

***Cassianocrinus varians* (MÜNSTER, 1841) aus der Cassian-
Formation (Trias, Oberladin/Unterkarn) der Dolomiten –
ein Bindeglied zwischen Encrinidae und Traumatocrinidae
(Crinoidea, Articulata)**

Von Hans HAGDORN¹

(Mit 5 Abbildungen im Text und 2 Tafeln)

Manuskript eingegangen am 29. September 2003,
die revidierte Fassung am 27. November 2003

Gewidmet dem Andenken an
Dr. h. c. Rinaldo Zardini (1902-1988)
aus Cortina d'Ampezzo

Zusammenfassung

Der Holotyp von *Encrinus (Cassianocrinus) tetarakontadactylus* LAUBE, 1865 aus der oberladinisch/unterkarnischen Cassian-Formation von St. Kassian (Dolomiten, Italien) mit 36 endotom verzweigten Armen wird neu beschrieben. Das Taxon wird als jüngeres Synonym von *Encrinus varians* MÜNSTER, 1841 behandelt; für diese Art wird *Cassianocrinus* verfügbar. Diese Gattung unterscheidet sich durch endotome Teilungen distal vom Sekundaxillare von den älteren Encriniden (isotomes Teilungsmuster). Als Vorfahre der Traumatocrinidae (zahlreiche Nebenarme endotom von den vier Hauptarmen abzweigend) muss allerdings *Zardinicrinus* (nov. gen.) *granulosus* (MÜNSTER, 1834) angesehen werden. Die in Oberladin/Unterkarn weltweit verbreitete Familie Traumatocrinidae ist ein spezialisierter Spross der Encrinidae. Ein Appendix gibt Diagnosen der Familie Encrinidae und ihrer Gattungen *Encrinus*, *Carnallicrinus* nom. nov., *Cassianocrinus*, *Chelocrinus* und *Zardinicrinus* nov. gen.

Abstract

The holotype of *Encrinus (Cassianocrinus) tetarakontadactylus* LAUBE, 1865 from the Upper Ladinian/Lower Carnian Cassian Formation of the Dolomite Mountains (Italy) with 36 endotomously branching arms is redescribed. This taxon is treated as a junior synonym of *Encrinus varians* MÜNSTER, 1841, for which *Cassianocrinus* becomes available. This genus differs from older encrinids (isotomous arm branching pattern) by developing additional endotomous arm branchings distally of the second axillary. However, it is *Zardinicrinus* (nov. gen.) *granulosus* (MÜNSTER, 1834) that has to be regarded as ancestor of the family Traumatocrinidae (numerous armlets branching endotomously from four major arms). The Traumatocrinidae, which have a worldwide distribution during Upper Ladinian/Lower Carnian times, are a specialized offshoot of the Encrinidae. Diagnoses of the family Encrinidae with the genera *Encrinus*, *Carnallicrinus* nom. nov., *Cassianocrinus*, *Chelocrinus*, and *Zardinicrinus* nov. gen. are given in an appendix.

¹ Dr. h.c. Hans Hagdorn, Muschelkalkmuseum Ingelfingen, Schloss-Straße 11, D-74653 INGELFINGEN, Deutschland. E-mail: encrinus@t-online.de

Einleitung

Der germanische Muschelkalk hat mit seinen Konservatlagerstätten für die Zeitscheibe des Anis und des unteren Ladin die Echinodermenfaunen eines peripheren Flachmeers am äußersten Nordwestrand der Tethys in hervorragender Erhaltung und Vollständigkeit überliefert (HAGDORN 2000). Allerdings zeigen gleichaltrige, aber nur bruchstückhaft belegte Faunen aus der tethyalen Mitteltrias, dass dort die Diversität größer war als im isolierten und bei schwankender Salinität periodisch gestressten Muschelkalkmeer. Die in den frühen, oberanischen Riffbiotopen der westlichen Tethys lebenden Echinodermenfaunen, wie sie etwa in alpinen oder ungarischen Crinoidenkalken, aber auch im pfortennahen ober-schlesischen Muschelkalk (Karchowitz-Formation) vorkommen, müssen allerdings aus einer Vielfalt von isolierten Skleriten zusammengesetzt werden. Dies gilt auch für die klassische oberladinisch/unterkarnische Cassian-Formation der Dolomiten (Abteital/Alta Badia, Südtirol/Provinz Bozen, Italien), aus der die diversesten Echinoiden- und Crinoidenfaunen der Trias überhaupt beschrieben wurden – wenngleich ebenfalls als Puzzle mit fehlenden Teilen. Gerade unter den Crinoiden sind die meisten Taxa aufgrund isolierter Sklerite aufgestellt worden, denen oft nur begrenzter diagnostischer Wert zukommt.

Seit fast 170 Jahren werden die fossilreichen Cassianer Schichten sorgfältig durchsammelt, und in dieser Zeit wurden neben den häufigen Stiel- und Kronenelementen und den recht seltenen Kelchen doch auch einige wenige zusammenhängende Seelilienkronen gefunden. Besondere Verdienste hat sich als unermüdlicher und erfolgreicher Sammler Dr. h. c. Rinaldo Zardini aus Cortina d'Ampezzo erworben, der seine Funde in akribisch dokumentierten und ästhetisch begeisternden Fotoatlanten für die Wissenschaft verfügbar gemacht hat (ZARDINI 1973 - 1988, WACHTLER 2002). Ihm glückten gleich mehrere Funde dieser Kostbarkeiten. Aber auch in alten Sammlungen aus dem 19. Jahrhundert schlummern noch unbeschriebene Cassianer Seelilienkronen. So scheint es heute, nachdem es seit fast 140 Jahren keine Neubearbeitung der Cassianer Crinoiden gegeben hat, an der Zeit für eine Revision.

Von besonderer Bedeutung sind unter den Cassianer Seelilien die Encrinidae, denn gerade zu dieser Familie gehören die wenigen artikulierten Kronenfunde, und sie vermitteln als Bindeglieder zu den im Unterkarn weltweit verbreiteten Traumatocrinidae, die von der benthischen zur pseudoplanktischen Lebensweise als Treibholzbewohner übergegangen sind (HAGDORN 1995, 1998, 2001). Außerdem ist die Darstellung der Encrinidae im Crinoiden-Treatise (MOORE et al. 1978) völlig unzureichend und verkennt die morphologische Vielfalt dieser typischsten Seelilienfamilie der Trias. Im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit wird zunächst eine Seelilienkrone neu bewertet, die bereits von LAUBE (1865) eingehend beschrieben wurde; außerdem wird eine Vorschau auf eine Neugliederung der Cassianer Encriniden und ihrer stammesgeschichtlichen Stellung gegeben. Dieser Ansatz erfordert eine zusammenhängende Darstellung der Forschungsgeschichte aller Cassianer Encriniden.

Dem ersten Bearbeiter der so überaus reichen Faunen der Cassianer Schichten von St. Kassian, Georg Graf von MÜNSTER (1834, 1841), lagen neben isolierten Stiel- und Kronengliedern nur wenige zusammenhängende Kelche von Seelilien vor. Dennoch erkannte er ihre Diversität und stellte eine Reihe neuer Arten auf, die er bereits bekannten Gattungen zuordnete. Die Stielglieder mit einfachen radialen Kerben – wie sie schon seit Langem von der Muschelkalkseelilie *Encrinus liliiformis* bekannt waren – und dazu passende Kelchteile

waren "von dem gewöhnlichen *E. liliiformis* aus dem Muschelkalk nicht zu unterscheiden" (MÜNSTER 1834: 8). Auch als ihm später umfangreicheres Material vorlag, konnte er "keinen einzigen wesentlichen Unterschied finden" (MÜNSTER 1841: 52). Diese Funde veranlassten ihn auch dazu die Cassianer Schichten mit dem Muschelkalk zu vergleichen. Stielglieder mit "fein gekörnten" Leisten stellte er als neue Art *granulosus* unter Vorbehalt zur Gattung *Apiocrinites* und wies auf ihre Ähnlichkeit mit *Apiocrinites rosaceus* hin. Als ihm für seine Monographie von 1841 ganze Kelche dieser Seelilie vorlagen, zog er sie zur Gattung *Encrinus*. An solchen Kelchen erkannte er auch Stielglieder mit "verschiedenen Zeichnungen auf den Gelenkflächen" (MÜNSTER 1841: 52) als eine weitere, selbständige Art und nannte sie *Encrinus varians*. Zu diesen drei *Encrinus*-Arten fügte er vier Arten von *Pentacrinus*, die heute zu verschiedenen Gattungen der Familie Isocrinidae (KLIKUSHIN 1992, SIMMS 1990a, b) oder zu den Ainigmacrinidae gestellt werden (HAGDORN 1988).

In seiner nur wenig später erschienenen Bearbeitung von Cassianer Faunen – aufgrund seines eigenen Materials – betonte KLIPSTEIN (1845: 274), dass die fast 40 Kelche, die ihm vorlagen, durch Übergänge so miteinander verbunden seien, dass er eine Vereinigung der MÜNSTER'schen Arten unter *Encrinus moniliformis* (= *E. liliiformis*) nicht ausschließen mochte, behielt sie aber bis zu einer späteren Entscheidung dennoch als valide Arten bei. Er fügte sogar noch eine neue Gattung hinzu, die jedoch auf einem schlecht erhaltenen Stielstück (Pluricolumnale) von 11 Stielgliedern beruht (KLIPSTEIN 1845: Taf. 18, Fig. 23). Diesen *Flabellocrinites cassianus* kennzeichnet der Autor durch erhabene, fächerförmige Falten (lat. *flabellum* = Fächer), die vom Perilumen ausgehen. Eine Überprüfung des Holotypus (BMNH 75861) ergab, dass die "concentrische Streifung" (KLIPSTEIN 1845: 277) wohl auf Anlösung zurückgeht. Weil neue Funde ausblieben, konnten spätere Autoren *Flabellocrinites cassianus* nicht als gut begründetes Taxon bestätigen, sondern behandelten es als Synonym von *Encrinus granulosus* (d'ORBIGNY 1849: 206, BIESE 1934) oder von *Encrinus cassianus* (BATHER 1909: 9, SIMMS 1990a). Ein nomenklatorisches Problem wurde in der Folge von LAUBE (1864a, 1865) verursacht, der d'ORBIGNY folgte und in *Flabellocrinites cassianus* einen *Encrinus* sah und dennoch – gegen die Regeln der zoologischen Nomenklatur – einen eigenen *Encrinus cassianus* LAUBE, 1864 aufstellte, und zwar für die durch MÜNSTER (1834, 1841) noch zu *Encrinus liliiformis* gestellten St. Kassianer Encrinen.

Zur Namensgeschichte der Cassianer Encriniden: LAUBE war es gelungen aus den zwischenzeitlich genauestens durchsammelten Kalkmergellagern (vgl. dazu WACHTLER 2002: 108) zwei Kelche mit anhängenden Armen zur Bearbeitung zu erhalten (1864a, 1865). In dem einen (MB ohne Nr.) sah er die Krone jenes Cassianer *Encrinus*, der bislang zu *Encrinus liliiformis* gestellt worden war und dessen Kelche und Stielglieder nur geringfügig von der Muschelkalkart abwichen (LAUBE 1865, Taf. 8 a, Fig. 1, 3-4). Doch ihre 20-Armigkeit und die aboral gerundeten Arme veranlassten LAUBE sie einer neuen Art, *Encrinus cassianus* zugrunde zu legen (LAUBE 1864a), dies obwohl er in KLIPSTEIN'S *Flabellocrinites cassianus* einen *Encrinus* sah. BATHER (1909: 9) hat, wie bereits betont, auf diese Homonymie hingewiesen. Von HAGDORN (1982) wurde *Encrinus cassianus* LAUBE, 1864 dann zur Gattung *Chelocrinus* VON MEYER, 1837 gestellt. Damit ist jedoch die Homonymie nicht beseitigt, denn das Pluricolumnale, auf dem *Flabellocrinites cassianus* KLIPSTEIN, 1845 beruht, ist nicht diagnostisch auf Gattungsebene. Demgegenüber ist *Encrinus cassianus* LAUBE, 1864 klar diagnostiziert. Deshalb haben die meisten späteren Autoren unter *Encrinus cassianus* das LAUBE'sche Taxon verstanden.

Die zweite Krone, die LAUBE vorlag (NHMW 1865/IX/130) – die Seelilie, die im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit steht – gehört zu einem juvenilen Tier und ist vollständig erhalten (LAUBE 1865: Taf. 8 b, Fig. 1-3). Wegen der außergewöhnlich großen Zahl ihrer Arme sah LAUBE (1865) darin gleichfalls eine neue Art und nannte sie *Encrinus (Cassianocrinus) tetarakontadactylus* (griech. die 40-fingerige). Leider zeigt der schöne Fund nicht die Facette des letzten Stielgliedes, was den Vergleich mit den bereits etablierten Encriniden erschwerte. QUENSTEDT (1875: 473) sieht darin nur eine Monstrosität und schreibt: "Es sind das kostbare Beispiele verschiedener Entwicklung von Geschöpfen, die ihrem Wesen nach alle einer grossen Species angehören". Folglich stellte er sie zu *Encrinus liliiformis Cassianus*, wobei ein solcher Zusatz nach Quenstedts Gebrauch nicht als formale Unterart gewertet werden sollte, sondern als "Spielart". In den Erläuterungen zur Tafel 107, Figur 9 ist sie als *Encrinus Cassianus* bezeichnet. Diese Krone – und nicht ? *Encrinus cassianus*, wie im Treatise angegeben – ist Gattungstypus von *Cassianocrinus*. Zwar hatte LAUBE dieses Taxon noch *Encrinus* untergeordnet, schlägt aber vor "die Art von *Encrinus* abzuzweigen und als eigenes Genus aufzustellen, wofür ich wohl den Namen *Cassianocrinus* vorschlagen möchte" (LAUBE 1865: 276). SIMMS (1990a: 72) sieht in *C. tetarakontadactylus* ein jüngerer Synonym von *E. varians* und stellt diesen wegen seines endotomen Armteilungsmusters zu *Traumatocrinus*. Genauso verfährt er mit *E. granulatus* und ordnet auch diesen wegen der Porenkanäle im Stiel der Gattung *Traumatocrinus* zu.

Vor LAUBE war es schon QUENSTEDT (1852) gelungen eine bis zu den Armansätzen vollständige, aber 10-armige *Encrinus*-Krone von St. Cassian für die Tübinger Sammlung zu bekommen (IGPT Qu. 1872-1875 Taf. 107 Fig. 8) und bildete sie auf Taf. 54, Fig. 11 ab. Sie erinnerte ihn sehr an *Encrinus liliiformis*, "doch sind die Glieder auffallend geschwollen (QUENSTEDT 1852: 614). Diese Seelilie unterscheidet sich mit ihren hohen, aboral sackartig aufgeblähten Radialgliedern und mit ihrer 10-Armigkeit von den anderen Cassianer Encriniden, aber auch von den Muschelkalk-Encriniden. Sie wurde jedoch nie als neue Art beschrieben. In der Petrefactenkunde Deutschlands bezeichnet QUENSTEDT (1875: 472) diese Krone als *Encrinus liliiformis Cassianus*, in den Erläuterungen zur Tafel 107, Figur 8 als *Encrinus Cassianus*, in der dritten Auflage des Handbuchs der Petrefactenkunde (1885: 934) dann als "bedeutungslose *Var. Cassiana*". Für diese gut diagnostizierte Seelilie ist demnach kein Name verfügbar.

Seit dieser Pionierzeit in der Erforschung der Südalpen-Trias haben die Cassianer Crinoiden keine grundlegende Revision mehr erfahren. In den Atlanten von ZARDINI (1974, 1988) und in dem Gadertal-Buch von COSTAMOLING & COSTAMOLING (1994) wurden neue Kronenfunde abgebildet und bekannten Arten zugeordnet. ZARDINI (1976) stellte auch weitere Taxa auf, die zu den Encrinidae gehören könnten, die jedoch alle auf isoliertem Stielmaterial beruhen. HAGDORN (1988) identifizierte aufgrund des von Zardini gesammelten Materials die schon MÜNSTER bekannten rätselhaften "Kelche", an denen keine Suturen zu erkennen sind, als differenzierte Nodalglieder eines spezialisierten kleinen Crinoiden, die den Kelch aboral einschlossen. Diese *Ainigmacrinus* genannten Seelilien wurden unter Vorbehalt als selbständige Familie Ainigmacrinidae zur Ordnung Encrinida gestellt. Ins Interesse rückten Cassianer Encriniden erst wieder, als sich abzeichnete, dass sie – nicht als *missing links*, sondern als längst entdeckte Bindeglieder zu den Traumatocriniden vermitteln, einer im Oberladin/Unterkarn weltweit verbreiteten Seelilienfamilie, von der in China und Sibirien hervorragend erhaltene und vollständige Exemplare gefunden wurden (MU 1949, YELTSYSEVA & POLYARNAYA 1986, HAGDORN 1998, 2001, YU et al. 2000, WANG et al. 2003).

Aufbewahrungsorte des untersuchten Materials

BMNH	Natural History Museum London (Typen und Originale zu KLIPSTEIN 1843-1845)
BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München (Typen und Originale zu MÜNSTER 1834, 1841)
IGPT	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie Tübingen (Originale zu Quenstedt 1851 – 1884)
MB	Museum für Naturkunde an der Humboldt Universität zu Berlin (Typus zu <i>Encrinus cassianus</i> LAUBE, 1865)
MHI	Muschelkalkmuseum Ingelfingen (bisher unbearbeitetes Material)
MRC	Museo Regoles Cortina d'Ampezzo (Originale zu ZARDINI 1976)
NHMW	Naturhistorisches Museum Wien (Typus zu <i>Encrinus (Cassianocrinus) tetarakontodactylus</i> LAUBE, 1865 und weitere Originale zu LAUBE 1865, außerdem unbearbeitetes Material)
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (bisher unbearbeitetes Material)

**Neubeschreibung des Originals von
Encrinus (Cassianocrinus) tetarakontodactylus LAUBE, 1865**

Bis heute ist das erstmals von LAUBE (1865) beschriebene Stück (Abb. 1, Taf. 1) die einzige vom Kelch bis zu den Armspitzen vollständig erhaltene Seelilienkrone aus den Cassianer Schichten geblieben. Weil der ansitzende Stielrest ungünstig erhalten und die Oralseite des Kelches von den Armen verdeckt ist, wird der Vergleich mit anderen Encrinidenarten erschwert. Die Seelilie gelangte nach Mitteilung von Dr. O. Schultz 1865 "Im Tausche von L. Liebner in Innsbruck" ins Naturhistorische Museum Wien und wird dort unter der Inventarnummer 1865/IX/130 aufbewahrt. Seit der Erstbeschreibung wurde das Stück mehrfach erwähnt, aber nicht mehr neu untersucht.

Maße

Kelch	Durchmesser	7,7 mm	Krone	Gesamtlänge	22,5 mm
	Höhe	2,0 mm		Durchmesser in Höhe IBr1Ax	10,0 mm
	Basalgrube	4,0 mm		Länge Pinnulae	ca. 3,5 mm
	Breite R distal	5,1 mm		Durchmesser distal	13,4 mm
	Breite R proximal	3,0 mm			
			Stiel	Durchmesser	4,0 mm
				Höhe vorletztes Columnale	0,8 mm
Arme	Breite IBr1	4,5 - 5,4 mm			
	Höhe IBr1	1,5 mm			
	Breite IBr2Ax	4,2 - 5,2 mm			
	Höhe IBr2Ax	1,6 - 2,2 mm			
	Breite IIBr1	2,7 - 3,3 mm			
	Breite IIBr2Ax	2,7 - 3,4 mm			
	Breite IIIBr2Ax	1,6 - 2,7 mm			
	Breite IVBr3Ax	1,3 - 1,7 mm			
	Breite Arme an Basis	ca. 0,8 mm			
	Breite Arme in Mitte	max. 1,1 mm			
	Länge Armstrahl max.	19,0 mm			
Länge perradialer Armzweig	max. 14,5 mm				
Länge interradianaler Armzweig	max. 10,5 mm				



Abb. 1: *Cassianocrinus varians* (MÜNSTER, 1841), vollständige Krone. Original zu *Encrinus* (*Cassianocrinus*) *tetarakontadactylus* LAUBE, 1865. Cassian-Formation (Oberladin/Unterkarn) St. Kassian; ein genauere Fundort ist nicht bekannt. NHMW 1865/IX/130. Gesamtlänge 22,5 mm.

Übersicht – Die völlig von Gestein befreite Krone eines semiadulten Individuums wirkt trotz ihrer vielen Arme nicht gedrungener als eine gleich große Krone von *Encrinus liliiformis*. Vom Kelch liegt nur der Radialkranz frei; die Stielgrube ist durch Reste eines abgebrochenen Stielglieds verdeckt (Taf. 1 g). Bis zu den axillären zweiten Sekundibrachialia teilen sich die Arme – wie bei *Chelocrinus* – nach isotomem Muster. Mit den Tertibrachialia setzt endotomes Teilungsmuster ein. In drei von den fünf Radien sind außerdem noch quartäre Teilungen ausgebildet. In diesen drei Armstrahlen sind damit jeweils acht Armzweige ausgebildet, in den beiden anderen jeweils sechs; die Gesamtzahl der Arme beträgt also 36, nicht 40, wie der Name nahe legt (Abb. 2).

Kelch – Der Kelch ist niedrig schüsselförmig und hat eine subhorizontale oder eingesenkte Basis. Von der Aboralseite gesehen hat der Kelch gerundet 5-eckigen Umriss (Taf. 1 f, g). Der Stieldurchmesser, der ungefähr dem Durchmesser der Stielgrube entspricht, ist mit 52 Prozent des Kelchdurchmessers verhältnismäßig groß. Weil die proximalen Stielglieder rund sind, dürfte dies auch für die Stielgrube zutreffen. Lage und Form der Basis sind nicht genau zu ermitteln, denn Stielreste verdecken Infrabasalia und Basalia. Die Basalia überragen demnach die Stielgrube kaum oder gar nicht. Die Radialia erheben sich mit einer gerundeten Kante aboral weit über die Basis; ihre Außenseite ist flach und zeigt keinerlei Aufblähungen. Bei der relativ großen Länge der Radialia erscheint der Kelch hoch (Abb. 1, Taf. 1 a-f). Die Radialfacette ist steil gegen die Längsachse aufgerichtet, zeigt also nach oben; sie ist wegen der ansitzenden Arme der Beobachtung nicht zugänglich. Ihr Außenrand ist perradial flach eingebuchtet. Auch die übrigen Facetten und die Oralseite des Kelches sind verdeckt. Die Suturen zwischen den Radialia liegen nicht vertieft. Es kann eine feste, synostosiale Verbindung angenommen werden, denn die Radialia sind nicht gegeneinander verschoben.

Arme – Auch von der Armkrone ist nur die aborale Außenseite zu sehen (Abb. 1, Taf. 1 a-f), an wenigen Armen zudem einige distale Pinnulae von der Seite (Abb. 4). Das Teilungsmuster der Arme ist in Abb. 2 und 3 dargestellt.

Die Aboralseite der ersten Primibrachialia ist niedrig rechteckig, wobei die Suturen an der Proximalfacette gegen die Radialia etwas ausgebaucht, die Suturen gegen die zweiten Primibrachialia etwas eingezogen sind (Abb. 1). Entlang der Radialfacette verläuft bei geschlossener Krone außen eine Rinne, welche einen Spielraum für das Abkippen der Arme und damit die

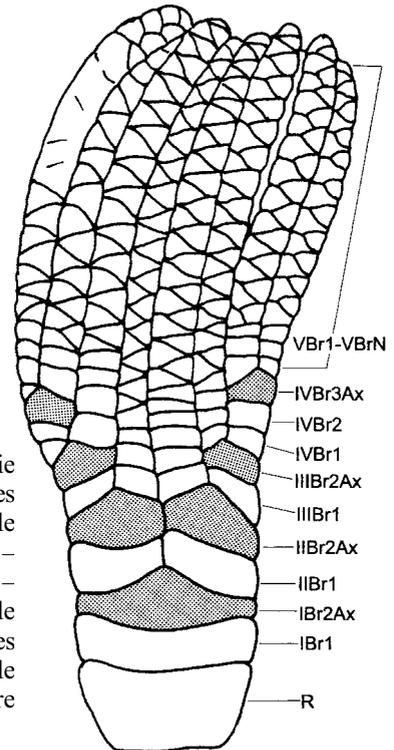


Abb. 2: *Cassianocrinus varians* (MÜNSTER, 1841). Terminologie des ersten Armstrahls (vgl. Abb. 1). R – Radiale; IBr1 – erstes Primibrachiale; IBr2Ax – zweites, axilläres Primibrachiale (Primaxillare); IIBr1 – erstes Sekundibrachiale; IIBr2Ax – zweites, axilläres Sekundibrachiale (Sekundaxillare); IIIBr1 – erstes Tertibrachiale; IIIBr2Ax – zweites, axilläres Tertibrachiale (Tertaxillare); IVBr1 – erstes Quartibrachiale; IVBr2 – zweites Quartibrachiale; IVBr3Ax – drittes, axilläres Quartibrachiale (Quartaxillare); VBr1 bis VBrN – Quintibrachialia. Axilläre Armglieder gerastert.

denn ab hier setzt das endotome Verzweigungsmuster der Arme ein; weitere Armteilungen finden also jeweils im äußeren Ast statt, der demnach jeweils kräftiger entwickelt ist. Die Aboralseiten der Sekundaxillaria sind kräftig quergewölbt, aber kaum aufgebläht.

Die außen im Armstrahl liegenden ersten Tertibrachialia haben eine fast keilförmige Aboralseite und gleichen mit ihrer verlängerten Außenseite die Schiefe über den axillären Facetten wieder aus. In jedem der beiden Radien mit nur sechs Armzweigen (dritter und vierter Radius) ist vor den nächsten axillären Gliedern je einmal ein weiteres nichtaxilläres Tertibrachiale mit schief viereckiger Aboralseite eingeschaltet (Abb. 3, Taf. 1 c-d); die beiden anderen Äste sind regulär gebaut, indem bereits das zweite Tertibrachiale axillär ist (Tertaxillaria). In den drei anderen Armstrahlen folgt völlig regulär nach einem nichtaxillären ersten Tertibrachiale mit keilförmiger bis schief-viereckiger Aboralseite ein axilläres, aboral kaum aufgeblähtes Tertibrachiale mit quergewölbter Aboralseite, dessen äußere Distalfacette jeweils wieder etwas breiter ist als die innere. In den äußeren Ästen folgen bis zur letzten, quartären Teilung zwei bis drei nichtaxilläre Glieder mit schief keilförmiger bis schief rechteckiger Aboralseite. Die fünfeckigen Quartaxillaria sind verhältnismäßig lang, symmetrisch und quer gewölbt.

In den 36 freien Armzweigen sind die ersten zwei bis vier Glieder jeweils uniserial angeordnet (Abb. 1, 2) und haben eine flache oder leicht eingezogene, unregelmäßig viereckige Aboralseite. Sie können sich mit benachbarten Armgliedern lateral so verzahnen, dass ein unregelmäßiges, aber dichtes Plattenmosaik entsteht (Abb. 1). Mit beginnender Zweizeiligkeit werden die Arme aboral zunehmend wieder rund, d.h. die Brachialia sind aboral quergewölbt (Taf. 1 f). Bis zur Armmitte lässt sich allerdings noch eine gerundete Kante zwischen Aboralseite und Seitenflächen feststellen, die nach distal ausklingt. Dort bilden Aboralseite und Seitenflächen der Armglieder eine einheitliche Querwölbung. Die Zweizeiligkeit setzt unvermittelt ein; über die ganze Länge des Armzweigs bleiben dabei die schiefen Suturen der Zickzacknaht zwischen den Gliedern der Gegenzeile länger als die senkrecht zur Arm-Längsachse verlaufenden Suturen zwischen den Gliedern derselben Zeile (Wechselzeiligkeit oder unreife Biserialität). Die Winkel der Zickzacknaht steigen von ca. 25° im proximalen auf ca. 50° im distalen Arm.

Die Armglieder sind fast skulpturlos; nur im distalen Abschnitt können flache Aufblähungen beobachtet werden. Im proximalen Armabschnitt liegen die Nähte zum Teil etwas erhöht; dann ist die Aboralseite der Brachialia leicht eingezogen. Ihre größte Breite erreichen die Arme zu Beginn des letzten Drittels ihrer Länge. Das terminale Armglied ist kegelförmig zugespitzt. Trotz unterschiedlicher Länge, bedingt durch ihre Stellung in der Teilungshierarchie, sind die Armzweige innerhalb eines einzelnen Strahls ungefähr gleich dick und reichen gleich weit nach distal. Die Zweige des ersten und des fünften Strahls sind allerdings insgesamt länger als die der anderen. Am kürzesten sind die Armzweige des dritten Strahls. Möglicherweise handelt es sich dabei um ein Regenerat.

Bei Betrachtung der Krone schräg von aboral (Taf. 1 f) scheint jeder Strahl in zwei mit 50° divergierende 'Hauptarme' aufzuspalten, von denen im offenen Winkel die 'Nebenarme' abzweigen. Betrachtet man die einzelnen Armstrahlen für sich, so fällt auf, dass von der zentralen Aufblähung des Primaxillare V-förmig, im Winkel von 50° die in gerader Reihe aufeinander folgenden Armglieder bis zur tertiären Teilung einen einheitlichen, aboral gerundeten Wulst bilden, der jeweils im Bereich der Axillaria schwach gebuckelt und im Bereich der nichtaxillären Glieder schwach eingesattelt ist (Taf. 1 f).



Abb. 4: *Cassianocrinus varians* (MÜNSTER, 1841). Armspitzen und Pinnulae im zweiten bis vierten Armstrahl. Zur Kontrasterhöhung befeuchtet. Breite des Bildausschnitts 9,5 mm.

Von diesem Wulst fällt die Aboralseite des Armstrahls steil nach interrarial gegen den Nachbarstrahl ab und bildet eine Senke, und zwar besonders ausgeprägt in Höhe der Sekundaxillaria. Auch nach perrarial, zur Symmetrieachse des Strahls, liegen die fächerförmig absplattendenden Armzweige zunehmend tiefer. So verläuft eine zweite Senke, an den Sekundaxillaria einsetzend, perrarial zwischen den rechten und linken Armbüscheln jedes Strahls (Taf. 1 f). Dadurch gelangen die Arme jedes Strahls bei geöffneter Krone in eine von innen nach außen gestaffelte Position, die wohl eine optimale Stellung des geöffneten Filtrierfächers erlaubte. Die geschlossene Krone erhält in Höhe der Primaxillaria einen gerundet fünfeckigen Querschnitt mit den Buckeln der Axillaria als Ecken, ist also interrarial eingezogen. Im Bereich der Quartaxillaria ist der Querschnitt gleichfalls gerundet fünfeckig, wobei die stärksten Einbuchtungen hier perrarial liegen (Taf. 1 f).

Pinnulae – Am Distalende einzelner Arme liegen die Pinnulae frei (Abb. 4). Es konnten maximal sechs Glieder pro Pinnula gezählt werden. Wo eine Pinnula inseriert, ist das Brachiale lateral tief ausgeschnitten. Das erste Pinnulare ist allgemein kürzer als das zweite. Auf den Seitenflächen ist eine undeutliche Längskante ausgebildet, distal ein schräg aufwärts gerichteter, schwacher Haken. Am 21. Tertibrachiale von Arm 5 in Strahl 3 sitzen sechs Pinnularia an, am 25. noch vier, am 27. noch drei und am 29. überhaupt keines mehr. Demnach tragen die drei bis vier am weitesten distal liegenden Brachialia keine Pinnula mehr. Mit welchem Brachiale die Pinnulierung einsetzt, ist an dieser Krone nicht zu ermitteln.

Oralsskelett – Weder an den Pinnulae noch an den Armen sind am vorliegenden Stück orale Elemente zu sehen; auch das Tegmen entzieht sich der Beobachtung.

Stiel – Vom Stiel sind Reste von drei Gliedern erhalten, die sich aber nicht scharf voneinander abgrenzen lassen (Taf. 1 f-g). Ihr Querschnitt ist rund. Die Sutura ist am Rand gewellt. Eine hierarchische Analyse der Glieder ist nicht möglich. Weil der Stiel an einer späten Fläche abbricht, die schräg durch das letzte Columnale verläuft, bleibt auch die Facette unscharf. Es lässt sich daher nur noch festhalten, dass ein peripheres Muster von Leisten und Kerben ausgebildet ist (multiradiate Crenulierung). Das Lumen ist nicht erkennbar.

Diskussion

Als LAUBE (1865) das einmalige Stück beschrieb, konzentrierte sich sein Augenmerk auf die von Encriniden bis dahin unbekannte Art der Armteilung über dem Sekundaxillare und die Gesamtzahl der Arme. Nach BEYRICHS (1857) Diagnose ist das Genus *Encrinus* durch 10 oder 20 Arme gekennzeichnet. So fragt LAUBE, ob er in dem Stück eine 'Monstrosität' sehen soll, wie sie STROMBECK (1855) von *Encrinus liliiformis* in vielfältiger Form beschrieben hat, oder ein selbständiges Genus. Wegen der Regelmäßigkeit der Anomalie entscheidet er sich zunächst dafür BEYRICHS Diagnose zu erweitern, schlägt dann aber gleich für den Fall, dass sich eine weitere solche Krone finden lasse, vor, diese dann als *Cassianocrinus* von *Encrinus* zu trennen. Von seiner Unentschlossenheit zeugt auch, dass er die eigenartige Krone in der Legende zu Tafel VIII b als *Encrinus tetarakontadactylus* bezeichnet, ihre Beschreibung auf S. 274 aber *Encrinus (Cassianocrinus) tetarakontadactylus* überschreibt.

Diese Überlegungen mögen Laube auch davon abgehalten haben, die Seelilie mit den aus den Cassianer Schichten bereits bekannten *Encrinus*-Arten zu vergleichen, deren Kelche und Stielglieder er zuvor charakterisiert hat. So ist ihm nicht aufgefallen, dass die Theka kleineren Kelchen von *Encrinus varians* entspricht, die gleichfalls eine gerundete Aboralseite haben und deren Radialfacetten nach oben gerichtet sind. Weil an Laubes neuer Art die Facette des letzten Stielglieds nicht erhalten und die Stielgrube nicht sichtbar ist, fehlt allerdings der letzte Beweis, dass es sich um die Krone eines semiadulten Individuums von *Encrinus varians* handelt. Dennoch wird *Cassianocrinus tetarakontadactylus* hier als jüngeres Synonym von *varians* aufgefasst; damit wird *Cassianocrinus* gültiger Gattungsname für *varians*, denn diese Seelilie unterscheidet sich in mehreren Merkmalen von *Encrinus*.

Diese Zuordnung, die auch SIMMS (1990a) vertritt, wird unterstützt durch zwei weitere Kelche von *varians* mit anhängenden Stielresten und mit den Armstümpfen, die gleichfalls im Naturhistorischen Museum Wien aufbewahrt sind, aber bislang noch nicht beschrieben wurden (NHMW 1865/L/259, 1884/D/48). Die größere von ihnen zeigt gleichfalls endotome Armteilung; bei der kleineren sind die Armstümpfe nur bis zum Sekundaxillare erhalten. Auch die von ZARDINI (1976) auf Taf. I, Fig. 4 a-c abgebildete Krone gehört wegen der hohen Radialia wohl eher zu *Cassianocrinus varians* als zu *Chelocrinus cassianus*, auch wenn hier das endotome Teilungsmuster der Arme nicht in allen Radialien ausgebildet ist. Die wenigen aus den Cassianer Schichten bekannten Kronen mit Armresten zeigen also durchaus Unterschiede und ihre Zuordnung zu *Ch. cassianus* oder *C. varians* ist deshalb nicht immer eindeutig. Geht man aber von ähnlich großer Variabilität wie bei der Muschelkalkseelilie *Encrinus liliiformis* aus, von dem Tausende von vollständigen Kronen vorliegen, dann rücken manche Unterschiede in den Bereich innerartlicher Variabilität. Dies gilt insbesondere für den Bau der Arme,

denn selbst einzelne Individuen zeigen von Strahl zu Strahl unterschiedliche Teilungsmuster. STROMBECK (1855) und HAGDORN (1982) beschrieben solche Unregelmäßigkeiten bei *Encrinus liliiformis* und *Chelocrinus schlotheimi*. Sie sind wohl häufig auf traumatische Ursachen zurückzuführen. Von den Cassianer Encriniden kennt man außerdem wegen der schmalen Materialbasis auch die ontogenetisch bedingten Unterschiede noch zu wenig, von denen man jedoch ausgehen muss (vgl. HAGDORN & SCHULZ 1996). Die hier beschriebene Seelilie ist sicher semiadult, denn es liegen Stielreste sowohl von *varians* als auch von *cassianus* vor, die auf weitaus größere Individuen schließen lassen. Diagnostisch zuverlässiger sind die Merkmale der oralen Kelchseite (Radialfacetten) und vor allem der Columnalia-Facetten, die jedoch bei dem hier beschriebenen Stück verdeckt bzw. nicht erhalten sind.

Eine Zuordnung von *tetarakontadactylus* zu *Chelocrinus cassianus* kann ausgeschlossen werden, denn dessen Kelch ist schüsselförmig und hat schräg nach oben und außen gerichtete Radialfacetten, eine flache Aboralseite sowie eine subhorizontale, nicht vertiefte Basis mit großen Basalia. Auch sind die Armteilungen von *Ch. cassianus* in der Regel isotom (vier Arme pro Radius), wenngleich auch hier gelegentliche weitere Teilungen vorkommen können. Der Übergang zum endotomen Teilungsmuster ist bereits im Anis bei einzelnen Individuen von *Ch. schlotheimi* angelegt (HAGDORN 1982).

Bei "*Encrinus*" *granulosus* nimmt der Stiel einen viel größeren Raum der Basalgrube ein und die aborale Außenseite des Kelchs ist bei breiten, nach außen gerichteten Radialfacetten schmal. Eine noch unbeschriebene Krone von *granulosus* mit Stielstümpfen (MHI 1788) zeigt gleichfalls vermehrte Armzahl bei endotomem Teilungsmuster.

Cassianocrinus varians vermittelt mit seinem Armbau zur Familie Traumatocrinidae mit einer Vielzahl endotom geteilter Arme, die im oberen Ladinium und unteren Karnium weltweit vorkommt (HAGDORN 1998, 2001). *Traumatocrinus* ist allerdings wohl nicht von der zu *Cassianocrinus* führenden Linie abgespalten, sondern eher von der zu "*Encrinus*" *granulosus* führenden. Diese Art zeigt im Mosaik von Encriniden- und Traumatocriniden-Merkmalen noch größere Nähe zu den Traumatocriniden, nämlich endotome Armteilung, extrem niedrige Columnalia, im proximalen Stiel außerdem intercolumnare Kanäle (Fossulae) und Bündel von Längskanälen parallel zum Zentralkanal durch den Stiel (Tubuli). Da echte Traumatocriniden im ganzen tethyalen und auch im borealen Bereich bereits im oberen Ladinium auftreten (z.B. Pachycardientuffe der Seiser Alm; Zhuganpo-Formation, Provinz Guizhou, S-China; Aghdharband-Formation, Aghdharband, Iran; Poseidon-mefinae-Zone, Spitzbergen), können beim gegenwärtigen Kenntnisstand Ort und Zeit der Abspaltung nicht näher bestimmt werden, denn aus dem unteren Ladinium liegen leider keine vollständigen Funde von Encrinidenkronen vor. Bei den ladinisch/karnischen Encriniden der Cassianer Schichten und der Pachycardientuffe ist aber ganz offenbar eine Tendenz zur Vermehrung der Armzahl durch Armteilung, z. T. durch endotome Muster zu beobachten. Der biologische Vorteil bestand in einer Optimierung des Filterapparates. Die maximalen Größen der Cassianer Crinoiden lassen sich nur schätzen, weil ganze adulte Individuen nicht vorliegen. Einzelne Stielglieder und Kelche von extremer Größe lassen jedoch darauf schließen, dass zumindest die Kronen ähnliche Dimensionen erreichten wie die der Muschelkalk-Encriniden.

Stratigraphische Verbreitung und mutmaßliche Verwandtschaftsverhältnisse der Encrinida-Gattungen sind in Abb. 5 dargestellt. Die neuen Taxa *Carnallicrinus* nom. nov. und *Zardinicrinus* nov. gen. sind im Appendix diagnostiziert.

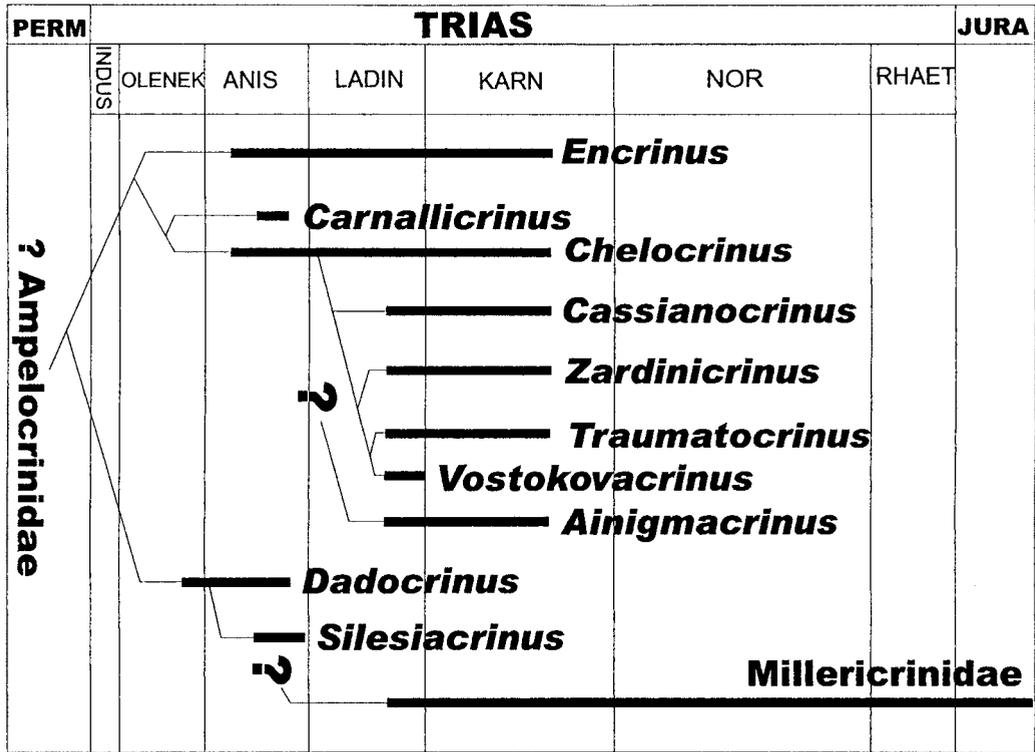


Abb. 5: Stratigraphie und Verwandtschaft der Gattungen der Ordnung Encrinida.

Sicher lebten alle Cassianer Encriniden benthisch – im Gegensatz zu den pseudoplanktischen Traumatocriniden, die vorwiegend an Treibhölzern angeheftet durch die Meere drifteten (HAGDORN 1998, 2001). In den Cassianer Riffbiotopen mit ihren äußerst diversen Lebensgemeinschaften erreichten die Crinoiden jedoch nicht die dominante Stellung wie ihre älteren Verwandten im Muschelkalkmeer, die mit ihren Haftorganen selbst zum Bau des Riffgerüsts beitrugen und deren zerfallene Reste zu meterdicken Crinoidenkalken akkumulierten (HAGDORN 1978, HAGDORN & OCKERT 1993).

Systematische Paläontologie

Ordnung Encrinida MATSUMOTO, 1929 [nom. transl. HAGDORN, 1988]

Familie Encrinidae DUJARDIN & HUPÉ, 1862

[*nom. correct.* ICZN, 1962 (Bull. Zool. Nomencl., Bd. 19, Tl. 5: 263)
(pro Encriniens DUJARDIN & HUPÉ, 1862: 161)]

Gattung *Cassianocrinus* LAUBE, 1865

Typusart – *Encrinus (Cassianocrinus) tetarakontadactylus* LAUBE, 1865 (= *Encrinus varians* MÜNSTER, 1841); durch Monotypie.

Diagnose – Kelch flach, gerundet fünfeckig bis annähernd rund; Basis vertieft; Basalkranz fast völlig vom Stiel verdeckt; aborale Grube rund, flach ansteigend; Durchmesser der Stielgrube kleiner als die Hälfte des Kelchdurchmessers. Oralseite flach. Interradialfacetten synostosomal. Radialfacetten nach oben gerichtet; aborale Ligamentgrube mit kräftig gekerbter Randleiste. IBr2 und IIBr2 axillär; weitere Armteilungen endotom. Zweizeiligkeit ab dem 2. bis 5. Brachiale. Axillaria aboral mehr oder weniger stark aufgebläht. Pinnularia mit distalem Haken. Stiel zylindrisch, proximale Nodalia mit Epifacette, Nodalia selten mit Zirren, Zirrensockel rund, mit multiradiater Facette. Facetten der proximalen Stielglieder mit kurzen Randleisten und petaloidem Muster aus kurzen Granulae, das sternförmig vom Perilumen ausgeht. Distale Stielglieder mit kurzen multiradiaten Leisten und einem Kranz von Granulae um das Perilumen.

Cassianocrinus varians (MÜNSTER, 1841)

(Abb. 1, 3, Taf. 1-2)

- V 1841 *Encrinus varians* – MÜNSTER, Kalkmergelschichten St. Cassian: 52 f., Taf. V, Fig. 8 a-b, 10 a-e.
 V 1845 *Encrinus varians* MÜNSTER – KLIPSTEIN, Östliche Alpen: 275 f., Taf. VIII, Fig. 19 a-d [? Taf. VIII, Fig. 19 e]
 V 1852 *Encrinites granulatus* – QUENSTEDT, Handbuch Petrefaktenkunde 1. Aufl.: 614, Taf. 54, Fig. 17, 18.
 1864 *Encrinus varians* – LAUBE, Bemerkungen Münster'sche Arten: 405.
 1865 *Encrinus varians* – LAUBE, Fauna St. Cassian: 273 f., Taf. VIII a, Fig. 13-16
 1865 *Encrinus (Cassianocrinus) tetarakontadactylus* – LAUBE, Fauna St. Cassian: 274 ff., Taf. VIII b, Fig. 1-3.
 V 1867 *Encrinites varians* – QUENSTEDT, Handbuch Petrefaktenkunde 2. Aufl.: 732, Taf. 68, Fig. 17, 18.
 V 1867 *Encr. tetarakontadactylus* – QUENSTEDT, Handbuch Petrefaktenkunde 2. Aufl.: 732.
 V 1875 *Encrinus liliiformis cassianus* – QUENSTEDT, Petrefaktenkunde Deutschlands: 473, Taf. 107, Fig. 9 [= LAUBES Original zu *Cassianocrinus tetarakontadactylus*]
 V 1875 *Encrinus varians* – QUENSTEDT, Petrefaktenkunde Deutschlands: 482 ff., Taf. 107, Fig. 89-90, 92-95.
 V 1885 *Encrinus varians* – QUENSTEDT, Handbuch Petrefaktenkunde 3. Aufl.: 934, Taf. 74, Fig. 17-19.
 V 1885 *Encr. tetarakontadactylus* – QUENSTEDT, Handbuch Petrefaktenkunde 3. Aufl.: 934.
 1904 *Encrinus (Entrochus) varians* MÜNSTER – BROILI, Pachycardientuffe: 150 f., Taf. 17, Fig. 4.
 1909 *Encrinus* – BATHER, Bakony: 6, 9.
 1927 *Encrinus varians* MÜNSTER – OGILVIE GORDON, Grödener-, Fassa-, Enneberggebiet: 84, Taf. 12, Fig. 36 a-c.
 ? 1936 *Encrinus varians* MÜNSTER – JEKELIUS, Weißer Triaskalk von Braşov, 41, Taf. 2, Fig. 14.
 ? 1936 *Isocrinus* n. sp. ind.– JEKELIUS, Weißer Triaskalk von Braşov, 42, Taf. 2, Fig. 18.
 V 1976 *Encrinus varians* MÜNSTER – ZARDINI, Atlante degli Echinodermi: 6, Taf. I, Fig. 28, 37; Taf. II, Fig. 12, 27-29; Taf. III, Fig. 49 a, b; Taf. IV, Fig. 1 a-b, 2, a-b.
 V ? 1976 *Encrinus cassianus* LAUBE n. forma *abnormis* – ZARDINI, Atlante degli Echinodermi: 6, Taf. I, Fig. 4 a-c.
 1988 *Encrinus varians* – ZARDINI, Fossili delle Dolomiti: Taf. 4, Fig. 12.
 1990 *Traumatocrinus varians* – SIMMS, Crinoid diversity, 72.
 V 1998 *Cassianocrinus varians* – HAGDORN, Lang verkannte Seelilie: 271, Abb. S. 273 [= LAUBES Original zu *Cassianocrinus tetarakontadactylus*]

Lectotypus – Original zu MÜNSTER 1841, Taf. 5, Fig. 8 a-b (BSP 1877 X 1013); hierin designiert (Taf. 2 a). Die Syntypen zu MÜNSTER 1841, Taf. 5, Fig. 10 a-c, e (BSP 1877 X 1026, 1877 X 1033, 1877 X 1027, 1877 X 1028) konnten identifiziert werden (Taf. 2 b-e), nicht aber das Original zu Taf. 5, Fig. 10 d.

Material – Typen und Originale zu KLIPSTEIN 1845, Taf. 8, Fig. 19 a-d (BMNH); LAUBE 1865, Taf. 8 a, Fig. 13-16, Taf. 8 b, Fig. 1-3 (NHMW); QUENSTEDT 1875, Taf. 107, Fig.

90, 92-95 (IGPT); ZARDINI 1976, Taf. 1, Fig. 28, 37, Taf. 2, Fig. 12, 27-29, Taf. 3, Fig. 49 a-b, Taf. 4, Fig. 1 a-b, 2 a-b (MRC); mehrere Kelche, zahlreiche Kelch- und Armglieder sowie Columnalia aus der Cassian-Formation von St. Kassian (SMNS); Kelche, Basalkränze sowie Kelch- und Armglieder und Columnalia aus der Cassian-Formation (St. Kassian, Umgebung von Cortina d' Ampezzo) und aus den Pachycardientuffen der Seiser Alpe (MHI).

Diagnose – Wie Gattung

Geographisches Vorkommen – Dolomiten (Italien, Provinzen Bolzano, Belluno); ? Nördliche Kalkalpen, Füssen (BEYRICH 1863); Rumänien, Südkarpaten, Braşov (JEKELIUS 1936); weitere Nennungen bei BIESE 1934 und SIEVERTS-DORECK & BIESE 1939.

Stratigraphische Verbreitung – Liegendes der Pachycardientuffe (oberes Ladinium, Protrachyceras-Zone, Neumayri-Subzone); Pachycardientuffe der Seiser Alpe, (oberes Ladinium, Protrachyceras-Zone, Regoledanus-Subzone). Cassian-Formation von St. Kassian und Umgebung von Cortina d' Ampezzo (oberes Ladinium, Protrachyceras-Zone, Regoledanus-Subzone bis unteres Karnium, Trachyceras-Zone, Aonoides-Subzone). Zur Biostratigraphie der Cassian-Formation und zur Grenze Ladinium/Karnium vgl. URLICHS (1977, 1994), MIETTO & MANFRIN (1995) und BROGLIO et al. (1999).

Appendix

Gattungen und Arten der Familie Encrinidae

Familie Encrinidae DUJARDIN & HUPÉ, 1862 [*nom. correct.* ICZN, 1962 (Bull. Zool. Nomencl., Bd. 19, Tl. 5: 263) (pro Encriniens DUJARDIN & HUPÉ, 1862: 161)]

Diagnose – Kelch niedrig kegelförmig bis flach schüsselförmig; Basis subhorizontal, vertieft oder konvex. Infrabasalia vollständig, Basalia teilweise oder völlig in der Stielgrube verdeckt; Radialia niedrig; interradiale Facetten zygosynostosal oder synostosal. Interradialia oder Interbrachialia fehlend. Armteilung isotom am IB₂ (10 Arme), weitere Armteilungen am IIB₂ möglich (20 Arme); distal weitere Armteilungen bei endotomem Teilungsmuster möglich (mehr als 20 Arme). Arme proximal einzeilig, nach distal ab dem 2. bis 10. Brachiale zweizeilig. Pinnularia glatt, pectinat, oder mit distalem Haken. Tegmen flexibel, aus kleinen polygonalen Skleriten, Analtubus niedrig. Stiel mäßig lang bis sehr lang; Columnalia proximal subpentagonal bis zylindrisch, distale Columnalia zylindrisch; proximale Nodalialia verdickt, mit oder ohne Zirren; Facetten multiradiat oder mit granuliertem petaloidem Schleifenmuster. Zirrallia klein, fassförmig. Haftscheibe diskoid oder inkrustierend, aus einem einzigen Element bestehend.

Encrinus LAMARCK, 1801: 379 [= *Encrina* BRONN, 1848 (nom. nullum)], [= *Jenaicrinus* JAEKEL, 1918: 67 (*Encrinus* cf. *aculeatus* VON MEYER, 1847; WAGNER 1886, Taf. 2, Fig. 15)].

Typusart – *E. liliiformis* LAMARCK, 1801: 379; durch spätere Designation ICZN, 1962 (plenary powers, Op. 636).

Diagnose – Kelch flach schüsselförmig, fünfeckig bis gerundet fünfeckig; Basis subhorizontal; Basalia teilweise in der Stielgrube verdeckt; Radialia niedrig; interradianale Facetten zygosynostosial oder synostosial. IBr2 axillär; 10 Arme; Arme proximal einzellig, nach distal Zweizeiligkeit ab dem 4. bis 10. Brachiale. Pinnularia pectinat. Stiel mäßig lang bis sehr lang, proximal subpentagonal bis zylindrisch, distal zylindrisch; proximale Nodalia verdickt, mit oder ohne Zirren; Facetten multiradiat.

Valide Arten

E. liliiformis LAMARCK, 1801

E. aculeatus VON MEYER, 1847

E. brahli OVERWEG, 1850

E. greppini DE LORIO, 1877

E. robustus ASSMANN, 1925

E. spinosus MICHAEL, 1893

E. nov. sp. [für die bei QUENSTEDT 1852: Taf. 54, Fig. 11 abgebildete zehnnarmige Krone aus den Cassianer Schichten].

Carnallicrinus nomen novum [= *Beyrichocrinus* JAEKEL, 1918: 67 (non WAAGEN & JAHN 1899), [**Encrinus* (*Chelocrinus*) *carnalli* BEYRICH, 1856]].

Typusart – *Encrinus* (*Chelocrinus*) *carnalli* BEYRICH, 1856: 10.

Diagnose – Kelch flach konisch, gerundet fünfeckig, Basalia lang; Basalkranz in Seitenansicht sichtbar, nur im proximalen Abschnitt vom Stiel verdeckt; ohne Basalgrube. Interradialfacetten mit ausgeprägten Ligamentgruben (synostosial). IBr2 und IIBr2 axillär; 20 Arme, Arme ab dem 10. Brachiale wechselzeilig (immatur biserial); proximale Brachialia aboral flach, mit scharfer Lateralkante, distale Brachialia aboral zunehmend gerundet. Pinnularia pectinat. Stiel lang. Nodalia ohne Zirren. Pigmentierung purpurfarben oder dunkel violett.

Einziges Art

Carnallicrinus carnalli (BEYRICH, 1856)

Cassianocrinus LAUBE, 1865: 54

Typusart – *Encrinus* (*Cassianocrinus*) *tetarakontadactylus* LAUBE, 1865: 54 (= *Encrinus varians* MÜNSTER, 1841); durch Monotypie.

Diagnose – Kelch flach, gerundet fünfeckig bis annähernd rund; Basis vertieft; Basalkranz fast völlig vom Stiel verdeckt; aborale Grube rund, flach ansteigend; Durchmesser der Stielgrube kleiner als die Hälfte des Kelchdurchmessers. Oralseite flach. Interradialfacetten synostosial. Radialfacetten nach oben gerichtet; aborale Ligamentgrube mit kräftig gekerbter Randleiste. IBr2 und IIBr2 axillär; weitere Armteilungen endotom; mehr als 20 Arme; Arme ab dem 2. bis 5. Brachiale biserial. Axillaria aboral mehr oder weniger stark aufgebläht. Pinnularia mit distalem Haken. Stiel zylindrisch, proximale Nodalia mit Epifacette, Nodalia selten mit Zirren, Zirrensockel rund, mit multiradiater Facette. Facetten der Stielglieder mit kurzen Randleisten und petaloidem Muster aus

kurzen Granulae, das sternförmig vom Perilumen ausgeht. Distale Stielglieder mit kurzen multiradiaten Leisten und einem Kranz von Granulae um das Perilumen.

Einzigige Art

Cassianocrinus varians (MÜNSTER, 1851)

Chelocrinus VON MEYER, 1835: 260 [= *Chelocrinites* GEINITZ, 1846: 540, nom. vanum].

Typusart – *Encrinites Schlottheimii* QUENSTEDT, 1835: 223; durch Monotypie.

Diagnose – Kelch flach schüsselförmig, fünfeckig; Basis subhorizontal; Basalgrube mäßig tief, subpentagonal; Basalia teilweise in der Stielgrube verdeckt; Radialia niedrig; interradiale Facetten zygosynostosal oder synostosal. IBr2 und IIBr2 axillär; 20 Arme; Arme ab 4. bis 10. Brachiale biserial. Pinnularia pectinat oder mit distalem Haken. Stiel mäßig lang, proximal subpentagonal, mit oder ohne Zirren; distale Facetten multiradiat.

Valide Arten

Chelocrinus schlottheimi (QUENSTEDT, 1835)

Chelocrinus cassianus (LAUBE, 1865)

Chelocrinus nov. sp. [für *Ch. aff. carnalli*, ERNST & LÖFFLER 1993: 224, Abb. 2]

Zardinicrinus nov. gen.

Typusart – *Apiocrinites ? granulosus* MÜNSTER, 1834: 8.

Diagnose – Kelch flach, gerundet fünfeckig; Basalgrube rund, sehr tief, mit steilem Rand, ganz vom Stiel ausgefüllt; Durchmesser der Basalgrube größer als die Hälfte des Kelchdurchmessers; Basalkranz völlig verdeckt; Radialfacetten lang, schräg nach außen und oben gerichtet. IBr2 und IIBr2 axillär; IIIBr2 kann gleichfalls axillär sein; mehr als 20 Arme. Stielglieder zylindrisch oder oval, sehr flach; proximale Nodalialia kaum breiter als die Internodalialia, ohne Zirren; proximale Facetten mit kurzen, zu Schleifen angeordneten Leisten; in den Schleifen fünf longitudinale Tubuli; distale Facetten mit langen, granulierten, z. T. aufspaltenden Leisten; Perilumen glatt oder fein granuliert.

Einzigige Art

Zardinicrinus granulosus (MÜNSTER, 1834)

Nomen dubium:

Flabellocrinites KLIPSTEIN, 1845 [*Flabellocrinites cassianus* KLIPSTEIN, 1845: 277]

Danksagung

Für die Bereitstellung des untersuchten Materials gilt mein Dank Drs. H. Summesberger und O. Schultz, Wien, D. N. Lewis und A. Smith, London, A. Liebau, Tübingen, E. Pietrzeniuk, Berlin, M. Urlichs, Stuttgart, W. Werner, München und R. Zardini (†), Cortina d' Ampezzo. Für Diskussion und Hinweise

danke ich Drs. H. Hess, Basel, O. Schultz, Wien, M. Simms, Belfast und M. Urlichs, Stuttgart. Hans Hess und den Herausgebern danke ich für die sorgfältige Durchsicht des Manuskripts. Die Arbeit wurde im Rahmen des Projekts "Evolutionsbiologie der Triascrinoiden" von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert.

Literatur

- BATHER, F. A. (1909): Triassic echinoderms of Bakony. – Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, 1/1. Teil, Anhang Paläontologie des Balatonsees 1: 288 S., 18 Taf. – Wien (Hölzel).
- BEYRICH, E. (1856): Über eine neue im vergangenen Sommer zu Rüdersdorf im unteren Muschelkalk (Schaumkalk) aufgefundenen Crinoidee. – Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft, 8: 9-11. – Berlin
- (1857): Über die Crinoiden des Muschelkalks. – Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1857: 49 S., 2 Taf. – Berlin.
- (1863): Über das Vorkommen St. Cassianer Versteinerungen bei Füssen. – Monatsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1862: 27-40. – Berlin.
- BIESE, W. (1934): Crinoidea triadica. – Fossilium Catalogus I: Animalia, Pars 66: 255 S. – Berlin (Junk).
- BROGLIO, L. C., CIRILLI, S., DE ZANCHE, V., DI BARI, D., GIANOLLA, P., LAGHI, G., MANFRIN, S., MASTANDREA, A., MIETTO, P., MUTTONI, G., NERI, C., POSENATO, R., RECHICHI, M. C., RETTORI, R. & ROGHI, G. (1999): The Prati di Stuares/Stuares Wiesen Section (Dolomites, Italy): a candidate Global Stratotype and Point for the base of the Carnian stage. – Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigraphia, 105 (1), 37-78, 13 Fig., 8 Tab., 10 Pl. – Milano.
- BROILI, F. (1903): Die Fauna der Pachycardientuffe der Seiser Alp. (Mit Ausschluss der Gastropoden und Cephalopoden). – Palaeontographica, 50: 145-227, 11 Taf. – Stuttgart.
- COSTAMOLING, H. & COSTAMOLING, W. (1994): Fossilien des Gadertales. – 112 S., 11 Abb., 108 Taf. – Bozen (Athesia).
- ERNST, R. & LÖFFLER, T. (1993): Crinoiden aus dem Unteren Muschelkalk (Anis) Südniedersachsens. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, S. (Hrsg.), Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991 (= Sonderbände der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg 2): 223-233, 12 Abb. – Korb (Goldschneck).
- HAGDORN, H. (1978): Muschel/Krinoiden-Bioherme im Oberen Muschelkalk (mo1, Anis) von Crailsheim und Schwäbisch Hall (Südwestdeutschland). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 156 (1): 31-86, 25 Abb., 2 Tab. – Stuttgart
- (1982): *Chelocrinus schlotheimi* (QUENSTEDT) 1835 aus dem Oberen Muschelkalk (mo1, Anisium) von Nordwestdeutschland. – Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Bielefeld, 4: 5-33, 23 Abb., 6 Tab. – Bielefeld.
- (1988): *Ainigmacrinus calyconodalis* n. g. n. sp., eine ungewöhnliche Seelilie aus der Obertrias der Dolomiten. – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 1988 (2): 71-96, 8 Abb. – Stuttgart.
- (1995): Literaturbericht - Triassic crinoids. – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil II, 1995 (1/2): 1-22, 1 Abb. – Stuttgart.

- (1998): *Traumatocrinus*, eine lang verkannte Seelilie aus der Trias. – Fossilien **15** (5): 269-275, 8 Abb. – Korb (Goldschneck).
- (2000): The Triassic – Crucial period of post-Paleozoic echinoderm phylogeny and its treasure trove in the Germanic Muschelkalk. – Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil I, 1998 (9-10): 983-987, 1 Abb. – Stuttgart.
- (2001): *Traumatocrinus*, ein hoch spezialisierter Vertreter der Encrinida. – Greifswalder Geowissenschaftliche Beiträge, **9**: 12-14, 2 Abb. – Greifswald.
- & OCKERT, W. (1993): *Encrinus liliiformis* im Trochitenkalk Süddeutschlands. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991 (= Sonderbände der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **2**): 245-260, 10 Abb. – Korb (Goldschneck).
- & SCHULZ, M. (1996): Echinodermen-Konservatlagerstätten im Unteren Muschelkalk Ost Hessens. 1. Die Bimbacher Seelilienbank von Großenlüder-Bimbach. – Geologisches Jahrbuch Hessen, **124**: 97-122, 16 Abb., 4 Tab. – Wiesbaden.
- JEKELIUS, E. (1936): Der weiße Triaskalk von Braşov und seine Fauna. – Anuarul Institutului Geologic al Romaniei, **17**: 1-107, 9 Taf., 1 Kte., Bucuresti 483-497, 8 figs., 2 pls. – Bucuresti.
- KLIKUSHIN, V. G. (1992): Fossil pentacrinid crinoids and their occurrence in the USSR. – 1-358, 152 figs., 22 pls. – Sankt Petersburg.
- KLIPSTEIN, A. (1843-1845): Beiträge zur geologischen Kenntnis der östlichen Alpen. – 311 S., 20 Taf. – Giessen (Heyer) [die dritte Lieferung mit den Seiten 241-311 und den Tafeln 16-20 ist 1845 erschienen].
- LAUBE, G. C. (1864a): Über *Encrinus cassianus* LBE. und dessen Verhältnisse zu bekannten Encriniten. – Jahrbuch der königlich-kaiserlich geologischen Reichsanstalt, **14**: 207-208. – Wien.
- (1864b): Bemerkungen über die Münster'schen Arten von St. Cassian in der Münchener paläontologischen Sammlung. – Jahrbuch der königlich-kaiserlich geologischen Reichsanstalt, **14**: 402-412. – Wien.
- (1865): Die Fauna der Schichten von St. Cassian. Ein Beitrag zur Paläontologie der Alpenen Trias. I Abtheilung. Spongitarier, Corallen, Echiniden und Crinoiden. – Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Classe, **24**: 223-296, 10 Taf. – Wien.
- MIETTO, P. & MANFRIN, S. (1995): La successione delle faune ad ammonoidi al limite Ladinico-Carnico (Sudalpino, Italia). – Annali Università di Ferrara Scienze di Terra, **5** (Supplemento): 13-35, 9 Figs., 10 Tab., 2 Pls. – Ferrara.
- MOORE, R. C. LANE, N. G. & STRIMPLE, H. L. (1978): Order CLADIDA Moore & Laudon, 1943. – In: MOORE, R. C. & TEICHERT, C. (eds.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part T Echinodermata 2 Crinoidea, vol. 2: 578-759. – Boulder and Lawrence.
- MU, A. T. (1949): On the discovery of the crown of *Traumatocrinus*. – Bull. Geol. Soc. China, **24**: 85-92, 1 fig., 2 pls.
- MÜNSTER, G. GRAF ZU (1834): Über das Kalkmergel-Lager von St. Cassian in Tyrol und die darin vorkommenden Ceratiten. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde, 1834: 1-15, 2 Taf. – Stuttgart.
- (1841): Beschreibung und Abbildung der in den Kalkmergelschichten von St. Cassian gefundenen Versteinerungen. – Beiträge zur Petrefakten-Kunde, **4**: 25-147, 16 Taf. – Bayreuth.

- OGILVIE GORDON, M. (1927): Das Grödener-, Fassa- und Enneberggebiet in den Südtiroler Dolomiten. Geologische Beschreibung mit besonderer Berücksichtigung der Überschiebungerscheinungen. III. Teil Paläontologie. – Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, **24** (2): 89 S., 13 Taf. – Wien.
- ORBIGNY, A. C. D. 'D (1849): Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés Bd. 1. – 392 S. – Paris (Masson) [manche Bände haben 1849, andere 1850 als Erscheinungsjahr; non vidi, zitiert nach BATHER 1909].
- QUENSTEDT, F.A. (1851-1852): Handbuch der Petrefaktenkunde. – IV, 792 S., 62 Taf. – Tübingen (Laupp).
- (1867): Handbuch der Petrefaktenkunde. – 2. Aufl.: VIII, 982 S., 183 Abb., 86 Taf. – Tübingen (Laupp).
- (1874-1876): Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Abt. 4. Band Echinodermen. Die Asteriden und Encriniden nebst Cysti- und Blastoiden – VIII, 742 S. Nebst einem Atlas von 25 Tafeln. – Leipzig (Fues). [Der Abschnitt über die Encriniden wurde mit Lieferung 5 (S. 433-560) im August 1875 ausgeliefert].
- (1881-1884): Handbuch der Petrefaktenkunde. – 3. Aufl., VIII, 1239 S. Mit einem Atlas von 100 Tafeln. – Tübingen (Laupp). [auf dem Titelblatt des Atlas ist 1885 angegeben].
- SIEVERTS-DORECK, H. & BIESE, W. (1939): Supplementum ad Crinoidea triadica, jurassica, cretacea et caenozoica. – Fossilium Catalogus I: Animalia, Pars **88**: 79 S. – 's-Gravenhage (Junk).
- SIMMS, M. J. (1990a): Crinoid diversity and the Triassic/Jurassic boundary. – Cahiers Université Catholique Lyon, Séries Scientifiques, **3**: 67-77, 1 fig. – Lyon.
- (1990b): The radiation of the post-Palaeozoic echinoderms. – In: TAYLOR, P. D. & LARWOOD, G. P. (eds.): Major evolutionary radiations. The Systematics Association Special Volume, **42**: 287-304, 5 figs. – Oxford (Clarendon Press).
- STROMBECK, A. von (1855): Ueber Missbildungen von *Encrinus liliiformis* Lam. – Palaeontographica, **4**: 169-178, 1 Taf. – Cassel.
- URLICHS, M. (1977): Zur Altersstellung der Pachycardientuffe und der Unteren Cassianer Schichten in den Dolomiten (Italien). – Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, **17**: 15-25, 1 Taf., 2 Abb. – München.
- (1994): *Trachyceras* LAUBE 1869 (Ammonoidea) aus dem Unterkarn (Obertrias) der Dolomiten (Italien). – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B, **217**: 55 S., 6 Abb., 4 Taf. – Stuttgart.
- WACHTLER, M. (2002): Dolomiten. Tropische Meere und Lagunen. Auf den Spuren von Rinaldo Zardini. – 150 S., zahlr. Abb. – Cortina (Museo Paleontologico "Rinaldo Zardini" Regole d'Ampezzo).
- WAGNER, R. (1886): Die Encriniten des unteren Muschelkalkes von Jena. – Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, **20** (N.F.13):1-32, 2 Taf. – Jena
- WANG, CH., WANG, X., CHEN, X. & CHEN L. (2003): Restudy of the crinoids *Traumatocrinus* of the Guanling biota Guizhou. – Geological Bulletin of China, **22**: 248-253, 2 Figs., 2 Pls. – Beijing. [in Chinesisch mit engl. Abstract].
- YELTYSHWEVA, R. S. & POLYARNAYA (1986): Nachodki traumatokrinid w triasowych otloscheni-jach Nowosibirskich ostrowow. – In: OLEINIKOV, A. N. & ZHAMOIDA, A. I. (eds.): Parastratigraphic groups of Triassic fauna and flora, Trudy VSEGEL, **334**: new ser. Nedra, 112-116, pl. 37-38. – Leningrad.

- YU, Y., LUO, Y. & YIN, G. (2000): Crinoid from Guanling Fauna in Guizhou. – *Guizhou Geology* **17**: 40-45, 2 Abb., 2 Taf. – Guizhou. [in Chinesisch mit engl. Abstract].
- ZARDINI, R. (1973): *Geologia e fossili attorno a Cortina d'Ampezzo*. – 24 S., 7 Taf. – Cortina d'Ampezzo (Foto Ghedina).
- (1976): *Fossili di Cortina. Atlante degli echinodermi cassiani (Trias medio-superiore) della regione dolomitica attorno a Cortina d'Ampezzo*. – 28 S., 22 Taf. – Cortina d'Ampezzo (Foto Ghedina).
- (1980): *Geologia e fossili attorno a Cortina d'Ampezzo*. – 29 S., 10 Taf., 4 Farbt. – Cortina d'Ampezzo (Foto Ghedina).
- (1988): *Geologia e fossili delle Dolomiti di Cortina e dintorni. Nuova edizione a cura di M. SPAMPANI*. – 47 S., zahlr. Abb., 14 Taf. – Cortina d'Ampezzo (Edizioni Dolomiti).

Tafel 1

***Cassianocrinus varians* (MÜNSTER, 1841)**, vollständige Krone. Original zu *Encrinus* (*Cassianocrinus*) *tetarakontadactylus* LAUBE, 1865. Cassian-Formation (Oberladin/Unterkarn) St. Kassian; ein genauerer Fundort ist nicht bekannt. NHMW 1865/IX/130. Gesamtlänge 22,5 mm.

a erster Armstrahl (acht Arme),

b zweiter Armstrahl (acht Arme),

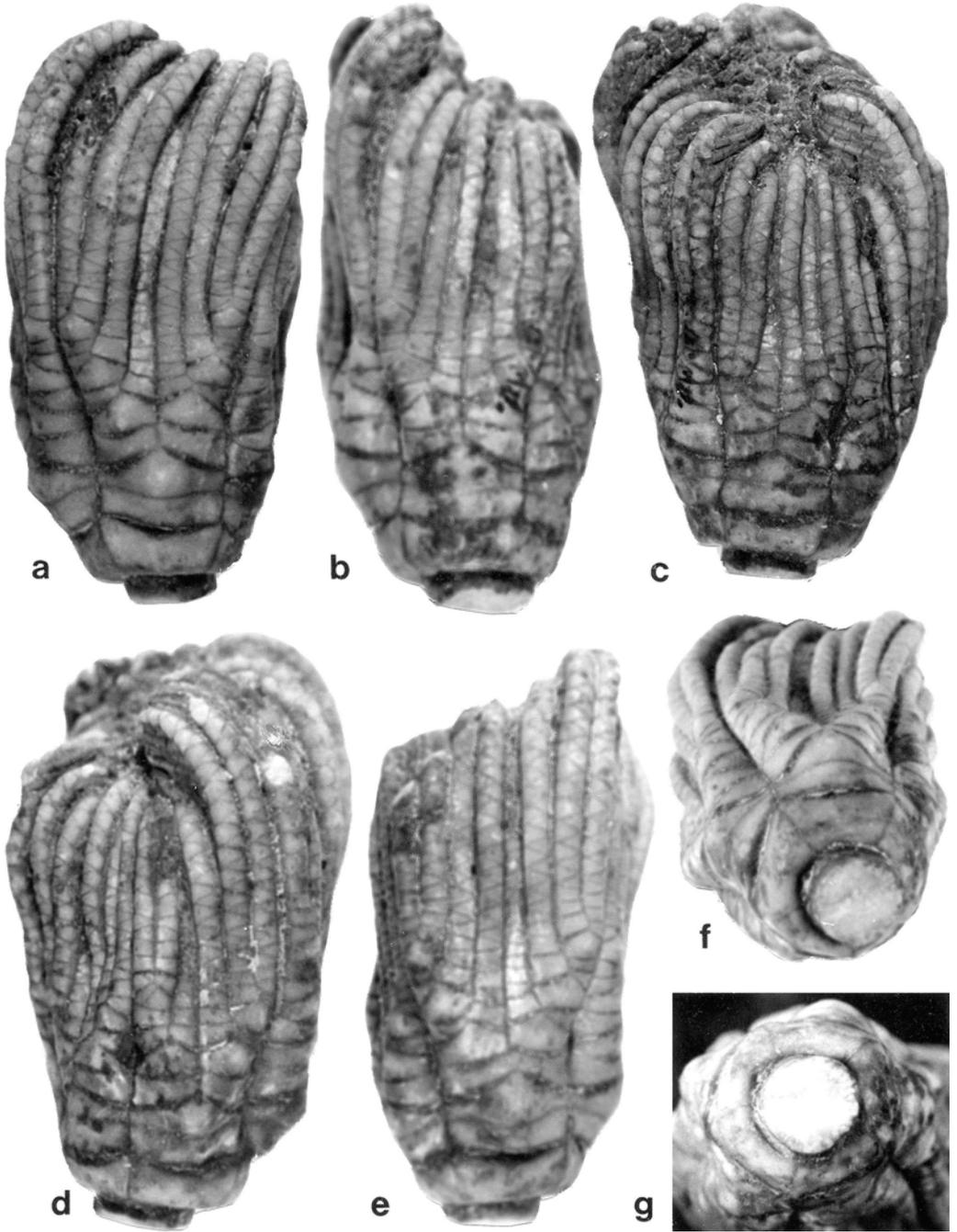
c dritter Armstrahl (sechs relativ kurze Arme; möglicherweise Regenerate),

d vierter Armstrahl (sechs relativ kurze Arme; möglicherweise Regenerate),

e fünfter Armstrahl (acht Arme);

f schräg von aboral; die Arme der Strahlen 1 und 5 sind nach interr radial gestaffelt;

g von aboral, Theka und durch Columnale verdeckte Stielgrube.



Tafel 2

***Cassianocrinus varians* (MÜNSTER, 1841)** Lectotypus und Syntypen sowie zwei weitere Columnalia aus Sammlung MÜNSTER. Cassian-Formation (Oberladin/Unterkarn) St. Kassian; genauere Fundorte sind nicht bekannt.

a Kelch, (oral, Radialfacetten), **a'** Kelch (lateral), **a''** Kelch (aboral), Lectotypus, Original zu MÜNSTER 1841, Taf. 5, Fig. 8 a-b; BSP 1877 X 1013.

b Proximales Columnale, Syntypus, Original zu MÜNSTER 1841, Taf. 5, Fig. 10 a; BSP 1877 X 1026.

c Mesiales Columnale, Syntypus, Original zu MÜNSTER 1841, Taf. 5, Fig. 10 b; BSP 1877 X 1033.

d Proximales Columnale, Syntypus, Original zu MÜNSTER 1841, Taf. 5, Fig. 10 c; BSP 1877 X 1027.

e Distales Columnale, Syntypus, Original zu MÜNSTER 1841, Taf. 5, Fig. 10 e; BSP 1877 X 1028.

f Distales Columnale, bei MÜNSTER 1841 nicht abgebildet; BSP 1877 X 1035.

g Proximales Columnale, bei MÜNSTER 1841 nicht abgebildet; BSP 1877 X 1034.

Maßstab jeweils 5 mm.

