PALÄOBIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE GATTUNG *EDRIOCRINUS*.

Von

KURT EHRENBERG

(Wien).

(*Eingelangt am 2. Juli 1927.*)

Schon seit der ersten, auf J. HALL zurückgehenden Beschreibung der Gattung *Edriocrinus*[1]) weiß man, daß sich diese vom Typus eines Crinoiden durch den Mangel eines eigentlichen Stieles unterscheidet, so daß der Körper im wesentlichen nur aus der Kelchkapsel und den Armen bestand. Weitere Untersuchungen, unter welchen wir zunächst jene von F. SPRINGER erwähnen wollen[2]), haben uns dann genauere Kenntnisse über die Zusammensetzung des Kelches wie über den Bau der Arme vermittelt, während die Frage, ob und in welcher Weise Elemente des Stieles bei einigen Arten in der „Basis", wie die Kelchregion unterhalb der Radialia von SPRINGER schlechthin genannt wird, mitenthalten sind, noch nicht restlos geklärt erscheint. In gewissem Ausmaße kann auch der Stand unserer biologischen Kenntnisse von *Edriocrinus* mit jenem der morphologischen verglichen werden. Auch hier wissen wir in großen Zügen schon seit HALL Bescheid, wie z. B. über den Umstand, daß die jungen Tiere — zumindest in der Regel — richtig sessil waren, d. h. dem Boden oder einem Fremdkörper (Schalen, „Lobolithen" usw.) aufsaßen und daselbst befestigt waren, daß im erwachsenen Zustand dies jedoch nur teilweise der Fall war usf. Wenn wir uns hingegen nicht bloß mit derlei allgemeinen Vorstellungen begnügen, da zeigt sich gar bald, daß die Meinungen noch keineswegs völlig geklärt sind. Bald ist die Vorstellung die, daß die Tiere mit der „Basis"[3]) im sandigen Boden steckten, also nicht festgeheftet, aber doch festsitzend waren[4]), bald ist von einem Schwimmen[5]), bald von einem Umherkriechen auf den Armen (also

---

[1]) Hall, J., Am. Journ. Sci., ser. 2, XXV, 1858, p. 278; Nat. Hist. New York, Pal. III, 1859, p. 119; 15th Rep. N. Y. St. Cab. Nat. Hist., 1862, p. 115.

[2]) Springer, F., The *Crinoidea Flexibilia,* Smiths. Inst. Publ. 2501, Washington, D. C., 1920, (hier auch alle ältere Literatur).

[3]) Wenn ich Basis hier unter „" schreibe, so geschieht dies deshalb, weil vielleicht bisweilen an dem so bezeichneten Gebilde auch Elemente des Stieles beteiligt sein können (vgl. S. 72).

[4]) Walther, J., Über die Lebensweise fossiler Meerestiere, Z. Deutsche geol. Ges., 1897, 2, p. 222.

Jaekel, O., ***Lodanella mira,*** ein Edriocrinide, Pal. Z., I, 1913.

[5]) Wachsmuth & Springer, Rev. Palaeocr., III, 1885.

Wanner, J., Neues über ***Lodanella mira,*** Pal. Z., II, 1915.

in einer der normalen entgegengesetzten Orientierung), bald von einer epiplanktonischen Lebensweise die Rede[6]). Beziehen sich diese Ansichten zum Teil auf verschiedene Arten, so betreffen sie doch auch oft ein und dieselbe Art.

In den letzten Jahren sind nun zwei neue Tatsachen über *Edriocrinus* bekannt geworden. Einmal hat KIRK gelegentlich der Beschreibung von *E. dispansus* (l. c.) darauf hingewiesen, daß innerhalb der Gattung *Edriocrinus* zwei recht verschiedene Typen auftreten — eine Tatsache, die SPRINGER (1920, l. c.) noch viel schärfer herausgearbeitet und durch neues Material belegt hat — und dann habe ich selbst, als ich im Jahre 1924, gelegentlich einer Einladung durch den International Education Board in New York, in den Museen von New York, Albany, New Haven und Washington u. a. auch das gesamte Material an *Edriocrinus* untersuchen konnte, feststellen können, daß einzelne Arten dieser Gattung durch ein Maß von Variabilität gekennzeichnet sind, über welches bisher — soweit mir bekannt — keinerlei nähere Angaben vorliegen. Da mir beide Momente für die biologische Beurteilung von Wichtigkeit zu sein scheinen, diesbezüglich aber noch kaum gewürdigt worden sind, so mag es nicht unangebracht sein, von diesen Gesichtspunkten aus die Frage nach den biologischen Verhältnissen einer neuerlichen Betrachtung zu unterziehen.

Nach SPRINGER (1920, l. c.) haben wir folgende *Edriocrinus*-Arten zu unterscheiden:

1. *E. pyriformis*. Gemäß SCHUCHERTS Gliederung des Unterdevons[7]) die älteste Art, aus dem Coeymans limestone, Unter-Devon, Oneida und Onondaga Co., N. Y., ist *E. pyriformis* gekennzeichnet durch die gestreckte, aber schmale Gestalt der Basis, die noch längeren, scharf abgesetzten und seitwärts ausladenden Radialia wie durch den Umstand, daß die Basis an ihrer Unterseite in der Regel unzweifelhafte Spuren der Festheftung in Gestalt einer mehr oder weniger deutlichen Kerbe (*scar*) zeigt (Taf. VI, Fig. 1).

2. *E. occidentalis*, 3. *E. pocilliformis*, 4. *E. explicatus*. Die erste Form stammt aus der New Scotland-Formation von Albany Co., N. Y., und Perry Co., Missouri, *pocilliformis* aus der Linden-Formation von Tennessee und der nach SCHUCHERT (l. c.) und SPRINGER (1920, l. c.) dieser äquivalenten[8]) New Scotland-Formation in Virginia und New York (Helderberg Mts.). Für *explicatus* werden Fundort und Horizont mit Linden-Formation, Perry Co., Tenn., angegeben. Die Basis — von *occipitalis* und *explicatus* das einzig bekannte — ist bei allen drei Arten mehr oder weniger becherförmig; sie ist gewöhnlich bei *occidentalis* höher als breit, bei *pocilliformis* breiter als

[6]) Kirk, E., The structure and relationships of certain eleutherozoic Pelmatozoa, Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 41, 1911. — Vgl. ferner Springer, F., On the crinoid genus *Scyphocrinus* etc., Smiths. Inst. Publ. 2440, Washington, D. C., 1917, p. 11.

[7]) Schuchert, Ch., Paleogeography of North America, Bull. Geol. Soc. Am., 20, 1910, p. 541.

[8]) Diese Äquivalenz, die der Gliederung Schucherts entspricht, wird sowohl von Springer (1920, l. c. p. 449) wie von W. Goldring (The Devonian Crinoids of the State of New York, N. Y. St. Mus. Mem. 16, Albany, N. Y. 1923, p. 446) ausdrücklich betont. Es muß dies deshalb erwähnt werden, weil das Alter der Linden-Formation wegen des Alters von *E. pyriformis* im Vergleiche zu den übrigen Arten von Interesse ist und weil Goldring in der Tabelle bei p. 68 (l. c.) eine Anordnung vorgenommen hat, die mit ihrer obigen Äußerung nicht ganz übereinstimmt.

hoch, aber im einzelnen recht verschieden gestaltet[9]) [10]), während bei *explicatus* beide Dimensionen kaum voneinander abweichen (Taf. VII, Fig. 9, 10, 12).

5. *E. sacculus*, 6. *E. becraftensis*. Ersterer aus dem Oriskany sandstone (limestone) von Cumberland, Md., und aus dem Oriskany (Glenerie) limestone von Ulster Co., N. Y., letzterer aus dem Oriskany limestone von Columbia Co., N. Y., stammend, sind an Gestalt den drei vorhergehenden Arten ähnlich, von ihnen aber durch die meist bedeutendere Größe verschieden. Von *becraftensis*, der langgestreckten Form, ist nur die Basis bekannt, von *sacculus* dagegen sind sogar die Arme in einer Reihe von Fällen nahezu vollständig erhalten (Taf. VII, Fig. 8, 11).

7. *E. adhaerens*, 8. *E. dispansus*, 9. *E. holopoides*. Die beiden ersten Formen sind aus der Linden-Formation von Tennessee (und zwar aus Hardin und Benton Co. bzw. nur aus Benton Co.) bekannt geworden, die letzte aus dem Oriskany sandstone von Cumberland, Md.. Verglichen mit den vorhergehenden, umfassen alle drei Arten mehr oder minder gedrungene Typen mit breiter, niedriger, gegen oben meist schmäler werdender Kelchkapsel. Von *adhaerens* ist wieder nur die Basis bekannt, von *dispansus* hingegen auch die Radialia, welche gegen oben konvergieren und sich außerordentlich stark verschmälern, von *holopoides* überdies auch die Arme, die, nicht minder kräftig wie jene von *sacculus*, im Prinzip ganz gleichartig, in Einzelheiten jedoch verschieden sind (Taf. VI, Fig. 4, 6, 7).

Von den hier in abweichender Reihung aufgeführten neun Arten stellt SPRINGER *pocciliformis*, *occidentalis*, *explicatus*, *dispansus*, *sacculus* und *becraftensis* in seine Sektion I, für die eine freie Lebensweise im ausgewachsenen Zustande und die Verschmelzung der Basalia zu einem einheitlichen, unten abgerundeten Gebilde kennzeichnend sein soll, während die drei restlichen Formen *adhaerens*, *pyriformis* und *holopoides* die Sektion II bilden und als dauernd festgeheftet vermittels der inkrustierenden, der Gestalt der Unterlage sich anpassenden Basis bezeichnet werden.

Diese Einteilung ist von biologischem Standpunkte insoferne nicht ausreichend als bloß zwischen dauernd und nur in der Jugend sessilen Formen unterschieden wird. Denn nur in der Jugend, d. h. also nicht dauernd sessil, ist eigentlich, wenn man so sagen darf, nur ein negatives Merkmal; es sagt uns ja über die Lebensweise der adulten Individuen, die wir zunächst immer im Auge haben, gar nichts Positives aus. Können wir doch daraus weder ersehen, ob die Tiere sich überhaupt und wie sie sich fortbewegten, noch ob alle Formen der Sektion I eine ganz gleichartige Lebensweise geführt haben sollen usf. Aber auch das, was biologisch über die Sektion II gesagt wird, ist zu wenig. Wenn wir vorläufig der Einteilung SPRINGERS folgen und hieher *adhaerens*, *pyriformis* und *holopoides* stellen, so genügt ein Blick, um jedem, der in solchen Dingen einige Erfahrung besitzt, zu zeigen, daß Formen von so verschiedener Gestalt wie *pyriformis* und *holopoides* kaum als ganz den gleichen Lebensbedingungen angepaßt bezeichnet werden

[9]) Vgl. Goldring, l. c. pl. 58, Fig. 9—15.

[10]) In der Legende zu Tafel LXXVI bei Springer (1920) muß ein Druckfehler vorliegen. *E. expl.* kann dort nicht in der gleichen Vergrößerung wie *E. occ.* wiedergegeben sein, weil ersterer auf der Tafel viel größer erscheint, nach den Maßen (l. c. p. 449) wie nach meiner eigenen Erfahrung aber durchschnittlich kleiner als *occ.* ist

dürfen. Wir können daher auch hier, wenn wir über die Lebensweise wirklich zu einer klaren Vorstellung kommen wollen, uns nicht mit den Angaben SPRINGERS begnügen, sondern müssen eine genauere Analyse zu Hilfe nehmen.

Schon SPRINGER hat ganz richtig erkannt und dies auch in der Namengebung zum Ausdruck gebracht, daß *E. holopoides* eine verblüffende Ähnlichkeit mit der rezenten Gattung *Holopus* zeigt. Die Art der Festheftung, der gedrungene Bau der Kelchkapsel, die massiven, einrollbaren Arme ermöglichen kaum einen Zweifel darüber, daß hier geradezu ein Schulbeispiel einer Konvergenz vorliegt. Freilich sind im Bau eine Reihe von Unterschieden zwischen beiden Formen festzustellen. Sehen wir von jenen Merkmalen ab, welche mit dem höheren Spezialisationsgrad von *Holopus* zusammenhängen[11]), so wären hier der Bau der Analregion, das wahrscheinlich verschiedene Verhalten bezüglich der Pinnulae besonders zu erwähnen. Aber gerade die geringere Bauverwandtschaft läßt die große Formverwandtschaft noch viel deutlicher hervortreten. Nehmen wir noch dazu, daß *Holopus* heute auf Felsen oder Korallenriffen in wenigen Faden Tiefe lebt und *E. holopoides* aus den litoralen Ablagerungen eines seichten Meeresarmes bekannt ist, so werden wir kaum fehlgehen, wenn wir auch für diesen ganz ähnliche Lebensbedingungen annehmen. Auch *E. holopoides* mag — vielleicht ebenso prächtig gefärbt — an eher bewegten denn ruhigen Stellen der Küste an geneigten Felswänden festgesessen haben, wie die häufige Schiefstellung der Basis verrät und dank einer kräftig entwickelten Muskulatur die Arme rasch und ziemlich vollständig einzurollen vermocht haben[12])[12a]).

Nach der äußeren Form der allein bekannten Basis ist sicherlich *E. adhaerens* (Taf. VI, Fig. 6) jene Art, welche der vorgenannten am nächsten kommt. Die stets verschmolzene Basis ist immer auf Schalenresten oder auf den Wurzelzysten von *Scyphocrinus* aufgewachsen. Die Seitenwände der Basis sind wie bei *E. holopoides* relativ dünn, obwohl hier keine solche Umsetzung stattgefunden hat. Denken wir uns die fehlenden Radialia und Arme ergänzt, so muß *E. adhaerens* im großen und ganzen wie ein verkleinerter *E. holopoides* ausgesehen haben. Freilich erscheint die Deutung als junger *E. holopoides* wegen der stets verschmolzenen Basis ausgeschlos-

---

[11]) In biologischer Hinsicht besteht nur ein befremdlicher Unterschied zwischen beiden Formen. Während *Holopus* durch eine viel dichtere Struktur der Skelettelemente als andere rezente Crinoiden ausgezeichnet ist, erscheint die Wand der Basis von *E. holopoides* auffallend dünn. Es ist jedoch diesbezüglich zu bedenken, daß uns *E. holopoides* nicht in natürlichem, sondern in durch Eisenoxyd (Eisenhydroxyd?) verändertem Zustand erhalten ist, so daß die Dünne der Kelchwand möglicherweise nur durch die Fossilisation bedingt sein könnte. (Vgl. über die Fossilisation Springer, 1920, l. c., sowie ***Unusual forms of fossil crinoids.*** Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 67, Art. 9, Washington, 1926, p. 37.)

[12]) Die Frage, ob *E. holopoides* in diesem Zustande sogar einige Stunden auf dem Trockenen auszuhalten vermochte, wie dies Wanner (Perm. Krin. v. Timor, 1924, p. 48) für einige Formen anzunehmen geneigt ist, die in der Fähigkeit, die Arme zu einem festen Gewölbe zusammenzuschließen, eine gewisse Ähnlichkeit mit dem *Holopus*-Typus zeigen, wage ich nicht zu entscheiden.

[12a]) Die biologischen Angaben über *Holopus* sind größtenteils einer Arbeit von Springer entnommen, die eine Reihe von Fundberichten enthält. (Vgl. Springer, ***The genus Holopus*** Univ. of Jowa Studies in Nat. Hist., X, 4, 1924.)

sen, ganz abgesehen davon, daß auch das Vorkommen in einem doch räumlich ziemlich entfernten Gebiete eine solche Annahme recht unwahrscheinlich machen würde. Aus alldem ergibt sich, daß auch *E. adhaerens* eine gedrungene, festsitzende Form gewesen sein muß, die biologisch den gleichen Typus darstellt wie *E. holopoides* und daher auch in ähnlicher Weise gelebt haben dürfte[12b]). In der Verschmelzung der Basis besaß diese Form ein Merkmal, das sie als höher spezialisiert als *E. holopoides* erscheinen läßt.

Von den übrigen Arten ist den beiden genannten Formen noch am ehesten *E. dispansus* (Taf. VI, Fig. 7) anzuschließen. Dieser, der nach SPRINGER (1920, l. c. p. 446) gelegentlich an der gleichen Stelle wie die vorhergehende Art gefunden wurde, hat mit ihr den Erhaltungszustand gemeinsam. Abweichend ist hingegen die meist größere Höhe des Kelches; dann die Basis, die gelegentlich noch die Interbasalnähte erkennen läßt und deren Seitenwände nicht in einem scharfen Winkel gegen die physiologische Unterseite abgesetzt sind, sondern in gerundetem Verlauf in jene übergehen. Darin wie in Form und Stellung der Radialia (s. o.), die eine ganz andere Gestalt der Arme bedingt haben müssen, kommt auch eine biologische Verschiedenheit gegenüber den beiden eben besprochenen Arten zum Ausdruck, weil dadurch ein gleich festes Anpressen an die Unterlage ausgeschlossen erscheint. Tatsächlich ist auch die Art der Festheftung eine andere gewesen, wie die Betrachtung der physiologischen Unterseite lehrt. Entweder ist an dieser, etwa in der Mitte, noch eine Kerbe erhalten oder ein Fremdkörper, z. B. eine Brachiopodenschale, zu sehen. Derartige Befunde sind aber mit SPRINGER nur so zu deuten, daß jene Fremdkörper, auf welchen die Festheftung in der Jugend erfolgt war, überwachsen wurden. Die adulten Tiere scheinen demnach überhaupt nicht festgewachsen gewesen zu sein. Es ergibt sich daraus für uns die Folgerung, daß die Lebensverhältnisse und damit der Lebensort kaum die gleichen wie bei *E. holopoides* und *E. adhaerens* gewesen sein können. Wahrscheinlich hat *E. dispansus* in erwachsenem Zustand an ruhigeren Stellen jener kaum sehr tiefen Gewässer dem Untergrund aufgesessen und so eine Lebensweise geführt, die eigentlich nicht als sessil-benthonisch bezeichnet werden kann. Von der durch das Nicht-Festgewachsen-Sein gegebenen Möglichkeit zur Ortsveränderung dürfte allerdings, nach der Körperform zu schließen, kaum ein häufiger und ausgiebiger Gebrauch gemacht worden sein[13]) [14]).

Die letzte Form, welche sichere Spuren einer Festheftung zeigt, ist *E. pyriformis*. Wie schon angedeutet wurde, ist diese Art von den drei eben

[12b]) Mit Rücksicht auf die geringe Körpergröße bildet meines Erachtens die relative dünne Wand (s. o.) der Basis keine Schwierigkeit für die Annahme eines Aufenthaltes in bewegterem Wasser.

[13]) Die Annahme Kirks (l. c. p. 114), daß *E. dispansus* eine epiplanktonische Lebensweise führte, weil ein jugendliches Exemplar auf einer *Scyphocrinus*-Wurzelzyste gefunden wurde, scheint dadurch hinfällig, daß die *Scyphocrinus*-Formen mit derartigen Wurzelzysten nicht epiplanktontisch gelebt haben dürften. (Vgl. K. Ehrenberg, Zur Frage der biologischen Deutung der *[Camarocrinus*-]Wurzeln[Lobolithen] von *Scyphocrinus*, Pal. Z. VIII, 1926.) Es spricht ferner, dagegen, daß, wie Kirk selbst anführt, auch eine Anheftung auf *Leptaena rhomboidalis* beobachtet ist.

[14]) Das Zusammenvorkommen mit *E. adhaerens* ist kein zwingendes Argument gegen diese Annahme. Denn abgesehen davon, daß nicht immer große Distanzen zwischen Stellen ruhigeren und bewegten Wassers liegen müssen, wäre erst zu untersuchen ob nicht ein allochthones Vorkommen vorliegt.

besprochenen durch die schlankere, mehr in die Höhe gestreckte Form des Kelches unterschieden (Taf. VI, Fig. 1). Im Gegensatz zu jenen ist ferner der Kelch oben viel breiter als unten. Da die regelmäßig vorhandene konkave Ausnehmung der Unterseite die dauernde Sessilität beweist, muß man sich unwillkürlich fragen, warum die Körperform von der der anderen sessilen Arten so durchgreifend verschieden ist.

In dieser Hinsicht könnte man zunächst daran denken, daß eine verschiedene Abstammung als Grund in Betracht käme, daß in beiden Fällen die Form schon durch die Körpergestalt der Vorfahren vorgezeichnet war. Eine solche Erklärung scheint jedoch — wenn auch vielleicht noch andere Momente auf zwei getrennte Entwicklungsreihen innerhalb der Gattung *Edriocrinus* hinweisen — wenig befriedigend und es muß jede Deutung als viel ansprechender gelten, die jene Verschiedenheiten mit biologischen Verhältnissen in Zusammenhang bringt. Wie schon erwähnt, stammt *E. pyriformis* aus einem anderen Horizont des Unterdevons als *holopoides*, *adhaerens* und *dispansus*. Aber auch dieser Umstand ermöglicht kaum eine genügende Erklärung, weil die allgemeinen Verhältnisse zur Zeit der Ablagerung des Coeymans limestone von jenen des Oriskany limestone in Cumberland, besonders aber der Linden-Formation in Tennessee nicht grundlegend verschieden gewesen sein dürften. In allen drei Fällen handelt es sich ja um mehr minder seichte, mit dem offenen Ozean nicht in sehr freier Verbindung stehende, kleinere Meeresbecken und die Fundstellen liegen nicht weit entfernt von der jeweiligen Küstenlinie. Ferner hat *E. pyriformis* mit den beiden Arten der Linden-Formation den Erhaltungszustand gemeinsam, so daß auch dieser keinen Anhaltspunkt für die Beantwortung unserer Frage zu liefern vermag.

In diesem Zusammenhange scheint mir jedoch noch ein anderer Umstand von Interesse zu sein. In der schon zitierten Arbeit über die Gattung *Holopus* gibt SPRINGER auch eine Reihe von Abbildungen. Vergleicht man diese untereinander, so ergibt sich ein, wie mir scheint, durchgängiger Unterschied. Die Formen, welche als *H. Rawsoni* bezeichnet sind, besitzen nämlich, trotz mancher Verschiedenheiten im einzelnen, stets eine gedrungene und niedrige Kelchkapsel (Taf. VI, Fig. 5), während bei den anderen, die als *H. Rangii* unterschieden werden, diese viel schlanker und höher ist (Taf. VI, Fig. 2). Daraus folgt aber nicht nur, daß *E. holopoides* nur mit *H. Rawsoni* in Parallele gestellt werden kann, sondern auch, daß beide *Holopus*-Arten bezüglich der Kelchform voneinander in ähnlicher Weise abweichen[15]) wie *E. holopoides* und *E. pyriformis*. Es liegt nun nahe, über die mutmaßliche Verschiedenheit der Lebensweise von *E. holopoides* und *E. pyriformis* auf Grund der angeführten Unterschiede zwischen *H. Rawsoni* und *H. Rangii* (ss.) per analogiam direkten Aufschluß zu suchen. Leider erweist sich jedoch auch dieser Weg als nicht gangbar. Denn, wie so oft, fehlen gerade jene Angaben, die hiefür in Betracht kämen,

[15]) Es scheinen auch noch andere Unterschiede (Armbau, Skulptur) vorzuliegen. Ein klarer Einblick in das gegenseitige Verhältnis ist, abgesehen von der noch zu erwähnenden Unsicherheit in Betreff der Fundortsangaben, dadurch sehr erschwert, daß auch die als ***H. Rawsoni*** unterschiedenen Formen in der Literatur großenteils unter dem Namen ***H. Rangii*** gegangen sind (vgl. Springer, l. c.).

und selbst die Fundortsangaben, die immerhin gewisse Anhaltspunkte bieten könnten, sind ungenau und außerdem unsicher. Bei kritischer Prüfung bleibt eigentlich nur ein positives Ergebnis übrig: daß *H. Rawsoni* aus tieferem Wasser gedredscht wurde — eine Angabe lautete auf 120 Faden — während für *H. Rangii* (ss.) in einem Falle 5 Faden als Tiefe angeführt werden. Aber auch dieser Unterschied gilt nur, wenn die Auslegung von SPRINGER, der sich um die Klärung der vorhandenen Widersprüche sehr bemüht hat, zutreffend ist, und für *H. Rangii* die obige Angabe zu Recht besteht, nicht aber jene, derzufolge auch dieser aus tieferem Wasser kommen soll.

Gibt uns der Umstand, daß unter den lebenden Holopiden zwei Formen existieren, die, beide sessil, in ähnlicher Weise voneinander verschieden sind wie *E. holopoides* und *E. pyriformis*, nicht direkt den gewünschten Aufschluß, so zeigt er uns doch einen Weg, um, wie ich glaube, einer Klärung näher zu kommen. — Im Jahre 1862 erklärten DUJARDIN und HUPÉ in ihrer „*Histoire naturelle des Zoophytes Echinodermes*", daß sie auf Grund der ersten Beschreibung und Abbildung durch D'ORBIGNY sehr geneigt wären, *Holopus* nicht für einen Echinodermen, sondern für eine Balane zu halten[16]). War diese Ansicht auch eine irrtümliche, so ist doch nicht zu leugnen, daß *H. Rawsoni*, welcher jener Erstbeschreibung zugrundelag, in der Kelchform, die allein zum Vergleich herangezogen werden kann, eine Ähnlichkeit mit einer typischen Balane aufweist. Es handelt sich eben um jenen, durch die gedrungene, der Unterlage mehr minder angepreßte, napf-mützenförmige Körpergestalt gekennzeichneten Typus, der als Reaktion auf das Leben in der Brandungszone bzw. überhaupt in stark bewegtem Wasser, auf konvergenten Wegen zu wiederholten Malen in den verschiedensten Tiergruppen (Balanen, Gastropoden, Aktinien, Crinoiden, Thecoideen usf.) zur Ausbildung gelangt ist. Die erwähnte Ähnlichkeit mit den Balanen geht aber noch weiter. Denn auch unter diesen gibt es nicht nur Formen vom Patella-Typus, wie wir diese Körperform kurzweg nennen, sondern auch solche, die viel höher als breit, an *E. pyriformis* oder an *H. Rangii* erinnern. Schon seit längerer Zeit ist auch bekannt, daß selbst Individuen der gleichen Art bald die eine, bald die andere Körperform besitzen können, aber eine befriedigende Erklärung hiefür hat auch in diesem Falle bis vor kurzem gefehlt. Erst vor zwei Jahren hat O. ABEL durch direkte Beobachtung an der kalifornischen Küste feststellen können, daß die Individuen vom Patella-Typus dort in der Brandungszone, jene vom Hippuriten-Typus aber in Tümpeln, „hinter dem vordersten von weißem Brandungsgischt umsäumten Felsenwall" leben[17]).

---

[16]) Vgl. Springer, l. c. p. 46.

[17]) O. Abel, Amerikafahrt, Jena, 1926, p. 246 ff. — Von diesem Zusammenhang zwischen Höhenwuchs und ruhigem Wasser bzw. Flächenwuchs und bewegtem Wasser scheint die Sandkoralle (*Sabellaria alveolata L.*) eine Ausnahme zu bilden, bei welcher nach Richter („Sandkorallen"-Riffe in der Nordsee, „Natur und Museum", 57. Ber., Senckenb. naturf. Ges., Frankfurt a. M., 1927, H. 2, p. 58) gerade im Brandungsbereich Orgelwuchs, im Stillwasser niedriger Wuchs statthaben soll. Vielleicht ist dieser Fall, den Richter selbst als ein Abweichen von der Regel bezeichnet, so zu erklären, daß noch andere Faktoren (Riffbildung — vgl. Stockkorallen!) eine Rolle spielen; s. auch Pal. Z., IX, 1/3, p. 233.

Deutet dieses Verhalten der Balanen darauf hin, daß *E. pyriformis* seine von *E. holopoides* abweichende Körpergestalt dem Umstande verdankt, daß er in weniger bewegtem Wasser als dieser gelebt hat, so spricht auch noch eine andere Beobachtung für diese Annahme. Unter den Exemplaren von *E. pyriformis* finden sich neben Kelchen, die, einem umgekehrten Kegel ähnelnd, ± senkrecht in die Höhe ragen, auch andere, die kuhhornförmig gekrümmt sind (Taf. VI, Fig. 3). Nun steht eine solche Krümmung, die u. a. bei gewissen paläozoischen Einzelkorallen nicht selten ist, aber auch bei Hippuriten und bei langgestreckten Balanen gelegentlich angedeutet sein kann, sicherlich mit einer bestimmt gerichteten einseitigen Strömung in Zusammenhang[18]). Eine solche ist aber in der eigentlichen Brandungszone nicht denkbar, wo die herankommenden Wellen stets wieder reflektiert werden, sondern nur in ruhigerem Wasser, also meist nicht unmittelbar an der Küste. Es darf daher angenommen werden, daß *pyriformis* im Aufenthaltsort von *holopoides* verschieden war und daß speziell die gekrümmten Formen an weniger bewegten Stellen in einiger Entfernung von der Küste beheimatet gewesen sind[19]).

Wir wenden uns nunmehr den restlichen Formen *E. occidentalis*, *pociliformis*, *explicatus*, *sacculus*, und *becraftensis* zu (Taf. VII, Fig. 8—12). In ihrer Gesamtheit ausgezeichnet durch das Fehlen von Festheftungsspuren im erwachsenen Zustand, erweisen sich diese Formen auch dadurch als Vertreter eines mehr minder einheitlichen biologischen Typus, daß, von *E. explicatus* (s. S. 73) abgesehen, die an und für sich geringfügigen Unterschiede, die ihre Trennung begründen sollen, eigentlich durchwegs nur als graduelle bezeichnet werden können. Dieser Typus, den wir als *Sacculus*-Typus

[18]) Auf die Frage, ob, wie bisher zumeist angenommen wurde, die konkave Seite der Strömung zugekehrt war, oder die konvexe, wie Yakowleff anzunehmen geneigt ist (*Different explanations of the bilateral symmetry in the rugose corals*, Geol. Mag. LXIII, Nr. 744, London 1926, p. 267), kann hier nicht näher eingegangen werden. Nur soviel darf vielleicht bemerkt werden, daß mir manches für die Auffassung von Yakowleff zu sprechen scheint.

[19]) Es mag vielleicht in obiger Darstellung als widerspruchsvoll empfunden werden, wenn sowohl für *E. dispansus*, der eine patelloide Type darstellt, wie für den hippuritiformen *E. pyriformis* ein Aufenthalt in nicht sehr stark bewegtem Wasser angenommen wird. Hiezu ist jedoch zu bemerken, daß beide bezüglich ihrer Bewegungsfähigkeit verschieden waren. Eine festgewachsene Form kann in ruhigerem Wasser höher werden, und dieses Höherwachsen ist gerade unter solchen Verhältnissen wegen der hiedurch gegebenen besseren Ernährungsmöglichkeiten von Vorteil; eine nicht festgeheftete Form hingegen würde bei zu großer Höhe Gefahr laufen, sogar von einer an und für sich nicht sehr bedeutenden Wasserbewegung aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht zu werden; sie ist anderseits nicht in so hohem Grade auf die sich darbietende Nahrung angewiesen, da sie immer, wenn auch in beschränktem Masse, dieser nachzugehen imstande ist. — Diese Überlegung dürfte wohl derartige Bedenken beseitigen. Sie zeigt aber ferner, daß die Anpassungsformen an den Aufenthaltsort sich unter Umständen mit Rücksicht auf andere Faktoren (Ernährung usw.) überschneiden können (vgl. Anm. 17); gerade deshalb soll, um Fehlschlüsse zu vermeiden, bei derartigen Analysen stets auf die verschiedensten Faktoren Bedacht genommen werden, soll die Analyse stets auf möglichst breiter Basis durchgeführt werden. (Vgl. K. Ehrenberg, Die Stellung der Paläobiologie in der Biologie als Gesamtwissenschaft, Biologia Generalis, Wien 1927, III, 3, p. 230.)

dem *Pyriformis*- und dem *Holopoides*-Typus gegenüberstellen können[19a]), ist, mit jenen beiden anderen verglichen, zunächst einmal gekennzeichnet durch die freiere Beweglichkeit, weil ja zum Mangel der Festheftung noch die unten gerundete Kelchform hinzukommt, die keine Anpassung an den Untergrund erkennen läßt. Freilich mag es sein, daß, wie schon vermutet wurde, (s. S. 60), Vertreter dieser Gruppe, soweit sie auf sandigem Boden gelebt haben[19b]), mit ihren Kelchen im Sande steckten und in dieser Stellung vielleicht den größeren Teil ihres Lebens verbracht haben. Aber es darf dabei nicht übersehen werden, daß sie trotzdem zu einer Ortsbewegung, wenn sie durchgeführt werden sollte, besser befähigt gewesen sein müssen wie *E. dispansus*, der für eine solche allein von den übrigen Formen in Betracht kommt. Wir können aber die Anschauung, daß die Tiere sich bewegten, nicht bloß durch das Fehlen von Festheftungsspuren stützen. Jenes Exemplar von *E. sacculus* im U. S. Nat. Mus. in Washington, welches, die Kelchbasis nach oben gekehrt, mit den an ihrer Spitze etwas eingekrümmten Armen einem Gastropodengehäuse aufsitzt, scheint, wie schon KIRK a. a. O. hervorgehoben hat, darauf hinzuweisen, daß die Tiere sich in dieser Weise kriechend fortzubewegen vermochten[20]). Hingegen wird man bei den ziemlich kurzen und plumpen Armen kaum an eine nennenswerte Schwimmfähigkeit, etwa nach der Art von *Antedon* denken dürfen. Diese Verhältnisse gestatten aber noch eine weitere Annahme hinsichtlich des normalen Aufenthaltsortes dieser Formen. Hatten die Tiere einerseits kaum die Eignung zum Schwimmen und entbehrten sie andrerseits der Möglichkeit einer

---

[19a]) Dem *Sacculus*-Typus ist wohl auch *Lodanella mira* zuzurechnen, jene Form, welche die Edriocriniden im europäischen Unterdevon vertritt. Ohne auf diese Form, von der ich nur ein Exemplar flüchtig untersuchen konnte, näher einzugehen, möchte ich nur die weitgehende Übereinstimmung mit *Edriocrinus* betonen, die ja schon von JAEKEL (Pal. Z., I, 3, 1914, pp. 382—385) hervorgehoben worden ist. Der einzige wesentliche Unterschied würde nach JAEKELS Beschreibung in dem Besitz einer Analröhre liegen. Da diese jedoch nicht in situ gefunden wurde und der ganzen *Edriocrinus*-artigen Organisation widersprechen würde, neige ich mit WANNER (Pal. Z. II, 1, 1915, p. 87) der Ansicht zu, daß sie nicht zu *Lodanella* gehört. Aus dem gleichen Grunde möchte ich daher auch die Richtigkeit der Annahme JAEKELS (Pal. Z., III, 1918, p. 80), daß den Edriocriniden durchwegs eine solche Analröhre zukäme, bezweifeln, eine Annahme, die wohl nur auf jenem einen Exemplar von *Lodanella mira* basiert.

[19b]) Dies dürfte z. B. bei einem Teil der *Sacculus*-Formen der Fall gewesen sein, da bald vom Oriskany sandstone, bald vom Oriskany limestone die Rede ist (s. S. 63). Der letztere Umstand scheint mir auch deshalb bedeutungsvoll, weil er wohl auf wechselnde Bodenverhältnisse hinweist, die das Vorkommen des auf festen Untergrund angewiesenen *holopoides* am gleichen Fundort wie *sacculus* besser verständlich machen.

[20]) Ich habe das Stück, das schon von KIRK und GOLDRING (l. c.) abgebildet wurde, während meines Aufenthaltes in Washington selbst gesehen. Theoretisch wäre es gewiß auch denkbar, daß das Tier erst post mortem in Verbindung mit dem Gastropodengehäuse geraten ist. Aber ich konnte hiefür keinerlei Anhaltspunkte finden. Würde das betreffende Individuum in dem Gehäuse liegen, so könnte man wohl daran denken, daß der Crinoid hinein oder das Gehäuse darüber geschwemmt wurde. Dies ist aber nicht der Fall, sondern der Crinoid sitzt auf der Schale in der geschilderten Stellung. Eine solche Vergesellschaftung durch Wassertransport müßte aber doch als ein sehr zufälliges Geschehen bezeichnet werden. Es scheint mir daher die Deutung KIRKS naheliegender und ich möchte vermuten, daß das Tier in dem Augenblicke, als es über das Gehäuse hinzukriechen im Begriffe stand, von einer durch die Wasserbewegung herbeigeführten Schlamm- oder Sandschichte überdeckt wurde.

widerstandsfähigen Befestigung, so dürften sie nicht in der Brandungszone, nicht in sehr stark bewegtem Wasser gelebt haben, weil sie dort dem Spiel der Wellen schutzlos preisgegeben gewesen wären.

Fassen wir die bisherigen Ergebnisse der Analyse zusammen, so können wir 1. festgewachsene und festsitzende und 2. freier-bewegliche Formen unterscheiden. Während uns unter den ersteren zwei verschiedene Typen entgegentreten (hohe und schlanke, niedrige und breite), wobei im einen Falle noch graduelle Unterschiede hinsichtlich der Ortsgebundenheit bestehen (*holopoides*, *dispansus*), repräsentieren die Formen der zweiten Gruppe biologisch nur einen Typus. Aus dieser Feststellung ergibt sich von selbst die Frage, inwieferne eine solche Auffassung unsere Ansichten über die Ontogenie, Phylogenie und Systematik der Gattung zu beeinflussen geeignet ist, bzw. inwieferne gewisse, in diese Kapitel gehörige Erscheinungen biologisch zu deuten sind.

Was zunächst die Ontogenese betrifft, so hat bereits HALL darauf hingewiesen, daß auch jene Formen, welche im erwachsenen Zustande keine Festheftungsspuren erkennen lassen, in der Jugend festgeheftet gewesen sind. Daraus folgt für uns nicht nur, was ja von vornherein zu erwarten ist, daß die sessilen Formen als die ursprünglicheren, die anderen als die abgeleiteten anzusehen sind, sondern auch, daß bei den nicht-festgehefteten Formen im Laufe der Ontogenese regelmäßig[21]) ein Wechsel in der Lebensweise stattgefunden hat. Gewöhnlich ist diese juvenile Festheftung, z. B. bei *E. sacculus*, so vor sich gegangen, daß die Tiere mit der ganzen, in diesem Entwicklungsstadium breiten Unterseite der Unterlage aufgesessen sind, wobei nicht selten mehrere eng beisammen, mit ihren Basen untereinander zu förmlichen Büscheln verwachsen erscheinen[21a]). Gelegentlich muß allerdings auch ein schiefes Aufwachsen, d. h. eine Befestigung mittels der Seitenwand des Kelches stattgefunden haben, wie an je einem Exemplar von *E. sacculus* und *E. pocilliformis* aus den Sammlungen des N. Y. St. Mus. in Albany, bzw. des U. S. Nat. Mus. in Washington zu ersehen ist (Taf. VII, Fig. 13). Dieser Wechsel der Lebensweise ist auch von einer Formänderung begleitet gewesen[22]), in dem die flache Unterseite im Verlaufe des weiteren Wachstumes abgerundet wurde.

---

[21]) Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse kann dieser Wechsel der Lebensweise für *E. sacculus* und *E. pocilliformis* als sicher gelten. Von den anderen in Betracht kommenden Formen ist mir hierüber eine Mitteilung nicht bekannt, noch habe ich selbst entsprechende Stücke gesehen. Freilich ist es nicht ausgeschlossen, daß z. B. manche als *sacculus* bezeichnete Jugendformen zu *becraftensis* gehören, weil beide in dieser Entwicklungsstufe sicherlich kaum zu unterscheiden sind, was übrigens auch für *sacculus* und *holopoides* gilt, wie ich mich selbst überzeugen konnte, besonders wenn nur die Basis vorliegt. Im übrigen darf wohl aus naheliegenden Gründen auch für die anderen adult-freien Formen per analogiam ein sessiles Jugendstadium angenommen werden, insolange nicht das Gegenteil zu beweisen ist.

[21a]) Abbildungen bei Kirk und Goldring l. c.

[22]) Es soll auch an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß ein, wie ich glaube, noch ungelöstes Problem in der Frage liegt, wie die Zementierung an den Untergrund erfolgt und wie sie später wieder gelöst werden kann. Denn sowohl die Herstellung einer förmlichen Verschmelzung mit dem festen Gestein, die erst im postlarvalen Stadium eintreten kann, wie jene Loslösung ist doch nur vorstellbar als ein chemischer Prozeß, der unter Einwirkung irgendwelcher flüssiger oder gasförmiger Stoffe vor sich geht. Welcher Art sind diese aber und

Mit der Erörterung der Ontogenese berühren wir jedoch zwei weitere wichtige Probleme, die sekundäre Verdickung der Kelchwand und die Stielbeteiligung.

Es ist gleichfalls schon HALL bekannt gewesen, daß es bei *Edriocrinus* zu einer Ablagerung sekundärer Schichten an der Außenseite der Kelchwand gekommen ist, die das Unsichtbar-Werden der Nähte zwischen den Kelchplatten bedingte und bei adult-freilebenden Typen jene Formveränderung und Abrundung herbeiführte, die wir schon früher erwähnt haben. In dieser Hinsicht verhalten sich nun die einzelnen Formen keineswegs gleichartig. Bei *holopoides*, *explicatus* und *dispansus* sind Interradialnähte stets sichtbar; es kann also ein sekundäres Dickenwachstum im Bereiche der Radialia nicht stattgefunden haben und ebensowenig können die Radialia mit der Basis durch ein solches fest verbunden gewesen sein, weil ja z. B. bei *explicatus* die Radialia ausnahmslos fehlen. Das sekundäre Dickenwachstum war also stets auf die Basis beschränkt. Aber auch hier hat es nur einen sehr geringen Betrag erreicht, wie dadurch bewiesen wird, daß die Interbasalnähte dauernd sichtbar blieben oder durch die Entfernung der oberflächlichsten Schichtlage leicht wieder sichtbar gemacht werden können[23]). Bei den übrigen Formen ist diese sekundäre Außenwandbildung durchwegs umfangreicher, aber im einzelnen wie der Art nach sehr verschieden gewesen. Dem Grade nach war es hier am geringsten bei *E. pyriformis*, dann kommen *pocilliformis*, *occidentalis* und *adhaerens*. Bei ihnen allen muß diese sekundäre Ablagerung, aus den gleichen Gründen wie bei den drei oben genannten, ebenfalls auf die Basis beschränkt gewesen sein. Hingegen hat sie sich bei *sacculus* auf den ganzen Kelch erstreckt, wobei zu bemerken ist, daß sie immer (?) an der Basis und an den Radialia getrennt begonnen hat, so daß es erst im weiteren Verlaufe zu einer Vereinigung der beiden Außenschichten gekommen ist (Taf. VII, Fig. 14). Ganz ähnlich dürfte sich *becraftensis* verhalten haben, bei dem der Kelch, wie es scheint, nach der Ablösung auf diese Weise gegen unten nicht unbeträchtlich verlängert wurde.

Was die Art dieses sekundären Dickenwachstumes anlangt, so zeigt z. B. *E. pocilliformis* ziemlich regelmäßige, zwiebelschalenartige Lagen (Taf. VII, Fig. 16), während bei *E. sacculus* die Kelchwand nicht immer eine kompakte Masse darstellt. In anderen Fällen sind nämlich bei dieser Art mehrere, durch Hohlräume voneinander getrennte Lagen zu unterscheiden, die durch radiäre, an Septen erinnernde Bildungen untereinander verbunden sein können (Taf. VII, Fig. 17); oder es sind nur eine Außenlage und eine Innenlage (primäre Kelchwand) zu beobachten, die zusammen einen weiten Hohlraum umschließen (Taf. VII, Fig. 15). Auch bei *E. occidentalis* habe ich ähnliches feststellen können. Es liegt nahe, in diesen drei Fällen drei verschiedene Entwicklungsstufen zu er-

---

wo kommen sie her? Ich habe diese Frage, die auch für andere Tiergruppen ein Interesse besitzt, schon anderwärts aufgeworfen (vgl. Pelmatozoan root forms, erscheint demnächst in den Veröffentlichungen des Am. Mus. Nat. Hist. in New York, und „Die Stellung der Paläobiologie in der Biologie als Gesamtwissenschaft", Biologia Generalis, 1927, III, 3, p. 243) und möchte nur nochmals den Wunsch äußern, daß sie bald einmal von physiologischer Seite in Angriff genommen würde.

[23]) Vgl. Springer, 1920, l. c. p. 445. — Dieses sekundäre Dickenwachstum darf selbstverständlich nicht mit dem normalen Dickenwachstum verwechselt werden, welches kein Unsichtbar-Werden der Nähte zur Folge hat

blicken, wobei das zuletzt Angeführte als Anfangsstadium anzusehen wäre. Wäre diese Deutung richtig, dann hätten wir innerhalb der Gattung *Edriocrinus* (aber auch innerhalb einer Art) zwei ganz getrennte Wege der Bildung jener Sekundärschichten zu unterscheiden, indem einmal die Bildung durch mehr minder konzentrische Lagen von innen nach außen erfolgte, das andere Mal aber zunächst eine Außenschichte angelegt würde und dann Zwischenschichten entstünden, die später durch jene Radiärwände versteift würden. Es wäre allerdings auch denkbar, daß aus diesem letzten Stadium durch Ausfüllung der Zwischenräume eine vollkommen homogene Wand hervorgehen konnte. Da an den Formen mit kompakten Wänden hierüber nichts nachzuweisen ist, halte ich letzteres für wenig wahrscheinlich. Zu einer vollständigen Klärung haben mich meine Untersuchungen in dieser Hinsicht leider nicht geführt[24]).

Die Ontogenie allein kann, wie bereits angedeutet, auch über die Frage Auskunft geben, ob Elemente des Stieles an der Bildung der Basis beteiligt sind, eine Frage, die durch das Verhalten anderer, ebenfalls von gestielten Vorfahren abzuleitender Crinoiden nahegelegt wird. KIRK, der diese Frage bereits gestreift hat[25]), neigt zu der Annahme, daß verschmolzene Stielglieder an der Bildung der Basis beteiligt wären. Da seit der Zeit, als KIRK die zitierten Äußerungen niederschrieb, das bekannte Material beträchtlich zugenommen hat, darf ich wohl mit wenigen Worten auf diese Frage zurückkommen. Zunächst kann heute festgestellt werden, daß bei *holopoides*, *dispansus* und *explicatus*, wo die Plattengrenzen an der Unterseite der Basis noch teilweise sichtbar sind, eine Stielbeteiligung ausgeschlossen ist. Anders steht die Frage freilich, wenn die Nähte durch das sekundäre Dickenwachstum vollkommen verschwunden sind. Aber auch bei diesen Formen habe ich nirgends, auch nicht bei ganz jugendlichen Individuen, unten an der Basis Verhältnisse vorgefunden, welche eine Stielbeteiligung beweisen würden; es sei denn, daß man die Verjüngung des Kelches, d. i. die Verschmälerung der Kelchwand gegen unten, die gelegentlich an Schliffen oder bei nicht vollständiger Sekundärschichte auch direkt beobachtbar ist, in diesem Sinne deutet. Am ehesten ließe sich noch bei *E. pyriformis* wegen der langgestreckten Basis an eine Stielbeteiligung denken, doch ein sicherer Nachweis ist auch hier nicht zu erbringen.

Wir kommen nunmehr zur Systematik und Phylogenie. Wenden wir uns zunächst der ersteren zu, so bedarf es nach dem schon Angeführten wohl kaum einer weiteren Begründung, daß *pyriformis*, *holopoides* und *dispansus* untereinander wie von den übrigen Arten in Bau und Form verschieden und sonach als gute Arten zu bezeichnen sind. Ganz das Gleiche gilt auch von *E. adhaerens*, da seiner äußeren Ähnlichkeit mit der Basis von *holopoides*, wie schon erwähnt, das stärkere sekundäre Dickenwachstum bei geringerer Größe gegenübersteht. Dieses macht es auch unmöglich, ihn als jungen *dispansus* aufzufassen, wie schon von SPRINGER betont worden ist[26]). Anders sind hingegen *pocilliformis*, *occidentalis*, *explicatus*, *sacculus* und

[24]) Schließlich wäre eine Möglichkeit die, daß obige Verschiedenheiten in der Kelchwandbildung nur durch die Fossilisation hervorgerufen sein könnte. Obwohl ich mehrere hundert Exemplare in Händen hatte, habe ich für eine solche Annahme jedoch keinerlei Anhaltspunkte finden können.

[25]) l. c. p. 113.

[26]) 1920, l. c. p. 451.

becraftensis zu beurteilen. Wenn man da von *explicatus* absieht, der durch die geringe Sekundärschichte von den vier anderen Arten abweicht, erweisen sich alle angeführten Unterschiede (mit Ausnahme der sekundären Wandverdickung?) bei kritischer Prüfung nur als solche der Größe, der äußeren Form, der Relation zwischen Höhe und Breite usw., d. h. als bloß graduelle (s. S. 68). Da jedoch die meisten dieser Formen nur durch ihre Basis bekannt sind und wir daher nicht wissen, ob auch ihre Radialia, Arme usw. gleich gebaut gewesen sind, scheint es trotzdem nicht angezeigt, alle vier Arten unter einem Namen zu vereinigen. Freilich möchte ich sie nicht als „gute Arten" bezeichnen und nicht als gleichwertig mit den früher genannten erachten. Ich neige eher zu der Auffassung, daß es sich hier um Standortsformen handelt bzw. um Lokalrassen, soferne horizontale und vertikale Verbreitung verschieden sind.

Es mag dieser Ansicht entgegengehalten werden, daß die Formen, um die es sich hier handelt, gerade die freier-beweglichen sind, daß man Standortsformen und Lokalrassen hingegen eher bei den sessilen zu erwarten hätte. Ich glaube jedoch nicht, daß ein solcher Einwand hier berechtigt ist. Denn einmal lassen die sessilen Formen, wie *holopoides* und *pyriformis*, keineswegs derartige Erscheinungen vermissen. Sie sind vielmehr durch eine sehr bedeutende Formenmannigfaltigkeit besonders in der Basis ausgezeichnet, die zweifellos mit den lokalen Bedingungen (Beschaffenheit des Untergrundes, Strömung usw.) zusammenhängt. Auch bei dem nicht eigentlich sessilen *dispansus* beobachten wir ein Gleiches. Seine Variabilität ist keineswegs auf die Basis beschränkt, sondern erstreckt sich auf den ganzen Kelch (Taf. VI, Fig. 7a—c). Sie ist sogar so bedeutend, daß man bei konsequenter Durchführung des bei den *sacculus*-artigen Formen angewendeten Prinzips verschiedene Namen verwenden müßte, da die Unterschiede mindestens so groß sind wie z. B. zwischen *sacculus* und *becraftensis*. Sicherlich sind auch diese Verschiedenheiten der Ausdruck ungleicher Standortsbedingungen. Es liegt offenbar ganz die gleiche Erscheinung vor, die beispielsweise auch bei Einzelkorallen (*Cyclolithes*) zu beobachten ist. Man darf eben nicht vergessen, daß bei allen diesen Formen die Fähigkeit zur Ortsveränderung eine sehr beschränkte war und die Tiere daher ganz gleiche Reaktionsformen an die Standortsverhältnisse zeigen müssen wie die sessilen, d. h. festgehefteten. Auf Grund dieser Erwägungen verliert aber auch die dargelegte Anschauung über die *sacculus*-Formen, das, was an ihr zunächst befremdlich erscheinen mag. Denn, wie schon früher ausdrücklich betont wurde, sind auch diese Formen keineswegs freizügig gewesen. Auch sie müssen den größten Teil ihres Lebens an Ort und Stelle verbracht haben und die Mittel zur Fortbewegung, zum Verlassen eines größeren Areals waren äußerst beschränkte. Daher müssen auch diese Typen auf Strömungen, auf Wasserbewegung überhaupt u. ä. in viel höherem Maße reagiert haben als Tiere, die wirklich frei-beweglich genannt werden dürfen. Neben diesen Momenten müssen die Nahrungsverhältnisse eine nicht zu unterschätzende Rolle gespielt haben, da die Tiere im wesentlichen auf das angewiesen waren, was sie in engem Umkreis zu finden vermochten. Wie aber Strömung, Wasserbewegung u. dgl. vor allem

die Form entscheidend beeinflussen, wird auch reichliche oder schlechtere Ernährung besonders in stärkerem oder geringerem Größenwachstum ihren Ausdruck finden. Vielleicht werden wir daher Formen, die hauptsächlich durch die Größe voneinander verschieden sind, unter diesem Gesichtspunkte zu betrachten haben und als Riesenformen bzw. Zwergrassen deuten dürfen.

Ist den angeführten Erwägungen, wie ich glaube, zumindest soviel zu entnehmen, daß die obige Auffassung als eine mögliche bezeichnet werden darf, so müssen wir nunmehr fragen, ob sich an Hand des Materiales lokale Verschiedenheiten tatsächlich nachweisen lassen. In diesem Zusammenhange wollen wir uns mit *E. occidentalis* etwas näher beschäftigen. Wie erwähnt, ist die Variation hier eine ganz gleichartige, wie etwa bei *sacculus*, Wir finden Formen, die dem typischen *sacculus* gleichen, daneben längliche, die an *becraftensis* erinnern usw. Es gibt aber auch andere, wo der Oberrand der Basis ziemlich unvermittelt gegen außen vorspringt, so daß der Durchmesser des Innenraumes eine merkliche Vergrößerung erfährt (Taf. VII, Fig. 12a—c). Alle Stücke mit letzterer Eigentümlichkeit stammen nun durchwegs vom gleichen Fundort, und zwar aus der Gegend von Nashville, Tenn. Im ganzen habe ich in Washington 9 Stück von dieser Lokalität gesehen. Hievon zeigen 6 übereinstimmend obige Form, die restlichen sind (mit vielleicht einer Ausnahme) so fragmentär, daß sich nicht sagen läßt, ob auch sie jene Verbreiterung besessen haben. Nicht ganz so eindeutig liegen die Verhältnisse bei dem Vorkommen in den Scotland beds von Panther gap bei Covington, Virginia. Daselbst scheint ein ganz ähnlicher Typus bei weitem vorzuherrschen, neben dem allerdings auch andere Formen auftreten. Bemerkenswert ist dabei, daß schon ganz junge Individuen diese Abart — es handelt sich ebenfalls um eine Verbreiterung des Oberrandes der Basis, doch ist diese unmittelbar unter der Verbreiterung etwas eingeschnürt — deutlich erkennen lassen. Mit diesen Beispielen von *E. occidentalis* wollen wir uns begnügen. Es ist wohl kaum nötig hinzuzufügen, daß sie auf das klarste beweisen, daß es innerhalb der Gattung *Edriocrinus* und speziell auch beim *sacculus*-Typus, wiederholt zu lokalen Differenzierungen gekommen ist, die aber zumeist nicht soweit gediehen sind, daß eine artliche Trennung der betreffenden Formen gerechtfertigt wäre.

Wie immer, gewährt uns auch hier die paläobiologische Analyse im Verein mit der Ontogenie, Morphologie usw. einen klareren Einblick in den Ablauf der Stammesgeschichte. Wir wollen die diesbezüglichen Ergebnisse noch kurz zusammenfassen. Wie schon früher angedeutet wurde (s. S. 66), glaube ich, zwei Gruppen unterscheiden zu können. An dem Beginne der einen steht zweifelsohne *E. pyriformis;* es folgen, nach der Zeit des Auftretens geordnet, *occidentalis* und *pocilliformis*, später *sacculus* und *becraftensis*, mit denen diese Reihe ihren Abschluß findet. Freilich kann hier nicht von einer Ahnenreihe die Rede sein. Schon der Umstand, daß diese Formen zum Teil nur unvollständig bekannt sind, verbietet eine solche Annahme wegen der möglichen Spezialisationskreuzungen. Aber dennoch gehören diese Formen zusammen, zeigen sie den Gang der Evolution, der von festsitzenden Typen mit stielförmiger Basis zu nicht festgehefteten, freier be-

weglichen geführt hat, wobei das immer mehr zunehmende sekundäre Dickenwachstum die ursprüngliche Gestalt der Basis — soferne sie in der Jugend noch angedeutet war — im ausgewachsenen Zustande völlig verschwinden machte. Viel unvollständiger ist unsere Kenntnis von der zweiten Gruppe. Ist in der ersten immerhin die Möglichkeit einer Stielbeteiligung gegeben, so muß hier der Stiel schon sehr frühzeitig vollständig verloren gegangen sein. Zu einem sekundären Dickenwachstum ist es in dieser Gruppe, der *explicatus*, *dispansus* und *holopoides* angehören, nur in ganz geringfügigem Ausmaße gekommen. Eine allfällige stärkere Wandverdickung ist, wie *explicatus* zeigt, auf ganz anderem Wege erfolgt: Es wurde, wie an einer Abbildung bei SPRINGER deutlich zu sehen ist, die primäre Außenwand verstärkt. Die ältesten Formen, die uns in dieser Gruppe entgegentreten, *explicatus* und *dispansus*, waren beide nicht oder nur in der Jugend festgewachsen, während *holopoides* dauernd sessil gewesen ist und mit der kurzen und breiten Basis, den vollkommen einrollbaren Armen in idealer Weise den *Holopus*-Typus erreicht hat. Von einer eigentlichen Reihe kann hier natürlich keine Rede sein. Denn *dispansus* repräsentiert offenbar einen Seitenzweig und auch *explicatus* wird mit Rücksicht auf die stark verdickte Kelchwand selbst dann kaum als direktes Vorfahrenstadium von *holopoides* angesprochen werden können, wenn die bisher noch nicht bekannten Teile eine solche Annahme ermöglichen würden. Immerhin erscheinen jedoch im ganzen beide Formen als primitiver denn *holopoides* und lassen daher eine Entwicklungsrichtung klar erkennen, die von nicht festgehefteten Formen aus mäßig bewegtem Wasser zu einem ausgesprochen sessilen Typus der Brandungszone geführt hat. Schließlich bleibt noch *adhaerens* übrig. Nach dem wenigen, was von ihm bekannt ist, ist es schwer zu entscheiden, welcher Gruppe er zugehört. Da jedoch bei ihm die Interbasalnähte scheinbar nie zur Beobachtung gelangt sind, möchte ich ihn vorläufig als einen Seitenzweig zur ersten Reihe stellen und annehmen, daß er entweder die Befestigung des *Pyriformis*-Stadium nie aufgegeben hat oder daß er neuerlich zur Anheftung geschritten ist.

Freilich ist diese Gruppierung nur eine unvollkommene und provisorische, die bei Erweiterung unserer Kenntnisse mancher Ergänzungen, mancher, vielleicht wesentlicher Abänderungen bedürfen wird.

Ist sohin das Bild, das wir von der Geschichte der Gattung entwerfen können, auch kein abgeschlossenes und vollkommenes, so ist es doch in mancher Hinsicht aufschlußreich. Es ist ein Stück Crinoidengeschichte, in das wir etwas hineinzuleuchten versuchten. Wir haben an anderer Stelle[27]) darauf hingewiesen, wie die Frage des Freiwerdens, des Aufgebens der festen Verbindung in der Evolution eine bedeutende Rolle gespielt hat. Damals hatten wir vor allem jene Formen im Auge, die den Stiel beibehielten, als sie die Lostrennung von der Unterlage vollzogen. Die meisten dieser Formen konnten sich in der Freiheit nicht behaupten, sie haben neuerlich festen Halt gesucht. Dies führte uns zu der Meinung[28]), daß die Umstellung

---

[27]) K. Ehrenberg, Über eingerollte Pelmatozoenstiele und ihre Beziehungen zur Sessilität, Acta Zoologica, III, Stockholm, 1922, p. 305.

[28]) K. Ehrenberg, Bau und Lebensweise der Carpoideen, Verh. zool.-bot. Ges. Wien, LXX, 6—8, 1920, p. (156); Bau und Lebensweise von Herpetocrinus, Pal. Z. V, 2, 1922; Acta Zoologica, l. c. p. 296.

des der Sessilität angepaßten Organismus an erneute Eigenbewegung von mehr Erfolg begleitet war bei den Formen, welche mit der Wurzel auch den Stiel größtenteils oder zur Gänze zurückließen. Der Umstand, daß der *Antedon*-Typus lange geologische Zeiträume überdauerte, während jene anderen Formen stets binnen kurzem erloschen, schien diese Auffassung zu bestätigen[29]). Nun haben wir in *Edriocrinus* einen Fall näher untersucht, der dieser zweiten Gruppe zuzurechnen ist. Leider liegt der erste Teil der Geschichte im Dunkel. Das Stadium der freien Beweglichkeit, das der *Pyriformis*-Stufe mit der durch die Basis erfolgten sekundären Festheftung vorausgegangen sein wird, ist bisnun durch keine Funde belegt[29a]). Immerhin sehen wir, daß die erste Periode der Freiheit von einer abermaligen Festheftung gefolgt war. Von da an liegen die Dinge ja klarer. Wir sehen eine ganz bestimmte Evolution, die nicht den Eindruck blinder Variation, hilflosen Suchens nach einem gangbaren Ausweg aus einer gegebenen Situation erweckt. Es kann vielmehr nicht zweifelhaft sein, daß es ein gesunder, lebenskräftiger Stamm war, der sich da eine Zeitlang reichlich entfaltete und verschiedene Lebensgebiete erfolgreich zu erobern versuchte. Doch dann ist scheinbar die Gestaltungskraft erlahmt, ist das Ende der Anpassungsfähigkeit erreicht worden und die Gattung erlischt, sichtlich ohne irgendwelche Abkömmlinge hinterlassen zu haben[30]). Der Kampf war hier also ein zäherer, der ersten Loslösung folgte ein Aufblühen, das von mannigfachem Wechsel zwischen neuerlicher Festheftung und abermaliger Befreiung begleitet war, aber dann kommt auch hier das Ende, jäh und plötzlich, wenn die geologische Überlieferung uns nicht trügt, noch inmitten einer sichtlichen Blüte.

Unwillkürlich taucht noch die Frage auf, wie dieses Erlöschen zu erklären ist. Waren es Futtermangel oder überlegene Konkurrenten, waren es Veränderungen im Lebensgebiet, waren es Degeneration oder Krankheiten, war es irgendeine Katastrophe, die das Aussterben der Gattung verursachten? Waren es mehrere dieser Faktoren, waren es alle, waren noch andere mitbeteiligt? Es soll nicht versucht werden, eine bestimmte Antwort auf diese Fragen zu geben, denn ich glaube, daß sie heute noch nicht gegeben werden kann. Nur soviel darf vielleicht bemerkt werden, daß das gleichzeitige Erlöschen der freien *sacculus*-Formen und des wieder sessil

---

[29]) Diese Auffassung ist kürzlich von K. C. Beringer (Die Pentacriniten des schwäbischen Posidonienschiefers, Jh. Ver. vaterl. naturk. Württemberg, 82, Stuttgart 1926, p. 25) einer Kritik unterzogen worden. Da ich auf diese Arbeit demnächst ausführlicher zurückzukommen beabsichtige, möchte ich hier nur betonen, daß ich auch weiterhin an meiner Anschauung festhalte, der meines Erachtens auch durch die im folgenden gegebenen Auffassung von Edriocrinus keinerlei Schwierigkeiten erwachsen.

[29a]) Auch die Frage der Ahnenformen ist noch keineswegs gelöst. 1920 (l. c. p. 447) dachte Springer an die Melocrinidae, 1926 (l. c. p. 25) nennt er die Hexacrinidae als mögliche Vorfahren.

[30]) Die Richtigkeit der Vermutung Wanners (1924, l. c. p. 57), daß Palaeoholopus als Nachkommen von Edriocrinus aufzufassen wäre, scheint mir nach Wanners eigenen Ausführungen äußerst fraglich. Wenn die Basis von Palaeoholopus wirklich aus den vereinigten Basalia + Infrabasalia besteht, wie Wanner besonders 1916 (Die perm. Echind. v. Timor I, Pal. v. Timor, Liefg. VI, Abh. XI, p. 280 ff.) annimmt, halte ich dies sogar für völlig ausgeschlossen.

gewordenen *holopoides* an Veränderungen im Lebensgebiete denken ließe. Höchstwahrscheinlich liegen die Dinge anders bei den schon früher erloschenen Seitenzweigen. Hier mag weniger vorteilhafte Anpassung eine gewisse Rolle gespielt haben.

Ich bin am Schlusse meiner Ausführungen angelangt. Im wesentlichen auf Grund der Analyse der Anpassungsmerkmale habe ich versucht, einen Einblick in Biologie und Geschichte der Gattung *Edriocrinus* zu gewinnen. Ich gestatte mir, diesen bescheidenen Beitrag zum heutigen Tage LOUIS DOLLO in aufrichtiger Verehrung zu widmen als einen ganz kleinen Baustein zu dem Wissensgebäude der heute als Paläobiologie bezeichneten Disziplin, deren allererste Anfänge für immer mit seinem Namen verknüpft sein werden.

Tafelerklärungen.

Tafel VI: Fig. 1: *Edriocrinus pyriformis Hall,* Normalform; nach Springer 1920.
2: *Holopus Rangii d'Orbigny;* aus Springer 1924.
3: *Edriocrinus pyriformis Hall,* Hornform; Coeymans limestone (teste Springer 1920, p. 452), Eastmans Quarry b. Utica, N. Y. — Orig. i. N. Y. St. Mus. in Albany, N. Y.
4: *Edriocrinus holopoides Springer;* nach Springer 1920.
5: *Holopus Rawsoni Gray;* aus Springer 1924.
6: *Edriocrinus adhaerens Springer;* nach Springer 1920.
7: *dispansus Kirk;* drei verschiedene Individuen, um die Variabilität zu zeigen. — Orig. U. S. Nat. Mus. in Washington, D. C.

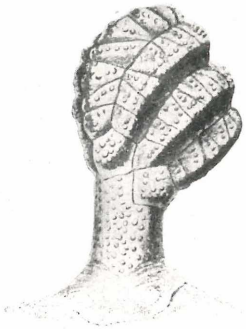
Tafel VII: Fig. 8: *Edriocrinus sacculus Hall;* aus Goldring 1923, nach Hall 1859.
9: *pocilliformis Hall;* nach Goldring 1923.
10: *explicatus Springer* nach Springer 1920.
11: *becraftensis Clarke;* nach Goldring 1923.
12: *occidentalis Springer;* nach Springer 1920.
a) Lokalform aus der Linden-Formation von Nashville, Tenn.
b) *Sacculus*-Typus.
c) *Becraftensis*-Typus.
13: *sacculus Hall,* Basis der Jugend schief aufgewachsen gewesen. — Orig. N. Y. St. Mus. in Albany, N. Y.
14: *sacculus Hall,* die sekundäre Wandverdickung zeigend. Orig. u. phot. Am Mus. Nat. Hist. N. Y. Nr. $^{2721}/_{1}$.
15: *sacculus Hall,* mit Hohlraum zwischen primärer und sekundärer Außenwand. — Orig. N. Y. St. Mus. in Albany, N. Y.

Tafel VII: Fig. 16: *Edriocrinus pocilliformis Hall;* Längsschnitt, die ursprüngliche Form der Basis (dunkle Gesteinsausfüllung) und die zwiebelschalenartigen Lagen der sekundären Schichte zeigend (s. bsds. d. dunklen Striche links). — Orig. i. N. Y. St. Mus. in Albany, N. Y. Fundort lt. Etikette: Lower Helderberg (New Scotland Form.), Clarksville, N. Y.

17: *sacculus Hall,* mit „Septenbildung"; nach Goldring 1923.

Alle Figuren in nahezu natürlicher Größe.

1



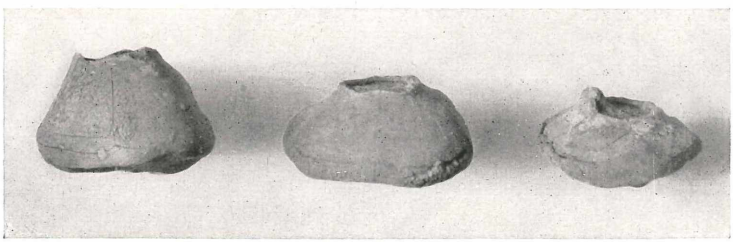
2

3

4

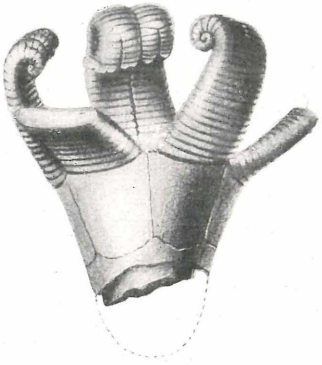
5

6



7a 7b 7c

Verlag von **Emil Haim & Co.**, Wien und Leipzig.

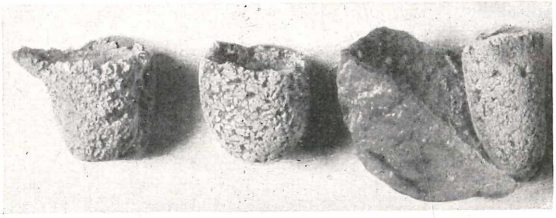


8

9

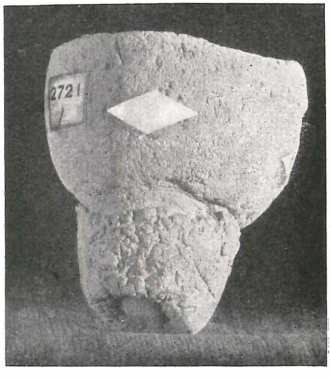
10

11



12a 12b 12c

13



14

15

16

17

Verlag von **Emil Haim & Co**, Wien und Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Palaeobiologica

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Ehrenberg Kurt

Artikel/Article: Paläobiologische Untersuchungen über die Gattung edriocrinus. 61-78