

TRIAS-SEELILIEN

Hans Hagdorn

Mit 1 Abbildung

Zusammenfassung: Seit Erscheinen der Crinoiden-Bände des Treatise on Invertebrate Paleontology im Jahr 1978 liegen wesentliche Ergebnisse neuer Forschungen zur Morphologie, Systematik, Stammesgeschichte, Funktionsmorphologie, Palökologie, Paläobiogeographie und Stratigraphie der Trias-Crinoiden vor, denen für die Entwicklungsgeschichte der modernen Crinoiden entscheidende Bedeutung zukommt. Es wird über insgesamt 102 Publikationen berichtet, außerdem über laufende Projekte und Desiderate für künftige Forschung.

Abstract: Since the appearance of the crinoid volumes of the Treatise on Invertebrate Paleontology in the year 1978, many new research papers have been published dealing with Triassic crinoid morphology, systematics, phylogeny, functional morphology, paleoecology, paleobiogeography and stratigraphy. The Triassic was the most crucial period for the phylogeny of modern crinoids. The paper references 102 single publications and points out current projects and desiderate objects for future research.

Nachdem triassische Crinoiden für mehrere Jahrzehnte eher an den Rand des Forschungsinteresses gerückt waren, haben sich seit Ende der Siebzigerjahre wieder mehr Autoren mit ihnen befaßt. Es hat sich nämlich immer deutlicher erwiesen, daß sich die Weichen in der Stammesgeschichte der Crinoiden nach ihrer dramatischen Dezimierung am Ende des Paläozoikums bereits in der Trias stellten. Zweite Ursache – vielleicht gleichzeitig auch Folge – des gesteigerten Interesses sind Funde von Trias-Crinoiden aus solchen Teilen der Welt, aus denen bislang kaum Material vorlag. Damit blieb ihre Kenntnis nicht länger auf die wenigen altbekannten Faunen beschränkt, sondern weit entfernte Provinzen der triaszeitlichen Welt sowie Stufen und Unterstufen, aus denen der Fossilbericht bislang dünn war, lieferten vertraute und auch fremdartige Faunen.

Auch aus den klassischen Gebieten in Europa gibt es Neues zu melden: Genaue Durchsichtung der großen Sammlungen und meist private Sammelaktivität förderten unerkanntes, besseres und vor allem mehr Material, das neues Licht auf die altbekannten Faunen wirft. Beispielhaft wirkte

Dr h. c. Rinaldo Zardini aus Cortina d'Ampezzo, der unermüdlich die Faunen der Cassianer Schichten in den Dolomiten besammelte und in seinen Fotoatlanten bekannt machte.

So läßt sich heute festhalten, daß den Trias-Crinoiden international wieder herausragende Bedeutung zukommt. Der folgende Überblick zeigt Ergebnisse der Forschung an Trias-Crinoiden auf, die in den Bänden des Treatise on Invertebrate Paleontology Part T (MOORE et al., 1978) nicht berücksichtigt oder seither erschienen sind. Vollständige Erfassung der Literatur wurde allerdings nicht angestrebt.

Überblick

Gegen Ende des Paläozoikums erlitten die arten- und formenreichen Echinodermen einen besonders schweren Niedergang. Die bis ins späte Perm diversen Blastoiden verschwanden völlig, während den fünf anderen noch vorhandenen Klassen der Schritt ins Mesozoikum gelang, wenn

auch in jeweils äußerst geringer Diversität (PAUL 1988, ROUX, 1987; SIMMS, 1990 a).

Von Untertrias-Crinoiden kennt man nur spärliche isolierte Reste, die, sofern bestimmbar, durchwegs zu den Holocriniden gehören, jedoch bei großer Ähnlichkeit untereinander weltweit verbreitet sind (KLIKUSHIN, 1987). Abgebildet wurden skythische Holocriniden von LEONARDI, 1968; MOSTLER & ROSSNER, 1984; HAGDORN, 1986; SCHUBERT et al., 1992.

Eine erste Radiation setzte im späten Unteran in ein und erreichte im Pelson und Illyr mit diversen Encriniden/Holocriniden-Faunen in den Karchowitzer Schichten Oberschlesiens sowie in den südalpinen und ungarischen Recoaro-Schichten ihren Höhepunkt (HAGDORN et al. 1994). Die Formenkenntnis beruht nach wie vor auf den artikulierten ganzen Skeletten aus Ostrubionslagerstätten des Muschelkalks. Im Ladin wird der Fossilbericht dünner. Erst mit den Cassianer Schichten (?Oberladin/Unterkarn) der Dolomiten stehen wieder reiche Faunen zur Verfügung. Die beste Übersicht, wenn auch taxonomisch nicht immer richtig zugeordnet, gibt der Echinodermenatlas von ZARDINI (1976). Gleichfalls von ladinisch/karnischem Alter ist eine Fauna aus isolierten Skleriten aus der Türkei (KRISTAN-TOLLMANN & KRYSZYN, 1975). Von den übrigen karnischen Faunen liegen keine Neubeschreibungen vor. Die Bearbeitung einer karnischen Fauna aus Süd-China (Hanwang-Formation) ist in Vorbereitung (vgl. WENDT et al., 1989). Im Unterkarn erreichten die Crinoiden der Trias ihr Diversitätsmaximum; im höheren Karn verschwinden die Encriniden, Traumatocriniden, Holocriniden und viele Isocriniden, von denen einige zuvor weltweite Verbreitung hatten. Nur planktonische Roveacriniden, Mikrocrinoiden, einige Isocriniden und die aus der Trias nur in isolierten Skleriten bekannten Millericriniden, reichen ins Nor. In den insgesamt weniger gut erforschten, jedoch deutlich von den unterkarnischen verschiedenen und weniger artreichen Faunen des Nors und Rhäts sind erstmals auch Pentacriniden und Paracomatuliden vertreten. Eine kritische Auflistung der obertriasischen und jurassischen Crinoiden gibt SIMMS (1990 b). Crinoidenfaunen des Hettangiums und

Sinemuriums sind norisch/rhätischen Faunen äußerst ähnlich.

Ende der Obertrias waren fast alle wesentlichen Gruppen der modernen Crinoiden vorhanden, und die seit der Untertrias neu entstandenen ökologischen Nischen waren neu mit Crinoiden besetzt. Die monophyletischen Articulata lassen sich auf fortschrittliche paläozoische Cladida zurückführen (SIMMS & SEVASTOPULO, 1993). Obwohl diese frühen Artikulata, wie die skythischen Holocriniden zeigen, noch undifferenziert waren, veränderten sie sich innerhalb der ca. 45 MA der Trias mit der Anpassung an unterschiedliche Nischen sehr stark. Als Ursachen dafür gelten Heterochronie und funktionsmorphologische Optimierung der ererbten Merkmale (SIMMS, 1990 a).

Holocrinidae

Gerade bei den Holocriniden erweitern – größtenteils noch nicht publizierte – Neufunde die Kenntnisse zur Morphologie, Variabilität und stratigraphischen und geographischen Verbreitung. Bei der Neubeschreibung des Stielfragments von *Pentacrinus dubius* aus der Schlotheim-Sammlung mußte noch offen bleiben, ob es sich um einen Holocriniden oder um einen frühen Isocriniden handelt (HAGDORN, 1986). Die Neufunde mit dem diagnostisch so wichtigen Kelch zeigen jedoch, daß es sich um einen typischen, wenn auch äußerst variablen Holocrinidenkelch handelt (ERNST & LÖFFLER, 1993; HAGDORN, 1993). Als weiteres diagnostisches Merkmal der Holocriniden wurde ihre undifferenzierte, symplektische untere Nodalfacetten erkannt, welche bei ihren Abkömmlingen, den Isocriniden, bereits im Oberladin/Unterkarn in eine Kryptosymplexie oder völlig glatte Synostose verwandelt ist (HAGDORN, 1983). Diese fungiert als Sollbruchstelle; bei Stielbruch kann wieder ein endständiger Zirkrenkranz die Befestigung der Seelilie am Meeresboden übernehmen. Der Fossilbericht der Holocriniden im Muschelkalk enthält jedoch gleichfalls überdurchschnittlich viele Stielstücke (Pluricolumnalia), die trotz symplektischer unterer

Nodalfacette mit einem Nodale enden. Wie bei rezenten Isocriniden muß demnach das Nodale mit dem Infranodale durch besonders kurze Ligamentfasern verbunden gewesen sein, so daß der Stiel unter dem Nodale autotomiert werden konnte (BAUMILLER & HAGDORN, 1995). ERNST & LÖFFLER (1993) konnten an einem vollständigen *Holocrinus* aus der Oberen Terebratelbank des Unteren Muschelkalks im Leinetal (Niedersachsen) zeigen, daß der Stiel ohne Haftscheibe endet. Das bestätigt auch der im Museum für Naturkunde zu Berlin wiedergefundene Generotypus, *Holocrinus beyrichi*.

Neu beschrieben wurden nach isoliertem Material der unterladinische *Holocrinus doreckae*, der im Oberen Muschelkalk Süddeutschlands einen ökostratigraphischen Leithorizont kennzeichnet (HAGDORN, 1983; HAGDORN & SIMON, 1993), und der oberanisische *H. meyeri* (HAGDORN & GLUCHOWSKI, 1993; HAGDORN et al., in diesem Band). In letztgenannter Arbeit werden erstmals gut erhaltene Kelch- und Kronenglieder von *Holocrinus* fotografisch dargestellt.

Den Holocriniden wurden von KLIKUSHIN (1992 a, b) die neuen Gattungen *Tollmannicrinus*, von HAGDORN & GLUCHOWSKI (1993) *Eckicrinus* zugeordnet; diese Gattungen beruhen jedoch auf isoliertem Material. Holocrinidenreste wurden außerdem in folgenden Arbeiten beschrieben: GLUCHOWSKI, 1977, 1986; GLUCHOWSKI & BOCZAROWSKI, 1986. Zunächst als *Entrochus* nur parataxonomisch erfaßte Crinoidensklerite der Obertrias (KRISTAN-TOLLMANN & KRYSZYN, 1975) wurden später zu *Holocrinus* (KRISTAN-TOLLMANN, 1988 a, b), von KLIKUSHIN (1992 a) schließlich zu *Tollmannicrinus* gestellt.

Nach SCHUBERT et al. (1992) lebte *Holocrinus? smithi* im oberskythischen (Spath) Virgin Limestone von S-Nevada und SW-Utah in einem küstennahen Innerschelfhabitat und repräsentiert zusammen mit wenigen Muschelarten eine frühe komplexe Epibenthontengemeinschaft mit Stockwerksbau. Im Muschelkalk siedelten Holocriniden meist zusammen mit Encriniden auf Hart- und Festgründen (HAGDORN & SIMON, 1983). Seit der Untertrias verschob sich der Lebensort der Isocrinida nach BOTTJER & JABLONSKI (1988) vom

küstennahen und Innerschelf-Bereich bis zur Obertrias in den Mittelschelf-Bereich und schließlich bis zur Oberkreide und bis heute aus dem Flachwasser in den äußeren Schelf und ins tiefere Wasser. Diese onshore/offshore-Wanderung ist bei den Isocrinida allerdings keine Habitatausdehnung, sondern ein Rückzug.

Eine Revision der Holocriniden, die vom Skyth bis ins Unterkarn belegt sind, erscheint besonders wichtig, denn diesen ältesten mesozoischen Crinoiden kommt höchste Bedeutung zu, lassen sich doch von ihnen Isocriniden, Pentacriniden und die freischwimmenden Paracomatuliden mit den Comatuliden ableiten (HAGDORN & CAMPBELL, 1993). Vom Verfasser werden derzeit Materialien zu einer Revision der Holocriniden zusammengetragen.

Isocrinidae

Der ungünstige Fossilbericht der triassischen Isocriniden, zahlreichen Arten, die auf – oft nur wenigen – isolierten Columnalia begründet sind, hat sich nur unwesentlich verbessert. Eine kritische, auf Basis des Originalmaterials durchgeführte Revision müßte viele Taxa als Synonyme oder als nomina dubia ausschließen. Dennoch wurden die Trias-Isocriniden in den letzten Jahren auf Gattungsebene aufgespalten. So ordnete KLIKUSHIN (1979 a, 1982, 1986 b, 1992 b) verschiedene Trias-Isocriniden solchen Gattungen zu, die aus dem Jura besser bekannt sind (*Balano-crinus*, *Chladocrinus*), und stellte neben die Sammelgattung *Isocrinus* die neuen triassischen Gattungen *Laevigatocrinus*, *Singularocrinus* und *Tyro-leocrinus*. Die Diagnosen erfassen, materialbedingt, nur Merkmale des Stiels. Deshalb kann man die wenigen Kelche (unbeschriebenes Material aus den Cassianer Schichten und aus der gleichfalls unterkarnischen südchinesischen Hanwang-Formation) diesen Taxa nur bedingt zuordnen. Unter diesen Kelchen lassen sich zwei Typen unterscheiden: (a) flach konische Kelche mit hohen Basalkränzen, die sich äußerlich sichtbar berühren; (b) flach schüsselförmige Kelche

mit kleinen Basalia, die sich auf der Dorsalseite nicht berühren. Die ab Oberladin/Unterkarn sicher belegten Isocriniden haben durchweg kryptosymplektische oder synostosiale untere Nodal-facetten. Eine graduelle Umformung des dizyklischen Holocrinidenkelchs zum kryptodizyklischen Isocrinidenkelch läßt sich im Fossilbericht nicht belegen, denn aus dem Ladin liegen bislang zu wenige artikuliert erhaltene Crinoidenfaunen vor.

Trias-Isocriniden wurden in weiteren Arbeiten beschrieben und abgebildet: EDWARDS (1980), KLIKUSHIN (1979 b, 1983, 1985, 1986 a), KRISTAN-TOLLMANN (1991), KRISTAN-TOLLMANN & TOLLMANN (1983), LEONARDI & LOVO (1950), SIMMS (1994), TAMURA (1982), WENDT et al. (1989), ZAPFE (1967), ZARDINI (1976). Eine kritische Übersicht gibt SIMMS (1990 b).

Pentacrinitidae

Die von KLIKUSHIN (1979 b, 1982, 1986 b, 1992 b) zu *Seiocrinus alaska* gestellten Seelilien aus dem Nor/Rhät der Neusibirischen Inseln und Russisch Fernost trennte SIMMS (1989) aufgrund abweichender Zahl von Brachialia pro Brachitaxis und des ungeteilten ersten endotomen Seitenastes als neue Art *S. klikushini* ab. KLIKUSHIN (1992 b) anerkannte diese Trennung nicht und beließ die norische Form bei *S. alaska*.

Die Gattung *Pentacrinites* ist in isolierten Skleriten bereits in den Zlambach-Schichten des Salzkammerguts und in den Kössener Schichten belegt (SIMMS 1990 b und eigene Aufsammlungen).

Pentacrinitiden drifteten, wie die großartig erhaltenen Platten von Lyme Regis und Holzmaden eindrucksvoll zeigen (SEILACHER et al. 1968; SIMMS, 1986; KLIKUSHIN, 1989, 1992 a), im Huckepack von Treibhölzern, von denen sie herabgingen, pseudoplanktisch in den Meeren des Sinemurium und Toarcium. Diese ökologische Nische war nach dem Befund der sibirischen Pentacrinitiden bereits in der Obertrias besetzt.

Paracomatulidae

Auch die Nische der aktiv schwimmenden, ungestielten Haarsterne, denen die meisten heute lebenden Crinoiden angehören, wurde schon in der Obertrias besetzt. Oberrösch/rhätische Tuffite der neukaledonischen Bouraké-Formation lieferten einige Exemplare eines Paracomatuliden mit kurzen Armen und wenigen, langgestreckten Brachialia, die von HAGDORN & CAMPBELL (1993) als *Paracomatula triadica* beschrieben wurden. SIMMS (1994) fügt isolierte Columnalia einer neuen Art *Eocomatula decagonalis* aus dem Nor/Rhät von Zentral-Peru hinzu. Echte Comatuliden, bei denen das Centrodorsale nicht wie bei den Paracomatuliden und Eocomatuliden aus mehreren Elementen komponiert ist, sondern aus einem einzigen Sklerit besteht, sind erst ab dem Hettangium belegt (KRISTAN-TOLLMANN, 1988 b).

Encrinidae

Reiche Funde von *Chelocrinus schlotheimi* in den Gelben Basisschichten des Oberen Muschelkalks von Nordwestdeutschland erlaubten eine detaillierte Darstellung von Morphologie und Ontogenie dieser seltenen Seelilie, die sich von *Chelocrinus carnalli* in zahlreichen Merkmalen unterscheidet (HAGDORN, 1980, 1982). Merkmale wie die dorsale Ornamentierung der Armglieder, Präsenz von Zirren und Form des Stiels erwiesen sich als äußerst variabel. Eine dritte *Chelocrinus*-Art, in Kelchbau und Zirren von *Ch. carnalli*, mit ihren wechselzeiligen Armen von *Ch. schlotheimi* deutlich unterschieden, kommt in den Terebratelbänken des Unteren Muschelkalks vor (ERNST & LÖFFLER, 1993). Auch von dem seltenen *Encrinus greppini* aus dem Oberen Muschelkalk (*evolutus*-Zone) des Hochrheingebiets dienten neue Funde der artlichen Fixierung (HAGDORN, 1985 a). Die Morphologie von Stiel- und Kronenskleriten einiger Encriniden des oberschlesischen Diploporendolomits wird von HAGDORN et al. in diesem Band beschrieben.

Über Bergung, Präparation und Stratinomie einer mehrere m² großen Platte mit artikulierten Resten von ca. 400 Individuen von *Encrinus liliiformis* aus dem Trochitenkalk Westfalens (Bad Driburg) berichtet HESSE (1991). Die Seelilienkronen wurden mit meist kurzen Stielresten in einer Rinne eingebettet und größtenteils axial eingesteuert; daneben tritt noch eine Orientierung senkrecht zur Rinnenachse auf. Biometrische Daten belegen, daß es sich um weitgehend gleichaltrige Individuen handelte, die mit Haftscheiben oder mit regenerierten Stielenden in nächster Umgebung des Einbettungsortes lebten. Ablagerung der Seelilien auf einem Bruchschillkalk und anschließende Verschüttung durch Tonschlamm weisen auch die Bad Driburger Seelilienplatte als Obrutionslagerstätte aus.

Zahlreiche Neufunde sowie unbeschriebenes Sammlungsmaterial weiterer Encriniden aus unterschiedlichen Horizonten des Unteren Muschelkalks aus Hessen, Oberfranken, Niedersachsen und Schlesien, aber auch aus den Cassianer Schichten erfordern eine Revision der Familie. Zu klären wäre dann die Abgrenzung der karnischen „*Encrinus*“ *granulosus* und „*Encrinus*“ *varians* mit endotomer Armteilung von *Traumatocrinus*. Stielstücke dieser Seelilien wurden von SIEVERTS-DORECK (1961) aus dem Dachsteinkalk beschrieben. Eine Übersicht zu den obertriassischen Encriniden gibt SIMMS (1990 b).

Insgesamt lassen sich bei Encriniden und den nah verwandten Traumatocriniden einige evolutionäre Trends erkennen (HAGDORN, 1982, 1985 a; SIMMS, 1990 a):

- Verlängerung der Arme
- Entwicklung echter Biserialität
- Zunahme der Armzahl durch endotome Teilung
- Festigung des Kelchs durch Zygosynostosen
- Reduktion der Zirren
- Längenzunahme des Stiels.

Die Veränderung dieser Merkmale läßt sich funktionsmorphologisch als Optimierung des Filtrier-Erfolges und Besetzung höherer Stockwerke über dem Meeresboden erklären.

Die Ökologie von *Encrinus liliiformis*, der am längsten und wohl am besten bekannten fossilen Seelilie, untersuchte LINCK (1965 a). Er schloß aus vernarbten, „regenerierten“ Stielenden, daß die Seelilie nach traumatischem Stielbruch ohne erneute Fixierung „pseudoplanktonisch“ weiterleben konnte. Den Habitat von *Encrinus liliiformis* sah LINCK in ausgedehnten, locker besiedelten Flächen im Inneren des südwestdeutschen Obermuschelkalk-Meeres (Mittel-Württemberg), wo die zerfallenen Reste der Seelilien zu Trochitenbänken mit anteilig stimmigem Verhältnis von Kronen- zu Stielgliedern akkumulierten. In den bis 16 m mächtigen Trochitenkalken im Bereich des Crailsheimer Hochgebietes sah er angeschwemmte Anhäufungen, in denen die Stielglieder überwiegen sollten. In dieser Fazies belegen jedoch quadratmetergroße Strukturen, in denen die Wurzelkalli von *Encrinus liliiformis* zusammen mit terquemiden „Austern“ Riffe aufbauen, autochthone Siedlung (HAGDORN, 1978; HAGDORN & MUNDLOS, 1982). In den Riffflanken wurden Encrinen in nächster Nähe zum Lebensort artikuliert eingebettet (Obrutionslagerstätten).

Bei der Inkrustation differenziert sich die *Encrinus*-Haftscheibe je nach Substrat: Diskoide Haftscheiben auf ebenen Flächen, z. B. den Schalen von Muscheln und Brachiopoden (HAGDORN, 1982 b), inkrustierende Haftscheiben auf unregelmäßigem Substrat, z. B. Stielstümpfen von Artgenossen in den Biohermen (vgl. auch WUNSCH, 1956). Geselliges Verhalten veranlaßte die *Encrinus*-Larven zur Ansiedlung in den Biohermen, wodurch diese selbstorganisiert, verstärkt in die Höhe wuchsen und dabei eine gewisse Sedimentationsrate kompensieren konnten (HAGDORN & OCKERT, 1993). Kammartige Riefung der Pinnularia entlang der Nahrungsrinne veranlaßten JEFFERIES (1989) dazu, in *Encrinus liliiformis* einen Nahrungsspezialisten zu sehen, der bei annähernd geschlossener Krone und dicht angeordneten Pinnulae-Reihen Mikroplankton filtrierte. Falls diese Deutung zutrifft, wäre im Trochitenkalk allerdings die Nische solcher hochwüchsiger Filtrierer nicht besetzt, die Plankton normaler Größe fischten, denn *E. liliiformis* ist die einzige Seelilie, zumindest im Trochitenkalk der *atavus*- und

pulcher-Zone Süddeutschlands. SEILACHER et al. (1968) analysierten die Stiele von *Seirocrinus* und *Encrinus* und zeigten, daß der Stiel der benthischen Seelilie im distalen Teil starr ist, um das Tier aufzurichten, im oberen Teil dagegen flexibel, um es in der Strömung pendeln zu lassen. Bei dem planktischen *Seirocrinus* verhält sich die Flexibilität genau invers, was der hängenden Lebensweise Rechnung trägt.

Während *Encrinus liliiformis* auf paläogeographischen Schwellen im Bereich der Karbonatrampe des Trochitenkalks in Südwestdeutschland (AIGNER, 1985) und am Elm (Niedersachsen) durch mehrere Parasequenzen hindurch (1–2 Ceratitenzonen) kontinuierlich siedelte, wurden gegen das Beckenzentrum hin während der low-stand systems tracts die epibenthischen Schillgrundfaunen von endobenthischen Weichgrundfaunen verdrängt, um sich erst mit dem nächsten transgressive systems tract wieder gegen das tiefere Wasser auszubreiten (HAGDORN & OCKERT, 1993). Die starke Faziesdifferenzierung im Trochitenkalk beruht auf einem Zusammenspiel von Meeresspiegelschwankungen, regionaler Tektonik und selbstgesteuerter Biogenproduktion. HÜSSNER (1993) zeigte, daß – wie in den Schwamm/Korallen-Biohermen der Karchowitzer Schichten Oberschlesiens – auch in den Trochitenkalkriffen Kieselschwämme an der Gerüstbildung beteiligt waren. Analysen des Mikrobohrspuren-Inventars durch SCHMIDT (1992, 1993) stufen die Bioherme in die photische Zone.

Im Alpinen Muschelkalk („Pelson“) von Reutte wurden nach MOSTLER (1972 b) Crinoidenstielglieder mit Bryozoenaufwuchs selektiv aus dem Habitat der Seelilien in tiefere Beckenbereiche verdriftet und dort von Algen und Foraminiferen überkrustet.

Traumatocrinidae

Im Crinoiden-Treatise ist *Traumatocrinus*, von dem lange Zeit nur der Stiel bekannt war, als Synonym von *Encrinus* aufgefaßt. MU, dessen Arbeit von 1949 lange Zeit unbeachtet blieb, machte erst-

mals Kronen von *Traumatocrinus* bekannt und stellte die Gattung mit ihren endotom verzweigten, biserialen Armen, Interradial- und Interbrachialplatten sowie axillären Stacheln und mit ihren flachen, runden Columnalia mit axialen und intercolumnalen Poren zu den Inadunata. Eine weitere, von ihm angekündigte Arbeit, in der die Verwandtschaft seiner neuen Familie Traumatocrinidae mit den Encriniden näher begründet werden sollte, ist offenbar nicht erschienen. Die neuen Arten, die MU (1949) beschrieb, gehören durchwegs zu *Traumatocrinus caudex*. In seiner Untersuchung über *Traumatocrinus*-Funde aus Afghanistan ordnet KLIKUSHIN (1983) die Traumatocriniden zur Unterklasse Flexibilia, KRISTAN-TOLLMANN (1991) stellt sie zu den Cladida. HAGDORN (1988) vereinigt die Traumatocrinidae zusammen mit Encrinidae und Ainigmacrinidae zur Ordnung Encrinida (Articulata). Zu *Traumatocrinus* stellt SIMMS (1990 b) auch „*Encrinus*“ *granulosus* und *varians* aus den Cassianer Schichten sowie *Encrinus cancellistriatus* und *Encrinus hyatti*. Eine zweite Gattung, *Vostocovocrinus*, deren lange, gleichfalls endotome Arme aus einer großen Zahl sehr niedriger, uniserialer Brachialia bestehen, wurde von YELTYSHEVA & POLYARNIA (1986) aus dem unteren Ladin der Neusibirischen Inseln beschrieben.

Merkmale sowohl der Encriniden als auch der Traumatocriniden vereinen „*Encrinus*“ *granulosus* und *varians* (inclusive *E. tetarakontadactylus*). Die Traumatocriniden führen die bereits bei den Encriniden angelegten Evolutionstrends zur Vermehrung der Pinnulae und damit zur Optimierung des Filtrationserfolgs fort. Interbrachialplatten werden nach der starken Verbreiterung der Armstrahlen infolge der mehrfachen endotomen Teilung erforderlich, um den Kelch nach außen zu schließen. Interbrachialia treten konvergent auch bei anderen Crinoidengruppen auf, z.B. bei den Pentacrinitiden.

Ihre charakteristischen Stielglieder belegen, daß die Traumatocriniden im Oberladin/Unterkarn weltweit verbreitet waren (KRISTAN-TOLLMANN & TOLLMANN, 1983 a; KRISTAN-TOLLMANN, 1986 a, 1991). Traumatocriniden-Belege aus dem Anis bedürfen genauerer Überprüfung dieser Alterseinstufung.

Ainigmacrinidae

Diese zu den Encrinida gerechnete Familie wurde von HAGDORN (1988) für rätselhafte Crinoiden-„Kelche“ aus den Cassianer Schichten aufgestellt. Die „Kelche“ erwiesen sich als proximale Nodalglieder (Calyconodalia), welche den eigentlichen Kelch dorsal umfassen. Die zu breiten Platten vergrößerten Zirren dienten dem Schutz des Kelches. Nodalialia mit ähnlich vorspringenden Zirrensockeln wurden auch bei *Chelocrinus* sp. aus den Terebratelschichten des Unteren Muschelkalks beobachtet.

Die Gattung *Ainigmacrinus* zeigt, wie ererbte Merkmale, die in anderen Linien der Gruppe verloren gingen, umfunktionalisiert wurden. Dazu mußte jedoch nach der Designation eines Nodalgliedes zum Calyconodale die Bildung neuer Nodalialia an der Kelchbasis aussetzen. Der adulte *Ainigmacrinus*-Stiel konnte demnach nur noch durch Neubildung von Gliedern zwischen bestehenden Columnalia und akkretionär wachsen. Bei Holocriniden und Isocriniden bilden sich dagegen zeitlebens an der Kelchbasis neue Glieder, während ihr Stiel distal ständig autotomiert wird.

Dadocrinidae

Die kleinwüchsigen Dadocriniden, die mit den Encriniden viele Merkmale teilen, im Gegensatz zu diesen aber auch als adulte Tiere einzeilige Arme und meist dizyklischen Kelchbau haben, wurden seit LOWENSTAM (1942) als selbständige, den Millericrinida zugeordnete Familie behandelt. SIMMS (1988 a) betont ihre Ähnlichkeit mit *Holocrinus* im Bau von Kelch, Tegmen und uniseriellen Armen und schließt daraus auf nahe Verwandtschaft. Neues Material, insbesondere isolierte Sklerite wurden jedoch erst von KRISTAN-TOLLMANN & TOLLMANN (1967) und von GLUCHOWSKI (1986) beschrieben und abgebildet. Dieser erklärt die drei unterschiedenen Taxa als ontogenetische Stadien oder als ökologische Varianten einer einzigen Art. HAGDORN vergleicht in diesem Band die *Dadocrinus*-Vorkommen in der

südalpinen Formazione a *gracilis* von Recoaro und in den Gogoliner Schichten Oberschlesiens. In beiden Gebieten besiedelte *Dadocrinus* bevorzugt Schlammböden, indem er die Hinterenden endobysstater Muscheln inkrustierte, häufig auch die Stiele von Artgenossen. Als sekundärer Weichbodenbewohner war *Dadocrinus* jedoch einem Größenlimit unterworfen. Weitere, isolierte *Dadocrinus*-Sklerite haben KRISTAN-TOLLMANN & SPENDLINGWIMMER (1978) und KRISTAN-TOLLMANN & TOLLMANN (1990) abgebildet und beschrieben.

Millericrinidae

Funde artikulierter Crinoiden, die sich zweifelsfrei den Millericriniden zuordnen ließen, fehlen bisher. Facettenmuster und extrem weiter Zentralkanal von Stielgliedern aus dem ober-schlesischen und alpinen Oberanis, die bislang als *Entrochus silesiacus* parataxonomisch erfaßt waren, weisen diese als frühe Millericriniden aus. HAGDORN & GLUCHOWSKI (1993) und HAGDORN et al. (dieser Band) beschrieben das Stielmaterial als *Silesiacrinus* neu. Aus norischen und rhätischen Hallstätter Kalken sowie aus den Zlambach-Schichten des Salzkammerguts liegen Stiel- und Armglieder sowie distale, als Haftscheiben fungierende Stiele vor (ZAPFE, 1967; Neufunde im Muschelkalkmuseum Ingelfingen), die große Ähnlichkeit mit jurassischen Millericriniden zeigen. Beschreibung und Abbildung dieses Materials stehen noch aus.

Roveacrinidae

Die ab dem Oberladin weit über die Tethys-Trias verbreitete Roveacriniden-Unterfamilie Somphocrininae ist durch ihr Centrodorsale mit oft lang ausgezogenem dorsalem Dorn gut charakterisiert. Die Zahl der Taxa wurde bei eng ausgelegtem Art- bzw. Unterartkonzept weiter vermehrt (MOSTLER, 1972; DONOFRIO & MOSTLER,

1975; KRISTAN-TOLLMANN, 1977, 1991; KRISTAN-TOLLMANN & KRYSZYN, 1975), wobei v. a. Centrodorsale und Radialglieder, aber auch die den einzelnen Taxa zugeordneten Armglieder diagnostisch sind. Die Gattungen *Poculicrinus* MOSTLER, 1972, und *Vasculicrinus* DONOFRIO & MOSTLER, 1975, hat KRISTAN-TOLLMANN (1977) in die Synonymie von *Osteocrinus* oder *Ossicrinus* bzw. *Somphocrinus* verwiesen. Offenbar entstehen bei der Säurepräparation von Skleriten aus Kalken unterschiedliche Anlösungsmuster, was die Beurteilung von ursprünglicher Morphologie und Ätzformen erschwert. Besser erhalten sind Sklerite, die aus Tonstein ausgeschlämmt werden. Zu einer möglicherweise selbständigen, jedoch unbenannt gebliebenen Familie stellte KRISTAN-TOLLMANN (1977) ihre neue Gattung *Axicrinus* mit fünfgliedrigem Basalkranz und zehn am zweiten Primibrachiale geteilten Armen. SIMMS (1990 b) trennt diese Gattung wegen ihrer unverschmolzenen Basalia von den Roveacriniden als Crinoiden ungewisser Zuordnung ab. Reiche Schwebcrinoidenfauen wurden von ORAVECZ-SCHEFFER (1979) aus dem Cordevol des Balaton-Hochlandes (Ungarn) beschrieben. Eine kritische Übersicht der Somphocrininae gibt SIMMS (1990 b); bei einer Revision müßten, legt man ähnlich weite Artfassung wie bei gestielten Trias-Crinoiden zugrunde, zahlreiche Taxa eingezogen werden.

Den triassischen Schwebcrinoiden kommt im Tethys-Raum, z. T. bis in den Pazifik hinein (KRISTAN-TOLLMANN, 1988 a), erhebliche stratigraphische Bedeutung zu. Sie setzen im basalen Longobard (*archelaus*-Zone) ein, erreichen ihr Häufigkeitsmaximum im höheren Cordevol bzw. tieferen Jul, gehen im höheren Tuval merklich zurück und treten im gesamten Nor und Rhät noch auf (MOSTLER, 1972 a; DONOFRIO & MOSTLER, 1975). Von einem einheitlichen Roveacriniden-Leithorizont, wie ursprünglich angenommen, kann nach DONOFRIO & MOSTLER (1975) nicht mehr gesprochen werden. Vielmehr haben einzelne Arten nur begrenzte stratigraphische Reichweite (z. T. weniger als eine Ammonitenzone!) und eignen sich deshalb als Indexfossilien. Dies wird auch

durch die Untersuchung von BIZZARINI et al. (1989) bestätigt.

Microcrinoiden

Als Microcrinoiden werden informell extrem kleinwüchsige Seelilien bezeichnet, die als ontogenetisch frühe Stadien anderer Crinoiden gelten. Als selbständige Taxa unsicherer systematischer Zuordnung hat KRISTAN-TOLLMANN (1980, 1988 a, 1990) und KRISTAN-TOLLMANN in TOLLMANN (1976) mehrere Gattungen obertriassischer Crinoiden beschrieben, deren extremer Miniaturisierung Arm- und Kelchelemente zum Opfer gefallen sind. Das Belegmaterial besteht fast ausschließlich aus isolierten Skleriten, die aus Schlamm- und Lösproben gewonnen werden.

Tulipacrinus aus unterkarnischen Cassianer Schichten und obernorischen Zlambachmergeln ist ein Crinoide mit verschmolzenem Radialkranz und fünf Armen aus je einem einzigen Primibrachiale sowie einem Stiel aus alternierenden Cirrinodalia und Internodalia KRISTAN-TOLLMANN (1980, 1990). Bei dem norisch/rhätischen *Lanternocrinus* bestehen die Arme gleichfalls aus einem einzigen, blattförmigen Primibrachiale mit gekerbten Seiten; Basal- und Radialkranz setzen sich jedoch aus je fünf Einzelplatten zusammen (KRISTAN-TOLLMANN, 1988 a, 1992). Bei *Nasutocrinus* und *Leocrinus* aus dem Unternor spalten die Arme am axillären Primibrachiale 2; Pinnulae fehlen. *Lotocrinus* aus dem Obernor des Salzkammernergels hat einen Infrabasalkranz (KRISTAN-TOLLMANN in TOLLMANN, 1976).

Für die Mikrocrinoiden wurden die Familien Tulipacrinidae, Leocrinidae und Lanternocrinidae aufgestellt, deren systematische Stellung unsicher ist (KRISTAN-TOLLMANN, 1980, 1990). Diesen Microcrinoiden zugeordnet wurden langgestreckte Columnalia mit knochenförmig verdickten Enden, z. T. mit Zirrensockeln, für die die Gattung *Bihaticrinus* aufgestellt wurde (KRISTAN-TOLLMANN, 1990). KLIKUSHIN (1992 b) erhob die Tulipacrinidae zu einer neuen Ordnung Tulipacrinida.

Microcrinoidenreste finden sich in der Obertrias des gesamten Tethys-Raums (KRISTAN-TOLLMANN, 1988 a, 1990; KRISTAN-TOLLMANN & GUPTA, 1988).

Entrochus

Unter der parataxonomischen Sammelgattung *Entrochus* hat man traditionell solche Columnalia untergebracht, die sich keinem biologischen Taxon zuordnen ließen. Deshalb waren sie allenfalls für biostratigraphische oder paläobiogeographische Fragestellungen, nicht jedoch für paläobiologische nutzbar. Einige dieser *Entrochus*-„Arten“ wurden nachträglich ins System eingeordnet: *Entrochus quinqueradiatus* aus dem Oberladin/Karn unter Vorbehalt zu *Holocrinus* (KRISTAN-TOLLMANN, 1988 a) bzw. wie *E. saklibelensis* zu *Tollmannicrinus* (KLIKUSHIN, 1992 b). SIMMS (1990 b) hat auch *E. tenuispinosus* mit *E. lunatus* aus dem Oberladin/Karn der Türkei, die große Infrabasalia haben, zu *Holocrinus* gezogen. LINCKS (1965 b) *E. multifurcatus* erwies sich als Artikulationsmuster mit langen, z. T. bifurkaten oder eingeschalteten Leisten im Basalstiel von *Encrinus liliiformis* (HAGDORN, 1978). *E. silesiacus*, eine charakteristische Form des Illyr wurde als *Silesiacrinus* von HAGDORN & GLUCHOWSKI (1993) und HAGDORN et al. (1996) als früher Millericrinide gedeutet.

Paläobiogeographie und Faunen

Die evolutive Radiation der Crinoiden nach ihrem Neubeginn in der Untertrias spiegelt sich in ihrer weltweiten Verbreitung. KLIKUSHIN (1987) zeigte, wo bereits in der Untertrias Crinoiden vorkommen, die jedoch noch unbestimmt sind. Bestimmbare Sklerite aus dem Olenek der Südalpen, Ungarns, des Balkans und aus dem Colorado-Becken gehören zur Gattung *Holocrinus* und sind sich morphologisch äußerst ähnlich. Nach dieser Initialphase (KLIKUSHIN, 1987) breiteten sich Cri-

noiden bis zum Unterkarn tethysweit aus und diversifizierten während der dritten Phase (Oberkarn/Nor). Im Süden der UdSSR blieben Tethysfaunen (mediterrane Provinz) erhalten, während sie in der pazifischen Provinz von borealen Formen ersetzt wurden.

Die tethysweite Verbreitung von Crinoiden und anderen Benthonten ist Gegenstand mehrerer Arbeiten von KRISTAN-TOLLMANN (1983, 1986, 1988 a, 1989, 1990) und KRISTAN-TOLLMANN & TOLLMANN (1981, 1982, 1983). Dazu gehören *Entrochus saklibelensis*, *Isocrinus tyrolensis* (Oberanis bis Jul), *Entrochus ternio* und *Traumatocrinus caudex* (Langobard bis Jul) und drei *Balanocrinus*-Arten (Sevat bis Rhät) sowie *Dadocrinus gracilis* aus dem Oberskyth bis Anis. Unter den Schwebcrinoiden sind es *Osteocrinus rectus* im Oberladin bis Jul und *Somphocrinus mexicanus* im Tuval. Zu der tethysweiten Crinoidenfauna gehören ferner *Holocrinus? quinqueradiatus*, *Lanternocrinus* und verschiedene Isocriniden. Die Verbreitung dieser Tethysfauna bis in den pazifischen Bereich Panthalassas wird mit planktischer Verdriftung der Larven erklärt, die größere Inseln (displaced terranes) als „Trittsteine“ bei der Faunenwanderung nutzten. Ein westwärtiger Äquatorialstrom hat die Larven über den Pazifik bis in die Tethys verdriftet. Für die weiten Distanzen werden lange Larvalperioden angenommen.

Auch wenn bereits mehrere triassische Crinoidenfaunen aus Amerika, Australien und Asien, besonders aus China bekanntgemacht wurden, sind Funddichte und Beschreibungsgrad europäischer Faunen doch immer noch deutlich günstiger. Das gilt besonders für den Germanischen Muschelkalk. In flachmarinen Sedimenten, die zwischen Wellenbasis und Sturmwellenbasis abgesetzt wurden (Tempestifazies), entstanden besonders häufig Ostrubionslagerstätten, die artikulierte Echinodermenskelette, aber auch zugehörige isolierte Sklerite überlieferten. Analysen von Brachiopoden/Crinoidenkalken des Typs Recoaroformation (Pelson) aus weiteren Tethys-Teilbecken (östlicher Teil des Germanischen Beckens, Nördliche Kalkalpen, Südalpen, Ungarn) belegen einheitliche Faunen, auch wenn z. T. nur isoliertes Material vorliegt. Paläobiogeographische Unter-

suchungen von HAGDORN (1985 b) und HAGDORN & GLUCHOWSKI (1993) im Germanischen Muschelkalk belegen während des Unteren und des basalen Mittleren Muschelkalks (Unteranis bis tieferes Illyr) höchste Diversität der Crinoiden und anderer stenohaliner Faunenelemente nahe den marinen Verbindungsstraßen mit der Tethys (Ostkarpatenpforte, Schlesisch-Mährische Pforte). Gegen das Beckeninnere nach Westen nimmt die Diversität generell ab. Für den Oberen Muschelkalk gilt umgekehrt größere Diversität im Südwesten nahe zur Burgundischen Pforte. Die ökologischen Barrieren dürften wohl v. a. in der Salinität zu suchen sein. Im Oberen Muschelkalk treten Crinoiden und andere stenohaline Faunen ausschließlich im transgressive systems tract (mo1–mo2) in Leithorizonten auf, die ihrerseits transgressive Spitzen markieren (HAGDORN & SIMON, 1993).

Faunenvergleiche belegen, daß Crinoidengesellschaften des Anis im westlichen Peritethysraum sehr ähnlich waren. Allerdings sind die Crinoidenfaunen in der Trias Spaniens, Südfrankreichs und Palästinas sowie in der ungarischen und südosteuropäischen Trias noch unzureichend untersucht.

Für die Untertrias und die Obertrias konnte das Germanische Becken wegen der weitgehend kontinentalen Entwicklung keine Obrutionslagerstätten mit artikulierten Crinoiden liefern. Die alpine Trias bietet nur unzureichenden Ersatz, denn selbst so berühmte Fossilagerstätten wie die Cassianer Schichten brachten fast ausschließlich isoliertes Material, das noch viele Fragen offengelassen hat. Es steht jedoch zu hoffen, daß diese Lücke durch weitere Funde aus China geschlossen wird.

Biostratigraphie

Benthische Crinoiden eignen sich zwar grundsätzlich wegen ihrer Faziesgebundenheit nicht besonders als Indexfossilien. Dennoch kommt ihnen gerade in der Trias hervorragender Wert für die biostratigraphische Gliederung zu. Dies erklärt sich aus ihrer stammesgeschichtli-

chen Entwicklung, die seit der Untertrias beschleunigt verlief und bei raschem Formwandel kurzlebige Arten hervorbrachte. In wenigen Fällen lassen sich sogar Entwicklungsreihen mit morphologischen Tendenzen belegen, z.B. bei *Holocrinus* im Germanischen Becken. Ansonsten sind die Crinoiden zumindest hervorragende ökostratigraphische Zeiger, die bei der Analyse der raum-zeitlichen Verbreitung von bestimmten Habitaten bzw. Fazien wertvolle Indizien liefern.

Bisher wurden jedoch v. a. die planktischen Roveacriniden für stratigraphische Zwecke eingesetzt (MOSTLER, 1972 a; DONOFRIO & MOSTLER, 1975; BIZZARINI et al., 1989). Ein regelrechtes Zonenschema wurde jedoch nicht etabliert, obwohl einzelne Arten sehr begrenzte stratigraphische Reichweite haben, z. T. geringer als eine Ammonitenzone. Roveacriniden haben zudem den großen Vorteil, daß sie als Planktonen weniger faziesabhängig und weiter verbreitet sind, zudem in vielen Sedimenten massenhaft vorkommen.

Der Germanische Muschelkalk, der lithostratigraphisch und biostratigraphisch anhand von Ceratiten, Conodonten und anderen Mikrofossilien äußerst genau gliederbar ist, hat in seinen häufigen Obrutionslagerstätten eine Fülle artikulierter Crinoiden geliefert. Mit ihrer Hilfe lassen sich auch viele isolierte Sklerite sicher auf bestimmte Taxa beziehen. Dadurch wurde es möglich, neben der paläogeographischen auch die stratigraphische Verbreitung einzelner Crinoiden zu definieren (HAGDORN, 1985 b). In der Folgezeit wurde das Schema vergenauert und mündete in ein parastratigraphisches Zonenschema, das an den Indexzonen sowie an Lithostratigraphie und Sequenzstratigraphie geeicht ist (HAGDORN & GLUCHOWSKI, 1993). Die fünf für den Germanischen Muschelkalk aufgestellten Zonen (Unteranis bis basales Ladin) lassen sich auch in der Trias der Alpen, der Tatra, des Bakony sowie im ungarischen Muschelkalk der Mecsek-Berge erkennen. Weitere Untersuchungen müssen klären, inwiefern das Schema auf den Sephardischen Muschelkalk und auf Südosteuropa übertragbar ist.

Bisherige Aufsammlungen und Literaturstudien lassen hoffen, daß für die alpine Unter- und Obertrias, z.T. wohl bis weit in den asiatischen Be-

reich hinein gleichfalls ein zonales Schema aufgestellt werden kann. Zumindest für Anis und Unterladin gilt, daß die Crinoidenzonen deshalb besonders wertvoll sind, weil sie sich oft gerade in Fazien ohne Ammoniten nachweisen lassen. Gleichartige Crinoidenfaunen im östlichen Teil des Muschelkalks und in der Alpenen Trias belegen, daß es sich bis zum Beginn des Illyr um einen annähernd einheitlichen Faziesraum handelte, der sich erst im Ladin durch pelagische Becken und Karbonatplattformen in der alpinen Trias differenzierte (MOSTLER, 1993), während im Muschelkalk die nun noch weiter verarmte oder endemische Fauna in einem weiterhin flachen Meer fortlebte.

Stammesgeschichtliche Bedeutung der Triascrinoiden

In jüngster Zeit wurden die verwandtschaftlichen Beziehungen der postpaläozoischen Crinoiden untereinander und zu ihren mutmaßlichen jungpaläozoischen Vorfahren von mehreren Autoren untersucht. Dabei ist das System der höheren Taxa gegenüber der Auffassung im Treatise in Fluß geraten, aber noch nicht neu konsolidiert. Wegen ihrer stratigraphischen Position und ihrer klar erkennbaren Beziehungen zu paläozoischen Formen kommt dabei den älteren Triascrinoiden besondere Bedeutung zu. Während der Trias veränderten sich diese durch Heterochronie und verschiedene phylogenetische Trends morphologisch in markanter Weise.

PISERA & DZIK (1979) sahen in *Dadocrinus* die älteste mesozoische Seelilie und führten auf sie alle anderen Gruppen der Articulata zurück. Die Encriniden hielten sie wie im Treatise wegen ihres biserialen Armbaus für späte Vertreter der Inadunata. In *Holocrinus* erkennen sie den möglichen Ahnen der Millericrinida, in den Somphocriniden die Ahnen von *Saccocoma*. HAGDORN (1982 a, 1985 a, 1988) und SIMMS (1988 a) stärkten die Meinung mancher älterer Autoren, welche die Encriniden zu den Articulata gestellt hatten. Demnach ist echte Biserialität, die v. a. bei den spezialisierten jüngeren Encriniden auftritt, sekundär.

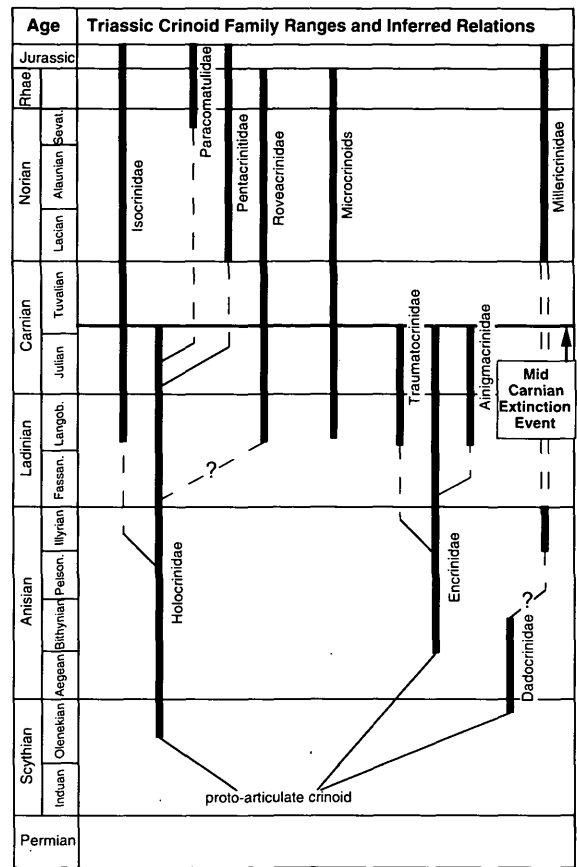


Abb. 1: Stratigraphische Reichweite und verwandtschaftliche Beziehungen der aus der Trias bekannten Crinoiden-Familien. Aus HAGDORN (1995).

Nach ROUX (1987) hatten *Dadocrinus* und *Encrinus* gemeinsame Ahnen; auf *Dadocrinus* gehen alle Millericriniden zurück, die später zwei unterschiedliche Stieltypen entwickeln.

SIMMS (1988. a) entwirft ein Szenario für die Stammesgeschichte der Articulata: Von einem hypothetischen Vorfahren im späten Perm oder in der frühen Trias mit dizyklischem Kelch, hohem Analtubus und geschlossenen Ambulakrallinnen, der den Erisocrinidae nahesteht, stammt ein Proto-Artikulate mit folgenden Merkmalen ab: Kelch ohne Analplatte, Einschluß der Axialnerven in einen einzelnen oder paarigen Kanal durch Kelch- und Armglieder, Entwicklung offener Ambulakrallinnen, pentaradiate Muster im Proximalstiel und Cirrinalia mit synarthraler Artikulation. Auf diesen Proto-Artikulaten gehen die Encriniden zurück. Neotene Einzeiligkeit und muskuläre Verbindungen im Armbau bildeten den nächsten Schritt, von

dem sich die Millericrinida und von denen wiederum die Isocrinida abspalteten. In den Comatuliden sieht SIMMS Abkömmlinge der Pentacriniden, welche nach und nach ihre Spezialisierungen wieder verloren haben. Die Isocrinina spalteten sich von den Holocriniden durch Entwicklung synostasierender unterer Nodalfacetten ab. Die Herkunft der Roveacriniden läßt SIMMS offen.

Nach einer genauen kladistischen Analyse des Merkmalsbestandes der Artikulata durch SIMMS & SEVASTOPULO (1993) sind die Ahnen der Artikulata unter den spätpaläozoischen Ampelocrinidae (Inadunata, Cladida, „stem group Artikulata“) zu suchen. Um einige paläozoische Taxa, die nach Millers Originaldiagnose zu den Artikulata einzubeziehen wären, von den monophyletischen postpaläozoischen Crinoiden auszuschließen, werden die Artikulata nur noch als Unterklasse der Cladida geführt, die sich durch das Fehlen einer Analplatte im adulten Kelch und ein geschlossenes Endoneuralsystem in Kelch- und Armplatten auszeichnet. Enge Beziehungen bestehen zwischen Ampelocriniden und Holocriniden.

KLIKUSHIN (1989, 1992 b) geht in seiner Neugliederung der postpaläozoischen Crinoiden andere Wege. Er teilt die Klasse Artikulata in zwei Unterklassen, die von den Ampelocriniden abstammen: Holocrinoidea mit den Ordnungen Encrinida, Tulipacrinida, Roveacrinida und Comatulida sowie Dadocrinoidea mit den Ordnungen Millericrinida, Cyrtocrinida und Bourgueticrinida. Die Dadocrinoidea perfektionierten ihre benthische, sessile Lebensweise, von den Holocrinoidea leiteten sich dreimal freischwimmende Crinoidengruppen ab. Im einzelnen führt er die Pentacrinida (= Isocrinida) auf sessile Formen mit kurzen Zirren im Proximalstiel zurück, von denen sich die Holocriniden und später die semisessilen Tulipacriniden und Isocriniden abtrennten. Die planktischen Roveacriniden leitet er von den Tulipacriniden, die pseudoplanktischen Pentacriniden und freischwimmenden Comatuliden von den Isocriniden ab.

Nach HAGDORN & CAMPBELL (1993) sind die Paracomatuliden und ihre Abkömmlinge, die Comatuliden, direkt auf die Holocriniden zurückzuführen. Dafür sprechen die langen zylindrischen Cirralia und die hohen Brachialia ihres frühesten

Vertreter, *Paracomatula triadica* aus dem Oberrhin von Neukaledonien.

Eine kladistische Analyse aller aus der Trias hinreichend bekannten Crinoiden ist geplant (HAGDORN & SIMMS, in Vorb.).

Literatur

- AIGNER, T. (1985): Storm depositional systems. Dynamic stratigraphy in modern and ancient shallow-marine sequences. – *Lecture Notes in Earth Sci.* **3**, 1–174, 83 Abb., Berlin.
- BAUMILLER, T. K. & HAGDORN, H. (1995): Taphonomy as a guide to functional morphology of *Holocrinus*, the first post-Paleozoic crinoid. – *Lethaia* **28**, 211–228, 6 figs., 1 tab., Oslo.
- BIELERT, U. & BIELERT, F. (1995): Encriniden aus dem Bereich der Basiskonglomeratbänke des Unteren Muschelkalks von Weißenborn (Südniedersachsen). – *Aufschluß* **46**, 23–31, 13 Abb.; Heidelberg
- BIZZARINI, F., LAGHI, G. F., NICOSIA, U. & RUSSO, F. (1989): Distribuzione stratigrafica dei Microcrinoidi (Echinodermata) nella Formazione di S. Casiano (Triassico Superiore, Dolomiti): Studio preliminare. – *Atti Soc. Nat. Mat. di Modena* **120**, 1–14, 4 figs., 3 pls., Modena.
- BOTTJER, D. J. & JABLONSKI D. (1988): Paleoenviromental Patterns in the evolution of post-Paleozoic benthic marine invertebrates. – *Palaaios* **3**, 540–560, 3 figs.
- DONOFRIO, D.A. & MOSTLER, H. (1975): Neue Schwebcrinoiden aus Hallstätter Kalken des Berchtesgadener Raumes. – *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck* **5**, 1–28, 6 Abb., 3 Tab., Innsbruck.
- EDWARDS, C. W. (1980): Early Mesozoic marine fossils from Central Alexander Island. – *British Antarctic Survey Bull.* **49**, 33–58, 5 figs., Cambridge.
- ERNST, R. & LÖFFLER, Th. (1993): Crinoiden aus dem Unteren Muschelkalk (Anis) Südniedersachsens. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): *Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991* (= Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. **2**), 223–233, 12 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- GLUCHOWSKI, E. (1977): Typy morfologiczne czlonów lodyg liliowców występujących w triasie opolskim. – *Geologia* **3**, 69–76, 2 figs.

- GLUCHOWSKI, E. (1986): Crinoids from the Lower Gogolin Beds (Lower Muschelkalk) of the North-Eastern Part of Upper Silesia. – Bull. Polish Akad. Sc., Earth Sc. **34**, 179–187, 1 fig., 6 pls., Warszawa.
- GLUCHOWSKI, E. & BOCZAROWSKI, A. (1986): Crinoids from the Diplopora-Dolomite (Middle Muschelkalk) of Piekary Śląskie, Upper Silesia. – Bull. Polish Acad. Sciences, Earth Sc. **34**, 189–196, 1 fig., 2 pls.
- HAGDORN, H. (1978): Muschel/Krinoiden-Bioherme im Oberen Muschelkalk (moI, Anis) von Crailsheim und Schwäbisch Hall (Südwestdeutschland). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **156**, 31–86, 25 Abb.; 2 Tab., Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1980): *Chelocrinus schlotheimi* (QUENSTEDT) aus dem Oberen Muschelkalk. – Aufschluß **31**, 498–503, 5 Abb.; Heidelberg.
- HAGDORN, H. (1982 a): *Chelocrinus schlotheimi* (QUENSTEDT) 1835 aus dem Oberen Muschelkalk (moI, Anisium) von Nordwestdeutschland. – Veröff. Naturkde.-Mus. Bielefeld **4**, 5–23, 23 Abb., 6 Tab.; Bielefeld.
- HAGDORN, H. (1982 b): Epökie von *Encrinus liliiformis* LAMARCK auf *Coenothyris vulgaris* (SCHLOTHEIM). – Veröff. Naturkde.-Mus. Bielefeld **4**, 35–38, 3 Abb., Bielefeld.
- HAGDORN, H. (1982 c): Untersuchungen an Muschelkalk-Crinoiden. I. Zur Funktionsmorphologie des Stiels triassischer Isocrinida. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **164**, 134–136, 2 Abb., Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1982 d): Untersuchungen an Muschelkalk-Crinoiden. II. *Chelocrinus schlotheimi* (QUENSTEDT), ein Encrinide aus dem Oberen Muschelkalk von Norddeutschland – Konstruktion, Ökologie, Evolution. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **164**, 136–138, Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1983): *Holocrinus doreckae* n. sp. aus dem Oberen Muschelkalk und die Entwicklung von Sollbruchstellen im Stiel der Isocrinida. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh. **1983**, 345–368, 6 Abb., Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1985 a): Neue Funde von *Encrinus greppini* DELORIOI 1877 aus dem Oberen Muschelkalk von Südbaden und der Nordschweiz. – Paläont. Z. **60**, 285–297, 5 Abb., 2 Tab., Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1985 b): Immigration of Muschelkalk Crinoids into the German Muschelkalk Basin. – In: BAYER, U. & SEILACHER, A. (eds.), Sedimentary and Evolutionary Cycles (Lecture Notes in Earth Sciences **1**), 237–254, 13 figs., Berlin etc. (Springer).
- HAGDORN, H. (1986): *Isocrinus? dubius* (GOLDFUSS, 1831) aus dem Unteren Muschelkalk (Trias, Anis). – Z. geol. Wiss. **14**, 705–727, 4 Taf., 4 Abb., Berlin-Ost.
- HAGDORN, H. (1988): *Ainigmacrinus calyconodalis* n. g. n. sp., eine ungewöhnliche Seelilie aus der Obertrias der Dolomiten. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh. **1988**, 71–96, 8 Abb.; Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1993): *Holocrinus dubius* (GOLDFUSS, 1831) aus dem Unteren Muschelkalk von Rüdersdorf. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Tagung 1991. (= Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. **2**), 213, 25 Abb.; Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H. (1995): Triassic crinoids (Literaturbericht). – Zbl. Geol. Paläont. Teil II, **1995**, 1/2, 1–22, Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1996): Palökologie der Trias-Seelilie *Dadocrinus*. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck **21**, 19–45, 5 Abb., 6 Taf., Innsbruck.
- HAGDORN, H. & CAMPBELL, H. J. (1993): *Paracomatula triadica* sp. nov. – an early comatulid crinoid from the Otapirian (Late Triassic) of New Caledonia. – Alcheringa **17**, 1–17, 8 figs.
- HAGDORN, H. & GLUCHOWSKI, E. (1993): Palaeobiogeography and Stratigraphy of Muschelkalk Echinoderms (Crinoidea, Echinoidea) in Upper Silesia. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Tagung 1991 (=Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. **2**), 165–176, 12 figs, 1 tab., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H., GLUCHOWSKI, E. & BOCZAROWSKI, A. (1996): The Crinoid Fauna of the *Diplopora* Dolomite (Middle Muschelkalk, Triassic, Upper Anisian) at Piekary Slaskie in Upper Silesia. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck **21**, 47–87, 8 figs., 6 pls., Innsbruck.
- HAGDORN, H. & MUNDLOS, R. (1982): Autochthonschille im Oberen Muschelkalk (Mitteltrias) Südwestdeutschlands. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **162**, 332–351, 6 Abb., Stuttgart.
- HAGDORN, H. & OCKERT, W. (1993): *Encrinus liliiformis* im Trochitenkalk Süddeutschlands. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Tagung 1991 (= Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. **2**), 245–260, 10 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H. & SIMON, T. (1983): Ein Hartgrund im Unteren Muschelkalk von Göttingen. – Aufschluß **34**, 255–263, 6 Abb., Heidelberg, Göttingen.

- HAGDORN, H. & SIMON, T. (1993): Ökostratigraphische Leitbänke im Oberen Muschelkalk. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Tagung 1991 (= Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. **2**), 193–208, 15 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- HESSE, R. (1991): Untersuchungen an einem monotypischen Fund von *Encrinus liliiformis* aus dem Oberen Muschelkalk bei Bad Driburg. – Geol. Paläont. Westfalen **19**, 7–46, 21. Abb., 4 Tab., 3 Taf., Münster (Landesverband Westfalen.-Lippe).
- HÜSSNER, H. (1993): Rifftypen im Muschelkalk Süddeutschlands. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991 (= Sonderbde. Ges. f. Naturk. Württ. **2**), 261–269, 4 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- JEFFERIES, R. P. S. (1989): The arm structure and mode of life of the Triassic crinoid *Encrinus liliiformis*. – Palaeontology **32**, 483–497, 8 figs., 2 pls., London.
- JOHNSON, L. A. & SIMMS, M. J. (1990): The timing and cause of Late Triassic marine invertebrate extinctions: evidence from scallops and crinoids. – In: DONOVAN, S., K. (ed.): Mass Extinctions: processes and evidence, 174–194, 4 figs., London (Belhaven Press).
- KLIKUSHIN, V. G. (1979 a): Morskije lilii rodov *Balanocrinus* i *Laevigatocrinus*. – Paleont. Zhurn. **1978**, 87–96, 3 figs., Moskwa.
- KLIKUSHIN, V. G. (1979 b): On the systematic composition and the mode of life of the mesozoic crinoids of North Siberia. – Trudy instituta geologii i geografiki Sibirskogo otdelenia Akademii Nauk, Novosibirsk, **411**, 37–55, 1 fig., 5 pls., Novosibirsk. [in Russian].
- KLIKUSHIN, V. G. (1982): Taxonomic survey of fossil isocrinids with a list of the species found in the USSR. – Geobios **15**, 299–325, 7 Taf., 1 Abb., Lyon.
- KLIKUSHIN, V. G. (1983): O triasovykh Krinoidejach severnogo Afganistana. – Palaeont. Zhurn. **1983**, 81–90, 4 Abb., Moskwa.
- KLIKUSHIN, V. G. (1985): Crinoids of the genus *Austinoocrinus* LORIOLE in the USSR. – Palaeontographica A **190**, 159–192, 13 pls., 11 figs., 2 tabs., Stuttgart.
- KLIKUSHIN, V. G. (1986 a): O Triasovykh morskich lilijach korjaskogo nagorja. – 98–104, 5 figs., Leningrad.
- KLIKUSHIN, V. G. (1986 b): Isokrinidy Triasa SSSR. – In: OLEINIKOV, A. N. & ZHAMOIDA, A. I. (Eds.): Parastratigraphic groups of Triassic fauna and flora. – Trudy VSEGEI, **334**, n. ser, 100–112, 10 figs., 3 pls., Nedra, Leningrad.
- KLIKUSHIN, V. G. (1987): Distribution of Crinoidal remains in Triassic of the U.S.S.R. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **173**, 321–338, 3 figs., 1 tab., Stuttgart.
- KLIKUSHIN, V. G. (1988): O triasovykh i rannejurskich krinoidejach Kryma. – Biol. Mosk. Ispytatelej Pripody. Otd. Geol. **1988**, T. 63, vyp. 6, 71–79, 3 figs.
- KLIKUSHIN, V. G. (1989): Ecogeny of the pentacrinid crinoids. – In: Fossil and Recent Echinoderm Researches. Acad. Sc. Estonian SSR, Inst. of Geology, 139–147, 7 figs., Tallin. [in Russian].
- KLIKUSHIN, V. G. (1992 a): Sistematika otrjada Pentacrinida (Crinoidea). – Voprosy Paleologii **10**, 122–132, 5 figs., Sankt Petersburg. [in Russian].
- KLIKUSHIN, V. G. (1992 b): Fossil pentacrinid crinoids and their occurrence in the USSR. – 1–358, 152 figs., 22 pls., Sankt Petersburg.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1970): Die Osteocrinusfazies, ein Leithorizont von Schwebecrinoiden im Oberladin-Unterkarn der Tethys. – Erdöl und Kohle **23**, 781–789, 13 Abb., Hamburg.
- KLUG, C. (1992): Bemerkenswerte Stielglieder von *Encrinus liliiformis*. – Fossilien. Zeitschrift für Hobby-paläontologen **9/5**, 305–308, 5 Abb., Korb.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1975): Crinoidenarten im Dolomit der Kalkwandstange. – Verh. Geol. B.-A. **1974**, 201–221, Wien.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1977): Zur Gattungsunterscheidung und Rekonstruktion der triadischen Schwebecrinoiden. – Paläont. Z. **51**, 185–198, 8 Abb., Stuttgart.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1980): *Tulipacrinus tulipa* n.g.n.sp., eine Mikricrinoide aus der alpinen Obertrias. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **83**, 215–229, 6 Abb., 2 Taf., Wien.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1986): Triassic of the Tethys and its relations with the Triassic of the Pacific Realm. – Intern. Sympos. Shallow Tethys **2**, Wagga-Wagga, 169–186, 2 figs., 7 pls., Rotterdam/Boston (Balkema).
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1988 a): Unexpected communities among the crinoids within the Triassic Tethys and Panthalassa. – In: BURKE et. al. (eds.): Echinoderm Biology, 133–142, 7 figs., Rotterdam (Balkema).
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1988 b): *Palaeocomaster styriacus* n. sp., eine Schwebecrinoide aus dem alpinen Lias des Salzkammergutes, Österreich. – Geologica et Palaeontologica **22**, 81–87, 3 Abb., 2 Taf., Marburg.

- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1989): Unexpected microfaunal communities within the Triassic Tethys. – In: AUDLEY-CHARLES, M.G. & HALLAM, A. (eds.): Gondwana and Tethys (= Geol. Soc. Spec. Publ. **37**, 213–2239 figs., London.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1990): Mikrocrinoiden aus der Obertrias der Tethys. – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck **17**, 51–100, 30 Abb., 6 Taf., Innsbruck.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. (1991): Echinoderms from the Middle Triassic Sina Formation (Aghdarband Group) in NE Iran. – Abh. Geol. B.-A. **38**, 175–194, 4 figs., 5 pls., Wien.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & GUPTA, V. J. (1988): Die Übereinstimmung der untertriassischen Mikrofauna der Zlambach- und Kiotomergel (Ostalpen – Himalaya). – Newsl. Stratigr. **20**, 1–6, 1 Abb., Berlin, Stuttgart.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & KRYSZYN, L. (1975): Die Mikrofauna der ladinisch-karnischen Hallstätter Kalke von Saklibeli (Taurus-Gebirge, Türkei) I. – Sber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, 259–340, 30 Abb., 8 Taf., 1 Tab., Wien.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & SPENDLINGWIMMER, R. (1977): Crinoiden im Anis (Mitteltrias) der Tatriden der Hainburger Berge (Niederösterreich). – Mitt. Österr. Geol. Ges. **68**, 59–77, 6 Taf., Wien.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & STRELE, K. (1994): Die Crinoiden-Vergesellschaftung der unterkarnischen Mürztaler Schichten der Mürzschlucht bei Frein (Steiermark, Österreich). – In: LOBITZER, H., CSASZAR, G. & DAURER, A. (Hrsg.): Jubiläumsschrift 20 Jahre Geol. Zusammenarb. Österreich-Ungarn, Tl. 2, 329–342, 3 Abb., 3 Taf., Wien.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & TOLLMANN, A. (1967): Crinoiden aus dem zentralalpinen Anis (Leithagebirge, Thörl-Zug und Radstädter Tauern). – Wissensch. Arb. Burgenland **36**, 55 S., 11 Taf., Eisenstadt.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & TOLLMANN, A. (1981): Die Stellung der Tethys in der Trias und die Herkunft ihrer Fauna. – Mitt. österr. geol. Ges. **74–75** (1981–82), 129–135, 1 Abb., Wien.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & TOLLMANN, A. (1982): Die Entwicklung der Tethys-Trias und Herkunft ihrer Fauna. – Geol. Rundsch. **71**, 987–1019, 2 Abb., Stuttgart.
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & TOLLMANN, A. (1983): Überregionale Züge der Tethys in Schichtenfolge und Fauna am Beispiel der Trias zwischen Europa und Fernost, speziell China. – Neue Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias (= Schriftenr. Erdwiss. Kommiss. **5**, Österr. Akad. Wiss.), 177–229, 10 Abb., 2 Tab., 14 Taf., Wien, New York (Springer).
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & TOLLMANN, A. (1985): Paleogeography of the European Tethys from Paleozoic to Mesozoic and the Triassic relations of the Eastern part of Tethys and Panthalassa. – In: NAKAZAWA, K. & DICKINS, J. M. (eds.): The Tethys – her paleogeography and paleobiofacies from Paleozoic to Mesozoic eras, 3–22, Tokyo (Tokai Univ. Press).
- KRISTAN-TOLLMANN, E. & TOLLMANN, A. (1990): Crinoiden aus der Semmering-Trias im Unterostalpin von Niederösterreich und Burgenland. – Jb. Geol. B.-A. **133**, 89–98, 4 Abb., 2 Taf., Wien.
- LEONARDI, P. (1968): Werfeniano. Trias inferiore). – In: LEONARDI, P.: Le Dolomiti. **1**, 107–128, figs. 50–61, tav. 19–23, Rovereto (Manfrini).
- LEONARDI, P. & LOVO, M. (1950): Nuove forme di echinodermi della fauna cassiana di Cortina d'Ampezzo. – Studi Trentini sci. natur. **27**, 3–10.
- LINCK, O. (1965 a): Stratigraphische, stratinomische und ökologische Betrachtungen zu *Encrinus liliiformis* LAMARCK. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württ. **7**, 123–148, Taf. 14–17, Freiburg i.Br.
- LINCK, O. (1965 b): Ein weiterer Crinoide (*Entrochus multifurcatus* n. sp.) aus dem Hauptmuschelkalk. – Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. **24**, 31–35, Taf. 2, Karlsruhe.
- LOWENSTAM, H. (1942): Mid-Triassic crinoid *Dadocrinus*. – Geol. Soc. Amer. B, **53**, 1832.
- MOORE, R. C. et al. (1978): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part T Echinodermata 2 (Crinoidea), vols. 1–3. 1–1026, 619 figs., Boulder, Lawrence.
- MOSTLER, H. (1972 a): Die stratigraphische Bedeutung von Crinoiden-, Echiniden- und Ophiuren-Skelettelementen in triassischen Karbonatgesteinen. – Mitt. Ges. Geol.- u. Bergbaustud. Österr. **21**, 711–728, 3 Taf., 3 Abb., Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1972 b): Ein Beitrag zur Genese mitteltriassischer Crinoidenkalke im Gebiet von Reutte, Tirol (Nördliche Kalkalpen). – Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck **2**, 1–21, 6 Abb., Innsbruck.
- MOSTLER, H. (1993): Das Germanische Muschelkalkbecken und seine Beziehungen zum tethyalen Muschelkalkmeer. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A.

- (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991 (= Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. 2), 11–14, 1 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- MOSTLER, H. & ROSSNER, R. (1984): Mikrofazies und Palökologie der höheren Werfener Schichten (Untertrias) der Nördlichen Kalkalpen. – *Facies*, **10**, 87–144, Taf. 12–18, 16 Abb., 1 Tab., Erlangen.
- MU, A. T. (1949): On the discovery of the crown of *Traumatocrinus*. – *Bull. Geol. Soc. China* **24**, 85–92, 1 fig., 2 pls.
- ORAVECZ-SCHEFFER, A. (1979): Pelagikus crinoidea maradványok a dunántúli Triász képződményekből. – *Földtani Közlöny, Bull. Hung. Geol. Soc.* **109**, 75–100, 1 fig., 12 pls., Budapest.
- PAUL, C. R. C. (1988): Extinction and survival in the echinoderms. – In: LARWOOD, G. P. (ed.): Extinction and survival in the fossil record (= Systematics Association Spec. Vol. **34**), 155–170, Oxford (Clarendon Press).
- PISERA, A. & DZIK, J. (1979): Tithonian crinoids from Rogoznik (Pieniny Klippen Belt, Poland) and their evolutionary relationships. – *Eclogae geol. Helv.* **72**, 805–849, 15 figs., 5 pls., Basel.
- ROUX, M. (1987): Evolutionary ecology of recent stalked crinoids as a model for the fossil record. – In: JANGOUX, M. & LAWRENCE, J. (eds.), *Echinoderm Studies* **2**, 2–53, 34 figs., Rotterdam, Brookfield (Balkema).
- SCHMIDT, H. (1992): Mikrobohrspuren ausgewählter Faziesbereiche der tethyalen und germanischen Trias (Beschreibung, Vergleich und bathymetrische Interpretation). – *Frankf. Geowiss. Arb. Ser. A, Geol.-Paläont.* **12**, 228 S., 45 Abb., 9 Tab., 11 Taf., Frankfurt a. M.
- SCHMIDT, H. (1993): Mikrobohrspuren in Makrobenthonen des Oberen Muschelkalks von SW-Deutschland. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991 (= Sonderbde. Ges. Naturk. Württ. 2), 271–278, 4 Abb., 2 Tab., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
- SCHUBERT, J. K., BOTTJER, D. J. & SIMMS, M. J. (1992): Paleobiology of the oldest known articulate crinoid. – *Lethaia*, **25**, 97–110, 8 figs., Oslo.
- SEILACHER, A., DROZDZEWSKI, G. & HAUDE, R. (1968): Form and Function of the Stem in a pseudoplanctonic crinoid (*Seirocrinus*). – *Palaeontology* **11**, 275–282, 3 figs., 1 pl., London.
- SIEVERTS-DORECK, H. (1961): Crinoiden aus dem Dachsteinkalk des Stoderzinkens, Ennstal. – *Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark* **91**, 165–171, Taf. 22, Graz.
- SIMMS, M.J. (1986): Contrasting lifestyles in Lower Jurassic crinoids: a comparison of benthic and pseudopelagic Isocrinida. – *Palaeontology* **29**, 475–493, 5 figs., 1 pl., London.
- SIMMS, M.J. (1988 a): The Phylogeny of post-Palaeozoic crinoids. – In: PAUL, C. R. C. & SMITH, A. B. (eds.): *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*, 269–284, 3 figs., Oxford (Clarendon).
- SIMMS, M.J. (1988 b): The role of heterochrony in the evolution of post-Palaeozoic crinoids. – In: BURKE, R. D. et al. (eds.): *Echinoderm Biology, Proc. 6th Internat. Echinoderm Conf. Victoria*, 97–102, 4 figs., Rotterdam, Brookfield (Balkema).
- SIMMS, M.J. (1989): British Lower Jurassic Crinoids. – *Palaeontogr. Soc. Monogr.* **142**, 1–103, 25 figs., 15 pls., London.
- SIMMS, M.J. (1990 a): The radiation of post-Palaeozoic echinoderms. – In: TAYLOR, P. D. & LARWOOD, G. P. (eds.): *Major Evolutionary Radiations, Systematics Assoc. Spec. Vol.* **42**, 287–304, 5 figs., Oxford (Clarendon Press).
- SIMMS, M.J. (1990 b): Crinoid diversity and the Triassic/Jurassic boundary. – *Cahiers Univ. Cathol. Lyon, sér. Sci.* **3**, 67–77, 1 fig., Lyon.
- SIMMS, M.J. (1994): Crinoids from the Chambara Formation, Pucará Group, Central Peru. – *Palaeontographica A*, **233**, 169–175, 3 figs., 1 pl., Stuttgart.
- SIMMS, M. & SEVASTOPULO (1993): The Origin of Articulate Crinoids. – *Palaeontology* **36**, 91–109, 3 figs., 1 pl., London.
- TAMURA, M. (1982): Isocrinus columnal bearing limestones in Sambosan Belt and Japanese Triassic *Isocrinus* columnals. – *Mem. Fac. Educat. Kumamoto Univ.* **31**, Nat. Sc. 19–24, 2 figs., 1 pl.
- TOLLMANN, A. (1976): Analyse des klassischen nordalpinen Mesozoikums. Stratigraphie, Fauna und Fazies der Nördlichen Kalkalpen. – 580 S., 256 Abb., 3 Taf., Wien (Deuticke).
- WENDT, J., XICHUN WU & REINHARDT, J. W. (1989): Deep-water hexactinellid sponge mounds from the Upper Triassic of northern Sichuan (China). – *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology* **76**, (1989), 17–29, 12 figs., Amsterdam.
- WUNSCH, L. P. (1956): Über einen neuen Fall von Stielverschlingung bei *Encrinus liliiformis* MILL. – *N. Jb. Geol. Paläont. MH.* **1956**, 438–442, 2 Abb., Stuttgart.

YELTSHEWA, R. S. & POLYARNAYA (1986): Nachodki traumatokrinid w triasowych otloschenijach Nowosibirskich ostrowow. – In: OLEINIKOV, A. N. & ZHAMOIDA, A. I. (eds.): Parastratigraphic groups of Triassic fauna and flora, Trudy VSEGEI **334**, new ser. Nedra, 112–116, pl. 37–38, Leningrad.

ZAPFE, H. (1967): Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Die Fauna der Zlambach-Mergel der Fischerwiese bei Aussee, Steiermark. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **71**, 413–480, 1 Abb., 9 Taf., Wien.

ZARDINI, R. (1976): Atlante degli echinodermi cassiani (Trias mediosuperiore) della regione dolomitica attorno a Cortina d'Ampezzo. – 29 S., 22 Taf., 18 Abb., Cortina d'Ampezzo.

Anschrift des Verfassers:

Dr. h.c. Hans Hagdorn, Muschelkalkmuseum, Schloßstraße 11, D-74653 Ingelfingen