

Ann. Naturhist. Mus. Wien	83	285—301	Wien, Dezember 1980
---------------------------	----	---------	---------------------

Zum Problem der „zirkumpazifischen“ und der Tethys-Verbreitung mariner Evertebraten in der Trias

Von ERICH THENIUS ¹⁾

(Mit 2 Textabbildungen)

Manuskript eingelangt am 31. März 1980

Summary

The so-called Circum-Pacific and the disjunct Tethyan distribution of pelagic fossils (*Otapiria*, *Monotis*, *Halobia* and some ammonoids) in Triassic time are discussed. The distribution patterns of *Otapiria*, *Monotis ochotica* and *M. subcircularis* are not in conflict with the recognition of a single continent (Pangaea) in Triassic time. But the distribution pattern of *Otapiria* is a bipolar Pacific distribution, that of the *Monotis ochotica* a Western Pacific and that of *M. subcircularis* an Eastern Pacific distribution pattern.

The disjunct Tethyan distribution (e. g. Mediterranean — Himalaya — Timor — Pacific North America) of the *Monotis salinaria*-group, of some species of the *Halobia fallax*-line and of some brachiopods (e. g. *Halorella amphitoma*) and ammonoids is probably the result of ecological conditions (nectonic or pseudoplanktonic mode of life of ammonoids and bivalves; planktotrophic larvae by bivalves and brachiopods and the paleoclimatological situation in the Triassic) and of the Ocean currents.

A direct marine connection between the western end of the Tethys in Europe and the ancestral Pacific (Panthalassa) in middle and late Triassic is improbably, but cannot be excluded; also a direct connection between the western North America and the eastern Asian continental margins in early Mesozoic time, as suggested by DERCOURT and others, is very improbably.

Zusammenfassung

Diskussion der sog. „zirkumpazifischen“ Verbreitung von *Otapiria* und einzelner *Monotis*-Arten (z. B. *M. ochotica* und *subcircularis*) in der Ober-Trias sowie der disjunkten Tethys-Verbreitung von *Monotis salinaria*, von *Halobia (fallax-Reihe)* und von Ammonoideen der Mittel- und Ober-Trias (z. B. *Balatonites*, *Paraceratites*, *Trachyceras*, *Proarcestes*, *Tropites*, *Halorites*, *Juvavites*, *Malayites*, *Himavatites*, *Choristoceras*).

Die „zirkumpazifische“ Verbreitung von *Otapiria* und einzelner *Monotis*-Arten (*M. ochotica*, *M. zabaikalica* und *M. subcircularis*) ist keine zirkumpazifische, sondern bei *Otapiria* als bipolar-pazifisches, bei *Monotis ochotica* als west-, bei *M. subcircularis* als ostpazifisches Verbreitungsmuster zu bezeichnen.

Die disjunkte Tethys-Verbreitung der *Monotis salinaria*-Gruppe, einzelner Arten der *Halobia fallax*-Reihe, einzelner Brachiopoden (z. B. *Halorella amphitoma*) und zahl-

¹⁾ Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Erich THENIUS, Institut für Paläontologie der Universität Wien, Universitätsstraße 7/II, 1010 Wien, Österreich.

reicher Ammonoideen ist vermutlich ökologisch bedingt (Ausbreitungsmöglichkeiten durch nektonische Adult- bzw. planktotrophe Larvenstadien mittels Meeresströmungen auch über den offenen Ozean hinweg). Eine direkte Meeresverbindung zwischen dem Westende der Tethys und dem „Ostpazifik“ (Panthalassa) ist derzeit ebenso unwahrscheinlich wie eine nahe Nachbarschaft zwischen dem west- und ostpazifischen Küstengebiet als Teile eines Neopazifik (i. S. von DECOURT).

Einleitung und Problemstellung

Der folgende Beitrag zur Festschrift anlässlich des 65. Geburtstages von Herrn Prof. Dr. Helmuth ZAPFE behandelt ein Thema, das keineswegs neu ist und in jüngster Zeit von KOZUR (1973) und WESTERMANN (1973) diskutiert wurde. Bereits MOJSISOVICS (1886, 1896), FRECH (1908) und DIENER (1916) haben sich ausführlich mit dieser Problematik beschäftigt.

Die im Rahmen des IGCP erfolgten Neuuntersuchungen der klassischen Trias-Lokalitäten der Ostalpen durch H. ZAPFE (1974, 1978) und seine Mitarbeiter erbrachten wesentliche Fortschritte in der biostratigraphischen Gliederung und führten zu einer genaueren bzw. sicheren, weltweiten altersmäßigen Parallelisierung, nachdem MCLEARN (1960), SILBERLING (1959), SILBERLING & TOZER (1968) und TOZER (1965, 1967, 1971) die Grundlagen der biostratigraphischen Gliederung der marinen Trias in Nordamerika erarbeitet hatten. Neuere faunistische, taxonomische und ökologische Untersuchungen über „pelagische“ Bivalven, wie sie etwa WESTERMANN (1962—1972) für *Monotis* und GRUBER (1976, 1977) für die Halobien in den letzten Jahren durchführten, haben überdies zu einer besseren Ausgangsbasis geführt. Dazu kommen neue Befunde und Erkenntnisse in paläogeographischer Hinsicht sowie aktuopaläontologische Untersuchungen über die Ausbreitungsmöglichkeiten mariner Benthos-Evertebraten. Sie alle ließen eine erneute Diskussion wünschenswert erscheinen.

In Anbetracht des Umfanges der Befunde wurde hier stellvertretend nur eine kleine, aber ausreichende Auswahl mariner Evertebraten der Trias herangezogen. ZAPFE selbst hat sich seit Jahren mit der Untersuchung des alpinen (= mediterranen) Mesozoikums beschäftigt, wobei der Schwerpunkt seiner Forschungen den Trias-Faunen und der Trias-Stratigraphie galt. Im Zuge seiner Untersuchungen von Trias-Faunen sei auf den erstmaligen Nachweis von *Otapiria* (Monotidae) aus der alpinen Ober-Trias hingewiesen (GRANT-MACKIE & ZAPFE 1973, ZAPFE 1973a). Otapirien waren bis dahin nur aus Neuseeland, Neukaledonien und Ostasien sowie aus Alaska und Zentralchile bekannt. Als Angehörige der Monotiden zählt *Otapiria* zu den sog. pelagischen Bivalven, wie etwa auch *Posidonia*, *Claraia*, *Daonella* und *Monotis*, für die meist eine pseudoplanktonische Lebensweise angenommen wurde, mit der wiederum die weite, z. T. kosmopolitische Verbreitung in Zusammenhang gebracht wurde. Das Verbreitungsbild der Gattung *Otapiria* wäre — wenn man von dem Vorkommen in der mediterranen Trias absieht — als zirkumpazifisch zu bezeichnen.

Das gleiche gilt für die Gattung *Monotis*, deren Verbreitungsbild WESTERMANN (1973) in Verbindung mit einer taxonomischen Revision dargestellt hat. Das Verbreitungsbild von *Monotis* ist jedoch praktisch kosmopolitisch und nur für einzelne Artengruppen wird eine zirkumpazifische bzw. eine Tethys-Verbreitung angenommen. Eine eingehende Analyse erfolgt im nächsten Kapitel.

In Ergänzung zu diesen Verbreitungsbildern sei auch auf die Verbreitung einiger anderer pelagischer Evertebraten, wie Ammonoideen, Schwebcrinoiden (z. B. *Somphocrinus*) und Conodonten hingewiesen, wie sie in den Alpen hauptsächlich in den Hallstätter Kalken vorkommen (ARKELL & al. 1957, KRISTANTOLLMANN 1970, KOZUR & MOSTLER 1972, KRYSTYN 1973, PECK 1948). Das bemerkenswerte an dieser Verbreitung ist, daß diese Faunenelemente nicht nur auf die Tethys beschränkt, sondern auch im westlichen Nordamerika heimisch sind. Ein derartiges Verbreitungsbild war z. T. schon frühzeitig bekannt (HYATT 1892, SMITH 1914, 1927, DIENER 1916, JAWORSKI 1923), wurde jedoch erst in Verbindung mit den neuen paläogeographischen Befunden und Erkenntnissen erneut zum Problem.

Als (Meso-)Tethys-Verbreitung ist hier das Vorkommen mariner Organismen von den Alpen im Westen (Mediterrane Provinz) über Kleinasien bis in den Himalaya (Indische Provinz) und nach Südostasien (Indonesien) verstanden. Für ein Verbreitungsbild, das auch Teile der pazifischen Region Nordamerikas umfaßt, wäre die Bezeichnung disjunkte Tethys-Verbreitung anzuwenden.

Eine Erklärung dieser Verbreitungsbilder ist mit folgenden Fragen verknüpft: 1) Systematische Stellung (z. B. artliche Identität) und stammesgeschichtliche Beziehungen, 2) Altersstellung der Fundschichten (Nachweis der Gleichzeitigkeit innerhalb der weltweit gültigen Ammoniten- bzw. Conodonten-Zonen) und der Nachweis eines zeitlich verschiedenen Auftretens in den einzelnen Provinzen, 3) Ausbreitungsmöglichkeiten der einzelnen Arten (z. B. durch pelagische bzw. planktonische Lebensweise von Adult- bzw. Larvenstadien und deren Dauer) sowie Meeresströmungen, 4) Fazies der Fundschichten (z. B. Hallstätterkalke, Zlambachschichten der Beckenfazies, Kieselkalke), 5) Paläogeographie (Position der Kontinente samt Schelfgebieten und Ausdehnung der Ozeane bzw. epikontinentaler Meere; vgl. „Sea-floor spreading“-Konzept), 6) Paläoklimatologie (Klimazonen als Barrieren). Erst die Beantwortung dieser Fragen ermöglicht konkrete Aussagen über das Zustandekommen des jeweiligen Verbreitungsbildes.

Befunde und ihre Analyse

Zunächst zur Gattung *Otapiria*. Die von MARWICK (1935) als eigene Gattung abgetrennte Monotide ist bisher aus der Ober-Trias und dem Jura nachgewiesen. Die Ober-Triaskvorkommen sind aus Österreich, der ČSSR,

Nordostsibirien, Chile und Neuseeland bekannt, die Jura-Fundstellen liegen in Neuseeland, Neukaledonien, Nordostsibirien und Nordalaska (Abb. 1).

Die mediterrane Form von *Otapiria* (*O. marshalli alpina* ZAPFE) stammt aus dem Sevat (Ober-Nor bzw. Unter-Rhät; vgl. dazu WIEDMANN & al. 1979) der Zlambachschichten des Salzkammergutes (Oberösterreich) und damit aus der tonreichen Beckenfazies der Ober-Trias. Diese Form steht *O. marshalli* (TRECHM.) aus dem älteren Lias von Neuseeland und Neukaledonien am nächsten. Die übrigen Formen der Ober-Trias sind artlich von *O. marshalli*



Abb. 1. Vorkommen von *Otapiria* zur Ober-Trias- und Jurazeit nach H. ZAPFE (1973). 1, 1a *Otapiria marshalli* (TRECHM.), U-Lias von Neuseeland (Südinsel) und Neukaledonien, 1b *O. dissimilis* (Cox), O-Trias (Rhät) von Neuseeland (Südinsel), 2 *O. mansonii* MARWICK, Tithon von Neuseeland (Nordinsel), 3 *O. tailleuri* IMLAY, Bajocien von N-Alaska, 4–4b *O. ussuriensis* (VORONETZ), O-Trias (O-Karn) von E-Sibirien, 5 *O. limaeformis* ZAKHAROV, Lias von NE-Sibirien, 6 *O. (?) cf. ussuriensis* (VORONETZ), O-Trias (Rhät) von Zentral-Chile, 7 *O. marshalli alpina* ZAPFE, O-Trias (Sevat), nördl. Kalkalpen und *Otapiria* sp., O-Trias (Rhät), West-Karpaten

verschieden (*O. ussuriensis*, *O. dissimilis*, *O. sp.*) und überdies sind ihre stammesgeschichtlichen Zusammenhänge nicht bekannt, so daß keine konkreten Angaben über etwaige Ausbreitungswege der einzelnen Arten gemacht werden können. Sieht man von *Otapiria marshalli alpina* bzw. *Otapiria* sp. (KOCHANOVA 1977) aus der mediterranen Ober-Trias ab, so scheint das Verbreitungsgebiet von *Otapiria* ein zirkumpazifisches zu sein. Allerdings fehlt — und dies ist recht bemerkenswert — bisher der Nachweis von *Otapiria* nicht nur aus Japan und Timor, sondern auch aus dem zentralen pazifischen Nordamerika, wie Kalifornien und Nevada. Das Verbreitungsgebiet wäre demnach — unter

Zugrundelegung der heutigen Geographie — nicht als zirkumpazifisch, sondern nach LATTIN (1967) als bipolar-pazifisch zu bezeichnen, wobei freilich die Bezeichnung amphi-boreal (im Pazifik) eher berechtigt erscheint. Dies würde bedeuten, daß *Otapiria* nur auf die gemäßigten Breiten beschränkt war, sofern damals richtige Klimazonen existierten.

Ein ähnlich disjunktes Verbreitungsbild zeigen gegenwärtig verschiedene Haarstern-Arten der Gattung *Promachocrinus* (Comatulida), deren Verbreitung als Schwebcrinoiden durchaus verständlich erscheint, wobei aller-

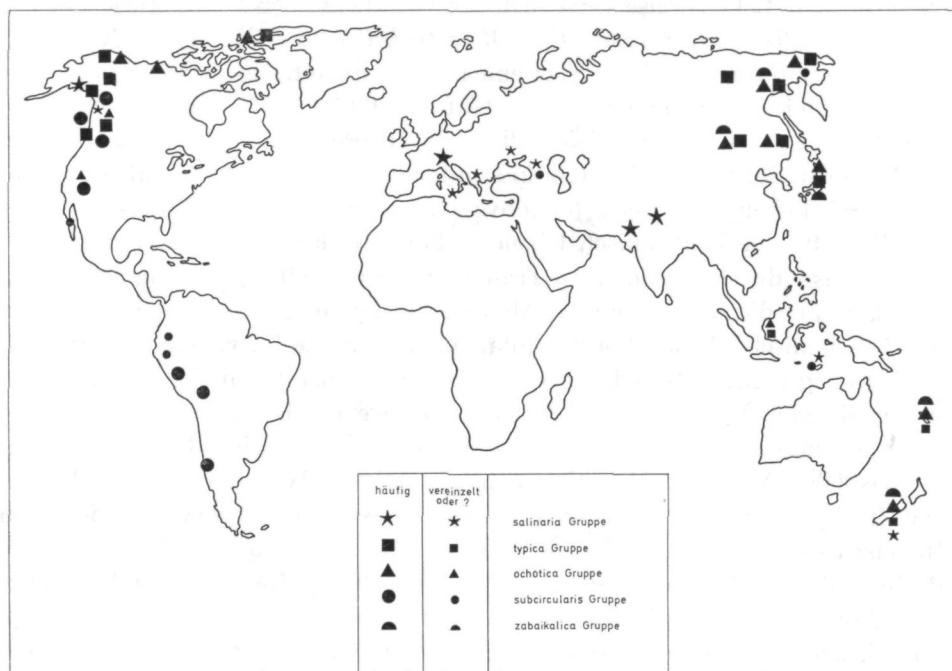


Abb. 2. Vorkommen von *Monotis* während der Ober-Trias nach G. E. G. WESTERMANN (1973), verändert und ergänzt. Beachte Verbreitung der *Monotis salinaria*-Gruppe im Tethysbereich und im pazifischen Nordamerika, *M. ochotica* im Westpazifik und *M. subcircularis* im Ostpazifik (Vorkommen auf Timor und im Kaukasus fraglich)

dings der Zeitpunkt der Disjunktion zur Diskussion steht: Pleistozän oder älter (was nach der subgenerischen Trennung eher anzunehmen ist).

Für *Otapiria* wäre demnach eine Entstehung im Warmwasserbereich der Tethys naheliegend, die einerseits die Ausbreitung in Ostsibirien und Alaska, andererseits in Neukaledonien, Neuseeland und Chile verständlich machen würde. Die Ausbreitung könnte auch längs der damaligen Küsten erfolgt sein, wie sie für die einstige Pangaea (WEGENER 1920) und der Panthalassa anzunehmen sind (HALLAM 1967, DIETZ & HOLDEN 1970, SMITH & BRIDEN 1977).

Für die Gattung *Monotis* aus der Ober-Trias stütze ich mich in taxo-

nomischer Hinsicht auf die Untersuchungen von WESTERMANN (1962, 1966, 1970, 1970a, 1973) und WESTERMANN & VERMA (1967). WESTERMANN unterscheidet innerhalb der Gattung im Ober-Nor mehrere Artengruppen: Die *Monotis salinaria*-Gruppe mit *M. salinaria* (einschl. *M. haueri*) und *M. digona*. Die *Monotis ochotica*-Gruppe mit *M. ochotica*, *M. pachypleura* und *M. jakutica*. Die *Monotis subcircularis*-Gruppe mit *M. subcircularis* und *M. callazonensis*, die WESTERMANN von der *M. ochotica*-Gruppe trennt und schließlich die *Monotis zabaikalica*-Gruppe mit *M. zabaikalica*, *M. calvata* und *M. routhieri* (Abb. 2). Bereits WESTERMANN (1973) weist darauf hin, daß eine pseudoplanktonische Lebensweise verschiedener, vor allem aber der $\pm$ stark inaequivalven *Monotis*-Arten (*M. ochotica*, *M. zabaikalica* und *M. subcircularis*) sehr fraglich ist und für diese Arten eher eine benthonische Lebensweise anzunehmen ist. Zum gleichen Ergebnis kommt GRUBER (1976, 1977) bei den morphologisch recht ähnlichen und gleichfalls meist als pseudoplanktonisch bezeichneten Halobien der Ober-Trias. GRUBER unterscheidet nach der Schalenmorphologie drei Lebensformtypen (endobyssat, epibyssat und nektonisch), ohne allerdings für die benthonisch lebenden Formen eine „pseudoplanktonische“ Lebensweise (durch prämortalen Transport samt den Tangen) gänzlich auszuschließen. Für die Definition bzw. Abgrenzung der einstigen marinen Provinzen sind benthonisch lebende Formen (ohne planktonische Larvenstadien) zweifellos besser geeignet als nektonische bzw. pseudoplanktonische, so daß eine entsprechende Unterscheidung der Arten notwendig ist.

WESTERMANN (1973: 254) unterscheidet auf Grund seiner Untersuchungen für das Ober-Nor drei *Monotis*-, „realms“: Arktis—West-Pazifik, Ost-Pazifik und Tethys (Abb. 2) und trennt damit das arкто-pazifische Reich von MOJSISOVICS (1896) in zwei gleichwertige „Reiche“. Für die Arktis—West-Pazifik-, „Provinz“ ist vor allem die *M. ochotica*-Gruppe im älteren und jüngeren Ober-Nor, die *M. zabaikalica* im jüngsten Ober-Nor kennzeichnend. Arten der *M. ochotica*-Gruppe sind aus NE-Sibirien, Japan, der Arktis, Britisch-Kolumbien, Kalifornien, Borneo, Neukaledonien und Neuseeland beschrieben worden. Arten der *zabaikalica*-Gruppe sind auf NE-Sibirien, Japan, Neukaledonien und Neuseeland beschränkt. Sie fehlen jedoch in Timor. Für die Ost-Pazifik-, „Provinz“ gilt die *Monotis subcircularis*-Gruppe als typisch. Arten dieser Gruppe wurden aus Alaska, Britisch-Kolumbien, Nevada, Niederkalifornien (s. PESSAGNO & al. 1979) und den südamerikanischen Anden sowie aus Timor (!) und möglicherweise aus dem Kaukasus beschrieben. Die *Monotis ochotica*- und die *subcircularis*-Gruppe schließen sich — wenn man von Britisch-Kolumbien, Nevada und Kalifornien absieht — praktisch in der Verbreitung aus. Die Tethys-, „Provinz“ (i. S. von WESTERMANN) ist durch die *M. salinaria*-Gruppe gekennzeichnet. Arten dieser Gruppe sind nach ICHIKAWA (1958) vom mediterranen Bereich über den Kaukasus, Belutschistan und den Himalaya bis nach Timor verbreitet, kommen jedoch nach WESTERMANN (1973) auch in Neuseeland, im Yukon-Gebiet (Kanada) und in Alaska vor. Aus Nevada und Kalifornien sind sie bisher jedoch nicht mit Sicherheit beschrieben worden,

was vermutlich auch für die Vorkommen in Alaska und im Yukon-Territorium gilt.

Das Verbreitungsbild von *Monotis* unterscheidet sich somit von dem von *Otapiria* (s.o.) in verschiedenen Punkten, wobei besonders das Vorkommen der *salinaria*-Gruppe in Alaska und Neuseeland bemerkenswert erscheint. Berücksichtigt man die damalige paläogeographische Situation, so erscheint das Vorkommen der Arten der *M. subcircularis*-Gruppe tatsächlich für den Ost-Pazifik kennzeichnend, sofern man vom angeblichen Nachweis in Timor absieht. Ähnliches gilt für die *M. ochotica*-Gruppe mit der Arktis—West Pazifikverbreitung, wobei anscheinend der Nachweis in Timor fehlt („*Pseudomonotis*“ *ochotica densistriata* bei WANNER 1907 = „*Pseudomonotis*“ aff. *P. ochoticae* var. *densistriatae* KRUMBECK 1924 = *Monotis* (*Entomonotis*) *timorica* ICHIKAWA 1958 = *Monotis subcircularis* GABB nach WESTERMANN 1962) und *M. ochotica* im Osten bis nach Kalifornien verbreitet ist. Faßt man die einander nahestehenden und auch erdgeschichtlich gleichaltrigen Arten der *M. ochotica*- und der *M. subcircularis*-Gruppe zusammen, wie dies auch die subgenerische Abtrennung als *Entomonotis* zum Ausdruck bringt (ICHIKAWA 1958), so läßt sich jedoch von einer zirkumpazifischen Verbreitung sprechen, die auch Teile der Arktis einschließt. Problematisch bleibt dabei die Rekonstruktion der östlichen Tethys zur Trias-Zeit, eine Feststellung, zu der bereits WESTERMANN (1973: 257) kommt.

Entsprechend der Schalenmorphologie sei in diesem Zusammenhang lediglich die *M. salinaria*-Gruppe mit ihrer Tethys-Verbreitung berücksichtigt. Für *M. (Monotis) salinaria* ist nach der Schalenmorphologie noch am ehesten eine pseudoplanktonische bzw. epizoische Lebensweise anzunehmen (vgl. ICHIKAWA 1958, WESTERMANN 1962). Die *Monotis salinaria*-Gruppe zeigt im jüngeren Nor (Sevat = *Rhabdoceras suessi*-Zone) eine Verbreitung, wie sie auch für verschiedene Ammonoidea der Hallstätter Kalke des jüngeren Nor kennzeichnend ist. So weisen u. a. MÜLLER & FERGUSON (1939) darauf hin, daß aus der mittleren Gabb's-Formation von West-Nevada, die altersmäßig etwa der *suessi*-Zone entspricht (s. TOZER 1974), mindestens zwölf Ammonitenarten jenen der alpinen „*metternichi*-Zone“ nahestehen oder mit diesen identisch sind. *Monotis salinaria* wird allerdings für Nevada nicht angeführt, soll jedoch in Süd-Alaska und im südlichen Yukon-Territorium (West-Kanada) vorkommen. Ein ähnliches Verbreitungsbild ist auch von norischen Trigonien (FLEMING 1964), Brachiopoden (z. B. *Halorella amphitoma*, s. AGER 1967), Anthozoen (z. B. *Thamnasteria frechi*, *Astraeomorpha crassisepta*, *Pamiroseris meriani*, *Margarosmilia zieteni*; s. MONTANARO GALLITELLI & al. 1979) und Hydrozoen (*Heterastridium conglobatum* REUSS; s. KOLLMANN 1964, TOZER 1967, CAMPBELL 1974, TATZREITER 1978) bekannt. Allerdings sind die genannten Anthozoen meist aus Kalifornien, Idaho und Alaska, die Heterastridien aus Alaska und Britisch-Kolumbien beschrieben worden. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckte sich disjunkt über die gesamte (Meso-) Tethys (mediterraner

Raum über Persien und den Himalaya bis nach Timor, Neukaledonien und Neuseeland und über die nordamerikanische Pazifikregion.

Nicht uninteressant ist in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß von den insgesamt 12 Ammonitenzonen der Ober-Trias, die weltweit verfolgbar sind, vier auf identischen Arten beruhen. Wenn man von der *Choristoceras marshi*-Zone des Rhät absieht, sind es ausschließlich Zonen des Nor (*Mojsisovicsites kerri*- und *Juvavites magnus*-Zone des Lac sowie die *Rhabdoceras suessi*-Zone des Sevat). D. h., daß die faunistischen Übereinstimmungen mariner Triasfaunen zur Zeit der norischen Stufe am größten waren. Dies wird auch durch die Conodonten mit den identischen assemblage-Zonen im Ober-Karn und im Nor bestätigt (s. MOSHER 1968). Bereits MOJSISOVICS (1896) hat an Hand der Ammonitenverbreitung darauf hingewiesen und die Vermutung geäußert, daß das (ost-)pazifische „Becken“ erst zur Zeit der oberen Trias gebildet wurde.

Nach WESTERMANN (1970: 35) erfolgte die Ausbreitung der *Monotis salinaria*-Gruppe vom Rand des nördlichen Pazifik (Süd-Alaska, ? Yukon) über den pazifischen Ozean und die indonesische See bis in die Tethys, wo sie zur dominierenden Artengruppe wird. Mit einer derartigen Ausbreitungsrichtung läßt sich jedoch das Vorkommen von *Monotis salinaria haueri* in der *columbianus*-Zone (Alaun 2) nur schwer in Einklang bringen. Allerdings ist nach WESTERMANN die vertikale Verbreitung von *M. s. haueri* in Alaska nur ungenügend bekannt bzw. die Zonengliederung in diesem Bereich revisionsbedürftig.

GRUBER (1977) unterscheidet innerhalb der Gattung *Halobia* mehrere Reihen bzw. Gruppen mit zahlreichen Arten, von denen *Halobia superba* (Ober-Karn), *H. rugosa* (Ober-Karn bis Unter-Nor), *H. austriaca* (Unter-Nor) und *H. fallax* (Unter-Nor bis Mittel-Nor) gleichfalls die disjunkte Tethysverbreitung aufweisen. Die Arten *H. superba*, *rugosa* und *fallax* sind nach GRUBER Angehörige der *H. fallax*-Reihe und als epi- bzw. endobyssate Weichgrundbewohner anzusehen. Die erdgeschichtlich ältesten „Arten“ dieser Reihe (*H. vixaurita*, *fluxa* und *zitteli*) aus dem älteren Karn (Cordevol-Jul) sind auf die mediterrane Provinz (*H. vixaurita*, *H. fluxa*) beschränkt bzw. auch aus der „arktischen“ Region (*H. zitteli*) bekannt. Im jüngeren Karn bzw. im Nor sind Halobien dieser Reihe (*H. rugosa*, *superba* und *fallax*) auch aus dem pazifischen Raum (Japan, Alaska, Kanada, Kalifornien) nachgewiesen. Bemerkenswert erscheint, daß die letztgenannten Arten im mediterranen Raum durchwegs aus Hallstätterkalken stammen, deren Ablagerungsmilieu seit dem vorigen Jahrhundert diskutiert wird (vgl. TOLLMANN 1976). Ursprünglich meist als Sedimente des bathyalen Bereiches gedeutet, werden diese mikritischen Kalke mit überwiegend pelagischen Faunenelementen heute meist als Ablagerungen von Schwellenzonen innerhalb der Beckenfazies bzw. des sublitoralen eu- bis hemipelagischen Meeresbereiches gedeutet (vgl. RIECHE 1971). Interessant ist dabei, daß RIECHE die Hallstätter Faziesbereiche außerhalb der Zlambach-Fazies ansiedelt bzw. RENZ (in FRECH 1908) die ozeanische

Monotis salinaria- und die epikontinentale „*Pseudomonotis*“ *ochotica*-Fazies unterscheidet.

Nun noch zu den Ammonoideen. Nach TOZER (1971) ist im Anis *Balatonites* aus dem Tethysbereich (Alpen, Ungarn, Balkan), aus Japan und Nevada, *Paraceratites* aus Eurasien und Nordamerika bekannt (ARKELL & al. 1957). Es ist dies ein Verbreitungsbild, wie es in ähnlicher Weise auch für andere Ammoniten-(Unter-)Gattungen (z. B. *Procladiscites*, *Proarcestes*, *Joannites*, *Tropites*, *Discotropites*, *Trachyceras*, *Protrachyceras*, *Halorites*, *Juvavites*, *Malayites*, *Cryptopleurites*, *Himavatites*, *Choristoceras* und *Rhabdoceras*) der Mittel- bzw. Ober-Trias gilt (vgl. auch McLEARN 1960, WIEDMANN 1973). Über die artliche Identität mancher Formen wird diskutiert. Meist sind es verschiedene Arten, die als Zwillingsarten bezeichnet werden können (vgl. *Tropites subbullatus*: *Tr. welleri*), wie dies in analoger Weise etwa von rezenten Planktonkrebsen (z. B. *Euphausia sibogaea*: Indik — West-Pazifik; *E. distinguenda*: Ost-Pazifik) zutrifft (BRINTON 1975).

Deutung

Wie bereits oben erwähnt, läßt sich durch die neuen paläogeographischen Vorstellungen die zirkumpazifische Verbreitung mariner Benthos-Formen zur Trias-Zeit ohne wesentliche Schwierigkeiten deuten, nicht oder kaum jedoch die disjunkte Tethys-Verbreitung. Eine gewisse Möglichkeit bieten Meeresströmungen, wie sie im damaligen Äquatorbereich für die Panthalassa bzw. für den sich bildenden Nordatlantik angenommen werden (BERGGREN & HOLLISTER 1974, FRAKES 1979). Derartige Meeresströmungen können nicht nur zur weltweiten Verbreitung pelagischer Elemente (z. B. Bivalven, Conodonten) beigetragen haben und damit — zumindest theoretisch — auch von Ammonoideen, sondern auch von marinen Benthosformen, die ein (mero-)planktonisches Larvenstadium entwickelt haben. Derartige Larven (z. B. Veliger-, Trochophora-, Semper'sche Larven) sind rezent von allen großen Evertabratenstämmen (z. B. Coelenterata, Tentaculata, Mollusca, Annelida, Echinodermata) bekannt (SCHELTEMA 1968, 1971, THORSON 1961). Die Dauer der planktonischen Larvalperiode wechselt nicht nur zwischen planktotrophen und lecithotrophen Formen und damit auch nach der taxonomischen Zugehörigkeit, sondern ist überdies von ökologischen Faktoren (z. B. Wassertemperatur, Möglichkeit des Festsetzens der Larve) abhängig, wodurch eine Dauer des Larvenstadiums bis zu acht Monaten möglich ist (s. TARDENT 1979). Dazu kommt die Tatsache, daß Teile der ostpazifischen Region (z. B. Kalifornien, Nevada) in der damaligen Tropenzone lagen.

Wie bereits TOZER feststellt, ist eine Ausbreitung von *Balatonites* über die Arktis, d. h. längst des Nordrandes der Pangaea, wie sie etwa für einzelne *Monotis*-Arten zutrifft, auszuschließen. Damals waren dort die Parapopano-ceratiden verbreitet, die übrigens auch aus Neuseeland bekannt sind. Die südliche Ausbreitungsroute längs des Gondwanakontinentes ist gleichfalls

nicht anzunehmen. Demnach bleiben als Erklärung der disjunkten Verbreitung nur eine Ausbreitung über den offenen Ozean (Panthalassa) oder eine direkte Meeresverbindung vom „Ostpazifik“ (Panthalassa) nach Osten zur Tethys übrig, wie sie etwa DIENER (1916) auf Grund der damals angenommenen weitgehenden Übereinstimmung der norischen Korallenfaunen bzw. erst kürzlich wieder KOZUR (1973) nach den Conodonten angenommen hat, sofern man nicht überhaupt mit einer damals stark veränderten Position des pazifischen Teiles der nordamerikanischen Platte im Sinne der neuen globalen Tektonik rechnet. Bereits TOZER (1971: 1007) schließt diese Möglichkeit nicht aus, indem er schreibt „perhaps even by some since divided continent, originally in Panthalassa, but now in part attached to North America and in part to Asia. These possibilities must be considered in the light of the evidence brought forth in support of the sea floor spreading“. Nach TOZER lebten jedoch alle Trias-Ammonoidea von NE-Britisch Kolumbien, Idaho und vermutlich auch der Great Basin Region einst unzweifelhaft an der Küste der nordamerikanischen Platte. Lediglich die Faunen von Kalifornien, Vancouver und Süd-Yukon dürften ursprünglich etwas weiter westwärts gelebt haben, da etliche Gattungen diesen Faunen fehlen. Eine seitherige Verschiebung nach Norden wird für den Süd-Yukon (mit Warmwasserfaunen) nicht ausgeschlossen.

Die Trias war eine akryogene Periode, d. h. es existierten damals keine Eiskappen im Polgebiet, da beide Pole im offenen Ozean lagen. Dementsprechend ist nicht nur ein Fehlen polarer Zonen anzunehmen, sondern auch eine weitere Ausdehnung der (sub-)tropischen und der (warm-)gemäßigten Zonen (vgl. THENIUS 1974). Diesen Vorstellungen fügt sich auch die Jahresringbildung an Holzgewächsen ein (CHALONER & CREBER 1973). Britisch-Kolumbien wird als Übergangsbereich zwischen „borealer“ und tropischer Zone angesehen (vgl. TATZREITER 1978).

Über die damalige Ausdehnung des Pazifik sind auf Grund von Meeresbodenuntersuchungen der heutigen Ozeane keine direkten Aussagen möglich, da die derzeit ältesten bekannten Meeresbodensedimente des Pazifik nicht älter als Jura sind. Die älteren Anteile sind durch Subduktion heute meist nicht erhalten geblieben. Demnach kann die ältere Geschichte des Pazifik nur an Hand mariner Ablagerungen im Kontinentalbereich (einschl. Schelf) rekonstruiert werden, was zu Diskussionen und damit zu verschiedenen Modellvorstellungen führte.

Eine geht davon aus, daß das pazifische Nordamerika einst Teil des asiatischen Kontinentes war (s. MELVILLE 1966, WILSON 1968, DANNER 1970, HUGHES 1975), wobei einerseits paläobiogeographische Befunde, andererseits der geologische Bau (ehemaliger Ozeanboden und einstige Inselketten) bzw. die Paßform des Kontinentalsockels für derartige Vorstellungen herangezogen wurden. DERCOURT (1970) unterscheidet — abgesehen vom heutigen Pazifik (Ober-Jura bis Holozän) — auf Grund geotektonischer Untersuchungen einen Archao-Pazifik (Silur bis Unter-Devon), einen Palao-Pazifik (Mittel-Devon bis Mittel-Perm) und einen Neo-Pazifik (Ober-Trias bis Mittel-Jura). Sämt-

liche dieser Ozeane seien durch das sea-floor spreading entstanden, jedoch durch Subduktion nur teilweise in Form von Gebirgsketten erhalten geblieben. Die Bildung des jeweiligen Ozeans setzt mit einem Festlandsgraben ein, der zum mittelozeanischen Rücken wird. Der im Silur durch das sea-floor spreading zwischen Asien und Nordamerika entstandene Archäo-Pazifik führt durch Subduktion im Westen zu einem Inselgürtel, nämlich der Kaskaden-Platte. Ein westlich davon zwischen Asien und der Kaskaden-Platte neu gebildetes Riftsystem leitet im Devon die Entstehung des Paläo-Pazifiks ein, dessen Erweiterung im Jung-Paläozoikum zum Verschwinden des Archäo-Pazifik und zur Deformation der Kaskaden-Platte führt. Der Neo-Pazifik entsteht durch eine neuerliche Expansion, wie gewaltige submarine Ergüsse zeigen und führt schließlich in der Ober-Trias durch Subduktion zu neuen vulkanischen Inselketten. Mit der Entstehung des ostpazifischen Rückens im jüngeren Jura wird die Bildung des heutigen Pazifik eingeleitet. Nach diesen Modellvorstellungen wäre eine primäre Nachbarschaft des pazifischen Nordamerika mit der (süd-)ostasiatischen Küstenregion im jüngeren Paläozoikum (vgl. *Cathaysia*-Flora in Südostasien und im westlichen Nordamerika; s. HART 1969, KAISER 1976; vgl. dag. CHALONER & MEYER 1973, KREMP 1974, ASAMA 1976) anzunehmen. Da fast nur pelagische Elemente eine disjunkte Tethys-Verbreitung zeigen, ist dieses Modell nicht einfach von der Hand zu weisen, selbst wenn man berücksichtigt, daß die Vorstellungen von DERCOURT nicht allgemein anerkannt werden (vgl. MONGER, SOUTHER & GABRIELSE 1972).

Wie weit die Disjunktionen auf Fundlücken beruhen, ist freilich nicht ganz auszuschließen. Bemerkenswert ist, daß die zirkumpazifische Geosynklinale zur Perm- und Triaszeit äußere und innere „Ketten“ erkennen läßt, die meist mit Eu- und Miogeosynklinalen gleichgesetzt werden. Im äußeren oder alpinen „belt“ fehlt die Unter-Trias. Dieses Fehlen ist nach FORCE (1973) am besten „by the presence of a spreading Lower Triassic sea floor under thrusting all the surrounding continental mass“ zu erklären.

Schwierigkeiten bereitet jedoch auch die in der Ober-Trias zunehmende Übereinstimmung von Tethys- und „Ost-Pazifik“-faunen nach diesem Modell, sofern man diese nicht als klimatisch oder faziell bedingt ansieht. Die Faunenübereinstimmung würde eher für eine erst in der jüngeren Mittel-Trias entstandene direkte Meeresverbindung zwischen „Ostpazifik“ und Tethys sprechen, eine Auffassung, wie sie bereits frühzeitig angenommen (vgl. SMITH 1907, 1927) und von DIENER (1916: 529) als Poseidon bezeichnet wurde. Allerdings fehlen — wie zuletzt BEURLIN (1974) betont hat — für eine derartige Verbindung nicht nur jegliche Hinweise durch marine Faunen zwischen dem östlichen Zentralmexiko (vgl. SCHUCHERT 1955, 1968) und Marokko (s. a. NAIRN & STEHLI 1974), sondern auch die Verbreitung der Landwirbeltiere spricht dagegen (COX 1973, 1973a).

Das Westende der Tethys bildete vermutlich im Bereich des heutigen westlichen Mittelmeeres eine Bucht. Marine (Ober-)Triasablagerungen sind westlich bis in den Bereich der Betischen Kordillere (Südspanien) bzw. ins

Rifgebiet (Marokko) bekannt. *) Erst für den älteren Jura wird eine direkte Meeresverbindung zwischen Tethys und „Ostpazifik“ im Zuge der Öffnung des zentralen Atlantik angenommen (vgl. ERBEN 1956, WEYL 1961, GEYER 1979).

Folgende Deutungsmöglichkeiten der disjunkten Tethysverbreitung sind somit zu berücksichtigen:

1) Direkte Verbindung zwischen „Ostpazifik“ und Tethys (Poseidon i. S. von DIENER),

2) „Westpazifik“ und „Ostpazifik“ in der Trias noch nicht getrennt (vgl. DERCOURT),

3) Verbreitung durch ökologische Faktoren (planktonische Larvenstadien bzw. nektonische Adultstadien in Verbindung mit Meeresströmungen und Paläotemperaturen).

Beim Abwägen der verschiedenen Deutungen kommt derzeit dem Punkt 3 die größte Wahrscheinlichkeit zu, ohne daß jedoch der Punkt 1 mit Sicherheit auszuschließen ist. Für die berücksichtigten Arten ist eine nektonische (Ammonoidea) oder pseudoplanktonische Lebensweise (*Halobia*, *Monotis salinaria*) bzw. das Vorkommen planktonischer Larvenstadien (z. B. Brachio-poden, Heterastridien) anzunehmen. Außerdem spielen fazielle Gemeinsamkeiten und die paläoklimatologische Entwicklung eine Rolle. Sie machen nicht nur das vermehrte Vorkommen gemeinsamer Arten in der mediterranen Provinz und der ostpazifischen Region verständlich, sondern erklären auch die während der Trias stark wechselnden faunistischen Gemeinsamkeiten bzw. Verschiedenheiten zwischen der mediterranen und der indischen Tethys-Provinz.

*) Wie FÖRSTER (1979) nachweisen konnte, stammen die angeblichen Kreide-Conodonten von Kamerun zwar aus der Mittel-Trias, jedoch nicht aus Kamerun, sondern aus Spanien. Auch aus den Tiefseebohrungen im Atlantik konnten bisher keine Trias-ablagerungen nachgewiesen werden (s. EWING & al. 1969, TUCHOLKE, VOGT & al. 1979). Allerdings muß berücksichtigt werden, daß unter den ältesten Sedimenten im westlichen Nord-Atlantik (Tithon in Tiefwasserfazies) östlich der Bahamas (DSDP Leg 1, Site 4 und 5) das sog. „basement“ nicht erbohrt wurde. Außerdem liegen diese Bohrungen fast 700 km vom Kontinentalschelf entfernt. Für die Bohrung No. 387 westlich der Bermuda-Insel (DSDP Leg 43) ist zwar älteste Unter-Kreide (Ober-Berrias — Unter-Valangin) über dem „basement“ (Basalt) nachgewiesen, doch liegt auch diese Bohrung etwa 800 km vom Kontinentalrand entfernt. Dies bedeutet, daß noch ältere (epikontinentale) Marinsedimente küstenwärts zu erwarten sind. Hier können erst neuere Bohrungen eine Entscheidung bringen. Bohrungen im Bereich des Kontinentalschelfs vor der atlantischen Küste erbrachten zwar (Ober-) Triasablagerungen in mariner Flachwasserfazies, doch dürften diese der germanischen Fazies entsprechen (vgl. SHERIDAN 1974). Allerdings wird von geologischer Seite auf Grund von tektonischen Strukturen und paläomagnetischen Befunden immer wieder der Beginn der Trennung Nordamerikas von Afro-Europa für die Ober-Trias angenommen (s. BALLARD 1972, PHILLIPS & FORSYTH 1972 u. a.). In Verbindung damit ist die Annahme eines permo-triadischen Alters des Ozeanbodens des Golfs von Mexiko bemerkenswert (s. HELWIG 1975, LADO & al. 1976).

Wie weit ökologische Faktoren ausschlaggebend sein können, zeigen die Trilobitenfaunen des Oberkambriums von China und dem westlichen Nordamerika. Die beiden Kontinenten gemeinsame Chiangnanfauna wird von COOK & TAYLOR (1975) als Tiefwasserfauna, die jeweils endemische chinesische und die nordamerikanische Fauna hingegen als Schelffauna gedeutet.

Danksagung

Für Überlassung von Literatur, für verschiedene Hinweise bzw. anregende Diskussion möchte ich auch an dieser Stelle den Herren Dr. Bernhard GRUBER, Oberösterreichisches Landesmuseum in Linz, OÖ., Dozent Dr. Leopold KRZYSTYN und Prof. Dr. Friedrich STEININGER, beide Institut für Paläontologie der Universität Wien, sowie Prof. Dr. Alexander TOLLMANN, Institut für Geologie der Universität Wien, meinen herzlichen Dank aussprechen. Dies gilt auch für Frau Mag. Christine SCHWEIFER, Institut für Paläontologie der Universität Wien, für die Hilfe bei der Literaturbeschaffung.

Literatur

- AGER, D. V. (1967): Some Mesozoic brachiopods in the Tethys region. — *System. Assoc. Publ.*, 7: 135–150. — London.
- ARCELL, W. J. & al. (1957): Cephalopoda Ammonoidea. — *Treatise on Invert. Paleont.*, Pt. L, Mollusca 4: XXII+490 S. — Lawrence.
- ASAMA, K. (1976): Gigantopteris flora in southeast Asia and its phytopaleogeographic significance. — In: KOBAYASHI, T. & W. HASHIMOTO (eds.): *Geology and Palaeont. of SE Asia*, 17: 191–207. — Tokyo (Univ. Press).
- BALLARD, R. D. (1972): Geology of Gulf of Maine and adjacent land areas. — *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 57 (2), 2146 (Abstr.). — Menasha.
- BERGGREN, W. A. & C. D. HOLLISTER (1974): Paleogeography, paleobiogeography and the history of circulation in the Atlantic ocean. — In: HAY, W. W. (ed.): *Studies in Paleo-oceanography*. — *Soc. Econ. Paleont. & Miner., Spec. Publ.* 20: 126–186. — USA.
- BEURLEN, K. (1974): Die geologische Entwicklung des Atlantischen Ozeans. — *Geotekton. Forsch.*, 46: 1–69. — Stuttgart.
- BRINTON, E. (1975): Euphausiids of Southeast Asian waters. — *Naga Rept.*, 4 (5): 1–287. — 1975.
- CAMPBELL, J. D. (1974): Heterastridium (Hydrozoa) from Norian sequences in New Caledonia and New Zealand. — *J. Roy. Soc. New Zealand*, 4 (4): 447–453. — Wellington.
- CHALONER, W. G. & S. V. MEYEN (1973): Carboniferous and Permian floras of the Northern continents. — In: HALLAM, A. (ed.): *Atlas of Palaeogeography*, 169–186. — Amsterdam (Elsevier).
- & G. T. CREBER (1973): Growth rings in fossil woods as evidence of past climates. — In: TARLING, D. H. & S. K. RUNCORN (eds.): *Implications of continental drift to the Earth Sciences* 1: 425–437. — London (Acad. Press).
- COOK, H. E. & M. E. TAYLOR (1975): Early Paleozoic continental margin sedimentation, trilobite facies, and the thermocline, western United States. — *Geology*, 3: 559–562. — USA.
- COX, C. B. (1973): Triassic Tetrapods. — In: HALLAM, A. (ed.): *Atlas of Palaeobiogeography*, 213–223. — Amsterdam (Elsevier).
- (1973): The distribution of Triassic terrestrial tetrapod families. — In: TARLING, D. H. & S. K. RUNCORN (eds.): *Implications of continental drift to the Earth Sciences* 1: 369–371. — London (Acad. Press).

- DANNER, W. R. (1970): Paleontologic and stratigraphic evidence for and against sea floor spreading and opening and closing oceans in the Pacific Northwest. — *Geol. Soc. Amer. Abstr. with Programs*, vol. 2 (2): 84–85. — USA.
- DERCOURT, J. (1970): L'expansion océanique actuelle et fossile; ses implications géotectoniques. — *Bull. Soc. géol. France*, (7) 12: 261–317. — Paris.
- DIENER, C. (1916): Die marinen Reiche der Trias. — *Denkschr. k. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, 92: 405–549. — Wien.
- DIETZ, R. S. & J. C. HOLDEN (1970): The breakup of Pangaea. — *Scientific American*, 223 (4): 30–41. — New York.
- ERBEN, H. K. (1956): Der Lias und Dogger Mexikos und ihre intrakontinentalen Beziehungen. — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 103: 28–79. — Stuttgart.
- EWING, M. & al. (1969): Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. — Vol. 1: XX+672 S. — Washington.
- FLEMING, C. A. (1964): History of the bivalve family Trigoniidae in the South-West Pacific. — *Austral. J. Sci.*, 26 (7): 196–204.
- FÖRSTER, R. (1979): Die Herkunft der Mungo-Kreide Conodonten. — *Mitt. Bayer. Staats-Smlg. Paläont., hist. Geol.*, 19: 187–194. — München.
- FORCE, E. R. (1973): Permian-Triassic contact relations in Circum-Pacific geosynclines. — *Pacific Geol.*, 6: 19–23. — Tokyo.
- FRAKES, L. A. (1979): Climates throughout geologic time. — XII+310 S. — Amsterdam (Elsevier).
- FRECH, F. (1908): Die amerikanische (zirkumpazifische) Trias. — *Lethaea geogn.*, 2, Das Mesozoikum 1 (4): 549–551. — Stuttgart (Schweizerbart).
- GEYER, O. F. (1979): Zur Paläogeographie mesozoischer Ingressionen und Transgressionen in Kolumbien. — *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.* 1979 (6): 349–368. — Stuttgart.
- GRANT-MACKIE, J. A. & H. ZAPFE (1973): Otapiria (Monotidae, Bivalvia) aus den Zlambachschichten des Salzkammergutes, OÖ. — *Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, 1973 (7): 45–49. — Wien.
- GRUBER, B. (1976): Neue Ergebnisse auf dem Gebiet der Ökologie, Stratigraphie und Phylogenie der Halobien (Bivalvia). — *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 23: 181–198. — Wien.
- (1977): Die Gattungen Halobia Bronn., 1830 und Perihalobia Gruber, 1976 (Posidoniidae, Bivalvia) in der mediterranen Tethys und Nordamerika. — *Diss. Form. u. Naturwiss. Fak.* 26.307: 1–204, 25 Taf. — Wien.
- HALLAM, A. (1967): The bearing of certain palaeozoogeographic data on continental drift. — *Palaeogeogr., Palaeoclimat. & Palaeoecol.*, 3: 201–241. — Amsterdam.
- HART, G. F. (1969): Palynology of the Permian period. — In: TSCHUDY, R. H. & R. A. SCOTT (eds.): *Aspects of Palynology*, 271–289. — New York (Wiley).
- HELWIG, J. (1975): Tectonic evolution of the Southern continental margin of North America from a Paleozoic perspective. — In: NAIRN, A. E. M. & F. G. STEHLI (eds.): *The ocean basins and margins.*, 3: 243–282. — New York, London (Plenum Press).
- HUGHES, T. (1975): The case for creating of the North Pacific ocean during the Mesozoic era. — *Palaeogeogr., Palaeoclimat. & Palaeoecol.*, 18: 1–53. — Amsterdam.
- HYATT, A. (1892): Jura and Trias at Taylorville, California. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 3: 395–412. — USA.
- ICHIKAWA, K. (1958): Zur Taxonomie und Phylogenie der triadischen „Pteriidae“ (Lamellibranchiata) mit bes. Berücks. der Gttg. Claraia, Eumorphotis, Oxytoma u. Monotis. — *Palaeontographica*, (A) 111: 131–212. — Stuttgart.
- JAWORSKI, E. (1923): Die marine Trias in Südamerika. — *N. Jb. Miner. etc., Beil. Bd.* 47: 93–200. — Stuttgart.
- KAISER, H. (1976): Die permische Mikroflora der Cathaysia-Schichten von Nordwest-Schansi, China. — *Palaeontographica*, B 159: 83–157. — Stuttgart.

- KOCHANOVA, M. (1977): First record of the genus *Otapiria* in the West Carpathians. — *Zapadné Karpaty*, Ser. Paleont. 2—3: 221—225. — Bratislava.
- KOLLMANN, H. (1964): Funde von *Heterastridium conglobatum* Reuss (*Heterastridiidae*, *Hydrozoa*) im Dachstein-Riffkalk und ihre stratigraphische Bedeutung. — *Verh. Geol. B.-Anst.*, 1964 (2): 181—187. — Wien.
- KOZUR, H. (1973): Faunenprovinzen in der Trias und ihre Bedeutung für die Klärung der Paläogeographie. — *Geol.-Paläont. Mitt.* Innsbruck, 3: 1—41. — Innsbruck.
- & H. MOSTLER (1972): Die Bedeutung der Conodonten für stratigraphische und paläogeographische Untersuchungen in der Trias. — *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 21: 777—810. — Innsbruck.
- KREMP, G. O. W. (1974): A re-evaluation of global plantgeographic provinces of the Late Paleozoic. — *Rev. Palaeobotany & Palyn.*, 17: 113—132. — Amsterdam.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1970): Die *Osteocrinus*-fazies, ein Leithorizont von Schwebcrinoiden im Oberladin-Unterkarn der Tethys. — *Erdöl u. Kohle, Erdgas, Petrochemie*, 23: 781—789. — Hamburg.
- KRUMBECK, L. (1924): Die Brachiopoden, Lamellibranchiaten und Gastropoden der Trias von Timor II. Paläontologischer Teil. — *Paläont. v. Timor*, 22 (1): 143—417. — Stuttgart (Schweizerbart).
- KRYSTYN, L. (1973): Zur Ammoniten- und Conodonten-Stratigraphie der Hallstätter Obertrias (Salzkammergut, Österreich). — *Verh. Geol. B.-Anst.*, 1973 (1): 113—153. — Wien.
- LADD, J. W., R. T. BUFFLER, J. L. WATKINS, J. L. WORZEL & A. CARRANZA (1976): Deep seismic reflection results from the Gulf of Mexico. — *Geology*, 4: 365—368. — Boulder.
- LATTIN, G. DE (1967): Grundriss der Zoogeographie. — 1—606. — Jena (Fischer).
- MARWICK, J. (1935): Some new genera of the Myalinidae and Pteriidae of New Zealand. — *Trans. Roy. Soc. New Zealand*, 65: 295—303. — Wellington.
- MCLEARN, F. H. (1960): Ammonoid faunas of the Triassic Pardonet formation, Peace River Foothills, British Columbia. — *Canada Geol. Surv., Mem.* 311: 1—118. — Ottawa.
- MELVILLE, R. (1966): Continental drift, Mesozoic continents and the migrations of the Angiosperms. — *Nature*, 211 (6045): 116—120. — London.
- MOJSISOVICS VON MOJSVAR, E. (1886): Arktische Triasfaunen. — *Mém. Acad. Sci. St. Pétersbourg*, (7) 33 (6): III+159 S. — St. Pétersbourg.
- (1896): Beiträge zur Kenntnis der obertriadischen Cephalopoden-Faunen des Himalaya. — *Denkschr. k. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl.*, 63: 575—701. — Wien.
- MONGER, J. W. H., J. G. SOUTHER & H. GABRIELSE (1972): Evolution of the Canadian Cordillera: A plate-tectonic model. — *Amer. J. Sci.*, 272: 577—602. — New Haven.
- MONTANARO GALLITELLI, E., A. RUSSO & P. FERRARI (1979): Upper Triassic coelenterates of Western North America. — *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, 18 (1): 133—156. — Modena.
- MOSHER, L. C. (1968): Triassic conodonts from Western North America and Europe and their correlation. — *J. Paleont.*, 42 (4): 895—946. — Tulsa.
- MULLER, S. W. & H. G. FERGUSON (1939): Mesozoic stratigraphy of the Hawthorne and Tonopah quadrangles, Nevada. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 50: 1573—1624. — USA.
- NAIRN, A. E. M. & F. G. STEHLI (eds.) (1974): The ocean basins and margins. vol. 2. The North Atlantic. — XIV+598 S. — New York, London (Plenum Press).
- PECK, R. E. (1948): A Triassic crinoid from Mexico. — *J. Paleont.*, 22 (1): 81—84. — Tulsa.
- PESSAGNO, E. A., W. FINCH & P. L. ABBOTT (1979): Upper Triassic Radiolaria from the San Hipolito Formation, Baja California. — *Micropaleont.*, 25 (2): 160—197. — New York.

- PHILLIPS, J. D. & D. FORSYTH (1972): Plate tectonics, palaeomagnetism and the opening of the Atlantic. — Bull. geol. Soc. Amer., **83**: 1579–1900. — Boulder.
- RIECHE, J. (1971): Die Hallstätter Kalke der Berchtesgadener Alpen. — Dissert. Techn. Univ., 1–172. — Berlin.
- SCHELTEMA, R. S. (1968): Dispersal of larvae by equatorial ocean currents and its importance to the zoogeography of shoal-water tropic species. — Nature, **217**: 1159–1162. — London.
- (1971): The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. — IVth Europ. Marine Biol. Sympos., 7–28. — Cambridge (Univ. Press).
- SCHUCHERT, CH. (1955): Atlas of Paleogeographic maps of North America. — XI + 177 S. — New York (Wiley & Sons).
- (1968): Historical geology of the Antillean-Caribbean Region. — Reprint. — XXVI + 811 S. — New York (Hafner Publ. Comp.).
- SHERIDAN, R. E. (1974): Conceptual model for the Block-Fault origin of the North American Atlantic continental margin geosyncline. — Geology, **2**: 465–468. — Boulder.
- SILBERLING, N. J. (1959): Pre-Tertiary stratigraphy and Upper Triassic paleontology of the Union District, Shoshone Mountains, Nevada. — U.S. Geol. Surv., Prof. Pap. **322**: 1–67. — Washington.
- SILBERLING, N. J. & E. T. TOZER (1968): Biostratigraphic classification of the marine Triassic in North America. — Geol. Soc. Amer., Spec. Pap. **110**: 1–63. — Boulder.
- SMITH, A. G. & J. C. BRIDEN (1977): Mesozoic and Cenozoic Paleogeographic maps. — 1–63. — Cambridge (Univ. Press).
- SMITH, J. P. (1907): The stratigraphy of the western American Trias. — Festschr. A. von Koenen, 377–434. — Stuttgart.
- (1914): The middle Triassic marine invertebrate fauna of North America. — U.S. Geol. Surv., Prof. Pap. **83**: 1–254. — Washington.
- (1927): Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America. — U.S. Geol. Surv., Prof. Pap. **141**: 1–262. — Washington.
- TARDENT, P. (1979): Meeresbiologie. Eine Einführung. — VII + 381 S. — Stuttgart (Thieme).
- TATZREITER, F. (1978): Zur Stellung der Himavatites columbianus-Zone (höheres Mittelnor) in der Tethys. — Österr. Akad. Wiss., Schr. R. Erdwiss. Komm., **4**: 105–139. — Wien (Springer).
- THENIUS, E. (1974): Eiszeiten — einst und jetzt. Ursachen und Wirkungen. — Kosmos-Bibliothek, No. **284**: 1–64. — Stuttgart.
- THORSON, G. (1961): Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by Ocean currents. — Oceanograph. Amer. Assoc. Adv. Sci., 1961: 455–474. — USA.
- TOLLMANN, A. (1976): Analyse des klassischen nordalpinen Mesozoikums. — Monogr. d. nördl. Kalkalpen II: IX + 580 S. — Wien (Deuticke).
- TOZER, E. T. (1965): Upper Triassic ammonoid zones of the Peace River Foothills, British Columbia, and their bearing on the classification of the Norian stage. — Canad. J. Earth Sci., **2**: 216–226. — Ottawa.
- (1967): A standard for Triassic time. — Bull. Canada Geol. Surv., **156**: 1–103. — Ottawa.
- (1971): Triassic time and ammonoids. Problems and proposals. — Canad. J. Earth Sci., **8** (8): 989–1031. — Ottawa.
- (1974): Definitions and limits of Triassic stages and substages. — Österr. Akad. Wiss., Erdwiss. Kommiss., **2**: 195–206. — Wien.
- TUCHOLKE, B. E., P. R. VOGT & al. (1979): Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. — vol. **43**: XXV + 1115. — Washington.

- WANNER, J. (1907): Triaspetrefakten der Molluken und des Timorarchipels. — N. Jb. Miner. etc., Beil. Bd. 24: 161–220. — Stuttgart.
- WEGENER, A. (1920): Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. — Die Wissenschaft, No. 66 (2. Aufl.): 1–135 S. — Braunschweig (Vieweg).
- WESTERMANN, G. E. G. (1962): Succession and variation of Monotis and the associated fauna in the Norian Pine River Bridge section, British Columbia (Triassic, Pelecypoda). — J. Paleont., 36: 745–792. — USA.
- (1966): New occurrences of Monotis from Canada (Triassic, Pelecypoda). — Canad. J. Earth Sci., 3: 975–986. — Ottawa.
 - (1970): Occurrence of Monotis subcircularis Gabb in Central Chile and the dispersal of Monotis (Triassic, Bivalvia). — Pacific Geol., 2: 35–40. — Tokyo.
 - (1970a): Species distribution of the world-wide Triassic pelecypod Monotis Bronn. — Proc. Intern. Geol. Congr. 22nd., New Delhi 1964, Sect. 8. — New Delhi.
 - (1973): The Late Triassic Bivalve Monotis. — In: HALLAM, A. (ed.): Atlas of Palaeobiogeography, 251–258. — Amsterdam (Elsevier).
- WESTERMANN, G. E. G. & H. VERMA (1967): The Norian Pine River Bridge section, British Columbia, and the succession of Monotis. — J. Paleont., 41: 798–803. — USA.
- WEYL, R. (1961): Die Geologie Mittelamerikas. — Beitr. z. region. Geol. d. Erde, 1: 1–226. — Berlin (Borntraeger).
- WIEDMANN, J. (1973): Upper Triassic heteromorph Ammonites. — In: HALLAM, A. (ed.): Atlas of Palaeobiogeography, 235–249. — Amsterdam (Elsevier).
- , F. FABRICIUS, L. KRISTYN, J. REITNER & M. URLICH (1979): Über Umfang und Stellung des Rhaet. — Newsl. Stratigr., 8 (2): 133–152. — Berlin, Stuttgart.
- WILSON, J. T. (1968): Static or mobile earth: the current scientific revolution. — Proc. Amer. Philos. Soc., 112: 309–320. — Philadelphia.
- ZAPFE, H. (1973): Otapiria (Monotidae, Bivalvia) aus der alpinen Trias. — Ann. Naturhist. Mus., 77: 149–158. — Wien.
- (Red.) (1974): Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. — Österr. Akad. Wiss., Schr. R. Erdwiss. Komm., 2: 1–251. — Wien (Springer).
 - (Red.) (1978): Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. — Österr. Akad. Wiss., Schr. R. Erdwiss. Komm., 4: 1–242. — Wien (Springer).