

Življenje v triasu

Matija Križnar

Life in Triassic

After the Permian-Triassic extinction event, the Earth was biologically impoverished. However, it offered numerous empty ecological niches which were waiting to be filled. The Triassic was important for many groups of animals; none of the groups, however, profited as much as the vertebrates from the 50 million years of evolution. In the Triassic, the first lissamphibians, turtles, crocodiles, pterosaurs, dinosaurs, and mammals appeared – the building blocks for later vertebrate faunas.



Rastlinstvo v triasu

Rastlinstvo triasa se je zaradi podnebnih in tektonskih sprememb spreminjalo. V spodnjem triasu je bilo življenje v morju še siromašno. Kmalu pa so morsko dno množično poselile kalcitne zelene alge (*Dasycladales*). Njihovo življenjsko okolje so bila plitva, do nekaj deset metrov globoka morja s peščenim ali muljastim dnom. V aniziju so se tako pojavile nekatere vrste rodov *Diplopora* in *Teutloporella*. V ladiniju sta bila ta dva rodova z drugimi vrstami še vedno prisotna, v karniju pa se pojavi še rod *Clypeina*.

Kopenska flora je uspevala v priobalnih območjih ter tudi na višje ležečih celinskih (kontinentalnih) predelih. Skozi celotno obdobje

triasa lahko na Lavrazijskem kontinentu spremljamo vsaj tri glavne floristične združbe, poimenovane flora *Voltzia* (tudi flora *Pleuromeia*), flora *Scytophyllum* in flora *Lepidopteris* (DOBROUSKINA, 1988). Prva združba, t. j. flora *Voltzia*, je uspevala v spodnjem triasu in aniziju. Sestavljali so jo predvsem sestoji iglavcev rodu *Voltzia*, različne preslice rodu *Equisetites* in cikade rodu *Pterophyllum* (KUSTATSCHER *et al.*, 2006a, b). V ladiniju in karniju se pojavi nova združba rastlin, in sicer flora *Scytophyllum*, ki jo predstavljajo predvsem vrste rodu *Scytophyllum* s širokimi suličastimi listi, pojavijo pa se še nove skupine rastlin, kot so npr. Benntitales, Cycadocarpidiaceae in Dipteridaceae (DOBROUSKINA, 1994; ROGHI *et al.*, 2006). V poznem triasu (norij



Brana iz Kamniške Bistrice.

Mt Brana from the Kamniška Bistrica Valley.

in retij) izumrejo številni predstavniki srednjetriasne flore. Nadomesti jo druga združba rastlin – flora *Lepidopteris*. Zanj sta značilna rodova *Dictyophyllum* in *Clathropteris*. V prehodu iz triasa v juro se je sestava flore zaradi pestrega tektonskega dogajanja ponovno spremenila.

Živalstvo v triasu

Nevretenčarji (Invertebrates)

Najmanjši prebivalci triasnih morij so bili različne luknjičarke ali **foraminifere (Foraminiferida)** in mreževci ali **radiolariji (Radiolaria)**. Na dnu toplih triasnih morij so uspevale različne morske gobe ali **spužve (Spongia)**. **Korale (Anthozoa)**, katerih množično izumrtje je preživela le peščica, se pojavijo s skupino **heterokoral (Scleractinia)** šele sredi triasa. Med najpogostejšimi koralami lahko omenimo rodove *Margarophyllia*, *Margarosmilia* in *Volzeia*.

Veliko izumrtje na prehodu iz perma v trias je prizadelo tudi **mehkužce (Mollusca)**. Mnoge skupine spodnjetriasnih mehkužcev so bile zastopane z le nekaj rodovi ali celo samo vrstami. Med **školjkami (Bivalvia)** so v spodnjem triasu množično uspevali predstavniki rodov *Claraia* (od induanija do spodnjega dela olenekija), *Costatoria* in *Eumorphotis*. Nekoliko pogostejše so bile školjke v srednjem triasu, kjer že najdemo značilne rodove *Enteropleura*, *Posidonia* in *Daonella*. Rod *Daonella* je zastopan predvsem z vrstama *Daonella lommeli* in *Daonella (Arzellia) tyrolensis* iz zgornjeanizijskih in ladinjskih plasti. Zgornjetriasne školjke so že zastopane z mnogo vrstami iz rodov *Halobia* (karnij do srednji norij), *Eomonotis* (srednji norij), *Monotis* (zgornji del norija), *Gruenewaldia* (ladinij in karnij), *Bakevellia*, *Myophoria*, *Trigonodus*, *Pachycardia*, *Lopha* in drugi. Zadnji štirje rodovi so pogosti predvsem v karniju, kjer je vrsta *Myophoria kefersteini* vodilna za julsko podstopnjo. Malo starejša je vrsta *Pachycardia rugosa*, ki je pogosta v zgornjem delu cordevolske podstopnje in nastopa skupaj z vrstami rodu *Trigonodus* (*Trigonodus carniolicus*, *Trigonodus bittneri*, *Trigonodus problematicus*). V dachsteinskem apnencu so pogoste

megalodontidne školjke (družina *Megalodontidae*). Podobno kot pri školjkah so v spodnjetriasnih plasteh zastopani redki, a zelo značilni predstavniki **polžev (Gastropoda)**. Med prvimi triasnimi polži najdemo vrsto *Werfenella rectecostata* s stopničasto hišico in *Natiria costata*, katere hišica ima radialna rebra in ovalno ustje. V srednjem triasu so ostanki polžev redkejši in šele v zgornjem triasu jih spet zasledimo v večjem številu. Med zgornjetriasnimi polži so najpogostejši rodovi *Worthenia*, *Zygopleura*, *Ampezzopleura* in *Omphaloptycha*. Zgornjetriasni Dachsteinski apnenec pa pogosto vsebuje tudi žepe z mnogimi ostanki polžev rodu *Discohelix* in *Loxonema*.

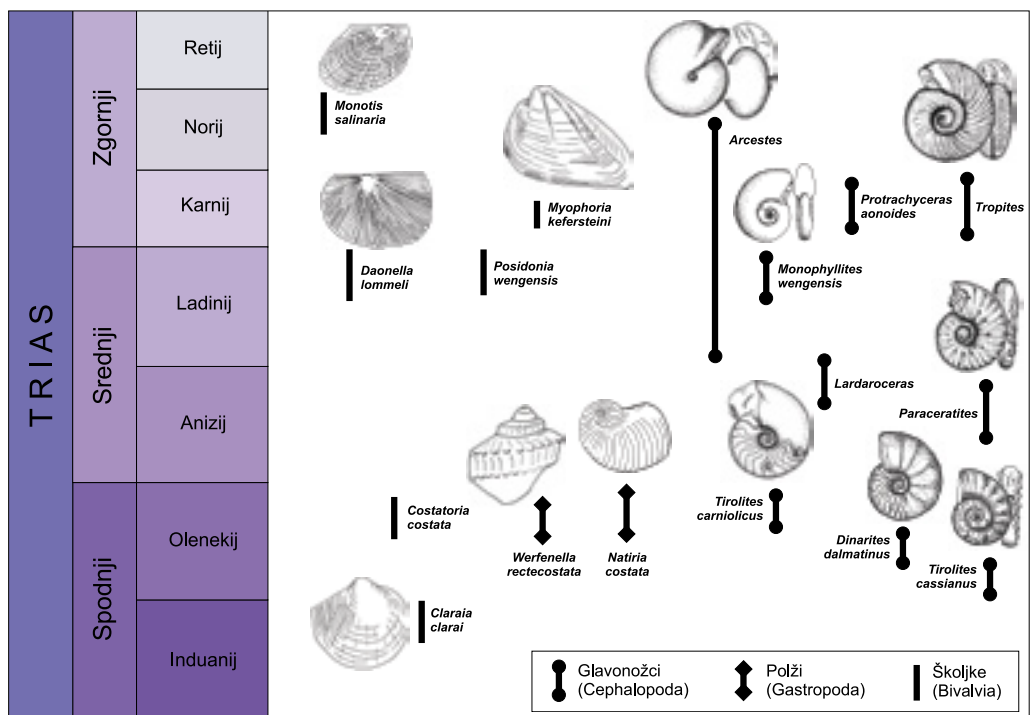
Glavonožci (Cephalopoda) so v triasu zastopani v treh skupinah, med katerimi prevladujejo **amoniti (Ammonoidea)**. Prvi predstavniki amonitov spadajo v rodove, kot so *Tirolites*, *Dinarites* in *Meekoceras*, ki se pojavljajo predvsem v zgornjih delih spodnjetriasnih plasti (induanij in olenekij). Prav tirolitesi so značilni spodnjetriasnimi amoniti, saj je vrsta *Tirolites cassianus* pogosta v srednjem delu olenekija. Nekoliko mlajša vrsta *Tirolites carniolicus* (skupaj s *Tirolites idrianus*), z večjo hišico in manj trni na njej, pa se pojavlja v plasteh zgornjega dela olenekija. Pestrost oblik amonitov se poveča v srednjem triasu (anizij in ladinij), kjer najdemo rodove *Balatonites*, *Paraceratites*, *Kellnerites*, *Lardaroceras*, *Sturia*, *Flexoptychites*, *Gymnites* in *Arcestes*. Vodilne vrste v aniziju so *Balatonites balatonicus*, *Paraceratites trinodosus* in konec ladinija *Protrachyceras archelaus* in *Monophyllites wengensis*. Zgornjetriasne plasti se začnejo s pojavljanjem nekaterih vodilnih amonitov, med katerimi sta rodova *Frankites* in *Daxatina* (spodnji karnij). Rod *Trachyceras* se pojavi v karniju z vrsto *Trachyceras aon* (srednji del spodnjega karnija) in nekoliko mlajšo, julsko vrsto *Trachyceras aonoides*, najdemo pa tudi primerke rodu *Carnites*. Med zgornnejulsko favno spada vodilni amonit vrste *Austrotrachyceras austriacum*. Na koncu karnija, v tuvalu pa nastopijo amoniti iz rodov *Tropites* in *Anatropites* (RAMOVŠ, 1974).

Veliko redkejši so v triasu ostanki glavonožcev iz skupine **navtiloidov (Nautiloidea)**.

Pojavljajo se oblike z večjimi hišicami in manj izrazito ornamentacijo. Ravno hišico, podobno cigari, imajo predstavniki ortocerasov, med katerimi je tudi triasni rod *Michelinoceras*. Običajno navtiloidno hišico pa ima rod *Pleuro-nautilus*, ki je bil najden tudi v Sloveniji.

Iglokožcem (Echinodermata) pripadajo **morske lilije (Crinoidea)**, ki so zelo pogoste v vseh geoloških obdobjih. Ker so njihova telesa sestavljena iz ogromnega števila ploščic, jih zelo pogosto najdemo v kamninah, mnogokrat so celo kamnotvorne. Skozi ves paleozoik so bile morske lilije zelo razširjene. Konec perma je njihovo število zelo upadlo, tako da je verjetno le nekaj vrst preživelo prehod v trias. Množično se pojavijo šele v srednjem triasu, ko ponovno zavzamejo pomembno mesto v morskih okoljih. Med prvimi triasnimi rodovi morskih lilij so *Dadocrinus*, *Holocrinus*, *Che-locrinus*, *Tollmannicrinus* in najbolj poznan rod

Encrinus z velikimi čašami. V zgornjem triasu se pojavijo še predstavniki družine Isocrinidae z rodovi *Laevigatocrinus*, *Singularocrinus* in *Tyrolocrinus* (HAGDORN, 1995), katerih predstavnike poznamo tudi iz karnijskih plasti pri Mežici. Velik del omenjenih morskih lilij je naseljeval celotno območje triasne Paleotetide, vključno z Germanskim bazenom (Muschelkalk razvoj). **Kačjerepi (Ophiuroidea)** so podobno kot morske lilije na koncu perma skoraj izumrli. Kljub močnemu zmanjšanju raznovrstnosti se že v srednjem delu spodnjega triasa množično pojavljajo na nekaterih nahajališčih. Med najbolj množične spada rod *Praeaplocoma*, katerega ostanke smo našli tudi v Sloveniji. V srednjem triasu se kačjerepi na posameznih območjih Tetide pojavljajo tudi v t. i. plasteh s kačjerepi (ang. »brittlestar beds«), ki vsebujejo zgolj njihove ostanke, ki so običajno zelo dobro ohranjeni. Najpogostejši so primerki



Biostratigrafska razširjenost nekaterih triasnih mehkužcev v Sloveniji (školjke, polži in amoniti).

Biostratigraphic range of some Triassic mollusks in Slovenia (bivalves, gastropods, and ammonites).

iz rodov *Aspidurella*, *Arenorbis* in *Ophioderma*. Kačjerepi so skozi celotno geološko zgodovino ostajali v senci drugih iglokožcev z manj kot desetimi različnimi rodovi. Razbohotili so se šele v neogenu (CLARKSON, 1986). Triasni **morski ježki (Echinoidea)** se množično pojavijo šele v karniju. Najverjetnejša prednika vseh pravilnih triasnih morskih ježkov izhajata iz rodov *Miocidaris* (induanij) in *Lenticidaris* (olenekij). V začetku zgornjega triasa se pojavi mnogo različnih rodov, ki imajo majhne korone in zelo pestro oblikovane bodice. Skoraj vsi so predstavniki cidaroidnih morskih ježkov in so zastopani s karnijskimi rodovi, kot so npr. *Triadocidaris*, *Mikrocidaris*, *Zardiniechinus*, *Leurocidaris* in *Megaporocidaris*. V noriju in retiju postanejo morski ježki spet redkejši, pojavijo pa se nove oblike iz rodov *Hemipedina* in *Pseudodiadema* (KIER, 1977).

Členonožci (Arthropoda) so pomembna skupina že od začetka paleozoika, saj sem spadajo tudi izumrli trilobiti. Začetek mezozoika, ko trilobitov ni več, je bil pomembno obdobje za razvoj ostalih skupin členonožcev, med katerimi nekatere še danes poseljujejo morja in kopno. **Ostvarji (Xiphosura)** so zelo stara skupina živali, ki se je pojavila že v paleozoiku. Izredno veliko pestrost so doživeli v devonu in karbonu, pri prehodu v mezozoik pa je njihova številčnost upadla. Najbolj poznani so ostanki ostvarjev *Mesolimulus walchi* iz jurskih ploščastih apnencev, ki jih lomijo v okolici mest Solnhofen in Eichstätt v Nemčiji. Ostvarji so živi fosili, med njimi danes lahko opazujemo še štiri vrste rodov *Limulus*, *Tachypleus* in *Carcinoscorpius*, ki se le malo razlikujejo od mezozojskih predstavnikov rodu *Mesolimulus*. Iz obdobja triasa je poznanih nekaj rodov ostvarjev (*Limulitella*, *Tarracolimulus* in *Psammolimulus*), ki se razlikujejo predvsem po velikosti in ornamentaciji oklepa. **Raki (Crustacea)** so se pojavili že v spodnjem kambriju. Delimo jih v štiri razrede, med katerimi so najbolj poznani višji raki (Malacostraca). Za biostratigrafske členitve so zelo pomembni ostrakodi (Ostracoda), ki se prav tako pojavijo v kambriju. Med triasnimi višjimi raki so pogosti predstavniki rodov *Schimperella* (družina Eucopiidae), *Dusa*

(družina Penaeidea), *Antrimpos* (družina Penaeidea), *Glyphea* (družina Glypheidae) in *Archaeopalınurus*. Ti rodovi so zastopani predvsem na območju triasne Tetide. Slabo poznani so členonožci iz skupine izumrlih **tilakocefalnih rakov (Thylacocephala)**.

Ramenonožci (Brachiopoda) so zelo stara skupina, ki po obliki lupin spominja na školjke. Že v paleozoiku so živele raznolike vrste in večji del jih ni preživel prehoda v mezozoik. Med triasnimi ramenonožci je mogoče zaslediti le nekatere primitivne oblike iz rodu *Lingula*, pogosti pa so tudi predstavniki iz skupin terebratulidnih, rinholonidnih in spiriferidnih ramenonožcev. V srednjetriasnih plasteh so pogosto najdemo ostanke rodov *Mentzelia*, *Tetractinella* in *Coenothyris*. Pogostejši so v zgornjetriasnih kamminah, kjer se pojavljajo rodovi *Amphiclina*, *Koninckina*, *Thecospira*, *Rhaetina* in *Halorella*.

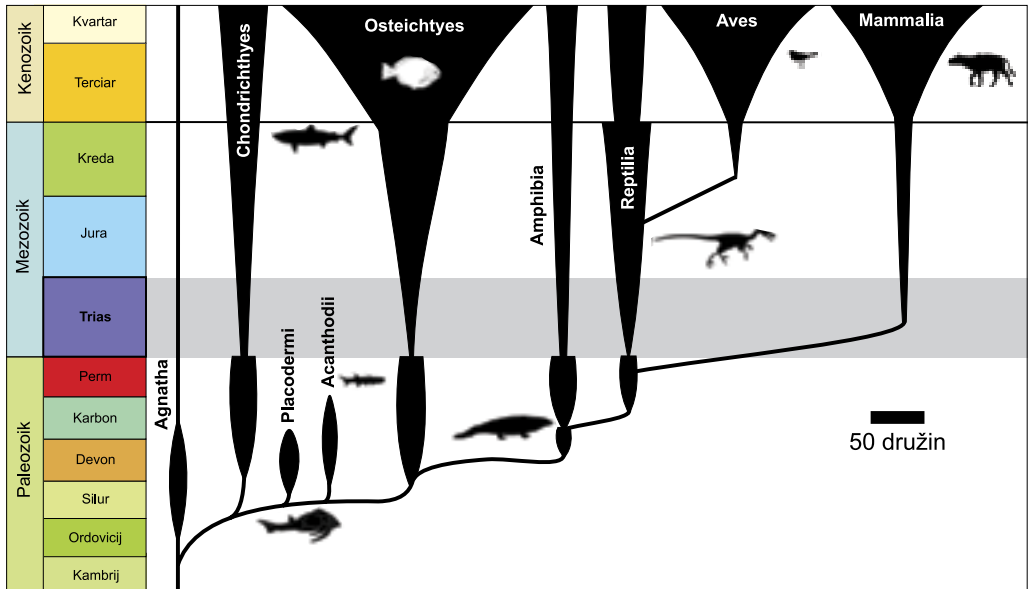
Kljub majhni velikosti so bili tudi **mahovnjaki (Bryozoa)** pomembni graditelji mnogih koralnih grebenov, pogosti pa so bili tudi na morskih tratih z algami. Navadno so njihova telesa hitro razpadla v razburkanem morju, zato le redko najdemo dobro ohranjene primerke.

Vretenčarji (Vertebrata)

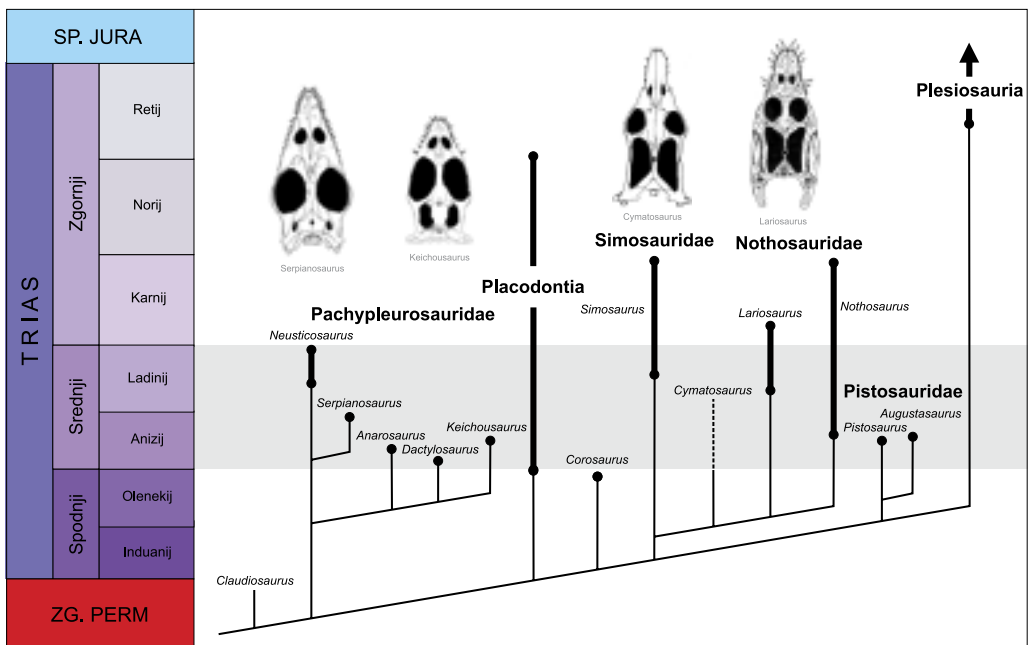
Fosilni ostanki vretenčarjev spadajo med zelo pomembne paleontološke zaklade, saj so za razliko od nevretenčarjev njihovi ostanki veliko redkejši. Nekatere skupine vretenčarjev (ribe, dvoživke in plazilci) se pojavijo že v paleozoiku, druge (sesalci in ptiči) pa dobijo priložnost za hiter razvoj kasneje in še danes naseljujejo skoraj vse koticke sveta.

Pomembni fosilni ostanki vretenčarjev, čeprav zelo majhni, so **konodonti (Conodontophorida)**, saj so za sodobno biostratigrafijo nepogrešljivi. Najpogosteje najdemo posamezne elemente njihovih čeljustnih aparatov. Za paleontologijo so zanimivi predvsem zaradi hitrega razvoja oblik, ki se pojavljajo v zelo kratkih časovnih intervalih. Izumrli so v zgornjem triasu.

Ribe (Pisces) so zavladale morju že v času devona, med prvimi prebivalkami so bile primitivne ribe oklepnice ali plakodermi (Placodermi). Ob njih so se pričele razvijati tudi druge skupine rib, kot so hrustančnice (Chondrichthyes) s



Poenostavljeni prikaz evolucije vretenčarjev (prirejeno po BENTON, 1997).
Simplified illustration of vertebrate evolution (according to BENTON, 1997).



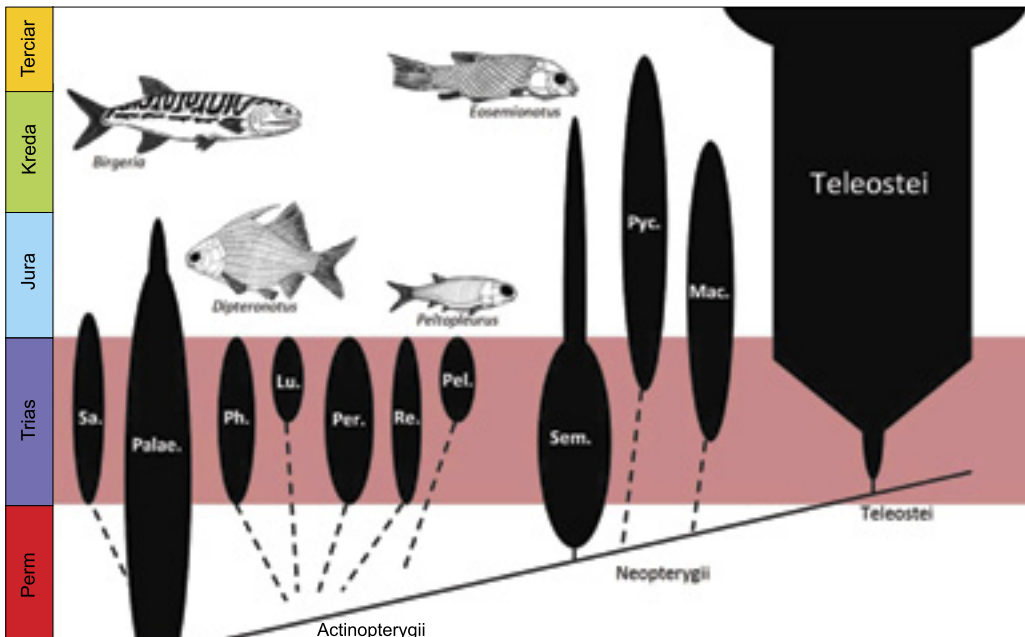
Stratigrafska razširjenost triasnih vodnih plazilcev (Sauropterygia) (prirejeno po STORRS, 1993).
Stratigraphic range of the Triassic marine reptiles (Sauropterygia) (according to STORRS, 1993).

triasnimi hibodontnimi morskimi psi (*Hybodontidea*) in kasneje s sodobnimi oblikami morskih psov in skatov. Med triasnimi predstavniki morskih psov so znane oblike z bodicami na hrbtnih plavutih in z durofagnim zobovjem za drobljenje mehkužcev. Pogosto naletimo na ostanke rodov *Acrodus*, *Asteracanthus*, *Palaeobates*, *Lissodus* in *Hybodus*, ki so najpogostejši v srednje- in zgornjetriasnih plasteh. Med seboj se ločijo predvsem po obliki in morfologiji zob, saj so njihovi kostni ostanke redki.

Ribe žarkoplavutarice (*Actinopterygii*) so prav tako zasedle svoje mesto v paleozojskih morjih, a današnje stopnjo raznolikosti so pričele dosegati šele v mezozoiku in kenozoiku s pojavom pravih kostnic (*Teleostei*). V triasnih morjih so plavale različne oblike rib, med katerimi je vidno mesto zasedal red *Palaeonisciformes* z rodem *Birgeria* in

mnogi drugi kot so *Luganoiiformes* (rod *Habroichthys*), *Peltopleuriformes* (rodova *Peltopleurus* in *Placopleurus*), *Saurichthyiformes* (rod *Saurichthys*) itd. Ob omenjenih redovih so se razvile tudi druge ribe iz skupine neopterigij (*Neopterygii*), med katerimi izstopajo *Semionotidae*, *Macrosemiidae*, *Halecomorphi* in zelo skrivnostna skupina piknodontnih rib (*Pycnodontidae*) z značilnimi durofagnim zobovjem. Poleg množice vseh naštetih rib so se pojavile že prve kostnice, ki pa so zvladale morjem in ostalim vodnim okoljem šele konec krede (*CARROLL*, 1988).

Na kopnem so se v triasu pojavili številni predstavniki vretenčarjev. **Štirinožni vretenčarji (Tetrapodi)**, med katerimi zasledimo tudi sorodnike dvoživk, zastopajo na primer predstavniki iz družin *Brachyopidae*, *Metoposauridae*, *Plagiosauridae* in *Capitosauridae* (*CARROLL*,



Poenostavljen prikaz evolucije nekaterih mezozojskih (predvsem triasnih) skupin rib (prirejeno po *CARROLL*, 1988).

Simplified evolution of some Mesozoic fish groups (mostly Triassic) (according to *CARROLL*, 1988).

Okrajšave / abbreviations: Sa. – Saurichthyiformes; Palae. – Palaeoniscoidea; Ph. – Pholidopleuriformes; Lu. – Luganoiiformes; Per. – Perleidiformes; Re. – Redfieldiformes; Pel. – Peltopleuriformes; Sem. – Semionotiformes; Pyc. – Pycnodontiformes; Mac. – Macrosemiiformes.

1988; BENTON, 1995). Iz karbonskih prednikov pa se razvijejo tudi **amnioti (Amniota)**, ki združujejo plazilce, ptice in sesalce. Najpomembnejša skupina amniotov so **sinapsidi (Synapsida)** s triasnimi predstavniki dikanodonti (Dicynodontia) in cinodonti (Cynodontia). Prav slednji pa so najverjetneje predniki prvih sesalcev podobnih živali.

Drugi dve skupini štirinožnih vretenčarjev se delita na **anapside (Anapsida)** in **diapside (Diapsida)**. Anapsidi imajo v triasu malo predstavnikov, čeprav se v zgornjem triasu pojavijo prve živali, podobne želvam (Testudines). Diapside pa lahko uvrstimo v najuspešnejšo skupino vretenčarjev v mezozoiku. Z njimi so se pojavili prvi dinozavri, vodni in letiči plazilci, združeni v dve veliki skupini arhozavrov (Archosauria) in lepidozavrov (Lepidosauria). Iz arhozavrov so se že v srednjem

triasu razvili predniki dinozavrov (Dinosauria) in predniki krokodilov (Crocodylotarsi). Lepidozavri pa danes združujejo vse skupine plazilcev od kuščarjev do kač. Prav posebna skupina diapsidov so vodni plazilci, imenovani tudi zavropterigiji (Sauropterygia), ki jih bomo natančneje predstavili posebej, saj so plavali tudi v triasnih morjih, ki so pokrivala ozemlje današnje Slovenije.

Triasni vretenčarji so zelo pomemben mejnik v evoluciji, saj se v sedimentnih kamninah iz zgornjega triasa pojavijo že skoraj vse za nadaljnjo evolucijo najpomembnejše skupine vretenčarjev: prvi pterozavri, prvi dinozavri, prvi sesalci, želve in krokodili ter živali iz razreda Lissamphibia, ki vključuje vse danes živeče dvoživke. Ob koncu triasa so bili tako pripravljene že vsi gradniki današnje kopenske vretenčarske favne.

- BENTON, M. J., 1997: Vertebrate Paleontology: Biology and evolution. Chapman & Hall.
- CARROLL, R. L. 1988: Vertebrate paleontology and evolution. W.H. Freeman and Copmany.
- CLARKSON, E. N. K. 1986: Invertebrate palaeontology and evolution. Allen & Unwin Ltd.
- DALLA VECCHIA, F. M. 2008: Vertebrati fossili del Friuli. 450 milioni di anni di evoluzione. Pubblicazioni del Museo Friulano di Storia Naturale, 50: 5–303.
- DOBRUSKINA, I. A. 1988: The history of land plants in the Northern hemisphere during the Triassic with special reference to the floras of Eurasia. Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 15: 1–12.
- DOBRUSKINA, I. A. 1994. Triassic floras of Eurasia. Österreichische Akademieder Wissenschaften Schriftenreihe der Erdwissenschaftlichen Kommissionen, 10: 1–422.
- HAGDORN, H. 1995: Triassic crinoids. Zbl. Geol.Paläont., 2 (1/2): 1–22.
- KIER, P. M. 1977: Triassic Echinoids. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 30: 1–88.
- KUSTATSCHER, E., MELLER, B., VAN KONIJNENBURG VAN CITTERT, J. H. A. 2006a: Old treasures newly discovered: *Scytophyllum bergeri* from the ladinian of the Dolomites in the historical collections of the Geologische Bundesanstalt Wien. Geo.Alp, 3: 47–54.
- KUSTATSCHER, E., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A., GIANOLLA, P. 2006b: The Kühwiesenkopf / Monte Pra della Vacca (Prags / Braies Dolomites, Northern Italy): An attempt to reconstruct an Anisian (lower Middle Triassic) palaeoenvironment. 9. International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, 27-29.05.06, Manchester, Abstract and Proceedings Volume: 63–66.
- RAMOŠ, A. 1974: Paleontologija. Univerza v Ljubljani, Fakulteta za naravoslovje in tehnologijo.
- ROGHI, G., KUSTATSCHER, E., VAN KONIJNENBURG VAN CITTERT, J. H. A. 2006: Late Triassic Plant from Julian Alps (Italy). Boll. Soc. Paleont. It., 45 (1): 133–140.
- STORRS, G. W. 1993: Function and phylogeny in sauropterygian (Diapsida) evolution. American Journal of Science, 293A: 63–90.