

Size variation in conodonts in response to the Upper Kellwasser crisis (Upper Devonian of the Montagne Noire, France)

Catherine Girard and Sabrina Renaud

Abstract Study of conodonts indicates a decrease in their size in response to the Upper Kellwasser crisis. This result can be interpreted as a progenetic effect or a dwarfism, which may result from a decrease in surface-water productivity during this event. The maximum of size variability is different for the deep-water and the shallow-water genera and may indicate the maximum of environmental stress. Finally, a delay in the response of the deep-water genera to the event may explain their difficulties in re-colonizing the environment after the crisis.

Keywords: Upper Kellwasser, Conodonts, Size variations, Variability, Response to environmental stress.

Résumé Variations de la taille des conodontes de la Montagne Noire (France) face à la crise Kellwasser supérieur (Dévonien supérieur)

L'étude de la taille des conodontes a mis en évidence une baisse de taille, en réponse à la crise Kellwasser supérieur. Ce phénomène pourrait être interprétable comme un effet progénétique ou un nanisme qui résulterait de la baisse de productivité des eaux de surface, lors de cet événement. Le maximum de variabilité de la taille est décalé pour les genres d'eaux profondes et peu profondes et semble un marqueur du maximum de stress environnemental. Enfin, les genres d'eau profonde, très affectés par l'événement, montrent un délai dans leur réponse à la crise, qui pourrait expliquer leurs difficultés à recoloniser l'environnement.

Mots-clés : Kellwasser supérieur, Conodontes, Variations de la taille, Variabilité, Réponse à un stress environnemental.

Version
française
abrégée

1. INTRODUCTION

LA survie différentielle des espèces durant les épisodes d'extinction en masse soulève plusieurs questions, telles que l'influence du milieu de vie sur la probabilité de survie ou l'avantage que confère à certaines espèces leur stratégie de vie. Afin d'apporter des éléments de réponse à ces questions, nous avons mené une étude détaillée de la réponse des espèces aux perturbations de l'environnement, liées à un événement d'extinction en masse, le Kellwasser supérieur, et ce, sur une

coupe située dans la Montagne Noire. L'étude a été menée sur les conodontes, restes fossiles abondants, bien connus et qui présentent une évolution rapide durant cette période de temps (Ziegler et Sandberg, 1990). De plus, les conodontes sont dépendants de la profondeur de dépôt (Seddon et Sweet, 1971 ; Sandberg, 1976 ; Sandberg *et al.*, 1988). Ainsi, les genres fini-dévonien *Palmatolepis* et *Polygnathus* sont indicateurs de dépôt en eaux profondes (plus de 200 m), *Icriodus* caractérisant des dépôts en eaux peu profondes (environ

Note

présentée par
Yves Coppens.

remise le 28 décembre 1995,
acceptée après révision
le 6 mai 1996.

50 m). Afin de permettre une quantification de l'évolution des conodontes le long de cette coupe, deux estimateurs de la taille (aire et longueur maximale) des éléments ont été mesurés.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel

Les conodontes étudiés proviennent de la coupe inférieure de Coumiac dans la Montagne Noire (fig. 1). Cette coupe présente l'avantage de permettre un bon échantillonnage de part et d'autre, mais également pendant l'événement Kellwasser supérieur.

La majorité des espèces dévoniennes de conodontes sont basées sur des appareils composés de 7 éléments (Ziegler et Sandberg, 1990). Les éléments plates-formes, *Pa sensu* Sweet (1981), sont les mieux conservés et montrent l'évolution la plus rapide. Dans chaque niveau échantillonné, seuls les éléments *Pa* entiers et adultes ont donc été considérés. Les trois genres traversant la limite Frasnien/Famennien, *Polygnathus*, *Palmatolepis* et *Icriodus* ont été étudiés.

2. Méthode

Pour chaque élément, deux estimateurs de la taille, l'aire de la surface orale et sa longueur maximale (ML), ont été mesurés automatiquement grâce à un analyseur d'image. Les effectifs sont présentés dans le tableau I.

Analyse de variance

Comme la plupart des espèces de conodontes étudiés ne perdurent pas au long de la coupe, un regroupement par genre s'est imposé pour le traitement statistique. Une analyse de variance à deux facteurs emboîtés (niveaux et crise, ce facteur opposant les niveaux frasnien aux famenniens) a permis de tester l'effet de la crise sur la taille des éléments relativement à l'hétérogénéité entre niveaux.

Variabilité de la taille

Pour chaque genre et chaque variable, l'écart-type a été considéré comme un estimateur de la variabilité dans chaque niveau. Afin de comparer les variations de la variabilité le long de la coupe, ces écart-types ont été clas-

sés et comparés à l'aide de tests de corrélation de rang de Kendall. En cas de corrélation significative, la somme des rangs des classements peut être considérée comme un classement synthétique des variables corrélées (Saporta, 1990).

3. RÉSULTATS

La corrélation des deux variables de taille a d'abord été testée. Un modèle de régression polynomiale d'ordre 2 a été utilisé, l'aire étant une longueur au carré. Dans tous les cas, aire et longueur maximale sont fortement corrélées.

Les trois genres considérés montrent une baisse de taille des conodontes après la crise, (fig. 2). Cette observation est soutenue par les résultats des analyses de variances (tableau II), avec un effet crise très significatif dans tous les cas.

Palmatolepis et *Polygnathus* montrent des variations de variabilité similaires (tableau III), leur maximum de variabilité coïncidant avec la fin de l'événement. *Icriodus*, en revanche, varie différemment et n'atteint son maximum de variabilité qu'au début du Famennien (fig. 3).

Les variations de taille par espèce montrent que toutes les espèces postérieures à la crise ont une taille plus petite (fig. 2 A, 4 A et 4 B). De plus, certaines espèces montrent une tendance à l'augmentation de taille pendant la crise (*Icriodus alternatus*, fig. 2 A ; *Palmatolepis rotunda*, fig. 4 A ; *Polygnathus webbi*, fig. 4 B). Cette observation pourrait être un artefact, dû pour *Polygnathus*, à la disparition précoce de l'espèce la plus petite (*Po. decorosus*), et pour *Icriodus* à un élargissement momentané de la plate-forme.

4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le résultat principal de cette étude est la mise en évidence d'une diminution de taille des conodontes consécutivement à la crise. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce phénomène. D'une part, une taille plus petite peut être due à une progénèse. Les espèces famenniennes auraient eu une maturité sexuelle plus précoce et donc une stratégie plus opportuniste, leur permettant de recoloniser l'environnement perturbé. D'autre part, la baisse de taille peut être l'ex-

pression d'un nanisme dû à d'insuffisantes ressources en nutriment (Nevo et Beiles, 1989 ; Nevo, 1991). Cette hypothèse est soutenue par l'existence d'une baisse de productivité liée à l'événement Kellwasser supérieur (Girard et Albarède, 1996). Enfin, les variations de taille pourraient être liées à des variations de salinité lors du Kellwasser supérieur (Lethiers et Crasquin-Soleau, 1991).

Les variations détaillées de la taille et de la variabilité opposent les genres d'eaux profondes *Palmatolepis* et *Polygnathus* au genre d'eau peu profonde *Icriodus*. Les premiers ont un maximum de variabilité en phase avec la régression, ce qui suggère que le pic de variabilité est un indicateur du maximum de stress subi par la population. La diminution de taille n'intervient qu'au début du Famennien. Ce délai de la réponse à la crise pourrait expliquer que les espèces frasniennes de ces deux

genres ne survivent pas à l'extinction en masse. Le genre *Icriodus*, en revanche, atteint son pic de variabilité au début de la transgression famennienne, qui pourrait marquer le maximum de stress pour ce genre d'eau peu profonde, confirmant la relation maximum de variabilité et maximum de stress. La baisse de taille est synchrone avec ce pic de variabilité. Cette rapidité de la réponse aux variations environnementales pourrait expliquer le succès de l'espèce *Icriodus alternatus* durant la crise.

Signalons enfin que les tendances passagères à un accroissement de la taille pourraient être liées à un « effet Bergmann » consécutif à une baisse des températures. Les données paléoclimatiques sont malheureusement insuffisantes et controversées, et ne permettent pas à l'heure actuelle de préciser cette relation éventuelle entre taille et climat.

1. INTRODUCTION

The fossil record indicates that ecosystems have undergone several crises characterized by mass extinctions at different times in the Earth's history. The development of these crises comprises three successive phases: extinction, survival of certain species and recolonization. During these events, different species react differently. The differential degrees of survival of the species raises problems such as the influence of the environment on the probability of survival or the *a priori* advantage that some species may have due to their life strategy. Previous studies of mass extinctions have concentrated on extinction rates within families (Raup and Sepkoski, 1982), and faunal composition (Ziegler and Lane, 1987; Girard, 1995), whereas the response of an individual species has been neglected. This is an important omission as the individual, as well as the species, is the prime target of selective pressure. In response to these problems, we analyzed the morphological response of conodonts at the Frasnian/Famennian boundary, which is

one of the five most important extinction events in the Earth's history, characterized by a large fall in sea-level (Sandberg *et al.*, 1988; Girard, 1995) and a dysoxic episode.

Among the groups affected by this extinction, the conodonts are one of the more extensively studied. As in many other organisms, their distribution is not independent of the depositional facies (Seddon and Sweet, 1971; Sandberg, 1976; Sandberg *et al.*, 1988). Genera such as *Palmatolepis* and *Polygnathus* indicate deep water deposition (at least 200 m) while *Icriodus* characterizes shallow-water deposition (roughly 50 m). Therefore conodonts appear to be a good group to study the influence of the environment on the response of a species to a crisis. The Montagne Noire (France) is a favourable area for the study of this event as it has been little affected by subsequent orogenies. The Coumiac section presented here (**fig. 1**) allows sampling on either side of the Upper Kellwasser event, as well as during the event. In order to study the detailed variations of conodonts along the section, two size parameters (area and maximal length of each element) have been measured.

Table I Number of conodonts collected in the different layers of the Coumiac section. The shaded area represents the Upper Kellwasser event. Nombre de conodontes collectés dans les différents niveaux de la coupe de Coumiac. En gris est représenté l'événement Kellwasser supérieur.

Stratigraphical layers . . .	FRASNIAN				FAMENNIAN		
	23	24	25 a	25 b	26 a	26 b	27
<i>Icriodus</i>:							
alternatus	9	7	59	37	21	27	24
<i>Palmatolepis</i>:							
rotunda	29	9	14	2	-	-	-
subrecta	32	10	36	12	-	-	-
praetriangularis	-	-	-	1	18	24	25
triangularis	-	-	-	-	6	10	12
<i>Polygnathus</i>:							
decorosus	13	7	-	-	-	-	-
webbi	8	8	143	20-	-	-	-
brevilaminus	-	-	-	-	20	20	24

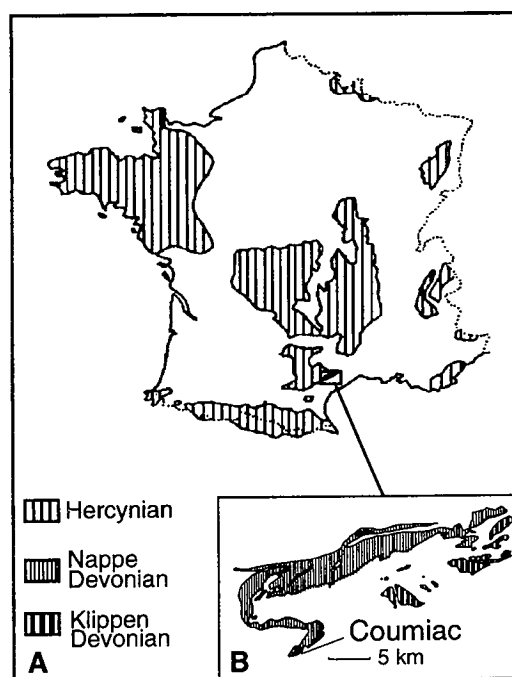
2. MATERIAL AND METHODS

1. Material

The conodonts studied here were sampled at the lower Coumiac section (Montagne Noire, France; fig. 1), whose detailed stratigraphy has been established elsewhere (Feist, 1990).

Fig. 1 A. Geological setting of Hercynian massifs of France.
B. Detail of the Montagne Noire and localization of the Coumiac section.

A. Massifs hercyniens en France.
B. Localisation de la carrière de Coumiac (France).



Most of the Frasnian and Famennian species of conodonts are based on apparatuses composed of seven distinct elements (Ziegler and Sandberg, 1990). The Pa elements (*sensu* Sweet, 1981) with platform morphology are best preserved and show the most rapid evolution. Only the complete and adult Pa elements have, consequently, been considered in each layer and three of the Frasnian genera—which are present on both sides of the Upper Kellwasser event—*Icriodus*, *Palmatolepis* and *Polygnathus* have been considered for this study.

2. Method

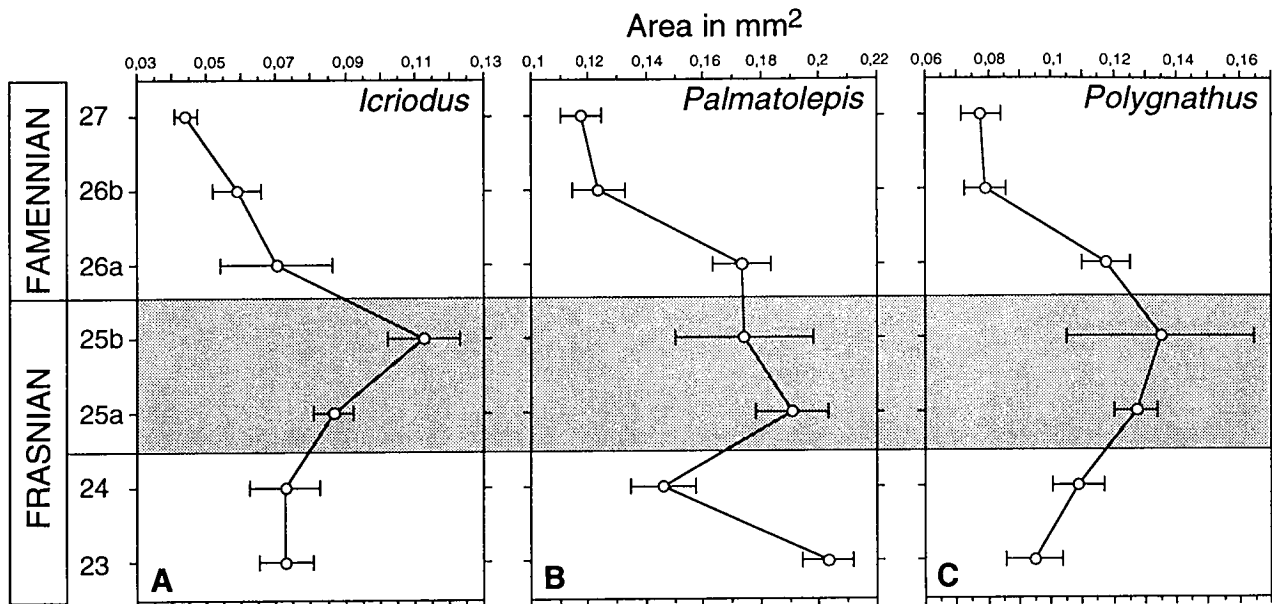
For each element two size variables (area of the oral surface in plane view and maximum length (ML)) have been automatically measured by an optical image analyzer (OPTIMAS v. 4.0). Sample size for each genus and species are presented in the table I.

Analysis of Variance (ANOVA)

The direct analysis of the crisis effect is difficult, as most of the conodont species do not survive the Upper Kellwasser event. Therefore, only the size variations within the genera have been considered for statistical analyses. A nested ANOVA (layers nested within the crisis factor (prior to and after the Frasnian/Famennian boundary)) was thus performed on *Icriodus*, *Polygnathus* and *Palmatolepis*, in order to estimate the significance of the crisis effect on conodont size in comparison to the heterogeneity between the different stratigraphic layers.

Size variability

For each variable (area and ML) the standard deviation was considered an estimate of the size variability within each layer. In order to compare the variation of this variability along the section, the standard deviations were ranked and compared by a Kendall's rank classification test, which allows comparison of the rankings of different variables. In case of significant correlation between two or more variables, a synthetic classification



can be obtained by summing up the ranks of both variables (Saporta, 1990).

3. RESULTS

First, the correlation of both size variables has been tested, using a polynomial model (the area being proportional to a square length). For all three genera, area

and ML are highly correlated (*Icriodus*: $ML = -7.90 \text{ area}^2 + 4.86 \text{ area} + 0.23$, $r = 0.956$, $P < 0.0001$; *Palmatolepis*: $ML = -2.69 \text{ area}^2 + 3.25 \text{ area} + 0.27$, $r = 0.977$, $P < 0.0001$; *Polygnathus*: $ML = -3.18 \text{ area}^2 + 4.05 \text{ area} + 0.29$, $r = 0.966$, $P < 0.0001$). Consequently, only the area variations will be considered in detail.

For all three genera, size variations indicate a general decrease in size of the cono-

Fig. 2 Variations of the Pa elements area within the different genera along the lower Coumiac section. The shaded area represents the Upper Kellwasser event. A. *Icriodus*; B. *Palmatolepis*; C. *Polygnathus*.

Aire des éléments Pa pour les différents genres considérés dans la coupe inférieure de Coumiac. En gris est représenté l'événement Kellwasser supérieur. A. *Icriodus*; B. *Palmatolepis*; C. *Polygnathus*.

Table II ANOVA table for the different genera. Factors: layers nested by crisis (before the Frasnian/Famennian boundary and after). ns: non significant; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.
Table d'ANOVA pour les différents genres. Facteurs : niveaux emboîtés dans crise (avant et après la limite Frasnien/Famennien). ns : non significatif ; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Genus	Factor	Variable	F-value	Prob
<i>Icriodus</i>:				
layer (crisis)	Area	2.59	0.0272	*
crisis		10.37	0.0015	**
layer (crisis)	ML	1.23	0.2971	ns
cns crisis		38.84	0.0001	***
<i>Palmatolepis</i>:				
layer (crisis)	Area	4.59	0.0005	***
crisis		17.64	0.0001	***
layer (crisis)	ML	5.45	0.0001	***
crisis		30.64	0.0001	***
<i>Polygnathus</i>:				
layer (crisis)	Area	1.66	0.1439	ns
crisis		4.30	0.0391	*
layer (crisis)	ML	3.13	0.0093	**
crisis		3.93	0.0485	*

Table III Kendall's rank correlation test applied to variability ranks by layers for each genus and variable. Variability is estimated by standard deviation of the distribution.

Test de corrélation de rang de Kendall appliqué au classement de la variabilité par niveaux pour chaque genre et chaque variable. La variabilité est estimée par l'écart-type de la distribution.

	<i>Icriodus</i>		<i>Polygnathus</i>		<i>Palmatolepis</i>	
	Area	ML	Area	ML	Area	ML
<i>Icriodus:</i>						
Area	-					
ML	0.012	*	-			
<i>Polygnathus:</i>						
Area	0.088	ns	0.147	ns	-	
ML	0.226	ns	0.326	ns	0.025	*
<i>Palmatolepis:</i>						
Area	0.088	ns	0.088	ns	0.001	**
ML	0.147	ns	0.088	ns	0.012	*

dent elements after the Upper Kellwasser event. The area of *Icriodus*, *Palmatolepis* and *Polygnathus* decreases by 40.4, 29.0 and 27.0%, respectively (fig. 2), while the maximum length decreases by 35.5, 19.5 and 14.5%, respectively. The ANOVAs support this observation by indicating a significant crisis effect for all the genera and variables (table II).

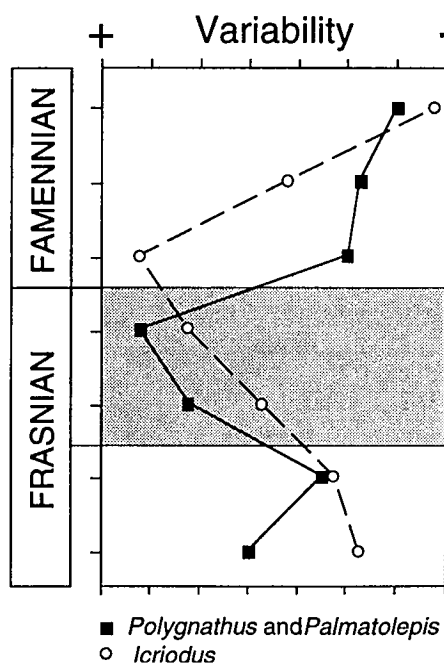
The standard deviation ranks of both size variables, area and ML are in all cases corre-

lated. Furthermore, both deep-water genera, *Palmatolepis* and *Polygnathus* display the same variability pattern (table III) and attain their maximum of variability during the regression at the end of the Upper Kellwasser event, while the shallow-water genus *Icriodus* attains its maximum of variability immediately after the event, at the beginning of the transgressive sequence of the Famennian (fig. 3).

The interpretation of these results may be facilitated by detailed qualitative observations on the size variations for each species. The general decrease in size of each genus is due to a smaller mean size of all the Famennian species (*Icriodus alternatus*, fig. 2 A; *Palmatolepis praetriangularis* and *Pa. triangularis*, fig. 4 A; *Polygnathus brevilaminus*, fig. 4 B) compared to the Frasnian species. It should also be noted that some species exhibit a slight increase in size during Kellwasser event (*Icriodus alternatus*, fig. 2 A; *Palmatolepis rotunda*, fig. 4 A; *Polygnathus webbi*, fig. 4 B). This increase in size during the crisis may be an artefact due, for *Polygnathus*, to the early extinction of the smaller species *Po. decorosus*. For *Icriodus* the maximum length variation does not exhibit the momentary increase displayed by the area (figure not shown here) and thus suggests that a momentary widening of the platform may explain the apparent increase in size during the Kellwasser crisis.

Fig. 3 Variations of variability of *Icriodus* compared to *Polygnathus* and *Palmatolepis*. The standard deviations for each layer and each genus are ranked and these ranks provide the variability index. The shaded area represents the Upper Kellwasser event.

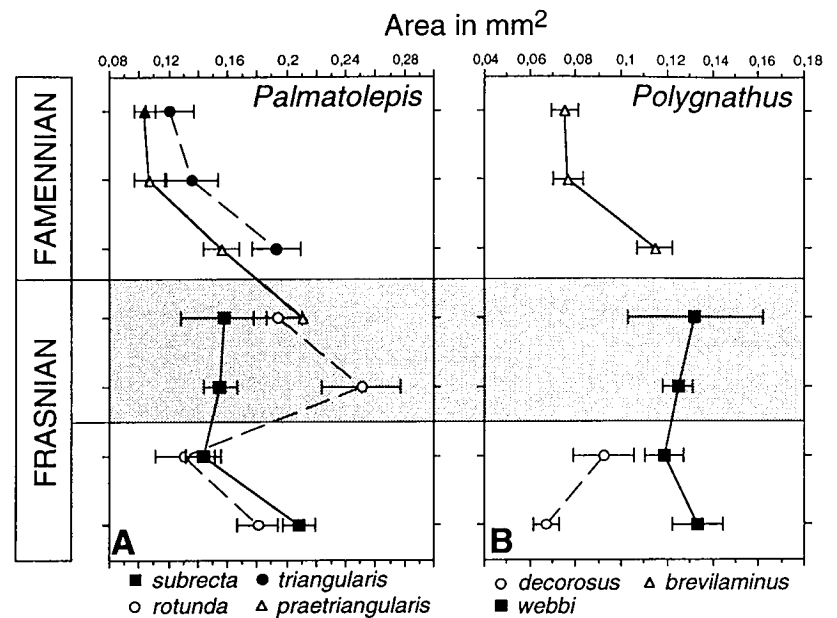
Variabilité du genre *Icriodus*, comparée à celle des genres *Polygnathus* et *Palmatolepis*. L'indice de variabilité correspond au rang des écart-types dans les différents niveaux pour chaque genre. En gris est représenté l'événement Kellwasser supérieur.



4. DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The main outcome of this study is the demonstration of a decrease in size of the conodont genera in response to the Upper Kellwasser crisis. Several hypotheses can be proposed to explain these results. The first is that the smaller size of the Famennian species may be due to a proagenetic effect. This heterochronic process is due to a shift in the life-history traits, occurring by precocious sexual maturation and resulting in an early offset of the size development. These traits can be considered as characteristic of opportunist species and may indicate an adaptation to unfavourable habitat in the Famennian conodonts. This interpretation is supported by previous observations of progenesis in association with relative sea-level changes and unstable habitats (Korn, 1995). The second hypothesis interprets the decrease in size as dwarfism due to insufficient food resources without any evolution of the life-history traits. Such an influence of decreasing productivity has been suggested to explain trends towards smaller size *in natura* (Nevo and Beiles, 1989; Nevo, 1991). This interpretation is supported by recent studies on trace elements, showing that a decrease in productivity was associated with the Kellwasser crisis (Girard and Albarède, 1996). Finally the size variations might be related to salinity variations during the Upper Kellwasser (Lethiers and Crasquin-Soleau, 1991).

In detail, the patterns of size and variability variations seem to be more complex. The decrease in size and the changes in the variability level of the conodont populations are not synchronous and confront the deep-water genera *Palmatolepis* and *Polygnathus* with the shallow-water *Icriodus*, underlining the importance of the conodont habitat in its response to the crisis. The maximum of variability for *Palmatolepis* and *Polygnathus* is coincident with the regressive maximum, which may be interpreted for these deep-water genera as the maximum of environmental disturbance. The decrease in size occurs nevertheless after the mass-extinction event. This delay in the response with res-



pect to the maximum of the crisis may explain why the genera concerned are strongly affected by the mass-extinction event. In contrast, *Icriodus* exhibits a maximum of variability at the beginning of the Famennian transgressive sequence. The re-deepening of the marine environment can be considered as unfavourable to this shallow-water genus and, as for *Palmatolepis* and *Polygnathus*, the maximum of variability seems to indicate the maximum of environmental stress. The synchronism between the decrease in size and the maximum of variability which could be a measure of environmental stress suggests a better and faster adaptation of *Icriodus* to environmental perturbations than *Palmatolepis* and *Polygnathus*, and may explain the survival of *Icriodus alternatus* during the Upper Kellwasser crisis.

Finally it should be noted that the fluctuations in conodont size may also be linked to other environmental variations, especially a decrease in temperature. The slight increase in size of some species during the Kellwasser event could be related to a decrease in temperature, supposing an effect homologous to Bergmann's rule, which may be pre-

Fig. 4 Variations of the Pa elements area within the different species along the lower Coumiac section. The shaded area represents the Upper Kellwasser event. **A.** *Palmatolepis*; **B.** *Polygnathus*.

Aire des éléments Pa pour les différentes espèces considérées dans la coupe inférieure de Coumiac. En gris est représenté l'événement Kellwasser supérieur. **A.** *Palmatolepis*; **B.** *Polygnathus*.

sent in poikilotherms (Ray, 1960). Unfortunately, the palaeoclimatological studies of the Upper Devonian are still highly debated

and prevent any further interpretations of the relationship between size and environmental variations.

Acknowledgments: We wish to thank B. Marandat for his help in improving this manuscript, and J.-C. Auffray, P. Alibert, J. Michaux (ISEM, Montpellier II) and I. Klauke (McGill University, Montréal, QC) for their useful comments and criticisms. This is publication ISEM No. 96-056.

REFERENCES

- FEIST, R., 1990. The Frasnian-Famennian boundary and adjacent strata of the eastern Montagne Noire, France, *IUGS, Subcommission on Devonian Stratigraphy*, Montpellier, p. 69.
- GIRARD, C., 1995. Les biofaciès à conodontes à la limite Frasnien/Famennien en Montagne Noire (France). Implications stratigraphiques, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 321, Series II a, pp. 289-292.
- GIRARD, C. and ALBAREDE, F., 1996. Trace elements in conodont phosphates from the Frasnian/Famennian boundary, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* (submitted).
- KORN, D., 1995. Paedomorphosis of ammonoids as a result of sea-level fluctuations in the Late-Devonian *Wocklumeria* Stufe, *Lethaia*, 28, pp. 155-165.
- LETHIERS, F. and CRASQUIN-SOLEAU, S., 1991. Évolution différentielle et déplacements du benthos sur les marges : application aux ostracodes paléotéthysiens du Dévonien supérieur, *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux*, 50, pp. 21-30.
- NEVO, E., 1991. Evolutionary theory and processes of active speciation and adaptive radiation in subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies, in Israel, *Evol. Biol.*, 25, pp. 1-125.
- NEVO, E. and BEILES, A., 1989. Sexual selection and natural selection in body size differentiation of subterranean mole rats, *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 27, pp. 263-269.
- RAUP, D.M. and SEPKOSKI, J.J., Jr., 1982. Mass extinctions in the marine fossil record, *Science*, 215, pp. 1501-1503.
- RAY, C., 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the Poikilotherms, *J. Morphol.*, 106, pp. 85-108.
- SANDBERG, C.A., 1976. Conodont biofacies of late Devonian *Polygnathus styriacus* Zone in western United States, *In: BARNES, C.R., Ed., Conodont paleoecology, Geol. Ass. Can. spec. Pap.*, 15, pp. 171-186.
- SANDBERG, C.A., ZIEGLER, W., DREESEN, R. and BUTLER, J.L., 1988. Late Frasnian Mass Extinction: Conodont Event Stratigraphy, Global Changes and possible Causes, *Cour. Forschungsinst. Senckenberg*, 102, pp. 263-307.
- SAPORTA, G., 1990. *Probabilité, analyse des données et statistique*, Technip, Paris, 493 p.
- SEDDON, G. and SWEET, W.C., 1971. An ecologic model for conodonts, *J. Paleontology*, 45, pp. 869-880.
- SWEET, W.C., 1981. Morphology and composition of elements, *In: ROBINSON, R.A., Ed., Treatise on Invertebrate Paleontology*, part W, 2, Conodonts, Geol. Soc. America and University of Kansas, pp. 5-20.
- ZIEGLER, W. and LANE, H.R., 1987. Cycles in conodont evolution from Devonian to mid-Carboniferous, *In: ALDRIDGE, R.J., Ed., Palaeobiology of Conodonts*, Ellis Horwood Limited, pp. 147-163.
- ZIEGLER, W. and SANDBERG, C.A., 1990. The late Devonian standard conodont zonation, *Cour. Forschungsinst. Senckenberg*, 121, pp. 1-115.