



Bryozoen der Trias – eine Übersicht

Von PRISKA SCHÄFER

Mit 3 Abbildungen

Trias
Bryozoen
Evolution
Paläobiogeographie
Benthosgemeinschaften
Paläoumwelt

Inhalt

Zusammenfassung	387
Abstract	387
1. Einleitung	387
2. Stand der Forschung	388
3. Systematik	388
3.1. Perm	388
3.2. Skyth	389
3.3. Anis	390
3.4. Ladin	390
3.5. Karn	391
3.6. Nor	392
3.7. Rhät	392
4. Katastrophe oder schrittweises Aussterben?	392
5. Evolutionsmuster	393
6. Cyclostomata der Trias	394
7. Paläobiogeographie und Fazies	394
Dank	395
Literatur	395

Zusammenfassung

Die Bryozoen der Trias werden in einer systematischen Übersicht mit Angaben zu Vorkommen, Stratigraphie und Fazies beschrieben. Das Phänomen der Krise der Stenolaemata an der Wende Paläozoikum/Mesozoikum wird auf der Basis von Diversitätsmustern, Evolutionstrends, Paläobiogeographie und Faziesbeziehungen diskutiert.

Triassic Bryozoa – An Overview

Abstract

A systematic oversight is given for Triassic Bryozoa including information on locality, stratigraphy and facies. The crisis of stenolaemate Bryozoa at the Paleozoic/Mesozoic boundary is discussed on the basis of diversity patterns, evolutionary trends, paleobiogeography, and facies correlation.

1. Einleitung

Die Bryozoen der Trias sind von entscheidender Bedeutung für unsere Kenntnis von der Entwicklung der Stenolaemata vom Ordovizium bis heute. Im Paläozoikum eine der wichtigsten Gruppen des sessilen Benthos und am Aufbau fossiler Riffstrukturen als Gerüstbauer, Sedimentfänger und als sekundäre Begleitfauna maßgeblich beteiligt, machte die Klasse im ausgehenden Paläozoikum eine heftige Krise durch. Auf ihr beinahe vollständiges Aussterben

an der Wende Perm/Trias folgte in der Trias eine kurze Phase der Erholung, die, soweit heute bekannt, an der Wende Trias/Jura mit dem vollständigen Aussterben der 4 großen paläozoischen Ordnungen (Trepodomata, Cyclostomata, Cryptostomata, Fenestrata) beendet wurde.

Die explosive Radiation der post-triadischen Cyclostomata erfolgte mit zeitlicher Verzögerung jedoch erst ab dem Dogger. Dieser Umstand macht damit die Trias und

*) Anschrift der Verfasserin: Dr. PRISKA SCHÄFER, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität Kiel, Olshausenstraße 40, D-24118 Kiel.

den untersten Jura zur kritischsten Zeit in der Entwicklung der Stenolaemata überhaupt. Wir vermuten, daß sie eine Zeit tiefgreifender morphologischer, möglicherweise präadaptiver Umkonstruktionen bei den Stenolaemata war, die dieser Gruppe erneut ab dem mittleren Jura zu ihrem adaptiven Erfolg in post-paläozoischer Zeit verholfen haben.

Um so bemerkenswerter ist es, daß die Bryozoen der Trias in ihrer überwiegenden Mehrzahl paläozoische Reliktformen insbesondere der Trepostomata sind. Es handelt sich hierbei entweder um jungpaläozoische Gattungen selbst oder um Gattungen, die mit jungpaläozoischen Taxa in nächster verwandtschaftlicher Beziehung stehen. Jedoch geben seltene Funde tubuliporiner und fraglicher cerioporiner Taxa Hinweis darauf, daß früheste Cyclostomata mit diversen Gruppen möglicherweise bereits in der oberen Trias existiert haben könnten.

Die Evolution der Bryozoen an der Wende Paläozoikum/Mesozoikum ist auch in Zusammenhang zu sehen mit der Entwicklung fossiler Lebens- und Ablagerungsräume und der Koevolution von Organismengemeinschaften in diesem kritischen Zeitintervall der Erdgeschichte.

2. Stand der Forschung

Die Bryozoen der Trias nehmen eine Schlüsselstellung ein in der Diskussion um die, kontrovers diskutierte, monophyletische oder polyphyletische Natur der meso-/känozoischen Cyclostomata. Die Klassifikation der Stenolaemata unterscheidet 5 paläozoische Ordnungen (BOARDMAN et al., 1983), von welchen die Trepostomata, Cystoporata, Cryptostomata und Fenestrata im Paläozoikum ihre große Blüte hatten und nach herkömmlicher Auffassung am Ende des Perms bzw. im Verlauf der Trias ausgestorben sind (TAYLOR & LARWOOD, 1990; SCHÄFER, 1991; eine alternative Möglichkeit diskutiert BOARDMAN, 1984). Lediglich die Cyclostomata, im Paläozoikum nur äußerst lückenhaft dokumentiert, radiierten in Jura und Kreide und werden als die einzige stenolaemate Ordnung in post-triadischer Zeit angesehen. Im Gegensatz zu den paläozoischen Ordnungen sind sie durch pseudoporate Frontalwände und interzoidale Kommunikationsporen gekennzeichnet, die bei einzelnen Gruppen im Laufe der Evolution jedoch reduziert wurden (SCHÄFER, 1991; TAYLOR & MICHALIK, 1991). Die den verschiedenen paläozoischen Ordnungen funktionell entsprechenden Merkmale werden bei den Cyclostomata als konvergente Bildungen angesehen (SCHÄFER, 1991).

Seit dem Beginn der systematischen Bearbeitung der Trias-Bryozoen (GREGORIO, 1930; KLIPSTEIN, 1843; KÜHN, 1936; MÜNSTER, 1841; PRANTL, 1938; SCHAUROTH, 1855; VINASSA DE REGNY, 1901, 1915; WILCKENS, 1927) war die Zahl der Taxa bald auf über 70 Arten angewachsen. Eine erste Bestandaufnahme und Revision der als Bryozoen oder Tabulozoen beschriebenen Taxa wurde von FLÜGEL (1963) durchgeführt, wobei die Zahl der Bryozoenarten auf nunmehr 22 Arten (hiervon Cyclostomata mit 13 Arten, Trepostomata mit 9 Arten) reduziert wurde. Diese Revision war Anstoß für zahlreiche weitere Bearbeitungen von Bryozoenfaunen der Trias aus allen Teilen der Welt, zu welchen die Monographien über die Faunen aus der früheren Sowjetunion (MOROZOVA, 1969), aus Japan (SAKAGAMI, 1972; SAKAGAMI & SAKAI, 1979), aus Tibet (YANG & HSIA, 1975; HU, 1984), aus den Dolomiten (BIZZARINI & BRAGA, 1978), aus Nevada, Mexiko, den Dolomiten und Nordindien (SCHÄFER

& FOIS, 1987), aus Spitzbergen (NAKREM in NAKREM & MØRK, 1991), aus den Karpathen ZÁGORŠEK, 1993) und aus Neuseeland (SCHÄFER & GRANT-MAKIE, im Druck) gehören.

Eine größere Anzahl der zum Teil bereits von FLÜGEL (1963) als fragliche Bryozoen genannten Taxa besitzen sphärolitische, clinogonale oder vollständig umkristallisierte Wandstrukturen, wie sie u.a. von WENDT (1984) als typische Merkmale des Basalskeletts von rezenten und fossilen corallinen Kalkschwämmen angesehen werden. Die Bryozoenatur dieser Taxa ist daher zweifelhaft und bedarf einer erneuten Revision. Zu ihnen gehören „*Monotrypella timorica* VINASSA DE REGNY, *Zlambachella alpina* FLÜGEL, *Tubulitrypa maculata* FLÜGEL, „*Ceriopora cnemidium* (KLIPSTEIN), „*Ceriopora montispeciei* BIZZARINI & BRAGA, *Seelandia annosciai* BIZZARINI & BRAGA, *Seelandia lagaaiji* BIZZARINI & BRAGA sowie *Cassianopora giulinii* BIZZARINI & BRAGA (SCHÄFER & FOIS, 1987). Die von KLIPSTEIN (1843) als mögliche Bryozoen beschriebenen Taxa konnten von ENGESER & TAYLOR (1991) durch eine Neubearbeitung des Typusmaterials den kalkigen Demospongien zugeordnet werden. Es ist zu vermuten, daß die überwiegende Mehrzahl der aus der Trias als *Ceriopora* und *Heteropora* beschriebenen Taxa keine Bryozoen sind.

Der drastische Rückgang der Bryozoen und das Aussterben der paläozoischen Stammlinien im obersten Perm und der Trias werfen eine Reihe offener Fragen auf, die hier diskutiert werden sollen:

- 1) War das Aussterben der paläozoischen Ordnungen eine einmalige Katastrophe oder ein sich schrittweise oder kontinuierlich vollziehender Prozeß?
- 2) Wie ist das Verhältnis von paläozoischen zu in der Trias neu entstandenen Taxa?
- 3) Wann treten die ersten, „modernen“ Cyclostomata auf und aus welchen ancestralen Formen entwickeln sie sich?
- 4) In welchen paläobiogeographischen Räumen vollzog sich die Entwicklung der Triasbryozoen?
- 5) Welche Schlußfolgerungen erlaubt die Kenntnis der Triasbryozoen über die Entwicklung fossiler Lebensräume und Benthosgemeinschaften sowie die Paläoumwelt dieser Zeit?

3. Systematik

3.1. Perm

Aus dem Grenzbereich Perm/Trias sind weltweit bisher keine vollständigen, lückenlos dokumentierten Schichtprofile bekannt. Fehlende Schichtglieder umfassen das oberste Perm (Dzhulfium, Changxingium) und/oder die unterste Trias (Unter-Griesbachium). In den klassischen, von TEICHERT (1991) diskutierten Perm/Trias-Profilen (Ost-Grönland, Dorasham/Ali Bashi, Abadeh, Afghanistan, Salt Range, Kashmir, Süd-China) umfassen die Schichtlücken in der Regel zwei bis drei Zonen. Durch den in allen klassischen marinen Profilen nachweisbaren hiatus an der Grenze Perm/Trias, der vielerorts auch durch einen Fazieswechsel gekennzeichnet ist, wird das Bild eines deutlichen Wechsels in den Faunen an der Wende Paläozoikum/Mesozoikum noch zusätzlich verstärkt.

Die Bryozoenfaunen des Unteren Perms sind durch große Häufigkeiten und hohe Diversitäten gekennzeichnet. Zahlreiche Gemeinschaften werden von den Fenestrata und Cryptostomata dominiert, während die Cystoporata und Trepostomata mit niedrigeren Diversitäten vertreten sind. Noch im Kazan zeigen die Bryozoen eine hohe

Diversität mit zahlreichen endemischen Taxa in der Tethys, im Gegensatz zu den Faunen außerhalb der Tethys, die gering divers und im wesentlichen cosmopolitisch sind (ROSS, 1978; SCHÄFER & FOIS-ERICKSON, 1986). Im Gegensatz zum Kazan sind die Faunen des Dzhulfiums deutlich weniger häufig und geringer divers. Die Reduktion auf Familien- und Gattungsniveau spricht für ein Aussterben zahlreicher phylogenetischer Linien an der Grenze Kazan/Dzhulfium und im unteren Dzhulfium.

Die Cystoporata sind während des frühen Perms speziell mit fistuliporiden, hexagonelliden und goniocladiden Formen weit verbreitet (ROSS, 1978). Während des Kazan haben einige von ihnen weiterhin eine überregionale Verbreitung. Einige cystoporata Gattungen bilden einen wichtigen Bestandteil frühpermischer Faunen der Tethys. *Fistulotrypa*, *Fistulammina* und *Primopora* sowie *Sulcoretepora* sind im späten Perm relativ häufig.

Die Trepostomata sind grundsätzlich entweder cosmopolitisch oder haben endemischen Charakter im Bereich der Tethys. Zu den cosmopolitischen Gattungen werden *Stenopora*, *Rhombotrypella*, *Tabulipora* und möglicherweise auch *Pseudobatostomella* gerechnet. Zu den auf die Tethys beschränkten Formen gehören *Paralioclema* im frühen und späten Perm, sowie *Araxopora*, *Dyscritellina*, *Permolioclema*, *Permopora* und *Primorella* im späten Perm (ROSS, 1978). Unter dem Taxon *Arcticopora* (mit *Arcticopora christiei* aus dem Skyth von N-Kanada) werden von ROSS (1978) und ASTROVA (1978) auch einige permische Formen zusammengefaßt, die ursprünglich in den Formenkreis um die Gattung *Paralioclema* gestellt worden waren. Eine größere Zahl von Gattungen wie u.a. *Dyscritella* ist innerhalb der Ural- und Tethysregionen bereits im frühen Perm weit verbreitet; im späten Perm zählen sie zu den wichtigsten Taxa der Tethys.

Die Cryptostomata und Fenestrata zeigen ein von den Cystoporata und Trepostomata deutlich abweichendes Verbreitungsmuster (ROSS, 1978). Sie sind sehr viel häufiger und höher divers als jene und erlauben hierdurch eine bessere Abgrenzung von Bryozoenprovinzen. *Fenestella*, *Penniretepora* und *Polypora* sind cosmopolitische Taxa im Asien bis Kazan, *Septopora* und *Synocladia* im Kazan. Andere Taxa wie *Hinganotrypa*, *Lyropora*, *Nikiforovella*, *Pamirella*, *Hayaskapora*, *Tavayzopora* und *Ogbinopora* sind dagegen auf die Tethys beschränkt.

Bryozoen sind bisher aus dem obersten Perm (Changxingium = Dorashamium) nur wenig bekannt (TEICHERT, 1991). SEPKOSKI (1982) berichtet von 8 Familien, die im Verlauf des Dzhulfiums aussterben. Nach SAKAGAMI (1975) überleben nur *Fistulipora* und *Polypora* bis in das Dzhulfium von Abadeh, Kaukasus und NW-Iran. Aus dem Aras Gebiet erwähnt MOROZOVA (1965) lediglich *Polypora dorashamiensis* aus dem Dorashamium; dieselbe Art wird zusätzlich auch, jedoch möglicherweise als umgelagerte Kolonien, aus skythischen Gesteinen dieser Region beschrieben (MOROZOVA, 1969). KUMMEL & TEICHERT (1973) erwähnen eine stenoporide Gattung aus der Ali Bashi Formation (unteres Dorashamium).

Bryozoen scheinen im Changxingium gegenüber dem Dzhulfium noch erheblich reduziert. ZHAO et al. (1981) erwähnen *Fenestella* und *Fistulipora* aus undifferenzierten Schichten des oberen Changxingiums. REINHARD (1988) und FLÜGEL & REINHARD (1990) beschreiben *Fistulipora*, *Acanthocladia* und *Rhombopora?* aus Riffen des oberen Changxingiums von Süd-China bzw. Skyros, Griechenland. Nach YANG & LU (1981) sterben 42 der noch im unteren Perm aus Süd-China bekannten 56 Gattungen (verteilt auf 12 Familien) an der Grenze Unter-/Ober-Perm aus; zusätz-

liche 6 Gattungen verschwinden bis zur Grenze Dzhulfium/Changxingium. Für das Changxingium werden noch 7 Gattungen genannt, wobei sich ihre Zahl mit 1 auf die Trepostomata, mit 2 auf die Cystoporata und 4 auf die Cryptostomata verteilen. Aus dem Skyth von Südchina sind bisher keine Bryozoen bekannt.

Im folgenden werden nur die als gesicherte Bryozoen beschriebenen Taxa aus der Trias mit Vorkommen, Stratigraphie und Fazies geführt.

3.2. Skyth

Arcticopora christiei FRITZ

NE-Ellesmere Island, Nord-Kanada; Sverdrup Becken; Blind Fjord Formation; Smithium; im mittleren Skyth Transgression mit marinen Sandsteinen/Konglomeraten in lateraler Verzahnung zu schwarzen Siltsteinen; Bryozoen in siltiger Beckenfazies (FRITZ, 1961; BOLTON, 1961).

Paralioclema wisnesi NAKREM

Paralioclema mariaholmensis NAKREM

Paralioclema cf. mariaholmensis NAKREM

Südwest-Spitzbergen; Vardebukta und Tvillingodden Formationen; Dienerium-Smithium; siliziklastische Sequenz mit eingeschalteten Karbonatlinsen (Muschelschille; Mud-/Grainstones); Karbonate fossilreich (Bryozoen, Bivalven, Cephalopoden, Brachiopoden, Echinodermen, *Polycladichnus*) (NAKREM & MØRK, 1991); unterlagerndes Perm (Kazan) noch mit hochdiverser Bryozoenfauna (*Tabulipora*, *Rhombotrypella*, *Stenopora*, *Dyscritella* sowie cystoporata, fenestrata und cryptostomata Taxa) (NAKREM, 1988).

Pseudobatostomella jacutica (LAZUTKINA)

Unteres Skyth; Yakutzk Provinz, Sibirien; gesamte triadische Schichtfolge aufgeschlossen am westlichen Ufer der Lena; basaler Abschnitt bestehend aus Sandsteinen/Tonsteinen mit eingeschalteten Karbonaten (LAZUTKINA, 1963; MOROZOVA, 1969).

Trepostomata div.sp.

Death Creek, Goose Creek Mountains, Elko Co. Nevada; Thaynes Formation; *Meekoceras* Zone; gebankte Karbonate (bioklastische Packstones) mit Bryozoen, Bivalven (*Aviculopecten* sp., *Monotis thayiani*, *Nuculana* sp., *Myalina postcarbonica*, *Paralleodon* sp., *Pleuromya* sp., *Pectiniden*), Brachiopoden (*Spiriferina mansfieldi*, *Spiriferina roundyi*, *Terebratula semisimplex*) und Crinoiden; die Bryozoenfauna besteht aus Formen mit unterschiedlichen Wuchstypen (feinästige Art mit deutlicher Endozone; polsterförmige Art mit unterdrückter Endozone).

Stenopora sp.

Fenestella sp.

Kap Stosch, Ostgrönland; Griesbachium (mit *Otoceras* und *Glyptophiceras*) konkordant auf marinem oberem Perm (mit *Cyclolobus*); oberes Perm mit *Martinia*-Kalk und *Productus*-Kalk (Brachiopoden, Bivalven und Bryozoen mit Formen des germanischen Zechsteins); Sandsteine-Schieferzone des Griesbachiums mit artenarmer/individuenreicher Fauna (Pelecypoden, Bryozoen, Ammoniten) (TRÜMPY, 1960). Nach TEICHERT & KUMMEL (1976) jedoch umgelagert aus dem liegenden Perm.

Polypora darashamensis NIKIFOROVA

Transkaukasus; unteres Skyth fraglich, Taxon auch in permischen Schichten des Liegenden (Dorashamium) (MOROZOVA, 1965, 1969).

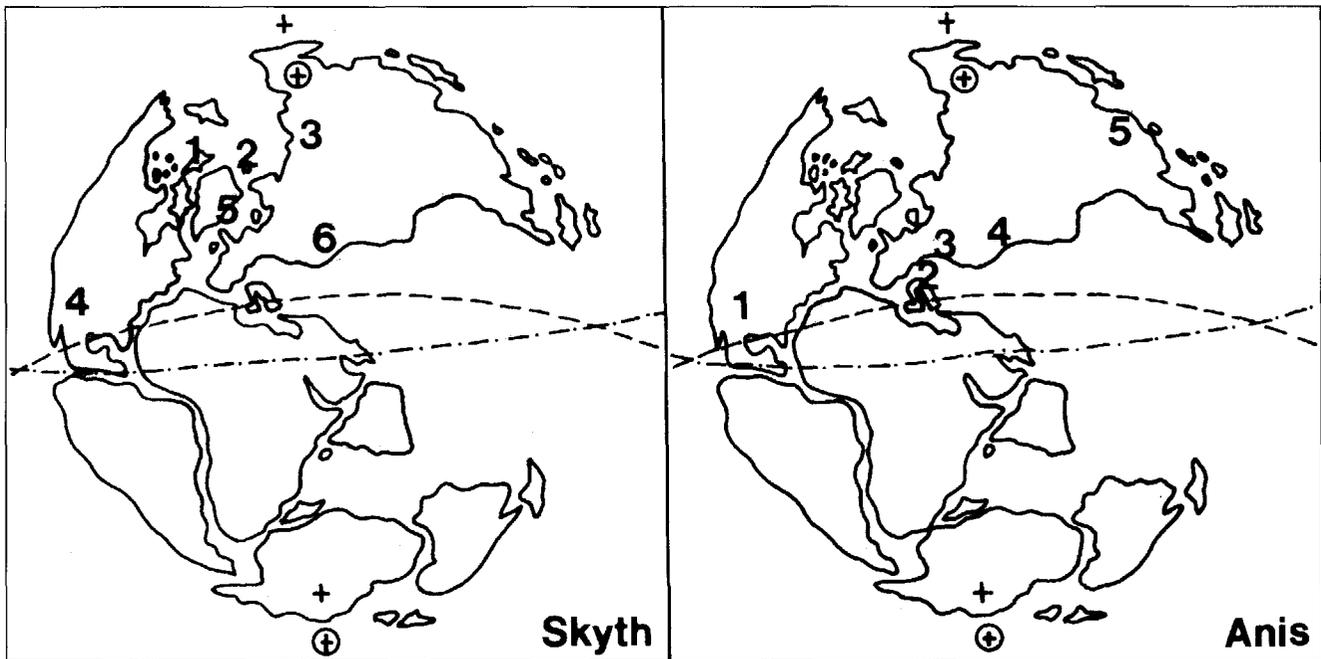


Abb. 1.
 Skyth: 1 = Ellesmere Island, Nordkanada; 2 = Spitzbergen; 3 = Yakutsk Provinz, Sibirien; 4 = Goose Creek Mountains, Nevada; 5 = Kap Stosch, Ostgrönland; 6 = Transkaukasus.
 Anis: 1 = Tobin Range, Nevada; 2 = Dolomiten; 3 = Karpathen; 4 = Kaukasus; 5 = Amur Region (Maritime Provinz).
 - - - = Äquator, Perm; - · - · - = Äquator, Trias; + = Pol, Perm; ⊕ = Pol, Trias.

3.3. Anis

Phragmotrypa ordinata SCHÄFER & FOIS

Tobin Range, Nevada (USA); Übergang zwischen Dixie Valley- und Favret-Formation (korreliert mit dem unteren Abschnitt der Prida Formation, Humboldt Range, Nevada (SILBERLING & WALLACE, 1969; SCHÄFER & FOIS, 1987); fossilreiche, subtidale Karbonate des offenen Schelfs (peloidaler Wackestone/Packstone); neben monospezifischer Bryozoenfauna Brachiopoden, Gastropoden, Crinoiden und Ostracoden; indirekter Hinweis auf Kieselschwämme durch Verkieselung von Biogenen und Matrix.

Reptonoditrypa cautica SCHÄFER & FOIS

Mt. Cenera und Valdaora, Dolomiten, Italien; Dont Formation; Illyrium; biolithitische Karbonatmounds und Olistolithe, eingeschaltet in mergelige Abfolge des offenen Schelfs; Bryozoen als Teil einer diversen Moundgemeinschaft aus Cyanobakterien, Kalkschwämmen und seltenen Korallen; Art mit zwei standortbedingten Wuchsformen (FOIS & GAETANI, 1984; SCHÄFER & FOIS, 1987). Olang (Valdaora), Dolomiten, Italien; Recoaro Formation, Pelsonium; Riffblöcke mit diverser Fauna/Flora (Sphinctozoen, Bryozoen, Solenoporaceen, Korallen, und inkrustierende Epibionten) (SENOWBARI-DARYAN et al., 1993).

Pseudobatostomella recubariensis (SCHAUROTH)

Val del Rotolone, Recoaro, Vicentin, Dolomiten; Trigonellen-Schicht; unteres Pelson; Typusmaterial nicht auffindbar.

Dyscritella ? anisica ZÁGORŠEK

Vysokella acanthostylica ZÁGORŠEK

Vysokella glaba ZÁGORŠEK

Bartalova, Karpathen, Slowakei; Vyskova Formation, mittleres/-oberes Geldek Member; Pelsonium-Illyrium; Karbonate (biomikritische Wackestones/Packstones), Bryozoen gemeinsam mit Brachiopoden, Bivalven, Gastropoden und Schwammfragmenten (ZÁGORŠEK, 1993).

Pseudobatostomella sparsa MOROZOVA

NE-Kaukasus; Anis; Bryozoen umgelagert in basalem Konglomerat des mittleren Lias; helle, massige Karbonate; gemeinsames Vorkommen von Bryozoen mit Brachiopoden (*Decurtella decurtata*, *Spiriferina fragilis*, *Spiriferina dinarica*, *Menzelia koeveskalliensis*, *Tetracrinella trigonella*, *Aulacothyris angusta* u.a.) (MOROZOVA, 1969).

Paralioclema amurense MOROZOVA

Kap Ugol, Amur Region (Maritimes Territorium), frühere Sowietunion; Anis; Karbonate (MOROZOVA, 1969); ?Karbonate und Sandsteine, eingeschaltet in eine tiefermarine Abfolge von Tonschiefern/Siltsteinen und Vulkaniten (vergl. Angaben zur Sikhote-Alin Geosynklinale, BEZNOV et al., 1978).

3.4. Ladin

Paralioclema tulungense YANG & HSIA

Tulung, Xizang (Tibet), China (YANG & HSIA, 1975).

Pseudobatostomella xizangensis HU

Tebitopora orientalis HU

Tebitopora depressa HU

Tulung, Xizang (Tibet), China (HU, 1984).

Pseudobatostomella debilis MOROZOVA

Sudzukhe Fluß, Maritime Provinz (frühere Sowietunion); Bryozoen-Fundschichten dichte, dunkelgraue Kalke (MOROZOVA, 1969).

Dyscritella sp. 2 SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Mt. Somers, Neuseeland; Torlesse Supergroup; Kaihikuan (oberstes Ladin); Grauwacken (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck).

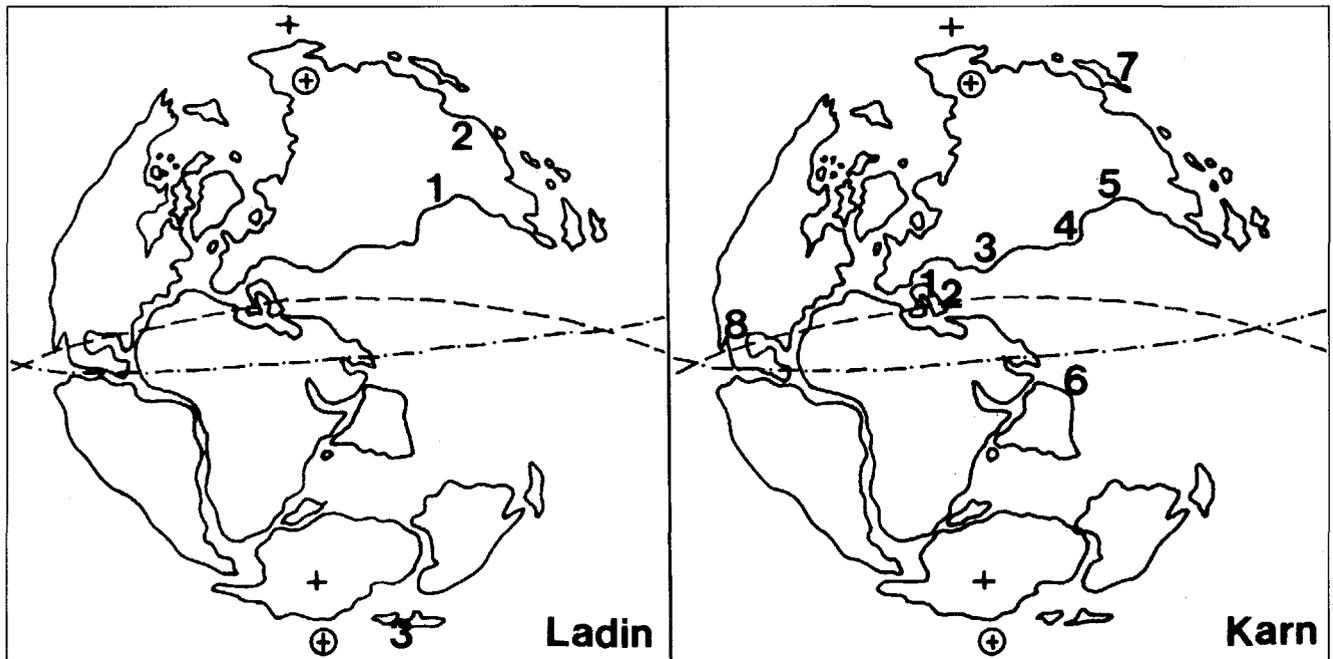


Abb. 2.

Ladin: 1 = Tibet, China; 2 = Amur Region (Maritime Provinz); 3 = Neuseeland.

Karn: 1 = Dolomiten; 2 = Dinariden; 3 = Kaukasus; 4 = Pamir; 5 = Tibet, China; 6 = Zanskar, Nordindien; 7 = Japan; 8 = Mexiko; 9 = Neuseeland.

Dyscritellidae gen. et sp. indet. SCHÄFER & GRANT-MACKIE

„Monotrypella“ maorica WILCKENS

Nelson District, Neuseeland; Murihiku Supergroup; ?Kaihikuan bis Otapirian (?oberstes Ladin bis unteres Nor); vulkaniklastische Sandsteine, Murihiku-Fazies (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck). Die systematische Zuordnung von „Monotrypella“ maorica ist unklar.

3.5. Karn

Dyscritella zardini SCHÄFER & FOIS

Cystitrypa cassiana SCHÄFER & FOIS

Cortina d'Ampezzo, Dolomiten, Italien; Cassianer Schichten, Cordevol; Olistolithen mit hochdiverser Riffauna aus Kalkschwämmen (Sphinctozoen, Inozoen), Korallen, Gastropoden und Bivalven; Bryozoen mit mehreren Taxa (SCHÄFER & FOIS, 1987).

Dyscritella dagysi (MOROZOVA)

NE-Kaukasus und Bakony Berge, Ungarn (MOROZOVA, 1969); Insel Hydra, Griechenland, Pantokratorkalke; Launsdorf, Karnische Alpen, Leckkogel Schichten, Raibler Formation; Huda Juzna, Slovenien, *Amphyclina*-Schichten. Biolithitische Karbonate; Bryozoen als Epizoen auf Riffbildnern wie Kalkschwämmen, Korallen, Rotalgen und mikrobiellen Krusten (SCHÄFER & FOIS, 1987).

Paralioclema abnorme MOROZOVA

Mt. Bol'shoy Tkhach, NW-Kaukasus, frühere Sowjetunion (MOROZOVA, 1969).

Pseudobatostomella morbosa MOROZOVA

Kur-Istyk River, SE-Pamir, frühere Sovietunion; Karn-Nor.

Dyscritella rhomboporata SCHÄFER & FOIS

Dyscritella pauca (YANG & HSIA)

Dyscritella sp. 2 SCHÄFER & FOIS

Zozariella stellata SCHÄFER & FOIS

Tebitopora orientalis HU

Phirtse Chu und Zanskar Tal zwischen Ringdom Gompa und Phirtse La, Zanskar, Nordindien; Zozar Formation; offenen marine bis flach subtidale Karbonate; linsenartige Kalkkörper mit gradierten, bioklastischen packstones/grainstones; polyspezifische Bryozoenfauna, vergesellschaftet mit Brachiopoden, Gastropoden, Crinoiden und seltenen Solenoporaceen.

Paralioclema lioclemaforme YANG & HSIA

Paralioclema multum YANG & HSIA

Paralioclema pilulum YANG & HSIA

Dyscritella pauca (YANG & HSIA)

Tulung, Xizang (Tibet), China.

Pseudobatostomella kobayashii SAKAGAMI

Kusaka, Sakawa Becken, Shikoku, Japan; *Oxytoma-Mytilus*-Schichten der Kochigatani Serie; unteres Karn. Massive Sandsteine und Konglomerate mit einer *Oxytoma-Mytilus*-Fauna; Bivalven mit mehreren Arten, Bryozoen, Brachiopoden und Ammoniten (SAKAGAMI, 1972).

Pseudobatostomella kobayashii SAKAGAMI

Dyscritella hidakensis SAKAGAMI

Dyscritella sp. SAKAGAMI

Leioclema sugiyamai SAKAGAMI

Leioclema sp. SAKAGAMI

Kerimai und/oder Motourakawa, Hokkaido, Japan; Naisawa Formation, Hidaka Gruppe; oberstes Ladin bis unteres Karn (*Neogondolella polygnathiformis* u.a.). Basische Pillowlaven und Hyaloklastite mit Kieselschiefern, Kalken, Sandsteinen und Tonsteinen; eingeschalteten Kalklinsen mit Bryozoenfauna und Conodonten (SAKAGAMI & SAKAI, 1979).

Cystoporata gen. et sp. indet. SCHÄFER & FOIS

Dyscritellidae gen. et sp. indet. SCHÄFER & FOIS

El Antimonio, Sonora, NW-Mexiko; Wechsellagerung kontinentaler Sandsteine mit marinen Tonschiefern und

zwschengeschalteten Karbonatlinsen; überwiegend karnisches bis karnisch/norisches Alter der bryozoenführenden Karbonate (belegt durch Ammoniten sowie durch Biwalven und Korallen aus dem oberen Profilabschnitt (SCHÄFER & FOIS, 1987).

3.6. Nor

Dyscritella agyshevi NEKHOROSHEV

Dyscritella extrema MOROZOVA

Eoheteropora katzi MOROZOVA & KARNIKOVA

Kolyma Becken, Sibirien (NEKHOROSHEV, 1949; MOROZOVA, 1969).

Dyscritella cf. tenuirama CROCKFORD

Dyscritella sp. 1 SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Stenodiscus zealandicus SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Hokonui Hills, Neuseeland; Murihiku Fazies; Nor; Vulkaniklastika (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck).

Dyscritellidae gen. et sp. indet. 1 SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Dyscritellidae gen. et sp. indet. 2 SCHÄFER & GRANT-MACKIE

„*Monotrypella*“ *maorica* WILCKENS

Nelson District, Neuseeland; Murihiku Fazies; Nor, teilweise einschließlich oberstes Ladin; Vulkaniklastika (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck).

Stenodiscus kawhiaae SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Arawi Coast, Neuseeland; Murihiku Fazies, Nor; Vulkaniklastika (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck).

Dyscritella sp. 2 SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Dyscritellopsis isoseptatus SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Dyscritellopsis cf. isoseptatus SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Pseudobatostomella aestiva SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Pseudobatostomella lobatula SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Pseudobatostomella cf. lobatula SCHÄFER

& GRANT-MACKIE

Styloclema morozovae SCHÄFER & GRANT-MACKIE

Tebitopora orientalis HU

Canterbury District, Neuseeland; Torlesse Fazies; Nor, teilweise einschließlich oberes Ladin; Grauwacken und Siltsteine (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck).

3.7. Rhät

Stomatopora sp. PRANTL

Reptomultisparsa hybensis (PRANTL)

Hybe (Lipov Becken), nördliche Niedere Tatra, Slowakei; Dachsteinkalke (norisch-rhätische Rückriffazies) mit Einschaltung der bituminösen Hybe-Schichten; reiche Benthosfauna bestehend aus Brachiopoden, Gastropoden, Korallen, Crinoiden und spezifischer Epifauna (u.a. Bryozoen) (PRANTL, 1938; TAYLOR & MICHALIK, 1991).

4. Katastrophe oder schrittweises Aussterben?

Alle Hypothesen, die für die Krise der Bryozoen an der Wende Paläozoikum/Mesozoikum diskutiert werden, haben sich daran zu orientieren, daß der Niedergang der großen paläozoischen Ordnungen ein Prozeß war, der sich in mehreren Schritten über einen Zeitraum von mindestens 60 Millionen Jahren (Kazan bis Lias) erstreckt hat. In dieser Hinsicht stellen die Krisen in Perm und Trias Beginn und Ende einer Entwicklung dar und können nur gemeinsam interpretiert werden.

Bereits im oberen Kazan bis zur Grenze Kazan/Dzhulfium wird bei den Bryozoen ein drastischer Rückgang der Taxa um mindestens 75 % sichtbar (ROSS, 1978). Bei den Trepostomata, die als einzige Ordnung mit signifikanter Diversität bis in die Trias hinein vertreten sind, geht die Zahl der Gattungen am Ende des Kazan von 14 auf 6 zurück. Neuere Monographien über oberpermische Faunen

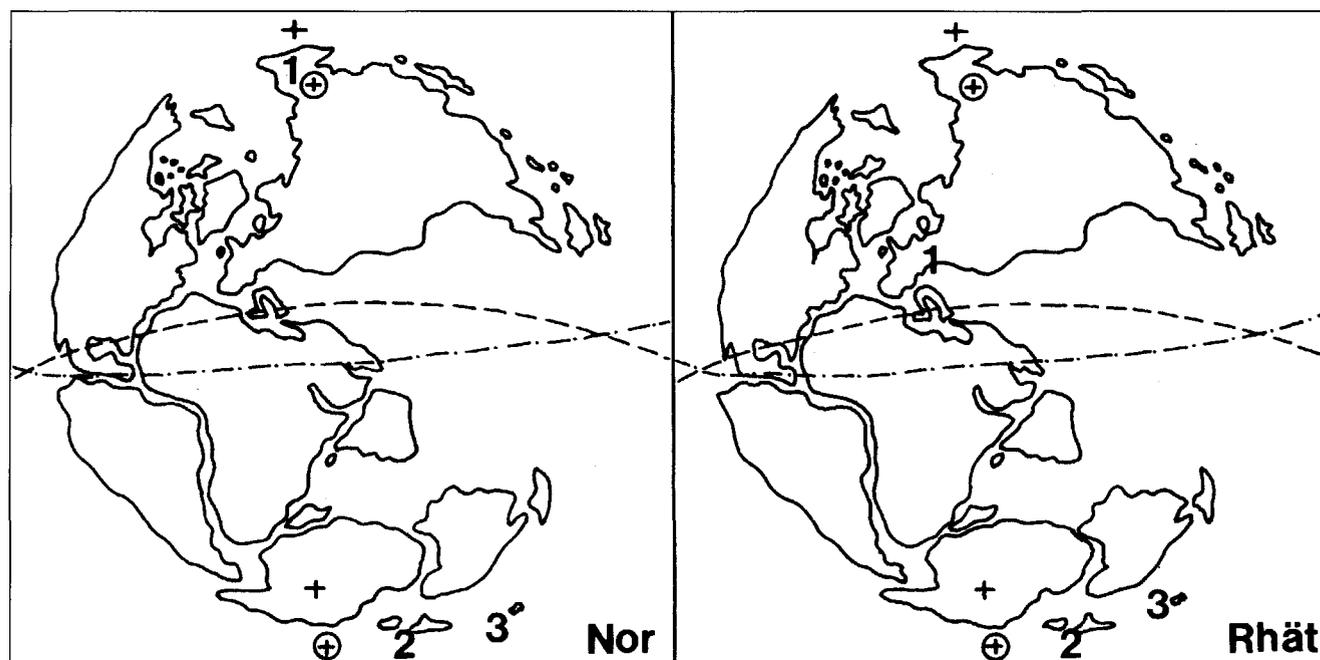


Abb. 3.
Nor: 1 = Kolimskij Massiv, Sibirien; 2 = Neuseeland; 3 = Neu Kaledonien.
Rhät: 1 = Niedere Tatra; 2 = Neuseeland; 3 = Neu Kaledonien.

(z.B. GILMOUR & SNYDER (1986) – Nevada; MOROZOVA & KRUCHININA (1986) – arktische Region; NAKREM (1988) – Spitzbergen) revidieren dieses Bild grundsätzlich nicht.

Im Dzhulfium existieren nur noch wenige Gattungen (ROSS, 1978). Es sind dies bei den Fenestrata die Gattungen *Fenestella*, *Synocladia*, *Polyporella* und *Polypora*, bei den Cryptostomata *Streblotrypa*, *Streblascopora* und *Girtyporina*, bei den Cystoporata *Fistulipora*, *Coscinostrypa*, *Hexagonella*, *Sulcoretopora* und *Goniocladia*, sowie bei den Trepostomata *Stenodiscus*, *Dyscritella*, *Paralioclema*, *Coeloseris* und *Pseudobatostomella*.

Noch geringer ist die Kenntnis über die Zahl der Trepostomata des Changxingiums. Dies mag auch mit dem Umstand verknüpft sein, daß Sedimente des Changxingiums nur aus äußerst wenigen marinen Profilen bekannt sind (vergl. Abb. 1). Als einzige trepostome Gattung wird *Paralioclema* aus Süd-China genannt (YANG & LU, 1981).

Von den 4 Ordnungen sind aus der Trias nur die Trepostomata mit den bereits aus dem Perm bekannten Gattungen *Stenodiscus*, *Dyscritella*, *Paralioclema* und *Pseudobatostomella* beschrieben.

Die Cystoporata und Cryptostomata sind nur durch vereinzelte Funde belegt. Die von TRÜMPY (1960) erwähnten Funde von *Fenestella* sp. und *Stenopora* sp. aus der Kap Stosch Region, Ostgrönland, werden von TEICHERT & KUMMEL (1976) als umgelagerte Formen aus den unterliegenden permischen Schichten uminterpretiert. Unter Berücksichtigung der ebenfalls fraglich skythischen Funde von *Polypora darashamensis* aus dem Kaukasus (MOROZOVA, 1965, 1969) bedeutet dies, daß entgegen früheren Darstellungen (SCHÄFER & FOIS-ERICKSON, 1986; SCHÄFER & FOIS, 1987) die Fenestrata aller Wahrscheinlichkeit nach bereits zum Ende des Perms entgültig ausgestorben sind.

Das Massensterben der Bryozoen im oberen Perm wird hier als ein quantitatives Ereignis charakterisiert. So werden alle Gruppen in ihren Diversitäten stark dezimiert, jedoch können zumindest drei der vier bedeutenden paläozoischen Ordnungen bis in die Trias hinein mit einigen Taxa überleben. Die evolutive „Nachblüte“ der Trepostomata während der Trias beruht auf einem Restbestand an paläozoischen Gattungen mit neuen Arten sowie mehreren neuen Gattungen, die auf die Trias beschränkt sind. Dagegen hat der Faunenschnitt an der Wende Trias/Jura eindeutig qualitativen Charakter, da hier die letzten Vertreter der Trepostomata endgültig verschwinden. Sie machen Platz für die modernen Cyclostomata, die während der Trias bereits in einzelnen kleinen Populationen existieren, deren Radiation jedoch mit einem zeitlichen „Lag“ erst im Dogger einsetzt.

Diversitätsberechnungen wurden für jungpaläozoische Gattungen erstmals von ROSS (1978) und für die Trias von SCHÄFER & FOIS-ERICKSON (1986) durchgeführt. Auf der Basis einer Unterscheidung von Neubildungs- und Aussterberaten (und der hierdurch berechenbaren Umbildungsrate = „Turnover Rate“) (hierzu PADIAN et al., 1984) belegen für die Bryozoen der Permtrias zwei Entwicklungszyklen, welche zum erstenmal im Dzhulfium/Changxingium und ein zweitesmal im Rhät zu einem drastischen Diversitätsschwund (oberstes Perm) bzw. dem endgültigen Aussterben der paläozoischen Ordnungen (oberste Trias) geführt haben. Zu Beginn jedes Zyklus läuft die Aussterberate der Innovationsrate hinterher (unteres Perm, Skyth bis Karn), holt sie auf dem Höhepunkt der Diversität ein (Artinsk/Kazan, Karn/Nor) und führt dann bei weiterer Zunahme und gleichzeitig abnehmender Neubildungsrate zu einer raschen Abnahme der Diversität (Kazan/Dzhulfium, Nor/Rhät) (SCHÄFER & FOIS-ERICKSON, 1986).

5. Evolutionsmuster

In jüngerer Zeit ist immer wieder die Ansicht geäußert worden, daß die mittlere Trias einschließlich des Karns durch das Vorherrschen von aus dem Paläozoikum überlebenden Taxa („Paleozoic holdovers“) gekennzeichnet sei, die im Gegensatz stehen zu den modernen, „mesozoischen“ Faunen des Nors und Rhäts. Dieser Sachverhalt wurde insbesondere geltend gemacht für die Schwamm-/Algen-Riffgemeinschaften der alpinen und außeralpinen Tethys (FLÜGEL & STANLEY, 1984; STANLEY, 1988). Er war Anlaß dafür, von einem Faunenschnitt gerade für die Riffaunen an der Wende Karn/Nor zu sprechen. Intensive Studien von permischen und mittel-/obertriadischen Riffen der Tethys insbesondere durch die Erlanger „Riffgruppe“ legen in der Zwischenzeit jedoch nahe, daß die Riffgemeinschaften der Mittel-Trias/Karn der Tethys mit denjenigen des Perms nur in ihrem strukturellen Aufbau (Schwämmen und Algen als Hauptriffbildner) übereinstimmen, nicht aber in ihrer artlichen Zusammensetzung (RIEDEL, 1991; FLÜGEL & REINHARD, 1993).

Auch für die Bryozoen der Trias wurden der „paläozoische Charakter“ der Faunen und die Dominanz von „Paleozoic holdovers“ in der Trias hervorgehoben (MOROZOVA, 1969; SCHÄFER & FOIS, 1987). Diese Behauptung ist insofern richtig, als es tatsächlich die paläozoischen Ordnungen der Trepostomata (und Cystoporata, Cryptostomata) sind, die bis in das Nor die Bryozoenfaunen dominieren, während die „modernen“ Cyclostomata erst ab dem Rhät mit Sicherheit nachgewiesen sind. Auf Artniveau ergibt sich für die Triasbryozoen jedoch ein analoges Bild zu den mitteltriadischen/karnischen Riffen. In nahezu allen Fällen handelt es sich um jungpaläozoische Gattungen, die mit neuen Arten in der Trias vertreten sind, oder um neue Gattungen, die sich von jungpaläozoischen Linien ableiten. Als einzige Art wurde bisher nur *Dyscritella tenuirama* sowohl aus dem Perm von West-Australien als auch aus dem Nor von Neuseeland nachgewiesen (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck).

Augenfällig ist jedoch, daß die triadischen Trepostomata ein charakteristisches Merkmalsbild besitzen, welches sie von permischen Faunen unterscheidet. Mehrere Taxa sind durch Merkmale wie den Besitz vieler Diaphragmen, seltener auch Cystiphragmen gekennzeichnet, und die meisten Arten besitzen ausgeprägten Zwergenwuchs. Diaphragmen und Cystiphragmen sind charakteristisch für viele alt- bis mittelpaläozoische Trepostomata, nicht jedoch für jungpaläozoische Taxa. Es wird vermutet, daß diese Merkmale bei den triadischen Taxa als konvergente Bildungen neu entwickelt wurden (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck). Hierin zeigt sich eine Analogie zu den von FLÜGEL & REINHARD (1993) für einzelne triadische Sphinctozoen und Algen vermuteten Homeomorphien.

Die nahe Verwandtschaft der triadischen Taxa zu jenen des Jungpaläozoikums äußert sich vor allem im Besitz besonders kräftiger oder besonders zahlreicher Acanthostylen, sowie von unregelmäßig bis perlschnurartig verdickten Zooecienwänden (Araxoporidae, Dyscritellidae, Stenoporidae). Bisherige Bemühungen, diese Sachlage in einer Überarbeitung der triadischen Trepostomata zu berücksichtigen (z.B. ASTROVA, 1978; SCHÄFER & FOIS, 1987; SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck), sind noch zu keinem zufriedenstellenden Abschluß geführt worden, machen sie doch eine grundlegende Revision aller bisher beschriebenen Trepostomata des Jungpaläozoikums und der Trias notwendig.

6. Cyclostomata der Trias

Die einzigen sicheren, tubuliporinen Cyclostomata der Trias sind *Stomatopora* sp. und *Reptomultisparsa hybensis* aus dem Rhät. Beide Taxa stammen aus den Kössener Schichten der Niederen Tatra, in deren klastisch-karbonatischer Abfolge sie als Epifauna auf den Karbonatskeletten anderer Organismen erscheinen (TAYLOR & MICHALIK, 1991). *Reptomultisparsa hybensis* ist bisher die stratigraphisch älteste Art mit polymorphen Reproduktionszooiden. Gonozooide oder größere Brutkammern sind von paläozoischen Cyclostomata unbekannt.

Stomatopora sp. und *Braiesopora hybensis* werden von BIZZARINI & BRAGA (1981) bzw. (1986) aus den Cassianer Schichten (Cordevol) der Dolomiten beschrieben. Die flaschenförmige Morphologie der Zooidröhren bei *Stomatopora* sp. sowie das chaotische Knospungsmuster von *Braiesopora voighti* lassen jedoch Zweifel daran zu, daß die beiden Taxa zu den tubuliporinen Cyclostomata gehören (auch TAYLOR & MICHALIK, 1991). *Braiesopora hybensis* wird von BIZZARINI & BRAGA (1986) zudem durch den Besitz eines Gonozoooids charakterisiert, ohne daß dieses Gonozooid dokumentiert wird. Eine erneute Untersuchung des Materials der Cassianer Schichten, auch unter Einbeziehung der Wandstrukturen, erscheint daher notwendig.

Gleiches gilt auch für die von VINASSA DE REGNY (1901, 1915) aus der Obertrias von Ungarn und Timor beschriebenen und noch von FLÜGEL (1963: 241) aufgeführten Arten von *Ceripora* und *Heteropora*, deren Bryozoennatur ohne eine Analyse der Wandstrukturen und der internen Skelettmerkmale (Knospungsmuster, Diaphragmen, Heterozooecien, Kommunikationsporen) nicht bestätigt werden kann. Bei *Ceripora pannonica* PAPP (Originalmaterial), *Ceripora bittneri* (VINASSA DE REGNY) und *Heteropora hornigi* (VINASSA DE REGNY) aus dem Tuval (Vesprem, West-Ungarn) wurden jedoch von FLÜGEL (1963) „multiporöse Wandstrukturen“ (= Kommunikationsporen?) nachgewiesen, sodaß eine Zugehörigkeit speziell dieser Arten zu den cerioporinen Cyclostomata in Betracht gezogen werden muß.

7. Paläobiogeographie und Fazies

Im Perm gehören die Bryozoen zu den regional am weitesten verbreiteten, häufigsten und die vielfältigsten Schelfbiotope besiedelnden Organismen benthischer Gemeinschaften. Die Spannweite ihres Vorkommens reicht von den inneren Regionen der zentralen Tethys (ROSS, 1978) bis in das Arktische Meer (MOROZOVA & KRUCHININA, 1986; NAKREM, 1988) und die südlichen Schelfe von Gondwana (RAO, 1981). Die Vereisung von Gondwana mit ihrem Klimaminimum im oberen Karbon/unteren Perm sorgte dafür, daß eine Vielzahl unterschiedlicher Schelfregionen in tropischen, subtropischen und boreal-polaren Klimazonen für die Besiedlung durch Bryozoen zur Verfügung stand.

Im Perm können vier große Schelfprovinzen unterschieden werden. Es sind dies die Tethysprovinz (einschließlich der exotischen Terrane der Westlichen Kordillere Nordamerikas), die arktische Provinz, die pazifische Provinz (südwestliches Nordamerika) und die Gondwanaprovinz. Alle sind weiter untergliederbar, wobei infolge der tiefgreifenden paläogeographischen Ereignisse in Zusammenhang mit der ausgehenden variszischen Orogenese (z.B. Trennung von Uralmeer und Tethys im Oberen Perm) Teilbecken und Schelfe eine differenzierte Geschichte durch-

laufen haben, die auch durch den Provinzialismus der Bryozoen belegt wird (vergl. ROSS, 1978).

Im Unterperm lag Gondwana in südpolarer Lage mit der zentralen Antarktis über dem Südpol; weite Teile des Kontinents waren von Eismassen bedeckt, deren Einfluß bis nach Indien durch Floren und glaziale Sedimente nachweisbar ist. Die Verbreitung von Fusulinenkalcken (DILLEY, 1973; ROSS, 1976) läßt vermuten, daß noch im unteren Perm der Nordschelf von Gondwana (Südrand der Tethys) im temperierten Klimagürtel gelegen war. Mit der Norddrift von Pangaea während des Perms und der Trias müssen sich die Klimaverhältnisse in bezug auf die Bioprovinzen fortlaufend verschoben haben. Modellrechnungen von CROWLEY et al. (1989) belegen für das Oberperm Vereisung in Sibirien. Aus der gleichen Zeit sind aus dem Ural-Meer keine Fusulinenkalke mehr nachgewiesen (ROSS, 1976).

Für die westliche Tethys wird während der Trias ein Übergang von mehr ariden (subtropischen) zu humiden (tropischen) Klimabedingungen postuliert, wie der Wechsel von Karbonaten/Salzfolgen des Skyth-Karn zu mächtigen Karbonatfolgen bei gleichzeitig erhöhtem Eintrag aus dem Vindelizischen Hinterland ab dem oberen Karn-Nor anzeigt. Nach SIMMS & RUFFELL (1989) korreliert die höchste Umbildungsrate für marine Invertebraten zeitlich mit einer deutlichen Zunahme an Niederschlägen an der Grenze unteres/mittleres Karn, obwohl von denselben Autoren bereits für das Nor eine erneute Zunahme der Aridität angenommen wird. In den innerkontinentalen Regionen der Germanischen Trias äußert sich die zunehmende Humidität im Wechsel von Buntsandstein/Muschelkalk zur Keupersedimentation (ZIEGLER, 1990). DUBIEL et al. (1991) beschreiben für die Trias eine großklimatische Situation, die, mit einem Höhepunkt in der Obertrias, durch Großmonsun-Wetterlagen mit saisonal ausgeprägten Regenfällen und gegenläufigen Windsystemen gekennzeichnet war.

Die Bryozoenfaunen des Perms sind in der Tethys durch ihren z.T. ausgeprägten Endemismus gekennzeichnet. Zu den endemischen Gattungen gehören *Paralioclema*, *Araxopora*, *Dyscritellina*, *Permolioclema*, *Permopora*, *Primorella* und ?*Dyscritella* unter den Trepostomata. Unter den Cryptostomata/Fenestrata sind endemische Taxa weit verbreitet. *Fistulipora*, *Fistulamina*, *Primopora* und *Sulcoretepora* sind unter den Cystoporata im Oberen Perm der Tethys häufige Taxa. Dagegen stehen die kosmopolitischen Taxa *Stenopora*, *Rhombotrypella*, *Tabulipora*, *Pseudobatostomella* bei den Trepostomata, *Fenestella*, *Penniretepora* und *Polpora* bei den Fenestrata, die vor allem auch in den außertethyalen Regionen häufig sind.

Dem Konzept von ROSS (1978) für das Perm folgend, werden in der Trias folgende Bryozoenprovinzen unterschieden:

- 1) die arktische Provinz mit arktisch Kanada, Spitzbergen und dem Nordrand der sibirischen Plattform (Yakutzk),
- 2) die pazifische Provinz mit dem südwestl. Nordamerika,
- 3) die westliche Tethysprovinz mit den Alpen, Karpathen und Dinariden,
- 4) die nördliche Tethysprovinz mit der Maritimen Provinz (Amur und Kabarovsk-Region), Japan und der Westkordillere Nordamerikas (Terrane),
- 5) die zentrale Tethysprovinz mit dem Transkaukasus, Pamir, Tibet und Südchina,
- 6) die südliche Tethysprovinz mit Nordindien und ?Thailand und Teilen von Neuseeland,
- 7) die südöstliche Gondwanaprovinz mit Teilen von Neuseeland und Neu Kaledonien.

Der eustatische Meeresspiegelabfall im obersten Perm–unterster Trias (HAQ et al., 1987) war mit einer Dezimierung flachmariner Schelfbiotope verbunden. Karbonatplattformen größeren Ausmaßes fehlen daher aus der untersten Trias (SENOWBARI-DARYAN et al., 1993). Der Meeresspiegelabfall mußte die lichtabhängigen Riff- und Flachschelfgemeinschaften besonders hart treffen, während er sich auf die lichtunabhängigen Filtrierergemeinschaften, wie die der Bryozoen, weniger stark auswirken sollte. Speziell die Bryozoen hätten – geeignetes Substrat vorausgesetzt – eher als die lichtabhängigen Schelfgemeinschaften auf die Schelfhänge ausweichen können. Über den Aufenthaltsort von Restpopulationen permischer Bryozoen während dieses Meeresspiegeltiefststandes ist bisher nichts bekannt. Der in allen marinen Profilen (mit Ausnahme von S-China) auftretende, sedimentäre Hiatus im Dzhulfium/Changxingium/Griesbachium bedeutet, daß in diesen Regionen in der Trias eine Einwanderung jeweils neuer Populationen erfolgen mußte.

Bei den Bryozoen haben offensichtlich die permischen Gattungen mit kosmopolitischem Charakter wie *Pseudobastostomella*, *Dyscritella*, *Paralioclema* und die Stenoporiden in die Trias hinein überlebt, während die endemischen Gattungen der Tethys am Ende des Perms ausstarben. Während die letzten Bryozoen des Perms aus der Tethys (Südchina) nachgewiesen sind, sind außer einem Fund von *Polypora darashamensis* mit fraglich skythischem Alter bisher keine Bryozoen aus dem Skyth der Tethys bekannt. Vielmehr scheinen die ältesten Bryozoen des Skyths auf die Schelfe des Arktischen Meeres (Nordkanada, Spitzbergen, Sibirien) konzentriert. Ähnliche Bryozoenfaunen in Spitzbergen und Nevada legen eine meerische Verbindung im Skyth zwischen der Arktis und der pazifischen Provinz nahe.

Die hochdiversen Bryozoenfaunen des Unter- und Oberperms von Australien haben keine direkte Verbindung in die untere Trias. In Neuseeland sind zwar im Gegensatz zur durchgehend kontinentalen Triassedimentation in Australien zwei marine Faunenprovinzen ausgebildet, jedoch stammen die ältesten Bryozoen der Gondwanarand-Fazies erst aus dem Ladin (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck).

Bereits ab dem Anis ändert sich das paläobiogeographische Bild der Bryozoen jedoch drastisch. Ab dieser Zeit ist eine zunehmende Verlagerung der trepostomen Faunen in die Tethys hinein zu beobachten. Die Zahl der bisher bekannten anisischen Arten insgesamt hat sich mit 8 gegenüber dem Skyth nur unwesentlich erhöht. Auffällig ist jedoch eine Häufung des Vorkommens und der Artenvielfalt in der westlichen (Dolomiten, Karpathen) und der nördlichen Tethys (Kaukasus, Amur Region). Außerhalb der Tethys gelegen sind nur die Funde von *Phragmotrypa ordinata* aus biogenreichen Karbonaten des unteren/mittleren Anis von Nevada (SCHÄFER & FOIS, 1987). In den Karbonaten weisen häufige Verkieselungen von Biogenen und Matrix auf eine ursprüngliche Vergesellschaftung der Bryozoen und ihrer Begleitfauna mit Kieselschwämmen sowie auf kalt-temperierte Wassermassen hin. Bryozoen/Schwamm-Vergesellschaftungen, hier allerdings mit Kalkschwämmen, sind dagegen aus dem Anis der Dolomiten (SCHÄFER & FOIS, 1987; SENOWBARI et al., 1993) und den Karpathen (ZAGORSEK, 1991) bekannt. Karbonatische Riffmounds mit deutlicher Beteiligung am Riffbau durch Bryozoen tritt somit in post-permischer Zeit erstmals wieder im Pelson–Illyr der westlichen Tethys auf.

Im Ladin und Karn breiten sich die Bryozoenfaunen in der Tethys weiter in südlicher Richtung aus. Die überwie-

gende Zahl der Taxa wird aus der zentralen Tethys beschrieben (YANG & HSIA, 1975; HU, 1984). Im Karn sind die Bryozoen über den gesamten Nord-, Zentral- und Südberreich der Tethys ausgebreitet.

Im Karn erreichen die Bryozoen ihre größte Diversität und weiteste Verbreitung. Die Wanderwege einzelner Arten bzw. Artengruppen werden sichtbar z.B. an *Tebitopora orientalis*, die zuerst im Ladin von Tibet (HU, 1984) (zentrale Tethys), dann im Karn aus Nordindien (SCHÄFER & FOIS, 1987) und endlich im Nor bis in die alpine (Torlesse-)Fazies von Neuseeland (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck) verfolgt werden kann. Ein weiteres Beispiel ist die Gattung *Vysokella*, die mit zwei Arten aus dem Anis der Karpathen beschrieben ist (ZÁGORŠEK, 1993), während die in denselben Formenkreis gestellte Art *Zozariella stellata* aus dem Karn von Nordindien bekannt gemacht wurde (SCHÄFER & FOIS, 1987). Die Ausbreitung tethyaler Taxa von N nach S im Verlauf der Trias läuft mit der Klimaverschiebung infolge der Norddrift von Pangaea synchron.

Zeitgleich mit der Ausbreitung der Bryozoen auf den Schelfen der Tethys erfolgt die Verbreitung der Bryozoen in Neuseeland. Nach einer Schichtlücke im Karn sind auf Neuseeland ab dem obersten Karn Bryozoen mit zunehmender Diversität vertreten. Noch im Karn sind sie vor allem in den vulkaniklastischen, fossilreichen Sedimenten der Murihiku-Fazies zu finden (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck).

Während im Skyth Bryozoen vor allem in siliziklastisch dominierten Sedimentfolgen auftreten, sind sie ab dem Anis als Bestandteil fossilreicher Biodetrituskalke (gemeinsam mit Brachiopoden, Mollusken und Crinoiden) weit verbreitet. Echte Riffbiotope der Mitteltrias und des Karns scheinen von Bryozoen dagegen nur selten besiedelt worden zu sein. Eindeutig aus Kalkschwamm-Algen-Korallen-Gemeinschaften beschrieben wurden bisher nur *Reptonoditrypa cautica* aus dem Anis der Dolomiten (SCHÄFER & FOIS, 1987; SENOWBARI et al., 1993), die aus vielen Riffkalcken des Karns der Alpen und Dinariden bekannte Art *Dyscritella dagysi* sowie *Dyscritella zardinii* und *Cystitrypa cassiana* aus den Cassianer Schichten (SCHÄFER & FOIS, 1987).

Im Übergang vom Karn zum Nor tritt ein drastischer Umschwung in der Verbreitung der Bryozoen ein. Dieser Umschwung korreliert zeitlich mit dem Faunenschnitt in den Riffgemeinschaften der Tethys an der Wende Karn/Nor (RIEDEL, 1991). Ab dem Nor sind die Bryozoen aus den Schelfgebieten der westlichen, nördlichen und zentralen Tethys weitgehend verschwunden, dagegen treten sie ab dem Nor mit großem Individuen- und Artenreichtum in den verschiedenen tektonofaziellen Großräumen von Neuseeland und Neu Kaledonien auf. Die Torlesse-Fazies von Neuseeland wird als exotisches Terrane tethyaler Herkunft postuliert. Diese Annahme wird auch durch die Funde von *Tebitopora orientalis* und *Styloclema morozovae* aus dem Nor der Torlesse-Fazies unterstützt, die noch im Ladin-Karn aus der zentralen Tethys (*Tebitopora orientalis*) bzw. mit permischen Gattungen der Araxoporidae eine der wichtigsten Formen der Tethys war (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck). Die „maorische“ Fauna der Murihiku-Fazies wird als boreale Reliktfauna mit der malvinokaffrischen Faunenprovinz von Gondwana in Zusammenhang gebracht (WILCKENS, 1927); sie kam vermutlich in einem ?Forearc-Bereich eines dem südöstlichen Gondwanarand vorgelagerten Inselbogens zur Ablagerung. Die Bryozoen der Murihiku-Fazies (*Stenodiscus kawhiaae*, *Stenodiscus zealandicus*, *Dyscritella* cf. *tenuirama*) lassen engere Beziehungen zu den permischen Bryozoenfaunen von Australien erkennen (SCHÄFER & GRANT-MACKIE, im Druck). „*Monotrypella*“ *maorica* aus

dem Karn-Nor von Neuseeland und dem Rhät aus Neu Kaledonien wurde, allerdings unter dem Namen *Eoheteropora katzi*, von MOROZOVA & KARNIKOVA (1984) vermutlich auch aus dem Nor des Kolymski-Massives, Sibirien, beschrieben. Obwohl in seiner systematischen Stellung bisher gänzlich ungeklärt, kann das Auftreten dieses Taxons als Hinweis auf eine engere paläogeographische Beziehung beider Regionen zueinander gewertet werden. Es wird vermutet, daß sie ursprünglich als nah benachbarte Terrane in einer südpazifischen Position mittlerer geographischer Breite gelegen waren.

Der Umschwung in der räumlichen Verbreitung und Faziesbindung der Bryozoen an der Wende Karn/Nor korreliert zeitlich mit dem Faunenschnitt in den diversen Schelf- und Riffgemeinschaften der Tethys. Die Konzentration der Bryozoen im nachfolgenden Nor/Rhät auf die kühl-temperierte Region Neuseelands/Neu Kaledoniens kann in Analogie gesehen werden zur Konzentration der Bryozoenfaunen des Skyths auf die arktische Region. Dies würde bedeuten, daß die Bryozoen erneut, wie bereits im Skyth, in solchen klimatischen Regionen ihre größte Überlebenschance hatten, die außerhalb der tropischen Tethys gelegen waren.

Dank

Die Bearbeitung der Triasbryozoen wurde durch finanzielle Unterstützung seitens der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht.

Ich danke den Herren Prof. E. FLÜGEL (Erlangen), Dr. R.S. BOARDMAN (Sarasota, FL), Prof. R.J. CUFFEY (University Park, PA), Prof. E.H. GILMOUR (Cheney, WA) und Dr. I.P. MOROZOWA (Moskau), die mir in dieser Thematik zu den verschiedenen Zeiten hilfreiche Diskussionspartner waren.

Literatur

- ASTROVA, G.G.: The history of development, system, and phylogeny of the Bryozoa: order Trepostomata. – *Trudy paleont. Inst. A. N. SSSR*, **169**, 1–240, 46 Taf., 30 Abb., Moskau (engl. Übersetzung) 1978.
- BEZNOV, N.V., GORBATCHIK, T.N., MIKHAILOVA, I.A. & PERGAMENT, A.: Soviet Union. – In: M. MOULLADE & A.E.M. NAIRN (Hrsg.): *The Phanerozoic Geology of the World II: The Mesozoic*, A, 5–53, 22 Abb., Amsterdam (Elsevier) 1978.
- BIZZARINI, F. & BRAGA, G.: Upper Triassic new genera and species of fair and questionable Bryozoa and Chaetetidae from the S. Cassiano formation of the Dolomites (Eastern Alps). – *Boll. Soc. paleont. ital.*, **17** (1), 28–48, 7 Taf., 11 Abb., Modena 1978.
- BIZZARINI, F. & BRAGA, G.: Prima segnalazione del genere *Stomatopora* (Bryozoa Cyclostomata) nel Trias superiore delle Dolomiti orientali (Italia): Lavori. – *Soc. venez. Sc. natur.*, **6**, 135–144, 1 Tab., 8 Abb., Venedig 1981.
- BIZZARINI, F. & BRAGA, G.: The Triassic Bryozoa from the western Tethyan basin. – *Boll. Soc. paleont. ital.*, **21** (2/3), 223–234, 2 tab., 2 Abb., Modena 1982.
- BIZZARINI, F. & BRAGA, G.: *Braiesopora voighti* n.gen., n.sp. (cyclostome bryozoan) in the S. Cassiano Formation in the Eastern Alps (Italy). – In: C. NIELSEN & G.P. LARWOOD (Hrsg.): *Bryozoa: Ordovician to Recent*, 25–33, 2 Abb., Fredensborg (Olsen & Olsen) 1986.
- BOARDMAN, R.S.: Origin of the Post-Triassic Stenolaemata (Bryozoa): a taxonomic oversight. – *J. Paleont.*, **58** (1), 19–39, 12 Abb., Tulsa 1984.
- BOARDMAN, R.S., CHEETHAM, A.H. & COOK, P.L.: Introduction to the bryozoa. – In: R.A. ROBISON (Hrsg.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part G (1): Bryozoa (revised)*, 1–48, 1 Tab., 24 Abb., Boulder (Geological Society of America and University of Kansas Press) 1983.
- BOLTON, T.E.: Additional *Arcticopora* from the Triassic of Northwestern Ellesmere Island. – *Proc. geol. Assoc. Canada* **13**, 55–56, Waterloo 1961.
- CROWLEY, T.J., HYDE, W.T. & SHORT, D.A.: Seasonal cycle variation on the supercontinent Pangaea. – *Geology*, **17**, 457–460, 3 Abb., 1989.
- DE GREGORIO, A.: Fossili Anisici delle Vace di Billiemi presso, Palermo conservati nel mio privato gabinetti geologico. – *Ann. Geol. Paleont.*, **54**, 1–40, Taf. 7, Palermo 1930.
- DILLEY, F.C.: Larger Foraminifera and seas through time. – In: N.F. HUGHES (Hrsg.): *Organisms and continents through time*, 155–168, London (Palaeont. Assoc.) 1973.
- DUBIEL, R.F., TOTMAN PARRISH, J., PARRISH, J.M. & GOOD, S.C.: The Pangaeian Megamonsoon – Evidence from the Upper Triassic Chingle Formation, Colorado Plateau. – *Palaios*, **6** (4), 347–370, Lawrence 1991.
- ENGESER, T.S. & TAYLOR, P.D.: Supposed Triassic bryozoans in the Klipstein collection from the Italian Dolomites redescribed and calcified demosponges. – *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, **45**(1), 39–55, 9 Abb. London 1991.
- FLÜGEL, E.: Bryozoen aus den Zlambach-Schichten (Rhät) des Salzkammergutes, Österreich. – *Sitzber. österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, **171**, 1–13, 3 Taf., 3 Abb., Wien 1961.
- FLÜGEL, E.: Revision der triadischen Bryozoen und Tabulozoen. – *Sitzber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, **172**, 225–252, Wien 1963.
- FLÜGEL, E. & FLÜGEL-KAHLER, E.: *Phanerozoic Reef Evolution: Basic Questions and Data Base*. – *Facies*, **26**, 167–278, 14 Abb., Erlangen 1992.
- FLÜGEL, E. & REINHARDT, J.: Uppermost Permian Reefs in Skyros (Greece) and Sichuan (China): Implications for the Late Permian Extinction Event. – *Palaios*, **4**, 502–518, 5 Tab., 13 Abb., Lawrence 1988.
- FLÜGEL, E. & STANLEY, G.D.: Reorganization, development and evolution of post-Permian reefs and reef organisms. – *Palaeontographica Americana*, **54**, 177–186, 5 Abb., Ithaca 1984.
- FOIS, E. & GAETANI, M.: The recovery of the reef-building communities and the role of cnidarians in carbonate sequences of the Middle Triassic (Anisian) in the Italian Dolomites. – *Palaeontographica Americana*, **54**, 191–200, 11 Abb., Ithaca, NY. 1984.
- GILMOUR, E.H. & SNYDER, E.M.: *Stellahexaformis* and *Morozoviella*, two new genera of Bryozoa from the Gerster Formation, northeastern Nevada. – *Contributions to Geology, Univ. Wyoming*, **24** (2), 211–217, 1 Tab., 4 Abb., Laramie 1986.
- HAQ, B.U., HARDENBOL, J. & VAIL, P.R.: Chronology of Fluctuating Sea Level Since the Triassic. – *Science*, **235**, 1156–1167, Washington 1987.
- HU, ZHAO-XUN: Triassic Bryozoa from Xizang (Tibet) with reference to their biogeographic provincialism in the world. – *Acta palaeont. Sinica*, **23** (5), 568–577, 2 Taf., 1 Tab., 2 Abb., Peking (chinesisch; Abstract und Diagnose in englisch) 1984.
- KLIPSTEIN, A.: Beiträge zur geologischen Kenntnis der östlichen Alpen. – 1–311, 20 Taf., Giessen, 1843.
- KÜHN, O.: Die Anthozoen, Hydrozoen, Tabulozoen und Bryozoen der Trias von Brasov (Kronstadt). – *Amural Inst. Geol. Romanici*, **17**, 109–132, 1 Taf., Bukarest 1935.
- KUMMEL, B. & TEICHERT, C.: The Permian-Triassic boundary in Central Tethys. – In: A. LOGAN & L.V. HILLS (Hrsg.): *The Permian and Triassic systems and their mutual boundary*, 17–32, Calgary 1973.
- LAZUTKINA, O.F.: Discoveries of bryozoans of the Paleozoic genus *Batostomella* in the Triassic system. – *Paleont. Zh.*, **1963** (4), 126–128, Moskau (russisch) 1963.
- MOROZOVA, I.L.: Bryozoa. – In: V.E. RUZHENTSEV (Hrsg.): *The evolution and changes in the marine organisms at the Paleozoic-Mesozoic boundary*, **57**, 62; 183–197; Moskau (russisch) 1965.

- MOROZOVA, I.L.: Systematic composition and range of bryozoans in the Triassic. – *Paleont. Zh.*, **1969** (2), 49–57, Taf. 7–8, 1 Abb., Moskau (engl. Übersetzung) 1969.
- MOROZOVA, I.L.: Late Permian Bryozoa. – *Trudy paleont. Inst.*, **122**, 1–347, 64 Taf., 17 Tab., 43 Abb., Moskau (russisch) 1970.
- MOROZOVA, I.L. & KARNIKOVA, N.K.: On new Triassic Bryozoa. – *Paleont. Zh.*, **1984** (4), 73–79, Taf. 7, 1 Abb., Moskau (russisch) 1984.
- MOROZOVA, I.P. & KRUCHININA, O.N.: The Permian bryozoans of the Arctic Region (western Sector). – *Akad. Nauk.*, 7 Tab., 48 Taf., Moskau (engl. Übersetzung) 1986.
- MÜNSTER, G. GRAF ZU & WISSMANN, H.L.: Beiträge zur Geognosie und Petrefaktenkunde des östlichen Tirols vorzüglich der Schichten von St. Cassian. – *Beiträge Petrefaktenkunde*, **4**, 52, 16 Taf., Bayreuth, 1841.
- NAKREM, H.A.: Permian bryozoans from southern Spitsbergen and Bjørnøya. A review of bryozoans described by J. Malecki (1968, 1977). – *Polar Research*, **6**, 113–121, 2 Tab., 2 Abb., Oslo 1988.
- NAKREM, H.A. & MØRK, A.: New early Triassic Bryozoa (Trepostomata) from Spitsbergen, with some remarks on the stratigraphy of the investigated horizons. – *Geol. Mag.*, **128** (2), 129–140, 1 Tab., 5 Abb., London 1991.
- NELSON, C.S.: An introductory perspective on non-tropical shelf carbonates. – *Sedimentary Geol.*, **60**, 3–12, 1 Tab., 4 Abb., Amsterdam 1988.
- NEKHOROSHEV, V.P.: First occurrence of Triassic bryozoans in the USSR. – *Dokl. Akad. Nauk. SSR* **66**(3), 459–461, 1 Abb., Moskau (russisch) 1949.
- PADIAN, K. & CLEMENS, W.A.: Terrestrial vertebrate diversity, episodes and insights. – In: J.W. VALENTINE (Hrsg.): *Phanerozoic Diversity Patterns*, 41–96, University Press, Princeton 1985.
- PRANTL, F.: Erster Fund von Bryozoen in dem Karpathischen Rhät. – *Zentralbl. Min. Geol. Paläont.*, **1838**, 262–264, 1 Abb., Stuttgart 1938.
- RAO, C.P.: Criteria for recognition of cold-water carbonate sedimentation: Berridale Limestone (Lower Permian), Tasmania, Australien. – *J. sed. Pet.*, **51** (2), 0491–0506, 10 Abb., Lawrence 1981.
- REINHARD, J.W.: Uppermost Permian reefs and Permo-Triassic sedimentary facies from the southeastern margin of Sichuan Basin, China. – *Facies*, **18**, 231–286, Erlangen 1988.
- RIEDEL, P.: Riffbiotope im Karn und Nor (Obertrias) der Tethys: Entwicklung, Einschnitte und Diversitätsmuster. – Unveröff. Dissertation der Univ. Erlangen-Nürnberg, 1–96, 15 Taf., 9 Tab., 36 Abb., Erlangen 1990.
- ROSS, C.A.: Evolution of Fusulinacea (Protozoa) in Late Paleozoic Space and Time. – In: J. GRAY & A.J. BOUCOT (Hrsg.): *Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment*, 215–226, 14 Abb., Corvallis (Oregon State Univ. Press) 1976.
- ROSS, J.: Biogeography of Permian Ectoproct Bryozoa. – *Palaeontology*, **21** (2), 341–356, 5 Abb., London 1978.
- SAKAGAMI, S.: The Triassic Bryozoa from Kusaka, Sakawa Basin, Shikoku, Japan. – *Trans. Proc. palaeont. Soc. Japan (N.S.)*, **46**, 227–242, Taf. 33, Tab. 1–2, Fukuoka 1972.
- SAKAGAMI, S. & SAKAI, A.: Triassic Bryozoa from the Hidaka Group in the Hokkaido, Japan. – *Trans. Proc. palaeont. Soc. Japan (N.S.)*, **114**, 77–86, 2 Taf., Fukuoka 1979.
- SCHÄFER, P.: Brutkammern der Stenolaemata (Bryozoa): Konstruktionsmorphologie und phylogenetische Bedeutung. – *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, **36**, 1–263, 56 Taf., 76 Abb., Frankfurt am Main 1991.
- SCHÄFER, P. & FOIS-ERICKSON, E.: Triassic Bryozoa and the evolutionary crisis of Palaeozoic Stenolaemata. – In: O.H. WALLISER (Hrsg.): *Global Bio-Events*, 251–255, 3 Abb., Berlin-Heidelberg (Springer) 1986.
- SCHÄFER, P. & FOIS, E.: Systematics and evolution of Triassic Bryozoa. – *Geologica et Palaeontologica*, **21**, 173–225, 15 Taf., 14 Tab., 3 Abb., Marburg 1987.
- SCHÄFER, P. & GRANT-MACKIE, J.-A.: Triassic Bryozoa from the Murihiku and Torlesse Supergroups in New Zealand. – *AAP Memoir*, 47 Abb. (im Druck).
- SCHAUROTH, K.: Übersicht der geognostischen Verhältnisse der Umgebung von Recoaro im Vincentinischen. – *Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, **17**, 481–562, 3 Taf., 1 Karte, Wien 1855.
- SENOWBARI-DARYAN, B., ZÜHLKE, R., BECHSTEDT, T. & FLÜGEL, E.: Anisian (Middle Triassic) Buildups of the Northern Dolomites (Italy): The recovery of reef communities after the Permian/Triassic Crisis. – *Facies*, **28**, 181–256, Taf. 40–65, 17 Abb., Erlangen 1993.
- SEPKOSKI, J.J.Jr.: A compendium of fossil marine families. – Milwaukee Public Museum, *Contributions in Biology and Geology*, **5**, 124, Milwaukee 1982.
- SILBERLING, N.J. & WALLACE, R.E.: Stratigraphy of the Star Peak Group (Triassic) and overlying Lower Mesozoic Rocks, Humboldt Range, Nevada. – *US Geol. Survey, Prof. Pap.*, **592**, 1–50, Taf. 1–2, Abb. 1–15, Tab. 1, Washington D.C. 1969.
- SIMMS, M.J. & RUFFELL, A.H.: Synchronicity of climatic change and extinction in the Late Triassic. – *Geology*, **17**, 265–268, 3 Abb., 1989.
- STANLEY, G.D.: The history of Early Mesozoic reef communities: A three-step process. – *Palaios*, **3**, 170–183, 3 Abb., Lawrence 1988.
- TAYLOR, P.D. & MICHALIK, J.: Cyclostome bryozoans from the Late Triassic (Rhaetian) of the West Carpathians, Czechoslovakia. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **182** (3), 285–302, 7 Abb., Stuttgart 1991.
- TAYLOR, P.D. & LARWOOD, G.P.: Major evolutionary radiations in Bryozoa. – In: P.D. TAYLOR & G.P. LARWOOD (Hrsg.): *Major evolutionary radiations*, 209–233, Oxford (Clarendon Press) 1990.
- TEICHERT, C.: The Permian-Triassic boundary revisited. – In: E.G. KAUFFMAN & O.H. WALLISER (Hrsg.): *Extinction Events in Earth History*, 197–238, 4 Abb., Heidelberg – Berlin (Springer) 1991.
- TEICHERT, C. & KUMMEL, B.: Permian-Triassic boundary in the Kap Stosch area, East Greenland. – *Meddelesker om Gronland*, **197** (5), 1–49, 15 Taf., Kopenhagen 1976.
- TRÜMPY, R.: Über die Perm-Trias-Grenze in Ostgrönland und über die Problematik stratigraphischer Grenzen. – *Geol. Rundschau*, **49**, 97–111, Stuttgart 1960.
- VINASSA DE REGNY, P.: Trias-Tabulozoen, Bryozoen und Hydrozoen aus dem Bakony. – *Result. wiss. Erforsch. Balatonsee*, **1**, 1–22, 2 Taf., Budapest 1901.
- VINASSA DE REGNY, P.: Triadische Algen, Spongien, Anthozoen und Bryozoen aus Timor. – *Paläont. Timor*, **4** (8), 75–118, 10 Taf., Stuttgart 1915.
- WENDT, J.: Skeletal and spicular mineralogy, microstructure and diagenesis of coralline calcareous sponges. – *Palaeontographica Americana*, **54**, 326–336, 2 Taf., 2 Abb., Ithaca 1984.
- WILCKENS, O.: Contributions to the Paleontology of the New Zealand Triassic. – *New Zealand geol. Surv., Palaeont. Bull.*, **12**, 1–65, 10 Taf., Wellington 1927.
- YANG, K. & HSIA, F.S.: A report of scientific expedition in the Mount Jolmo Lungma region (1966–1968). – (*Palaeontology*) **1**, 39–57, 8 Taf., Peking (Science Press) (chinesisch) 1975.
- YANG, FENG-ZHI & LU, LIN-HUANG: Geographical and stratigraphical distributions of Permian Bryozoa in China. – In: G.P. LARWOOD & C. NIELSEN (Hrsg.): *Recent and Fossil Bryozoa*, 305–307, Fredensborg (Olsen & Olsen) 1981.
- ZÁGORŠEK, K.: New Anisian (Middle Triassic) Bryozoa (Trepostomata) from the Vysoká Formation (Malé Karpaty Mts., Western Carpathians) Slovakia. – *Geologica Carpathica*, **44** (1), 49–58, 3 Taf., 2 Tab., 1 Abb., Bratislava 1993.
- ZHAO, JIN-KE, SHANG, JIN-ZHANG, YAO, ZHAO-QI, LIANG, XI-LUO, CHEN, CHU-ZHEN, RUI LIN & LIAO, ZHAO-TING: The Chingxianian and Permian-Triassic boundary of South China. – *Bulletin of the Nanjing Institute of Geology and Palaeontology* 1981, **2**, 1–85, 16 Taf., Nanjing 1981 (Chinesisch, mit engl. Zusammenfassung).
- ZIEGLER, P.A.: Geological atlas of Western and Central Europe, 1990. – 1–237, 100 Abb., Bath (Geological Society Publishing House) 1990.