformtypen z.B. bei *Polylophodonta*.

7. Der Bau von Basalhöhle und Basalgrube

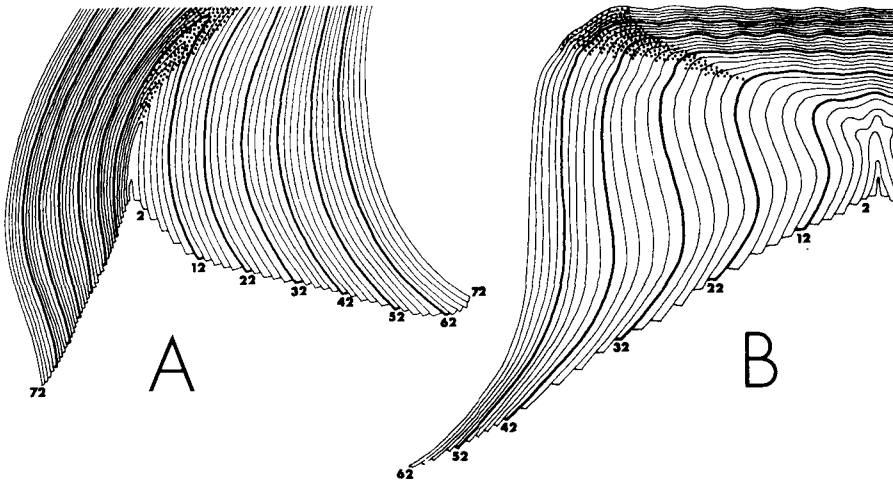
Auf die Bauunterschiede zwischen diesen beiden Elementen haben erstmalig MÜLLER & CLARK (1967, S. 906) hingewiesen. Die vorher im amerikanischen Schrifttum gelegentlich gemachten Unterschiede zwischen „basal pit“, „escutcheon“ und „basal cavity“ dienten lediglich zur Bezeichnung der relativen Größe und nahmen keinen Bezug auf Entstehung und Wachstum (vergl. dazu PIETZNER *et al.* 1968, S. 139, Anmerkung). Mit Hilfe orientierter Dünnschliffe war es möglich, weitere Einzelheiten im Aufbau dieser Organe zu erkennen.

Die Basalhöhle ist der ursprünglichere Bautyp. Ob sie bereits bei den ersten Conodonten ausgebildet war, ist eine Definitionsfrage. Bei *Furnishina* sind der eigentliche Conodont und der Basiskörper noch nicht differenziert. Die Aushöhlung der Unterseite muß hier nicht mit einer Basalhöhle, sondern kann auch mit der zentralen Depression des Basiskörpers homologisiert werden, die auch an den meisten späteren Conodonten $\pm$ deutlich ausgebildet ist.

Eine Basalhöhle ist durch ein kontinuierliches Wachstum von der Erstanlage bis zur zuletzt abgeschiedenen Lamelle gekennzeichnet (Taf. 2, Fig. 1; Taf. 21, Fig. 1). Sie ist im Prinzip kegelförmig aufgebaut, denn jede folgende Lamelle ist etwas weiter nach unten gewachsen als die vorhergehende. Von dieser Idealform sind gewisse Abweichungen möglich, die durch unterschiedliche Länge des die vorhergehende Lamelle überragenden Abschnittes der folgenden Lamelle bedingt werden. Dadurch entstandene, manchmal mützenförmige, in extremen Fällen im Querschnitt geradezu sigmoidale Formen der Basalhöhle sind keineswegs zufällig, sondern können diagnostische Bedeutung für die Unterscheidung von Arten haben, z.B. bei *Cordylodus*.

Alle Einzähner mit differenziertem Basiskörper, die in der „Familie“ Distacodontidae BASSLER, 1925 zusammengefaßt werden, haben eine Basalhöhle (Beispiel: *Ulrichodina* Text-Abb. 9A). Auch Plattformelemente wie z.B. die silurischen *Hadrognathus* und *Apsidognathus* sowie die karbonischen *Gnathodus* und *Idiognathodus*, die sicherlich in verschiedenen Zweigen der Conodonten-Evolution gebildet worden sind, haben einen prinzipiell gleichen Aufbau der Basalhöhle (Beispiel: *Idiognathodus* Text-Abb. 9B).

Ganz anders sind die Verhältnisse bei der Ausbildung einer Basalgrube. Die Entwicklung dieses Elementes ist mit einem genau definiertem Größenstadium



Text-Abb. 9: Bau der Basalhöhle.

Gezeichnet ist jede zweite Lamelle.

A. *Ulrichodina prima* FURNISH (vergl. Taf. 2, Fig. 1); 100×.

Längsschnitt. Die ca. 70 unten etwas divergierenden Lamellen greifen jeweils nach unten und über die vorige hinaus, so daß ein treppenähnlicher Aufbau des Kegels der Basalhöhle entstand. Die Asymmetrie bildete sich durch anisometrisches Wachstum; die auf der konvexen Seite liegenden Abschnitte sind dicht, die auf der konkaven Seite etwa doppelt so weit stehend.

B. *Idiognathodus magnificus* STAUFFER & PLUMMER (vergl. Taf. 21, Fig. 1); 200×.

Querschnitt als Beispiel für den Bau der typischen Basalhöhle der Idiognathodontidae. Die Anwachs-lamellen setzen sich jeweils etwas weiter nach unten fort als die vorhergehenden und divergieren während der ganzen Entwicklung des Conodonten. Sie sind seitlich weiter stehend als oben, dadurch ist ein gegenüber dem Höhenwachstum bevorzugtes Breiten-Längenwachstum gegeben.

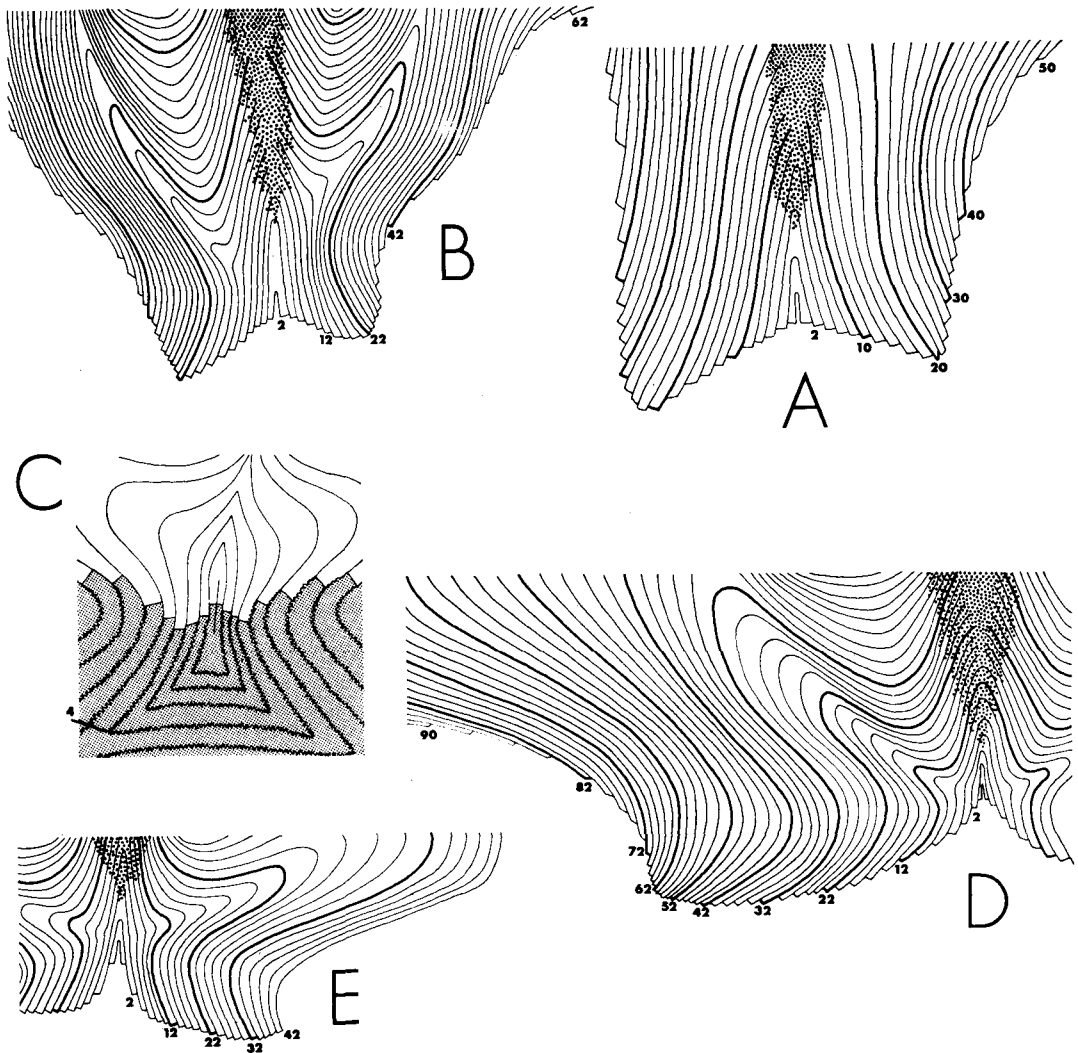
Formation of basal cavity.

Every second lamella is drawn.

A. Longitudinal section. The 70 lamellae diverge slightly at their lower limit. Each one grows a little wider than the previous one, forming a scale-like surface on the inner side of the cone of the basal cavity. Asymmetry of cone is due to anisometric growth: the lamellae are twice as closely spaced on the convex side than on the concave side.

B. Cross section as an example of the typical mode of growth of the Idiognathodontidae. All growth lamellae are longer at the lower limit than the preceding ones, and all diverge. At the sides they are more widely spaced than on the upper side. Thus the width is more developed than the height.

abgeschlossen. Seine Größe unterliegt zwar einer gewissen Variationsbreite, ist aber im übrigen konstant und in vielen Fällen für die Art bezeichnend. Ursprünglich wurde angenommen, daß die Basalgrube von der Erstanlage abgeschieden worden ist. PIETZNER *et al.* (1968, S. 139, Abb. 9; vergl. auch unsere Text-Abb. 2 D) schreiben: „Die innerste, also älteste Lamelle bildet die kleine Basalgrube.“ CLARK & MÜLLER (1968, S. 564) haben jedoch erkannt: „In the very early growth stages of elements, in many specimens a pit looks similar to a basal cavity and occupies



Text-Abb. 10: Bau der Basalgrube.

A. *Bryantodus inaequalis* ULRICH & BASSLER (vergl. Taf. 2, Fig. 2); 350×.

Querschnitt durch den Hauptzahn mit Basalgrube und Erstanlage. Gezeichnet ist jede zweite Lamelle. Die ersten ca. 20 Anwachslamellen sind genau wie bei der Basalhöhle übergreifend ausgebildet; die dann folgenden setzen jeweils etwas vor dem Ende der vorangegangenen aus und bilden zusammen eine inverse Basalhöhle im Sinne von HASS. Nur die letzten Lamellen (rechte Seite) konvergieren zur Mitte.

B. *Polygnathus foliatus* BRYANT; 450×.

Querschnitt eines Exemplares aus dem tiefoberdevonischen Squaw Bay Ls., Partridge Point, Alpena Co., Michigan, UB 330. Gezeichnet ist jede zweite Anwachslamelle. Die Verbreiterung der Plattform setzt erst mit der 12. Lamelle ein. Der Bau der Basalgrube ist mit der 22. Lamelle abgeschlossen.

the whole lower surface. At a certain stage, however, the pit ceased to enlarge while the conodont continued to grow. At least from this stage on there was no change in size of the pit yet the conodont element may have increased many times in total size."

Der Unterschied zwischen Basalhöhle und Basalgrube läßt sich auch am Verlauf der Lamellen am Unterrand erklären. Bei den meisten Distacodontidae, Icriodontidae und den Idiognathodontidae verlaufen sie divergent und bilden dadurch die Breite der Basalhöhle (Taf. 2, Fig. 1; Taf. 21, Fig. 1). Bei den Polygnathidae und ähnlichen Formen sind sie dagegen nur in den ersten Stadien divergent und später konvergieren sie $\pm$ stark nach innen. Die Begrenzung der Basalgrube liegt dort, wo die divergierenden und die konvergierenden Lamellen aneinander stoßen.

Bei dieser Entwicklung tritt das die Oberseite des Conodonten bildende Gewebe auch auf den Außenrand der Unterseite über und bildet dort den Umschlag. Die innere Begrenzung dieses Umschlages verlagert sich beim Wachstum

C. *Palmatolepis perlobata* ULRICH & BASSLER (vergl. Taf. 15, Fig. 2); 1.000 $\times$.

Ausschnitt aus einem Querschnitt. Dargestellt ist jede Lamelle. Der Bau der hier nur kleinen Basalgrube ist bereits nach 4 Lamellen abgeschlossen. Der Basiskörper ist gerastert.

D. *Pseudopolygnathus* sp. Bushberg-Hannibal Horizont des Mississippian in Oklahoma [railroad cut Sec. 27, T3N, R6E, vergl. Cooper 1939, S. 383], Probe 545, UB 331-333; 300 $\times$. Querschnitt. Gezeichnet ist jede zweite Lamelle. Die Basalgrube ist hier auch für diese Gattung besonders groß und aus ca. 55 Anwachs-lamellen aufgebaut. Seitlich schließen sich die zum Zentrum hin konvergierenden Lamellen der „Basishaftfläche“ im engeren Sinne an.

E. *Neogondolella navicula* (HUCKRIEDE). (vergl. Taf. 2, Fig. 6); 200 $\times$.

Querschnitt durch die Erstanlage, nur jede zweite Lamelle ist dargestellt. Die Gattung hat eine modifizierte Basalgrube, eine Basishaftfläche im engeren Sinne ist nicht ausgebildet. Insgesamt ca. 40 Anwachs-lamellen, von denen sich die ersten umgekehrt V-förmig überlagern und die späteren etwa gleich lang sind und nach außen hin divergieren.

Formation of pit.

A. Cross section through main denticle with pit and initial stage. Every second lamella is drawn. About 20 lamellae are constructed similarly to these of a basal cavity, the following ones always end somewhat shorter than the preceeding one, thus forming an inverse basal cavity according to the terminology of HASS. Only the last lamellae converge toward the center.

B. Cross section of a specimen from the early Upper Devonian Squaw Bay limestone. Every second lamella is drawn. The broadening of platform commences first with the 12th lamella. formation of basal pit ends with the 22nd lamella.

C. Detail of cross section. Every lamella is shown. The formation of the small pit is already finished after the fourth lamella. Basal plate is dotted.

D. Cross section. Every second lamella is shown. The pit is very large even for this genus, and is built up from about 55 growth lamellae. The lamellae at the sides converge toward the center and form a basal attachment scar s. str. („Basishaftfläche“).

E. Cross section through initial stage. Every second lamella is shown. This genus forms a modified pit, a basal attachment scar s. str. is not developed. Altogether about 40 growth lamellae are developed, the first of which form an inverted V shaped depression. The others are about equal in size and diverge toward the sides.

allmählich nach außen, wodurch die sog. „Basishaftfläche“ im engeren Sinne jeweils um die Dicke der neu abgeschiedenen Lamelle verbreitert wird. Eine Resorption am Innenrand des Umschlages, wie sie ursprünglich von GROSS angenommen worden ist, ist zur Deutung des Aufbaues nicht erforderlich.

Am überwiegenden Teil des Materials sind gerade die Initialstadien der Conodonten nicht gut erhalten und ihre Untersuchung gelang nur durch eine starke Vermehrung der Schliffe. Das Wachstum innerhalb der Basalgrube ist danach zunächst mit dem einer Basalhöhle identisch, nämlich $\pm$ stark modifiziert kegelförmig. Der Außenrand der Basalgrube entsteht durch eine Umkehr dieses Prinzips. Die von nun an folgenden Lamellen lassen jeweils ein kleines Stück der vorhergehenden frei, so daß das vertikale Wachstum in diesem Bereich wieder vermindert wird. Die Zahl der Anwachsstreifen von der Erstanlage bis zum Abschluß der Basalgrube ist bei den einzelnen Formen unterschiedlich, scheint jedoch innerhalb der Arten nur einer relativ engen Variation unterworfen zu sein.

Als Beispiel dafür kann die Anlage der Basalgrube bei verschiedenen Polygnathacea angeführt werden. Bei *Polygnathus linguiformis* ist der Aufbau der Basalgrube nach 12–15 Lamellen abgeschlossen (Taf. 9, Fig. 5), bei *P. foliatus* nach ca. 15 Lamellen, bei *P. tuberculatus* nach 20–23 Lamellen (Taf. 19, Fig. 2), bei *P. sp.* [= *Palmatolepis? irregularis* THOMAS, 1949; non! *Polygnathus irregularis* COOPER, 1939] (Taf. 2, Fig. 3) nach ca. 10 und bei *Polylophodonta acuta* (Taf. 2, Fig. 5) ebenfalls nach 10 Lamellen.

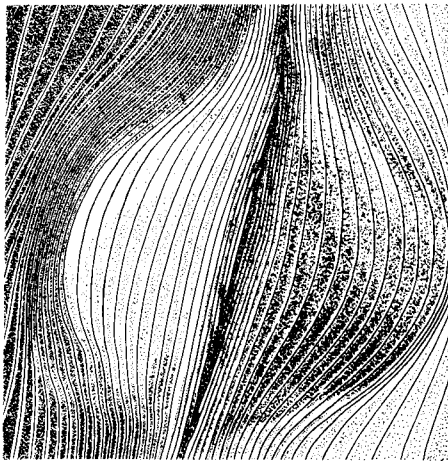
Bei der Gattung *Palmatolepis* scheint allgemein die Zahl der Anwachs-lamellen in der Basalgrube besonders niedrig zu sein. Im in Abb. 10 C gezeichneten Beispiel sind 4, bei anderen Arten nur wenig mehr Lamellen am Aufbau der Basalgrube beteiligt. Generell läßt sich in der Phylomorphogenese dieser Gattung die Tendenz zur Verringerung der Zahl der die Basalgrube aufbauenden Anwachs-lamellen beobachten, wodurch auch die für die Gattung typischen kleinen Gruben erklärt sind.

Bei *Pseudopolygnathus* ist die Basalgrube besonders groß ausgebildet. An einem Stück (Text-Abb. 10 D) wurden ca. 55 Anwachs-lamellen in der Basalgrube gezählt, bei anderen Arten sind nur ca. 30 an deren Aufbau beteiligt. In manchen Schliffen fällt es schwer, bei dieser Gattung den Außenrand der Basalgrube von der sog. Basishaftfläche abzugrenzen.

Bei *Neogondolella* ist eine modifizierte Basalgrube (Taf. 2, Fig. 6; Text-Abb. 10 E) ausgebildet. Nach dem Aufbau der $\pm$ kegelförmigen Grube sind die folgenden Lamellen etwa gleich lang, so daß sie zusammen eine kleine Fläche bilden, die der Basishaftfläche im engeren Sinne z.B. bei den Polygnathiden homolog ist.

An besonders gut erhaltenem Material ist sichtbar, daß der im Vertikalschnitt

als ein scharfer Rand einer Lamelle erscheinende Grat des Basalgrubenrandes in Wirklichkeit ein Element ist, daß nicht mit dem Verlauf einer einzelnen Lamelle übereinstimmt. Zur Erklärung dieser Verhältnisse verweisen wir auf Taf. 8, Fig. 4 (Text-Abb. 11), die die gering überätzte Oberfläche der Basalgrube eines *Polygnathus* zeigt.



Text-Abb. 11: Aufsicht der Basalgrube von *Polygnathus*.

(Vergl. Taf. 8, Fig. 4); 500 $\times$.

Der wulstige Außenrand der Basalgrube wird von verschiedenen Anwachs-lamellen aufgebaut, die unter nur leichter Anpassung an die Verbreiterung der Basalgrube in diese hineinstreichen.

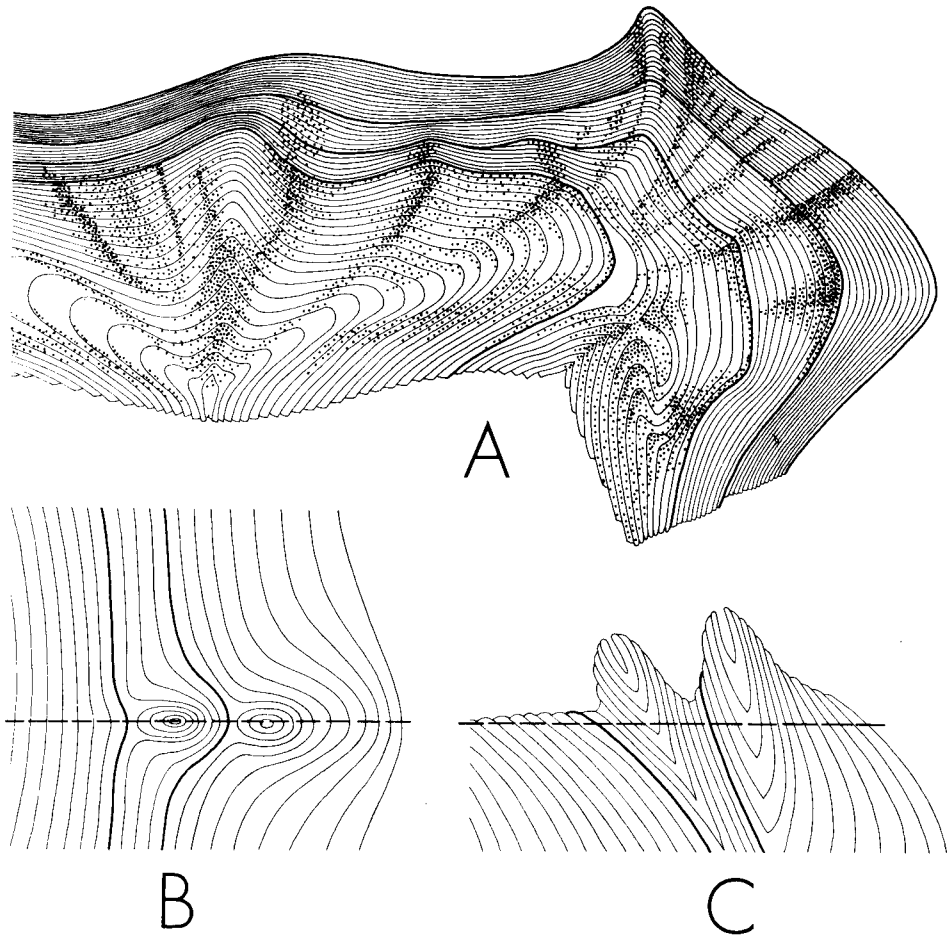
Upper view of the basal pit of *Polygnathus*.

The stuffed outer rim of pit was formed by different growth lamellae. Their course is only little affected by the flanging of the pit.

Hier läßt sich erkennen, daß die einzelnen Anwachs-lamellen den als Erhebung erscheinenden Rand der Basalgrube überschreiten, und daß somit an verschiedenen Punkten jeweils andere Anwachs-lamellen am Aufbau des kleinen Walles beteiligt sind. Das ist manchmal noch klarer bei *Pseudopolygnathus* zu erkennen (Taf. 11, Fig. 2a). Die Zeichnung dieser Gattung bei LINDSTRÖM (1964, S. 164, Fig. 57 C) ist also in diesem Punkt nicht ganz richtig. Die Anwachs-linien der Basishaftfläche müßten unter nur $\pm$ geringer Anpassung an die Verbreiterung der Basalgrube auf deren Außenrand stoßen und in sie hineinstreichen.

8. Sekundäre Wachstumszentren

Bei hochentwickelten Plattform-Conodonten mit Basalgrube wie *Polygnathus linguiformis*, *Siphonodella* und *Pseudopolygnathus* treten nicht selten sekundär angelegte Wachstumszentren auf. Neben dem Innenrand des Umschlages, übergehend auf die Basishaftfläche entstanden dabei warzenähnliche Protuberanzen. Die äußere Morphologie dieser Bildungen ist durch Beispiele besonders großer Stücke mit Stereoscanbildern von *Pseudopolygnathus* (Taf. 11, Fig. 2a-c) belegt. Es treten zwei verschiedene Typen auf, einer mit zentral gelegenem Wachstumskegel (Taf. 11, Fig. 2b, besonders links; vergl. auch die Rekonstruktion, Text-Abb. 12 B, C).



Text-Abb. 12: Sekundäre Wachstumszentren.

Am Innenrand des Umschlages gelegene Protuberanzen zeigen im Querschnitt im Anschluß an Resorptionszonen gebildete, atavistische, kleine sekundäre Wachstumszentren, die im Aufbau einer Basalhöhle ähneln.

A. *Siphonodella* (vergl. Taf. 11, Fig. 1a,b); 200×.

Querschliff etwa durch die Mitte der Plattform und eine Protuberanz.

B, C. (Vergl. Taf. 11, Fig. 2 a,b); 350×.

Rekonstruktion des Horizontal- und des Vertikalschnittes durch Protuberanzen bei *Pseudopolygnathus*.

Secondary growth center.

Projections at the inner limit of the crimp have been formed after a resorption. In thin sections they show small, atavistic secondary growth centers, which are built up like a basal cavity.

A. Cross section approximately through the center of platform and a projection.

B, C. Reconstruction of horizontal and vertical sections through protuberances of *Pseudopolygnathus*.

Ein anderer Typ zeigt einen einseitig gebauten Wachstumskegel (vergl. Taf. 11, Fig. 1a, b; Text-Abb. 12A = *Siphonodella*). Dieser Querschliff zeigt, daß hinter einer Resorptionsfläche auf der proximalen Seite der Protuberanz ein sekundäres Wachstumzentrum liegt. Von hier ausgehend ist eine Struktur entstanden, die prinzipiell dem Aufbau einer kleinen atavistischen Basalhöhle entspricht. Ihre Wachstumsachse liegt $\pm$ in der gleichen Richtung wie die Ebene der Basishaftfläche, also im rechten Winkel zur Wachstumsachse der Erstanlage. Der stärker entwickelte äußere Flügel der Struktur bildet dadurch an dieser Stelle den Vorsprung, der senkrecht zu der bisherigen Wachstumsebene liegt. Die äußere Begrenzung ist ebenso wie der Beginn durch eine Resorptionsfläche gebildet worden. Die folgenden Anwachslamellen verlaufen dann wieder normal, wie die vor der Anlage der Protuberanz.

9. Bau der Mittelfurche bei astförmigen Conodonten

Bei den meisten ordovizischen zusammengesetzten Conodonten ist der Aufbau der Unterseite der Äste durch Überwachsen unter gleichzeitiger Verlängerung der Lamellen nach unten über die vorhergehende hinaus erfolgt. Diese Struktur entspricht im Querschnitt also dem Aufbau einer Basalhöhle (Taf. 14, Fig. 3 = *Neocoleodus breviconus*). Viele, besonders spätere Asttypen tragen jedoch auf der Unterseite in der Mitte nur eine Furche, die im Querschnitt prinzipiell wie eine Basalgrube aussieht (Taf. 10, Fig. 4a = *Lonchodina*). Das älteste Beispiel dafür wurde bei *Coleodus simplex* BRANSON & MEHL im Mittelordovizium gefunden (Taf. 14, Fig. 2). Der der Basalgrube ähnliche Mittelteil ist hier noch recht breit. Im weiteren Verlauf der Entwicklung ist bei vielen Asttypen nur noch eine sehr enge Furche ausgebildet. Nach ihrer Anlage wurden Anwachslamellen gebildet, die $\pm$ kürzer als die darunterliegenden sind. Dadurch ist eine der Basishaftfläche z.B. bei *Polygnathus* homologe Struktur gebildet worden, die durch das Ausstreichen der Enden der Anwachslamellen auf die Unterseite gekennzeichnet ist (Taf. 10, Fig. 3).

Diese Tendenz ist extrem bei manchen Conodonten der Trias zu beobachten (vergl. z.B. MÜLLER 1956, Taf. 95, Fig. 18; Taf. 96, Fig. 7). Hier ist dann in der Mitte der Unterseite nur noch eine ganz dünne Furchenzone vorhanden und die nachfolgenden Lamellen sind recht gleichmäßig gegenüber den vorhergehenden verkürzt, so daß ein V-förmiger Querschnitt der Basishaftfläche entstanden ist, der vielleicht auch als inverse Basalhöhle beschrieben werden könnte.

Es wäre zu prüfen, ob der einer Basalhöhle bzw. einer Basalgrube entsprechende Aufbau der zentralen Furche der Äste ein konstantes Merkmal mit taxonomischem Wert ist, auf Grund dessen z.B. zwischen *Neocoleodus* und *Coleodus* unterschieden werden kann.

10. Zentraler Achsenkanal?

Etwas unsicher ist noch, ob im Zentrum der Zone des größten Wachstums der Zähnchen ein dünner Kanal ausgebildet ist, der senkrecht durch die Kegelspitzen der Anwachslamellen stößt (Taf. 10, Fig. 4). Die Tatsache, daß dieser Kanal nur in wenigen Schliffen erkennbar ist, wäre vielleicht dadurch zu erklären, daß er wegen seines dünnen, etwa der Breite nur einer Anwachslamelle entsprechenden Querschnittes lediglich bei ganz genau zentrierter Schnittlage und in sehr dünnen Schliffen sichtbar wird, die naturgemäß nur in wenigen Fällen vorliegen. Gegen eine Deutung der Struktur als Schrumpfriß sprechen ihre scharfen, wie mit einem Lineal gezogenen seitlichen Begrenzungen.

Zur Untersuchung der Frage, ob es sich dabei vielleicht um einen bei der Anfertigung des Schliffes entstandenen Spalt handeln könnte, wurde ein dem abgebildeten ähnlicher Schliff durch Material desselben Fundpunktes nach der Fertigstellung so stark zwischen Objektträger und Deckgläschen zusammengepreßt, daß der Conodont an allen vorhandenen Sprüngen auseinanderdriften mußte. Die hier beschriebene Zentralzone blieb dabei unverändert. Das könnte als Beweis dafür angesehen werden, daß zumindest eine unverheilte Spalte hier nicht vorhanden war (UB 355).

11. Das Längen- und das Breitenwachstum

Prinzipiell ähnlich wie das Wachstum von der Erstanlage zur Spitze des Zähnchens hin erfolgte auch das Längen- und das Breitenwachstum. Am Anfang fand eine Verdickung der Lamelle in einer oder in mehreren Richtungen mit bevorzugtem Wachstum statt, deren genaue Lage für die Entstehung der Form entscheidend ist und somit auch hohe systematische Bedeutung hat.

Dieses Stadium ist an den meisten Längsschliffen durch Conodonten zu sehen. Der von STAESCHE (1964, S. 256) beschriebene „Knick in den Lamellen“ ist auf dieses anisometrische Wachstum zurückzuführen. Bei vielen Einzelzähnchen entstand auf diesem Wege die oberhalb des Basalrandes liegende Schürze.

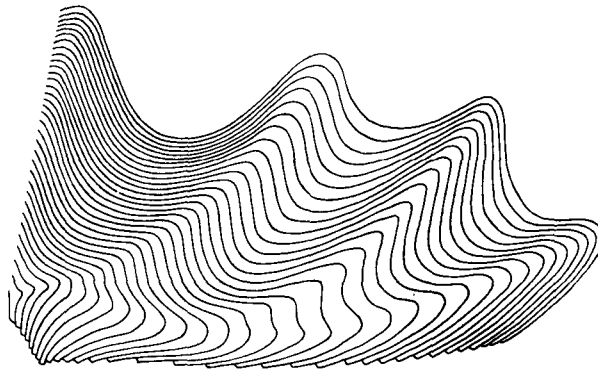
Längen- und Breitenwachstum erfolgte durch Anlage von seitlich gelegenen Zonen bevorzugten Wachstums, die bei Plattformtypen die etwa im Zentrum liegende Hauptzone des Dickenwachstums an Größe weit übertreffen können. In den meisten Fällen erfolgte die Anlage dieser Zonen schon nach Ablagerung von nur wenigen Anwachslamellen über der Erstanlage (Taf. 2, Fig. 3–6). Nach einer Verbreiterung durch anisometrische Verdickung der Lamelle setzte im allgemeinen $\pm$ unvermittelt dann ein Stadium des verstärkten Breitenwachstums ein (Taf. 22, Fig. 3a; Taf. 19, Fig. 2).

Verstärktes Wachstum konnte unter Freilassen der Spitzen erfolgen, ebenso

wie das auch beim Höhenwachstum der Fall ist. Gute Beispiele dafür sind in Horizontalschnitten durch Plattformconodonten erkennbar (Taf. 8, Fig. 1; Taf. 5, Fig. 1a-b). Im Gegensatz zum Höhenwachstum sind in diesen Richtungen die die Lamellen auflösenden Bläschenzonen nur sehr selten ausgebildet.

Die zwischen den sich in verschiedenen Richtungen hin entwickelnden bevorzugten Zonen liegenden Teile der Anwachslamellen blieben zunächst im Wachstum zurück und bildeten $\pm$ deutliche Depressionen im Außenrand. Oftmals wurden diese in späteren Wachstumsstadien durch etwas breitere Anwachslamellen wieder zum Teil ausgeglichen.

Eine weitere und wie uns scheint verbesserte Möglichkeit zum Breitenwachstum ist die Gablung von Zonen bevorzugten Wachstums z.B. bei *Siphonodella* (Taf. 11, Fig. 1a; Text-Abb. 13). Hier verbreiterten sich die seitlichen Hauptwachstumszonen zunächst stark und schließlich kommt es zu einer Gablung.



Text. Abb. 13: Breitenwachstum bei höher entwickelten Plattform-Conodonten.

Querschnitt durch die Basalgrube von *Siphonodella quadruplicata* (BRANSON & MEHL) aus dem Chappel ls. in Texas, UB 337. Die seitlich gelegenen Zonen bevorzugten Wachstums gabeln sich im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung, wodurch eine verbesserte Breiten-Dickenausbildung ermöglicht wurde; 250 $\times$. Jede zweite Lamelle ist dargestellt.

Development of width in the more highly differentiated platform conodonts.

Cross section through pit of *Siphonodella quadruplicata* (BRANSON & MEHL) from the Chappel ls. in Texas. The zones of prominent growth at the sides branch during ontogeny, the result is an improved growth in width and height. Every second lamella is shown.

In der Fähigkeit zur Gablung besteht offensichtlich ein Unterschied zum Dickenwachstum. Uns ist jedenfalls kein Fall bekannt, wo die Gablung einer Zone mit weißer Substanz innerhalb eines Zähnnchens stattgefunden hat oder sogar Zähnnchen durch Sprossung entstanden sind.

Bei *Palmatolepis* ist dieser Modus des Breitenwachstums der Plattform anscheinend nicht gegeben. Parallel zur Carina liegende Längsschliffe durch den Lobus zeigen bei dieser Gattung einen Aufbau des Nebenkieses, der praktisch mit dem

des Hauptkiesels identisch ist (Taf. 8, Fig. 2).

Bei *Idiognathodus* und ähnlichen Formen, die ein „Gewölbe“ haben, sind nicht so scharf begrenzte Zonen bevorzugten Wachstums ausgebildet wie z.B. bei den Polygnathiden. Die Verbreiterung erfolgte hier durch Anlagerung $\pm$ flächenförmiger, weiter Lamellen an den Seiten unter gleichzeitiger dichter Scharung der Lamellen auf der Oberseite des Gewölbes (Taf. 21, Fig. 1; Text-Abb. 17C).

12. Strukturen der Oberfläche

a) Skulptur

Die Oberfläche der meisten Plattform-Conodonten, aber auch einiger Kamm- und Blatttypen mit stark ausgebildeten seitlichen Verbreiterungen ist mit einer Skulptur versehen, die aus $\pm$ regelmäßigen Knötchen, Rippen oder Kämmchen besteht, welche in verschiedener Weise z.B. radial oder konzentrisch angeordnet sind. Sie entstand durch anisometrisches Wachstum innerhalb der einzelnen Lamellen und kann für die Art bezeichnend sein. Der Grad ihrer Ausbildung ist stark von der Größe abhängig. Das kann besonders gut in Querschliffen durch stark skulpturierte Plattformelemente nachgewiesen werden (Taf. 22, Fig. 2, rechts; Taf. 22, Fig. 1).

Am selben Stück sind die Lamellen manchmal im Anfangsstadium fast eben, in den darauf folgenden Stadien lassen sie starke Reliefunterschiede der Oberfläche erkennen und im Reifestadium flachen sie wieder etwas ab. Die Übergänge zwischen den einzelnen Stadien sind nicht etwa allmählich, sondern oft auf nur ca. 3–5 Anwachslamellen beschränkt. Da jede Anwachslamelle in einem Conodonten mit der Oberfläche in dem entsprechenden Wachstumsstadium identisch ist, können diese Verhältnisse auch durch die Rekonstruktion ontogenetischer Reihen mit verschiedenen Größenstadien einer Art aus derselben Probe deutlich gemacht werden.

b) Mikroskulptur

Wie bei Untersuchung in hohen Vergrößerungen nachgewiesen werden kann, sind die meisten Oberflächen der Conodonten mit einer feinen, manchmal sogar nur submikroskopischen Skulptur bedeckt, die von der oben beschriebenen gröberen Skulptur weitgehend unabhängig zu sein scheint.

HASS hat auf der Oberseite der Plattform von *Siphonodella* ein polygonales Netzwerk (1941, Taf. 13, Fig. 1a) und bei *Polygnathus* feine Gruben (Taf. 13, Fig. 2a) beobachtet und diese als abgepaute Strukturen der Oberfläche des den Conodonten bedeckenden Gewebes erklärt (S. 76). HUCKRIEDE (1958, S. 148) beschrieb die Plattform von *Neogondolella navicula* als „im allgemeinen unverziert, aber mit allerfeinsten Grübchen eng bedeckt.“

Auf den Taf. 12 und 13 haben wir einige Beispiele für Mikroskulpturen mit Stereoscan-Bildern illustriert. Auch bei 150–200 facher Vergrößerung im Auflicht spiegelblank erscheinende Formen zeigen bei sehr hoher Vergrößerung ein geringes Relief (z.B. Taf. 13, Fig. 2=*Lonchodina*, vergr. 7300×), doch scheinen diese glatten Formen verhältnismäßig selten zu sein. An den meisten Plattformelementen sind Polygonal-Strukturen vorhanden, die mehr oder weniger stark in der bevorzugten Wachstumsachse gedehnt sein können. Auch zwischen Formen sehr verschiedener systematischer Stellung scheinen kaum wesentliche Unterschiede in der Form der Strukturen vorhanden zu sein und selbst ihre Größenordnungen sind nicht sehr unterschiedlich (Taf. 12, Fig. 1–3; Taf. 13, Fig. 3–4).

Die Polygone sind naturgemäß nur unter günstigen Bedingungen vollständig erhaltungsfähig, in den meisten Schichten sind sie $\pm$ stark durch partielle Anlösung oder Rekristallisation (Taf. 12, Fig. 3) teilweise zerstört, wodurch bei Betrachtung im Auflicht noch bei 150 facher Vergrößerung manchmal Unterschiede vorgetäuscht werden können.

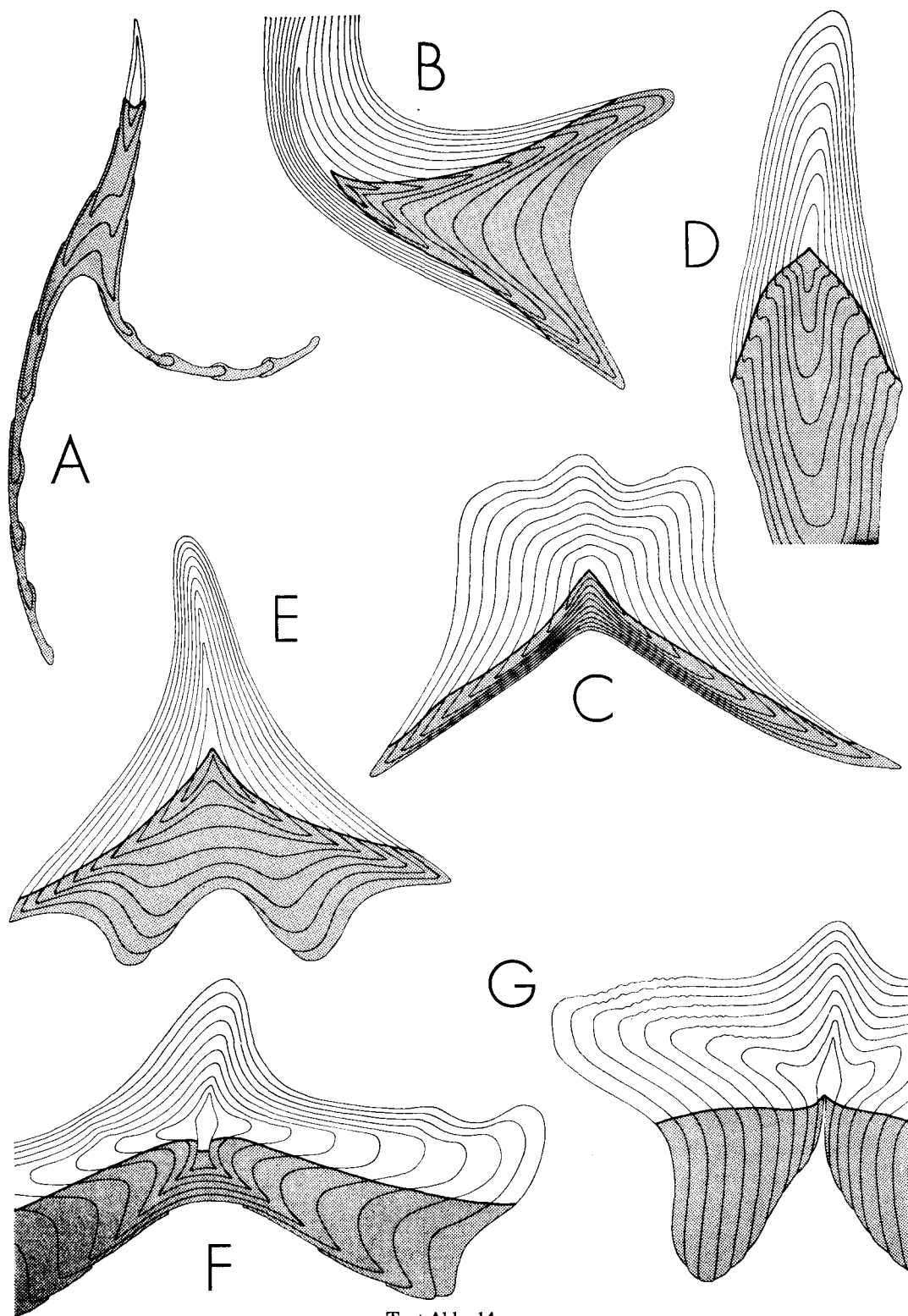
An einfachen Zähnnchen kommen streifige und bei *Pygodus* mehr sternchenförmige Mikroskulpturen vor (Taf. 17, Fig. 2). Es bleibt noch zu prüfen, wie weit die Mikroskulptur als systematisch bedeutsames Merkmal eingesetzt werden kann.

13. Der Basiskörper

Dieses am unteren Rand des Conodonten im engeren Sinne mehr oder weniger fest angeheftete Organ ist bei den meisten der aus Ätz- oder Schlammproben vorliegenden Stücke nicht erhalten. Die von dem eigentlichen Conodonten meist in Textur und Färbung verschiedenen Teile wurden ursprünglich von KIRK (1929, S. 495) als: „fragments of plates, identical in composition with the fish plates...“; von STAUFFER & PLUMMER (1932, S. 22) als entweder knorpelig oder ähnlich in der Zusammensetzung wie die Conodonten selbst und von BRANSON & MEHL (1933, S. 5) als: „a substance that appears bony but does not have the structure of ordinary bone“ angesehen.

PIETZNER *et al.* (1968, S. 123) kamen aufgrund von Elektronenstrahlen-Beugungsaufnahmen und Guinier Diffraktometrie zu dem Schluß, daß der Conodont und die Basissubstanz kristallchemisch identisch sind. Abweichungen scheinen in der Faserstruktur zu bestehen, die im Basiskörper allgemein wesentlich feiner kristallin als im übrigen Conodonten ist.

Die Histologie des Basiskörpers ist zuerst von GROSS (1960) bei *Polygnathus* und *Palmatolepis* untersucht worden, jedoch lagen für viele andere wichtige Gruppen bisher noch keine Ergebnisse vor. Unser reiches Schliffmaterial ermöglichte eine Ergänzung der bisherigen Befunde, wobei in einigen Punkten Berichtigungen erforderlich sind.



Text-Abb. 14.

LINDSTRÖM (1964, S. 28) bemerkte: „in view of the general similarity between the material of the filling and that of the conodont itself one may perhaps assume that the conodont might occasionally have taken over some of the space and morphology of the filling during evolution.“ Diese Vermutung wird durch die hier vorgelegte Untersuchung des Feinbaues der ältesten Conodonten prinzipiell bestätigt. Bei ihnen bestehen in der Tat die später vom Basiskörper eingenommenen Teile aus noch nicht weiter differenzierter Substanz.

Text-Abb. 14: Rekonstruktion des Wachstums im Basiskörper.

Die Basiskörper sind jeweils mit Rasterpapier unterlegt. Jede 5. Lamelle ist dargestellt, abgesehen von A, wo jede gezeichnet ist.

A. *Furnishina furnishi* MÜLLER (vergl. Taf. 1, Fig. 5; die Spitze nach einem Exemplar aus dem Gallatin Ls., 8 miles west of Buffalo, and 2 miles south of Highway 16 at Port Clear Creek, Bighorn Mts., Wyoming, USA, Probe 695, UB 325 ergänzt); 150×.

Hier ist noch keine Differenzierung von Conodont i.e.S. und Basiskörper erfolgt. Der mit dem Basiskörper homologisierte Teil ist hypothetisch.

B. *Oeotodus nakamurai* NOGAMI (vergl. Taf. 9, Fig. 3); 150×.

Beispiel für eine starke Umbiegung der am Unterrand geschlossenen Lamellen im Basiskörper.

C. *Icriodus* sp. (vergl. Taf. 9, Fig. 3); 150×.

Auch bei Plattform-Conodonten mit einer großen Basalhöhle ist der Basiskörper prinzipiell wie bei den einfachen Zähnnchen aufgebaut.

D. *Neocoleodus brevicornis* BRANSON & MEHL (vergl. Taf. 14, Fig. 3); 100×.

Die bei den primitiveren Conodontiformes starke Umbiegung der Anwachs-lamellen unterhalb der Übergangszone ist nur noch angedeutet vorhanden. Während bei den meisten Conodonten der Basiskörper im Zentrum eine ± stark ausgebildete Depression hat, liegt bei dieser Form in der Mitte die Zone des maximalen Wachstums.

E. *Spathognathodus primus* (BRANSON & MEHL) (vergl. Taf. 15, Fig. 3); 150×.

Bei dieser sehr breiten Form erfolgte eine Aufspaltung des Basiskörpers in zwei Richtungen bevorzugten Wachstums. Nur die letzten Anwachs-lamellen sind unten offen.

F. *Palmatolepis perlobata* ULRICH & BASSLER (vergl. Taf. 15, Fig. 2); 200×.

Die Anwachs-lamellen der ersten Wachstumsstadien sind geschlossen, die der späteren lassen in immer stärkerem Maße ein Zurücktreten der Verhärtung erkennen.

G. *Neogondolella navicula* (HUCKRIEDE). Querschnitt nach einem Exemplar von Piti Leti, Landkreis Lautem, Port. Timor, vergl. NOGAMI 1968, S. 116; UB 336; 200×.

An den jüngsten Conodonten fehlt die starke Umbiegung der Anwachs-lamellen unterhalb der Übergangszone. Vermutlich sind alle Lamellen unten offen.

Reconstruction of growth in the basal plate.

Basal plates are marked with dots. Every fifth lamella is shown, except for A, where all are drawn.

A. There is as yet no differentiation of conodont proper and basal plate. The portion homologized with the basal plate is hypothetical.

B. Example of the distinct curving of growth lamellae which are closed on the lower side.

C. Platform conodonts with a large basal cavity have a basal plate, principally similar to that of single cones.

D. The distinct recurvature of lamellae in primitive Conodontiformes is only faintly preserved in this genus. While in most conodonts the basal plate has a ± distinctive depression at the center, in this genus the center is the area of most prominent growth.

E. This very broad form shows development of two distinct directions of prominent growth. Only the last few lamellae are not closed at the middle.

F. While the first few growth lamellae are closed in the center, the subsequent ones are here increasingly less sclerotized.

G. The youngest conodonts lack distinct recurvature below the transitionial zone. Most probably all growth lamellae are interrupted below.

Interessant ist seine Meinung: „some conodonts might never have had a filling.“ Von den Idiognathodontidae, an denen er keine Basiskörper beobachten konnte, liegt uns ein Schliff von *Idiognathodus* vor, der klar einen – wenn auch nur sehr schmal ausgebildeten – Basiskörper zeigt (Taf. 21, Fig. 3). Auch bei den höchstentwickelten Conodonten der Trias sind Basiskörper nachgewiesen worden.

Immerhin läßt sich feststellen, daß in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Conodonten eine generelle Tendenz zur Reduktion des Basiskörpers besteht. Die ursprünglich unten völlig geschlossenen Lamellen setzen bei späteren Formen im Verlauf des Wachstums in der Mitte aus, in diesem Abschnitt war das Gewebe also offensichtlich nicht mehr zur Bildung von Hartsubstanz fähig. Auch im Verlauf der Ontogenie ist die allmählich geringer werdende Skleritisierung z.B. bei *Palmatolepis* (Taf. 15, Fig. 2; Text-Abb. 3) beobachtet worden.

Zwischen z.B. *Palmatolepis* (Text-Abb. 14 F) und *Neogondolella* (Text-Abb. 14 G) besteht der Unterschied, daß bei letzterer die für die meisten älteren Plattformconodonten typische Umbiegung der Lamellen im Basiskörper nicht mehr vorhanden ist. Sicherlich waren auch hier noch geschlossene Lamellen vorhanden, die jedoch in der Mitte nicht die Fähigkeit zur Ablagerung von Hartsubstanz hatten. Ob diese Tendenz in einzelnen Gruppen zum Fehlen der Skleritisierung des Bereiches des gesamten Basiskörpers geführt hat, ist noch offen. Wir haben jedoch nichts beobachten können, was für diese theoretische Annahme sprechen würde.

Hervorragendes Material, das die Herstellung auch sehr dünner Schliffe zuließ, läßt eindeutig erkennen, daß zwischen dem Conodonten und dem Basiskörper eine Konkordanz der Anwachslamellen vorhanden ist (Taf. 18, Fig. 1, 2) und somit auch in dieser Hinsicht kein grundlegender Unterschied zwischen beiden besteht. Bei ausreichend guter Erhaltung ist jede einzelne Anwachslamelle des Conodonten ohne Unterbrechung und meist auch ohne wesentliche Richtungsänderung in die Basis zu verfolgen (vergl. z.B. Taf. 15, Fig. 4; Taf. 19, Fig. 2).

Eine Resorptionszone zwischen Conodonten und Basiskörper, wie sie ursprünglich von GROSS angenommen wurde, ist deshalb wenig wahrscheinlich. In dicken Schliffen ist meist eine Stufe ausgebildet, die vermutlich auf die unterschiedliche Abrasion beim Schleifen zwischen dem eigentlichen Conodonten und dem etwas weicheren Basiskörper zurückzuführen ist. Durch diese unterschiedliche Dicke des Schliffes wird bei Betrachtung im Durchlicht dann ein Absetzen der Anwachslamellen nur vorgetäuscht.

Wenn zur Beobachtung des gesamten Conodonten und des Verlaufes der Anwachsstreifen über die ganze Basis hinweg die Schliffe etwas dicker belassen wurden, ist diese Konkordanz nicht zu beobachten (z.B. Taf. 14, Fig. 1 rechts). Auf der Diskontinuitätsfläche zwischen Conodonten und Basiskörper ist oft diagenetisch oder auch bei der Präparation fremde Substanz eingedrungen, die sich

stellenweise auch in Sprüngen fortsetzt, die zu den Anwachslamellen der Basis parallel verlaufen. Solche Erhaltungszustände können dann das Vorhandensein einer Resorptionsebene vortäuschen.

Der Feinbau des Basiskörpers scheint für die Charakterisierung der Gruppe ebenso wichtig zu sein wie der des eigentlichen Conodonten.

Im Basiskörper setzen sich die Anwachslamellen im allgemeinen zunächst noch in der gleichen Richtung wie am Unterrand des eigentlichen Conodonten fort. Erst in einem gewissen Abstand von der Basishaftfläche tendieren sie dazu $\pm$ stark nach außen abzubiegen.

Genau wie im Conodonten so sind auch im Basiskörper Zonen mit unterschiedlicher Wachstumsintensität differenziert. Die Lagen der Richtungen des bevorzugten Wachstums zeigen einige allgemeine Tendenzen, die vielleicht systematische Bedeutung haben könnten. Die Zone des geringsten Wachstums liegt z.B. bei *Palmatolepis* (Taf. 15, Fig. 1, 2; Taf. 18, Fig. 3, 4) im Zentrum unterhalb der Erstanlage. Die Anwachslamellen liegen hier viel dichter aneinander geschart als an den Seiten, wodurch anscheinend auch eine etwas bessere Erhaltungsfähigkeit gegeben war. In der äußeren Morphologie ist diese Zone durch die grubenartige Vertiefung in der Mitte des Basiskörpers zu erkennen.

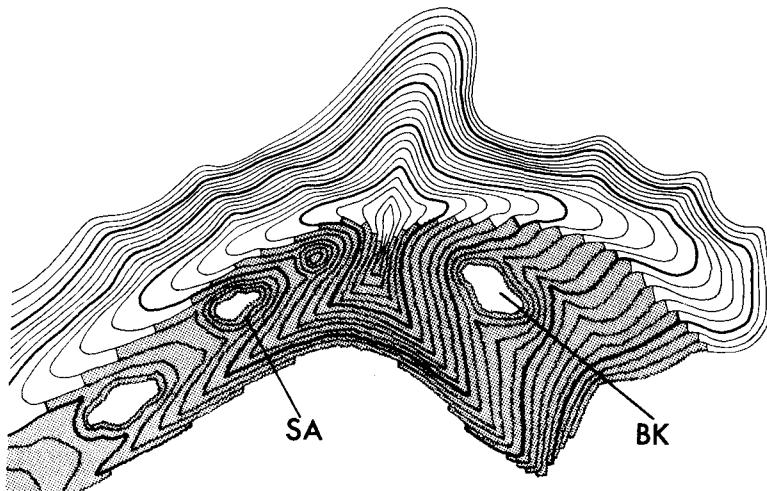
Den Zonen des stärksten Wachstums entsprechen in der äußeren Morphologie der untere Rand des Basiskörpers. Wie die Schlitze erkennen lassen, zielen auf ihn die spitzenartigen Ausziehungen, in deren Kern die Anwachslamellen am weitesten voneinander stehen. Weiße Substanz ist jedoch auch hier im Gegensatz zu ähnlichen Strukturen beim eigentlichen Conodonten nicht ausgebildet.

Auf Taf. 18, Fig. 4 sind z.B. in einem Basiskörper von *Palmatolepis hassi* auf beiden Seiten Zonen ausgebildet, deren Struktur der weißen Substanz ähnelt. Auffällig ist hier jedoch ihre Lage in der Richtung des geringsten und nicht wie beim eigentlichen Conodonten in der des stärksten Wachstums. Handelt es sich hier vielleicht um sekundäre Resorptionserscheinungen im Sinne von LINDSTRÖM (1964)?

Ein weiterer wesentlicher Unterschied ist die im Gegensatz zu den scharfen Begrenzungen der Anwachslamellen im eigentlichen Conodonten viel zittrigere oder runzelige Oberfläche der einzelnen Lamellen im Basiskörper (Taf. 14, Fig. 1; Taf. 18, Fig. 2), die vielleicht auch auf eine sekundäre Schrumpfung zurückzuführen ist. Gablungen der Anwachslamellen, die im eigentlichen Conodonten nur in Sonderfällen vorkommen (vergl. S. 25), sind im Basiskörper anscheinend viel weiter verbreitet. Insgesamt scheint es, als ob der Verlauf der Anwachslamellen im Basiskörper viel weniger formbeständig ist als im eigentlichen Conodonten. Seine äußere Morphologie ist deshalb von nur geringem diagnostischem Wert.

Im Basiskörper wurden zwei Strukturen beobachtet, die im eigentlichen

Conodonten nicht nachgewiesen wurden. Bei *Palmatolepis* (Taf. 15, Fig. 1; Taf. 18, Fig. 3) treten ziemlich häufig—aber keinesfalls in allen Exemplaren—(z.B. Taf. 15, Fig. 2 fehlend) im Basiskörper Kanälchen auf. Sie wurden auch bei *Polygnathus linguiformis* (aus dem Genesee des Staates New York, Probe 540; UB 356) und bei *Neogondolella navicula* (Vorkommen wie Taf. 15, Fig. 4) beobachtet.



Text-Abb. 15: Kanälchenbildung im Basiskörper.

(vergl. Taf. 18, Fig. 3; Taf. 15, Fig. 1); 150×.

Die Kanälchen (BK) sind von den Anwachslamellen umwachsen und somit sicher zu Lebzeiten des Conodontentieres entstanden. Sie wurden manchmal durch schichtige Ablagerungen an der Wand (SA) allmählich verengt und schließlich ganz geschlossen. Jede zweite Lamelle ist dünn und jede 10. Lamelle verstärkt dargestellt. Der Basiskörper ist gerastert.

Canalules in the basal plate.

The canalules (BK) are overgrown by lamellae and therefore must have originated during lifetime of the conodont animal. In some cases they have been partly or wholly closed from the inside by accretion. Every second lamella is shown and every 10th lamella is designated by a thicker line. Basal plate is dotted.

Im Basiskörper von *Bryantodus inaequalis* (Taf. 5, Fig. 2) ist ein von der Außenseite zur Mitte verlaufender Kanal beobachtet worden. Auch hier handelt es sich um eine gleichzeitig mit dem Wachstum gebildete, primäre Struktur und nicht etwa um eine sekundäre Anbohrung, denn die Anwachslamellen passen sich (besonders oben!) an die Struktur an. Sicherlich handelt es sich hier um ein Kanälchen, das in der Längsrichtung geschnitten wurde.

Der ±runde Querschnitt der Kanälchen liegt ursprünglich in der Größenordnung der Breite von 2–6 Anwachslamellen. Sie können jedoch im Verlauf des weiteren Wachstums durch Ablagerungen von phosphatischen Lagen allmählich verengt werden. Diese Ablagerungen sind dann im Dünnschliff als nicht mit den

Anwachslamellen des Basiskörpers zusammenhängende, konzentrische Streifen erkennbar. Gelegentlich scheint ein Kanal auf diesem Wege sogar vollständig geschlossen worden zu sein (Taf. 15, Fig. 1 Mitte).

In dem die Kanälchen umschließenden Teil des Basiskörpers ist der Lamellenbau oft gestört, die Anwachslamellen verlaufen dann recht unregelmäßig. Die Kanäle liegen bevorzugt in der Zone des Zurückbiegens der Anwachsstreifen und sind bei gutem Erhaltungszustand auch auf der Oberfläche des Basiskörpers als runde Löcher erkennbar (Taf. 17, Fig. 3a, b).

Für die Deutung dieser Kanälchen möchten wir drei Möglichkeiten anbieten:

1. Könnte es sich um eine Konstruktion zur Materialersparnis handeln, also prinzipiell wie die interlamellaren Zwischenräume eines Conodonten. Das durch das Zurückbiegen der Lamellen dokumentierte Materialdefizit könnte nach dieser Theorie durch Hohlräume ausgeglichen werden, die erst im späteren Verlauf des Wachstums von innen her ausgefüllt worden sind. Gegen diese Deutung spricht jedoch u.E. das Aussehen der porenförmigen Mündungen der Kanälchen an der Oberfläche.

2. Könnte es sich um Versorgungskanälchen irgendeiner Art handeln. Diese Deutung stößt auf Schwierigkeiten, weil die Erscheinung immer nur bei einer Minderheit der von der Gattung oder Art vorliegenden Exemplare nachzuweisen ist.

3. Schließlich könnte es sich um eine Form von Symbiose, Kommensalismus oder Parasitismus handeln. Schon zum Zeitpunkt des Wachstums des Basiskörpers war das Gasttier vorhanden, denn die Lamellen sind um die Kanälchen herum abgelagert worden.

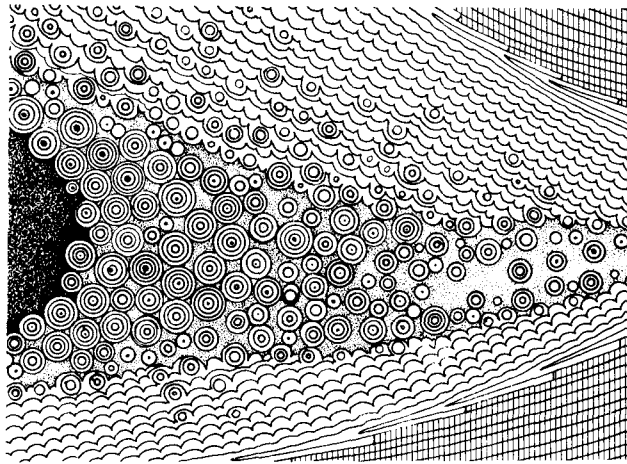
An einigen Schliffen sind am Basiskörper vom lamellaren Bau stark abweichende Strukturen nachgewiesen worden. Bei *Cordylodus oklahomensis* (Taf. 19, Fig. Text-Abb. 16, Schliffdicke ca. 20 μ) entsprechen die ersten ca. 20 Lamellen noch 1a, b; ganz dem üblichen Aufbau des Basiskörpers. Dann erst setzt unvermittelt eine Auflösung der bisherigen lamellaren Struktur ein. Es entstanden zahlreiche isolierte Wachstumszentren, die zunächst unabhängig voneinander durch bis zu 8 konzentrische Anwachslamellen auf eine Größe von ca. 15 μ angewachsen sind. Alle diese Zentren sind etwa gleich groß. Im Schliffbild liegen zwischen den durch das Zentrum geschnittenen Kügelchen solche, die wegen ihrer Lage etwas oberhalb oder unterhalb der Schnittebene nur in Kugelabschnitten getroffen sind. Diese Kalotten erscheinen dann in der Betrachtungsebene entsprechend kleiner und zeigen weniger Anwachsstreifen. Im Zentrum der einzelnen Kügelchen sind Einschlüsse vorhanden, deren Substanz und Form jedoch aus Gründen der Erhaltung nicht genau beobachtet werden konnten. Diese Kügelchen sind von unregelmäßig verlaufenden Anwachslamellen überwachsen und dadurch in den Basiskörper einbezogen worden.

Außer bei *Cordylodus oklahomensis* wurde die Erscheinung auch bei *Oneotodus* sp. a MÜLLER, 1959 (Fundpunkt und Fundschicht wie Taf. 7, Fig. 3, UB 357), *Oneotodus nakamurai* (Taf. 7, Fig. 1), *Trichonodella inconstans* aus dem obersilurischen Beyrichienkalk der Geschiebe von Berlin-Spandau, Probe 1303 und 1547 (UB 268 and 358), *Spathognathodus primus* (Taf. 15, Fig. 3; wegen geringer Vergrößerung auf dem Bild nicht erkennbar) sowie bei *Erismodus radicans* (Taf. 14, Fig. 4) nachgewiesen.

Der Verlauf der Anwachsstreifen und die meist sehr gute Erhaltung läßt u.E. ausschließen, daß es sich hier um eine sekundäre, diagenetisch entstandene Struktur handeln könnte. Die Erscheinung ist vom Oberkambrium bis zum Obersilur immer wieder aufgetreten. In der überwiegenden Mehrheit unserer zahlreichen Schiffe durch Conodonten aus diesem Zeitintervall fehlt sie jedoch.

Die Unterschiede zwischen dem eigentlichen Conodonten und dem Basiskörper lassen sich in folgenden Punkten zusammenfassen.

1. Der Conodont hat oben geschlossene Anwachslamellen, im Basiskörper sind, abgesehen von den primitivsten Formen, die obersten Lamellen in der Mitte unterbrochen (Text-Abb. 14).



Text-Abb. 16: Kugelige Absonderungen im Basiskörper.

Cordylodus oklahomensis MÜLLER (vergl. Taf. 19, Fig. 1a, b; auch Taf. 7, Fig. 1 = *Oneotodus nakamurai* NOGAMI und Taf. 7, Fig. 3); 400×.

Abweichend vom üblichen Bau wurden in der Mitte einiger Basiskörper kugelige Absonderungen angetroffen. Zahlreiche isolierte Wachstumszentren wurden nach Abscheidung von bis zu 8 konzentrischen Anwachslamellen z.T. durch übergreifende Lamellen in den eigentlichen Basiskörper einbezogen. Jede zweite Lamelle ist dargestellt.

Sphaerulitic concretions.

In contrast to the usual development sphaerulitic concretions are formed in the center of a few basal plates. After development of up to eight concentric lamellae, numerous sphaerules are overgrown by subsequent lamellae of basal plate. Every second lamella is shown.

2. Die Conodontensubstanz ist härter als die des Basiskörpers. Die Kristallite sind im Basiskörper feiner und offensichtlich liegt zwischen ihnen ein höherer Bestandteil von organischer Substanz.

3. Während im Conodonten die Lamellen scharf und gerade begrenzt sind, ist im Basiskörper in der Regel eine feine Fältelung der Anwachslamellen zu beobachten (Taf. 14, Fig. 1).

4. Während am eigentlichen Conodonten wenigstens bei normalem Wachstum keine Gablung der Anwachslamellen auftritt, ist diese im Basiskörper verhältnismäßig häufig (Taf. 15, Fig. 3). Überhaupt zeigt die Struktur im Basiskörper oft eine ziemlich weitgehende Tendenz zur Auflösung des Schichtverbandes der Anwachslamellen, wie sie am Conodonten eigentlich nur bei pathologischem Wachstum zu beobachten ist.

5. Weiße Substanz ist praktisch an jedem Conodonten ausgebildet. Im Basiskörper selten vorhandene Bläschenzonen scheinen nicht primär, sondern durch Resorption entstanden zu sein.

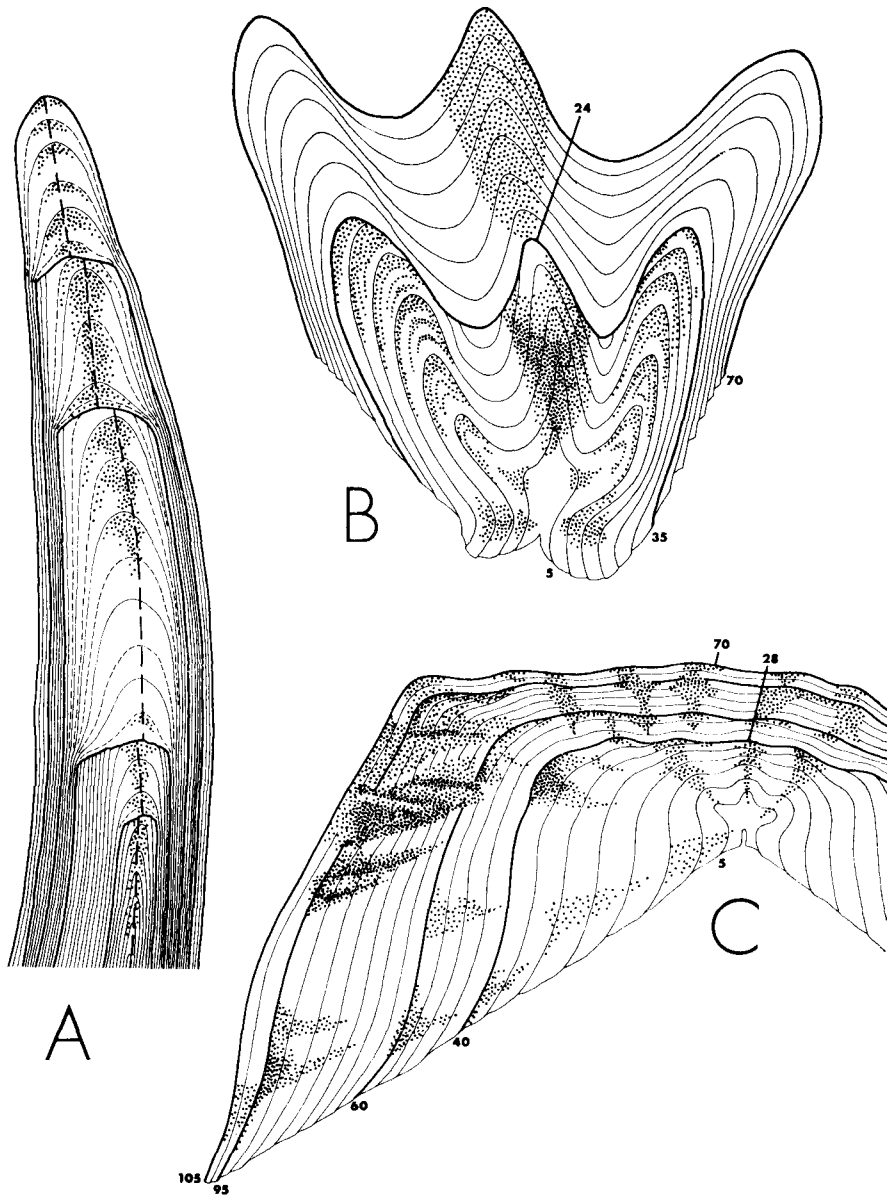
6. Kanälchen (Taf. 15, Fig. 1) und kugelige Absonderungen (Taf. 19, Fig. 1) wurden zwar im Basiskörper, nicht jedoch im eigentlichen Conodonten beobachtet.

14. Resorption und Regeneration

Bereits PANDER (1856, S. 8, Taf. 3, Fig. 12, 13, 1) hatte – wenn auch mit einer anderen Deutung – einige Beispiele von Regeneration der Spitzen von Conodonten abgebildet. Das Zähnchen hat sich, meist mit einer deutlichen Stufe, etwas kleiner und meist auch unter einem leichten Richtungswechsel der Wachstumsachse ergänzt. PANDER bemerkte dazu, daß diese Erscheinung unter vielen tausenden von Exemplaren nur in 3 Fällen, also sehr selten, vorkam. Während sich an manchen Lokalitäten PANDERS Beobachtung bestätigte, konnte inzwischen jedoch festgestellt werden, daß in manchen anderen Fundschichten bei den meisten Exemplaren Regenerationen auftreten. Beispiele dafür sind die tief oberdevonische Squaw Bay Formation in Michigan (MÜLLER & CLARK 1967, S. 906) und das Unterordovizium von Ottenby, Öland, Schweden (Probe 5011).

Regenerationen sind meist daran zu erkennen, daß die weiße Substanz im Stumpf viel stärker ausgebildet ist als in der regenerierten Spitze, in der sie oberhalb der Ansatzfläche zunächst fast fehlt. Die unterhalb der Regeneration liegende Begrenzungsfläche erscheint in den meisten Erhaltungszuständen etwas dunkler und breiter als die Anwachslamellen, die von ihr $\pm$ deutlich diskordant überlagert werden (Taf. 22, Fig. 4).

Vor einer Regeneration muß das Zähnchen entweder abgebrochen oder resorbiert worden sein. Eine Fraktur erfolgt aus mechanischen Gründen meist mit einer $\pm$ glatten Bruchfläche. In praktisch jeder Probe sind beim Schlämmen



Text-Abb. 17: Beispiele für Resorption.

(Vergl. Taf. 21, Fig. 2).

Teilweise Wiederauflösung bereits abgelagerter Teile sind bei Conodonten die Regel. Die Resorptionsflächen sind nicht mit den Abscheidungsflächen übereinstimmend, so daß im Querschnitt $\pm$ deutliche Diskordanzen zu beobachten sind. Oftmals ist in den letzten Lamellen vor Beginn der Resorption eine Drängung der Lamellen zu beobachten, die ersten Lamellen nach der Resorptionsfläche sind dann wieder verhältnismäßig breit ausgebildet.

auf dem Sieb Zähnnchen der Conodonten quer durchgebrochen. Die Bruchflächen der Stümpfe haben scharfe Kante. Sie sind in der Literatur mehrmals in guten Stereoscanphotos abgebildet worden (PIETZNER *et al.* 1968, Taf. 27, Fig. 1; MÜLLER 1969, Taf. 5, Fig. 8; Taf. 6, Fig. 9), so daß auf eine erneute Dokumentation hier verzichtet werden kann.

In den meisten Schliffen sind die überwachsenen Stümpfe jedoch $\pm$ kalotten- bis kegelförmig, an den Seiten setzt die regenerierte Spitze erheblich weiter unten als im Zentrum des Zähnnchens an. Anscheinend ist also vor der Neuanlage der Spitze eine zumindest teilweise Resorption des Stumpfes erfolgt, so daß die folgenden Lamellen der Regenerationsbildung eine größere Ansatzfläche finden konnten, als das ohne die vorherige Zuschärfung des Stumpfes der Fall gewesen wäre.

Die abgebrochenen Spitzen sind anscheinend ohne Spuren zu hinterlassen verschwunden. Sie haben ursprünglich in dem Raum gelegen, in den die sich regenerierenden Zähnnchen hineinwuchsen. An diesen sind jedoch niemals Spuren eines Anstoßens oder gar Anwachsens an die abgebrochene Spitze zu bemerken. Isolierte Spitzen, die vielleicht durch über die Bruchfläche hinweggehende Anwachs-lamellen als ursprünglich im Gewebe liegend gekennzeichnet wären, sind in den Rückständen nicht beobachtet worden. Es wird deshalb

A. *Scolopodus rex* LINDSTRÖM (gestrichelte Linie=Wachstumsachse; vergl. auch Taf. 20, Fig. 2 a,b); 200 $\times$.

Längsschliff mit 4 aufeinander folgenden Resorptionen, nach denen jeweils eine leichte Veränderung der Wachstumsrichtung erfolgte.

B. *Polygnathus angustidiscus* YOUNGQUIST (vergl. auch Taf. 22, Fig. 4); 250 $\times$.

Querschliff durch die Basalgrube. Mit einer deutlichen, flächenhaften Resorption, durch die in der Mitte nur noch 24 von 35 Anwachs-lamellen erhalten sind. Jede 5. Lamelle ist gezeichnet.

C. *Idiognathodus magnificus* STAUFFER & PLUMMER (vergl. auch Taf. 21, Fig. 1); 200 $\times$.

Bevorzugte Resorption der Gewölbeoberfläche ist bei den meisten Idiognathodontidae zu beobachten. Im gezeichneten Falle sind in 3 Resorptionsphasen 35 von 105 Anwachs-lamellen wieder abgetragen worden. Die bedeutende Breite dieser Form ist sowohl durch bevorzugtes Wachstum an den Seiten (Breite der Anwachs-lamellen!) als auch durch die stärkere Resorption auf der Krone entstanden. Gezeichnet ist jede 5. Lamelle.

Examples of resorption.

As a rule partial resorption of previously deposited matter took place in conodonts. The zones of resorption do not coincide with those of accretion. Therefore, discordant overgrowth can be observed in cross sections. In many cases the last lamellae before a resorption are closely spaced, and the first ones after a resorption are then comparatively wider.

A. Longitudinal section with four subsequent resorptions. Each one has a slightly changed axis of growth (dashed).

B. Cross section through pit, with a distinct zone of resorption. In the center only 24 of the 35 deposited growth lamellae are still present. Every fifth lamella is shown.

C. Preferred resorption of the dome-like plate can be observed in most Idiognathodontidae. The illustrated specimen has three zones of resorption, and 35 of the 105 growth lamellae deposited on the sides are again denuded. The prominent width of this genus is due to preferred growth on the sides (see width of growth lamellae), as well as the resorption prevalent on the upper surface. Every fifth lamella is drawn.

angenommen, daß auch im Falle der Fraktur die abgebrochenen Teile der Conodonten resorbiert wurden, wodurch im Gewebe genügend Material für den verstärkten Neuaufbau der abgebrochenen Spitze zur Verfügung stand.

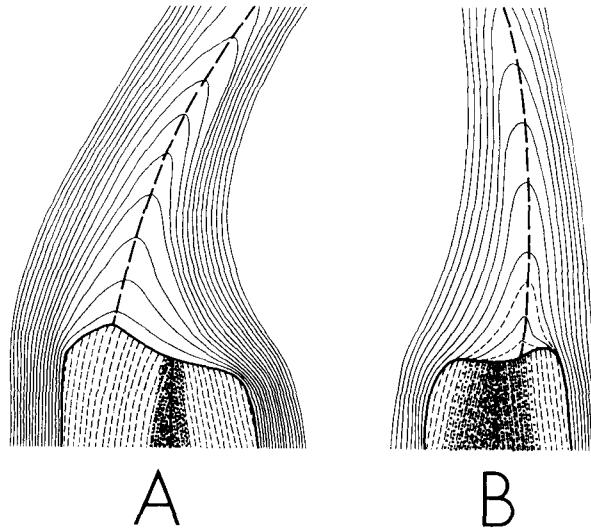
Vielleicht war vor einer Regeneration kein Bruch, sondern alleinige Resorption die Regel. Die bei Plattformtypen sehr häufig zu beobachtenden Regenerationsflächen (Taf. 22, Fig. 4; Taf. 21, Fig. 1, 2; Taf. 19, Fig. 2) lassen sich nämlich wegen ihrer Form nicht auf Brüche zurückführen. Bereits abgelagerte Teile fallen der Wiederauflösung anheim, wobei die Auflösung nicht genau den vorherigen Wachstumsrichtungen folgt. Auf diese Weise werden ältere Anwachslamellen auf den Oberflächen frei gelegt, die beim späteren Einsetzen weiteren Wachstums diskordant durch die neuen Anwachslamellen überlagert worden sind. Diese Resorption geht in manchen Fällen mehr auf Kosten der Dicke des Conodonten (Taf. 19, Fig. 2; Taf. 22, Fig. 4), aber auch das Breitenwachstum kann durch Resorption der Seiten wieder reduziert werden (Taf. 22, Fig. 3b).

Der Umfang dieser Resorptionen ist zum Teil recht erheblich. In unserer halbschematischen Text-Abb. 17C von *Idiognathodus* können am Rande der Basalhöhle 105 und in der Mitte des Gewölbes 70 Anwachslamellen gezählt werden. 35 Lamellen sind hier also in 3 aufeinanderfolgenden Stadien resorbiert worden. Solche Erscheinungen mit wechselnder Zahl der wiederaufgelösten Lamellen sind ganz allgemein zu beobachten.

Beim Aufbau der Regeneration abgebrochener Zähnnchen wurden zwei verschiedene Modi beobachtet (Text-Abb. 18):

A) In unserem Beispiel bei *Drepanodus* umfaßt bereits die erste Lamelle der Regeneration den gesamten Stumpf, wobei die Hauptwachstumsachse über dem höchsten Punkt des $\pm$ unregelmäßig resorbierten Stumpfes liegt. Da dieser in der Regel nicht mit der Spitze des Wachstumskegels des Conodonten vor der Regeneration identisch ist, entsteht dadurch ein charakteristischer Absatz zwischen den verschiedenen Regenerationsstadien. Das ist an Taf. 20, Fig. 2; Text-Abb. 17A zu erkennen, wo 4 mal hintereinander Regenerationen erfolgten, nach denen jeweils die Wachstumskegel mit $\pm$ starken Absätzen und geringem, aber deutlichem Wechsel der Wachstumsrichtung aufeinanderfolgen. Dieser Modus ist der weitaus häufigere und wurde in ca. 30 Fällen beobachtet.

B) Nur in vereinzelten Fällen ist dagegen der bereits von LINDSTRÖM (1964, S. 16, Fig. 3C) dokumentierte Weg beschritten worden, den wir an unserem einzig vorliegendem Beispiel bei *Neoprioniodus* abbilden (Taf. 20, Fig. 3; Text-Abb. 18B). Auch hier ist der Stumpf vor der Regeneration mehr oder weniger stark durch Resorption abgerundet. Die ersten Lamellen des Regenerationskegels überlagern hier den Stumpf nicht, sondern bauen zunächst einen auf die Mitte der Bruchfläche beschränkten neuen Kegel auf, der ebenfalls etwas von der vorherigen Wachs-



Text-Abb. 18: Modi der Regeneration von Zähnnchen.

A. *Drepanodus subarcuatus* FURNISH (vergl. auch Taf. 20, Fig. 1); 250 $\times$.

Bereits die erste Lamelle nach der Regeneration umfaßt den ganzen Stumpf. Die Zone des stärksten Wachstums ist deutlich von der vor der Resorption angelegten abgesetzt. Häufiger Modus.

B. *Neoprioniodus* sp. (vergl. auch Taf. 20, Fig. 3 und LINDSTRÖM 1964, S. 16, Fig. 3c); 300 $\times$.

Der Wiederaufbau erfolgte nach Abrundung der Grate durch Resorption zunächst für einige Lamellen unter nur geringer Verschiebung der Hauptwachstumszone. Erst die folgenden Lamellen greifen über den gesamten Stumpf. Seltener Modus.

Types of regeneration in denticles.

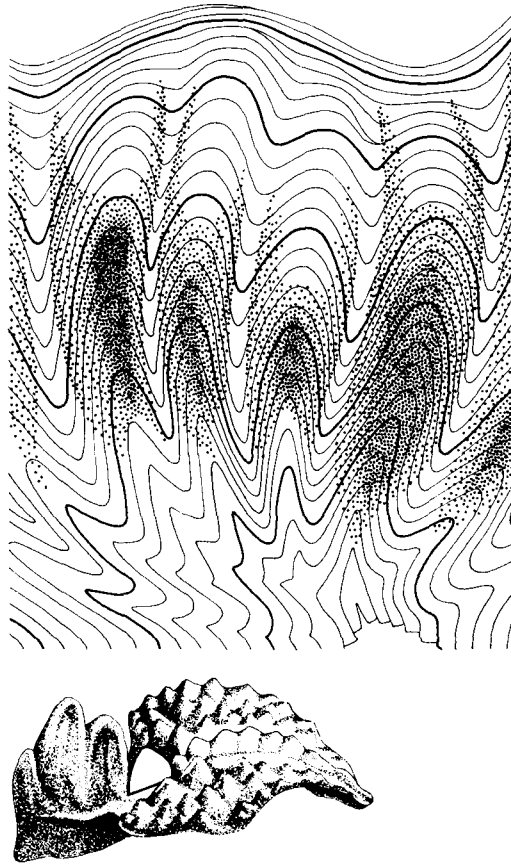
A. The first lamella already covers the whole stump. The zone of prevalent growth differs distinctly between stump and the portion formed after resorption. Common type.

B. Reconstruction took place after smoothing off the edges by resorption. A few early lamellae form a new tip, which differs only slightly in direction from the previous one. Only subsequent lamellae again cover the entire unit. Rare type.

tumsachse abgesetzt ist. Erst spätere Lamellen umfassen dann den ganzen alten Kegelstumpf. Bei der Formgattung *Neoprioniodus* wurde übrigens auch der andere Modus der Regeneration eines Zähnnchens beobachtet (Taf. 5, Fig. 3 u.a.)

Bei *Ancyrodella rotundiloba* hatten MÜLLER & CLARK (1967, S. 905) im Blatt einen Bereich besonders starker Beanspruchung beobachtet, der häufig zum Zähnnchenverlust und zu Regenerationserscheinungen führte. Orientierte Dünnschliffe durch diese Zone ermöglichten uns, hier weitere Beobachtungen zu machen.

Die weiße Substanz ist danach meist an $\pm$ geraden Linien abgeschnitten. Aber auch in den darüber liegenden Teilen sind feinere Bläschenstrukturen in etwa gleicher Richtung und Anordnung wie in den Stümpfen ausgebildet. Diskordant auf vorher abgeschiedene Teile übergreifende Lagen sind in dieser Zone mehrfach zu beobachten, wobei bis zu 4 Zähnnchen schließlich zu einem größeren Zahn



Text-Abb. 19: Regeneration bei *Ancyrodella rotundiloba* (BRYANT).

Oberdevon I, Squaw Bay Ls., Partridge Point, Alpena County, Michigan (vergl. dazu auch MÜLLER & CLARK 1967, S. 905–906, Textfig. 2). UB 338–340; 300×.

Längsschliff durch den Ansatz des freien Blattes an der Plattform. Gezeichnet ist jede Lamelle. Nach mehrfacher, teilweiser Resorption der Oberfläche sind vier ursprünglich angelegte Zähnnchen übergreifend überkront.

Regeneration in *Ancyrodella rotundiloba* (BRYANT).

Longitudinal section through transition between free blade and platform. Every lamella is drawn. After repeated, partial resorption of surface, four of the original denticles have been united into one.

zusammengefaßt worden sind. Diese Verhältnisse sind etwas schematisch in der Text-Abb. 19 dargestellt worden.

Nicht nur im Conodonten, sondern auch im Basiskörper sind Resorptionen erkennbar (Taf. 14, Fig. 1). Häufig führten sie zu ± starken Veränderungen in der äußeren Morphologie, die im Gegensatz zu denen beim Conodonten im allgemeinen später nur unvollständig ausgeglichen wurden. Dadurch erklärt sich

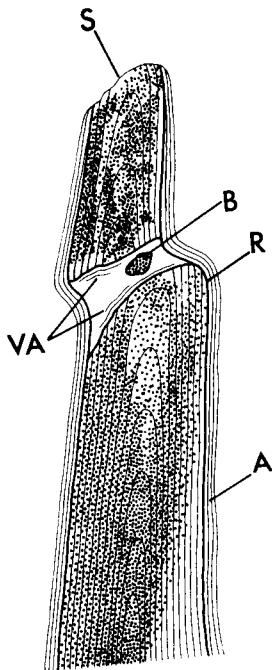
das recht unterschiedliche Aussehen der Basiskörper in vielen Vergesellschaftungen. Die von MÜLLER (1956, S. 14, z.B. Taf. 3, Fig. 23b) beobachtete gelegentlich unvollständige Ausbildung des Basiskörpers könnte ebenfalls durch verstärkte Resorption entstanden sein.

15. Verheilung

Außer den recht häufigen Regenerationen treten bei Conodonten verhältnismäßig selten auch Verheilungen von auseinandergebrochenen Teilen ein. In der bisherigen Literatur sind solche Erscheinungen gelegentlich erwähnt und abgebildet (z.B. RHODES 1952, Taf. 126, Fig. 5(?); MÜLLER 1956, Taf. 11, Fig. 20a-c).

Nach den durch die vorliegende Untersuchung gewonnenen Erkenntnissen sind wir uns nicht im klaren, ob nicht die häufigen Regenerationen stets auf Resorptionen zurückgehen, und die seltenen Verheilungen für das Conodontentier die einzige Möglichkeit zur Reparatur von Brüchen darstellen.

Wir legen hier erstmalig einen Dünnschliff durch eine solche Verheilungszone vor (Taf. 20, Fig. 4, Text-Abb. 20). Die abgebrochene Spitze ist mit einer deutlichen seitlichen Verschiebung bei gleichzeitiger Bildung eines Spaltes zwischen den beiden Teilen durch Neubildung von Conodontensubstanz wieder zusammengeklebt



Text-Abb. 20: Verheilung eines Bruches.

Acodina sp. (vergl. Taf. 20, Fig. 4); 250×.

Der abgebrochene Teil ist nach seitlicher Verschiebung und unter Ausfüllung eines erheblichen Zwischenraumes zum Stumpf wieder angewachsen.

Heeling of fracture.

The portion which was broken off has moved to the side and a considerable gap is formed between the two parts. Subsequently the gap was filled by healing substance.

R = durch Resorption abgerundete Bruchgrate, edges rounded by resorption.

VA = Anwachslamellen in der die Verheilung bewirkenden Substanz, growth lamellae of the healing material.

B = kleiner Splitter des Conodonten, der in die Verheilung einbezogen wurde; a small splinter of conodont, which was overgrown and included into the healing.

A = nach der Verheilung gebildete Anwachslamellen, growth lamellae after healing.

S = sekundäre Bruchfläche, durch die Präparation entstanden; secondary fractures due to preparation.

worden. An den Bruchflächen des Stumpfes und weniger deutlich an der Spitze scheinen besonders im Bereich der konvexen Seite des Zähnnchens vor Beginn der Verheilung die Oberflächen durch Resorptionen begradigt worden zu sein, wodurch eine glatte, leicht gewölbte, abgerundete Ansatzfläche entstanden ist, auf die sich die die Verheilung bewirkenden Anwachslamellen abgelagert haben. Diese sind leider nur teilweise erhalten, zeigen aber immerhin, daß der Spalt sowohl von über dem Stumpf als auch von über dem abgebrochenen Spitzenteil abgelagerten Lamellen geschlossen worden ist.

Ein kleines Bruchstück des Conodonten, das nach der Fraktur isoliert zwischen den beiden Teilen lag und durch seine Bläschenstruktur von der fast bläschenfreien Substanz der verkittenden Lamellen abweicht, ist in die Verheilungszone einbezogen worden. Nachdem beide Teile zusammengewachsen waren, wurden sie wieder gemeinsam außen von neuen Anwachslamellen überdeckt.

G. Zur Abgrenzung der „Neurodontiformes“

BRANSON & MEHL (1933, S. 23) hatten Vertreter der Gattungen *Coleodus*, *Neocoleodus*, *Erismodus*, *Stereoconus* und *Chirognathus* als eine Gruppe zusammengefaßt, die eine „fibrous rather than laminar structure“ haben sollte, was sie als ein ursprüngliches Merkmal ansahen (S. 22). Sie stellten dieser Gruppe die übrigen Conodonten gegenüber, bei der „the ‚fibrous‘ structure is not evident“.

Später (1942, 1944) haben sie dann auf Grund dieses Merkmalkomplexes die Ordnung der Conodontophorida in die Unterordnungen Conodontiformes (mit allen übrigen Gattungen) und Neurodontiformes (mit 13 Gattungen) gegliedert.

FAY (1952, S. 12) sah darüber hinaus noch 3 weitere Gattungen als zu den Neurodontiformes gehörig an.

RHODES (1954, S. 448) schrieb: „The fibrous conodonts may represent a distinct group of animals from those which bore the lamellar conodonts. Their similarity in form to fish teeth and their usual attachment to basal phosphatic material, suggest that they may belong to a very primitive group of vertebrates“. RHODES & WINGARD (1957, S. 449) schlossen einige Formen wie *Ambolodus*, *Amorphognathus* und *Archeognathus* aus den Neurodontiformes aus und glaubten im übrigen so grundlegende Unterschiede zwischen Neurodontiformes und Conodontiformes erkennen zu können ... „that they suggest the possibility that the two groups of microfossils represent the remains of two entirely different groups of organisms.“ Den Begriff Conodonten wollten sie deshalb nur auf die Conodontiformes begrenzen.

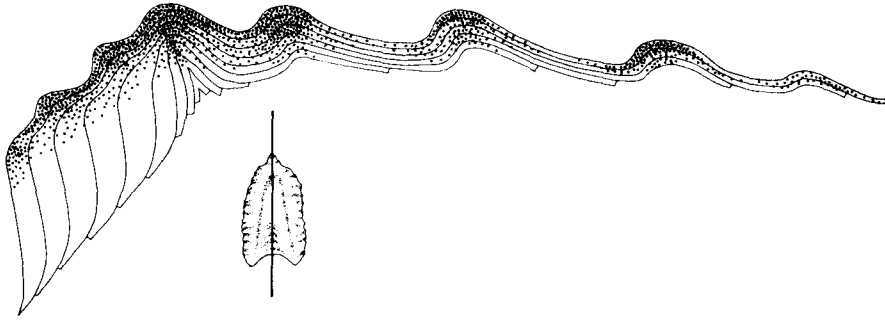
HASS (1959, S. 377) war genau entgegengesetzter Auffassung: „Conodonts formerly placed in that suborder [Neurodontiformes] are herein considered to be specimens whose original lamellar structure has been obscured through alteration.“

Der gleiche Autor (1962, S. W25) beobachtete an den Originalen von BRANSON & MEHL teilweise erhaltene „cone in cone lamination“ und kam zu dem Schluß: „it is the writer's opinion, therefore, that BRANSON & MEHL's Neurodontiformes has no place in conodont taxonomy“.

LINDSTRÖM (1964, S. 22ff) erkannte diese Beobachtung von HASS als richtig an und lehnte die grundsätzliche Trennung von Neurodontiformes und Conodontiformes im systematischen Range von Unterordnungen oder sogar darüber hinausgehend ab. „However, this does not mean that the ‚fibrous‘ conodonts do not differ from the rest, or that BRANSON and MEHL and their followers were wrong in distinguishing the group. In *Chirognathus* and related forms the arrangement of the crystallites in lengthwise bundles is more pronounced than in other conodonts. Well preserved conodonts of ‚fibrous‘ type are also characterized by the absence of white matter, or its restriction to the growth axis of the cusp.“ Der gleiche Autor (1970, 2.S. 431) erkannte die von BRANSON & MEHL 1944 als Unterordnung abgeschiedene Gruppe als Superfamilie Chirognathacea an. Obwohl auch diese Formen einen lamellaren Aufbau hatten „there must be some distinctive, structural property that causes the fibrous, splintery breakage to which the group owes its original denomination. This structural feature is unknown; however, it may have something to do with the scarcity of white matter in conodonts belonging to this superfamily.“

Das uns vorliegende reiche und wohlerhaltene Material aus dem Harding sandstone in Colorado und den South Gill Ranges, Zentralaustralien ermöglichte uns die Gattungen *Chirognathus* (Taf. 14, Fig. 1), *Coleodus* (Taf. 14, Fig. 2), *Neocoleodus* (Taf. 14, Fig. 3), *Erismodus* (Taf. 14, Fig. 4), *Polyscaulodus* (Harding ss., UB 363) und *Stereoonus* (Harding ss., UB 364) im einzelnen zu untersuchen. Außerdem liegen uns Dünnschliff von den bereits durch RHODES & WINGARD (1957) aus den Neurodontiformes ausgeschiedenen Gattungen *Ambolodus* (Ordovizium, *Lepidurus*-Kalk, Hagen, Öland, Schweden, Probe 1094, UB 367) und *Amorphognathus* (Ordovizium (err.) Fundpunkt wie Taf. 20, Fig. 1, UB 368) vor.

An allen in ausreichender Erhaltung vorliegenden Stücken läßt sich die lamellare Struktur zweifelsfrei belegen, so daß der ursprünglich für die Differenzierung zwischen den beiden Unterordnungen herangezogene Unterschied in der Tat nicht besteht. Art und Verlauf der Anwachslamellen sowohl im eigentlichen Conodonten als auch im Basiskörper sind in den beiden angenommenen Gruppen prinzipiell gleich und etwa vorhandene Unterschiede sind nur zufällig und verhältnismäßig unbedeutend. Unterschiede liegen lediglich darin, daß die Anwachslamellen manchmal dichter stehen als bei vielen anderen, besonders späteren Conodonten und daß die weiße Substanz im allgemeinen nicht sehr stark ausgebildet ist. Diese Verschiedenheiten erscheinen uns eher ökologisch



Text-Abb. 31: Längsschnitt durch *Pygodus lyra* WALLISER.

Silur, Celloni-Zone, Lawinenrinne am Cellon, Karnische Alpen (Probe 2689, entspricht 10D bei WALLISER), UB 341–342; 150×.

Wie auch bei *P. anserinus* (Taf. 17, Fig. 1) ist hier ein schichtiger Aufbau zu erkennen. Das extrem starke Breitenwachstum ist durch weites Übergreifen jeder einzelnen Lamelle verursacht. Jede Lamelle ist dargestellt.

Longitudinal section through *Pygodus lyra* WALLISER.

As in *P. anserinus* (pl. 17, fig. 1) growth layers can be observed in this species. The prominent growth toward the width occurs because the wide free edges stay clear of the previous ones. Every lamella is shown.

als taxionomisch bedeutungsvoll zu sein, denn auch bei manchen Vergesellschaftungen in anderen Formationen mit nur schmalen Anwachs-lamellen tritt die weiße Substanz im Vergleich zur Normalentwicklung zurück.

Wie bereits HASS (1954) erscheint auch uns eine Abgrenzung der „Neurodontiformes“ von den „Conodontiformes“ auf Grund von histologischen Merkmalen nicht möglich zu sein.

H. Schriften

- BARNES, C.R., SASS, D.B. & MONROE, E.A. (1970): Preliminary studies of the Ultrastructure of selected Ordovician conodonts. *Life Sc. Contr., Roy. Ont. Mus.*, **76**, 1–24, Taf. 1–10, Toronto, Kanada.
- BECKMANN, H. (1949): Conodonten aus dem Iberger Kalk (Ober-Devon) des Bergischen Landes und ihr Feinbau. *Senckenbergiana*, **30**, 153–168, Taf. 1–4, Frankfurt/M.
- BRANSON, E.B. & MEHL, M.G. (1933/34): Conodont Studies 1–4. *Missouri Univ. Stud.*, **8**, 349 S., 28 Taf., Columbia, Mo.
- (1944): Conodonts; in Index fossils of North America, von SHIMER, H.W. & SHROCK, R.R., S. 235–246, Taf. 93–94.
- CLARK, D.L. & MILLER, J.F. (1969): Early evolution of conodonts. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **80**, 125–134, 8 Abb.
- CLARK, D.L. & MÜLLER, K.J. (1968): The basal opening of conodonts. *Jour. Paleont.*, **42**, 561–570, 6 Abb., Tulsa, Okla.
- COOPER, C.L. (1939): Conodonts from a Bushberg-Hannibal horizon in Oklahoma. *Jour. Paleont.*, **13**, 379–422, Taf. 39–47, 2 Abb., Tulsa, Okla.

- FAY, R.O. (1952): Catalogue of conodonts. *Univ. Kansas Paleont. Contr. Vertebrata, Art. 3*, 206 S., 109 Abb., Lawrence, Kans.
- FURNISH, W.M. (1938): Conodonts from the Prairie du Chien (Lower Ordovician) beds of the Upper Mississippian Valley. *Jour. Paleont.*, **12**, 318–340, Taf. 41–42, 2 Abb., Tulsa, Okla.
- EISENACK, A. (1965): Erhaltung von Zellen und Zellkernen aus dem Mesozoikum und Paläozoikum. *Nat. u. Mus.*, **95**, 473–477, 6 Abb., Frankfurt/M.
- GROSS, W. (1954): Zur Conodonten-Frage. *Senck. leth.*, **35**, 73–85, Taf. 1–5, 2 Abb., Frankfurt/M.
- (1957): Über die Basis der Conodonten. *Paläont. Z.*, **31**, 79–91, Taf. 7–9, 4 Abb., Stuttgart.
- (1960): Über die Basis bei den Gattungen *Palmatolepis* und *Polygnathus* (Conodontida). *Paläont. Z.*, **34**, 40–58, 9 Abb., Stuttgart.
- HASS, W.H. (1941): Morphology of conodonts. *Jour. Paleont.*, **15**, 71–81, Taf. 12–16, Tulsa, Okla.
- (1959): Conodonts from the Chappel Limestone of Texas. *U.S. Geol. Surv. Pap.*, **294-J**, 365–399, Taf. 46–50.
- (1962): Conodonts.-Treatise on Invertebrate Paleontology, Bd. **W** Miscellanea, S. 3–69, Abb. 1–42, Univ. Kans. Press & Geol. Soc. Am., New York.
- HINDE, G.J. (1879): On conodonts from the Chazy and Cincinnati Group of the Cambro-Silurian, and from the Hamilton and Genesee-Shale Divisions of the Devonian, in Canada and the United States. *Quart. J. Geol. Soc.*, **35**, 351–369, Taf. 15–17, London.
- HUCKRIEDE, R. (1958): Die Conodonten der mediterranen Trias und ihr stratigraphischer Wert. *Paläont. Z.*, **32**, 141–175, Taf. 10–14.
- KIRK, S.R. (1929): Conodonts associated with the Ordovician fish fauna of Colorado. *Am. J. Sc. 5. ser.*, **18**, no. 108, 493–496, 14 Abb.
- LINDSTRÖM, M. (1954): Conodonts from the lowermost Ordovician strata of South-Central Sweden. *Geol. Fören. Förhandl.*, **76**, 517–604, Taf. 2–7, 6 Abb., Stockholm.
- (1964): Conodonts. 196 S., 64 Abb., Elsevier Publishing Comp., Amsterdam.
- (1970): A suprageneric taxonomy of the conodonts. *Lethaia*, **3**, 427–445, 9 Abb., Oslo.
- MÜLLER, K.J. (1956): Triassic conodonts from Nevada. *Jour. Paleont.*, **30**, 818–830, Taf. 95–96, Tulsa, Okla.
- (1956): Zur Kenntnis der Conodonten-Fauna des europäischen Devons, 1. Die Gattung *Palmatolepis*. *Abh. Senck. Natur. Ges.*, **494**, 1–70, Taf. 1–11, 3 Abb., Frankfurt/M.
- (1959): Kambrische Conodonten. *Z. deutsch. geol. Ges.*, **111**, 434–485, Taf. 11–15, 11 Abb., Hannover.
- (1969): Bürstenbildung bei Conodonten. *Paläont. Z.*, **43**, 64–71, Taf. 5–6, 1 Abb., Stuttgart.
- (1971): Cambrian Conodont Faunas. *Geol. Soc. Am. Mem.*, **127**, (im Druck).
- & CLARK, D.L. (1967): Early late Devonian conodonts from the Squaw Bay Limestone in Michigan. *J. Paleont.*, **41**, 902–919, Taf. 115–118, 7 Abb.
- NOGAMI, Y. (1968): Trias-Conodonten von Timor, Malaysiaien und Japan (Palaeontological Study of Portuguese Timor 5). *Mem. Fac. Sc., Kyoto Univ., Ser. Geol. & Min.*, **34**, 115–136, Taf. 8–11, Kyoto.
- QUINET, G.E. (1962): Contribution à l'étude de la structure histologique des conodontes lamelleux. *Inst. royal d. Sc. nat. Belgique, Bull.*, **38**, Nr. 30, 1–14, Taf. 1–2, Brüssel.
- (1962): Etude de la structure histologique de deux espèces de conodontes du Devonien Supérieur de l'état de New York: *Ancyrodella rotundiloba* (BRYANT, W., 1921) et *Polygnathus linguiformis* (HINDE, G.J., 1879). *Inst. royal d. Sc. nat. Belgique, Bull.*, **38**, Nr. 29, 1–16, Taf. 1–3, Brüssel.

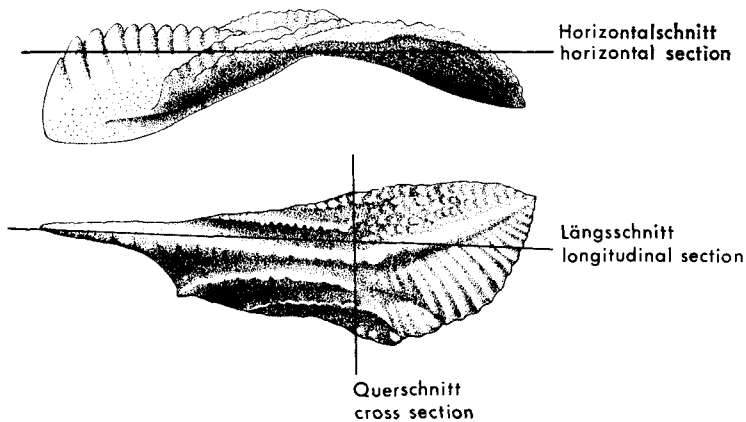
- PANDER, C.H. (1856): Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements. 91 S., 8 Taf., 1 Abb., St. Petersburg.
- PIERCE, R.W. & LANGENHEIM, R.L. (1969): Ultrastructure in *Palmatolepis* sp. and *Polygnathus* sp. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **80**, 1397–1400, Taf. 1–4.
- PIETZNER, H., VAHL, J., WERNER, H. & ZIEGLER, W. (1968): Zur chemischen Zusammensetzung und Mikromorphologie der Conodonten. *Palaeontographica*, **128**, 115–152, Taf. 18–27, 10 Abb., Stuttgart.
- RHODES, F.H.T. (1952): A classification of Pennsylvanian conodont assemblages. *Jour. Paleont.*, **26**, 886–901, Taf. 126–129, 4 Abb.
- (1954): The zoological affinities of the condonts. *Biological Reviews*, **29**, 419–452, 6 Abb., Cambridge.
- & WINGARD, P. (1957): Chemical composition, microstructure, and affinities of the Neurodontiformes. *Jour. Paleont.*, **31**, 448–454, 2 Abb., Tulsa, Okla.
- ROHON, J.V. & ZITTEL, K.A. (1886): Über Conodonten. *Sitzungsberichte der math.-phys. Classe k.b. Akad. Wiss.*, **16**, 108–136, Taf. 1–2, München.
- STAESCHE, U. (1964): Conodonten aus dem Skyth von Südtirol. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **119**, 247–306, Taf. 28–32, 77 Abb., Stuttgart.
- STAUFFER, C.R. & PLUMMER, H.J. (1932): Texas Pennsylvanian conodonts and their stratigraphic relations. *Univ. Texas Bull.*, **3201**, Contr. to Geol., S. 13–50, Taf. 1–4.

Vorbemerkung zu Tafel 1-22

Alle Photographien sind unretuschiert. Die Größenangaben gelten nur ungefähr. Soweit nicht anders vermerkt, sind die Probennummern Hinweise auf die Sammlung von K.J.M. und die UB Nummern die Original-Präparate im Institut für Paläontologie der Universität Bonn. Für die genauere Erklärung wird auch auf den Text zu den Abbildungen 1-21 verwiesen.

All photographs are unretouched, size is only approximate. "Probe" number without a name designates the samples of the collection of K.J.M.; UB numbers are originals deposited in the Department of Paleontology at the University of Bonn. For more detailed explanation see at the text-figures 1-21.

Lage der Schlitze
Orientation of thin sections



Erklärungen zur Tafel 1

Die ältesten Conodonten

The oldest conodonts

Fig. 1-4 : *Problematoconites perforatus* MÜLLER, 1959

1. Fundpunkt und Schicht wie Fig. 3. UB 245, 100×.
Ausschnitt der Seite, etwas schräg orientiert, um die trichterförmigen Einziehungen an den Perforationen erkennen zu lassen. Am Unterrand lappenförmige Vorsprünge (beginnende Umwachsungen von Fremdkörpern?).
Detail of the side view, somewhat oblique. The funnel-shaped perforations can be seen. The lower rim shows tongue-like processions (early stages of surrounding of alien material?).
2. Oberkambrium, Zone 6a, Trolmen am Kinnekulle, Schweden. Probe 990, UB 243, Stereoscan-Photographie 80×.
Ausschnitt aus der Innenseite eines anderen Exemplars, zeigt die Perforationen, die innen am breitesten sind.
Detail of inner side of another specimen showing perforations, which are broadest inside.
3. Oberkambrium, Zone 5e, Grönhögen, Öland, Schweden. Probe 926, UB 246, 430×. (vergl. Taf. 1, Fig. 7 links).
Ausschnitt aus einem Längsschliff, zeigt die innen breiten und sich nach außen verschmälernden Perforationen sowie die organische Deckschicht.
Detail of longitudinal section of wall showing perforations which are broadest at the inner and become more narrow toward the outer limit, as well as the organic cover.
4. Fundschicht wie Fig. 3, UB 247, 130×. (vergl. Text-Abb. 1B).
Längsschliff durch die allseitig geschlossene Erstanlage.
Longitudinal section across the initial stage, built up by a lamella, closed on all sides.

Fig. 5 : *Furnishina furnishi* MÜLLER, 1959

- Oberkambrium, Zone 3 (err.), Beggerow bei Demmin, Pommern. Probe 843, UB 248, 110×. (vergl. Text-Abb. 1A und 14A).
Längsschliff. Die organische Hüllschicht auf der Außenseite ist nicht erhalten.
Longitudinal section, the organic cover not preserved.

Fig. 6-7 : *Westergaardodina bicuspidata* MÜLLER, 1959

6. Oberkambrium, Huolienchai, Penhsiuh, NE China. Probe NOGAMI 180, UB 249, 260×. (vergl. Text-Abb. 1D).
Längsschliff neben der Mitte des Stückes. Die Anwachslamellen sind unten vollständig geschlossen.
Longitudinal section except center of specimen. The growth lamellae are closed on the lower side.
7. Oberkambrium, Zone 5, Kalvene-Stenbrottet, Falbygden, Schweden. Probe 953, UB 250, Stereoscan-Photographie 1100×.
Schräger Querschliff, Ausschnitt, zeigt die lamellare Struktur (unten rechts) und die organische Deckschicht (oben).
Oblique cross section, detail, showing lamellar structure (lower right side) and organic cover (upper side).

Erklärungen zur Tafel 2

Schliffe durch Erstanlagen von Conodonten
Sections across initial stages of conodonts

- Fig. 1 : *Ulrichodina prima* FURNISH, 1938
Ordovizium. St. Peter Sandstone, Marquette, Iowa. Probe 410, UB 251, 130×.
(vergl. Text-Abb. 9A).
Längsschliff durch die Erstanlage, Ausschnitt mit Unterrand und Basalhöhle.
Longitudinal section across initial stage, detail with lower rim and basal cavity.
- Fig. 2 : *Bryantodus inaequalis* BRANSON & MEHL, 1934
Oberdevon I, Independence Schichten, Amana, Iowa. Probe 506, UB 252, 340×. (vergl. Text-Abb. 10A).
Querschliff durch die Erstanlage und den Hauptzahn, Ausschnitt.
Cross section across initial stage and main denticle, detail.
- Fig. 3 : *Polygnathus* sp. [= *Palmatolepis? irregularis* THOMAS, 1949; non! *Polygnathus irregularis* COOPER, 1939].
Oberdevon, Maple Mill Shale, Bonebed-Horizont, Kalona, Iowa. Probe 458, UB 253, 340×. (Ausschnitt von Taf. 22, Fig. 3)
Querschliff durch die Erstanlage, zeigt den Bau der Basalgrube.
Cross section across initial stage showing construction of pit.
- Fig. 4 : *Ancyrodella rotundiloba* (BRYANT, 1921)
Oberdevon I, Independence Schichten, North Liberty, Iowa. Probe 480, UB 254, 560×.
Querschliff durch die Erstanlage, Ausschnitt, zeigt den Übergang zwischen Conodonten und Basiskörper und die bei dieser Form besonders stark abgesetzte Basalgrube.
Cross section across initial stage, detail showing transition between conodont proper and basal plate and the pit which is particularly set off in this form.
- Fig. 5 : *Polylophodonta acuta* THOMAS, 1949
Oberdevon, Maple Mill Shale, Fundpunkt und Schicht wie Fig. 3. UB 255, 560×. (Ausschnitt von Taf. 22, Fig. 2).
Querschliff durch die Erstanlage, Schliff ca. 30μ dick.
Cross section across initial stage, thickness of section about 30μ.
- Fig. 6 : *Neogondolella navicula* (HUCKRIEDE, 1958)
Obertrias, Piti Leti, Landkreis Lautem, Portugiesisch Timor. Probe NOGAMI 40, UB 256, 560× (vergl. Text-Abb. 10E).
Querschliff durch die Erstanlage, zeigt die modifizierte Basalgrube.
Cross section across initial stage showing the modified pit.

Erklärungen zur Tafel 3

Anordnung der Kristallite in den Zuwachslamellen
Arrangement of crystallites in the growth lamellae

- Fig. 1-3 : *Polygnathus* sp.
Tiefes Oberdevon I, Genesee, Erie County, New York State. Probe 540.
Stereoscan-Photographien von Präparaten, an denen die Oberfläche mit HNO₃

weggeätzt wurde. Die erkennbaren Kristallite sind Lösungsrelikte, sie zeigen eine Anordnung der C Achsen schräg durch die Anwachslamellen, in Richtung des stärksten Wachstums.

Stereoscan photographs of polished specimens whose surface was etched with nitric acid. The crystallites shown are relics after solution. They demonstrate arrangement of C axes obliquely across the growth lamellae in the direction of prevalent growth.

1. a) Ansicht nach unten, Übersicht. UB 257, 80×.
Lower surface, general view.
b) Ausschnitt der Kielzone. 450×.
Detail of keel-zone.
2. Ansicht des „Hinterendes“. Die Kristallite setzen an den deutlich erkennbaren Rändern der Anwachslamellen ab. UB 258, 1500×.
View of posterior end. The crystallites do not continue over the limits of individual lamellae, which are distinctly visible.
3. Ausschnitt aus dem mittleren Teil des „Hinterendes“. UB 259, 1300×.
Detail of central portion of posterior end.

Erklärungen zur Tafel 4

Interlamellare Strukturen, Zentralknötchen Interlamellar structures, azygous node

Fig. 1 : *Gnathodus* (?) sp.

Unterkarbon II, Grat der grünen Schneid, Karnische Alpen. Probe 77, UB 260, Stereoscan-Photographie 770×.

Bruchstück des freien Blattes, das in der Mitte aufgebrochen ist. Ungeätztes Präparat, zeigt von unten links nach oben rechts verlaufend die Anwachslamellen, in denen interlamellare Strukturen angedeutet sind.

Fragment of free blade, which is split off longitudinally in the center. Unetched specimen showing growth lamellae going from lower left to upper right. Interlamellar structures faintly visible.

Fig. 2 : *Palmatolepis perlobata* ULRICH & BASSLER, 1926

Oberdevon, Maple Mill Shale, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 3. UB 261, 600×.

Horizontalschliff, Ausschnitt, zeigt die weiße Substanz des Zentralknötchens und sie umgebenden Anwachslamellen.

Horizontal section, detail with white matter of azygous node and surrounding growth lamellae.

Fig. 3–4 : *Polygnathus* sp. [= *Palmatolepis*? *irregularis* THOMAS, 1949; non! *Polygnathus irregularis* COOPER, 1939].

Oberdevon, Maple Mill Shale, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 3. UB 262–263. 3. =450×; 4. =400×. (vergl. Text-Abb. 4).

Horizontalschnitte durch verschiedene Wachstumsstadien der Plattform zeigen die interlamellare Streifung und ±senkrecht auf ihr stehende Struktur.

Horizontal sections across different growth stages of platforms demonstrating interlamellar striation and ±perpendicular arrangement of crystallites.

Erklärungen zur Tafel 5**Die weiße Substanz****White matter**

- Fig. 1 : *Polygnathus* sp. [= *Palmatolepis*? *irregularis* THOMAS, 1939]
 Oberdevon, Maple Mill Shale, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 3. UB 264.
 Horizontalschliff, Ausschnitt aus Taf. 9, Fig. 4.
 a) Teil des freien Blattes und der Plattform. 170×.
 b) Vergrößertes Detail, zeigt die offenen interlamellaren Spalten. 450×.
 (vergl. Text-Abb. 5). Starke Ablagerungen von organischer Substanz zwischen den Lamellenrändern (sekundär?).
 Horizontal section, detail from pl. 9, fig. 4.
 a) Portion of free blade and platform
 b) Enlarged detail, the open interlamellar spaces visible. Well-developed organic matter between growth lamellae (secondary intrusion?)
- Fig. 2 : *Bryantodus inaequalis* BRANSON & MEHL, 1934
 Oberdevon I, Independence Schichten, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 2. UB 265, 140×.
 Querschliff durch ein Nebenzähnen, zeigt im Kern die weiße Substanz („Pseudopulpa“). Im oberen Teil sind daneben auch die Anwachs-lamellen überschreitende Bläschenreihen erkennbar. Im Mittelteil, parallel zur Anwachsstreifung angeordnete, große Pyriteinschlüsse. Im Basiskörper ist am rechten Rand ein Kanälchen angeschnitten.
 Cross section across a secondary denticle, white matter visible in the center. In the upper part (left) bubble zones can also be seen which cut through the growth lines. In the middle portion are large pyrite inclusions arranged parallel to the growth lamellae. In the basal plate at right a canalule is cut by the section.
- Fig. 3 : *Neoprioniodus* sp.
 Oberdevon I, Independence Schichten, Sweetland Creek - Campbells Run, Iowa. Probe 350, UB 266, 450×. (vergl. Text-Abb. 7C).
 Längsschliff durch einen Hauptzahn mit Regeneration. Die kegelförmig angeordnete weiße Substanz vor und nach der Regeneration steht spiegelbildlich aufeinander.
 Longitudinal section across main denticle with regeneration. The conically arranged white matter is orientated in opposite directions before and after regeneration.
- Fig. 4 : *Ligonodina* sp.
 Unterkarbon (Mississippian), Wassonville Schichten, Kalona, Iowa. Probe 574, UB 267, 340×. (vergl. Text-Abb. 7D).
 Längsschliff durch den Hauptzahn, Ausschnitt, zeigt die M-förmig angeordneten Bläschenreihen der die Anwachsstreifen überschreitenden weißen Substanz.
 Longitudinal section across main denticle, detail with the M-shaped arrangement of bubble zones in the white matter trespassing the growth lines.

Erklärungen zur Tafel 6**Weiß Substanz, Resorption
White matter, resorption**

- Fig. 1 : *Trichonodella inconstans* WALLISER, 1957
Oberes Silur, Beyrichienkalk, (err.), Berlin-Spandau. Probe 1303, UB 268, 600×. (vergl. Text-Abb. 6).
Längsschliff durch den Hauptzahn, Ausschnitt, zeigt den Übergang zwischen lamellarer und weißer Substanz.
Longitudinal section across main denticle, detail showing transition between lamellar and white substance.
- Fig. 2 : *Palmatolepis hassi* MÜLLER & MÜLLER, 1957
Oberdevon I, Independence Schichten, Amana, Iowa. Probe 507, UB 269, Stereoscan-Photographie 240×.
Ausschnitt aus der Unterseite, zeigt die interlamellaren Spalten am Nebenkiel. Am Unterrand ist die Basalgrube sichtbar.
Detail of lower side demonstrating interlamellar spaces in the secondary keel. The pit can be seen at the lower limit.
- Fig. 3 : *Ligonodina* sp.
Oberdevon I, Steinbruch Schmidt an der Ense bei Braunau. Probe 1676, UB 270.
Längsschliff durch den Hauptzahn und den anschließenden Teil des Hinterastes.
a) Großer Ausschnitt, zeigt die interlamellaren Spalten (sekundär mit Pyrit ausgefüllt) und die umgekehrt V-förmigen Bläschenstreifen; 160×.
b) Detail mit einem Nebenzähnen, zeigt im oberen Teil vermutlich durch Resorption entstandene weiße Substanz; 400×.
Longitudinal section across main denticle and proximal portion of bar.
a) Large detail demonstrating interlamellar spaces (later filled with pyrite) and the inversely V-shaped bubble zones.
b) Enlarged detail with a secondary denticle. In the upper portion white matter which probably originated by resorption.

Erklärungen zur Tafel 7**Die Anwachs-lamellen überquerende weiße Substanz, Basiskörper
White matter trespassing growth lamellae, basal plate**

- Fig. 1 : *Oneotodus nakamurai* NOGAMI, 1967
Oberkambrium, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 1, Fig. 6. UB 271, 140×. (vergl. Taf. 19, Fig. 1b; Text-Abb. 14B).
Längsschliff, im oberen Teil und an der linken Ecke unterhalb orimentärer Nebenzähnen die Anwachsstreifen vertikal überschreitende weiße Substanz. Im Basiskörper in der Mitte kugelige Abscheidungsstrukturen.
Longitudinal section. In the upper portion and at the left corner below orimental denticles white matter perpendicularly crosses the growth lamellae. In the center of basal plate spherical concretions.
- Fig. 2 : *Ligonodina* sp.
Oberdevon I, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 2. UB 272, 150×. (vergl. Text-Abb. 7B).

Längsschliff durch den Hauptzahn und den proximalen Teil des Hinterastes. Im Hauptzähnen kegelförmig die Anwachsstreifen überschreitende Bläschenlagen (dunkel), zwischen denen fast ganz Bläschen-freie Zonen liegen (hell). Oberhalb des Basalrandes viele kleine Einschlüsse von Pyrit (schwarz).

Longitudinal section across main denticle and proximal portion of bar. In the main denticle cone-shaped bubbles-zones can be seen which trespass the growth lamellae (dark); between them are (light) zones which have almost no bubbles. Above lower rim many inclusions of pyrite (black).

Fig. 3-4 : *Cordylodus oklahomensis* MÜLLER, 1959

Tremadoc, Deadwood Schichten, Piney Creek, Sheridan Co., Wyoming. Probe 1954. Langsschliffe.

3. UB 273, 150×. (vergl. Text-Abb. 7A).
Erstanlage mit quer über das Zähnen verlaufender weißer Substanz und kugeligen Absonderungen im Zentralteil des Basiskörpers.
Longitudinal section across initial stage with white matter straight and perpendicular to growth lamellae. In center of basal plate spherical concretions.
4. a) Übersicht über die konkave Seite der Einheit, 130×.
b) Detail, zeigt die Bäumchen-artigen Strukturen unterhalb der Zähnen, die vermutlich einen zusätzlichen Versteifungsbehelf darstellen. UB 274, 320×. (vergl. Text-Abb. 8A).
a) General view of concave portion.
b) Detail shows stub-like structures below the denticles which probably reinforce the structure.

Erklärungen zur Tafel 8

Horizontalschnitt, Nebenkamm, Rekristallisation, Basalgrube
Horizontal section, secondary carina, recrystallisation, pit

Fig. 1 : *Pseudopolygnathus* sp.

Unterkarbon (Mississippian), Fundpunkt und Schicht wie Taf. 5, Fig. 4. UB 275, 160×.

Horizontalschliff, Ausschnitt, zeigt den konzentrischen Verlauf der Anwachslamellen und ihren periodischen Wechsel in der Breite (besonders oben). Rechts unten ist eine Protuberanz horizontal durchschnitten.

Horizontal section, detail showing concentric growth and periodicity of lamellae (particularly upper left corner). At the lower right corner a protuberance is horizontally cut.

Fig. 2 : *Palmatolepis flabelliformis* STAUFFER, 1938

Oberdevon I, Fundpunkt und Fundschicht wie Taf. 2, Fig. 2, UB 276, 170×.

Längsschliff durch Mitte des Lobus. Oben der Nebenkamm, unten der wie der Kiel gebaute Nebenkamm. Die Entstehung der Skulptur ist am anisometrischen Wachstum der einzelnen Lamellen zu erkennen.

Longitudinal section cutting across the lobe. On the upper side secondary carina, below the secondary keel which is similar to the keel. Development of sculpture can be seen in the anisometric growth between individual lamellae.

Fig. 3 : *Belodella devonica* (STAUFFER, 1940)

Oberdevon I, Steinbruch Ain Dick, Akrech bei Rabat, Marokko. Probe 3072, UB 277, Stereoscan-Photographie 700×.

Seitenansicht, zeigt die Rekristallisation der feinen Zähnnchen, die ursprünglich mit einem runden Querschnitt, jedoch in gleicher Lage und Größe vorlagen.

Lateral view demonstrating recrystallisation of small denticles which originally had a rounded cross section but the same position and size.

Fig. 4 : *Polygnathus* sp.

Oberdevon I, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 3, Fig. 1-3. UB 278, Stereoscan-Photographie 600 $\times$. (vergl. Text-Abb. 11).

Ansicht der Basalgrube etwas schräg von unten. Die Lamellen sind oberflächlich mit verdünnter HCl abgeätzt, damit ihr nur wenig an die Basalgrube angepasster Verlauf erkennbar ist.

Somewhat oblique view of pit from lower side. Stereoscan photograph. Lamellae are etched with diluted hydrochloric acid at the surface, and thus demonstrate their accordant course in pit.

Erklärungen zur Tafel 9

Gitterförmige Versteifungsstruktur, Kielspalte, Basiskörper,
Resorption, Basalgrube
Cancellate reenforcement structures, keel, basal plate,
resorption, pit

Fig. 1 : *Gladigondolella tethydis* (HUCKRIEDE, 1958)

Obertrias (?), Bukit Kalong, Kedak, Malaysia. Probe NOGAMI 359, UB 279, 180 $\times$.

Querschliff durch die Erstanlage, zeigt eine gitterförmige Versteifungsstruktur. Am Unterrand subparallel zu den Anwachslamellen verlaufende Schrumpfungsrisse.

Cross section across initial stage showing cancellate reenforcement structures. At the lower rim shrinking cracks subparallel to growth lamellae.

Fig. 2 : *Icriodus expansus* BRANSON & MEHL, 1938

Unteres Mitteldevon, Laucher Schichten, Rommersheim, Eifel. Probe 2918, UB 280, 160 $\times$.

Horizontalschliff, zeigt eine im Zentralteil gelegene Schrumpfungsspalte.

Horizontal section with shrinking crack in center.

Fig. 3 : *Icriodus* sp.

Mitteldevon, Devils Bakeoven, Illinois. UB 281, 160 $\times$. (vergl. Text-Abb. 14C).

Querschliff durch Mitte der Plattform mit erhaltenem Basiskörper.

Cross section across middle of platform with basal plate.

Fig. 4 : *Polygnathus* sp. [= *Palmatolepis*? *irregularis* THOMAS, 1949]

Oberdevon, Maple Mill Shale; Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 3. UB 264, 50 $\times$. (Ausschnitte siehe Taf. 5, Fig. 1a, b).

Horizontalschliff, Übersicht.

Horizontal section of general view.

Fig. 5 : *Polygnathus linguiformis* HINDE, 1879

Oberdevon I, Genesee, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 3. UB NOGAMI 3, 200 $\times$.

Querschliff durch die Erstanlage, zeigt zahlreiche Resorptionsebenen und einen stark abgesetzten Außenrand der Basalgrube.

Cross section across initial stage, with numerous resorption horizons and a prominently protruding outer rim of pit.

Erklärungen zur Tafel 10

Rhythmisches Wachstum, Mikroskulptur, inverse Basalhöhle,
 kegelförmige Bläschenzonen, zentraler Kanal?
 Rhythmic growth, microsculpture, inverse basal cavity,
 cone-shaped bubbles-zones, channel in center?

Fig. 1 : *Hindeodella segaformis* BISCHOFF, 1957

Unterkarbon II, Grüne Schneid, Karnische Alpen. Probe 1673, UB 282, Stereoscan-Photographie 80×.

Seitenansicht des Astes, zeigt rhythmischen Wechsel der Wachstumsrichtung.
 Lateral view of bar showing rhythmic change in direction of growth.

Fig. 2 : *Bryantodus* sp.

Oberdevon I, Independence Schichten, Independence, Iowa. Probe 473, UB 283, Stereoscan-Photographie 370×. (vergl. auch Taf. 12, Fig. 1a, b).

Ausschnitt seitlich-schräg. Oben die polygonale Mikroskulptur, die an einer scharf definierten Linie aussetzt. Am Unterrand treten die Anwachs-lamellen heraus (inverse Basalhöhle).

Detail of side, somewhat oblique view. In the upper part polygonal microsculpture which is limited by a sharp line at the sides. Below, the growth lamellae can be seen forming an inverse basal cavity.

Fig. 3 : *Lonchodina* sp.

Unterkarbon, (Mississippian), Wasonville fm. Fundpunkt und Schicht wie Taf. 5, Fig. 4. UB 284, 250×.

Querschliff durch den Ast zwischen zwei Zähnnchen. Zeigt in der Mitte oben den durch das gesamte Wachstum vorhandenen kleinen Kamm und eine „inverse Basalhöhle“, die nach unten hin stark konvex ist.

Cross section across bar, between two denticles. In the center a small carina can be seen which was developed during the entire growth. At lower rim the „inverted basal cavity“ is strongly convex.

Fig. 4 : *Lonchodina* sp.

Oberdevon I, Independence Schichten, Independence, Iowa. Probe 475, UB 285.

Querschliff durch ein Zähnnchen.

a) Übersicht, zeigt die nach unten leicht konvexe inverse Basalhöhle und einen zentral gelegenen Kanal (?), 160×.

b) Ausschnitt zeigt kegelförmig angeordnete Bläschenzonen, die die Anwachs-lamellen überschreiten (unten erkennbar), 450×.

Cross section across a denticle.

a) General view demonstrating the inverted basal cavity at the lower limit slightly convex, and a channel (?) in the middle.

b) Detail showing cone in cone structure of bubble-zones which cross the growth lamellae (visible in lower part of picture).

Erklärungen zur Tafel 11

Sekundäre Wachstumszentren
Secondary growth centers

- Fig. 1 : *Siphonodella quadruplicata* (BRANSON & MEHL, 1934)
 Unterkarbon (Mississippian), Wasonville fm. Fundpunkt und Schicht wie Taf. 5, Fig. 4. UB 286.
 Querschliff durch die Mitte der Plattform und eine Protuberanz am Umschlag.
 a) Übersicht, 140×. (vergl. Text-Abb. 12A).
 b) Ausschnitt, zeigt das sekundäre Wachstumszentrum, 340×.
 Cross section across the middle of platform and a protuberance at crimp.
 a) General view.
 b) Detail showing secondary growth center.
- Fig. 2 : *Pseudopolygnathus* sp.
 Unterkarbon, (Mississippian), Wasonville fm. Fundpunkt und Schicht wie Taf. 5, Fig. 4. UB 287.
 Stereoscan-Photographie, schräg von unten.
 a) Großer Ausschnitt, zeigt den Verlauf der sich dachziegelartig überdeckenden Anwachslamellen, den Aufbau der Basalgrube (links), den Umschlag (rechts) und 4 sekundäre Wachstumszentren. 150×.
 b) Vergrößertes Detail, zeigt zwei sekundäre Wachstumszentren, 780×. (vergl. Text-Abb. 12B, C).
 c) Vergrößertes Detail durch ein einseitig verstärkt ausgebildetes sekundäres Wachstumszentrum. 1600×.
 Lower view, somewhat oblique.
 a) Large detail showing shingle-like arranged edges of growth lamellae, the pit (left), the crimp (right) and four secondary growth centers.
 b) Enlarged detail showing two secondary growth centers.
 c) Enlarged detail across a secondary growth center which is prominently developed on one side only.

Erklärungen zur Tafel 12

Stereoscan-Photos der Mikroskulptur
Stereoscan photographs of microsculpture

- Fig. 1 : *Bryantodus* sp.
 Oberdevon I, Independence Schichten, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 10, Fig. 2. UB 283. (vergl. auch Taf. 10, Fig. 2).
 a) Vergrößerter Ausschnitt der Mikroskulptur und der Übergangszone zum Umschlag (unten), 770×.
 b) Ausschnitt von den skulptierten Spitzen der Nebenzähnen bis zum Unter-rand, 330×.
 a) Enlarged detail of microsculpture and its lower limit toward crimp (lower part).
 b) Detail showing tips of denticles and lower rim.

- Fig. 2 : *Ancyrognathus triangularis* YOUNGQUIST, 1945
Oberdevon I, Independence Schichten, Fundort und Schicht wie Taf. 10, Fig. 4.
UB 288, 730 $\times$.
Ausschnitt, zeigt die Beziehung zwischen Skulptur und Mikroskulptur.
Detail showing relation between sculpture and microsculpture.
- Fig. 3 : *Palmatolepis tenuipunctata* SANNEMANN, 1955
Oberdevon II, Hauern Höhe, geol. Blatt Arnsfeld. Probe 262, UB 289, 1500 $\times$.
Die polygonale Mikroskulptur ist teilweise rekristallisiert.
Polygonal microsculpture is partly recrystallized.

Erklärungen zur Tafel 13

Stereoscan-Photos der Mikroskulptur Stereoscan photographs of microsculpture

- Fig. 1 : *Ancyrognathus uddeni* (MILLER & YOUNGQUIST, 1947)
Oberdevon I, Independence Schichten, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 10, Fig. 2. UB 290, 770 $\times$.
Ausschnitt. Schräg von oben. In der Richtung des stärksten Wachstums verzerrte polygonale Mikroskulptur überdeckt die Knötchen der Skulptur.
Detail, an oblique upper view. The polygonal microsculpture is elongated in direction of main growth. The development of microsculpture on the nodes of sculpture can be observed.
- Fig. 2 : *Lonchodina* sp.
Oberdevon I, Independence Schichten, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 10, Fig. 2. UB 291, 7300 $\times$.
Ausschnitt. Schräg von der Seite. Auch lichtmikroskopisch spiegelglatt erscheinende Conodonten zeigen bei sehr hoher Vergrößerung eine feinste Mikroskulptur.
Detail, oblique side view. Conodonts which appear completely smooth under the magnification of light microscope, show a very fine microsculpture at highest magnification.
- Fig. 3 : *Idiognathodus magnificus* STAUFFER & PLUMMER, 1932
Oberkarbon, (Pennsylvanian), Desmoinesian, Monroe County, Iowa. Probe 604, UB 292, 1500 $\times$.
Ausschnitt. Von oben. Auch bei dieser Form ist die Mikroskulptur prinzipiell wie bei den vorigen ausgebildet.
Detail of upper side. The microsculpture in this form is also built principally like earlier ones.
- Fig. 4 : *Neogondolella mombergensis* (TATGE, 1956)
Trias, Muschelkalk (mo₂), Salzgitter-Haverlahwiese. Probe 2615, UB 293, 1500 $\times$.
Ausschnitt. Schräg von oben. Diese Mikroskulptur entspricht den von HUCKRIEDE (1958) bei *N. navicula* auf der Tafel beobachteten allerfeinsten Grübchen.
This type of microsculpture corresponds to the finest grooves observed by HUCKRIEDE (1958) on the plate of *N. navicula*.

Erklärungen zur Tafel 14

Lamellare Struktur der „Neurodontiformes“, Basiskörper Lamellar structure in „Neurodontiformes“, basal plate

- Fig. 1 : *Chirognathus duodactylus* BRANSON & MEHL, 1933
Mittelordovizium, Harding Schichten, Cannon City, Colorado. Probe 1863, UB 294, 210×.
Querschliff durch den Hauptzahn, zeigt sehr enge Anwachslamellen, fast keine weiße Substanz und einen hervorragend erhaltenen Basiskörper mit Resorptionsflächen und gefalteten Anwachsstreifen.
Cross section across main denticle demonstrating the very narrowly spaced growth lamellae. Nearly no white matter has been developed. Basal plate is excellently preserved and shows resorption horizons and finely undulated growth lines.
- Fig. 2 : *Coleodus simplex* BRANSON & MEHL, 1933
Probe 1863, siehe Fig. 1, UB 295, 120×.
Querschliff durch ein Zähnchen am Unterrande des Conodonten mit zurückschreitenden Anwachslamellen. (Ältester Nachweis der „inversen Basalhöhle“). Basiskörper mit maximalem Wachstum im Zentrum.
Cross section across denticle which demonstrates regression of growth lamellae on the lower rim (oldest occurrence of „inverse basal cavity“). Basal plate shows zone of maximum growth in the center.
- Fig. 3 : *Neocoleodus brevicornis* BRANSON & MEHL, 1933
Probe 1863, siehe Fig. 1, UB 296, 120×. (vergl. Text-Abb. 14D).
Querschliff durch ein Zähnchen mit Basalhöhle und im Zentrum maximal entwickeltem Basiskörper.
Cross section across denticle with basal cavity and basal plate with zone of maximum growth in the center.
- Fig. 4 : *Erismodus radicans* (HINDE, 1879)
Probe 1863, siehe Fig. 1, UB 297, 170×.
Längsschliff durch den Hauptzahn mit hervorragend erhaltenem Basiskörper, in dem kugelige Absonderungen vorhanden sind.
Longitudinal section across main denticle with very well preserved basal plate with overgrown spherical secretions.
- Fig. 5 : *Hadrognathus staurognathoides* WALLISER, 1964
Silur, Amorphognathoides Zone, Cellon, Karnische Alpen. Probe 2696, UB 298, 400×.
Querschliff durch einen Ast, Ausschnitt, zeigt die Anwachslamellen des Basiskörpers.
Cross section across bar, detail with basal plate showing arrangement of growth lamellae.

Erklärungen zur Tafel 15

Basiskörper Basal plate

- Fig. 1-2 : *Palmatolepis perlobata* ULRICH & BASSLER, 1926
Oberdevon, Maple Mill Shale, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 3.

1. Querschliff in Nähe der Basalgrube. Die Kanälchen im Basiskörper sind offen oder auch durch sekundäre Ablagerungen teilweise oder ganz zugesetzt. UB 299, 170×.

Cross section near the pit, some canalules in basal plate are open, others partly or entirely closed by accretion from inside.

2. Querschliff durch die Erstanlage. Die Lamellen des Basiskörpers sind am Anfang geschlossen, in späteren Stadien unten geöffnet. UB 300, 220×. (vergl. Text-Abb. 3, 10C, 14F)

Lamellae of basal plate are closed at lower limit at first stages, later scleritization is limited to the sides.

Fig. 3 : *Spathognathodus primus* (BRANSON & MEHL, 1933)

Silur, Beyrichienkalk (err.), Berlin-Spandau. Probe 1285, UB 301, 240×. (vergl. Text-Abb. 14E).

Querschliff durch die Erstanlage zeigt den Basiskörper mit zwei Richtungen bevorzugten Wachstums.

Cross section across initial stage shows basal plate developing in two directions of prominent growth.

Fig. 4 : *Neogondolella navicula* (HUCKRIEDE, 1958)

Obertrias, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 6. UB 302, 380×.

Querschliff durch die Mitte der Plattform. Die Lamellen des Basiskörpers divergieren nach unten. Die zentrale Zone ist durch eine sekundäre Kielspalte überprägt.

Cross section across center of platform. Lamellae of basal plate diverge below. The center is altered by a secondary fissure.

Erklärungen zur Tafel 16

Stereoscan-Photos der Anwachslamellen am Übergang
Conodont-Basiskörper

Stereoscan photographs of growth lamellae at the
transition conodont proper - basal plate

Fig. 1 : *Drepanodus arcuatus* PANDER, 1856

Ordovizium (err.), Berlin. UB 303, 430×.

Innenseite der Basalhöhle, zeigt die dicht stehenden, konzentrischen Anwachslamellen.

Inner view of basal cavity showing closely spaced, concentric growth lamellae.

Fig. 2 : *Palmatolepis subrecta* MILLER & YOUNGQUIST, 1947

Oberdevon Ið, Kellwasserkalk, Kuschert bei Blintrop, Bl. Plettenberg. Probe 305, UB 304, 370×.

Ausschnitt von oben, zeigt rechts oben das feste Blatt, links davon Teile der Plattform. Der Innenlobus ist ausgebrochen, so daß der darunterliegende Basiskörper mit Anwachsstreifen und Kielstruktur sichtbar ist.

Detail of upper view. On the right side, the blade and, further left, portions of platform. The inner lobe was broken away, below the growth lamellae of basal plate and structure of keel can be seen.

Fig. 3-4 : „*Distacodus*“ sp.

Silur, *eosteinhorrensis*-Zone, Cellon, Karnische Alpen. Probe W 546, 430×.

3. Ausschnitt aus der Basalhöhle, zeigt die Enden der Anwachslamellen. UB 305.
Detail of inner side of basal cavity showing edges of growth lamellae.
4. Haftfläche des Basiskörpers eines ähnlichen Exemplares mit erkennbaren Anwachslamellen. UB 306.
Upper limit of basal plate of a similar specimen with growth lamellae.

Erklärungen zur Tafel 17

Stereoscan-Photos, Längenwachstum, Kanälchen im Basiskörper
Stereoscan photographs, growth of length, canalules in basal plate

Fig. 1-2 : *Pygodus anserinus* LAMONT & LINDSTRÖM, 1957

1. Ordovizium, unterer *raniceps*-Kalk, Hälludden, Öland. Probe 1092, UB 307, 720×.
Ausschnitt aus der Unterseite, zeigt die sich weit dachziegelartig überlagernden Anwachslamellen.
Detail of lower view showing shingle-like arrangement of growth lamellae.
2. Mittelordovizium (err.), Berlin-Zehlendorf. Probe 70, UB 308, 140×.
Ähnliches Exemplar in analoger Orientierung von oben, zeigt die Mikroskulptur (besonders am Ende links).
Similar specimen in same orientation. Upper view showing microsculpture (particularly near left rim).

Fig. 3 : *Palmatolepis perlobata* ULRICH & BASSLER, 1926

Oberdevon, Maple Mill Shale, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 3. UB 309.

- a) Ausschnitt der Zone des stärksten Wachstums des Basiskörpers, zeigt die Öffnungen mehrerer Kanälchen, 150×.
- b) Detail, zeigt den gerundeten Rand einer Öffnung, 780×.
- a) Detail of zone of most prominent growth of basal plate. Showing openings of several canalules.
- b) Detail shows the rounded edge of an opening.

Erklärungen zur Tafel 18

Basiskörper, Übergänge der Lamellen, Kanälchen,
weiße Substanz, sekundäre Spalten
Basal plate, transition of lamellae, canalules,
white matter, secondary clefts

Fig. 1-2 : *Polygnathus tuberculatus* HINDE, 1879

Oberdevon I, Genesee, North Evans, Erie Co., New York. Probe 542, UB 310-311, 460×. (vergl. auch Taf. 19, Fig. 2).

Querschliffe, Ausschnitte. Die Anwachslamellen gehen konkordant vom Conodonten in den Basiskörper über.

Cross sections, details. The growth lamellae concordantly trespass from the conodont proper into the basal plate.

Fig. 3 : *Palmatolepis perlobata* ULRICH & BASSLER, 1926

Oberdevon, Maple Mill Shale. Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 3. UB 312, 160×. (vergl. Text-Abb. 15).

Querschliff zeigt den Basiskörper mit Kanälchen.

Cross section. Basal plate shows canalules.

Fig. 4 : *Palmatolepis hassi* MÜLLER & MÜLLER, 1957

Oberdevon I, Independence Schichten, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 2, UB 313, 280×.

Längsschliff durch den Innenlobus, zeigt einen rudimentären Nebenkiel, weiße Substanz im Basiskörper (sekundäre Resorption?) und eine sekundär entstandene Spalte zwischen Conodonten und Basiskörper.

Longitudinal section crossing the inner lobe. The structure shows a rudimentary secondary keel, white matter in basal plate (due to resorption?) and a cleft between conodont and basal plate which was secondarily formed.

Erklärungen zur Tafel 19

Basiskörper, Resorption

Basal plate, resorption

Fig. 1 : *Cordylodus oklahomensis* MÜLLER, 1959

Tremadoc, Deadwood Schichten, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 7, Fig. 3. UB 314.

a) Längsschliff durch die Erstanlage, zeigt im Zähnchen vertikal verlaufende Zonen weißer Substanz, 140×.

b) Detail des Basiskörpers, zeigt von den Lamellen umwachsene kugelige Absonderungen. 750×. (vergl. Text-Abb. 16)

a) Longitudinal section across initial stage, showing straight zones of white matter in main denticle.

b) Detail of basal plate showing spheres which have been overgrown by the lamellae.

Fig. 2 : *Polygnathus tuberculatus* HINDE, 1879

Gleiches Exemplar wie Taf. 18, Fig. 1.

Querschliff durch die Erstanlage mit Basalgrube und anhängendem Basiskörper. In der Mitte des Conodonten ist die Resorption einer breiten Zone von weißer Substanz erkennbar. 400×.

Cross section across initial stage with pit and attached basal plate. In center of conodont resorption of a wide zone with white matter can be observed.

Erklärungen zur Tafel 20**Resorption, Verheilung
Resorption, healing**

- Fig. 1 : *Drepanodus subarcuatus* FURNISH, 1938
Ordovizium (err.), Berlin-Zehlendorf. Probe 63, UB 315, 420×. (vergl. Text-Abb. 18 A)
Längsschliff durch eine Regenerationszone.
Longitudinal section across a zone with regeneration.
- Fig. 2 : *Scolopodus rex* LINDSTROM, 1955
Tremadoc, Ottenby, Öland, Schweden. Probe 5011, UB 316.
Längsschliff.
a) Ausschnitt mit der 3. und 4. Regeneration, 430×.
b) Teil der Spitze mit 4 Regenerationen, 170×.
(vergl. Text-Abb. 17 A).
Longitudinal section
a) Detail showing the third and fourth regeneration.
b) Detail of tip with four regeneration zones.
- Fig. 3 : *Neoprioniodus* sp.
Unterkarbon, (Mississippian), Wassonville fm. Daytonville, Iowa. Probe 675, UB 317, 310×. (vergl. Text-Abb. 18 B).
Längsschliff durch eine Regenerationszone im Hauptzahn.
Longitudinal section across regeneration in main denticle.
- Fig. 4 : *Acodina* sp.
Oberdevon, Maple Mill Shale, Fundpunkt und Fundschicht wie Taf. 2, Fig. 3. UB 318, 170×. (vergl. Text-Abb. 20).
Längsschliff durch ein gebrochenes Stück, zeigt eine Verheilung.
Longitudinal section across a broken specimen showing healing.

Erklärungen zur Tafel 21**Basalhöhle, Resorption, Versteifungsstrukturen,
Basiskörper bei *Idiognathodus*.
Basal cavity, resorption, reinforcement structures,
basal plate of *Idiognathodus*.**

- Fig. 1 : *Idiognathodus magnificus* STAUFFER & PLUMMER, 1932
Oberkarbon, Desmoinesian, T 73 N; R 19 W, Monroe County, Iowa. Probe 531, UB 319, 140×. (vergl. Text-Abb. 8 B, 9 B, 17 C).
Querschliff durch die Mitte der Plattform, zeigt die Basalhöhle, Resorptionen der Krone und Gitterstrukturen (links oben).
Cross section across center of platform showing basal cavity, resorption of upper surface and cancellate reinforcement structures.
- Fig. 2 : *Idiognathodus* sp.
Oberkarbon, Desmoinesian, T6N, R3E, Fulton Co., Illinois. Probe 614, UB 320, 530×.

Querschliff durch die Mitte der Plattform, Ausschnitt. Zeigt die unterschiedliche Dicke der Lamellen vor und nach einer Resorption.

Cross section across center of platform. Detail showing the difference in width of growth lamellae before and after resorption.

Fig. 3 : *Idiognathodus* sp.

Oberkarbon, Desmoinesian. Fundpunkt und Schicht wie Fig. 1. Probe 605, UB 321, 670 $\times$.

Ausschnitt aus einem Querschliff durch die Mitte der Plattform. Hier ist ein sehr dünner Basiskörper erhalten, dessen Lamellen (L) unten offen zu sein scheinen.

Detail of cross section across center of platform. A very thin basal plate is preserved. The lamellae (L) seem to be open at the lower limit.

Fig. 4 : *Gnathodus punctatus* (COOPER, 1939)

Unterkarbon, Chappel Limestone, Texas. UB 322, 460 $\times$.

Querschliff, zeigt Resorption des Randes der Plattform.

Cross section showing resorption at the side rim of platform.

Erklärungen zur Tafel 22

Entwicklung der Skulptur, Resorption Development of sculpture, resorption

Fig. 1 : *Idiognathodus magnificus* STAUFFER & PLUMMER, 1932

Oberkarbon, Desmoinesian. Fundpunkt und Schicht wie Taf. 21, Fig. 1. UB 323, 430 $\times$.

Längsschliff durch die Plattform, Ausschnitt, zeigt Ausfüllungen oder Umkristallisationen (?) in den Anwachslamellen und die Entwicklung der Skulptur. Longitudinal section across platform, detail showing filled cavities or recrystallisation (?) in the growth lamellae and the development of sculpture.

Fig. 2 : *Polylophodonta acuta* THOMAS, 1949

Gleiches Stück wie Taf. 2, Fig. 5, 150 $\times$.

Querschliff durch die Erstanlage, zeigt das anisometrische Wachstum der Skulptur. Cross section across initial stage showing anisometric growth of sculpture.

Fig. 3 : *Polygnathus* sp. [= *Palmatolepis? irregularis* THOMAS, 1949] Gleiches Stück wie Taf. 2, Fig. 3.

a) Querschliff durch die Erstanlage, zeigt die Entwicklung der Breite, 140 $\times$.

b) Ausschnitt zeigt Resorption am Rande der Plattform mit nachfolgender Regeneration, 400 $\times$.

a) Cross section across initial stage, showing development of width.

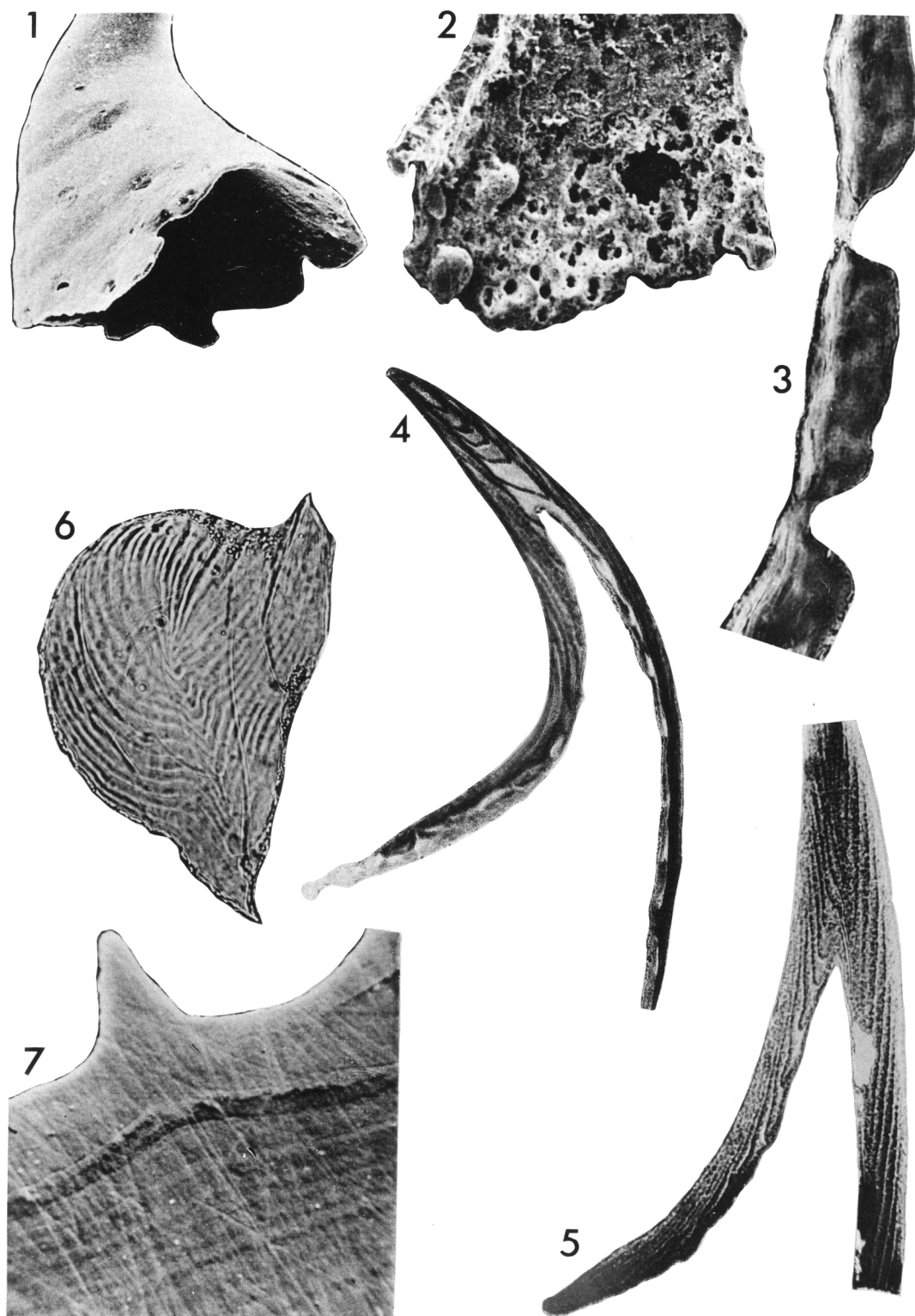
b) Detail showing resorption at the outer rim, and subsequent regeneration.

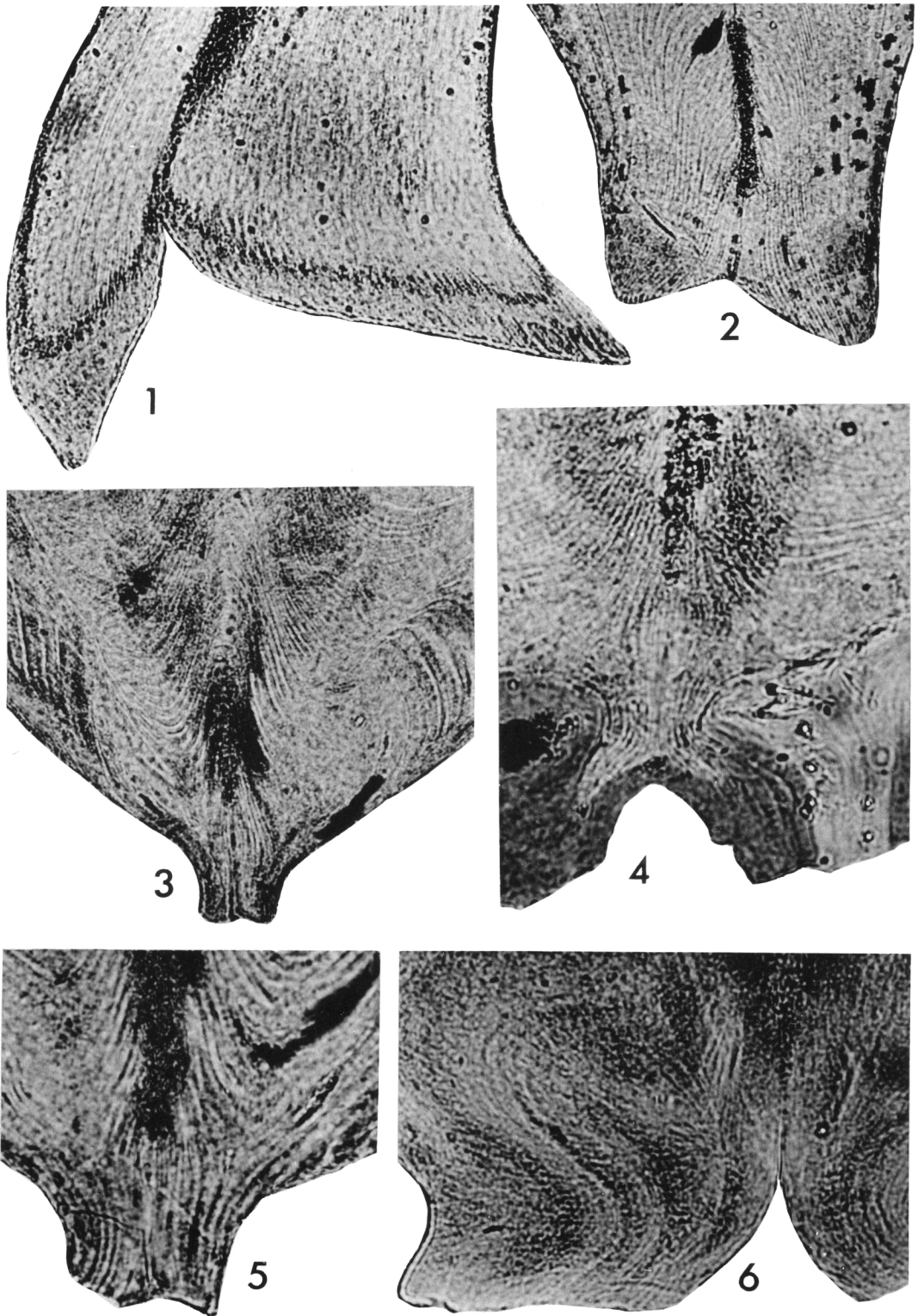
Fig. 4 : *Polygnathus angustidiscus* YOUNGQUIST, 1945

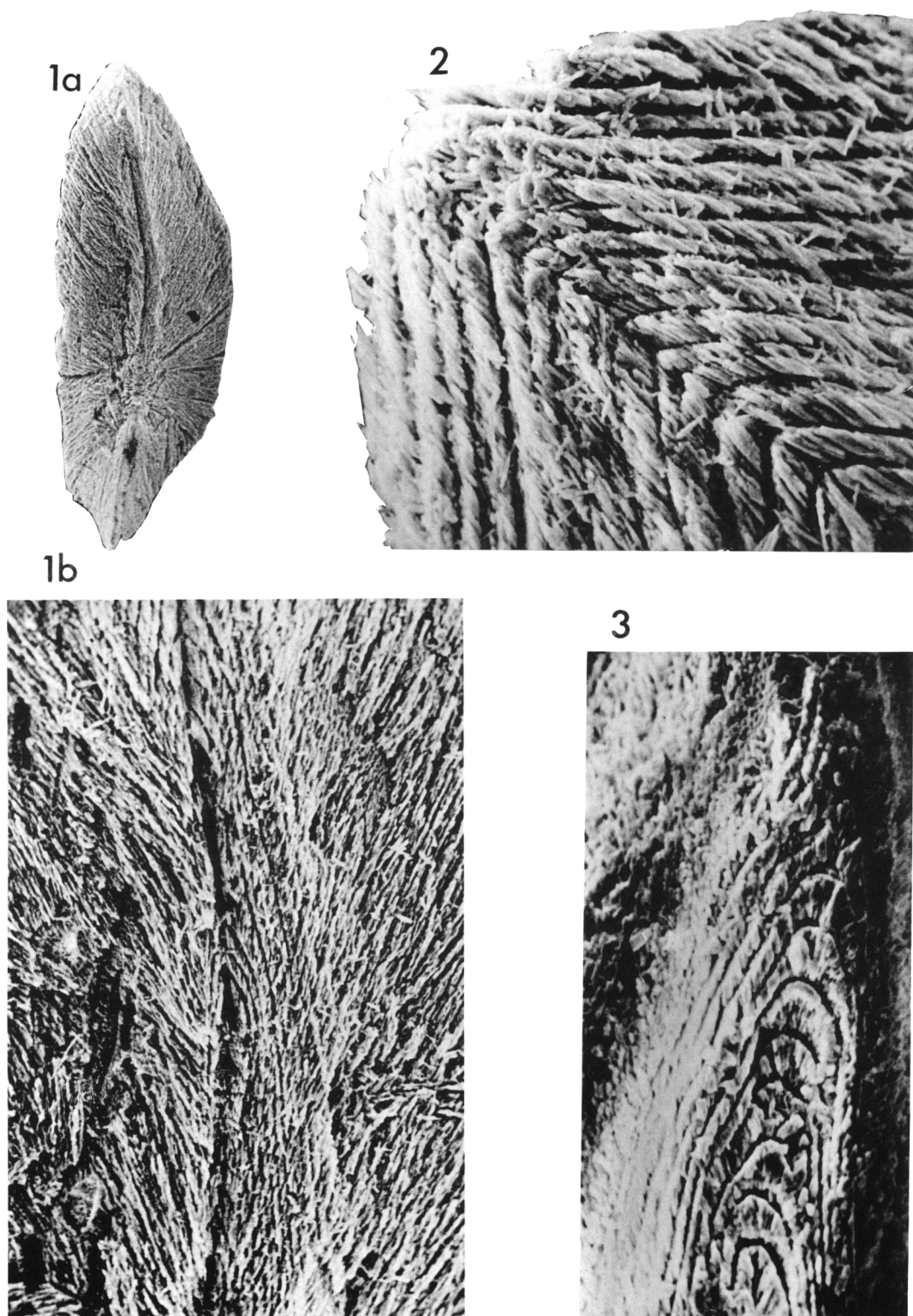
Oberdevon, Independence Schichten, Fundpunkt und Schicht wie Taf. 2, Fig. 2. UB 324, 270 $\times$. (vergl. Text-Abb. 17B).

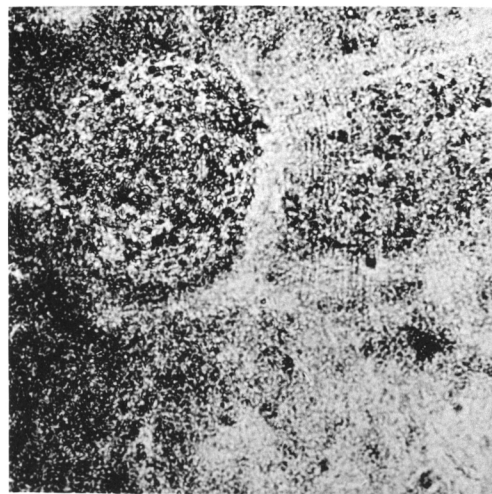
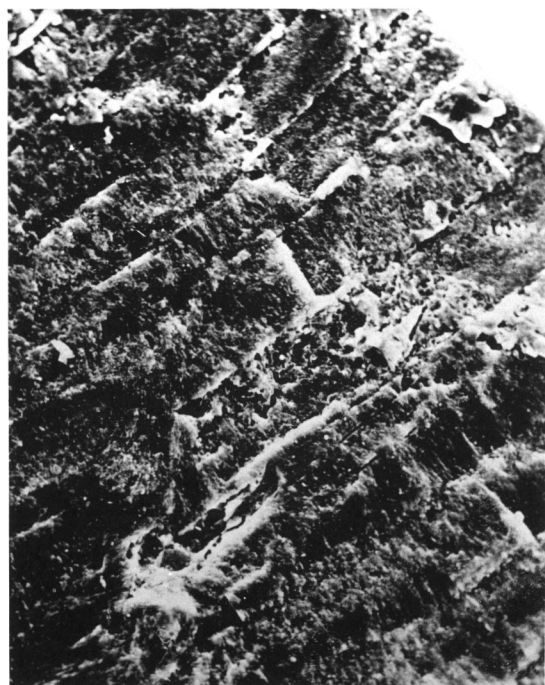
Querschliff durch die Erstanlage, mit Basalgrube, zeigt eine besonders stark ausgebildete Resorptionszone.

Cross section across initial stage showing particularly prominent zone of resorption.





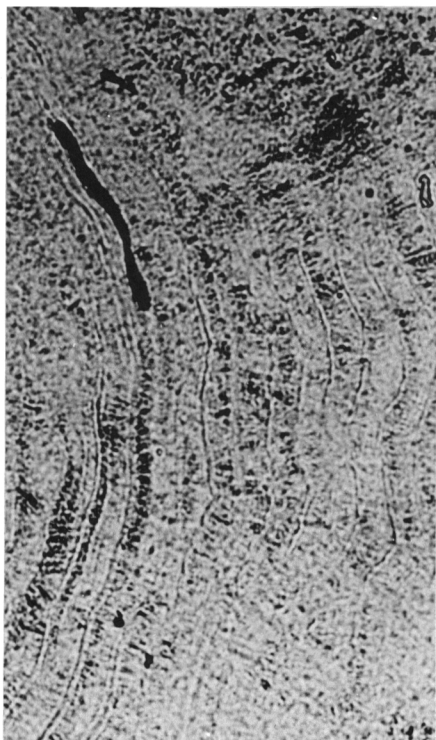




2

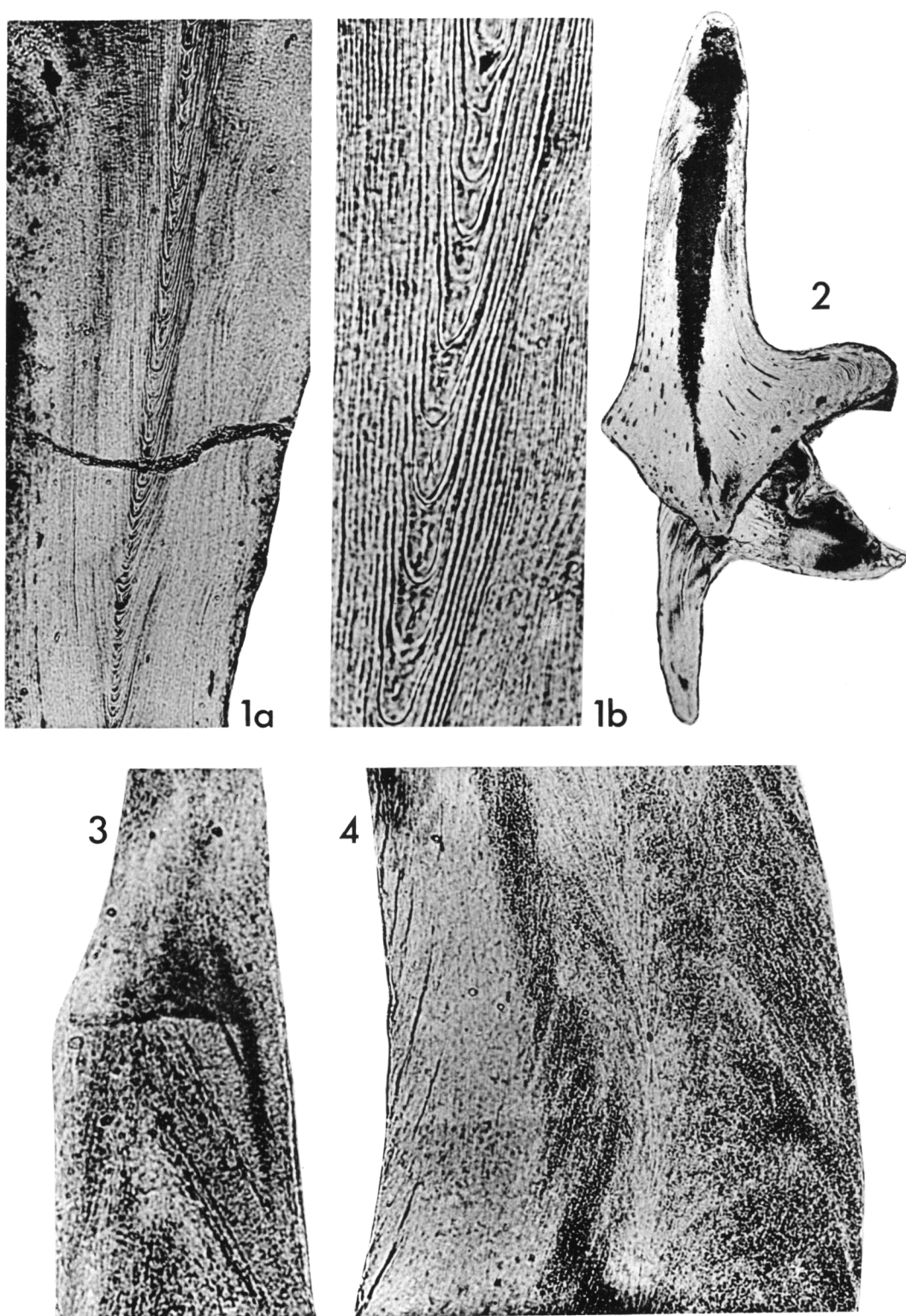
1

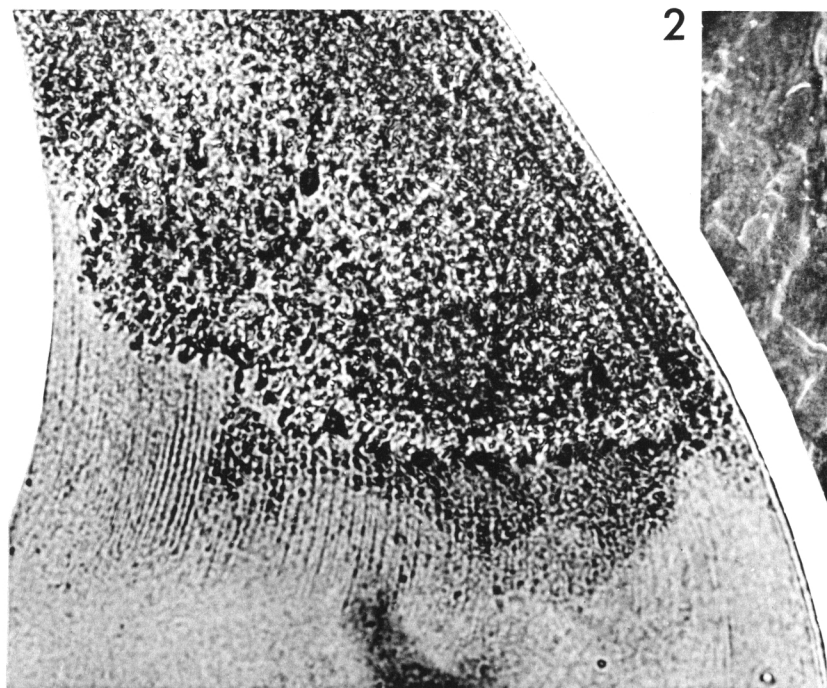
4



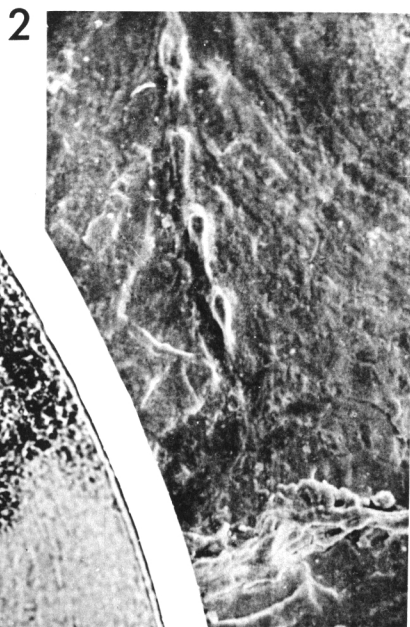
3



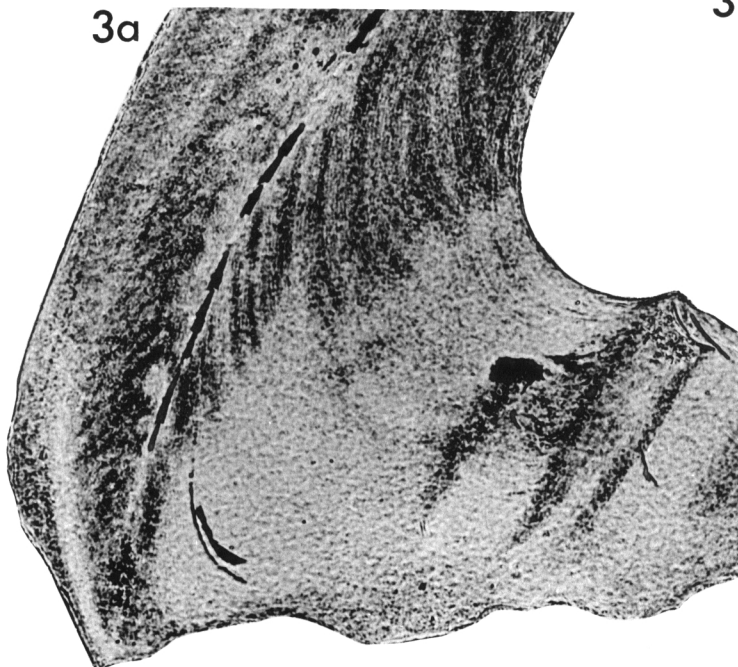




1



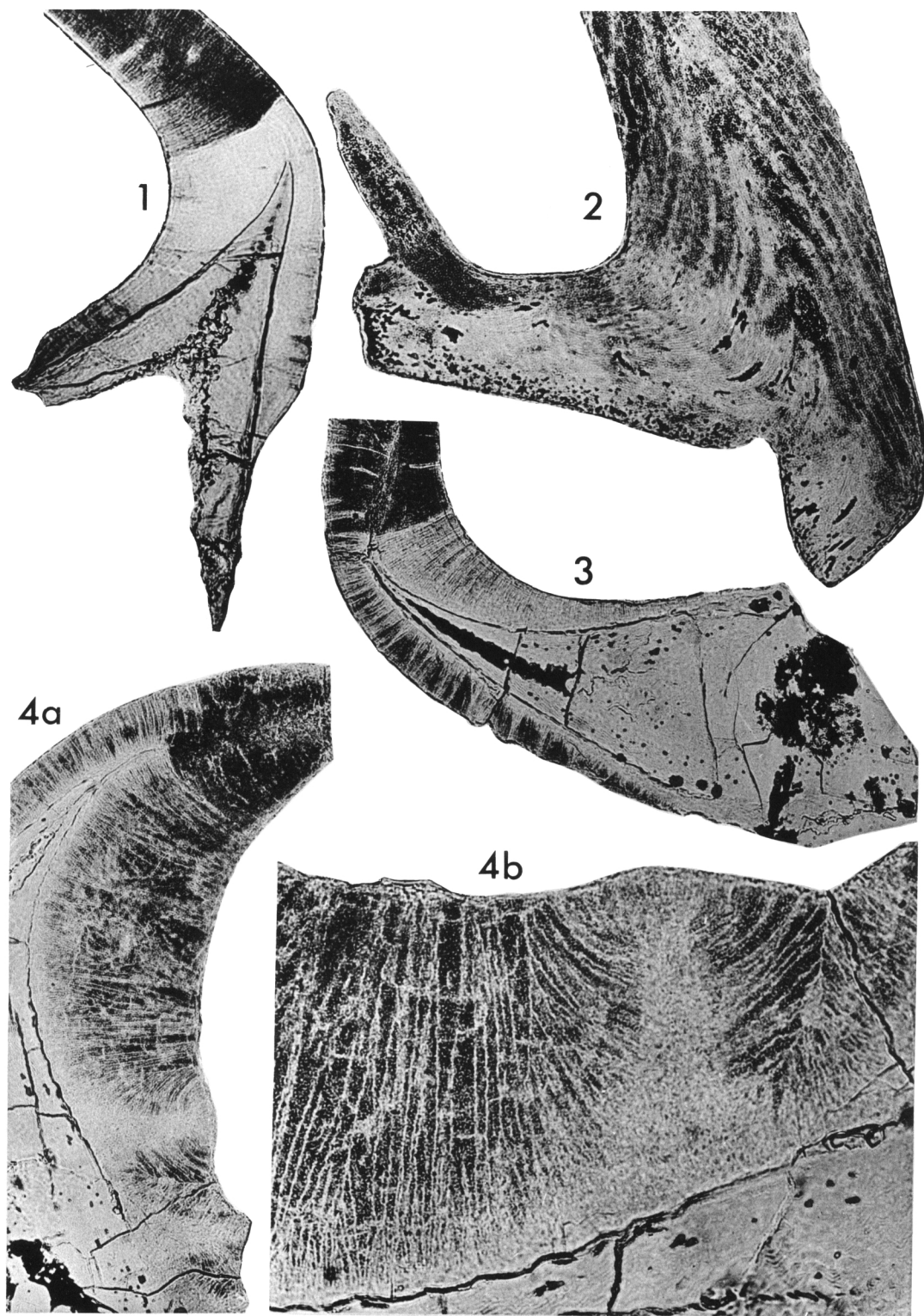
2

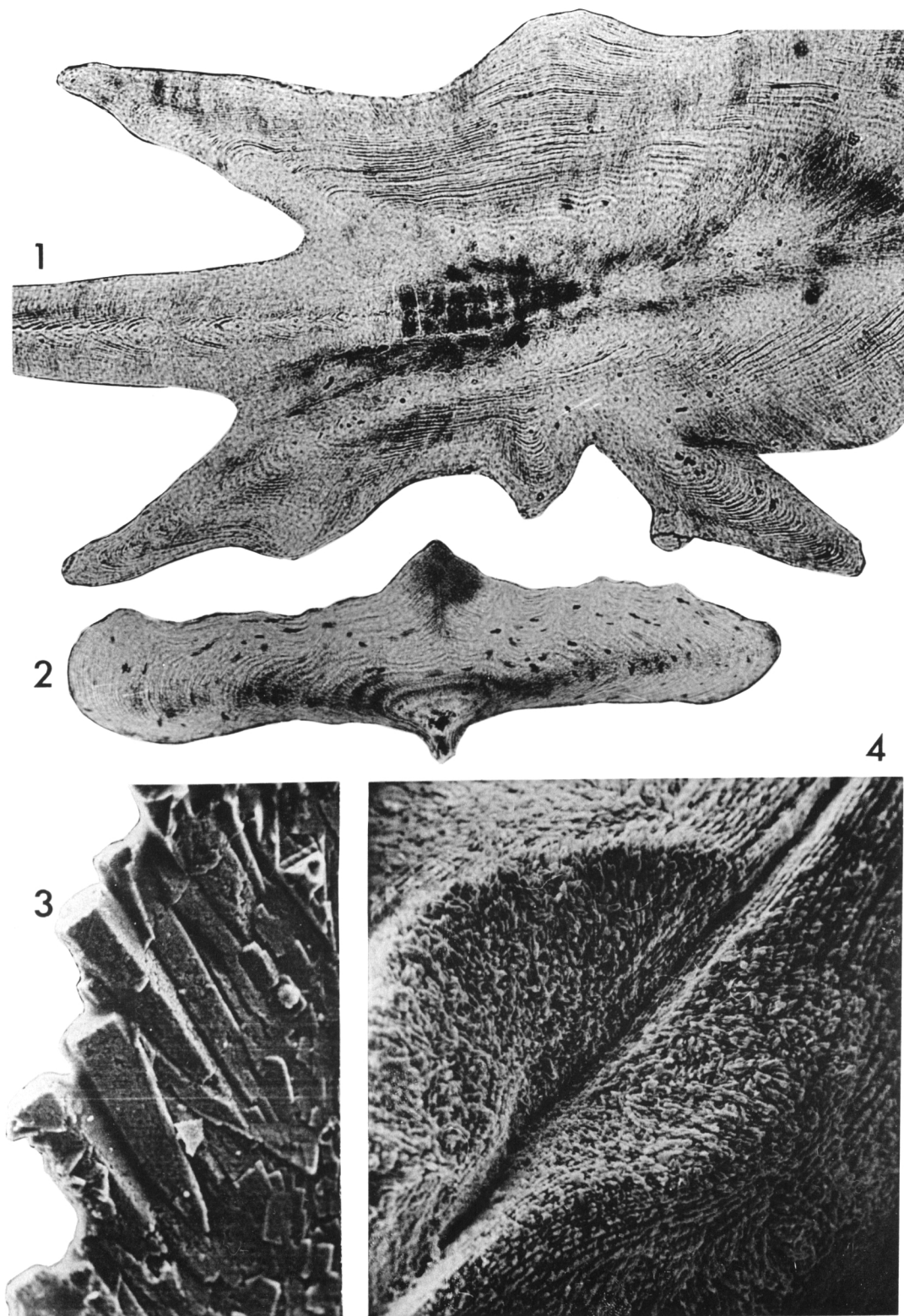


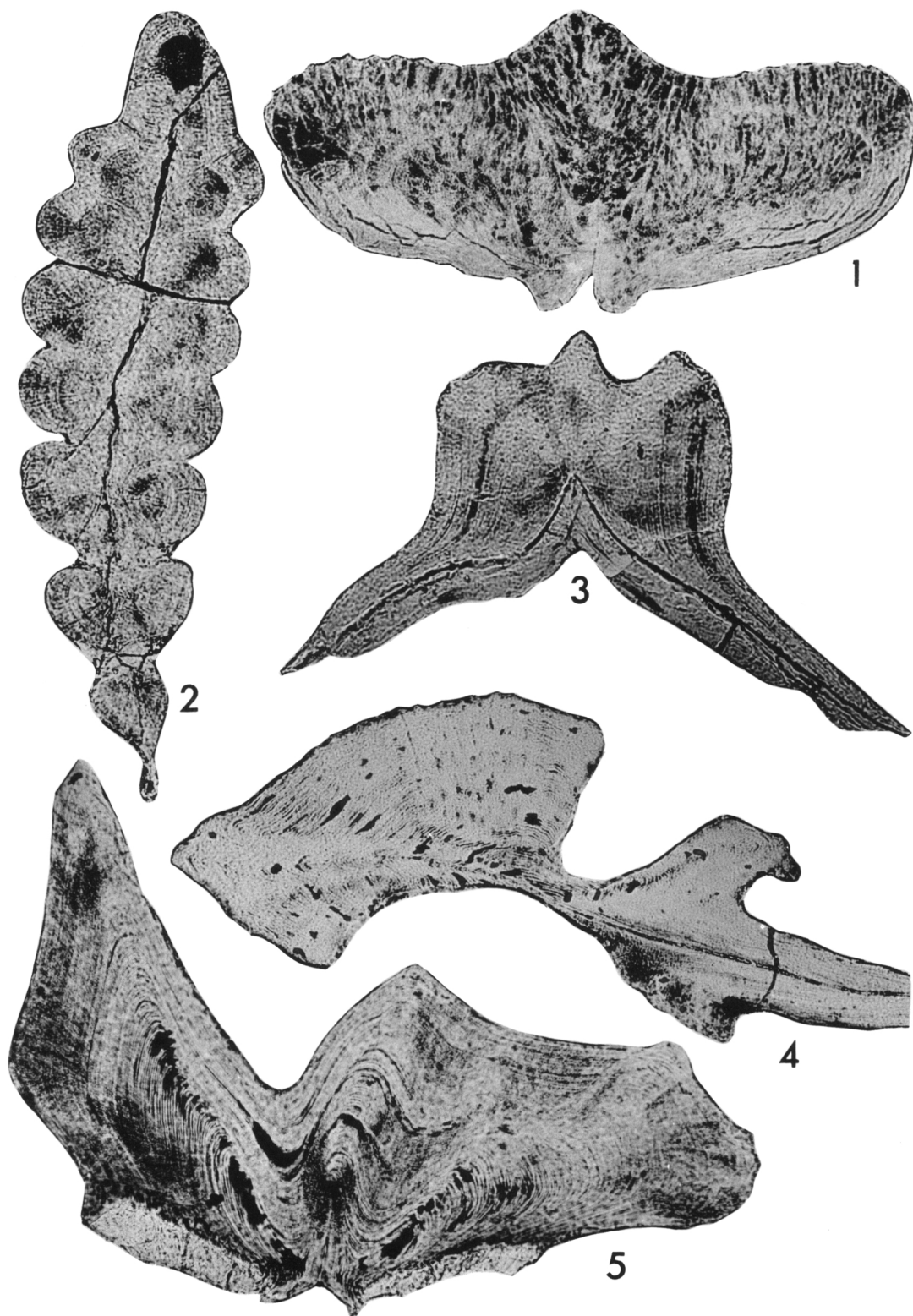
3a

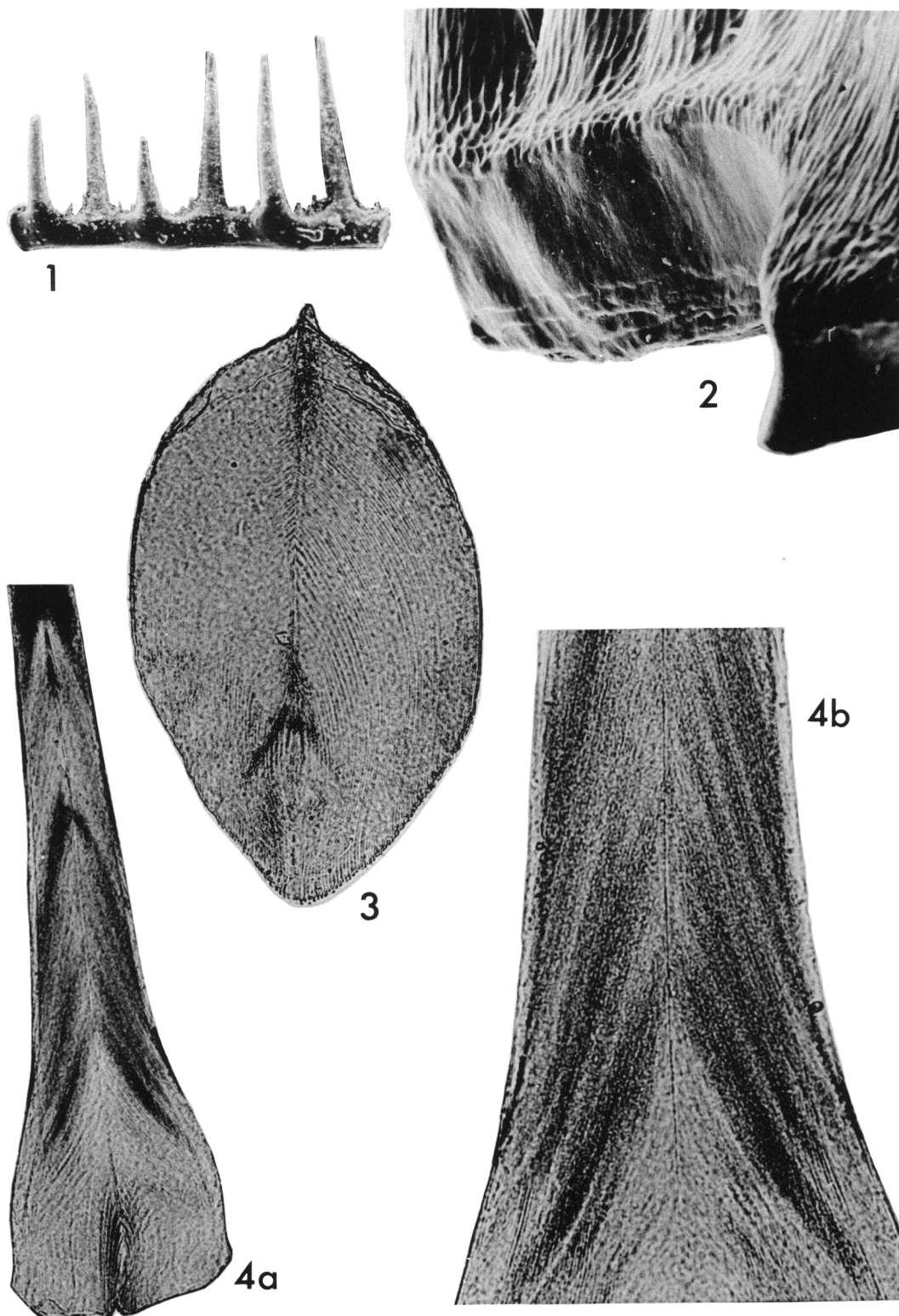


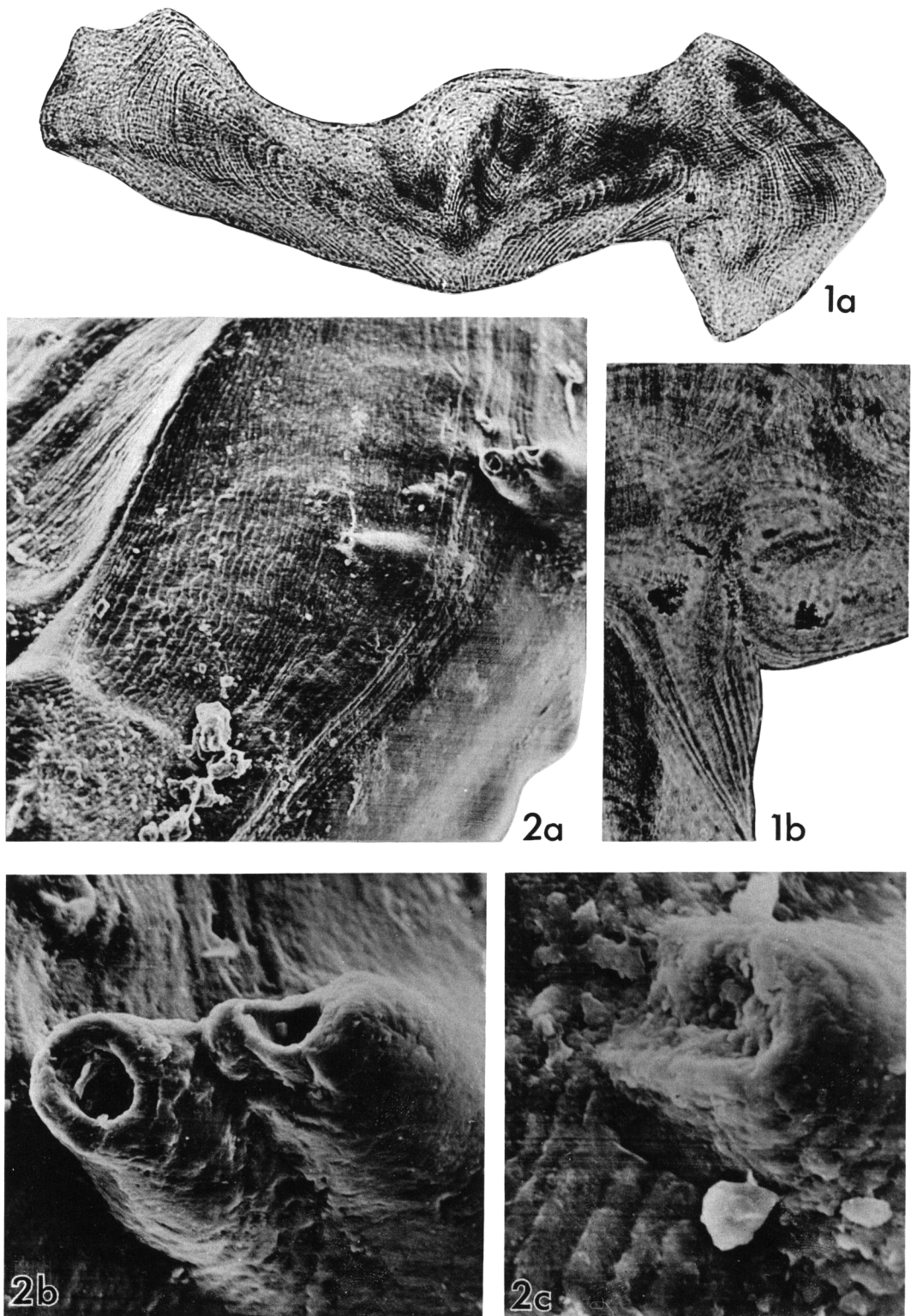
3b

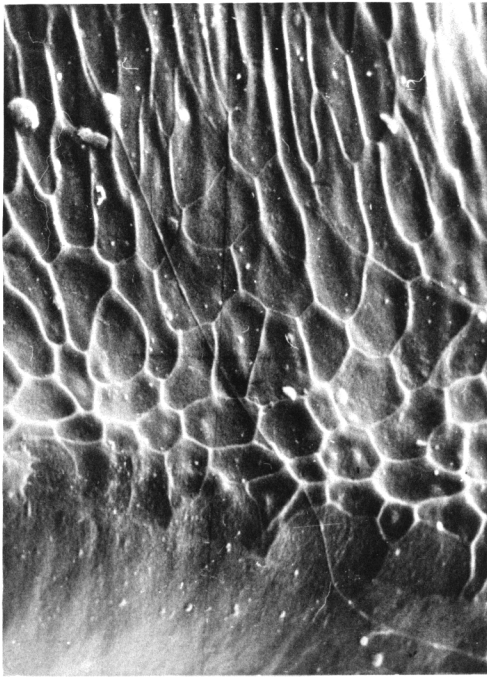




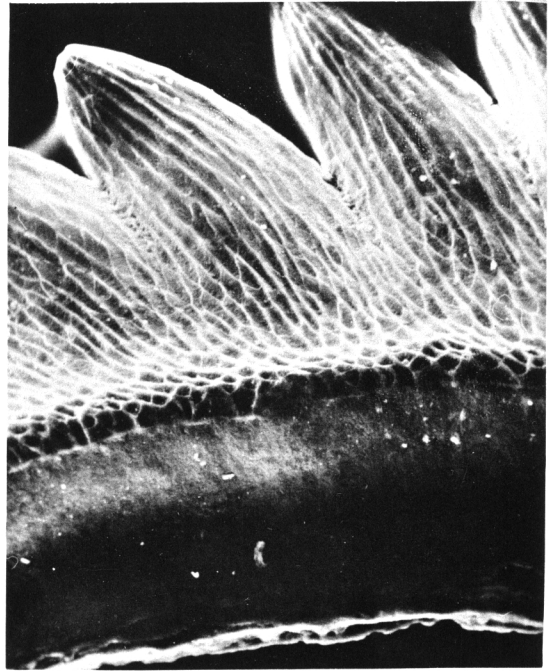






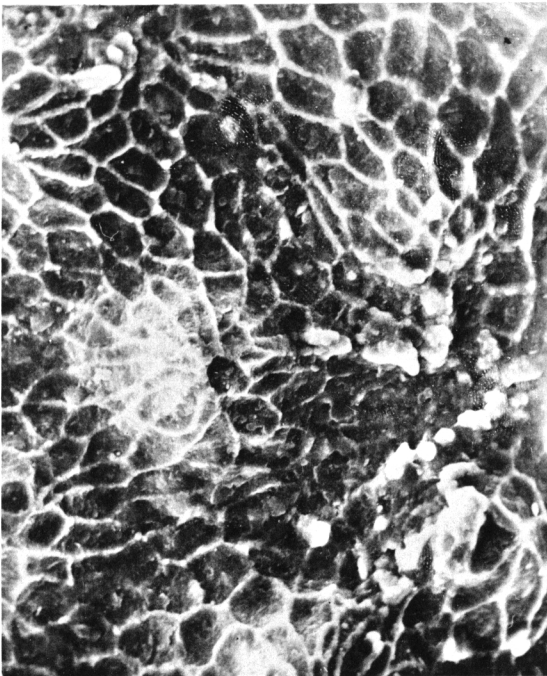


1a

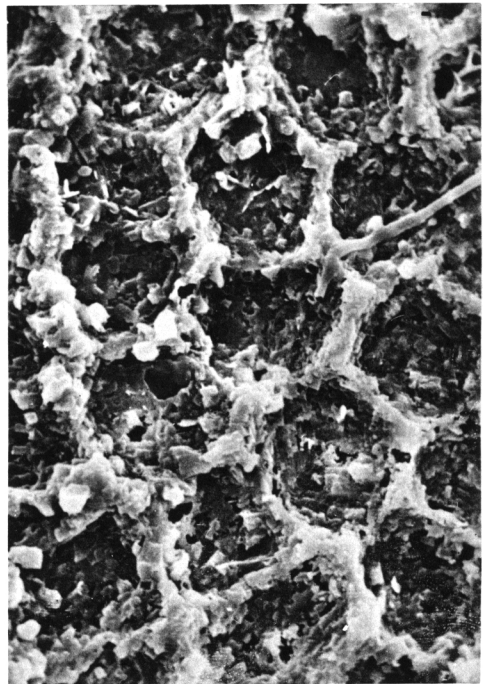


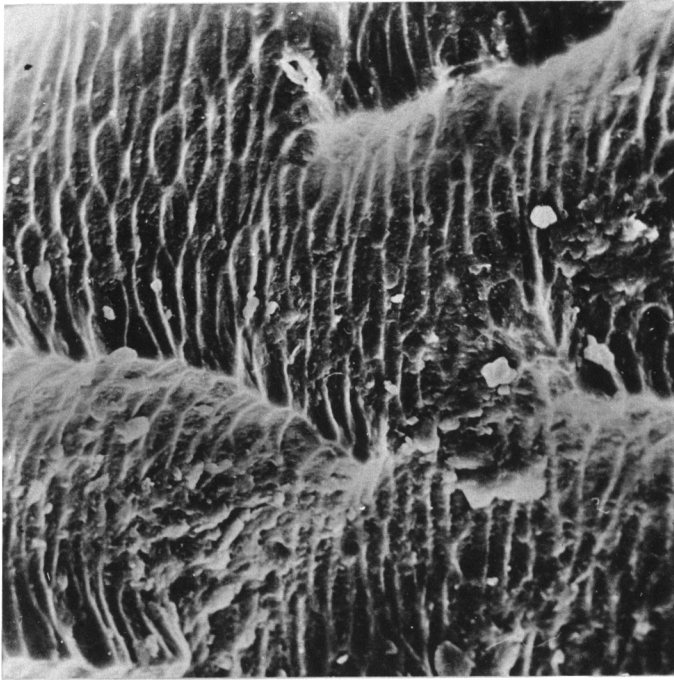
1b

2



3



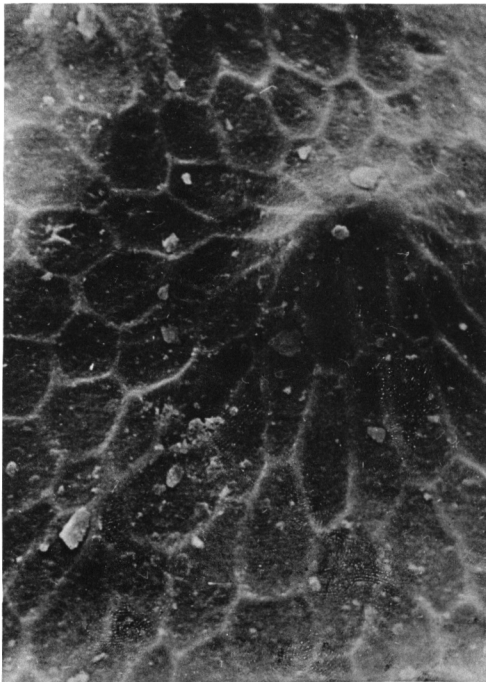


1

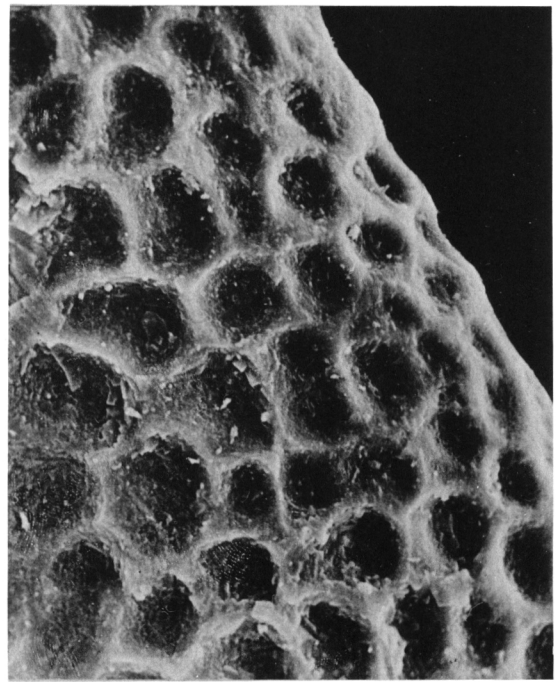


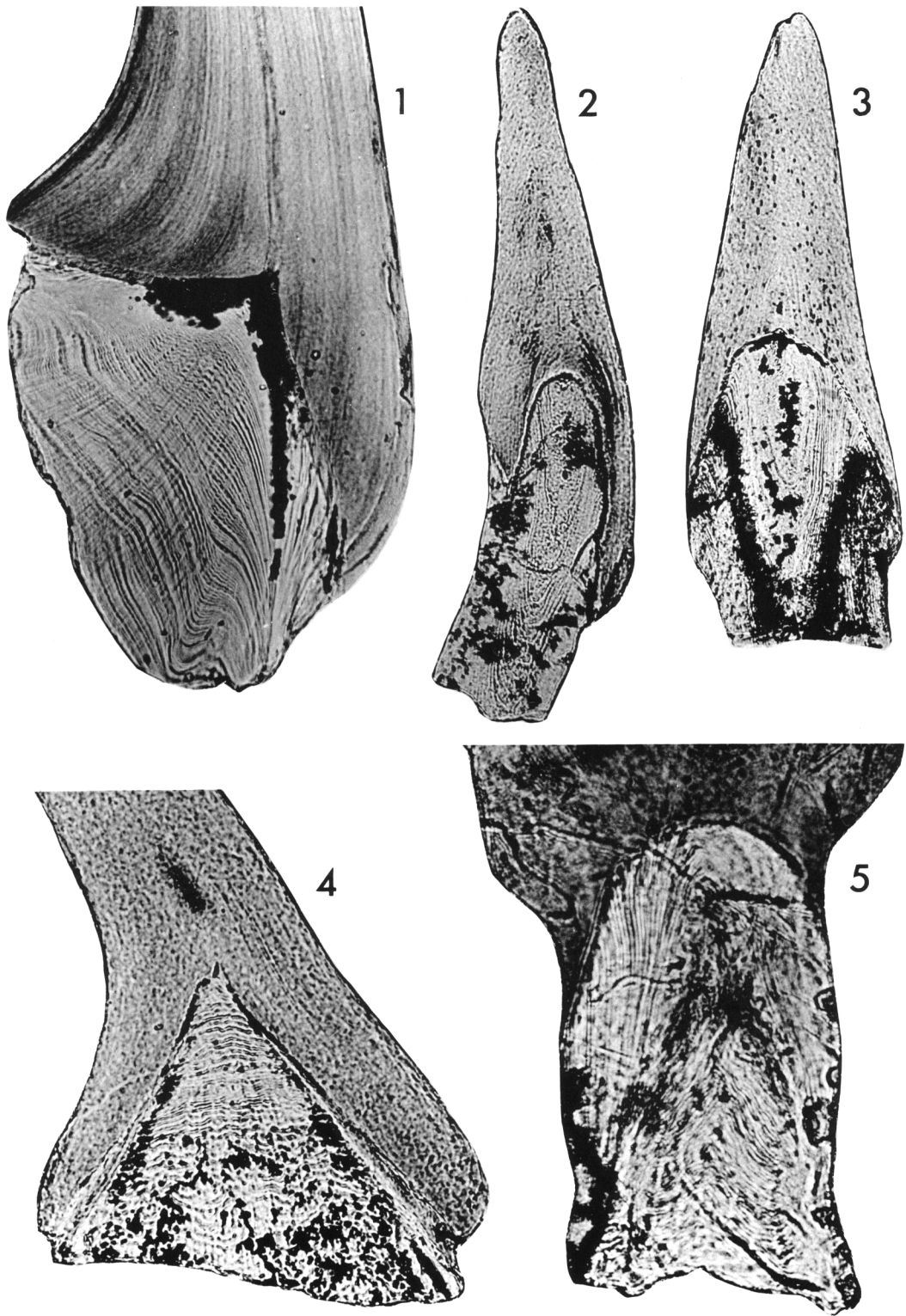
2

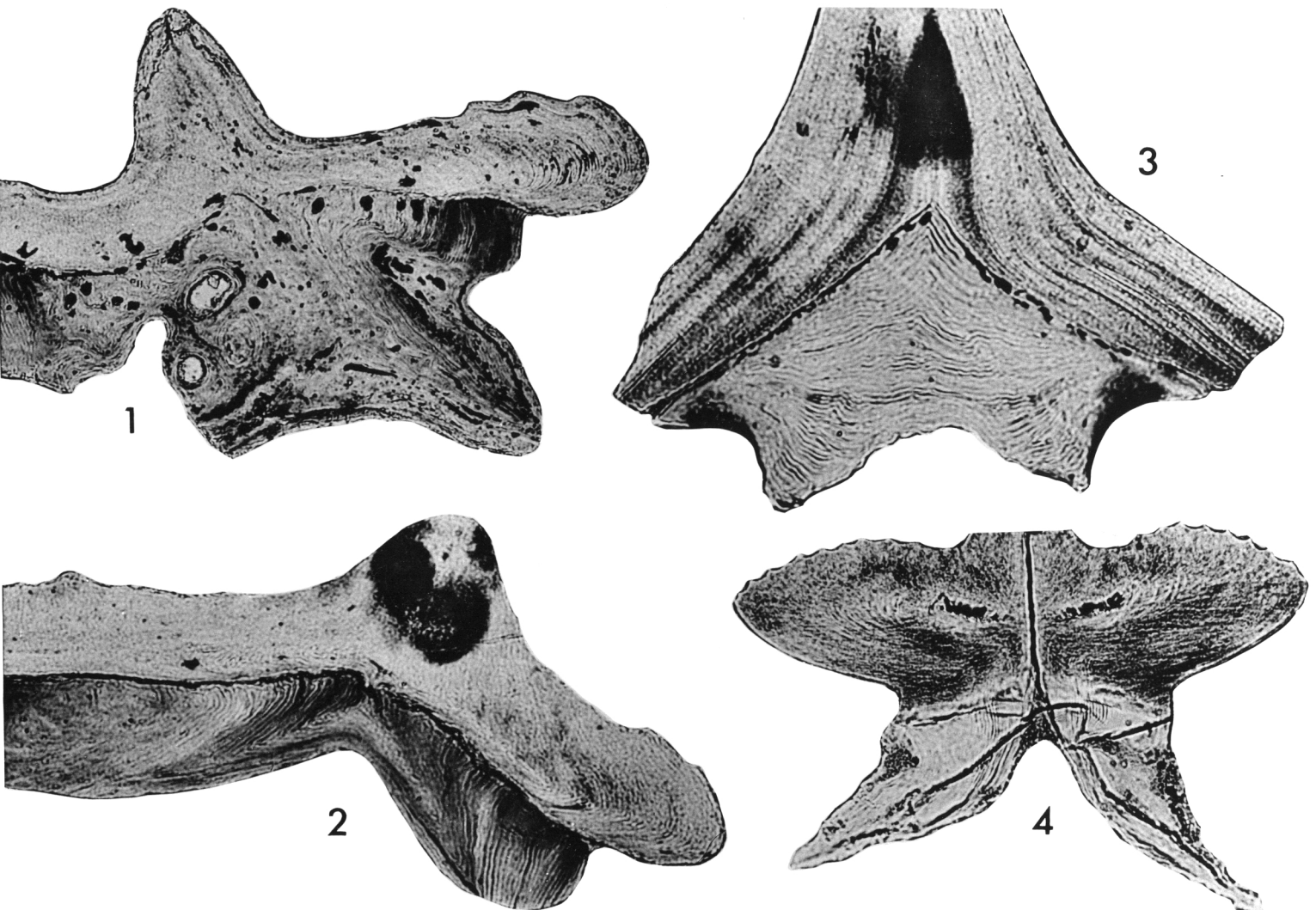
3

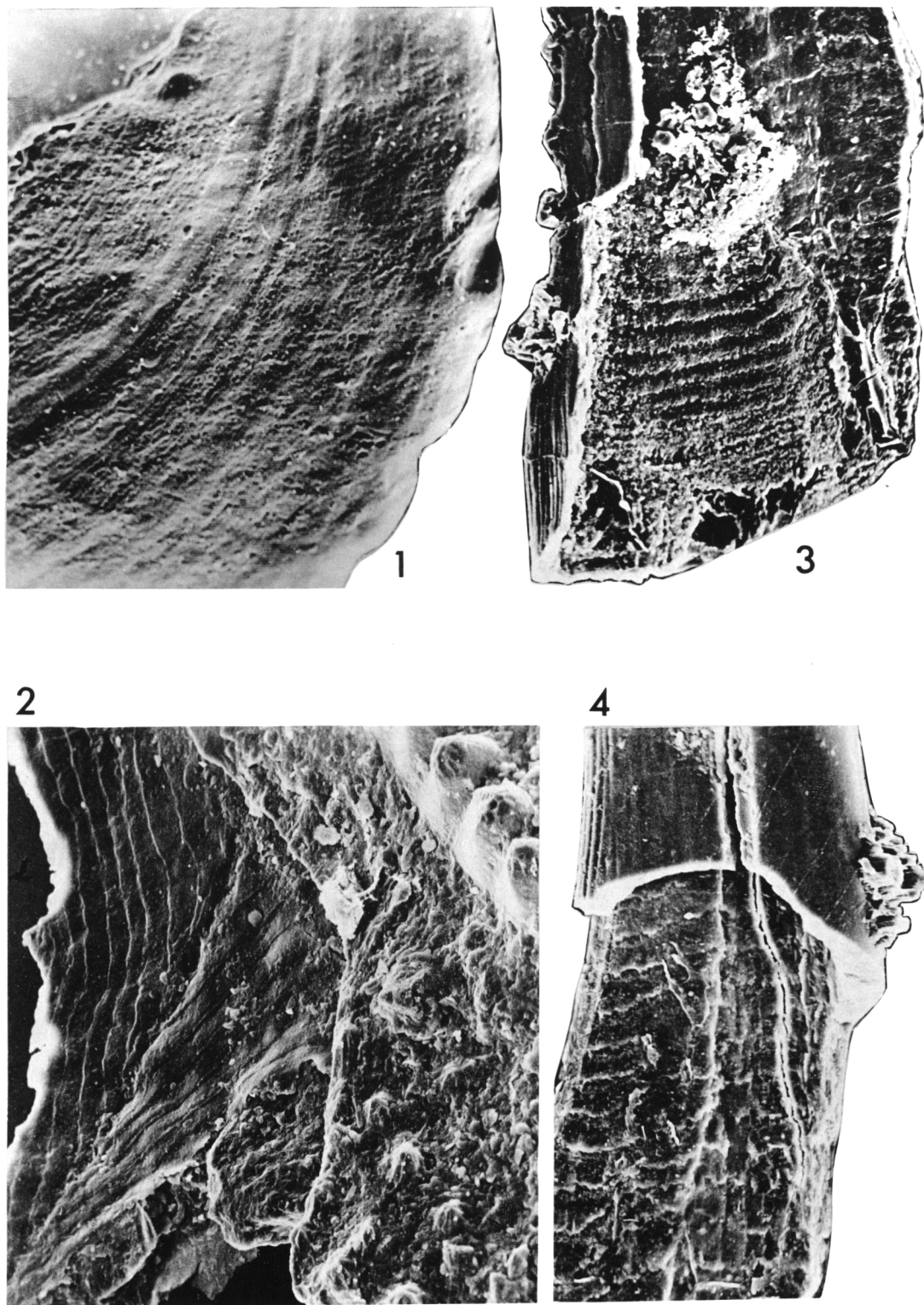


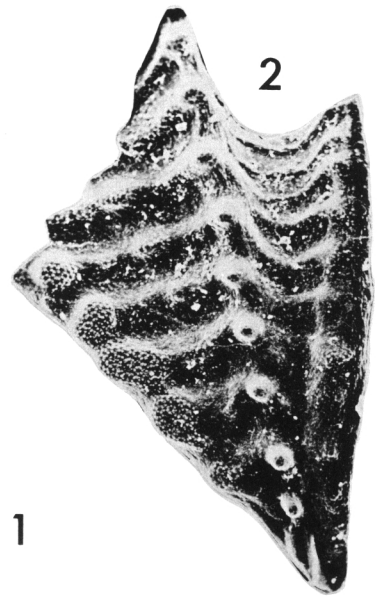
4







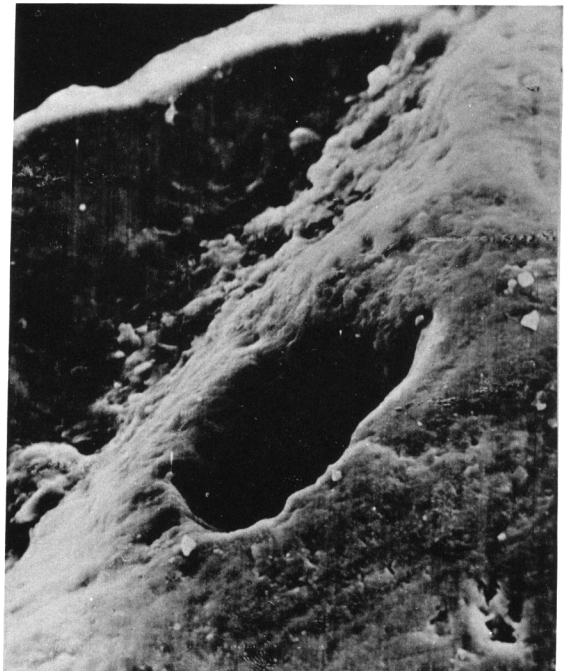


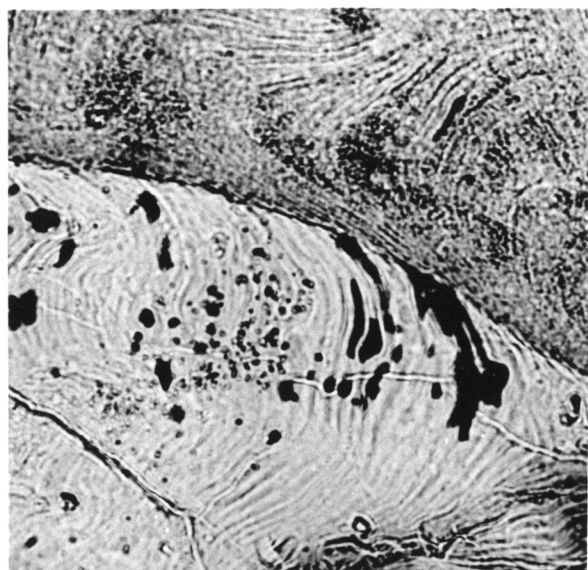


3a

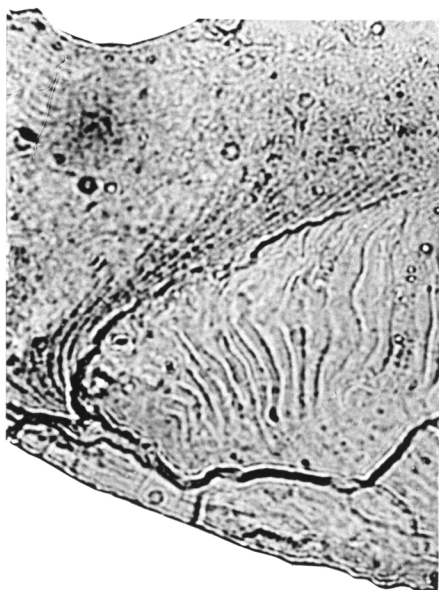


3b

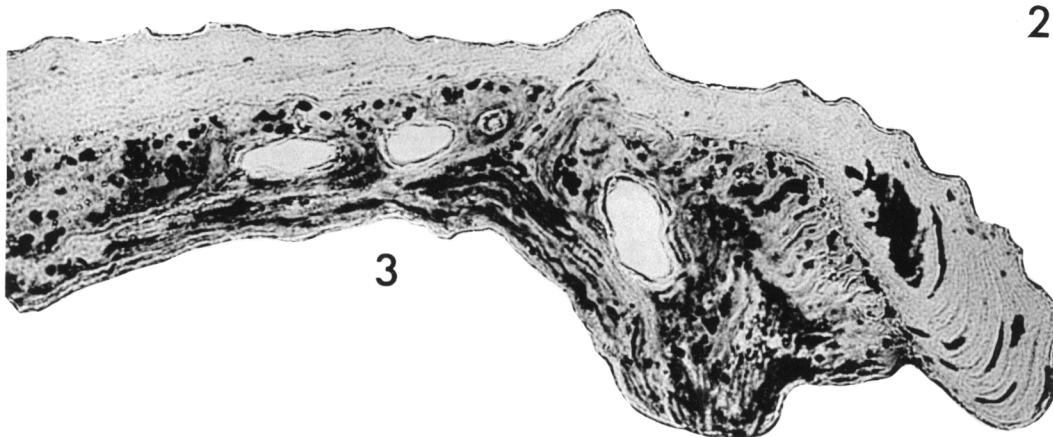




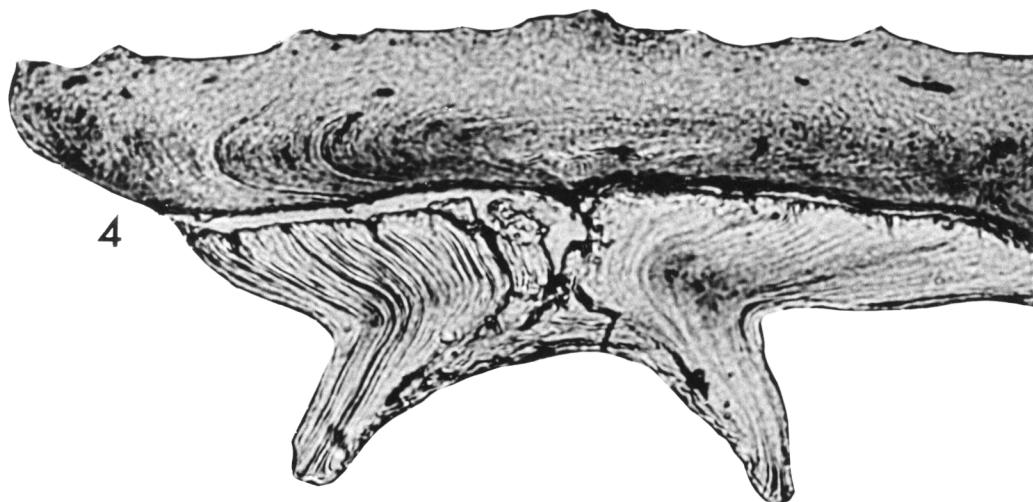
1



2



3



4

