

Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck	Band 64	S. 13-40	Innsbruck, Okt. 1977
-------------------------------	---------	----------	----------------------

## Zur Palökologie triadischer Holothurien (Echinodermata)\*)

von

Helfried MOSTLER\*\*)

### Paleocological aspects of Triassic Holothuroids (Echinodermata)

**Synopsis:** Large quantities of Triassic holothuroids and calcareous rings show us the extensive area this class was spreading over at that time. In contrast to the Asian faunal region holothuroids were not found in the southern and eastern part of the Alps before the Upper Anisic (Pelsonian). The isolated shelf sea of Werfenian was not populated by holothuroids. This might be blamed on its low content of plankton as well as on its low percentage of benthic microorganisms; furthermore it seems the water was too turbulent which caused unsettled conditions for sedimentation. As holothuroids are always associated with other echinoderms a survey of the distribution of echinoderms within the Alpine Triassic is given. The dislocations of the various classes of echinoderms towards each other will be discussed in space and time.

Parts of skeletons which could be positively attributed to asteroids are missing in the Alpine Triassic. The Cubichnia-traces of asteroids which were found in the southern Alpine Werfen-layers, are traces of ophiuroids. Even in the nearby Germanic epicontinental sea there are no triassic asteroids with the exception of a single species.

Moreover, the sudden occurrence of holothuroids in many varieties in the Pelsonian and the following development of species in the Ladinian, Karnian, Norian and Rhaetian are being dealt with. The enormous development of species in the Norian and their sudden decay in the Rhaetian have to be emphasized in particular.

The working out of shallow water and deep water holothuroids is the essence of this study. There are extremely few different species of holothuroids living in shallow water. This may partly be due to the development of reefs which caused restricted lagoonal facies group. The holothuroids living deep water, however, exist in many different species and are very numerous. Several triassic sclerites correspond completely with the species of elasipodids and synallactids which are confined to deep water. Thus, the dependence of elasipodids and synallactids on deep water might have existed at least since the Triassic.

The complete bioturbation of the Hallstatt limestone can be blamed above all on the burrowing and eating of holothuroids. Because of their high density of population per square meter they let pass through their intestines up to 25 kg of sediment per day.

A formal analysis makes it possible to trace back the triassic sclerites to their natural systematic units. Only few species cannot be classified systematically. 23 species can be classified as aspidochirotida, 25 as dendrochirotida, 3 as elasipodida and 15 as apodida. The molpadia seem to be represented neither in the Alpine Triassic nor in the Triassic in general.

\*) Diese Arbeit wurde in dankenswerter Weise vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich unterstützt.

\*\*) Anschrift des Verfassers: Univ.-Prof. Dr. H. Mostler, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Innsbruck, Universitätsstraße 4, A-6020 Innsbruck, Österreich

According to comparisons with the distribution of holothuroid-fauna of modern seas that of the Triassic is assumed to have lived originally in a subtropical zone. As triassic sclerites correspond completely even over great distances (3000 km) and due to their fast and large distribution one has to assume that most of the triassic holothuroids had a planktonic larval stage, whereas only very few species might have been endemic.

In conclusion the channels of migration of holothuroids are being dealt with. Not until after the formation of narrow, deep channels, i.e. tectonically activated crust segments, which initiated the disintegration of the Werfenian shelf could the holothuroids penetrate into the Alpine zone.

## Inhalt:

1. Einleitung
2. Auftreten bzw. Verteilung der in der alpinen Trias bekanntgemachten Echinodermaten
3. Verteilung der Holothurien in der alpinen Trias
4. Holothurien des Flachwassers
5. Holothurien des Tiefwassers
6. Substratbeschaffenheit
7. Zuordnung der fossilen Sklerite zu den natürlichen Systemeinheiten
8. Zur geographischen Verbreitung rezenter Holothurien und die daraus resultierende Problematik in der Anwendung auf fossile Vorkommen
9. Zusammenfassung

### 1. Einleitung:

Holothurien waren in der Triaszeit in den Weltmeeren weit verbreitet. Wenn auch vollkörperlich erhaltene Seewalzen aus dieser Zeit fehlen, so ist ihre Existenz durch fossil überlieferte Kalkkörperchen, speziell durch Sklerite und Kalkringelemente, bestens belegt. In der alpinen Trias gelang der Nachweis von Holothurien erst ab der tieferen Mitteltrias; um es gleich vorweg zu nehmen, also erst zu jener Zeit, in welcher der unter- bis tiefmitteltriadische Schelf eine Zergliederung bzw. Absenkung erfuhr. Dieser Schelf stellte für die Holothurien eine nicht zu überbrückende Barriere dar, so daß auch die auf die Werfener Fazies folgenden Karbonatplattformensedimente hochskythischen bis unteranischen Alters von einer Holothurienbesiedelung ausgespart blieben. Erst mit dem Pelson tritt eine grundlegende Änderung durch das Eindringen pelagischer Faunenelemente im süd- und ostalpinen Raum ein, zumal synchron mit diesen auch die Holothurienbesiedelung einsetzte. MOSTLER & RAHIMI (1975) haben nachgewiesen, daß die in der oberpermischen Cephalopodenfazies im Nordwest- und Zentraliran auftretenden Holothuriensklerite im Pelson der Alpen mit nur geringfügigen Veränderungen fortsetzen. Auf die Problematik, die das Fehlen der Holothurien in der Werfener Fazies zum Thema hat, wird im Zuge einer kurzen Besprechung aller in der alpinen Trias vorkommenden Echinodermaten eingegangen.

Ziel dieser Studie ist es, abgesehen von der soeben angeschnittenen Problematik, den Versuch zu unternehmen, über das Verhalten triadischer Holothurien einige Aussagen zu machen, wobei folgende Problemkreise angerissen werden sollen. Bathymetrisches Verhalten, laterale Verbreitung der Holothurien, Substratbeschaffenheit, Wassertemperatur, Salinität und Klimabereich. Zuvor aber sollen die in der Trias auftretenden Echinodermaten gesamtlich einer Betrachtung unterzogen werden.

## **2. Auftreten bzw. Verteilung der in der alpinen Trias bekanntgemachten Echinodermaten:**

Wie bereits angedeutet, treten die ersten Zeugen von Holothurien innerhalb der alpinen Trias erst in der Mitteltrias, genauer gesagt erstmals im Oberanis (Pelson) auf. Mit der Frage, warum diese nicht schon in der Unter- bzw. tieferen Mitteltrias (Unteranis) vorkommen, wird man unmittelbar mit der Frage, ob auch andere Echinodermaten zu dieser Zeit fehlen, konfrontiert. Die marinen Sedimente untertriadischen Alters sind stark detritär beeinflusst (Werfener Fazies) und zeigen nicht selten eine Reihe von Spuren, die als Liegespuren von Asteriden gedeutet wurden (LEONARDI 1967: 118, Fig. 59, Taf. 22, Fig. 3, S. 133). Untersuchungen des unlöslichen Rückstandes dieser Sedimente ergaben stets nur Ophiurenskelettelemente; es konnte nicht der geringste Hinweis auf Asteridenskelettelemente gefunden werden. Ein genaueres Studium der sogenannten Asteridenspuren ergab die Unhaltbarkeit der von LEONARDI vertretenen Auffassung. Es handelt sich ganz eindeutig um Spuren von Ophiuren. Durch das Einwühlen der Schlangensterne entsteht infolge der Hin- und Herbewegung der Scheibe und der proximalen Arme ein Bild, das die Liegespur eines Seesternes vortäuscht. SEILACHER (1953) bildet völlig analoge Spuren von Ophiuren ab, die ursprünglich bei QUENSTEDT als *Asterias lanceolata* geführt wurden. Der Verdacht, daß es sich bei den Spuren um Ophiuren handeln könnte, bestand seitens des Autors schon lange, zumal es in der alpinen Trias bisher noch nicht gelang, sichere, den Asteriden zuordenbare Skelettelemente\*) zu finden. Außerhalb der alpinen Trias sind Asteroidea (germanische Trias) ab dem Oberillyr bekannt und dort nur mit einer Art vertreten (KOZUR, 1974). Diese einzige Art in der germanischen Trias (*Trichasteropsis weismanni* MÜNSTER) erlischt bereits wieder im höchsten Langobard; ab dieser Zeit treten auch in der germanischen Trias keine Asteriden mehr auf.

Gerade die Werfener Schichten sind in einzelnen Bereichen ideal für die Konservierung von Spuren, aber auch von vollkörperlich erhaltenen Echinodermaten. So wurden neben den durch Grabbewegung der Schlangensterne entstandenen Spuren

---

\*) Vor kurzem gelang jedoch DONOFRIO & MOSTLER (1977) der Nachweis von sicheren Asteriden-Skelettelementen. Diese äußerst selten auftretenden Asteriden-Hartteile sind auf die höhere Obertrias beschränkt.

immer wieder Gesteinsplatten mit Anhäufungen vollständig erhaltener Ophiuroidea nachgewiesen (LEONARDI, 1967; LORIGA & CAVICCHI, 1969-1971). Daß die Besiedelung durch Ophiuren in den Werfener Schichten nicht unbedeutend war, zeigen die nahezu ausnahmslos bei den Rückstandsuntersuchungen anfallenden Ophiurenelemente, die einmal durch Frachtsonderung einer Sortierung unterworfen, zum anderen Mal aber nur wenig verfrachtet wurden. Letzteres kann durch das Auftreten aller Hartskeletteile, die an Ophiuren fossil überlieferbar sind, belegt werden. Neben den Ophiuren, die hier wegen der Verwechslung mit den Asteriden etwas ausführlicher diskutiert wurden, treten in dem hangendsten Abschnitt der Werfener Schichten der Nördlichen Kalkalpen (BARTH, 1968; MOSTLER & ROSSNER, 1976) bzw. im Übergangsbereich Werfener Schichten zum Unteranis (im Sinne von LEONARDI, 1967: 119) in Südtirol die ersten sessilen Crinoiden auf. Daß aber auch, wenn sehr selten, Echiniden innerhalb der unteren Werfener Schichten (Seiser Schichten) auftreten, zeigen im Dünnschliff getroffene Stachelquerschnitte (FEUERBACH, 1970: 120). Das bedeutet also, daß in den Werfener Schichten Südtirols neben Ophiuren auch Echiniden und Crinoiden auftreten, ganz im Gegensatz zu LEONARDI (1967), der in den Fossiltabellen der Werfener Schichten Asteriden und Ophiuren anführt.

Mit den eben genannten Echinodermaten treten noch Foraminiferen, Brachiopoden, Aneliden, Lamellibranchiaten, Gastropoden, Cephalopoden sowie Conodonten und Fische auf, die sehr artenarm, aber enorm individuenreich sind, und, soweit genauer untersucht, als Spezialisten betrachtet werden. Das »Werfener Meer« war ein ausgesprochen flaches Schelfmeer. Aufgrund des Vorkommens von Mollusken (*Claraia. Pseudomonotis*), Cephalopoden und Conodonten sowie des Auftretens von Echinodermaten dürfte veränderte Salinität ausscheiden (KRYSZYN, 1974: 46). Durch die Gebundenheit der Faunenbereiche an die Tropengürtel fehlen Hinweise auf einschneidende Änderungen der Wassertemperaturen. Nach KRYSZYN (1974) sind es die extremen Flachwasserbedingungen, an die sich z.B. die Cephalopoden und Conodonten angepaßt haben. Was aber war der Grund, daß die Holothurien, die, abgesehen von wenigen Ausnahmen, auf Salinitätsänderungen empfindlich reagieren, in dem für sie sehr günstigen Weichbodenmilieu des sehr flachen Wassers des Werfener Schelfmeeres nicht auftreten, wo gerade in den warmen tropischen und subtropischen Meeren heute eine Unzahl von Holothuriensarten auftritt? Zunächst muß man sich allerdings die Frage stellen, ob man auch mit Sicherheit sagen kann, daß Holothurien in dem Werfener Schelfmeer fehlten bzw. ob das Nichtvorhandensein von Holothurienskleriten allein schon ein Beweis für das Fehlen dieser Tiergruppe ist. Wir wissen, daß eine Reihe rezenter Holothurien keine Kalkkörperchen (Sklerite) in der Lederhaut entwickelt. Von dieser Warte aus betrachtet wäre es doch möglich, daß gerade in dem durch Spezialisten charakterisierten Schelfmeer eben eine sehr artenarme Holothurienfauna ohne Sklerite auftreten könnte. Dem allerdings ist entgegenzusetzen, daß alle Holothurien Schlundringe (Kalkringe) aufweisen, aber trotz Auflösung vieler Werfener Kalke mit Hilfe von Essigsäure konnte der

Verfasser keine Spur von Kalkringelementen nachweisen. Auch hier könnte man wiederum Einwände anführen, denn die Kalkringelemente sind sehr unterschiedlich gebaut, so sind sie z.B. in ein System von vielen sehr kleinen Platten aufgelöst. Hier muß jedoch zunächst einmal zwischen Tiefwasserholothurien und Flachwasserholothurien unterschieden werden. Bei den Elasiptoden (Tiefseeformen) besteht der Kalkring nur in Form eines zerbrechlichen Calcitnetzwerkes; sie scheidet jedoch als potentielle Bewohner des sehr flachen Schelfmeeres (Werfener Fazies) völlig aus. Bleiben also nur die Flachwasserholothurien, die Kalkringe, aus 10 oder 12 Stücken (Ausnahme 18 Stücke) bestehend, entwickeln. Diese setzen sich entweder aus 5 oder 6 massiven Radialia bzw. der gleichen Zahl Interradialia zusammen, oder aber sie bilden ein Mosaik von vielen kleinen Bausteinen (Abb. 1). Selbst bei Einwänden, daß der in kleine Platten aufgelöste Ring zum Nichterkennen von Ringelementen führen könnte, kann entgegnet werden, daß die Endplatten aufgrund ihrer charakteristischen Ausbildung bezüglich der Zuordnung keine besonderen Schwierigkeiten bereiten. Nach den oben angeführten Kriterien müssen wir, entsprechend dem derzeitigen Kenntnisstand, ein Nichtvorhandensein von Holothurien im Werfener Schelfmeer annehmen, womit die Frage nach dem Grund des Fehlens von Holothurien in den Werfener Schichten berechtigt ist. Nachdem, wie schon vorher erwähnt, es sich hierbei um ein Meer mit normal salinem, sehr flachem und warmem Wasser handelt, alles für Holothurien ausgezeichnete Umweltbedingungen, muß nach weiteren Ursachen gesucht werden. Dazu ist es notwendig, sich um einen anderen Ablagerungsraum derselben Zeit (Skyth), also außerhalb des Werfener Schelfmeeres umzusehen, in dem Holothurien auftreten. Im Himalaya sind es zur Zeit des

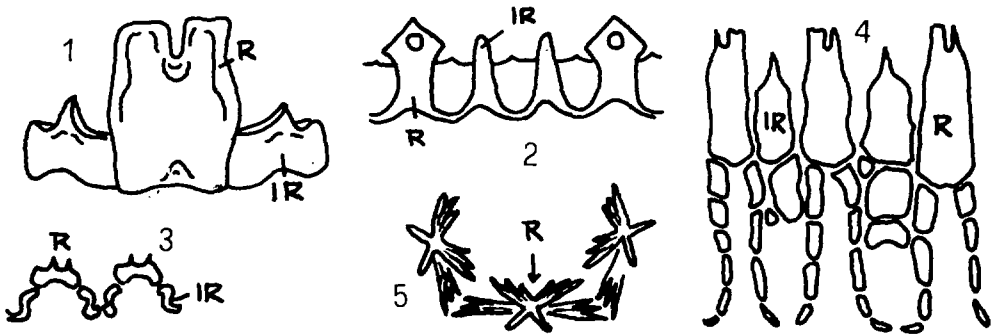


Abb. 1: Verschiedene Kalkringelemente; IR = Interradiale, R = Radiale

Fig. 1: Kalkringelemente von *Holothuria (Metriatyla) scabra* JAEGER (F.W.E. ROWE, 1969: 161)

Fig. 2: Kalkring von *Synapta glabra* SEMPER

Fig. 3: Kalkringelemente von *Holothuria pertinax* LUDWIG

Fig. 4: Kalkring von *Orcula tenera* LUDWIG; sowohl Radialia, als auch Interradialia sind aus einem Mosaik von Kalkplatten aufgebaut.

Fig. 5: Ausschnitt eines Kalkringes von *Kolgahyalina* DANIELSEN & KOREN (charakteristisches Kalkringelement von Elasiptoden; nur Radiale entwickelt; jedes Radiale läßt von einem Zentrum symmetrische Seitenarme ausstrahlen).

Skyths typische Beckensedimente fern vom Werfener Schelfmeer. In diesen konnten von KOZUR & MOSTLER (1973) Holothuriensklerite nachgewiesen werden. Es sind dies unmittelbare Nachkommen der im Oberperm (MOSTLER & RAHIMI, 1975) nachgewiesenen Sklerite aus der Cephalopodenfazies Zentral- und Nordwestirans. Durch den Fazieswechsel (Cephalopodenfazies wird von einer den Werfernern analogen Fazies abgelöst) an der Perm/Trias-Wende treten so einschneidende Milieuveränderungen auf, daß alle Holothurien, und mit ihnen auch die gesamten tiefneritischen bzw. pelagischen Faunen erlöschen. Also auch in großen Teilen der Iraniden herrscht zur Zeit der Untertrias für die Holothurien, oder besser gesagt für eine an das tiefere Wasser angepaßte Holothurienfauna ein für die Besiedelung ungünstiges Milieu.

Nun sind zur oberskythischen Zeit in der germanischen Trias Holothurien gar nicht so selten (KOZUR, 1969). Diese sind von Asien dem germanischen Epikontinentalmeer zugewandert, denn die germanische Faunenprovinz stand, wie KOZUR (1973: 31) nachweisen konnte, in der Zeit vom Oberskyth bis oberen Unteranis in enger Verbindung mit der asiatischen Faunenprovinz. Zu dieser Zeit bestand also ein Wanderweg von Asien über die Dobrudscha und Ostkarpaten, der in das Germanische Becken mündete. Diese Meeresstraße sorgte dafür, daß Faunen aus dem offenen Meer weit nach Nordosten vordringen konnten und das germanische Epikontinentalmeer früher erreichten als den süd- und ostalpinen Raum. Letzterer wurde durch einen anders verlaufenden, etappenweise sich herausbildenden Meeresarm mit hochmarinen Organismen erst später (Oberanis) versorgt.

Die Flachwasserbildungen im germanischen Epikontinentalmeer waren im Gegensatz zum Werfener Schelfmeer im Hinblick auf die Besiedelungsmöglichkeit der Holothurien weitaus günstiger, so daß einige Formen, die an sich vorher im tieferen Wasser lebten, doch ziemlich rasch diesen Flachwasserbereich für sich als Besiedelungsraum erobern konnten.

Fassen wir die sich aus den großräumigen Betrachtungen ergebenden Faktoren zusammen, so erkennen wir, daß Holothurien zur untertriadischen (skythischen) Zeit nur innerhalb der Beckenfazies vertreten sind, und dort mit den Benthonten des tieferen Wassers bzw. mit den pelagischen Faunenelementen vergesellschaftet sind, dagegen in dem zu dieser Zeit besonders ausgebildeten Schelfbereich fehlen. So dürfte auch für die Holothurien, ähnlich wie dies für die »Werfener« Cephalopoden gefordert wird, die Bathymetrie mit verantwortlich sein. Daneben spielt aber sicher auch noch die Isolierung des Schelfbereiches (eine gewaltige, für eine Reihe von Faunenelementen nicht überwindbare Barriere) eine Rolle. Obwohl die im Pelson der Alpen erstmals auftretenden Holothurien, an den rezenten Gattungen orientiert, auch im Flachwasser vorkommen könnten, sind diese wahrscheinlich doch zu sehr auf das Tiefwasser festgelegt; es muß also Anpassungsschwierigkeiten an das Flachwasser gegeben haben. Nachdem diese, wie wir aufgrund einer Reihe von Untersuchungen annehmen müssen, weder von der Temperatur, noch von der Salinität herühren können, stehen noch Substratbeschaffenheit und Sedimentationsbedingun-

gen zur Diskussion. Was das Substrat betrifft, so handelt es sich um Weichböden (Schlamm, untergeordnet Feinsand- bis Siltböden), bei denen der terrigene Anteil mehr oder weniger starken Schwankungen ausgesetzt ist. Schlammböden werden von einem Großteil der Holothurien bevorzugt, besonders von jenen, die den Schlamm durchpflügen oder völlig durchwühlen. Möglicherweise war dieser Schlammboden aber zu steril, d.h. zu arm an Einzellern tierischer und pflanzlicher Herkunft. Es gibt nur wenig Foraminiferen, sehr wenig Ostracoden und kein fossil-erhaltungsfähiges Plankton, also zuwenig Nahrung für jene Holothurien, die den Schlamm oder Feinsand zur Nahrungsaufnahme durch den Darmtrakt passieren lassen. Auf der anderen Seite sind es oft die sehr unruhigen Sedimentationsbedingungen, die zu Oolithsanden führen; generell sind starke Sandverfrachtungen typisch für diese Fazies, wofür z.B. Kreuz- und Flaserschichtungen sprechen. Diese turbulenten Sedimentationsbedingungen bringen jene Holothurien, die vorwiegend als Planktonfischer (Dendrochirotida) ihre Nahrung aufnehmen, in große Schwierigkeiten, da es ihnen bei stark bewegtem Wasser unmöglich ist, die Fühler zum Fang der Beute voll zu entfalten, ganz abgesehen von der bereits angedeuteten Planktonarmut.

Die Flachwasserschelfsituation setzt sich im Unteranis fort; Änderungen treten insofern ein, als der detritäre Einfluß stark nachläßt, in einigen Sedimenten völlig aussetzt, womit die Karbonatproduktion zur Herausbildung einer flachen Karbonatplattform führt. In den Südalpen gehören dazu z.B. die Karbonatgesteine der *Dadocrinus gracilis*-Serie, die sich allerdings nicht direkt aus der Werfener Fazies herausentwickelte (MOSTLER, 1976), sondern nach einer Erosionsphase, die zur Abtragung der höheren Werfener Schichten führte, mit einer Salinarentwicklung einsetzte. Örtlich kann der detritäre Einfluß noch anhalten. Die in den Liegend-schichten z.T. noch mit den Gipsen verzahnenden *Gracilis*-Kalke sind sehr reich an Crinoiden und Ophiuren. Auch hier wurden, ähnlich wie in den Werfener Schichten, vollkörperlich erhaltene Ophiuren gefunden (NEVIANI, 1892). Es fehlen hier, ebenso wie in den Werfener Schichten, die Holothurien, im Unterschied zu diesen auch die Echiniden. Letztere setzen erst in den pelsonischen Brachiopodenkalcken (MOSTLER, 1976) ein; Holothurien fehlen aber auch in diesen Sedimenten; die Ate-sinische Plattform bleibt bis in das Illyr erhalten. Die unmittelbare Nachbarschaft mit Salinarablagerungen weist auf eine abweichende Salinität hin, d.h. die normal salinen Verhältnisse dürften noch nicht ganz erreicht sein, müßten aber von den Crinoiden und Ophiuren als Spezialisten toleriert worden sein. Zur selben Zeit treten in der germanischen Trias neben den vielen Ophiuren auch Holothurien auf, wie die häufig gefundenen Holothuriensklerite und Schlundringelemente aus dem Unteranis von Thüringen (Jenzing\*) belegen. In den Ostalpen treten Plattform-sedimente in Form von Algenkalcken und -dolomiten auf, eine Fazies, die schon vom Milieu her

---

\*) Der Verfasser verdankt Herrn Dr. sc. Heinz KOZUR, Meiningen, die Proben aus dem Unteranis von Jenzing.

für eine Holothurienbesiedelung ausscheidet. Innerhalb der hangendsten Steinalmkalke (bereits pelsonischen Alters) finden wir die ersten Hinweise auf Holothurien. Es sind dies also jene Bereiche, die nach dem Niederbrechen der Schelfplatte mit der darüber aufgebauten Karbonatplattform erhalten blieben. Im Falle von Recoaro blieb die Karbonatplattform bis in das Oberanis hinein bestehen; allerdings treten im benachbarten Tretto im höheren Anis im nicht ganz seichten Flachwasserbereich auch schon die ersten Holothurien auf. Wir sehen daraus, daß mit der Umgestaltung der Plattform durch synsedimentäre Tektonik verursacht, das Einsetzen der Holothurienfauna in engstem Konnex steht. Über tektonisch angelegte Absenkungstreifen (grabenartige Becken) konnten neue Faunenelemente (pelagische Faunen) aus dem offenen Meer (»Tethysozean«) nun weit in den alpinen Raum vorstoßen (BECHSTÄDT, BRANDNER & MOSTLER, 1976), und mit ihnen die Holothurien, die in den weniger stark abgesenkten Bereichen nach einer Vorbereitungsphase (Abklingen der stark unruhigen Sedimentationsvorgänge; allgemein bessere Lebensbedingungen durch den höheren Anteil an Plankton) auch in den Flachwasserbereich eindringen konnten bzw. diesen in bescheidenem Ausmaß besiedeln konnten. Bescheiden deswegen, weil es nur wenige Arten sind, denen es gelang, in das Flachwasser vorzudringen. Dies trifft nicht nur für die Mitteltrias, sondern auch für die Obertrias, wie noch zu erörtern sein wird, zu.

Mit dem schlagartigen Auftreten pelagischer Faunen (Radiolarien, Schwebcrinoiden) und der folgenden Besiedelung der sich rasch absenkenden Beckenbereiche durch Benthonten des höheren Bathyals (Psychrosphärische Ostracoden, spezifische Kieselschwämme) wird die bisherige Echinodermenfauna ausgelöscht und durch eine völlig neue ersetzt. Aber auch in den in Hochlagen verbleibenden Bereichen treten Veränderungen auf. Am Rand zu den schmalen Becken entwickeln sich Riffe; der teilweise Austausch mit dem frischen Meerwasser führt auf den Plattformen zu einer regeren Besiedelung als vorher.

Das Faunenbild der Echinodermaten ändert sich nun grundlegend. In der Beckenfazies treten zum ersten Mal planktische Crinoiden (Schwebcrinoiden) auf, allerdings sind sie zunächst noch relativ schwach vertreten, aber stets gegenwärtig. Zu einer Massenerweiterung kommt es erst ab dem Langobard (DONOFRIO & MOSTLER, 1975). Auch sie schließen an die im Oberperm Zentralirans und der Untertrias des Himalaya vertretenen Schwebcrinoiden an. Bei den sessilen Crinoiden sind es nun die Encriniten, die die Crinoiden der Werfener ablösen. Im Gegensatz zu den Ophiuren, die in den Werfener Schichten sehr dicke und simple Lateralien entwickeln, sind diese im Oberanis sehr zart und reich skulpturiert. Dies trifft auch für die Skelettanhänge zu, die nun reich ornamentiert sind; die Scheiben der skythischen Formen sind unbestachelt, die im Oberanis sind reich bestachelt.

Gleich mit dem ersten Auftreten von Holothurienskleriten wird eine Fülle von Formen entwickelt. Zur selben Zeit tritt auch bei den Echiniden eine Formenfülle auf (recht unterschiedliche Stacheln und stark variable Ausbildung der Pedicella-



rien). Das trifft im wesentlichen nur für die Beckensedimente zu. Es tritt auch auf den Karbonatplattformen eine Änderung auf, allerdings werden diese durch das beginnende Riffwachstum im Hinterriffgebiet bzw. in den rifferneren Lagunen durch ihr eher eingeschränktes Milieu wieder im negativen Sinne beeinflusst.

Innerhalb der Hallstätter Beckenentwicklung, hier sind speziell die Hallstätter Kalke vom Pelson bis in das Obenor angesprochen, kann man folgende Entwicklung der Echinodermaten feststellen. Im Anis halten sich die Echiniden und Ophiuren mit ca. je 30% die Waage, während die Holothurien mit gut 40% den übrigen Anteil der Echinodermaten beanspruchen. Nur sehr untergeordnet treten Schwebcrinoiden auf. Im Ladin, besonders mit Beginn des Langobards, ändern sich die Verhältnisse grundlegend, zumal die Schwebcrinoiden zum vorherrschenden Element werden (80-90%), und somit die Holothurien stark zurückdrängen, die Ophiuren fast ganz verdrängen. Auch im Karn bleibt das Vorherrschen der Schwebcrinoiden aufrecht, von den restlichen 10-30% werden in dieser Zeit die Ophiuren am stärksten unterdrückt. Bei den Holothurien tritt vor allem eine Stagnation, was die Artenproduktion betrifft, ein. Mit Beginn des Nors verändert sich das Faunenbild völlig, zumal die Schwebcrinoiden sehr abrupt und nahezu vollkommen im Tuval erlöschen. Mit dem Niedergang der Schwebcrinoiden treten sofort wieder sessile Crinoiden auf und nehmen etwa 10% der gesamten Echinodermatenfauna ein. Die Holothurien entfalten sich ganz besonders (50-70%), es wird die höchste Artenzahl in der Trias produziert, aber auch der Individuenreichtum ist mit für den hohen Prozentsatz der Holothurien im Nor ausschlaggebend. Echiniden und Ophiuren bestreiten mit etwa dem gleichen Anteil die weitere Echinodermatenfauna. Eine ähnliche Verteilung konnte in den Pötschenkalken (karnisch-norischen Alters) festgestellt werden, allerdings können wir hier erst auf semiquantitative Erfassungen zurückgreifen.

In den Reiflinger Kalken (Anis bis Unterkarn) sind im Anis die Holothurien bei weitem vorherrschend, doch werden sie im Ladin durch das Massenvorkommen von Schwebcrinoiden stark zurückgedrängt. Echiniden sind im Anis neben den Holothurien sehr häufig, fehlen im Fassan nahezu und zählen auch noch im Langobard zu den Seltenheiten. Die Ophiuren dagegen treten erst ab dem Langobard mehr in den Hintergrund. Im Unterkarn (Cordevol) zählen sie zusammen mit den Echiniden eher zu den Seltenheiten. In den Reiflinger Kalken ist, ebenso wie in den Hallstätter Kalken, ab dem Langobard ein Dominieren der Roveacriniden auffallend, aber auch das synchrone Zurücktreten der Ophiuren und Echiniden recht charakteristisch. Warum die Echiniden schon im Fassan fast fehlen, dafür haben wir zur Zeit noch keine Erklärung. Die Holothurien sind im Langobard und Cordevol in der Reiflinger Fazies weit besser vertreten als in den Hallstätter Kalken.

### 3. Verteilung der Holothurien in der alpinen Trias:

Mit dem ersten Auftreten der Holothurien im Pelson (bisher aus dem Unteranis vermutete Holothuriensklerite haben einer stratigraphischen Prüfung nicht standgehalten) sind es gleich 32 Skleritformarten, d.h. es dürfte sich hierbei um 10 natürliche Holothurienarten gehandelt haben, da man im Durchschnitt 3 verschiedene Sklerittypen für 1 natürliche Holothurienart einzusetzen pflegt. Ist im Pelson die Individuenzahl noch eher mäßig, so ändert sich dies im Illyr (hohe Individuenzahl), während die Artenzahl nur allmählich zunimmt. Es sind 16 Formarten bzw. 5 natürliche Arten; 6 der bereits im Pelson aufgetretenen Formarten erlöschen im Illyr. Mit dem Langobard vollzieht sich ein analoger Zuwachs, dann setzt allerdings im Unterkarn ein Stagnieren ein, das im Laufe des Oberkarns allmählich überwunden wird. Im Nor kommt es zu einer gewaltigen Artenproduktion; zunächst sind es 87 Formarten, die auf 150 Formarten anschwellen; wir können also von 50 natürlichen Arten im Nor sprechen. Mit Beginn des Rhät setzt eine plötzliche, z.T. wohl auf Fazieswechsel zurückzuführende Reduktion ein; es sind nur mehr 12 Formarten vorhanden.

Bei der Untersuchung der Holothuriensklerite drängte sich sofort die Frage auf, ob sich die in der Beckenfazies auftretenden Sklerite von denen, die auf der Plattform verbreitet sind, unterscheiden. Bereits mit dem ersten Auftreten der Holothurien sind die Unterschiede offensichtlich. So treten in den Karbonatgesteinen des Intertidals und flachen Subtidals nur Haken (*Achistrum*), Stühlchen (*Priscopedatus*), Kreuze (*Tetravirga*) und Rädchen (*Theelia*) auf, während in den Beckenablagerungen, z.T. bis in die Psychrosphäre reichend, verschiedene Typen von Gitterplatten (*Eocaudina* bzw. ehemalige *Protocaudina*), Spangen (*Canisia*) und diverse Spitzstäbchenderivate (*Præeuphronides*) vorherrschen. In den stratigraphisch jüngeren Sedimenten derselben Fazies wird der Gegensatz zwischen den im Flachwasser und Tiefwasser auftretenden Sklerittypen noch einschneidender. Die sehr seichten lagunären Ablagerungen der karnisch-norischen Plattform (Opponitzer Kalk, Dachsteinkalk und Hauptdolomit) führen oft nur Rädchen (*Theelia*, seltener *Acanthotheelia*) und nur sehr selten Haken und Stühlchen. Alle vorher angeführten Kalkkörperchen kommen auch in der Beckenfazies vor. Es bleibt also noch zu untersuchen, ob es die gleichen Rächentypen wie im Flachwasser sind. Zunächst mußte aber abgeklärt werden, welche Holothuriensklerite mit den rezenten Arten übereinstimmen bzw. welches Verhalten diese Holothurien heute zeigen.

### 4. Holothurien des Flachwassers

Sehr viele Holothurien bewohnen die heutigen Flachwasserbereiche, wovon ein nicht geringer Prozentsatz aus dem Intertidal bekannt ist (PAWSON, 1970); andere wiederum haben eine recht beachtliche bathymetrische Reichweite aufzuweisen, in der sie vom Intertidal bis in 460 m Tiefe reichen. Es gibt aber auch Flachwasserho-

lothurien, die an das Litoral gebunden sind, und doch kommt es öfters vor, daß einzelne Arten, wie z.B. Vertreter der Gattung *Stichopus*, auch in einer Tiefe von 1200 m beheimatet sein können.

Alle in den triadischen Flachwasserbereichen gefundenen Holothuriensklerite lassen sich ohne Ausnahme auf rezente Flachwasserholothurien zurückführen. Hakenförmige Sklerite, die völlig den Formarten der Gattung *Achistrum* entsprechen, treten bei den Vertretern der rezenten Gattung *Trochodota* auf. Die natürlichen Arten dieser Gattung leben in einem Bereich, der zwischen dem Intertidal und 200 m Tiefe liegt, in selteneren Fällen etwas darunter. Wenn wir also die heutige bathymetrische Reichweite auf die triadischen Holothurien übertragen, würde dies bedeuten, daß letztere nicht nur im Intertidal, also auf den Karbonatplattformen vorkommen, sondern auch in den Becken ihren Lebensraum haben. Damit wäre es auch verständlich, daß in den Hallstätter Kalken, die etwa in Wassertiefen zwischen 100 und 200 m zur Ablagerung kamen, hakenförmige Sklerite gar nicht so selten auftreten, in Sedimenten der Psychrosphäre (d.h. in 500 m Tiefe und darunter, also im höheren Bathyal; siehe Abb. 2) dagegen fehlen. Die sehr stark und über weite Bereiche verbreit-

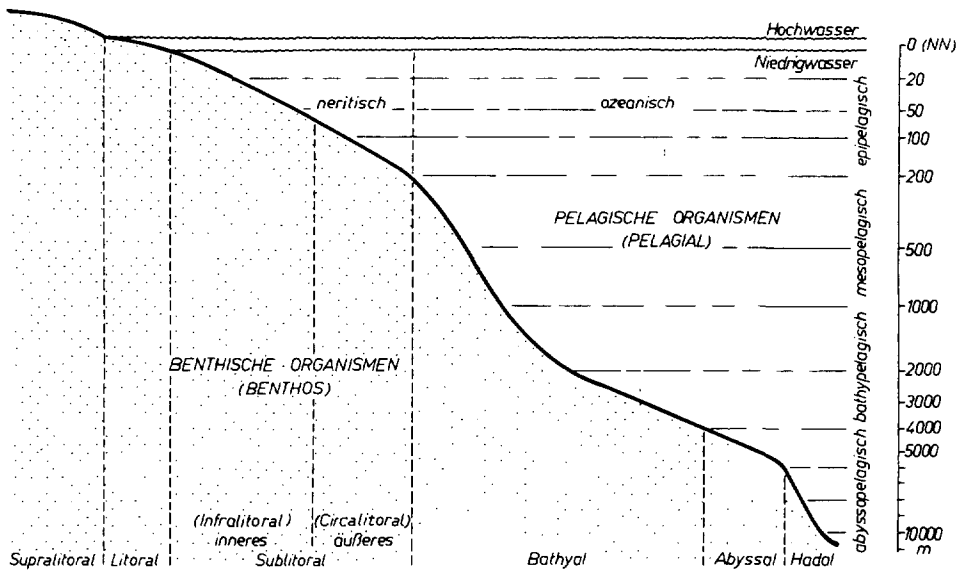


Abb. 2: Schema zur Einteilung benthischer und pelagischer Organismen nach J.W. HEDGPETH; die Grenze zwischen Bathyal und Abyssal wird von den Zoologen zwischen 2000 und 3000 m gezogen.

teten Rädchen (es gibt innerhalb der Trias zwar 48 Formarten, deren Artfassung aber zu eng ist), stimmen sowohl mit denen der rezenten Gattung *Chirodota* mit 6 Speichen, *Trochoderma* mit 10-16 Speichen, *Myriotrochus* mit 10-25 Speichen, als auch mit *Acanthotrochus* (der Felgenaußenrand ist durch Sporne und andere Fort-

sätze gekennzeichnet) völlig überein. Bei ersteren handelt es sich um die Formgattung *Theelia*, bei *Acanthotrochus* um die Formgattung *Acanthotheelia*. Alle hier genannten rezenten Holothuriengattungen kommen im Flachwasser vor, wobei einzelne Arten bezüglich ihrer bathymetrischen Reichweite oft beträchtlich schwanken. Übertragen auf die Trias bedeutet dies, daß rädchenführende Holothurien nicht nur im Flachwasser, sondern auch im tieferen Wasser der Becken auftreten können. Stühlchen (*Priscopodatus*) treten in Flachwassersedimenten eher zurück, sind aber sporadisch in den triadischen Flachwasserkalken immer wieder anzutreffen, d.h. daß, abgesehen von den wenig variierenden Stühlchentypen (wenig Arten), auch nur eine geringe Individuenzahl das Flachwasser bewohnt hat. Häufig sind Stühlchen bei den Vertretern der rezenten Familie Holothuriidae, aber auch bei den Stichopitidae (Aspidochirotida), alles Flachwasserbewohner, von denen einige aber in größeren Tiefen noch existieren können. Auch Vertreter der Ordnung Dendrochirotida (PAWSON, 1966) haben stühlchenförmige Sklerite aufzuweisen, die ebenfalls als Bewohner des Flachwassers gelten. Die Kreuze mit einem zentralen Stiel (*Tetravirga*) nähern sich am ehesten den Skleriten einzelner Formen der Ordnung Aspidochirotida.

## 5. Holothurien des Tiefwassers:

Zu den Holothurien, die an das Tiefwasser bzw. an die Tiefsee gebunden sind, gehören die Vertreter der Ordnung Elasipoda, und zwar mit 88 Arten. Die übrigen vier Ordnungen sind mit einigen Arten auch in der Tiefsee vertreten, und zwar sind es 4 Arten der Ordnung Apodida, 7 Arten der Ordnung Molpadonia, 4 Arten der Ordnung Dendrochirotida und 27 Arten der Ordnung Aspidochirotida, die alle im Abyssal, und zwar unter 3000 m Wassertiefe vorkommen (HEEZEN et al. 1971). Die in Massen in der Tiefsee auftretenden Elasipoda (siehe Abb. 3) werden von den Arten der Gattung *Deima*, *Laetmogonae*, *Peniagone*, *Psychropotes* und *Oneirophanta* zusammengesetzt.

In den Becken der alpinen Trias tritt eine Reihe von Skleriten auf, die sich auf Familien, z.T. Gattungen der Ordnung Elasipoda zurückführen lassen.

Familie Deimatidae:

- 1) Die Primärkreuze aus der Rumpfhaut von *Orphnurgus setiger* (LUDWIG) ähneln den seit dem Anis auftretenden Skleriten *Praeephronides simplex* MOSTLER, 1970 (Abb. 4, Fig. 2-3); in frühen Entwicklungsstadien herrscht völlige Übereinstimmung mit den in Abb. 4, Fig. 1a dargestellten Skleriten.
- 2) Große Ähnlichkeiten bestehen zwischen dem Primärkreuz von *Oneirophanta* sp. (Abb. 4, Fig. 4) und den ab dem Nor auftretenden Skleriten *Praeephronides latus* MOSTLER, 1970 (Abb. 4, Fig. 5-6).



Abb. 3: Zur Bathymetrie der Tiefwasserholothurien, die bis auf eine Form in den heutigen Ozeanen im Abyssal vorkommen; nach HEEZEN & HOLLISTER, 1971.

- 3) Die Spitzstäbe aus den Füßchen von *Orphnurgus setiger* (Abb. 4, Fig. 7) ähneln *Uncinulina compressa* MOSTLER, 1970 (Abb. 4, Fig. 8).
- 4) Verdickte Gabelstäbchen der Holothurie *Orphnurgus insignis* FISHER (Abb. 4, Fig. 9) weisen eine gute morphologische Übereinstimmung mit *Rhabdodites porosus* MOSTLER, 1970 (Abb. 4, Fig. 10) bzw. mit *Rhabdodites fissus* MOSTLER, 1970 (Abb. 4, Fig. 11) auf.
- 5) Sklerite der Formgattung *Eocaudina* weisen gewisse Ähnlichkeiten mit Netzplatten von *Oneirophanta mutabilis* THEEL (Abb. 4, Fig. 12) auf.

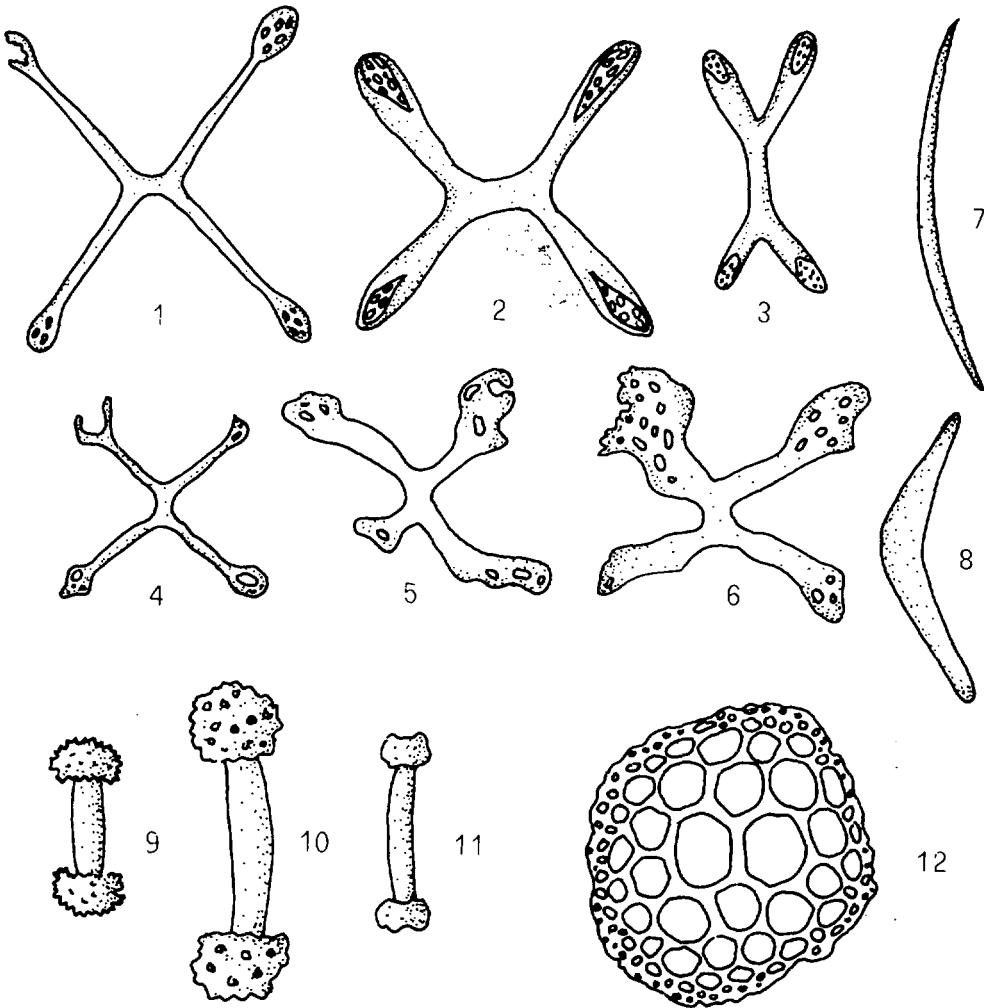


Abb. 4: Fig. 1: Primärkreuz der Rumpfhaut von *Orphnurgus setiger* (LUDWIG)  
Fig. 2-3: Mittel- bis obertriadische Sklerite (*Praeeuphronides simplex* MOSTLER)  
Fig. 4: Primärkreuz der inneren Hautschicht von *Oneirophanta* sp.  
Fig. 5-6: *Praeeuphronides latus* MOSTLER (Trias)  
Fig. 7: Ein Spitzstab aus der Flankenpapille von *Orphnurgus setiger* (LUDWIG)  
Fig. 8: *Uncinulina compressa* MOSTLER (Obertrias).  
Fig. 9: Ein Gabelstab der rezenten Holothurie *Orphnurgus insignis* FISHER, der den mitteltriadischen Skleriten (Fig. 10-11), die unter der Formgattung *Rhabdodites* laufen, stark ähnelt.  
Fig. 12: Große Netzplatte, aus der mittleren Schichte der Rückenhaut einer heute lebenden Holothurie stammend (*Oneirophanta mutabilis* THEEL). Dazu gibt es eine Reihe analoger Formen in der Trias.

#### Familie Psychropotidae:

Die Sklerite, wie sie in *Euphronides tanneri* LUDWIG (Abb. 5, Fig. 1-2) vorkommen, entsprechen recht gut den Skleriten *Palelpidia norica* MOSTLER, 1968 (Abb. 5, Fig. 3-5). Aus *Praeeuphronides multiperforatus* MOSTLER, 1968 (Abb. 5, Fig. 6-7) entwickelt sich unter Umbildung der feinperforierten Arme *Palelpidia norica* (Abb. 5, Fig. 8-10), womit auch die Formarten von *Praeeuphronides* in den Kreis der zu den Tiefwasserholothurien gehörenden Sklerite zu zählen sind. Letztere gehören zu denjenigen Skleriten, die bereits ab dem Anis auftreten; erstere sind auf das Nor beschränkt.

#### Familie Laetmogonidae:

- 1) Völlige Übereinstimmung einer Reihe von in der Trias auftretenden Sklerite herrscht mit den Platträdchen *Panychia mosleyi* THEEL (Abb. 5, Fig. 12). Es sind dies die Sklerite *Eocaudina septaforaminalis* MARTIN emend. GUTSCHICK & CANIS (Abb. 5, Fig. 13-14). Nur geringe Unterschiede, bedingt durch mehr Porezuwachs, ergeben sich einerseits bei *Praecaudina hexagona* MOSTLER, 1970 (Abb. 5, Fig. 18), andererseits durch Zähnelung der Poren, wie bei *Eocaudina* cf. *triperforata* SCHALLREUTER (Abb. 5, Fig. 15-17), einer in der Obertrias weit verbreiteten Form.
- 2) Die karnischen Sklerite (*Protocaudina rigaudae* MOSTLER, 1970; Abb. 5, Fig. 21-22) schließen eng an die im Zentrum durchbrochenen Rädchen der Holothurie *Panychia mosleyi* THEEL an (Abb. 5, Fig. 19). Fig. 20 stellt ein Entwicklungsstadium, also ein halbfertiges Rädchen dar, aus dem die x-förmige Anlage des Zentralbereiches eines Rädchens gut zu sehen ist, die im Endstadium immer mehr zu einem Kreuz wird.

#### Familie Elpidiidae:

- 1) *Uncinulina acanthica* MOSTLER, 1972 (Abb. 6, Fig. 4-5) ist ähnlich gebaut wie die Spitzstäbchen von *Kolga hyalina* DANIELSEN & KOREN (Abb. 6, Fig. 1); letztere zeigen aber auch Bauformen, die bei *Biacumina spinosa* KOZUR & MOCK, 1972 (Abb. 6, Fig. 2-3) zu beobachten sind. Zwischen den Formgattungen *Uncinulina* und *Biacumina* bestehen fließende Übergänge, worauf MOSTLER (1972) bereits verwiesen hat. Die entfernte Ähnlichkeit zu *Rhabdodites inclinatus* MOSTLER dürfte mehr eine zufällige sein, denn durch die Verdickung der beiden Enden gehören diese einem völlig anderen Formkreis an. MOSTLER & RAHIMI (1975: 7) haben eine Reihe von Skleriten des Formkreises *Uncinulina*, *Uncinulinoides* und *Biacumina* dargestellt, aus welcher auch die gute Übereinstimmung mit den Spitzstäbchen der Elpidiidae ersichtlich wird.

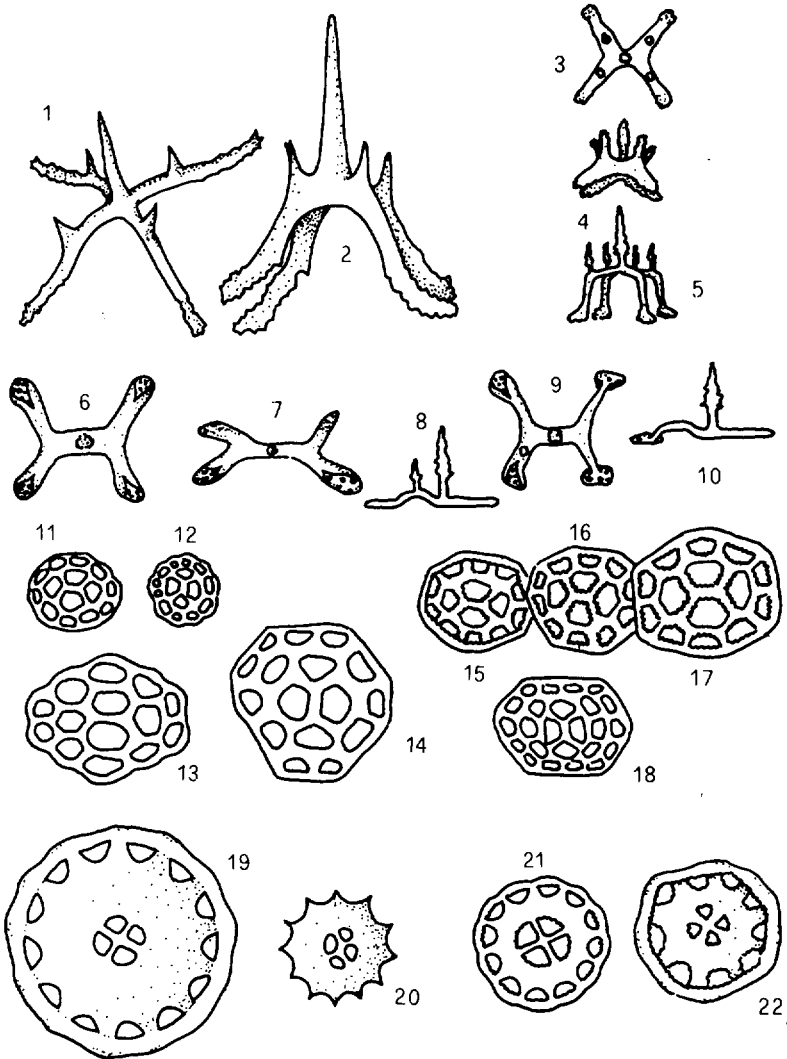


Abb. 5: Fig. 1-2: Sklerite aus der Rückenhaut von *Euphronides tanneri* LUDWIG; dazu vergleichsweise Sklerite von obertriadischen Holothuriern (Fig. 3-5). *Palelpidia norica* MOSTLER; Fig. 6-7 gehören zur mittel- bis obertriadischen Formart *Præeuphronides multiperforatus* MOSTLER, während Fig. 8-10 den Übergang zu *Palelpidia norica* aufzeigt.

Fig. 11: Kalkkörperchen aus der dorsalen Papille von *Laetmogone parva* MITSUKURI

Fig. 12: Rädchenartige Sklerite aus dem Rumpfe von *Panychia moseleyi* THEEL. Beide Sklerite ähneln stark den Gitterplatten der bereits ab dem Devon auftretenden *Eocaudina septaforaminalis* MARTIN, welche auch sehr häufig in der Trias vorkommt. Analoge Formen sind unter Fig. 15-17 (*Eocaudina* cf. *triperforata* Schallreuter) dargestellt. Durch weitere Porenproduktion entsteht aus ersterer *Præcaudina hexagona* MOSTLER. Die unter Fig. 19 abgebildeten Rädchen gehören zur rezenten Holothurie *Panychia moseleyi* THEEL; Fig. 20 zeigt ein in Entwicklung befindliches Rädchen derselben Art.

Fig. 21-22: Der Fig. 19 entsprechende Rädchen aus der Obertrias (*Protocaudina rigaudae* MOSTLER)



- 2) Das Primärkreuz aus der Bauchhaut von *Peniagone vexillum* PERRIER (Abb. 6, Fig. 7) stimmt gut mit *Praeeuphronides concavus* MOSTLER 1971 (Abb. 6, Fig. 8-9) überein. Sklerite dieser Art wurden bisher nur aus norischen Kalken isoliert.

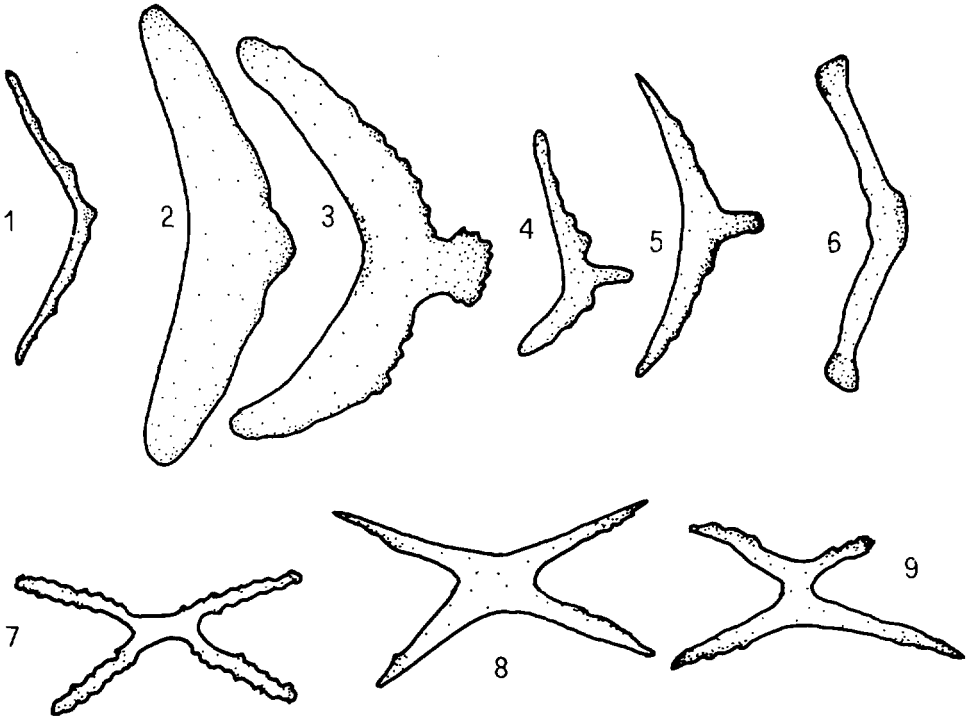


Abb. 6: Das in Fig. 1 dargestellte Kalkkörperchen, das der rezenten Holothurie *Kolgahyalina* angehört, weist Ähnlichkeiten mit *Biacumina spinosa* KOZUR & MOCK (Fig. 2-3) bzw. mit *Uncinulina acanthica* MOSTLER (Fig. 4-5) auf. Aus der Obertrias stammt eine Reihe von Skleriten (Fig. 8-9), die unter *Praeeuphronides concavus* MOSTLER laufen; die x-förmigen Kalkkörperchen (Fig. 7) leiten sich von der heute lebenden Holothurie *Peniagone vexillum* PERRIER ab.

#### Familie Synallactidae:

Es handelt sich hier um eine Familie der Ordnung Aspidochirotida, deren Arten, pauschal gesehen, Bewohner des Tiefwassers sind. Aus diesem Grunde seien hier auch einige typische Skleritformen, die den triadischen Skleriten stark ähneln, kurz angeführt.

- 1) Die Vierfüße von *Bathyplores oestergreni* OSHIMA (Abb. 7, Fig. 11-12) entsprechen in allen Details den Skleriten der Formart *Stichopitella elegans* MOSTLER, 1972 (Abb. 7, Fig. 13); sehr gute Übereinstimmung besteht auch mit *Stichopitella hernsteini* MOSTLER, 1969 (Abb. 7, Fig. 14).

- 2) Die rudimentären Vierfüßchen von *Synallactes nozawai* MITSUKURI (Abb. 7, Fig. 6) entsprechen den Skleriten, die unter *Stichopitella cruciformis* geführt werden (Abb. 7, Fig. 20; weitere Ähnlichkeiten siehe Abb. 7, Fig. 16-19; Fig. 18-19 gehört zu *Stichopitella prima* MOSTLER, 1969). Die unter der Formgattung *Stichopitella* laufenden Sklerite kommen vom Anis bis in das Nor vor.
- 3) *Stichopitella hernsteini* MOSTLER, 1969 ist analog gebaut wie die in Abb. 7, Fig. 3 und 5 dargestellten Sklerite; *Priscopodatus ploechingeri* MOSTLER, 1969 (Abb. 7, Fig. 9-10, 15) stimmt mit den Kalkkörperchen in Abb. 7, Fig. 1 überein. Es handelt sich hier um die Sklerite der Holothurie *Synallactes nozawai*.

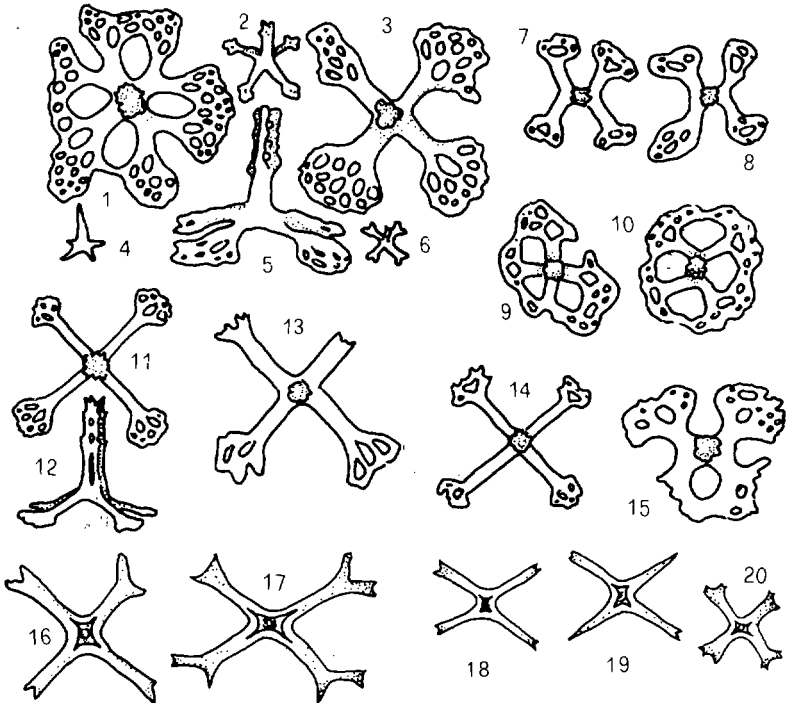


Abb. 7: Fig. 1-6: Diverse »Stühlchen« bzw. »Vierfüße« der rezenten Holothurie *Synallactes nozawai* MITSUKURI

Fig. 7-8: *Stichopitella hernsteini* MOSTLER (Trias)

Fig. 9-10, 15: *Priscopodatus ploechingeri* MOSTLER (Trias).

Fig. 11-12: Sklerite der rezenten Holothurie *Bathyploetes oestergreni* OSHIMA; vergleichsweise dazu Sklerite aus der Trias (Fig. 13-14; *Stichopitella hernsteini* MOSTLER)

Fig. 16-17, 20: *Stichopitella cruciformis* MOSTLER;

Fig. 18-19: *Stichopitella prima* MOSTLER; beide Sklerittypen aus der Obertrias stammend

Alle hier genannten Sklerittypen konnten trotz intensiver Suche nie in Flachwassersedimenten gefunden werden, treten stets in den Beckenbereichen auf und sind in den psychrosphärischen Bereichen dieser Becken (die Psychrosphäre ist nachgewiesen durch psychrosphärische Ostracoden und Poriferen) oft die einzigen Sklerite, die anfallen. Die derzeitigen Untersuchungsergebnisse lassen also zunächst den Schluß zu, daß die Vertreter der Elaspoden auch schon in der Triaszeit im tieferen Wasser gelebt haben, z.T. also um 500 m und darunter, in den meisten Fällen zwischen 150 m und 500 m, d.h. also im äußersten Sublitoral und höheren Bathyal. Da es sich nach den Sklerittypen um Formen handelt, die den Deimatidae, Laetmogonidae etc., wie oben angeführt, entsprechen, sollen auch hier bathymetrische Vergleiche angestellt werden (siehe Abb. 8). Sechs Arten treten im Bereich zwischen 150 und 500 m Tiefe auf. Das bedeutet auf die Trias übertragen eine verhältnismäßig hohe Übereinstimmung. Die restliche bathymetrische Verteilung siehe Abb. 8.

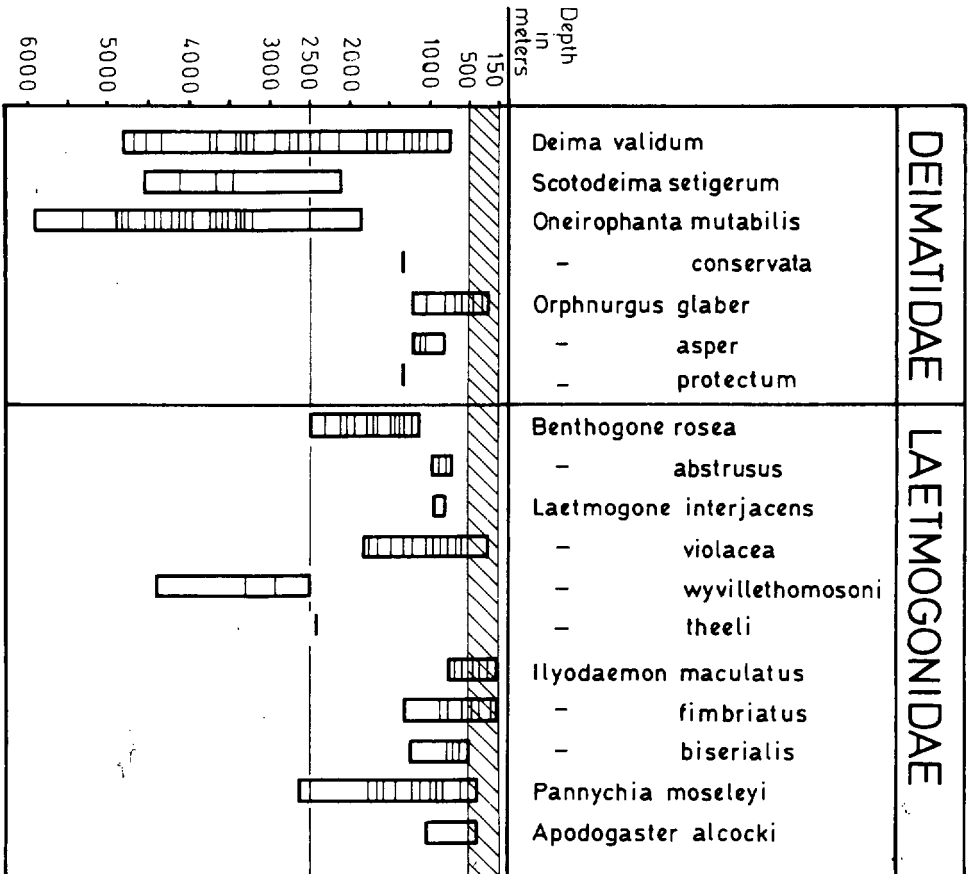


Abb. 8: Bathymetrische Verteilung von Arten der Familien Deimatidae und Laetmogonidae. Nur sechs Arten reichen in den Bereich zwischen 150 und 500 m Tiefe, alle anderen Arten liegen darunter.

Die vielen anderen in der Trias auftretenden Sklerite lassen sich auf Flachwasserformen zurückführen, deren bathymetrische Reichweite oft beträchtlich ist, und es ist nur allzu verständlich, daß manche von ihnen auch mit den Elaspiden vergesellschaftet auftreten, abgesehen davon, daß auch unter diesen vereinzelt Arten auftreten, die sich dem Tiefwasser angepaßt haben.

Bei rezenten Holothurien ist es möglich, schon allein an der Änderung bestimmter Skleritfortsätze Aussagen über die Bathymetrie zu machen; so konnte HANSEN (1967) bei den Vertretern der Subfamilie Peniagoninae und Elpidiinae durch die Reduktion oder durch eine Vergrößerung der Endstrahlen bzw. Fortsätze von Skleriten einen Zusammenhang mit der Bathymetrie feststellen (siehe Abb. 9). Untersuchungen an Skleriten von analogem Bau haben bisher keine wesentlichen Änderungen der frei endenden Fortsätze gezeigt, was eher auf einen geringen bathymetrischen Unterschied hinweisen würde. Doch kann eine endgültige Aussage erst nach einer kompletten Faunenanalyse, die derartige Gesichtspunkte mitberücksichtigt, gemacht werden.

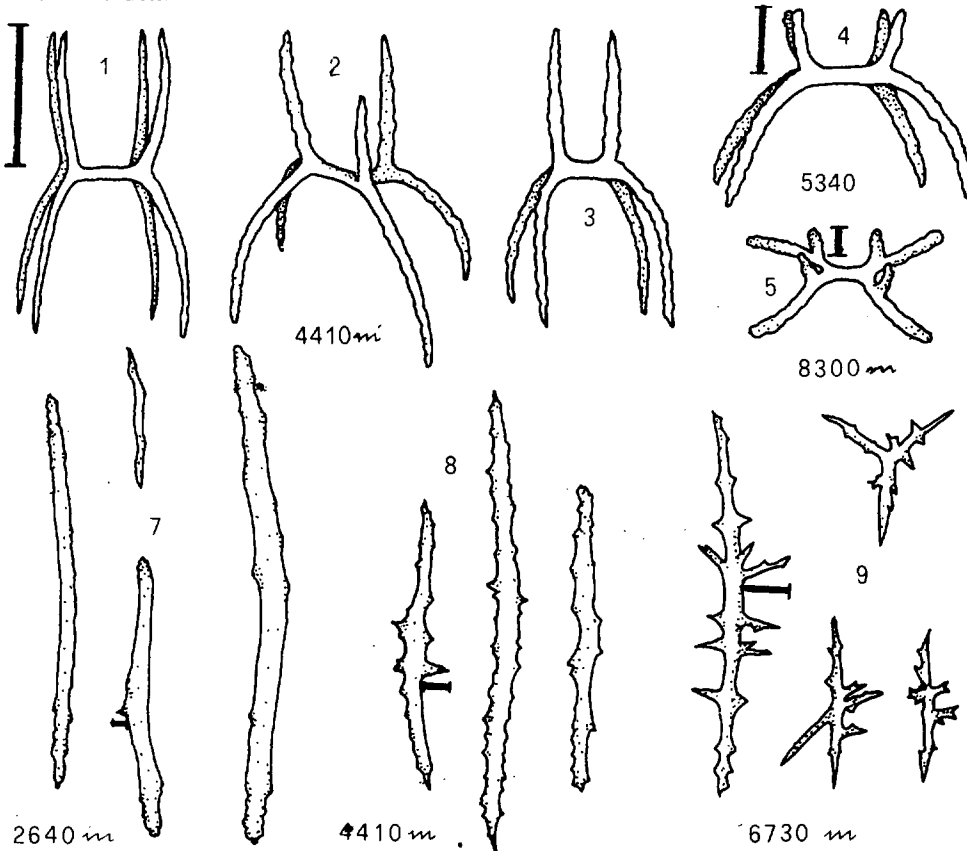


Abb. 9: Änderung der Sklerite mit zunehmender Tiefe. Es handelt sich um Kalkkörperchen der Subfamilie Peniagoninae (Fig. 1-5) und Elpidiinae nach HANSEN.

## 6. Substratbeschaffenheit

Innerhalb der Beckenfazies herrschen Weichböden vor, zeitweise unterbrochen durch Hartböden (z.T. durch Subsolution entstanden). Die Weichböden wiederum sind bei weitem vorherrschend: Karbonatschlamm und nur sehr untergeordnet Karbonatsande, die oft in Form von Turbiditen abgelagert wurden (instabile Sandböden). In seltenen Fällen treten auch stabile organodetritische Böden im Sinne von FABRICIUS (1968) auf. Die Hallstätter Kalke mit dem höchsten Anteil von Holothurienskleriten zeigen nur in den seltensten Fällen erhaltene Schichtgefüge; wenn solche entwickelt sind, dann handelt es sich um Bankflächen. Sie sind also nahe zur Gänze entschichtet, und zwar durch Bioturbation. Der Verfasser konnte in den Hallstätter Kalken drei Typen von Wühlspuren nachweisen: 0,7-1 cm breite, schwach bogenförmig verlaufende Spuren; 1,5-2 cm breite Wohnbauten?; 0,2-0,5 cm breite verzweigte Spuren, die den Freßbauten von *Chondrites* sehr ähneln. All diese Wühlspuren treten nur örtlich auf. Was aber hat zur völligen Zerstörung der Anlagerungsgefüge geführt? Hierfür sind am ehesten die Holothurien, untergeordnet auch die Ophiuren verantwortlich zu machen. Die meisten Holothurien sind Benthonten, nur wenige, wie *Pelagothuria* konnten aktiv schwimmen. Unter den benthisch lebenden Holothurien kann man solche finden, die als ausgesprochene vagile Benthonten anzusprechen sind, da sie einerseits relativ rasch kriechend sich fortbewegen, andererseits auch schwerfällig auf kurze Strecken schwimmartige Bewegungen ausführen. Andere wiederum verhalten sich nahezu wie sessile Formen, da sie sich im Schlamm Boden eingraben und dort semipermanente Bauten errichten, oder indem sie sehr langsam den Schlamm durchpflügen. Die Elapipoda wiederum nehmen eine vermittelnde Stellung ein, indem sie schneller auf der Sedimentoberfläche kriechen, in vielen Fällen den Schlamm Boden richtig durchwühlen und dabei das Anlagerungsgefüge völlig zerstören. Da es sich um Substratfresser handelt, passieren Unmengen von Sediment tagtäglich den Darmtrakt der Holothurien. Wenn man berücksichtigt, daß in tropischen Gewässern auf Weichböden Besiedlungsdichten von 130 Holothurien/m<sup>2</sup> auftreten (G.J. BAKUS, 1974), kann man sich vorstellen, daß in solchen Bereichen eine stetige Umlagerung der sedimentierten Partikel stattfindet. Pro Stunde werden von einem adulten Exemplar 6-8 g Sediment verarbeitet, was umgelegt auf 130 Holothurien/m<sup>2</sup> bedeutet, daß rund 25 kg Sediment pro Tag den Darmtrakt der Holothurien durchsetzen. Dabei ist hier die Wühlertätigkeit noch gar nicht in Rechnung gesetzt.

## 7. Zuordnung der fossilen Sklerite zu den natürlichen Systemeinheiten:

Um Aussagen über die Reinheit des Wassers sowie über die Temperatur und Salinität machen zu können, ist es erforderlich, einen Überblick über die Zugehörigkeit der Holothuriensklerite zu den natürlichen Systemeinheiten zu bekommen. Eine

überschlagsmäßige Zuordnung mit Hilfe der Sklerite zu den rezenten Holothurienordnungen ist nach Überwindung einer Reihe von Schwierigkeiten doch möglich. Nach PAWSON (1966) gehören zu den Dendrochirotida folgende fossile Formfamilien: Priscopeditidae (teilweise); von den Stichopitidae nur *Binoculites* und *Calcligula*; zu der rezenten Ordnung Aspidochirotida sind die fossilen Formfamilien Stichopitidae (mit Ausnahmen von *Binoculites* und *Calcligula*) und Priscopeditidae (zum Teil) zu rechnen. Der Ordnung Apodida gehören die fossilen Formfamilien Achistridae, Synaptidae, Calcancoridae und Theeliidae mit Ausnahme von *Palaeochirotida primavea* an. Zur Ordnung Elasipodida zählen die fossilen Formfamilien Protocaudinidae und Theeliidae, letztere nur durch *Palaeochirotida primavea* vertreten. Die Vertreter der Ordnung Molpliida und Dactylochirotida ließen sich innerhalb der Trias nicht mit Sicherheit nachweisen.

Insgesamt 75 sehr unterschiedlich gebaute Holothuriensklerite der Trias lassen sich auf die Ordnung Dendrochirotida zurückführen (Calclamnidae 52 Formarten, Priscopeditidae 23 Formarten). Die Formgattung *Binoculites* tritt erst ab dem Jura auf. 71 triadische Holothuriensklerite sind der Ordnung Aspidochirotida zuzählen: sie setzen sich aus den Formfamilien der Stichopitidae mit 26 Formarten und Priscopeditidae mit 45 Formarten zusammen. Die Formarten der Priscopeditidae wurden nach 2 Stühlchentypen gesondert, wobei die einen den rezenten Synallactidae sehr ähnlich sind, die anderen mehr den aspidochirotidischen Stühlchen ähneln.

Dabei treten noch einige Unsicherheitsfaktoren auf, die im Zuge weiterer Untersuchungen eliminiert werden sollen.

79 triadische Holothuriensklerite gehören zu den Apodida, die sich aus 14 Formarten der Familien Achistridae und 65 Formarten der Familie Theeliidae zusammensetzen. *Palaeochirotida primavea* kommt in der Trias nicht vor. Nur 10 Holothuriensklerite lassen sich auf die Ordnung Elasipodida zurückführen. Die fossile Formfamilie Protocaudinidae ist nur mit zwei Sklerittypen vertreten. 25 Sklerittypen der Trias lassen sich in keine der oben angeführten Ordnungen einfügen. Generell darf man für eine natürliche Art 3 Sklerittypen einsetzen; dies ist aber nur nach einer kritischen Überprüfung der Formarten, deren Artfassung oft von nur geringfügigen Formunterschieden abhängt, zulässig. Eine unkritische Übertragung von 3 Formarten auf eine natürliche Art würde also erhebliche Fehler mit sich ziehen. So unterscheiden sich z.B. die 14 Formarten der Familie Achistridae nur wenig, d.h. man hat es mit Sklerittypen zu tun, die sich nur auf zwei natürliche Holothurienarten zurückführen lassen. Dasselbe trifft für die Sklerite der Familie Theeliidae zu. 65 Formarten der Trias verteilen sich auf die Formgattungen *Theelia* und *Acanthotheelia*. Bei den Theelien sind es 10 Haupttypen, bei den Acanthotheelien 5, also insgesamt nur 15 Typen. Diese Typen sind bereits so ausgewählt, daß jeder Typus einer natürlichen Art entspricht. Nach Berücksichtigung der hier soeben diskutierten Kriterien kommt man auf folgende triadische Holothurienfauna (siehe Tab. 1, Nr. 11).

Versucht man nun, mit der rezenten Verbreitung von Holothurien zu operieren, so muß man zunächst die litoralen und sublitoralen Holothurien von denen des Tief-

wassers trennen. Zu den ersteren zählen die Aspidochirotida ohne die Synallactidae, und z.T. die Dendrochirotida sowie Apodida. Zu den Tiefseeformen sind die Elasi-poden und Synallactidae zu rechnen, z.T. fallen einige Dendrochirotiden mit an. Während es praktisch unmöglich ist, die in der Tiefsee lebenden Dendrochirotida nach den Sklerittypen von den im Flachwasser auftretenden zu unterscheiden, ist dies bei den zu den Aspidochirotiden zu rechnenden Synallactiden möglich. Es sind 15 Arten der Aspidochirotida, die in der Trias im Tiefwasser auftreten. Zusammen mit Elasi-poden sind 18 Arten der triadischen Holothurien Tiefwasserformen (das sind 27% der Gesamtfau-na). Auf die Problematik der in große Tiefen abwandernden Flachwasserholothurien, und andererseits auf das Hinaufreichen von Elasi-poden bis in 150 m Wassertiefe wurde bereits eingegangen.

### **8. Zur geographischen Verbreitung rezenter Holothurien und die daraus resultierende Problematik in der Anwendung auf fossile Vorkommen:**

Die Aspidochirotiden sind typische Bewohner des klaren, flachen Wassers, während die Dendrochirotiden mehr in borealen Gebieten vorkommen (nach BAKUS, 1974). Sehen wir dazu z.B. das heutige Faunenbild der Holothurien Neuseelands (PAWSON, 1970) an, so kommen dort 18 Arten auf die Dendrochirotida, 4 Arten auf die Aspidochirotida, 9 Arten auf die Apodida und 9 Arten auf die Elasi-podida (siehe Tab. 1). Davon sind 83% für Neuseeland endemisch, wenn man von den weit verbreiteten oder kosmopolitischen bathyalen Arten absieht. Die restlichen 17% sind nach PAWSON etwas weiter verbreitet. Diese Ortsbezogenheit wird vor allem auf das Fehlen larvaler pelagischer Stadien der Holothurien zurückgeführt. Ein Vergleich der triadischen mit rezenten Faunen des Litorals und Sublitorals ist schon deshalb sehr schwierig. Dennoch sollen hier die rezenten Faunenvergesellschaftungen, soweit sie dem Verfasser zugänglich waren, den triadischen gegenübergestellt werden (Tabelle 1).

Wenn man die heutige Verbreitung der Holothurien betrachtet, und sie den triadischen Holothurien des süd- und ostalpinen Raumes gegenüberstellt, so fällt zunächst die Ähnlichkeit mit den Holothurien des australischen Gebietes auf. Auffallend ist nur die starke Abweichung bei den Apodida (in der Trias 15 Arten, im Gebiet von Australien nur 3 Arten). Eine äquivalente Artenzahl der Apodida kommt im indochinesischen Raum und im Nordatlantik (letzterer scheidet aufgrund der Differenz der übrigen Artenzahlen aus) vor. Übertragen auf die triadischen Holothurien würde dies bedeuten, daß diese in einem tropischen bis subtropischen Meer gelebt haben. Da besonders unter den Dendrochirotida und Apodida eine nicht unbedeutende Anzahl endemischer Formen bekannt ist, was mit dem Fehlen freiflutender Larvalstadien zusammenhängt, muß man hier natürlich auch die Frage nach der Ortsgebundenheit der triadischen Holothurien stellen.

					1
					2
					3
					4
					5
					6
					7
					8
					9
					10
					11
Molpadia	Apodida	Elasipoda	Dendrochirotida	Aspidochirotida	Südatlantischer Ozean
2	3	6	12	10	
2	4	1	11	22	Mittelatlantik
5	14	5	31	10	Nordatlantik
6	23	-	17	12	Mittelmeer
6	23	1	34	57	Indochinesisches Gebiet
3	6	2	11	5	Chinesisch-japanisches Meer
-	13	12	3	61	Südsee
3	3	5	21	26	Gebiet um Australien
7	9	9	18	4	Meer um Neuseeland
1	1	27	10	3	Antarktisches Meer
-	15	3	25	23	Trias

Tabelle 1: Zusammenstellung der rezenten Holohorienfaunen im Vergleich zu jenen der Trias im Ostalpenraum.



Vergleiche zwischen den Holothurienfaunen der Ostalpen und denen der Türkei (MOSTLER, 1968) ergaben eine völlige Übereinstimmung. Zu diesem Vergleich wurde dieselbe Fazies, in diesem Falle die Hallstätter Fazies, herangezogen. Diese Übereinstimmung läßt den Schluß zu, daß die Verbreitung eines Großteils der bekannt gewordenen Holothurien im offenen Tethysmeer sehr rasch vor sich ging. Dies deutet wieder darauf hin, daß eben larvale planktische Entwicklungsstadien stark im Vordergrund standen, was wiederum den Rückschluß auf Tiefwasserholothurien mit sich zieht. Besonders gute Übereinstimmung herrscht auch mit den Holothurien des Heiligen-Kreuz-Gebirges in Polen (ZAWIDZKA, 1971), die vom asiatischen Tethysraum über Bulgarien am Karpatenstrand in das Heiligen-Kreuz-Gebirge gelangten (TRAMMER, 1975, MOSTLER, 1976). Auch hier handelt es sich wiederum um einen Tiefwasserbereich, der schon im Unteranis eine volle Verbindung zum »Tethysozean« hatte. Auf die Wanderwege der Faunen entlang tektonischer Absenkungstreifen wurde bereits in Kapitel 2 ausführlich eingegangen.

## **9. Zusammenfassung:**

Die massenhaft in der alpinen Trias auftretenden Holothuriensklerite und Kalkringelemente sind Zeugen einer weit verbreiteten Präsenz dieser Tiergruppe zu triadischer Zeit. Im Gegensatz zur asiatischen Faunenprovinz treten Holothurien im süd- und ostalpinen Raum erst ab dem Oberanis (Pelson) auf. Das isolierte Werfener Schelfmeer blieb von einer Holothurienbesiedelung ausgespart, wofür vor allem Planktonarmut, zu geringer Prozentsatz an benthischen Mikroorganismen und zu starke Wasserturbulenz bzw. unruhige Sedimentationsbedingungen verantwortlich sein dürften. Da die Holothurien immer mit anderen Echinodermaten vergesellschaftet auftreten, wurde eine Übersicht über die Echinodermatenverbreitung innerhalb der alpinen Trias gegeben. Die Verschiebungen der einzelnen Echinodermaten-Großgruppen (Crinoiden, Echiniden, Ophiuren und Holothurien) zueinander werden in Raum und Zeit besprochen.

Sichere, auf Asteriden zurückzuführende Skelettelemente fehlen in der alpinen Trias. Bei den aus den südalpinen Werfener Schichten bekanntgemachten Liegespuren von Asteroidea handelt es sich um Spuren von Ophiuren. Auch im benachbarten germanischen Epikontinentalmeer fehlen zur Triaszeit Asteroidea, wenn man von einer einzigen Art absieht.

Des weiteren wird auf das plötzliche artenreiche Einsetzen von Holothurien im Pelson und der folgenden Artenproduktion im Ladin, Karn, Nor und Rhät eingegangen. Besonders hervorzuheben ist die gewaltige Artenentwicklung im Nor und der abrupte Niedergang im Rhät.

Der Kern dieser Studie besteht in der Herausarbeitung von Flach- und Tiefwasserholothurien. Die das Flachwasser bewohnenden Holothurien sind ausgesprochen

artenarm, was z.T. wohl auf die durch die Riffentwicklung sehr eingeschränkten Lagunenfaziesbereiche zurückgehen mag. Die im tieferen Wasser lebenden Holothurien der Trias sind dagegen enorm arten-, aber auch individuenreich. Eine Reihe triadischer Sklerite stimmt mit den auf das Tiefwasser beschränkten Elaspoden- und Synallactidenarten völlig überein. Damit dürfte die Gebundenheit der Elaspoda und Synallactidae an das Tiefwasser zumindestens schon seit der Trias bestanden haben. Die totale Entschichtung der Hallstätter Kalke geht vor allem auf die Wühl- und Freßtätigkeit der Holothurien zurück, die im Tag infolge ihrer hohen Besiedelungsdichte innerhalb eines Quadratmeters bis zu 25 kg Sediment durch ihren Darmtrakt passieren lassen. Unter Anwendung einer kritischen Formanalyse ist es möglich, die triadischen Sklerite auf die natürlichen Systemeinheiten zurückzuführen; nur wenige Formarten lassen sich systematisch nicht einordnen. 23 Arten lassen sich den Aspidochirotida, 25 den Dendrochirotida, 3 den Elaspodida und 15 Arten auf die Apodida zuordnen. Vertreter der Molpadia scheinen in der alpinen Trias bzw. ganz allgemein zur triadischen Zeit zu fehlen.

Die Holothurienfauna der alpinen Trias müßte nach Vergleichen mit der Holothurienfaunenverbreitung der heutigen Meere in einem subtropischen Raum behelmatet gewesen sein. Nachdem die triadischen Sklerite selbst auf große Distanzen (3000 km) sich völlig entsprechen, ist man aufgrund der raschen und weiten Verbreitung gezwungen, für die meisten Holothurien der Trias ein planktisches Larvalstadium anzunehmen; nur wenige dürften endemisch gewesen sein.

Abschließend wurde auf die Wanderwege der Holothurien eingegangen, die erst nach Herausbildung schmaler, tiefer Wasserstraßen, d.h. durch tektonisch angelegte Krustensegmente (Absenkungstreifen), die den Zerfall des Werfener Schelfes einleiteten, in den alpinen Raum vordringen konnten.

## Literaturnachweis:

- BAKUS, J.G. (1974): The Biology and Ecology of tropical Holothurians. — In: D.A. JONES & R. ENDEAU: *Biology and Geology of Coral Reefs*. vol. II, *Biology* 1: 325-367
- BARTH, W. (1968): Die Geologie der Hochkalter-Gruppe in den Berchtesgadener Alpen (Nördliche Kalkalpen). — *N.Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Stuttgart, **131**: 119-177
- BECHSTÄDT, Th., BRANDNER, R. & H. MOSTLER (1976): Das Frühstadium der alpinen Geosynklinalentwicklung im westlichen Drauzug. — *Geol. Rundschau*, Stuttgart, **65** (2): 616-648
- DONOFRIO, D.A. & H. MOSTLER (1975): Neue Schwebcrinoiden aus Hallstätter Kalken des Berchtesgadener Raumes. — *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **5** (2): 28pp.
- DONOFRIO D.A. & H. MOSTLER (1977): Wenig beachtete Echinodermaten-Skelettelemente aus der alpinen Trias. — *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **6** (6): 27 pp.
- EKMAN, S. (1925): Systematisch-phylogenetische Studien über Elaspoden und Aspidochiroten. — *Zool. Jb. (Abt. Syst.)*, Jena, **47**: 429-540
- FABRICIUS, F.H. (1968): *Calcareous Sea Bottoms of the Raetian and Lower Jurassic Sea from the West Part of the Northern Calcareous Alps*. — *Carbon. Sed. Central Europe*: New York, P. 240-249
- FEUERBACH, F. (1970): *Sedimentologische Untersuchungen an skythischen Sedimenten des Weißhornes (Radein, Südtirol)*. — *Festband d. Geol. Inst., 300-Jahrfeier Univ. Innsbruck*, P. 105-137

- FRIZZELL, D.L. & H. EXLINE (1955): Monograph of Fossil Holothurian Sclerites. — Bull. School Min. Met. (Rolla, Missouri), **89**: 204 pp.
- GUTSCHICK, R.C. & W.F. CANIS (1971): The holothurian sclerite genera *Cucumarites*, *Eocaudina* and *Thuroholia* — Re-study of *Eocaudina* and *Protocaudina* from the Devonian of Iowa. — J. Pal., Tulsa, **45** (2): 327-337
- HANSEN, B. (1967): The taxonomy and zoogeography of the Deep-Sea Holothurians in their evolutionary aspects. — Studies in tropical Oceanography, Nr. 5.
- HEEZEN, B.C. & C.D. HOLLISTER (1971): The Face of the Deep. — Oxford University Press, London, Toronto, 657 pp.
- HYMAN, L.H. (1955): The Invertebrates, vol. 4, Echinodermata; Mc Gra Hill, Book Comp., Inc., New York, 763 pp.
- KOZUR, H. (1969): Holothuriensclerite aus der germanischen Trias. — Monatsber. deutsch. Akad. Wiss., Berlin **11** (2): 146-154
- KOZUR, H. (1973): Faunenprovinzen in der Trias und ihre Bedeutung für die Klärung der Paläogeographie. — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **3** (8): 41 pp.
- KOZUR, H. (1974): Biostratigraphie der germanischen Mitteltrias; Teil II. — Freiburger Forsch.-Hefte C 280 (Paläontologie); Leipzig, 71 pp.
- KOZUR, H. & H. MOSTLER (1973): Beiträge zur Mikrofauna permotriadischer Schichtfolgen, Teil I: Conodonten aus der Tibetzone des Niederen Himalaya (Dolpogebiet, Westnepal). — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **3** (9): 23 pp.
- KRYSZYN, L. (1974): Die Tirolites-Fauna (Ammonoidea) der untertriassischen Werfener Schichten Europas und ihre stratigraphische Bedeutung. — Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., **183**: 29-50
- LEONARDI, P. (1967): Le dolomiti. — Geologia dei Monti tra Isarco e Piave, vol. 1; 552 pp.
- LORIGA, C.B. & A.B. CAVICCHI (1969-71): *Praeaplocoma hessi* n. gen. n. sp., un'ofiuera del Werfeniano (Trias inferiore) del Gruppo della Costabella, Dolomiti. — Mem. Geopal., Ferrara, **2** (2): 185-197
- LUDWIG, L. (1889-1892): Die Seewalzen: In H.G. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs; Leipzig, 460 pp.
- MOSTLER, H. (1968): Holothuriensclerite aus oberanischen Hallstätter Kalken (Ostalpenraum, Bosnien, Türkei). — Veröff. Univ. Innsbruck, 2, Alpenkundl. Stud. **II**: 44 pp.
- MOSTLER, H. (1971): Holothuriensclerite aus anischen, karnischen und norischen Hallstätter Kalken. — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **1** (1): 30 pp.
- MOSTLER, H. (1972): Neue Holothuriensclerite aus der Trias der Nördlichen Kalkalpen. — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **2** (7): 32 pp.
- MOSTLER, H. (1976): Die stratigraphische Stellung der Gipsvorkommen in der Trias von Recoaro (Vicentin, Italien). — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **5** (6): 20 pp.
- MOSTLER, H. & A. RAHIMI-YAZD (1975): Neue Holothuriensclerite aus dem Oberperm von Julfa im Nordiran. — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **5** (7): 35 pp.
- MOSTLER, H. & R. ROSSNER (1977): Stratigraphisch-fazielle und tektonische Betrachtungen zu Aufschlüssen in skyth-anischen Grenzschichten im Bereich der Annaberger Senke (Salzburg, Österreich). — Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, **6** (2): 1-36
- NEVIANI, A. (1892): Sulla *Ophioglypha (Acroua) granulata* BENECKE sp. del Muschelkalk di Recoaro. — Boll. Soc. Geol. It., Roma, **11** (2): 214-221
- PAWSON, D.L. (1966): Phylogeny and Evolution of Holothuroids: In R.C. MOORE, Treatise on Invertebrate Paleontology Part U. Echinodermata 3, Kansas Press, U 641-U 646
- PAWSON, D.L. (1970): The Marine Fauna of New Zealand: Sea Cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). — Bull. **201**, New Zealand Oceanographic Institute Mem., No. 52: 7-61
- ROWE, F.W.E. (1969): A Review of the family Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotrida). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.), London, **18**, (Nr. 4): 119-170

- SEILACHER, A. (1953): Studien zur Paläozoologie II. Die fossilen Ruhespuren (Cubichnia). — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., Stuttgart **98** (1954): 87-124
- TRAMMER, J. (1975): Stratigraphy and facies development of the Muschelkalk in the Southern Poland. — Acta Geologica Polonica, Warszawa, **25**: 257-274
- ZAWDIZKA, K. (1971): Triassic Holothurian Sclerites from Tatra Mts.. — Acta Palaeont. Pol., Warszawa, **XVI** (4): 429-450

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [64](#)

Autor(en)/Author(s): Mostler Helfried

Artikel/Article: [Zur Palökologie triadischer Holothurien \(Echinodermata\). 13-40](#)