DIE „NEBENFORMEN" DER CRINOIDEN, IHRE STAMMESGESCHICHTLICHE ENTWICKLUNG UND BEDEUTUNG.

Von

KURT EHRENBERG

(Wien).

Mit Tafel XV—XVII und einer Tabelle.

Dem Andenken zweier um die fossilen Crinoiden hochverdienter Forscher, O. JAEKEL und F. SPRINGER, gewidmet.

I. Einleitung.

Wenn ich im folgenden einen Problemkreis erörtern werde, zu dem ich — schon seit mehr als zehn Jahren mit dem Studium der nunmehr unter obiger Bezeichnung zusammengefaßten Formen beschäftigt — bereits in früheren Arbeiten Stellung genommen habe[1]), so ist der Grund hiefür ein dreifacher. Einmal haben mir verschiedene kritische Referate gezeigt, daß meine Ausführungen die Möglichkeit von Mißverständnissen nicht ganz ausgeschlossen zu haben scheinen[2]); zweitens ist mittlerweile durch

[1]) Vgl. K. EHRENBERG: a) Bau und Lebensweise von *Herpetocrinus;* Paläont. Z., V, 2, Berlin 1922. — b) Über eingerollte Pelmatozoenstiele und ihre Beziehungen zur Sessilität; Acta Zoologica, III, Stockholm 1922. — c) Zur Frage der Rekonstruktion von *Camptocrinus indoaustralicus* WANNER; Paläont. Z., VII, 4, Berlin 1926.

[2]) So liegt zum Beispiel ein offensichtliches Mißverständnis vor, wenn F. A. BATHER (Rev. de Géol. et des Sci. connexes, Liège, 1923, p. 858) meint, ich hätte angenommen, das Lumen des Axialkanales sei „rempli de gaz", da solches weder wörtlich von mir behauptet wurde, noch auch meine Ansicht war. Ich habe vielmehr nur die Möglichkeit betont — an der betreffenden Stelle (s. Anm. 1, a, p. 203) heißt es: „es scheint nicht ganz ausgeschlossen" —, daß der Axialkanal auch der Ernährung diente. Wenn BATHER in diesem Zusammenhange meine Fußnote (l. c.): „Auch BATHER hat die Vermutung ausgesprochen, daß im weiten Lumen des Axialkanales auch

Arbeiten von J. WANNER, P. G. KRAUSE, besonders aber von F. SPRINGER, sowohl unser Wissen von den bisher bekannten Formen wesentlich erweitert als auch sind neue Formen von zum Teil anderer räumlicher und zeitlicher Verbreitung beschrieben worden; drittens endlich habe ich gelegentlich meiner Studien in den Vereinigten Staaten von Amerika durch das große Entgegen-

---

Organe, die sonst auf den Kelch beschränkt sind, vorhanden waren“ als unrichtig hinstellt, so liegt dem offenbar gleichfalls ein Mißverständnis zugrunde. Denn 1900 (in „R. LANKESTER, A Treatise on Zoology, P. III, p. 133) sagt er: The axial canal... may in some earlier forms (vorher ist von den rezenten Crinoiden die Rede) have served other purposes“. BATHER meinte offenbar, ich bezöge mich auf seine Arbeit von 1893 (The Crinoidea of Gotland, I, Kgl. Sv. Akad. Handl., 25, 5), eine Auffassung, die, wie ich gerne zugebe, allerdings durch meine Schuld — ich verabsäumte es, an der betreffenden Stelle ausdrücklich anzugeben, daß ich mich auf jene oben zitierte Stelle aus 1900 beziehe — möglich war. Hingegen ist BATHER im Unrecht, wenn er in jener Kritik behauptet, „je (BATHER) n'ai jamais décrit, un large lumen (Stielkanal) dans l'Herpetocrinus“, da es in den „Crinoidea of Gotland“ in der Legende zu Pl. II, fig. 62, ausdrücklich heißt: „Transsection of the stem, showing large axial canal“, eine Behauptung, deren Richtigkeit durch einen Blick auf die betreffende wie auf einige andere Figuren vollkommen bestätigt wird.

Im übrigen will ich auf diese Kritik, die unter Hinweis auf den Umstand, daß ich keine neuen Tatsachen, sondern nur theoretische Erörterungen in jener Arbeit gebracht hätte — ein Umstand, der meines Erachtens über den Wert oder Unwert einer Arbeit noch gar nichts besagt —, den sonderbaren und, wie ich glaube, bedauerlichen Satz enthält „on voit, qu'en Allemagne l'argent ne manque pas pour republier des choses si connues qu'un auteur anglais ou français s'efforcerait en vain de les introduire dans un Memoire original“, obwohl BATHER selbst im nächsten Satz zugibt, daß meine „conclusions... offrent.... quelque nouveauté“, nicht näher eingehen.

Ebenso habe ich zur zweiten Kritik BATHER's (l. c. p. 451), die sich auf die in Anm. 1 unter „b“ zitierte Arbeit bezieht, nichts zu sagen, da sich die Kritik fast nur auf den hypothetischen Charakter meiner betreffenden Darlegungen beschränkt, den ich ja selbst, was BATHER übrigens zitiert, ausdrücklich betont habe.

Die dritte Kritik von W. E. SCHMIDT (N. Jahrb. f. Min. etc., Jg. 1926, II. Abt., p. 119), die erste und dritte der in Anm. 1 genannten Arbeiten betreffend, welche die mutmaßliche Lebensweise von *Herpetocrinus* zum Gegenstand hat — SCHMIDT meinte, der schwerfällige Bau dieser Formen deute darauf hin, „daß sie auf dem Boden in Nischen der Riffe gelebt haben mögen und wahrscheinlich den Cirrenkranz dazu benützt haben werden, den Nahrungsstrom dem der Spiralöffnung zugewendeten Armkranz zuzuleiten“ — steht wohl, insofern damit eine freie Beweglichkeit oder Bewe-

kommen F. SPRINGER's[3]) Gelegenheit gehabt, jene Sammlung von derartigen Formen, die wohl bei weitem die Mehrzahl aller hiehergehörigen Exemplare umfaßt, im U. S. National Museum in Washington D. C. eingehend zu studieren, wobei ich einerseits zu von den genannten Forschern teilweise abweichenden Ergebnissen gelangt bin[4]), anderseits aber den Eindruck gewonnen habe, daß die ganze Geschichte dieser Formen nunmehr viel besser zu überblicken ist, wie daß die vermehrte Kenntnis Schlußfolgerungen allgemeiner Natur auf besser fundierter Basis erlaubt. Aus allen diesen Erwägungen heraus — daß SPRINGER selbst dort, wo er meine früheren Arbeiten erwähnt (1926, l. c. p. 15; Zitat in Anm. 7), der Hoffnung Ausdruck gibt, daß durch seine Untersuchungen auch auf die von mir angeschnittenen phylogenetischen Fragen ein weiteres Licht geworfen werde, kam als mitbestimmend hinzu — glaube ich die folgenden Darlegungen veröffentlichen zu dürfen, wobei ich allerdings wegen unvermeidbarer Wiederholungen von schon Bekanntem die freundliche Nachsicht der Fachgenossen erbitten muß.

II. Die Nebenformen bei Ammoniten und bei Crinoiden.

Schon seit geraumer Zeit pflegt man in einer ganz anderen Tiergruppe, bei den Ammoniten, von „Nebenformen" zu sprechen, und in fast allen einschlägigen Hand- und Lehrbüchern wie in vielen Spezialarbeiten kann man immer wieder von diesen „Nebenformen" oder von „sogenannten Nebenformen" lesen. Man versteht darunter bekanntlich eine Anzahl von im einzelnen übrigens recht verschieden gestalteten Formen, deren Gemeinsamkeiten eigentlich mehr in bestimmten, durchgängigen Verschiedenheiten von den „normalen"

gungsmöglichkeit abgelehnt werden soll, nicht nur mit der von mir, sondern auch von BATHER, KIRK, SPRINGER, WANNER und anderen vertretenen Auffassung in Widerspruch. Ähnlich verhält es sich mit den kritischen Bemerkungen des gleichen Autors über die zweite der in Anm. 1 zitierten Arbeiten (vgl. N. Jahrb. f. Min. etc., III, 1930, 2, S. 243/244), soweit diese die „Nebenformen" betreffen. Da ich auf diese Fragen wohl im folgenden nochmals zurückzukommen haben werde, will ich an dieser Stelle nicht näher auf sie eingehen.

[3]) Ich bin diesem leider inzwischen verstorbenen Forscher um so mehr zu Dank verpflichtet, als er mir nicht nur das Studium seines Materials, sondern auch Einsicht in sein Manuskript vor dessen Veröffentlichung gestattete.

[4]) Bezüglich *Camptocrinus indoaustralicus* WANNER habe ich das schon in einer früheren Arbeit mitgeteilt (s. Anm. 1, c).

Ammoniten als in den Übereinstimmungen untereinander gelegen sind. Als das Wesentliche erscheint vor allem das Fehlen der „normalen" Einrollung des Gehäuses und damit dessen „aberrante" Gestalt. Dazu kommt noch, daß, wie allgemein — und wohl mit Recht — angenommen wird, diese Formverschiedenheiten mit anderen Lebensverhältnissen und Lebensgewohnheiten in Zusammenhang zu bringen sind[5]), wobei freilich, für alle diese Formen meines Erachtens nur soviel als ziemlich sicher gelten kann, daß es sich um eine im Vergleiche zu den „Normalformen" verminderte Eigenbewegung bzw. Bewegungsfähigkeit überhaupt handelt[6]), während eine genauere Ermittlung der bei diesen Nebenformen wohl im einzelnen wieder etwas verschiedenen Lebensweisen bisher noch nicht möglich war.

Eine sehr weitgehende, wenn auch nicht vollkommene Parallele zu dem gegenseitigen Verhalten von Ammoniten-Normal- und -Nebenformen scheint mir nun innerhalb der Crinoiden vorzuliegen. Denn die drei Gattungen *Herpetocrinus (Myelodactylus)*[7]), *Ammoni-*

---

[5]) Vgl. C. Diener, Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten; N. Jahrb. f. Min. etc., Stuttgart 1912, II, p. 78 ff. — E. Dacque, Vgl. biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere; Berlin 1921, p. 546 ff. — J. Pia, Über die ethologische Bedeutung einiger Hauptzüge in der Stammesgeschichte der Cephalopoden; Ann. d. Naturhistor. Mus. Wien, XXXVI, 1923, p. 69. — O. Abel, Lehrbuch der Paläozoologie, II. Aufl., Jena 1924, p. 218, u. a.

[6]) Vgl. K. Ehrenberg, 1922 (s. Anm. 1, a) p. 202.

[7]) Zur Frage der Benennung dieser Gattung vgl.: F. A. Bather, 1893, l. c. p. 36—39; derselbe, Brachiocrinus and Herpetocrinus, Am. Geol., XVI, 1895, p. 213—217; F. Springer, Unusual forms of fossil crinoids, Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, D. C., vol. 69, Art. 9, 1926, p. 5 ff. — Ohne hier auf diese nomenklatorische Frage näher eingehen zu wollen, möchte ich doch bemerken, daß ich in diesem Falle vollkommen Bather (1895, l. c.) zustimme. Denn wiewohl bei strikter Anwendung des Prioritätsgesetzes wahrscheinlich der Name *Myelodactylus* zu Recht zu bestehen hat — ich sage wahrscheinlich, weil es mir fraglich erscheint, ob der Forderung von Artikel 25 a der Internationalen Regeln der zoologischen Nomenklatur (siehe Senckenbergiana, 9, 1, 1927, p. 10, bzw. ibid., 9, 3, p. 118 [Fußnote]) wirklich, das heißt nicht nur dem Worte, sondern auch dem Sinne nach durch J. Hall Genüge geschehen ist — sind die Bedenken gegen diesen Namen sehr gewichtige und nicht minder berechtigte (s. Bather, 1895, l. c.). Es würde meines Erachtens dem im Prinzipe zweifellos richtigen und ebenso zweifellos notwendigen Prioritätsgesetze keinen Abbruch tun, wenn man in derartigen Fällen Ausnahmen von der Regel gestatten und solche eventuell im Wege eines besonderen, begründeten Beschlusses internationaler Kongresse sanktionieren würde.

crinus und *Camptocrinus*, die ich nunmehr als „Crinoiden-Nebenformen" zusammenfassen will, sind zunächst einmal — und zwar, soweit wir heute wissen, als einzige — von der Gesamtheit der übrigen Crinoiden dadurch verschieden, daß Stiel und Krone nicht die normalen Lagebeziehungen zueinander zeigen, wodurch die Gesamtform meist außerordentlich scharf von der gewöhnlichen abweicht. Sodann ist diese „Aberranz" gleichfalls von verschiedenen Forschern mit einer abweichenden Lebensweise in Zusammenhang gebracht worden[8]), wobei wieder nur die Art des Unterschiedes (s. u.) mit ziemlicher Sicherheit beurteilt werden kann, während die Kenntnis der genauen Lebensbedingungen noch eine unvollkommene ist und die diesbezüglich geäußerten Auffassungen vielfach hypothetischen Charakter tragen.

Diesem analogen Verhalten der beiderseitigen Nebenformen zu den zugehörigen Normalformen stehen allerdings auch Verschiedenheiten gegenüber. Nehmen wir nämlich, wozu wir wohl berechtigt sind, in beiden Fällen die Normalformen als Ausgangspunkt, so ist für die Crinoiden-Nebenformen nicht wie für die Ammoniten-Nebenformen der Verlust der normalen bilateralen Einrollung, begleitet von verminderter Bewegungsfähigkeit kennzeichnend; bei ihnen wird vielmehr eine bilaterale Einrollung sekundär erworben, indem der Stiel sich um die Krone herumlegt, wobei diese in den extremen Fällen mit Hilfe der Stielanhänge (Cirren) so vom Stiel umschlossen werden kann, daß der äußere Anblick direkt ein normales Ammonitengehäuse vortäuscht[9]). Auch die Änderung in biologischer Hinsicht (Bewegung), die mit jener Verlagerung in offenbarer Verbindung steht, erfolgt in anderer Weise. Da die Normalformen der Crinoiden mittels einer Wurzel festgeheftet, also sessil sind, bei den Nebenformen aber Wurzelbildungen nirgends nachweisbar sind, erscheint für diese, vielleicht mit Ausnahme gewisser primitivster Formen (s. u.), eine eigentliche Festheftung kaum denkbar; es muß daher eine gesteigerte Bewegungsfähigkeit mit großer Wahrschein-

[8]) Für die ältere Literatur vgl. K. EHRENBERG, 1922, l. c. (siehe Anm. 1, a). — Seit 1922 haben auch J. WANNER (Die permischen Krinoiden von Timor, 1924, p. 83), F. SPRINGER, 1926, l. c. p. 7 ff., P. G. KRAUSE (Über *Ammonicrinus* aus dem Mitteldevon der Eifel; Z. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 79, Jahrg. 1927, Abhandl. Nr. 4) die gleiche Auffassung, und nur W. E. SCHMIDT (s. Anm. 2) eine gegenteilige geäußert.

[9]) P. G. KRAUSE spricht bei den extremen Formen (l. c. p. 451) geradezu von einem Gehäuse.

lichkeit angenommen werden, mag man diese an sich nun für größer oder geringer erachten.

Überblickt man diesen nur in groben Strichen skizzierten Vergleich der Ammoniten-Nebenformen und der obgenannten Crinoiden, so wird man vielleicht die Übertragung der Bezeichnung „Nebenformen“ auf die letzteren zunächst als wenig zweckmäßig empfinden. Man wird vor allem einwenden, daß die Unterschiede nicht bloß graduelle, sondern immerhin beträchtliche sind und daß die Ähnlichkeiten hiedurch doch stark beeinträchtigt werden. Ist dies aber tatsächlich der Fall? Gewiß, die Unterschiede sind große, aber trotzdem scheint mir nicht jede Gemeinsamkeit zu fehlen. Ganz im Gegenteil. Denn die Vorgänge, um die es sich handelt, sind nicht wesensverschieden, sind nicht Vorgänge ganz heterogener Art; es sind vielmehr eigentlich gleichartige Vorgänge, die allerdings in gerade entgegengesetzter Richtung verlaufen, wobei der Ausgangspunkt im einen Falle dem Endpunkt im zweiten so ähnlich sieht, als es bei zwei in ihrer Organisation so grundverschiedenen Tiergruppen überhaupt möglich ist! So scheint meines Erachtens also bei näherem Zusehen die Parallele trotz allem eine sehr weitgehende, wenn sie auch keine direkte, sondern sozusagen eine verkehrte ist. In diesem Sinne darf daher wohl beide Male die gleiche Bezeichnung Anwendung finden.

III. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse von den „Nebenformen“ der Crinoiden.

1. Räumliche und zeitliche Verbreitung.

Die älteste der hieher gehörigen Gattungen *Herpetocrinus (Myelodactylus)* tritt zuerst im untersten Obersilur, im Brassfield limestone von Ohio und in den oberen Clinton-Schichten New Yorks in Nordamerika, und zwar nach SPRINGER (vgl. hiezu p. 275) mit der Art *H. (M.) convolutus* auf. Es folgen, der Niagara-Group zugehörig, dieselbe Art und *H. (M.) brachiatus* in den Rochester shales von Lockport, N. Y., ferner *H. (M.) ammonis* in der Laurel-Formation von Indiana und den Waldronschiefern von Tennessee, *H. (M.) ammonis*, *H. (M.) extensus* und *H. (M.) brevis* in der Brownsport-Formation ebendort und wieder *H. (M.) convolutus* im Racinedolomit von Chicago. Aus dem Wenlock Englands sind von Dudley *H. (M.) convolutus*, *H. (M.) ammonis*, *H. (M.) fletcheri* und

H. (M.) extensus (?) bekannt; aus dem gotländischen Obersilur *H. (M.) convolutus*, *H. (M.) fletcheri*, *H. (M.) ammonis* und *H. (M.) flabellicirrus*, von welchen *H. (M.) convolutus* in den von BATHER (1893, l. c.) dem Wenlock Englands wie der Niagara-Group Nordamerikas gleichgesetzten Horizonte c, *H. (M.) fletcheri* in dem darüber folgenden Horizont d und dieser sowie *H. (M.) ammonis* und *H. (M.) flabellicirrus* in dem mit dem unteren Ludlow gleichgesetzten Horizont f gefunden wurden. Diesen sieben silurischen Arten reihen sich noch drei unterdevonische (Helderbergian = unterstes Unterdevon), nordamerikanische Arten an: *H. (M.) keyserensis* aus der Keyser-Formation von West Virginia *H. (M.) nodosarius* aus der New-Scotland-Formation von Albany Co. N. Y. und *H. (M.) schucherti* aus der Linden-Formation von Tennessee, sowie eine hier neubeschriebene Art, (?) *H. (M.) dicirrocrinus*, aus dem Unterdevon des Rheinlandes.

Im Mitteldevon der Eifel tritt dann die zweite Gattung der Nebenformen, *Ammonicrinus*, mit der einzigen Art *A. wanneri* auf, von der zwei vollständige Stücke sowie einige Fragmente in der Prümer Mulde, ein weiteres Stück in der Sötenicher Mulde gefunden wurden.

Die dritte Gattung, *Camptocrinus*, gehört, soweit wir heute wissen, ausschließlich dem Jungpaläozoikum an. Die älteste Art, *C. praenuntius*, erscheint im Unterkarbon Nordamerikas, und zwar in den Upper-Burlington-Schichten des berühmten Crinoiden-Fundortes von Burlington im Staate Jowa. Ihr folgen im Keokuk von Indiana *C. myelodactylus* und ebendort, in einem höheren Horizonte, *C. crawfordsvillensis* und *C. plenicirrus*, weiter *C. multicirrus* in den einander äquivalenten Ohara- und Renault-Formationen der unteren Chester-Group von Alabama und Illinois sowie *C. cirrifer* in der Glen-Dean-Formation der oberen Chester-Group von Kentucky und Virginia. Diesen unterkarbonischen, amerikanischen Formen reiht sich aus dem Perm von Timor eine weitere an, die von WANNER als *C. indoaustralicus* unterschieden worden ist. Sie ist nur in einem Exemplar bekannt. (Vgl. Tabelle und p. 273 ff.)

2. Morphologie und Systematik.

Die älteste Gattung der Crinoiden-Nebenformen, *Herpetocrinus (Myelodactylus)*, besitzt, soweit bekannt, eine Krone vom Typus der Heterocriniden. Am ehesten nach SPRINGER der Gattung *Ioc rinus*

vergleichbar, fällt sie, von ihrer dem Stiel gegenüber geringen Größe abgesehen, vor allem durch eine gewisse Unregelmäßigkeit in der Entwicklung der Radien auf. Bald ist deren Größe eine verschiedene, wie bei *H. (M.) keyserensis*, wo der linke vordere, gegen außen[10]) gelegene Radius am breitesten ist, während die beiden rechten (rechter vorderer und rechter hinterer) an der Konkav- = Innenseite der Krümmung klein sind — besonders der rechte vordere erscheint geradezu verkümmert —, bald sind statt der normalen fünf Radien bloß vier vorhanden wie bei *H. (M.) fletcheri* und (?) bei *H. (M.) extensus.*

Der Stiel — hier viel vollständiger erhalten als die Krone — besteht aus zwei verschiedenartigen Abschnitten: dem proximalen (= „Hals", SPRINGER, 1926), der von der Krone bis zur „proximalen Abbiegung" (EHRENBERG, 1922) reicht, mit kleinen, niedrigen, cirrenlosen Gliedern von rundlichem Umriß, und dem restlichen, viel längeren Stielteil, der distal meist spitz zuläuft, gelegentlich auch (*H. [M.] nodosarius*) mit einer knopfförmigen Verdickung endigt, jedoch niemals[10a]) in eine normale Wurzel überzugehen scheint. Dieser bilaterale Hauptteil des Stieles ist aus wesentlich breiteren und auch höheren Gliedern wie der „Hals" gebildet, die von elliptischem bis nierenförmigem bzw. halbmondförmigem Umriß sind, mit ihrer oft kielartig vorgezogenen, konvexen Hälfte gegen außen, mit der konkav ausgenommenen gegen innen sehen und von einem mittelmäßig bis ziemlich weiten, meist in die Quere gezogenen Axialkanal durchbohrt werden. Im einzelnen jedoch sind hier die größten Verschiedenheiten zu beobachten. Sie betreffen nicht nur den Umstand, daß die Form, der Krümmung entsprechend, fast von Stielglied zu Stielglied wechselt, sie betreffen auch Art und Zahl der Windungen sowie Ansatz, Beschaffenheit und Zahl der Cirren.

Nach SPRINGER hätten wir zunächst einmal zwei Haupttypen zu unterscheiden: 1. die geschlossene Windung (close coil) mit durch-

---

[10]) Ich verwende die Ausdrücke „außen" und „innen" hier und im folgenden stets nur zur Bezeichnung der tatsächlichen Lage (= im physiologischen Sinne), das heißt ohne Rücksicht darauf, daß im „Hals" (s. u.) und im übrigen Stielabschnitt morphologisch verschiedene Hälften der Stielglieder gegen außen und innen gekehrt sind. Vgl. K. EHRENBERG, l. c. (s. Anm. 1, a) p. 186, Anm. 1.

[10a]) In einem einzigen Falle sagt SPRINGER (l. c. Legende zu Pl. 3, fig. 3) zwar „it seems to terminate in small roots of radicular cirri", doch die betreffende Abbildung läßt an der Berechtigung dieser Annahme zweifeln.

aus enggewundenem Hauptteil des Stieles, so daß die Cirren des äußeren Umganges die inneren Umgänge samt der Krone vollständig umhüllen und das sich rasch verjüngende Ende kaum vom vorletzten Umgang abweicht; 2. die lockere Windung (loose, auch open coil), wo an den enggewundenen, wie oben beschaffenen Teil ein weiterer anschließt, der entweder ebenfalls gekrümmt ist, sich aber *Crioceras*-ähnlich von den inneren Umgängen entfernt, oder einen mehr minder gestreckten Verlauf nimmt. Eine Abnahme des Durchmessers der Stielglieder ist in den erhaltenen Teilen — das eigentliche Ende ist hier unbekannt — nicht wahrzunehmen.

Schon der Umstand, daß der eine Teil der Formen des zweiten Typus dem Typus I entschieden weitergehend ähnelt als der andere, muß zu der Vermutung führen, daß es sich hier nicht etwa um grundlegende Unterschiede handelt. Auch SPRINGER hat dies wohl empfunden, da er an einer Stelle (l. c. p. 8) selbst sagt, daß sich eine scharfe Grenze nicht ziehen läßt. Anderseits hat er aber das Vorhandensein des einen oder anderen Typus nicht nur in die Artdiagnose aufgenommen, sondern er hat auch auf dieses allein, trotz Übereinstimmung in sämtlichen sonstigen Charakteren — einmal sogar trotz Identität des Fundortes —, neue Arten begründet. Es muß deshalb hier darauf hingewiesen werden, daß sowohl SPRINGER's Abbildungen als vor allem auch etliche nicht abgebildete Stücke seines Materials teils so beschaffen sind, daß sie ausgesprochene Zwischenformen zwischen jenen beiden Typen darstellen, teils, wenn unvollständig, zumindest solche gewesen sein könnten, da in Fällen, wo der Stiel im Verlaufe der geschlossenen Windung abgebrochen ist, ohne eine wesentliche Verminderung des Glieddurchmessers zu zeigen, die Fortsetzung dem einen wie dem anderen Typus entsprochen haben kann. Schließlich ist auch nicht zu vergessen, daß eine graduelle Krümmungsänderung sicher möglich war. Durch eine solche konnte aber vielleicht ein loose coil in einen close coil verwandelt werden, indem sich bei „Einrollung" der äußere Umgang enger an die inneren anlegte, wodurch dann bei geringerem Windungsdurchmesser die Gesamtzahl der Krümmungen etwas vermehrt wurde, und umgekehrt mag durch „Aufrollung" aus einem close coil ein loose coil mit einem lockeren (größeren Durchmesser besitzenden), oder selbst mehr minder gerade-gestreckten, äußeren Umgang geworden sein. Daß Individuen einer Art bei gleicher Größe etwas verschiedene Umgangszahlen besitzen können

wie bei verschiedener Größe gleiche Umgangszahlen, spricht ebensosehr für diese Auffassung, als es gegen eine ausnahmslose Abhängigkeit der Windungszahl von Alter bzw. Größe spricht[11]).

Wie bereits erwähnt, ist neben Art und Ausmaß der Windung des Stieles die Ausbildung der stets weitgehend und besonders spezialisierten Cirren eine sehr verschiedene. Zunächst sind da zwei Typen unschwer auseinanderzuhalten. Der eine, nur bei *H. (M.) brachiatus* zu beobachtende, ist dadurch gekennzeichnet (s. Taf. XV, Fig. 1—4), daß die auf den distalen Stielteil beschränkten, an Zahl geringen und in größeren Abständen beiderseits der „Außenseite" unregelmäßig auftretenden Cirren sich mehrfach gabeln bzw. Nebencirren abgeben. Die einzelnen Cirrenglieder sind von zylindrischer Gestalt und zeigen eine beträchtliche Länge (Höhe). Diesem Brachiatus-Typus, wie wir ihn der Kürze halber nennen wollen, stehen alle anderen Formen insofern gegenüber, als bei ihnen nirgends eine derartige, reiche Verzweigung der Cirren auftritt. Auch der Umstand, daß die Cirren hier zahlreicher, meist sehr zahlreich, auftreten und mit Ausnahme des stets cirrenlosen „Halses" gewöhnlich entlang des größten Teiles des Stieles vorhanden sind, ist ihnen allen gemeinsam. Sonst jedoch herrscht große Mannigfaltigkeit. Bei *H. (M.) convolutus* (Taf. XVI, Fig. 1) und *brevis* sind die aus zweiseitig abgeflachten Gliedern gebildeten Cirren paarweise an den aufeinanderfolgenden Stielgliedern angeordnet, so daß die benachbarten Cirren sich enge berühren. Ähnlich verhalten sich auch *H. (M.) keyserensis, schucherti* und *fletcheri* (Taf. XVI, Fig. 6—11), nur sind beim ersten die Cirren aus etwas gerundeten Gliedern gebildet, schlanker, länger, beim zweiten aus zylindrischen, in Stielnähe plumpen, gegen das freie Ende zu aber stark verjüngten Gliedern zusammengesetzt, kürzer, im übrigen von etwas unregelmäßiger Größe, während beim dritten die Glieder den Perlen einer Perlenschnur vergleichbar und wie solche aneinandergereiht sind. Auch *H. (M.) ammonis* und *extensus* (Taf. XVI, Fig. 2—5) erinnern an *H. (M.) convolutus* und *brevis*, mit denen sie die Form der Cirrenglieder, die große Zahl

[11]) Da die Umgangszahl des Hauptteiles zwischen eins und drei schwankt — SPRINGER's Angabe (l. c. p. 8 und 13) ist unrichtig, s. die Legende zu seiner Figur 6 auf Tafel 2 —, jene erwähnten gleich großen Individuen mit verschiedener Windungszahl teils zwei, teils drei Windungen besitzen, scheint die Differenz zwischen close und loose coil einen Umgang (den dritten Umgang) auszumachen. Ob hingegen nur ein oder mehrere Umgänge im Hauptteil vorhanden sind, dürfte vom Alter abhängen.

und das enge Aneinanderschließen der Cirren teilen; sie unterscheiden sich jedoch dadurch, daß die Cirren entweder paarweise, aber nur an jedem zweiten Stielglied auftreten — die betreffenden Stielglieder sind dann an den beiderseitigen Insertionsstellen auf Kosten der Zwischenglieder so verbreitert (erhöht), daß sie unmittelbar aneinanderstoßen, während die Zwischenglieder als Zwickelglieder erscheinen —, oder daß ein Stielglied auf der einen, das nächste auf der Gegenseite einen Cirrus trägt, in welchem Falle jeweils die cirrentragende Seite verbreitert (erhöht) ist, die andere aber vollkommen auskeilt, so daß wieder die Cirren-Insertionsstellen enge aneinanderschließen. Besonders bemerkenswert ist, daß beide Typen, die „var. bijugicirrus" mit den cirrentragenden Stielgliedern von hantelförmiger Gestalt und die „var. alternicirrus" mit den keilförmigen Stielgliedern, wie sie BATHER genannt hat, auch im Verlauf ein und desselben Stieles miteinander abwechseln können.

Zeigen die bisher besprochenen Formen trotz unverkennbarer Unterschiede im einzelnen doch ebenso unverkennbare Gemeinsamkeiten im ganzen Aufbau ihrer Cirren, so entfernen sich die restlichen, *H. (M.) nodosarius* und *flabellicirrus* — bezüglich (?) *H. (M.) dicirrocrinus* vergleiche p. 277 ff. — entschieden weiter von diesen. Bei *H. (M.) nodosarius* (Taf. XV, Fig. 6—9) sind die Cirren gering an Zahl, kurz, dick, und zwar sind die dicksten Cirrenglieder im Mittelabschnitt, von wo aus sie sich gegen das freie Ende zu stark und ziemlich rasch verjüngen. Die Cirren inserieren unregelmäßig alternierend in Intervallen von 1—5 Stielgliedern. Da die, wie alle Cirrenglieder, rundlichen Basalglieder der Cirren einen die Höhe der Stielglieder um ein Mehrfaches übertreffenden Durchmesser haben und eine entsprechende Erhöhung (Verbreiterung) der Stielglieder nicht eintritt, greift die Insertion oft über mehrere Stielglieder hinüber, ohne daß jedoch die einzelnen Cirren damit so enge aneinanderschließen würden, wie dies bei den früher besprochenen Formen der Fall ist. Bei *H. (M.) flabellicirrus* (Taf. XVI, Fig. 12, 13) sind die Cirren wie bei *H. (M.) brachiatus* auf den distalen Stielteil beschränkt. Sie entspringen daselbst paarweise von den aufeinanderfolgenden Stielgliedern. Wie bei *H. (M.) nodosarius* nehmen die Cirrenglieder an Umfang distal zu, scheinbar aber ohne sich am freien Ende wieder zu verjüngen. Zum Unterschiede von *H. (M.) nodosarius* sind sie aber bei *H. (M.) flabellicirrus* proximal abgeflacht und länglich (ähnlich *H. [M.] convolutus* usw.), distal

aber rundlich. Diese somit keulenförmigen Cirren bilden nun fächerförmige Gruppen, die sich teilweise überlagern und so angeordnet sind, daß Beginn, Mitte und Ende einer solchen Gruppe zu beiden Seiten des Stieles nicht zusammenfallen, sondern ziemlich unregelmäßig alternieren. Einen weiteren Unterschied, nicht nur gegenüber *H. (M.) nodosarius*, sondern auch gegenüber allen übrigen Formen der Gattung bildet das Auftreten rudimentärer Cirren in der Mitte der Außenseite der Stielglieder in unregelmäßiger Anordnung (siehe EHRENBERG, 1922, P. Z. l. c. p. 185, Anm. 1) sowie das Vorhandensein von fünf Nähten an den einzelnen Stielgliedern (= fünfteiligen Stücken) gegenüber den sonst offenbar nur zweiteiligen Stielgliedern.

Von der zweiten Gattung der Nebenformen, *Ammonicrinus*, ist die Krone (Taf. XVI, Fig. 16), entsprechend dem außerordentlich spärlichen Material (s. o.), nur ganz unzureichend bekannt. Es läßt sich daher bloß sagen, daß sie robuster und von kräftigerem Bau zu sein scheint als bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)*. Ob sie aber tatsächlich dem Cameratentypus zuzurechnen ist, wie SPRINGER mutmaßt — er meint, gewisse Anklänge an *Arthracantha* zu sehen —, ist recht ungewiß, wie er selbst ausdrücklich betont hat.

Der Stiel von *Ammonicrinus* (Taf. XVI, Fig. 14—17) wird — der Halsteil ist nicht näher bekannt — durch die extrem geschlossene Windung, vor allem aber dadurch gekennzeichnet, daß an Stelle der gegliederten Cirren an den Enden der halbmondförmigen Stielglieder unsegmentierte Fortsätze vorhanden sind, die auch keinerlei Artikulationsflächen erkennen lassen. Diese Fortsätze sind entweder regelmäßig ausgebildet, so daß sie vom Beginne der äußeren Windung zunächst allmählich an Länge zunehmen und gegen das sich rasch verjüngende Stielende wieder ebenso allmählich abnehmen (Taf. XVI, Fig. 14), oder es wechselt die Länge unregelmäßig an den aufeinanderfolgenden Stielgliedern, so zwar, daß einzelne Glieder nur ganz kurze, andere viel längere Fortsätze aufweisen (Taf. XVI, Fig. 15)[11a]). Immer aber fügen sich diese Fortsätze so eng aneinander, daß bei geschlossener Windung — in welchem Zustand alle drei Exemplare erhalten sind — die „Flanken des Gehäuses" voll-

[11a]) Da also nicht bei allen Stücken von *Ammonicrinus* die Anordnung der „Fortsätze" oder „Anhänge" eine unregelmäßige ist, wird auch die besondere funktionelle Deutung, die ihr KRAUSE (l. c. p. 452) zugeschrieben hat — er meinte, „durch diese verschiedene Spaltung" sei „eine Verschiebbarkeit beim Einrollen oder Aufrollen des Stieles gewährleistet" —, hinfällig.

kommen überdacht werden und nur gelegentlich in der Mitte dieser eine Art „Nabel“ freibleibt.

Am Stiel als Ganzes ist weiter noch die außergewöhnliche Breite der an der Außen- (Rück-)seite wie an den Flanken mit einer körnigen Skulptur bedeckten Stielglieder auffällig[12]). Diese werden von einem ganz engen Axialkanal durchbohrt, tragen wohlentwickelte, quere Gelenkleisten in der Mitte der Endflächen sowie Ligament- beziehungsweise Muskelgruben. Sie besitzen überdies einen gezähnelten Rand und springen an der Außenseite wulstförmig vor. Die Höhe der Stielglieder ist gleichfalls beträchtlicher als bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)*, so daß ihre Zahl entsprechend geringer ist.

Bei der dritten Gattung, *Camptocrinus*, sind wir über die Krone am besten unterrichtet. Sie stimmt in ihrem Bau vollkommen mit *Dichocrinus* überein (Taf. XVII, Fig. 1—3, 5—8) und ist demnach mit Bestimmtheit der Gruppe der Cameraten zuzuzählen. Bemerkenswert ist an ihr die im Vergleiche zu den anderen Nebenformen „normalere“ Größe gegenüber dem Stiel, wie die häufige gute Erhaltung. Nur in der Basis — und auch da, wie es scheint, nicht immer — ist eine leichte Asymmetrie zu beobachten, die sich in einer geringeren Höhe der gegen außen gerichteten, der ersten Windung eng anliegenden Basalia äußert und, wie SPRINGER annimmt, auf direkte Bewirkung („deformed by pressure of curve“) zurückzuführen ist.

Am Stiel, der sonach allein die Unterscheidung von *Dichocrinus* ermöglicht, ist wieder ein proximaler Halsteil wahrnehmbar, der hier jedoch kürzer ist und dessen Glieder, entsprechend den im Kelch zu beobachtenden Verhältnissen, weniger an Durchmesser hinter den übrigen Stielgliedern zurückbleiben als bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)*. An diese Region, die mit einer fast immer deutlichen proximalen Abbiegung endigt[13]), schließt der Hauptteil des Stieles an, dessen Glieder gewöhnlich nicht nieren- bis halbmond-

---

[12]) SPRINGER (l. c.) hebt auch den etwas elliptischen Umriß des „Gehäuses“ im Vergleich zum Beispiel zu dem rundlichen von *H. (M.) ammonis* hervor. Jener scheint mir jedoch nur durch postmortale Deformation bedingt zu sein, da nur das eine SPRINGER'sche Exemplar einen solchen zeigt, sein zweites und das KRAUSE'sche aber nicht.

[13]) Dieser proximalen Abbiegung entspricht auch eine deutliche Keilform der Glieder, wie auch SPRINGER's Abbildungen zeigen (l. c. Pl. 8, fig. 3 e und andere) und ich selbst an seinem Material beobachten konnte. Es handelt sich daher offenbar um einen Irrtum, wenn SPRINGER, l. c. p. 26, angibt, daß keine keilförmigen Stielglieder zu beobachten seien.

förmig, sondern nahe der proximalen Abbiegung wie gegen das distale Ende zu rundlich, sonst aber meist ± ausgesprochen elliptisch sind. Im einzelnen ist die Gestaltung dieser Region wieder eine sehr verschiedene (Taf. XVII).

Bei der geologisch ältesten, nur in zwei Exemplaren bekannten und gleichzeitig größten Form, *C. praenuntius*, die einen „open coil" von beträchltichem Durchmesser besitzt, besteht der Hauptteil fast durchwegs aus gleichartigen Gliedern von rundlichem Umriß. Nur ganz distal wird dieser etwas elliptisch, und hier allein finden sich Cirren in geringer Zahl, so daß die Krone überhaupt nicht von diesen vollständig eingehüllt werden konnte. Diese Cirren sind kurz, stehen an der Innenseite und treten meist an alternierenden Stielgliedern auf.

Anders die übrigen Formen. Höhere, cirrenlose und niedrige, cirrentragende Glieder wechseln hier — höchstens mit Ausnahme des unmittelbar der proximalen Abbiegung folgenden Abschnittes — entlang des ganzen Hauptteiles in verschiedener Folge ab. Die cirrentragenden Glieder sind Doppelglieder (paired columnals SPRINGER), d. h. zwei Glieder, die offenbar sehr fest miteinander vereinigt sind, da die sie trennenden Nahtlinien viel undeutlicher sind als die Nahtlinien zwischen sonstigen Gliedern. Diese Nahtlinien zwischen den beiden Teilgliedern gehen mitten durch die Insertionsstellen der Cirren hindurch, und genau an der Grenzfläche treten die zu den Cirren führenden Seitenkanäle des Axialkanales aus den Stielgliedern aus (Taf. XVII, Fig. 4). Anordnung und Zahl der Cirren sind bei den einzelnen Formen ebenso verschieden wie die Zahl der cirrenlosen Glieder zwischen zwei derartigen Doppelgliedern. Bei *C. myelodactylus*, mit proximal geschlossener, distal aber lockerer Windung bei gleichzeitig merklich verjüngtem Stiel, wechseln cirrentragende Doppelglieder und cirrenlose Glieder recht regelmäßig ab. Die kräftigen, ziemlich langen Cirren sind zweiseitig angeordnet, ähnlich wie bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)*, doch sind an den einzelnen Doppelgliedern jederseits zwei bis drei, gelegentlich vier Cirren vorhanden. Nur der extern gelegene Cirrus einer solchen Gruppe, der zugleich der längste ist, artikuliert jedoch mit dem Doppelglied in der oben beschriebenen Weise, die übrigen, von außen nach innen an Länge abnehmenden, inserieren scheinbar jeweils am ersten Cirrale des externen Nachbars, also der zweite Cirrus am Cirrale I des externen, der dritte am Cirrale I des

Cirrus II usf. (Taf. XVII, Fig. 9). Wie aus diesem Verhalten hervorgeht, ist es eigentlich nicht ganz korrekt, hier von mehreren Cirren zu sprechen. Da nur ein Cirrus einer solchen Gruppe am Stiel inseriert, hätten wir richtiger zu sagen, daß jederseits ein ein- oder mehrfach verzweigter Cirrus steht.

Ähnlich wie *C. myelodactylus* verhalten sich auch *C. crawfordsvillensis*, *C. multicirrus*, *C. cirrifer* und *C. indoaustralicus*. Immerhin sind aber die Windung, der Verlauf des distalen Stielteiles und damit der Umriß der Stielglieder daselbst, die Länge der Cirren, die Zahl der Verzweigungen und die Form der Cirrenglieder, wie zum Teil *(C. crawfordsvillensis)* die Zahl der cirrenlosen Glieder zwischen zwei cirrentragenden, mitunter etwas anders. Außer in diesen, bald regional wechselnden, bald aber auch obige Formen voneinander trennenden Merkmalen, weichen dieselben jedoch noch in einem weiteren Merkmal von *C. myelodactylus* ab. Es sind nämlich bei ihnen außer den genannten, als „Lateralcirren" (EHRENBERG, 1926, l. c.) zu bezeichnenden Cirren noch andere vorhanden. WACHSMUTH und SPRINGER haben schon 1897[14]) das gelegentliche Vorhandensein von Cirren an der „Außenseite" der Stielglieder durch Abbildungen belegt und beschrieben. 1926, gelegentlich meiner kritischen Untersuchung über die Rekonstruktion von *C. indoaustralicus* habe ich dann gewisse Cirren in derselben Weise gedeutet und den Namen „Mediancirren" in Anwendung gebracht. Bei dieser permischen Form sind unmittelbar distal der proximalen Abbiegung an den noch ganz uniform-elliptischen Stielgliedern zwar keine Lateralcirren zu sehen, doch sind in der Mitte der Externseite Cirren vorhanden. Weiter distal, wo die Glieder nieren- bis halbmondförmig sind und einfache cirrenlose mit cirrentragenden Doppelgliedern regelmäßig alternieren, kommen, außer den Lateralcirren, in der Mitte der Externseite nach WANNER (l. c.) „kleine Knötchen" vor, die ich in Analogie mit *C. cirrifer* und *H. (M.) flabellicirrus* als „Mediancirren" gedeutet habe. Derartige Mediancirren hat nun SPRINGER auch von den übrigen zu Beginn dieses Absatzes genannten Formen bekanntgemacht. Sie sind, wie es scheint, stets einfach und unverzweigt. Bei *C. multicirrus* und *cirrifer* treten sie ± unregelmäßig, bald ganz extern (median), bald mehr den Lateralcirren genähert, auf, bald ist auch mehr als ein solcher Cirrus zu sehen.

---

[14]) CH. WACHSMUTH und F. SPRINGER, The North American Crinoidea Camerata; Mem. Mus. Harvard Coll., XX, XXI, Cambridge, U. S. A., 1897.

Immer aber inserieren diese Mediancirren in der gleichen Weise wie die Lateralcirren, stets sind sie klein und nur aus wenigen Gliedern zusammengesetzt. Meist ist sogar nur das basale Cirrenglied erhalten, welches dann oft nicht einmal von einem Axialkanal durchbohrt zu sein scheint und dadurch wie durch die gerundete Form zu der Vermutung führt, daß in solchen Fällen überhaupt nur dieses erste Cirrale ausgebildet war oder daß die weiteren schon intra vitam verloren gingen. Bei *C. crawfordsvillensis* sind die vor allem distal vorkommenden Mediancirren wohl ebenfalls stets einfach, aber sie sind hier etwas besser entwickelt als bei den beiden vorgenannten Formen, wie schon daraus erhellt, daß die proximalen Cirralia, die meist wieder allein erhalten sind, fast nie des Axialkanales entbehren. Auch an Größe scheinen sie den Lateralcirren weniger nachzustehen. Ein weiterer, freilich auch nur gradueller Unterschied ist der, daß die Mediancirren bei *C. crawfordsvillensis* so entlang der Rückseite (Externseite) der Doppelglieder verteilt sind, daß sie zusammen mit den Lateralcirren eine wirtelförmige Anordnung ergeben. Allerdings scheint die Zahl der Mediancirren nicht an allen Gliedern die gleiche zu sein, bald ist nur ein Cirrus nächst einem der Lateralcirren, bald nur einer genau in der Mitte zwischen den Lateralcirren oder sind nur „laterale" Mediancirren vorhanden usf.; aber der offenbare Grundplan der Anordnung ist fast immer deutlich. Er kommt auch darin zum Ausdruck, daß dort, wo Mediancirren auftreten, der Umriß der Stielglieder statt elliptisch rundlich ist, was übrigens auch für *C. multicirrus* und *cirrifer* gilt[14a]).

C. plenicirrus endlich, bei dem wie bei *C. myelodactylus*, *multicirrus*, *cirrifer* und *indoaustralicus* immer ein cirrenloses Stielglied und ein cirrentragendes Doppelglied abwechseln, zeigt wieder andere Verhältnisse. Bei ihm sind die Stielglieder im Hauptteil des Stieles zwar nach SPRINGER durchaus elliptisch, die Cirren aber sämtlich

---

14a) Bei *C. indoaustralicus* hingegen sind die distalen, „Knötchen-" tragenden Stielglieder nicht rundlich, sondern nierenförmig. Nach WANNER's Abbildungen würde sich diese Form auch dadurch von den übrigen unterscheiden, daß proximal mehrere Mediancirren an einem und demselben Stielglied hintereinander, distal aber je zwei „Knötchen" ganz nahe nebeneinander angeordnet erscheinen. Besonders hinsichtlich der proximalen Mediancirren wäre eine neuerliche Überprüfung wünschenswert, da im Hinblick auf den Befund in der distalen Region der Verdacht naheliegt, daß auch proximal die Mediancirren nicht hinter-, sondern nebeneinander angeordnet sind.

einfach und in fünfzähligen Wirteln angeordnet. Da ferner auch an der Innenseite Cirren stehen, ist eine Unterscheidung von Median- (= Extern)cirren und Lateralcirren um so weniger möglich, als alle Cirren an Größe durchaus gleichartig zu sein scheinen.

Über die Systematik ist nur wenig zu sagen. Nachdem vieles sich schon aus den bisherigen Ausführungen dieses wie aus dem vorhergehenden Kapitel ergibt, von der phylogenetischen Seite her eine Betrachtung wohl besser erst erfolgt, wenn noch weitere Fragen, die in diesem Zusammenhange nicht ohne Belang sind, erörtert wurden, sollen einstweilen nur die schon früher gemachten Angaben ergänzt und bloß nach rein systematischen Gesichtspunkten erörtert werden.

In dieser Hinsicht wäre vor allem nachzutragen, daß SPRINGER, dessen systematischer Gruppierung wir bisher gefolgt sind, 1926 (l. c.) nicht nur eine ganze Reihe neuer Arten und eine neue Gattung *(Ammonicrinus)* aufgestellt hat, sondern daß er auch einige Arten eingezogen hat. Nachdem schon BATHER (1893, l. c.) dargetan hatte, daß die Arten *M. (?) interradialis* ANG., *M. gracilis* ANG. und *M. heterocrinus* ANG. nicht zu *Herpetocrinus (Myelodactylus)* gehören dürften, hat SPRINGER die Arten *H. (M.) bridgeportensis* S. A. MILLER, *H. (M.) gorbyi* S. A. MILLER und *H. (M.) [Eomyelodactylus] rotundatus* FOERSTE eingezogen, bzw. die betreffenden Formen als zu *H. (M.) convolutus (M. bridgeportensis* und *Eomyelodactylus rotundatus)* und *H. (M.) ammonis (M. gorbyi)* gehörig bezeichnet.

So sehr nun SPRINGER hinsichtlich *H. (M.) bridgeportensis* und *H. (M.) gorbyi* im Recht sein dürfte, deren erste Beschreibung noch auf der Vorstellung, die für die Nebenformen charakteristischen eingerollten Stiele seien Arme, basierte, so scheint es sich doch mit FOERSTE's *Eomyelodactylus rotundatus* anders zu verhalten. Was FOERSTE vorlag[15]), war ein Stielstück, das, obwohl es nur an einer Stelle sehr fragliche Spuren von kurzen Cirren erkennen läßt, seiner ganzen Einrollung nach, mit der starken Verjüngung gegen die proximale Abbiegung zu (an welcher das Stück abgebrochen ist), mit der weniger starken, aber gleichfalls deutlichen Verjüngung am

[15]) A. F. FOERSTE, Echinodermata of the Brassfield (Silurian) Formation of Ohio; Bull. of the Scientif. Laborator. of Denison University, XIX, 1919, p. 19—21.

distalen Ende, wohl tatsächlich zu unseren Nebenformen gehören dürfte. Auch der der Externseite genäherte Axialkanal wie die Art der Abkantung der Stielglieder sprechen für diese Deutung, und das Querschnittsbild, welches FOERSTE, l. c. Pl. II, Fig. 3, wiedergibt, erinnert mit dem etwas quergezogenen Axialkanal entschieden an *H. (M.) flabellicirrus*, zumal FOERSTE fünf Nähte, die ebensoviele Segmente voneinander trennen, wahrnehmen zu können glaubt. Hingegen besteht ein immerhin merklicher Unterschied, sofern dies nach den für unsere Zwecke freilich etwas dürftigen Angaben beurteilt werden kann, hinsichtlich der Form der Stielglieder. Daß sie nach FOERSTE's Abbildung elliptisch sind, würde weniger ins Gewicht fallen, aber daß die Längsachse der Ellipse der Richtung extern-intern entspricht, bedeutet gerade entgegengesetzte Proportionen wie bei den elliptischen Gliedern der bisher betrachteten Nebenformen, wo die Längsachse von einem Lateralcirrus zu dem der Gegenseite zieht, also in ihre Lage der kürzeren Achse der FOERSTE'schen Form entspricht.

Wenngleich nun FOERSTE's Form nur unvollständig bekannt ist und nicht so eingehend wie später SPRINGER's Material untersucht worden war, somit also eine gewisse Zurückhaltung in der Beurteilung notwendig ist, so scheint mir doch aus FOERSTE's Mitteilungen hervorzugehen, daß seine Form ihrem ganzen Bau nach zu unseren Nebenformen gestellt werden darf, und daß sie sowohl morphologisch (s. den obigen Vergleich mit *H. [M.] flabellicirrus*) wie auch zeitlich wohl *Herpetocrinus (Myelodactylus)* am nächsten steht. Hingegen vermag ich SPRINGER's Zuteilung zu *H. (M.) convolutus* nicht ohne weiteres beizupflichten. Freilich läßt sich der Verdacht nicht von der Hand weisen, daß der angebliche, so gut wie völlige Mangel an Cirren nur ein scheinbarer ist, daß genauere Untersuchungen an entsprechendem Material vielleicht zumindest die Insertionsstellen solcher feststellen lassen würden, ein Verdacht, der deshalb als nicht unbegründet gelten darf, weil wohlentwickelte Cirren mit dem ganzen Typus dieser Nebenformen aufs innigste verknüpft erscheinen; es läßt sich weiter mutmaßen, daß die Angaben über die Fünfteiligkeit und die Form der Stielglieder auf einem bei der Schwierigkeit der Untersuchung nur zu verzeihlichen Irrtum beruhen können, um so mehr als ja FOERSTE selbst sich nur mit einem gewissen Vorbehalt über diese Eigenschaften seines Stückes geäußert hat. Aber gerade die letzten Befunde sind keine solchen,

daß man sie a priori als unwahrscheinlich oder gar als unmöglich bezeichnen könnte. Dazu kommt aber noch folgendes.

H. (M.) convolutus tritt zuerst in den oberen Clintonschichten von New York auf, die FOERSTE'sche Form in dem Brassfield Limestone von Ohio. Während nun SPRINGER (l. c. p. 16) diese beiden für zeitlich äquivalent erklärt, scheint FOERSTE für seine Form ein etwas höheres geologisches Alter anzunehmen, was auch der Gliederung, die BASSLER (s. Tabelle, Anm. 1) gegeben hat, entsprechen würde. Nun bin ich zwar ganz entschieden der Auffassung, daß das chronologische Moment an sich für die Frage der Abtrennung oder Nichtabtrennung einer Form von einer zweiten von keinerlei Bedeutung sein darf (s. u.), aber wenn morphologische Verschiedenheiten vorhanden sind, dann kann gewiß eine zeitliche Differenz zur Entscheidung einer solchen Frage mit in die Waagschale geworfen werden.

Auf Grund aller dieser Erwägungen scheint es mir, daß derzeit FOERSTE's Form besser nicht mit *H. (M.) convolutus* zu vereinigen wäre. Anderseits möchte ich jedoch nicht so weit wie FOERSTE gehen, der ja sogar eine subgenerische Abtrennung vorgeschlagen hat, und es demnach für das Zweckmäßigste halten, FOERSTE's Form bis auf weiteres unter der Bezeichnung *H. (M.) rotundatus* als eigene Art zu führen.

Im Gegensatz zu dem eben besprochenen Fall scheint mir jedoch SPRINGER in einigen anderen in der Unterteilung zu weit gegangen zu sein. Daß *H. (M.) brevis* diagnostisch kaum von *H. (M.) convolutus* getrennt werden kann, hat SPRINGER ja selbst betont. Wenn er aber trotzdem, und noch dazu für ein einziges Exemplar, eine Abtrennung vorgenommen hat, weil die Krümmung hier eine graduell verschiedene und der Stiel auffallend kurz ist, so ergibt sich schon aus dem, was wir oben über die angeblich verschiedenen Typen der Stieleinrollung gesagt haben, daß wir diese Abtrennung für nicht berechtigt halten. Ganz das gleiche gilt auch für *H. (M.) extensus*, der ebenfalls bloß wegen der graduell anderen Krümmung von *H. (M.) ammonis* abgetrennt wurde. In diesem Falle können ja, wie ein Vergleich von SPRINGER's Tafel II und III lehrt, eine Anzahl der abgebildeten Formen auf Grund der Krümmung ebenso zu der einen wie zu der anderen Art gestellt werden. Es existieren also alle möglichen Übergänge bzw. Zwischenformen; überdies treten bei

beiden die Varianten bijugi- und alternicirrus auf und sind die Fundorte die gleichen. (Vgl. auch Taf. XVI, Fig. 2 und 3.)

Erscheinen demnach als gute Arten von *Herpetocrinus (Myelodactylus): rotundatus (?), convolutus, ammonis, brachiatus, fletcheri, flabellicirrus, brachiatus, keyserensis, nodosarius* und *schucherti*, so können diese doch nicht als durchaus gleichwertige bezeichnet werden. Zieht man nämlich das Maß des Unterschiedes in Betracht, so ergibt sich, daß *H. (M.) rotundatus (?), convolutus, ammonis, fletcheri* und *schucherti* trotz der spezifischen Differenzen einander ziemlich ähnlich sind. Besonders, aber nicht ausschließlich, in der Ausbildung der Cirren weichen von dieser Gruppe die übrigen stärker ab. Am wenigsten *H. (M.) keyserensis*, der vielleicht noch dieser Gruppe zugezählt werden darf, stärker *H. (M.) flabellicirrus*, noch mehr *H. (M.) nodosarius*, die wieder gewisse gemeinsame Züge aufweisen und ebenfalls beträchtlich, aber in einer ganz anderen Richtung, *H. (M.) brachiatus*. Da ein weiteres Eingehen auf diese Verhältnisse eine Erörterung der phylogenetischen Beziehungen erfordern würde, soll dieses einem späteren Kapitel vorbehalten bleiben. Im gegenwärtigen Zusammenhang genügt es, auf diese Verschiedenwertigkeit der einzelnen Arten hingewiesen zu haben.

Wir kommen nun zu *Ammonicrinus* und *Camptocrinus*. Nachdem die generische Trennung dieser beiden voneinander und von *Herpetocrinus (Myelodactylus)* keiner Erörterung bedarf und *Ammonicrinus* nur eine Art umfaßt, haben wir uns hier bloß mit den Arten von *Camptocrinus* zu beschäftigen. Hier ist es nur ein einzelner Fall, wo wir SPRINGER nicht ohne weiteres zustimmen können. Die Unterschiede zwischen *C. cirrifer* und *multicirrus* sind äußerst geringe, durchwegs nur graduelle und eine weitgehende Übereinstimmung im ganzen Habitus (vgl. SPRINGER, l. c. Pl. 8 sowie unsere Taf. XVII, Fig. 6—8) steht diesen geringfügigen Differenzen gegenüber. Wie SPRINGER klar ausspricht, waren für diese Trennung auch nicht morphologische Gründe, sondern der Umstand maßgebend, daß beide Formen von räumlich und zeitlich getrennten Fundorten stammen, daß die betreffenden Horizonte sonst verschiedene Faunenelemente aufweisen, wie daß andere Echinodermen in dem betreffenden Zeitintervall beträchtliche Veränderungen erfahren haben. Da ich schon oben als meine Meinung ausgesprochen habe, daß stratigraphische Momente nicht, und vor allem nicht als Hauptargumente, für die Frage systematischer Trennungen herangezogen werden dürfen,

brauche ich nicht näher zu begründen, daß ich dieses Argument nicht als ein SPRINGER's Vorgehen rechtfertigendes ansehen kann. Aber auch der zweite Grund ist kein überzeugender, da wir wissen, daß das Entwicklungstempo, auch bei Gliedern eines Stammes, in einer bestimmten Zeitspanne absolut nicht immer ein gleiches, ja mitunter sogar ein außerordentlich verschiedenes gewesen ist[16]). Es scheint mir daher bei dem Mangel wirklicher morphologischer Unterschiede zwischen *C. cirrifer* und *C. multicirrus* die letztere, von SPRINGER neu aufgestellte Art keine gute zu sein.

Zu diesen bisher unterschiedenen Arten von Nebenformen dürfte noch eine neue hinzukommen. Schon 1918 (l. c. [s. Anm. 18] p. 86) hat JAEKEL unter *Herpetocrinus* eine „n. sp." aus dem mittleren Devon von Prüm, Eifel ohne irgendwelche nähere Angaben erwähnt. Einige Jahre später übersandte er mir zwei Guttapercha-Abdrücke, deren Originale er in einem vom 1. Jänner 1922 datierten Brief als zu *Herpetocrinus* gehörig und aus dem rheinischen Unterdevon stammend bezeichnete. Die von ihm geschriebene Etikette, die diesen Abdrücken beilag, trug jedoch folgenden Wortlaut: „Dicirrocrinus n. g. gerader Stiel mit zwei Cirrenreihen cf. Herpetocrinus. Cirren länger und deutlich gegabelt. Unt.-Devon. Daun. Eifel. Orig. Geol. Inst. Breslau. JAEKEL." Auf Grund dieser Abdrücke habe ich seinerzeit (P. Z. 1922, l. c. p. 207, Anm. 2) die Meinung ausgesprochen, daß es sich in *Dicirrocrinus* nicht um einen Herpetocriniden handeln könne. Inzwischen habe ich nun über mein Ansuchen vom geologischen Institut Breslau die Originalstücke des in Rede stehenden Fossils erhalten. Hiezu teilte mir F. ZEUNER — dem ich für seine Bemühungen um die Auffindung der Stücke, ebenso wie dem Vorstand der Breslauer Lehrkanzel, W. SOERGEL, auch an dieser Stelle herzlichst danken möchte — am 2. Juli 1930 mit, daß ihnen eine Etikette von ROEMER ohne nähere Bestimmung beilag, wie, daß der Fundort Daun in der Eifel „also sehr wahrscheinlich Unterdevon" ist. Demnach darf also mit Bestimmtheit letzterer Fundort als der richtige angenommen werden. JAEKEL's Angabe von 1918, die sich wohl sicher auf unsere Stücke bezieht, beruht also offenbar auf einem Irrtum.

Nach einem genauen Studium der Originale bin ich nunmehr

---

[16]) Vgl. O. ABEL, Paläobiologie und Stammesgeschichte, Jena 1929, p. 276 ff.

zu der Auffassung gekommen, daß diese doch wohl den Nebenformen zugezählt werden dürfen. Bevor ich aber diese Ansicht näher begründe, sei eine kurze Beschreibung gegeben.

Beide Stücke, die bloß als Abdrücke in einem quarzitischen Gestein erhalten sind und, trotzdem sie sich nicht direkt aneinanderfügen lassen, sehr wohl von einem Individuum herrühren können, lassen, bei Vergleich mit den Guttapercha-Abdrücken oder richtiger -Ausgüssen, folgendes erkennen (Taf. XV, Fig. 5): Einen Stiel, bestehend aus niedrigen, breiteren mit ebensolchen schmäleren regelmäßig alternierenden Gliedern sowie von den ersteren abgehende Cirren, die, wie schon aus JAEKEL's obzitierter Etikette hervorgeht, zweireihig angeordnet sind und sich ein Stück vom Stiel entfernt in zwei gleichgroße Äste spalten. Der Stielabdruck hat eine Länge von 5 bzw. zirka 3 cm, sein Durchmesser beträgt durchgehends etwa 0,5 cm. Die größte erhaltene Cirrenlänge beträgt rund 1,5 cm, bleibt aber hinter der tatsächlichen vermutlich noch zurück. Der Teil des Stielumfanges, der im Abdruck erhalten ist, ist von rundlicher Form. Die Cirrenglieder sind kurz und anscheinend auch von rundlichem Umriß. An den Originalen bemerkt man ferner an der den cirrentragenden Gliedern entsprechenden Stellen bisweilen rundliche Vertiefungen. Sie erweisen sich an den Guttapercha-Ausgüssen als die Negative von proximalen Gliedern abgebrochener Cirren, welche man seitlich weiter verfolgen kann.

Wie aus diesen kurzen Angaben wohl hervorgehen dürfte, erinnern die in Rede stehenden Stücke durch die bilaterale Anordnung der Cirren sicherlich an unsere Nebenformen. Auch die Abwechslung von cirrentragenden und cirrenlosen kommt sowohl bei *Camptocrinus* als auch bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)* vor und die Gabelung von Cirren ist im Hinblick auf *H. (M.) brachiatus* — vgl. auch *C. myelodactylus*, s. o. — auch nichts, was diesen fremd wäre. Selbst die rundliche Stielform spricht nicht gegen eine Zuordnung zu diesen. Besitzen also beide Stücke neben Merkmalen, die sowohl bei Nebenformen wie bei Normalformen vorkommen (indifferente Merkmale), auch solche, die für die Nebenformen geradezu kennzeichnend sind, so geben sie doch keinen Aufschluß darüber, ob bei ihnen alle für die Nebenformen charakteristischen Merkmale vorhanden waren. Denn es fehlt die Krone, die einen Größenvergleich mit dem Stiel ermöglichen würde, es fehlt der „Hals“ und die proximale Abbiegung, es fehlen Anzeichen für eine Einrollung überhaupt.

Alles in allem liegen also die Dinge so, daß ein typisches Merkmal (Bilateralität der Cirren) vorhanden ist, alle anderen typischen Merkmale nicht beurteilt werden können und die restlichen Merkmale atypische sind. Schon daraus erhellt, daß ein vollgültiger Beweis für die Zugehörigkeit zu den Nebenformen kaum zu erbringen ist. Wenn ich trotzdem, wie schon angedeutet, heute diese Stücke zu ihnen stellen zu sollen glaube, so sind die Gründe hiefür folgende:

Seinerzeit ist für meine Auffassung vor allem bestimmend gewesen, daß der Stielabdruck gerade gestreckt ist und daß die Cirren von ihm seitlich abstehen. Auch die rundliche Form schien mir gegen eine Zurechnung zu den Nebenformen zu sprechen. Heute aber wissen wir, daß größere Stielteile der Nebenformen einen geraden Verlauf nehmen können; wir wissen ferner, daß die Cirren bei mehreren Stücken von *H. (M.) nodosarius* (Taf. XV, Fig. 9) ebenfalls so erhalten sind, daß sie vom Stiel seitlich abstehen und beiderseits nach ± entgegengesetzten Richtungen laufen, während in der Regel die beiderseitigen Cirren miteinander parallel laufen und zum „Rücken" wie zur „Bauchseite" senkrechtstehende „Flanken" bilden (Taf. XVI); was aber den rundlichen Umriß der Stielglieder anlangt, so ist ein solcher zum Beispiel auch innerhalb der Gattung *Camptocrinus* zu beobachten. Diesen seinerzeitigen Bedenken wäre noch die Unkenntnis der Krone und des Halsteiles hinzuzufügen. Doch auch gegenüber diesem Einwand kann auf *H. (M.) nodosarius* hingewiesen werden.

Ich glaube daher, daß wir, wenn wir *H. (M.) nodosarius* bloß auf die bilaterale Anordnung der Cirren hin zu den Nebenformen rechnen, auch unsere beiden Stücke als von solchen herrührend betrachten dürfen.

Damit erhebt sich allerdings die Frage, ob *H. (M.) nodosarius* wirklich hieher gehört. Wir haben oben keinen Anstand genommen, ihn den Nebenformen zuzuzählen, obwohl es sicher ist, daß diese Art, gleich *H. (M.) rotundatus* (s. o.), in ihrer Stellung als fraglich erscheinen muß. Hier können wir nur hinzufügen, daß ein strikter Beweis freilich nicht möglich ist, daß aber SPRINGER darauf hingewiesen hat (l. c. p. 21), daß der Unterschied von *H. (M.) nodosarius* gegenüber den typischen Herpetocriniden zwar sehr beträchtlich, aber nicht größer als die Abweichung von *H. (M.) flabellicirrus* oder *H. (M.) brachiatus* gegenüber jenen ist. Wenngleich ich statt

„nicht größer" eher „nicht um vieles größer" sagen möchte, so pflichte ich doch in der Hauptsache SPRINGER bei, und infolgedessen glaube ich auch unsere beiden Stücke, wenn auch mit Vorbehalt, zu unseren Nebenformen rechnen zu dürfen.

Wie schon oben erwähnt, hat JAEKEL 1918 von einer n. sp. von *Herpetocrinus* gesprochen, dann aber auf einer Etikette den Namen „*Dicirrocrinus*" verwendet. Da eine Veröffentlichung meines Wissens nicht erfolgt ist, obliegt uns noch die Aufgabe, die Namensfrage zu klären. In dieser Beziehung nun scheint es mir einstweilen nicht angebracht, eine neue Gattung zu errichten. Die bisherigen Gattungen umfassen zum Teil so verschiedenartige Formen, daß auch diese beiden Stücke in einer von ihnen Platz finden können. Dazu kommt noch, daß, wie noch zu zeigen sein wird, die einzelnen Arten innerhalb der verschiedenen Gattungen vielfach unabhängig voneinander entstanden sein dürften, so daß eigentlich eine vollkommene Revision der gegenwärtigen Systematik erforderlich wäre. Ich habe mich oben möglichst an die bisherige Systematik gehalten und werde es auch im folgenden tun, aus der Überzeugung heraus, daß eine derartige Revision insolange keine befriedigende Lösung bringen kann, als wir über den Bau der Krone so mangelhaft unterrichtet sind. Allerdings dürfen wir uns anderseits nicht verhehlen, daß derartige Gattungsnamen einen wirklichen taxonomischen Wert schon heute nicht mehr besitzen. Bei dieser Sachlage halte ich es also für unzweckmäßig, unsere beiden Stücke unter der JAEKEL'schen Bezeichnung als „*Dicirrocrinus*" n. g. n. sp. in die Literatur hiemit einzuführen. Ich will sie vielmehr vorläufig nur als Vertreter einer neuen Art bezeichnen und diese Art — ebenfalls vorläufig —, da eine Zuteilung zu *Ammonicrinus* wohl nicht in Frage kommt, eine solche zu *Camptocrinus* schon wegen des Alters wenig wahrscheinlich ist, zu *Herpetocrinus (Myelodactylus)* stellen, wobei ich insbesondere im Auge habe, daß die Cirrengabelung etwas an *H. (M.) brachiatus*, einige andere Umstände aber entschieden an *H. (M.) nodosarius* erinnern. Ich benenne daher die beiden Stücke — ihr kennzeichnendes Merkmal in der Namensgebung betonend — als

(?) Herpetocrinus (Myelodactylus) dicirrocrinus,

indem ich den von JAEKEL zur Gattungsbezeichnung in Aussicht genommenen Namen als Artnamen wähle — (man kann daraus immer einmal *Dicirrocrinus dicirrocrinus* machen) — und gebe fol-

gende Diagnose: Stiel, soweit bekannt, gerade gestreckt; Stielglieder niedrig, anscheinend von rundlichem Umriß; breitere, cirrentragende mit etwas schmäleren, cirrenlosen regelmäßig alternierend. Cirri zweiseitig an den cirrentragenden Stielgliedern angeordnet, zart, aus kurzen, rundlichen Gliedern bestehend, anscheinend ziemlich lang und in einiger Entfernung vom Stiel gegabelt. Krone und proximaler Stielteil unbekannt.

Typusexemplar: Taf. XV, Fig. 5a.

Originale im geologischen Institut der Universität und technischen Hochschule in Breslau.

3. Biologie und Phylogenie.

In viel geringerem Maß als Morphologie, Systematik sowie räumliche und zeitliche Verbreitung der Nebenformen haben, so will es uns wenigstens zunächst bei Durchsicht der gegenständlichen, seit 1922 veröffentlichten Arbeiten scheinen, unsere Kenntnisse über biologische und phylogenetische Fragen eine Erweiterung erfahren. Beginnen wir mit der Biologie der Nebenformen, so haben sowohl WANNER, KRAUSE und SCHMIDT als auch SPRINGER nur wenig, BATHER in seinen schon eingangs erwähnten Kritiken, deren ganz negativer Einstellung entsprechend, gar nichts neues hierüber vorgebracht. Die zwei erstgenannten Autoren beschränken sich in der Hauptsache auf die Feststellung einer nicht-sessilen Lebensweise, wobei sie auf die diesbezüglichen Ausführungen von BATHER (1893, l. c.), KIRK[17]) und mir (l. c. 1922) verweisen, ohne aber näher auf diese Fragen einzugehen, und auch von SPRINGER darf ein gleiches behauptet werden. Neu ist nur bei KRAUSE der Vergleich des Stieles mit den Armen, deren schützende Funktionen (Schutz des Kelches) jener übernommen haben soll, ein Vergleich, der den Autor weiter zu der Äußerung führt, daß man „bei der so ausgeprägten morphologischen und funktionellen Umgestaltung des Stieles in dieser Entwicklungsrichtung.... an eine Homologie von Stiel und Arm denken“ könnte. Neu sind ferner die Auffassungen SCHMIDT's (l. c.), die eine, wie schon erwähnt (s. o.), dahingehend, daß *Herpetocrinus (Myelodactylus)* flach auf dem Boden gelegen wäre und der Cirrenkranz zur Herbeiführung der Nahrung gedient hätte, und die andere, daß diese Formen (Nebenformen) wahrscheinlich „an ein Leben in

[17]) E. KIRK, The Structure and Relationships of certain eleutherozoic Pelmatozoa; Proc. U. S. Nat. Mus. Washington, D. C. 41, 1912.

der Gezeitenzone mit seitlicher Nahrungszufuhr und mit zeitweiser Trockenlegung angepaßt waren“.

Die Ansicht KRAUSE's muß schon deshalb Bedenken begegnen, weil die Arme im allgemeinen bei den Crinoiden doch keineswegs als Schutzorgane zu bewerten sein dürften. Sie sind vielmehr primär und in allererster Linie Organe der Nahrungsaufnahme. Nur in jenen sicher als abgeleitet zu betrachtenden Fällen, wo sie über den Kelch herabhängen (SPRINGER's recumbent arms) könnte man an einen Schutz des Kelches denken, wenn nicht diese Armform nur bei den Cameraten (z. B. auch innerhalb der Gattung *Dichocrinus*, der Stammgattung von *Camptocrinus*) zu finden wäre (SPRINGER, l. c. p. 34 ff.), wo der Kelch ohnehin fest gebaut ist. Auch Armtypen, wie sie bei den Holopocriniden auftreten, können kaum als Schutz des ohnehin massiven, gedrungenen Kelches, sie können meines Erachtens nur als Schutz der Arme selbst vor Beschädigungen durch die Wasserbewegung in der Brandungszone aufgefaßt werden, ganz abgesehen davon, daß solche Typen mit robusten Armen als Ausgangsstadien für unsere Nebenformen sicher nicht in Betracht kommen, wie wir noch später nachzuweisen versuchen werden.

Scheint also KRAUSE's Vergleich von unrichtigen Voraussetzungen auszugehen — und damit wird auch die von ihm aufgeworfene Frage nach der Homologie von Stiel und Arm hinfällig — so stellt sich die Sachlage aber anders dar, wenn man nicht, wie KRAUSE, an eine Übernahme der Schutzfunktion von den Armen denkt, sondern nur die Schutzfunktion des Stieles an sich im Auge hat. KIRK hat allerdings (l. c. p. 47) eine solche Auffassung mit dem Hinweise darauf abgelehnt, daß ein Schutzbedürfnis kaum verständlich sei, da doch andere Formen von den gleichen Fundstellen nichts Derartiges zeigen und die Umweltsbedingungen ganz normale gewesen zu sein scheinen. Hingegen habe ich schon 1922 (Acta Zoologica, l. c. p. 304) die Vermutung ausgesprochen, daß die Einrollung ursprünglich einen Schutz bedeutet haben könnte, und auch SPRINGER hat ja (l. c. p. 4) von einem offenbaren „protective origin“ gesprochen. Da wir somit diese Frage auch von phylogenetischen Gesichtspunkten zu betrachten haben, darf diesbezüglich auf die späteren Ausführungen verwiesen werden.

Wir kommen nun zu den biologischen Deutungen von W. SCHMIDT. Seiner ersten Auffassung steht nicht nur entgegen, daß ein bloßes Liegen auf dem Boden niemals die Einrollung erklären

kann — man vergleiche z. B. *Synchirocrinus* und Verwandte, für die JAEKEL[18]) eine ± horizontale Lage wahrscheinlich gemacht hat, bei welchen von einer solchen Einrollung keine Rede ist —, es steht ihr auch entgegen, daß der inzwischen bekanntgewordene *Ammonicrinus* sicherlich die „Cirren", wenn wir hier überhaupt die Stielanhänge als solche bezeichnen dürfen (s. u.), ihrer Unbeweglichkeit halber nicht zur Herbeileitung des Nahrungsstromes verwendet haben konnte. Was aber die zweite Äußerung SCHMIDT's anlangt, so besagt das „Leben in der Gezeitenzone" nichts über das Vermögen einer Ortsveränderung wie über den Grad der Bewegungsfähigkeit überhaupt, so daß zu dieser Frage nicht Stellung genommen werden kann. Hinsichtlich der „seitlichen Nahrungszufuhr" haben jedoch mit Rücksicht auf *Ammonicrinus* auf jeden Fall die schon oben vorgebrachten Bedenken zu gelten.

So darf also auch heute, ja heute auf Grund des vermehrten Materials, mit fast absoluter Bestimmtheit angenommen werden, daß — vielleicht mit vereinzelten Ausnahmen (s. u.) — diese Formen, wie zuerst BATHER ausgesprochen, nicht festsitzend (= nicht festgewachsen), sondern frei beweglich gewesen sind. Wie aber im einzelnen die Bewegung, in welchem Ausmaße usw. sie erfolgte und wie sonst die Lebensgewohnheiten gewesen sind, können wir freilich nicht mit dem gleichen Grade von Sicherheit beurteilen. Nachdem aber SCHMIDT's gegenteilige Äußerung nicht stichhaltig zu sein scheint, nachdem BATHER's Kritik eine rein negative war und sich überdies, von den schon eingangs widerlegten, auf offensichtlichen Mißverständnissen beruhenden Einzelheiten abgesehen, nur auf den hypothetischen Charakter meiner seinerzeit versuchten Deutung bezog, darf diese in ihrer von mir ja ausdrücklich betonten hypothetischen Form um so mehr aufrechterhalten werden, als KRAUSE, der einzige der anderen Autoren, der meines Wissens zu einzelnen dieser Fragen Stellung genommen hat, wie er ausdrücklich bemerkt, unabhängig von mir zu einer in der Hauptsache ganz ähnlichen Beurteilung betreffs der von ihm erörterten, hieher gehörigen Probleme gelangt ist[19]). Demnach hätten wir uns also vorzustellen,

---

[18]) O. JAEKEL, Phylogenie und System der Pelmatozoen; Paläont. Z., 3, 1918 (1921), p. 86 ff.

[19]) Die von mir abgelehnte Auffassung KRAUSE's hinsichtlich der Vergleichbarkeit der Arme und des Stieles berührt die Übereinstimmung unserer Ansichten über die Lebensweise selbstverständlich nicht.

daß alle oder fast alle diese Formen in der Hauptsache passiv, die „Schmalseiten" gegen vorne und hinten, die „Flanken" seitlich gerichtet, flottierten, wobei die graduelle Krümmungsänderung, vielleicht zum Teil auch andere Bewegungen des Stieles und der Cirren (vgl. EHRENBERG, 1922, l. c., KRAUSE, l. c. p. 454)[20]), die Bewegung beeinflussen, ferner auch ein Steigen und Sinken sowie eine zeitweise Verankerung an Korallenzweigen u. dgl. ermöglichen konnten. Daß wir dabei graduelle Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Gattungen und innerhalb derselben anzunehmen haben, daß die einen Formen sich länger und auf weitere Strecken treiben ließen, andere nur vergleichsweise seltener ihren Standort verändert haben werden, ist wohl bei dem verschiedenen Spezialisationsgrade (s. u.) so naheliegend, daß eine ausführliche Begründung entbehrlich scheint. —

Über die phylogenetischen Verhältnisse ist während der letzten Jahre ebenso wie früher nur wenig gesagt worden. BATHER konnte sich naturgemäß nur mit den Beziehungen der Arten von *Herpetocrinus (Myelodactylus)* befassen, und zwar auch nur insoweit, als diese damals bereits bekannt waren. KIRK hatte in seiner Arbeit nur die Aufgabe der sessilen Lebensweise bei Pelmatozoen im Auge und ist daher mit bloß die Nebenformen betreffenden Fragen in keinerlei Berührung gekommen. Ich selbst habe vor allem von allgemein phylogenetischen Gesichtspunkten die Genese dieser Typen zu beleuchten und wahrscheinlich zu machen versucht, daß wir im Hinblick auf die mit der Einrollung scheinbar Hand in Hand gehende Hemmung des Stielwachstumes diese Nebenformen als fehlgeschlagene Anpassungen zu betrachten hätten (s. o.). Über die spezielle Phylogenie, das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Arten und Gattungen zueinander jedoch habe ich mich damals bloß andeutungsweise geäußert, indem ich die Frage der Spezialisationshöhe in ihrer Bedeutung für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge kurz gestreift habe (1922, P. Z. l. c. p. 196 und 203; Acta Zool., l. c. p. 283; 1926, l. c. p. 259). Auch WANNER hat sich über diese Fragen nicht geäußert, und KRAUSE hebt nur hervor, daß

[20]) SPRINGER nimmt auch für *Ammonicrinus* eine Beweglichkeit der Stielanhänge an (l. c. p. 24). Da diese Stielanhänge aber weder gelenkig mit den Stielgliedern verbunden, noch segmentiert, noch auch von einem Cirruskanal durchbohrt zu sein scheinen, können sie wohl kaum für sich allein beweglich gewesen sein. Nur bei den gegenseitigen Bewegungen der betreffenden Stielglieder können sie als deren Fortsätze mitbewegt worden sein.

Ammonicrinus in der „nur eine Formenreihe, nicht etwa eine Verwandtschaftsreihe darstellenden Kette der Nebenformen bisher das äußerste Glied“ sei. Selbst SPRINGER hat die phylogenetischen Fragen kaum erörtert. Wohl hat er die „different plans of structure and arrangement of cirri“ bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)* und auch bei *Camptocrinus* erwähnt und bezüglich der letztgenannten Gattung seine Meinung dahin ausgesprochen, daß innerhalb dieser die Formen mit zwei Reihen von Lateralcirren als primitiv, die mit mehr oder weniger wirtelförmiger Cirrenanordnung als abgeleitet anzusehen seien; aber nirgends ist er, wenn wir von den widerspruchsvollen[21]) und nicht näher begründeten Äußerungen auf p. 24—27 und der kurzen, ebenfalls nicht näher begründeten Bemerkung auf p. 5, daß „this peculiar modification (= der Typus der Nebenformen) .... may be repeated independently“, absehen, auf die genetischen Zusammenhänge eingegangen.

Außer den vorstehend angeführten Äußerungen über Biologie und Phylogenie der Nebenformen sind mir andere bisher nicht bekanntgeworden. Überblicken wir daher diese nochmals, so kann zunächst hinsichtlich der biologischen Verhältnisse nur wiederholt werden, daß mit einer einzigen Ausnahme (SCHMIDT) eine freibewegliche, das heißt nicht-sessile Lebensweise allgemein angenommen wird und daß, was die Art der Bewegung, die Orientierung bei derselben usw. anlangt, ich meine Deutung auch weiterhin aufrecht erhalte. Was aber die phylogenetischen Verhältnisse betrifft, so liegen außer meiner in das Gebiet der allgemeinen Phylogenie gehörigen Darlegungen über die mutmaßliche fehlgeschlagene Anpassung nur vereinzelte, die spezielle Phylogenie betreffende Äußerungen vor, die überdies — vergleiche die verschiedene Beurteilung von *Ammonicrinus* durch SPRINGER und KRAUSE, s. o. — nicht unbeträchtlich voneinander abweichen.

So ist denn, obwohl unsere Kenntnis dieser Nebenformen in morphologisch-systematischer Hinsicht heute, vom Bau der Krone abgesehen, als einigermaßen befriedigend bezeichnet werden darf,

---

[21]) L. c. p. 24 meint SPRINGER, *Ammonicrinus* könnte als Beginn der *Camptocrinus*-Reihe betrachtet werden, weist jedoch im folgenden Satz auf die mögliche Herleitung der ersten Gattung von *Hexacrinus* hin; nun führt er aber (l. c. p. 25 ff.) *Camptocrinus* nicht auf *Ammonicrinus* oder *Hexacrinus*, sondern auf *Dichocrinus* zurück, wobei er *C. praenuntius* gleichsam als Übergangsform betrachtet, der doch von *Ammonicrinus* außerordentlich verschieden ist.

obwohl wir über die räumlich-zeitliche Verbreitung hinlänglich unterrichtet sind und obwohl endlich, soweit dies bei dem Mangel rezenter Vergleichsformen überhaupt möglich ist, eine den tatsächlichen Verhältnissen wohl ziemlich nahekommende Vorstellung über die Lebensweise gewonnen werden konnte, unser Wissen über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge, über die Entstehung dieser Typen usw., ein außerordentlich mangelhaftes, ja kann, genau genommen, von einem Wissen hierüber kaum gesprochen werden.

Liegen die Dinge nun wirklich so, daß auch heute, trotz der vermehrten morphologisch-systematischen Kenntnis, eine bestimmtere Vorstellung über solche phylogenetische Fragen nicht gewonnen werden kann oder ist der Grund hiefür nur der, daß, obwohl diese Nebenformen durch ihre Aberranz zu phylogenetischen Betrachtungen geradezu herauszufordern scheinen, wegen der noch immer vorwiegend deskriptiven Einstellung gerade der auf dem Gebiete der fossilen Evertebraten arbeitenden Forscher eine eingehende Untersuchung des nunmehr bekannten Tatbestandes nach dieser Richtung hin noch nicht erfolgt ist? — Mit dieser Frage, die sich dem biologisch-phylogenetisch eingestellten Beobachter bei Betrachtung des vorstehenden Überblickes von selbst aufdrängen muß, sind wir bei der eigentlichen Hauptaufgabe dieser Arbeit angelangt, der wir uns nunmehr zuwenden wollen.

IV. Die stammesgeschichtliche Entwicklung und Bedeutung der Crinoiden-Nebenformen.

1. Das Verhältnis der Gattungen und Arten zueinander.

Der Versuch, die stammesgeschichtlichen Beziehungen und damit die stammesgeschichtliche Entwicklung zu klären, muß von der an Hand des morphologischen und biologischen Befundes zu ermittelnden Spezialisationshöhe ausgehen. Welche Gattungen, welche Arten sind am höchsten bzw. am wenigsten spezialisiert, wo lassen sich auf Grund der Spezialisationshöhe direkte genetische Verbindungen annehmen, wo schließen Spezialisationskreuzungen oder andere, auf getrennte Herkunft hinweisende Merkmale solche aus, sind daher die Fragen, mit denen wir uns zunächst beschäftigen müssen.

Sofern wir uns dabei allgemein auf den Standpunkt stellen, daß die Lebensweise, wenn auch nicht allein, so doch am allerein-

schneidendsten die Formgestaltung beeinflußt, und im speziellen daran festhalten, daß die Abweichung der Nebenformen vom normalen Crinoidentypus eine Folge der abweichenden Lebensweise der ersteren ist — die Details dieser Lebensweise können zunächst außer Betracht bleiben — heißt die Spezialisationshöhe ermitteln nichts anderes als die Nebenformen nach dem Grade ihrer Aberranz zu ordnen. Wir müssen daher zunächst festzustellen trachten, welche Merkmale uns hier als Gradmesser dienen können.

Wie wohl nicht näher begründet werden muß — zum Teil darf ich hier auch auf frühere Ausführungen verweisen (P. Z. 1922, l. c. p. 198 ff.) — kommen als Kriterien das Größenverhältnis der Krone im Vergleiche zum Stiel — wir wollen es in Hinkunft die relative Kronengröße nennen —, allfällige Symmetriestörungen in dieser, der Grad der Krümmung wie der Bilateralität des Stieles und seiner Anhänge, die reiche und ± eigenartige Ausbildung der letzteren vor allem in Betracht. Fragen wir nun, welcher der drei Gattungen diese Merkmale im höchsten Maße und welcher sie am wenigsten zu eigen sind, so kann es wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß *Camptocrinus* das geringste Maß von Abweichung gegenüber den Normalformen aufweist. Denn nur bei dieser Gattung ist die Krone häufig erhalten bzw. häufig nicht von den Cirren zur Gänze überdeckt, nur bei ihr ist die relative Kronengröße eine annähernd normale, ja die Kelchkapsel läßt sogar nach SPRINGER die Tendenz zu einer Vermehrung der Plattenzahl gegenüber dem offenbaren Vorfahren erkennen, während nur geringfügige Symmetriestörungen zu beobachten sind (l. c. p. 26). Auch der Stiel, mit seinem gelegentlich nur spärlichen Cirrenbesatz und der meist lockeren Einrollung, mit seinen fast immer elliptischen, nur ausnahmsweise konvex-konkaven (nieren- bis halbmondförmigen) Gliedern zeigt hierin wie nach meiner Auffassung (s. u.) auch in der bisweilen wirtelförmigen Cirrenanordnung primitive Züge, denen freilich in anderen Fällen die aus verzweigten Cirren gebildeten, eigenartigen Cirrenbüschel als Merkmal von beträchtlicher Spezialisationshöhe gegenüberstehen.

Etwas schwieriger als *Camptocrinus* ist *Ammonicrinus* hinsichtlich seiner Spezialisationshöhe zu beurteilen, wie schon daraus hervorgeht, daß der, freilich nicht auf Grund eingehender diesbezüglicher Analysen gewonnene Eindruck SPRINGER's und KRAUSE's ein ganz verschiedener gewesen ist (s. o.). Immerhin glaube ich, daß

SPRINGER's Auffassung: „My guess would be that it [Krone von *Ammonicrinus*] belongs to the Camerata, and might be regarded as the beginning of the *Camptocrinus* series" (l. c. p. 24), die im übrigen mit der von SPRINGER, l. c. p. 27, vertretenen Ansicht von dem Beginn der *Camptocrinus*-Reihe mit *C. praenuntius* absolut nicht in Übereinstimmung zu bringen ist — man vergleiche nur *Ammonicrinus* einer- und *C. praenuntius* anderseits —, niemals zustande gekommen wäre, wenn er nicht dabei ausschließlich die Zeitenfolge der beiden Gattungen und beider (? s. o.) Zugehörigkeit zu den Camerata im Auge gehabt hätte. Denn, obgleich gerade *Ammonicrinus* nur in wenigen Exemplaren und daher in mancher Hinsicht nicht so gut wie die beiden anderen Gattungen bekannt ist, so erweisen doch auch diese wenigen Stücke, daß die relative Kronengröße hier eine viel geringere ist als bei *Camptocrinus*, daß Einrollung und Bilateralität des Stieles einen viel höheren Grad erreichen, daß die Stielanhänge hier ganz abweichend von allen[22]) anderen Crinoiden gestaltet sind und beweisen damit, daß SPRINGER's Auffassung nicht die richtige sein kann.

Ist also das Verhältnis von *Ammonicrinus* zu *Camptocrinus* ohne weiters dahin zu präzisieren, daß ersterer höher spezialisiert ist als der letztere und daher nie als dessen Vorform in Betracht kommen kann, so müssen wir, um zu KRAUSE's Auffassung (l. c. p. 54), daß *Ammonicrinus* die höchstspezialisierte Nebenform ist, Stellung nehmen zu können, erst *Herpetocrinus (Myelodactylus)* in dieser Hinsicht etwas genauer betrachten.

Daß *Herpetocrinus (Myelodactylus)* wegen der fast immer geringen relativen Kronengröße, der gelegentlichen und beträchtlichen Symmetriestörungen im Kelch, der mitunter ganz geschlossenen Windung des Stieles, der fast immer ausgesprochen bilateralen, konvexo-konkaven und manchmal kielförmig vorspringenden Stielglieder, wie der meist sehr hoch spezialisierten Cirren i m g a n z e n eine höhere Spezialisationsstufe als *Camptocrinus* erreicht hat —

[22]) Bezüglich des Grades der Aberranz sind mir als vergleichbar augenblicklich nur die sonderbaren Stielanhänge von *Gennaeocrinus eucharis* (W. GOLDRING, The Devonian Crinoids of the State of New York, N. Y. St. Mus. Mem. 16, Albany, N. Y. 1923, p. 214, pl. 27—30) sowie einzelner Arten von *Teleiocrinus* (WACHSMUTH und SPRINGER, l. c. pl. LIX, fig. 1, pl. LX, fig. 2a) erinnerlich, die jedoch, zumindest im letzten Falle, nichts mit Cirren zu tun haben, sondern aus Skulpturbildungen hervorgegangen zu sein scheinen.

wobei wir beim Vergleich dieser beiden Gattungen auf das letztgenannte Merkmal am wenigsten Gewicht legen dürfen — scheint mir außer allem Zweifel zu stehen. Wie aber ist das gegenseitige Verhältnis von *Herpetocrinus (Myelodactylus)* und *Ammonicrinus* zu bewerten?

Prüfen wir zunächst die Krone, so zeigt diese bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)* gelegentliche Symmetriestörungen, bei *Ammonicrinus* nicht; doch ist unsere Kenntnis hier zu dürftig, um diesen Punkt für unsere Frage heranzuziehen. Die relative Kronengröße ist zum Teil aus demselben Grunde bei den beiden Formen nur schwer zu vergleichen und eine sichere Beurteilung scheint mir kaum möglich. Was wir auf Grund der Krone sagen können, ist daher nur, daß ihre Zugehörigkeit zu den Inadunata im einen, zu den Camerata (?) im anderen Falle, eine direkte Verbindung beider Gattungen, wie schon SPRINGER (l. c. p. 24) betont hat, wenig wahrscheinlich macht.

Ähnlich verhält es sich auch mit dem Stiel. Weder die Bilateralität noch die Krümmung läßt sich bei der so verschiedenen Gesamtform vergleichend bewerten. Auch die Stielanhänge erlauben kein diesbezügliches Urteil, da wir nicht entscheiden können, ob sie bei *Ammonicrinus* bloße Fortsätze oder ob sie aus Cirren hervorgegangen sind und nur im letzteren Falle von einer höheren Spezialisation gesprochen werden könnte, während im ersteren Falle ja überhaupt keine den übrigen Formen homologen und damit auch keine direkt vergleichbaren Bildungen vorliegen würden. Was endlich die Gesamtform selbst anlangt, so ist zwar das „Gehäuse", auf dessen Bildung ja die ganze Spezialisation der Nebenformen unverkennbar hinausläuft, bei *Ammonicrinus* sicher höher entwickelt; es ist daher, wenn wir nur dieses im Auge haben, KRAUSE mit seiner Bewertung sicherlich im Recht; aber die Art, wie das „Gehäuse" gebildet wird, ist bei *Ammonicrinus* eine etwas andere als bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)* und *Camptocrinus*. Wie ein Vergleich von Taf. XVI, Fig. 5, 9, 13 und 17, lehrt, ist das „Gehäuse" der Nebenformen bald ± „disciform", bald ± „globiform". Disciform ist das „Gehäuse" in der Regel bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)*, globiform ist es bei *H. (M.) keyserensis*, *H. (M.) nodosarius*, vermutlich auch bei (?) *H. (M.) dicirrocrinus* und, am ausgesprochensten, bei *Ammonicrinus*. Während nun bei den genannten Arten von *Herpetocrinus (Myelodactylus)*, wie bei allen anderen

Herpetocriniden und wohl auch bei *Camptocrinus*, die Außen-(Rück-)fläche der Stielglieder schmal ist und der breite Rücken des „Gehäuses“ dadurch zustandekommt, daß die proximalen Abschnitte der Cirren in diesen einbezogen werden — sonst bilden ja die (Lateral-)Cirren bei diesen Gattungen ausschließlich die Flanken, s. o. — wird der breite Rücken bei *Ammonicrinus* nur von der Rückfläche der Stielglieder gebildet. Wir haben also nicht nur etwas verschiedene Spezialisationswege vor uns, sondern wir dürfen wohl annehmen, daß die Lebensweise und damit die Spezialisationsrichtung von *Ammonicrinus* eine etwas andere war als bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)* und *Camptocrinus*. Freilich sind die biologischen Unterschiede kaum große gewesen, nehmen doch *H. (M.) keyserensis* und die anderen obengenannten Formen überdies eine Art von Mittelstellung ein; aber gerade der Umstand, daß diese Formen nicht so ausgesprochen globiform sind, wie daß alle übrigen Herpetocriniden und *Camptocrinus* disciform sind, deutet auf zwar geringe, aber doch ± allgemeine, wohl in erster Linie Bewegungsart und Beweglichkeitsgrad betreffende Differenzen hin. Dies macht es aber unmöglich, die Wertung des „Gehäuses“ an sich auf die Spezialisationshöhe als solche zu übertragen; es läßt vielmehr abermals nur den Schluß zu, daß eine genetische Verbindung zwischen *Ammonicrinus* und den anderen Formen kaum anzunehmen ist.

Haben wir bisher feststellen können, daß die Gattung *Camptocrinus* als die am wenigsten spezialisierte zu bezeichnen ist, daß *Herpetocrinus (Myelodactylus)* entschieden höher, daß ferner *Ammonicrinus* ebenfalls hoch, in gewisser Beziehung sicher am höchsten spezialisiert ist, daß endlich Spezialisationsrichtung und Spezialisationsweg im großen und ganzen bei allen drei Gattungen zwar dieselben, in Details aber bei *Ammonicrinus* etwas andere als bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)* und *Camptocrinus* zu sein scheinen, so ergibt sich, wenn wir noch die verschiedene systematische Stellung von *Herpetocrinus (Myelodactylus)* einer-, von (?) *Ammonicrinus* und *Camptocrinus* anderseits sowie endlich das silurdevonische Alter von *Herpetocrinus (Myelodactylus)*, das mitteldevonische von *Ammonicrinus* und das karbon-permische von *Camptocrinus* berücksichtigen, daß diese drei Gattungen voneinander unabhängigen Entwicklungslinien entsprechen, die in der Hauptsache eine gleiche,

in Einzelheiten aber zum Teil etwas verschiedene Richtungen und Wege genommen haben. —

Wir wenden uns nunmehr dem Verhältnis der Arten innerhalb der einzelnen Gattungen zu.

Beginnen wir wieder mit *Camptocrinus*, der im ganzen also am wenigsten hoch spezialisierten Gattung, so genügt wohl der Verweis auf die Ausführungen im morphologisch-systematischen Abschnitt wie auf die Abbildungen auf Tafel XVII, um darzutun, daß wir SPRINGER's schon im Artnamen zum Ausdruck gebrachter Auffassung, *C. praenuntius* „may be considered as the beginning of the modification leading to the fully developed *Camptocrinus*" (l. c. p. 27), gewiß beipflichten dürfen, sofern hierunter — und das war wohl auch SPRINGER's Meinung — nur zu verstehen ist, daß *C. praenuntius* als die primitivste Art der Gattung zu gelten hat. Für die Bewertung der anderen Arten kommen, da die übrigen Merkmale kaum irgendwelche durchgreifende Unterschiede erkennen lassen, vor allem die Art der Alternation von cirrentragenden und cirrenlosen Gliedern wie die Ausbildung der Cirren in Betracht.

In dieser Hinsicht können wir, wenn wir zunächst die Extreme festzustellen trachten, bezüglich des ersten Merkmales Arten mit nur einem cirrenlosen Glied pro Internodium von solchen mit mehreren unterscheiden, bezüglich des zweiten aber Arten mit Cirrenbüscheln solchen mit Cirrenwirteln direkt gegenüberstellen. Nur ein Internodale zwischen zwei Doppelgliedern finden wir, wie sich aus dem morphologisch-systematischen Überblick ergibt, bei *C. myelodactylus*, *plenicirrus*, cirrifer und dem artlich wohl mit dem letzteren identen *multicirrus* (s. o.), wie bei *C. indoaustralicus* — wozu noch zu bemerken ist, daß gelegentliche Abweichungen (Fehlen des Internodale) vorkommen —, mehrere nur bei *C. crawfordsvillensis* (Taf. XVII, Fig. 10—17). Steht also letztere Art hinsichtlich der Internodalia allen anderen Arten gegenüber, so ergibt die Cirrenanordnung eine wesentlich andere Gruppierung. Denn nur wohlausgebildete Cirrenbüschel besitzt *C. myelodactylus*, ausgesprochene Cirrenwirtel ohne Büschel *C. plenicirrus*, während die übrigen Arten in dieser Hinsicht eine Art Zwischenstellung einnehmen, indem neben den Cirrenbüscheln auch Mediancirren, aber ohne eigentliche Wirtelbildung, auftreten.

Aus diesem Befund ergibt sich nicht nur die Tatsache, daß in den beiden erwähnten Merkmalen eine parallele Reihung nicht mög-

lich ist, was sofort eine Spezialisationskreuzung nahelegt (s. u.), sondern es ergibt sich aus ihm auch die Frage, welchen Zustand wir in beiden Beziehungen als den primitiveren ansehen müssen.

Der erste Fall bereitet da gewisse Schwierigkeiten. Zwar läßt sich ohne weiteres argumentieren: das interkalare Wachstum ist etwas Sekundäres, und infolgedessen ist ein stärkeres solches (mehrere Internodalia pro Internodium) als spezialisierter zu betrachten als ein geringeres (ein Internodale pro Internodium), eine Schlußfolgerung, die auch mir an sich durchaus berechtigt erscheint; sie geht jedoch von der Voraussetzung aus, daß die Internodalia wirklich interkalar, die Nodalia aber proximal gebildet werden, und ich glaube, man kann im gegenständlichen Falle zumindest Zweifel darüber hegen, ob der Entstehungsort der cirrentragenden und cirrenlosen Glieder wirklich ein verschiedener ist, ob mit anderen Worten die Internodien hier echte Internodien darstellen.

Ohne hier auf das meines Erachtens keineswegs ganz geklärte Problem der Internodienbildung näher einzugehen, darf doch wohl behauptet werden, daß dessen Wesen ein interkalares Wachstum ist. Es müssen also zwischen schon ± fertigen, wenn auch nicht voll ausgewachsenen Gliedern neue entstehen. Ist letzteres auch nur in einem beschränkten Stielabschnitte der Fall, so muß daselbst die Größe (Breite und Höhe) der Schaltglieder geringer als die der Nodalia sein, es sei denn, daß wir vollkommen ausgewachsene Stiele vor uns hätten, bei denen das Wachstum bereits abgeschlossen wäre und die Internodalia die Dimensionen der Nodalia erreichen würden. Nun scheint es nicht nur keineswegs sicher, ob die Neubildung von Gliedern überhaupt zeitlich begrenzt ist, es scheint auch, in der Regel wenigstens, bei typischem Internodalwachstum das Ausmaß der Nodalia von den Schaltgliedern nicht vollkommen erreicht zu werden. Wie dem aber auch sei, in unserem Falle sind die vermeintlichen Schaltglieder an Breite den Nodalia durchaus vollkommen gleich und auch an Höhe stehen sie diesen vielfach kaum nach, ja übertreffen sie sogar oftmals. Es kann daher für ihre interkalare Entstehung nur ihre Cirrenlosigkeit und der Mangel der für die Nodalia charakteristischen „Doppelgliedernatur" angeführt werden. Beide Umstände sind aber meines Erachtens in dieser Beziehung absolut nicht beweisend, weil auch cirrenlose Glieder nicht-interkalar gebildet werden (vgl. z. B. Stiele, die nur Wurzelcirren besitzen) und weil auch die „Doppelgliedernatur" der Nodalia nicht bedingt,

daß die einfachen Glieder internodal gebildet sein müssen, da ja auch einfache Glieder nicht-interkalar entstehen.

Es liegt nahe, bei diesem Sachverhalt die mutmaßlichen Vorformen zu Rate zu ziehen. Bei *C. praenuntius* (Taf. XVII, Fig. 1) sind die Glieder gleichartig und die „alternation of paired nodals with one ore more large internodals .... has not appeared ...“ (SPRINGER, l. c. p. 28). Bei *Dichocrinus* sind nach WACHSMUTH und SPRINGER (l. c.) die Verhältnisse sehr verschiedene. Es werden, wenn auch nicht bei allen Arten, Nodalia und Internodalia erwähnt, aber bald werden die Nodalia als nur wenig vorspringend (breiter) bezeichnet, bald heißt es, daß die Internodalia beträchtlich kürzer (niedriger) wären, wie bei *D. ovatus*, was allerdings aus WACHSMUTH's und SPRINGER's Abbildungen (l. c. Pl. LXXVII) nicht klar zu ersehen ist; bald, wie bei *D. inornatus*, wird angegeben, daß, von ganz proximal abgesehen, die Nodalia von den Internodalia nicht zu unterscheiden sind. Nehmen wir noch dazu, daß *D. crassitestus* (l. c. Pl. LXXVI) drei bis vier Internodalia zeigt, die höher als die Nodalia erscheinen, obwohl im Text die Nodalia als die höchsten und breitesten bezeichnet werden, so ergibt sich, auch allfällige zeichnerische Ungenauigkeiten miteingerechnet, auf alle Fälle, daß die Verhältnisse schon bei *Dichocrinus* sehr wechseln und wir daher auch durch diesen nicht zu einer sicheren Entscheidung unserer Frage gelangen.

Können wir also nur mit einem gewissen Vorbehalt die Formen mit zahlreichen Schaltgliedern pro Internodium als höher spezialisiert betrachten, womit auch die Frage, ob in dieser Beziehung eine Spezialisationskreuzung vorliegt, nicht sicher zu beantworten ist (s. o.), so scheint mir die Bewertung der Cirrenanordnung geringere Schwierigkeiten zu bereiten. Immerhin müssen wir auch auf diese näher eingehen, da SPRINGER sich hierüber bereits geäußert hat (l. c.), wir aber seiner Deutung nicht zustimmen können.

SPRINGER faßt die bilaterale Anordnung als das innerhalb von *Camptocrinus* Primäre auf, gegenüber der Wirtelbildung, die eine sekundäre Rückkehr zum „usual arrangement“ darstellen soll. Nun ist es zwar richtig, daß eine Form, *Dichocrinus* cf. *angustus* (Taf. XVII, Fig. 5), in Wirteln stehende Cirren besitzt, die so lang und so angeordnet sind, daß sie, trotzdem der Stiel hier nichts von einer Einrollung erkennen läßt und wohl normal orientiert war, die Krone ganz verhüllen konnten, ähnlich wie dies auch bei *Clarkeo-*

crinus troosti (GOLDRING, l. c. Pl. 21—25) der Fall gewesen sein muß; aber weder die anderen Arten von *Dichocrinus* noch *Camptocrinus praenuntius* zeigen eine derartige Spezialisation. Wenn nun auch *D.* cf. *angustus* zu einseitig und zu hoch spezialisiert erscheint, um als Ahnenform für *Camptocrinus* in Betracht zu kommen, so bin ich doch durchaus der Meinung, daß er für unsere Frage nicht ohne Belang ist (s. u.), und ich stimme daher SPRINGER insofern bei, als er, wie aus seiner Äußerung von der Rückkehr zum „usual arrangement" hervorgeht, als ursprünglichen Ausgangstypus eine Wirtelform annimmt, ohne allerdings, wie ich noch darzulegen haben werde, eine solche für alle Formen in der Aszendenz vorauszusetzen.

Hingegen bin ich im übrigen gerade der entgegengesetzten Meinung wie SPRINGER. Nach ihm wären, von *C. praenuntius* abgesehen, die Formen mit nur bilateral angeordneten Cirren (Lateralcirren) (Taf. XVII, Fig. 17) die primitivsten innerhalb von *Camptocrinus*, *C. plenicirrus*, mit den ausgesprochenen Cirrenwirteln (Taf. XVII, Fig. 10) die abgeleitetste Type, die also in der Rückkehr zum „usual arrangement" am weitesten gekommen wäre, und bei den „Mittelformen" mit kleinen Mediancirren neben den Lateralcirren (Taf. XVII, Fig. 11—16) spricht er infolgedessen von neugebildeten Cirren (incipient cirri), die zum Teil noch keinen Axialkanal hätten.

Gegen diese Auffassung erheben sich nicht nur allgemeine Bedenken — ein Neuentstehen schon verlorener Cirren ist nach unseren Erfahrungen kaum zu erwarten, eine Abnahme der Bilateralität (Rückentwicklung) unwahrscheinlicher als eine Zunahme (Fortentwicklung) —, es spricht auch noch etwas anderes dagegen. Ich denke da nicht an das Verhalten anderer Merkmale bei den in Betracht kommenden Formen, weil, wie zum Teil schon angedeutet wurde, hier ein wertender Vergleich heute kaum recht durchführbar ist, wo wir über einen sehr wichtigen Faktor, die „Krone", nicht näher unterrichtet sind; ich denke auch nicht an die zeitliche Verbreitung, die, weil *C. plenicirrus* weder die früheste noch die späteste der fraglichen Formen ist, nicht herangezogen werden kann; ich denke vielmehr in diesem Zusammenhang an die Tatsache, daß den „Mittelformen" gelegentlich bei den Mediancirren der Axialkanal vollkommen fehlt. Denn ich kann mir wohl vorstellen, daß der Axialkanal bei rudimentären Cirren obliteriert, daß er aber bei orimen-

tären nicht sogleich ausgebildet werden sollte, halte ich bei der Bedeutung, die ihm für das Wachstum der Cirralia wohl zugeschrieben werden muß, für kaum denkbar.

Auf Grund aller dieser Erwägungen, denen sich vielleicht noch andere anreihen ließen, komme ich daher zu dem Ergebnis, daß bezüglich der Cirrenanordnung *C. plenicirrus* als das primitivste Stadium der hier verglichenen Formen, die ausschließlich Lateralcirren besitzenden als die fortgeschrittensten zu betrachten sind, und daß von den Mittelformen wieder jene primitiver sind, welche die Mediancirren vergleichsweise besser entwickelt zeigen usf. Demnach möchte ich auch nicht mit SPRINGER von einer Tendenz der solche kleine Mediancirren tragenden Glieder, wieder rund zu werden, sprechen, sondern sie als noch rund und noch nicht elliptisch bezeichnen. Daß die Mediancirren dann nicht als Orimente (incipient cirri SPR.), sondern als Rudimente (Rückbildung) zu bewerten sind, ist selbstverständlich.

Bei dieser Auffassung, daß *C. plenicirrus* nicht neuerlich Wirtel gebildet, sondern diese Anordnung der Cirren von seinem *Dichocrinus*-Vorfahren übernommen hat, ergibt sich jedoch zwingend noch eine weitere Folgerung. Es kann nämlich dann *C. praenuntius* kaum in die Ahnenreihe von *C. plenicirrus* gehören, weil ja *C. praenuntius* keine Cirrenwirtel zeigt, und es können somit nicht alle *Camptocrinus*-Arten als Glieder einer einzigen genetischen Reihe, weder einer Ahnenreihe noch einer Stufenreihe, angesehen werden. Wie aber haben wir uns dann die genetischen Zusammenhänge vorzustellen?

Sofern wir, wie bisher, nur die Cirrenanordnung und Spezialisation im Auge haben, dürfen wir meines Erachtens zu dieser Frage wie folgt Stellung nehmen. Zunächst haben wir in *C. praenuntius* eine Form vor uns, die nur den Lateralcirren der späteren Formen vergleichbare Cirren, und zwar nur solche von einfachem Bau besitzt. Aus dieser Form könnte — nur durch Verzweigung dieser Cirren, oder dadurch, daß bei der Bildung der Doppelglieder, die ja bei *C. praenuntius* fehlen, die Cirren der Teilglieder mit ihren Insertionsstellen so zusammenrückten, daß nur mehr je einer mit dem Stielglied, die anderen aber mit dem jeweils vorhergehenden Cirrus inserierten — der Typus von *C. myelodactylus* entstanden gedacht werden.

Die „Mittelformen“ jedoch können, wenn wir deren Median-

cirren als Rudimente bewerten, nicht von *C. praenuntius* abgeleitet werden, weil dieser überhaupt keine Mediancirren zu besitzen scheint. Sie weisen vielmehr auf ein Vorstadium wie *C. plenicirrus* hin, wobei es allerdings fraglich ist, ob *C. crawfordsvillensis*, der im Gegensatz zu allen anderen „Mittelformen" mehrere Internodalia pro Internodium besitzt, direkt auf *C. plenicirrus* mit nur einem Internodale pro Internodium zurückgeführt werden darf (s. o.). Wir hätten demnach wohl mindestens drei Reihen zu unterscheiden, eine *C. praenuntius* → *C. myelodactylus*, eine Reihe *C. plenicirrus* → *C. cirrifer (multicirrus)* → *indoaustralicus* und eine *C. plenicirrus* (?) → *C. crawfordsvillensis*.

Aber auch diese Gruppierung begegnet gewissen Bedenken. Einmal scheint es fraglich, ob *C. cirrifer (+ multicirrus)* und *indoaustralicus* in eine Reihe gehören, da erstere wohl zahlreichere Mediancirren als *C. indoaustralicus* besitzen, diese aber bei ihnen rudimentärer sind als bei *C. indoaustralicus*. Zweitens aber kann man gegen die Ableitung *C. praenuntius* → *C. myelodactylus* vorbringen, daß *C. myelodactylus* ebenso als Endglied einer mit *C. plenicirrus* beginnenden, über die sogenannten „Mittelformen" führenden Reihe aufgefaßt werden kann, bei der eben die rudimentären Cirren bereits vollkommen verschwunden wären, eine Auffassung, die ich ja schon oben vertreten habe und der ich um so mehr zuneige, als die Kluft zwischen *C. praenuntius* und *C. myelodactylus* entschieden größer ist als zwischen diesem und den übrigen Arten.

Mit diesen Feststellungen hinsichtlich des gegenseitigen Verhältnisses der einzelnen *Camptocrinus*-Arten wollen wir uns einstweilen begnügen und uns nunmehr der Frage zuwenden, ob wir etwas darüber aussagen können, wie die einzelnen Reihen bzw. Arten an die Gattung *Dichocrinus* anzuschließen sind.

Die Unkenntnis des genaueren Kronenbaues bei *Camptocrinus* macht auch hier eine sichere Beantwortung unmöglich. Wir können, trotz der hohen Spezialisation des Stieles und seiner Anhänge, auf Grund dieser Skeletteile allein keinen genauen Stammbaum entwerfen. So müssen wir uns denn auf den Versuch beschränken, aus dem uns über die einzelnen *Camptocrinus*-Arten Bekannten gewisse Merkmale anzugeben, die für die Ahnenformen anzunehmen sind. Daß *C. praenuntius* von einer *Dichocrinus*-Form herzuleiten ist, die keine wirtelförmig angeordneten Cirren besessen hat, darf nach den früheren Ausführungen wohl ebenso als wahrscheinlich gelten,

wie daß für *C. plenicirrus* im Gegensatz hiezu nur eine wirteltragende Ahnenform in Betracht kommt. Wir werden dabei zwar nicht an *D.* cf. *angustus* selbst denken dürfen[22a]), wohl aber an eine Form, die in gleicher Richtung, aber in geringerem Grade spezialisiert war, und wir werden weiter mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit vermuten dürfen, daß schon die noch festsitzenden Ahnen von *C. plenicirrus* wie der übrigen Formen, sehr wohl entwickelte und ungewöhnlich spezialisierte Cirren besessen haben, die etwa bei einer proximalen Abbiegung des Stieles und einer damit verbundenen Abwärtskrümmung der Krone diese schützend umhüllen konnten.

In dem Augenblicke jedoch, wo wir uns, von dem Bilde, das *D.* cf. *angustus* darbietet, beeinflußt, das Erscheinungsbild der unmittelbaren Vorfahren der höher spezialisierten *Camptocrinus*-Typen zu rekonstruieren versuchen, kann es kaum unserer Aufmerksamkeit entgehen, daß ja einzelne *Camptocrinus*-Formen über dieses Stadium noch kaum hinausgekommen sind. Besonders einzelne Stücke von *C. multicirrus*, wo der Stiel distal mehr minder gerade-gestreckt ist, in einem Falle sogar in eine Art Haken auszulaufen scheint (Taf. XVII, Fig. 6, 7), die Einrollung also noch ganz unvollkommen, die Krone nicht allseits vom Stiel umgeben ist, machen es sehr wahrscheinlich, daß noch innerhalb der Gattung *Camptocrinus* gelegentlich eine mehr oder weniger normale Festheftung aufrechterhalten wurde. Damit wird aber nicht nur eine Grenzziehung zwischen *Dichocrinus* und *Camptocrinus* noch schwieriger, da bei der Unkenntnis des genaueren Kronenbaues, bei den im Vergleich zu *Dichocrinus* nicht höher spezialisierten Cirren von *C. plenicirrus* und *C. praenuntius* wie bei dem Fehlen von Doppelgliedern beim letztgenannten[23]) die Stielkrümmung und

---

22a) Hier wäre auch darauf hinzuweisen, daß nach SPRINGER's hier in Taf. XVII, Fig. 5, reproduzierter Abbildung bei *D.* cf. *angustus* zwar keine Cirrenbüschel (Insertion von Cirren an den Cirren) aber gegabelte Cirren vorzukommen scheinen, die *C. plenicirrus* nicht besitzt.

23) Ob übrigens bei *Dichocrinus* Doppelglieder wirklich durchaus fehlen, sollte meines Erachtens neuerlich überprüft werden. Der Verdacht, daß dem nicht so ist, ist deshalb nicht ganz unbegründet, weil die Doppelgliederausbildung nicht ohne weiteres mit der besonderen Spezialisation des Stieles von *Camptocrinus* in Zusammenhang gebracht werden darf. Zwar wird man zunächst gewiß geneigt sein, einen solchen Zusammenhang anzunehmen — und auch ich habe anfänglich daran gedacht —; der Umstand

— nicht einmal durchgängig? (s. o.) — die Nicht-Festheftung die einzigen trennenden Merkmale gewesen wären; es wird auch recht fraglich, ob die oben auf Grund der Cirrenspezialisation allein zusammengestellten Reihen nicht bloß reine Anpassungsreihen sind. Denn wenn zum Beispiel einzelne der von SPRINGER als *C. multicirrus* unterschiedenen Exemplare an Krümmung und freier Beweglichkeit offensichtlich hinter *C. plenicirrus* zurückstehen, dann wird es doch sehr wahrscheinlich, daß wir höchstens von Anpassungsreihen[24]) sprechen können, daß also ein engerer genetischer Zusammenhang zwischen den einzelnen *Camptocrinus*-Arten überhaupt nicht besteht.

Und in der Tat, wenn wir in Ergänzung der vorstehenden Ausführungen noch darauf verweisen, daß die Zeit des Auftretens der einzelnen Formen weder, wie schon erwähnt, mit der SPRINGER'schen Auffassung noch, wie nun hinzuzufügen ist, mit der oben als möglich bezeichneten übereinstimmt (vgl. Tabelle mit den vorstehenden Ausführungen), wenn wir nochmals wiederholen, daß wir ja den genauen Bau der Krone nicht kennen, und bedenken, daß wir wohl auch in dieser Beziehung mit Unterschieden zu rechnen haben werden, dann kann das Gesamtergebnis nur dahin zusammengefaßt werden, daß wir aller Wahrscheinlichkeit nach die Gattung *Camptocrinus* überhaupt nicht als eine genetische und damit eigentlich auch nicht als eine systematische Einheit bewerten dürfen. Denn unabhängig voneinander scheinen zu verschiedenen Zeiten aus verschiedenen *Dichocrinus*-Formen die verschiedenen *Camptocrinus*-Arten hervorgegangen zu sein.

---

jedoch, daß solche Doppelglieder von verschiedenen rezenten Crinoiden bekannt sind, die keine derartigen Stielspezialisationen zeigen, mahnt hier um so mehr zur Vorsicht, als bis jetzt über die Ursache der Doppelgliederbildung bei diesen rezenten Formen nichts näheres bekannt ist. Wenigstens habe ich weder bei P. H. CARPENTER (Challenger Rep., XI, Crinoidea, 1884), noch bei D. C. DANIELSSEN (Crinoidea in: den Norske Nordhavs-Expeditie 1876—1878, vol. V, 3, XXI, Zoologi, Christiania 1892), noch bei L. DÖDERLEIN (Wiss. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Expedit. 1898—1899 [Valdivia], XVII, 1, gestielte Crinoiden, Jena 1912) — alles Autoren, die Doppelglieder von rezenten Crinoiden beschrieben haben —, diesbezügliche Angaben gefunden.

[24]) Hinsichtlich der Unterschiede zwischen Stufenreihen, Anpassungsreihen usw. vgl. O. ABEL, Lehrb. d. Paläozoologie, II. Aufl., Jena 1924, p. 22.

Wir kommen nunmehr zu *Ammonicrinus* und *Herpetocrinus (Myelodactylus)*. Da erstere Gattung bisher nur eine Art umfaßt, könnte sie im gegenwärtigen Zusammenhange vollkommen übergangen werden, wenn nicht im Hinblick auf die über die Entwicklung von *Camptocrinus* gewonnenen Vorstellungen die schon erwähnte Tatsache beachtenswert erschiene, daß die Ausbildung der Stielanhänge bei den drei bekannten Exemplaren nicht durchaus in der gleichen Weise erfolgt ist (s. o.). Freilich soll damit nicht behauptet werden, daß diese Unterschiede (Taf. XVI, Fig. 14, 15) als artliche zu bewerten seien; für eine derartige Behauptung reicht das Material nicht aus und der Umstand, daß nicht das Stück mit der regelmäßigen Anordnung der Stielanhänge von der einen, die beiden mit der unregelmäßigen von der anderen Fundstelle herrühren, sondern daß, nach den Angaben KRAUSE's (l. c.), das Stück mit der regelmäßigen Anordnung und eines mit der unregelmäßigen aus der Prümer, das zweite mit der unregelmäßigen aber aus der Sötenicher Mulde stammt, spräche eher dagegen als dafür, wenn man überdies noch bedenkt, daß ähnliche Varianten, z. B. bei *H. (M.) ammonis*, auch innerhalb einer Art (ja bei einem und demselben Individuum) anzutreffen sind. Allerdings ist anderseits auch zu beachten, daß das Stück mit der regelmäßigen Anordnung durch seine geringe Größe von den beiden anderen, annähernd gleichgroßen Stücken abweicht. Die Entscheidung muß hier wohl der Zukunft vorbehalten bleiben. Wie immer sie aber ausfallen mag, an dem Vorhandensein verschiedener Spezialisationswege innerhalb von Ammonicrinus kann schon heute kaum gezweifelt werden.

Auch hinsichtlich des gegenseitigen Verhältnisses der einzelnen Arten von *Herpetocrinus (Myelodactylus)*, das wir nunmehr noch zu betrachten haben, können wir uns ziemlich kurz fassen, da vieles von dem, was hier zu sagen ist, sich ohne weiteres aus dem morphologisch-systematischen Abschnitt ergibt. Gehen wir wieder von der Spezialisationshöhe aus, so ist die Form, die am wenigsten vom Normaltyp abweicht — von dem nur unvollkommen bekannten (?) *H. (M.) dicirrocrinus* wollen wir zunächst absehen — offenbar *H. (M.) brachiatus*. Denn ähnlich, wie bei einigen Exemplaren von *C. multicirrus*, war hier die Einrollung auf den proximalen Stielteil beschränkt, läßt der distale, soweit bekannt, noch eine Verankerung möglich erscheinen (Taf. XV, Fig. 1—4). Neben *H. (M.) brachiatus*

zeigen jedoch auch andere Formen, allerdings in anderer Beziehung, primitive Merkmale. Vor allem ist hier *H. (M.) flabellicirrus* zu nennen, bei dem die Fünfzahl der Nähte wie das Vorhandensein von Mediancirren nach BATHER (l. c. 1893), dem ich hierin vollkommen beipflichte, offenbar als primitiv zu bewerten ist (Taf. XVI, Fig. 12, 13). Sind demnach diese beiden Arten in verschiedener Beziehung primitiv, so ergibt sich schon daraus — die zeitliche Verbreitung und die besondere Spezialisation der Cirren können dies nur bestätigen —, daß wir beide nicht als Glieder einer Reihe auffassen dürfen[25]). Ebenso braucht, da schon oben auf die abweichende Stellung des Brachiatustypus mit seinen sonderbaren, wieder ganz anders als bei (?) *H. (M.) dicirrocrinus* oder bei gewissen *Camptocrinus*-Arten beschaffenen Verzweigungen, hingewiesen worden ist, wohl nicht näher begründet zu werden, daß *H. (M.) brachiatus* nicht als Vorfahre irgendeiner der anderen heute bekannten Arten der Gattung in Betracht kommen kann. Aber auch für *H. (M.) flabellicirrus* gilt ein gleiches, da er neben den erwähnten primitiven Merkmalen in der fächerförmigen Cirrenanordnung eine ganz einseitige Spezialisation besitzt, die eine Ableitung irgendwelcher anderer Formen von diesem Typus unmöglich macht. Hingegen könnte man vielleicht daran denken, *H. (M.) nodosarius* (Taf. XV, Fig. 6—9) als eine Vorstufe von *H. (M.) flabellicirrus* aufzufassen, wenn nicht, von der Zeitfolge ganz abgesehen, die mangelnde Fünfteiligkeit der Stielglieder und das Fehlen von Mediancirren sowie die sonderbare knopfförmige Verdickung des distalen Stielendes, die wie eine Kallus-

---

[25]) Wenn SPRINGER, l. c. p. 18, sagt, *H. (M.) brachiatus* wäre darin mit *H. (M.) flabellicirrus* vergleichbar, daß die Cirren von der Rückseite des Stieles entspringen und auf die distale Region beschränkt sind, aber, wie er hinzufügt, in keinem anderen wichtigen Merkmal, so kann ich wohl dem zweiten Teil dieser Äußerung, nicht aber dem ersten und damit auch nicht seiner Äußerung (l. c. p. 8) über die zwei verschiedenen Typen der Cirreninsertion zustimmen. Denn sowohl die Cirren von *H. (M.) brachiatus* sind meines Erachtens durchaus als Lateralcirren aufzufassen — sie entspringen ja nicht vom Mediansegment = zwischen den Mediannähten, sondern lateral von diesen (vgl. Taf. XV, Fig. 4, mit Taf. XVI, Fig. 13) — als auch jene von *H. (M.) flabellicirrus* mit Ausnahme der wenigen, rudimentären Mediancirren. Es bleibt also als Ähnlichkeit zwischen den beiden und gleichzeitig als gemeinsamer Unterschied von den übrigen Arten (vielleicht mit Ausnahme von *nodosarius* und *dicirrocrinus*?) nur die Beschränkung der Cirren auf den distalen Stielabschnitt übrig, die für die gegenständliche Frage gar nichts besagt.

bildung nach Abwerfen eines früher vorhandenen untersten (wurzelartigen?) Stielabschnittes aussieht, jeder Ableitung anderer Formen von *H. (M.) nodosarius* entgegenstünden.

Wie aber keine dieser drei Formen als Vorfahre anderer bekannter Arten in Frage kommt, so ist auch ihre Ableitung von diesen undenkbar. Weder *H. (M.) brachiatus*, noch *flabellicirrus*, noch *nodosarius* lassen sich, weil sie in einzelnen Merkmalen (Windung, Fünfteiligkeit bzw. Form der Stielglieder) primitiver sind, auf *convolutus*, oder *fletcheri*, oder *schucherti* usw. zurückführen und nehmen somit eine selbständige Stellung ein.

Letzteres scheint auch, soweit wir da überhaupt urteilen können, bei (?) *H. (M.) dicirrocrinus* (Taf. XV, Fig. 5) der Fall zu sein. Obwohl er, trotz seiner viel zarteren Cirren, noch am ehesten mit *H. (M.) brachiatus* und *H. (M.) nodosarius* zu vergleichen wäre, machen die Zeitverhältnisse und die primitive (rundliche) Form der Stielglieder eine Ableitung des ersten, die Cirrengabelung eine solche des zweiten unvorstellbar. Beide können aber wegen ihrer höheren *(H. [M.] brachiatus)* bzw. andersartigen *(H. [M.] nodosarius)* Spezialisation der Cirren auch nicht als Vorformen für diesen in Betracht kommen. Ganz ähnliche Schwierigkeiten ergeben sich beim Versuch, eine Verbindung mit anderen Arten herzustellen. Irgendeine von ihnen auf (?) *H. (M.) dicirrocrinus* zurückzuführen, ist, vom Zeitmoment abgesehen, wegen der Gabelung der Cirren nicht angängig, eine Ableitung dieser Form von irgendeiner jener anderen der Primitivität der Stielglieder halber kaum möglich.

Wir haben nunmehr noch zu erörtern, wie sich die übrigen Arten zueinander verhalten, die, wie erwähnt, gewisse gemeinsame Züge aufweisen und einander näher als den vier vorgenannten zu stehen scheinen. Unter ihnen beansprucht zunächst *H. (M.) rotundatus* als die vermutlich älteste Form besonderes Interesse. Leider ist jedoch dieser so unvollständig bekannt, daß wir ihn kaum hinsichtlich seiner Spezialisationshöhe einschätzen können. Nur soviel mag — und auch das nur mit Vorbehalt — angeführt werden, daß er, wenn überhaupt eine genetische Beziehung zu anderen Formen angenommen werden darf, am ehesten als Vorstadium von *H. (M.) convolutus* aufgefaßt werden könnte.

Sind nun die übrigen Formen, *H. (M.) convolutus* (einschließlich *brevis*), *ammonis* (einschließlich *extensus*), *fletcheri*, *keyserensis*, *schucherti* (Taf. XVI), als Glieder einer genetischen Reihe an-

zusehen? Schon BATHER hat (1893, l. c. p. 46) darauf hingewiesen, daß *H. (M.) ammonis* von *H. (M.) convolutus* abgeleitet werden könnte, und tatsächlich sind, soweit wir es beurteilen können (Taf. XVI, Fig. 1—5), die Ähnlichkeiten sehr weitgehende und die Unterschiede meist derartige, daß sie mit einer solchen Annahme sehr gut übereinstimmen, wie das z. B. hinsichtlich der relativen Kronengröße der Fall ist. Hingegen ist es allerdings nicht ganz sicher, ob wir die Anordnung der Cirren bei *H. (M.) ammonis* (s. o.) aus jener von *H. (M.) convolutus* entstanden denken sollen. An sich ist das freilich möglich — wir brauchen ja bloß anzunehmen, daß die Cirren auf jedes zweite Stielglied beschränkt wurden (var. bijugicirrus), bzw. daß sie an jedem Stielglied nur einseitig, und zwar alternierend zur Ausbildung gelangten (var. alternicirrus) —, aber ob eine solche Änderung erst in einem Zeitpunkte, wo die ganze Spezialisation schon sehr ausgeprägt war, auch wahrscheinlich ist, ob es nicht wahrscheinlicher ist, daß beide Arten nur auf eine gemeinsame Ahnenform zurückgehen, diese Frage scheint mir doch in diesem Zusammenhang erwägenswert.

Viel fraglicher aber ist es, ob wir direkte Verbindungen zwischen *H. (M.) convolutus* bzw. *ammonis* und den restlichen Formen annehmen können. Nach meiner Meinung scheint weder *H. (M.) fletcheri* mit seinen perlschnurartigen Cirren, noch *H. (M.) keyserensis* mit seiner ungewöhnlich großen Krone, den etwas gerundeten Cirren und der mehr globiformen Gestalt des „Gehäuses", noch auch *H. (M.) schucherti* mit den zylinder- bzw. kegelstumpfförmigen Cirrengliedern von der Convolutus-Ammonis-Gruppe mit den abgeflachten Cirren, der kleinen zarten Krone und dem betont disciformen „Gehäuse" abgeleitet werden zu dürfen. Nicht nur daß die abgeflachten Cirren bei *H. (M.) convolutus* und *ammonis* als höher spezialisiert, weil vom Normaltypus weiter abweichend zu bewerten sind, daß die relative Kronengröße bei ihnen, wie erwähnt, viel geringer ist als bei *H. (M.) keyserensis* — wohl auch geringer ist als bei *H. (M.) schucherti*, während gegenüber *H. (M.) fletcheri* ein durchgreifender Unterschied in diesem Merkmal nicht zu bestehen scheint — spricht gegen die Annahme eines Stadiums von der bei *H. (M.) convolutus* und *ammonis* zu beobachtenden Spezialisationshöhe in der Aszendenz der drei genannten Formen, es kommt noch hinzu, daß die Spezialisationsrichtung eine etwas verschiedene war. Sowohl das „globiforme Gehäuse" von *H. (M.) keyserensis* — wenn

es auch zu einem guten Teil durch die beträchtliche relative Kronengröße bedingt sein mag[26]) — wie die perlschnurförmigen Cirren von *H. (M.) fletcheri* möchte ich als Anzeichen hiefür bewerten.

Nach den obigen Ausführungen braucht die zweite Möglichkeit, daß eine der drei Formen, *H. (M.) fletcheri*, *keyserensis* oder *schucherti* als Ausgangspunkt von *H. (M.) convolutus* oder *ammonis* in Betracht käme, kaum eingehend erörtert werden. Nur ganz kurz sei wiederholt, daß *H. (M.) keyserensis* und *schucherti*, von ihrem jungen geologischen Alter abgesehen — demgegenüber man ja immer darauf verweisen könnte, daß diese Formen ja auch schon zur Zeit der Entstehung von *H. (M.) convolutus* und *ammonis* gelebt haben konnten —, doch wohl nicht nur in manchen Belangen primitiver, sondern auch in anderer Richtung spezialisiert erscheinen als *H. (M.) convolutus* und *ammonis*, wozu noch hinsichtlich *H. (M.) schucherti* auf die eigenartige Spezialisation seiner Halsregion (SPRINGER, l. c. p. 22) ergänzend hinzuweisen wäre (Taf. XVI, Fig. 6).

Glauben wir also eine direkte genetische Verbindung von *H. (M.) fletcheri*, *keyserensis* und *schucherti* mit *convolutus* und *ammonis* verneinen zu sollen, so erübrigt nunmehr noch die Frage, ob eine solche zwischen diesen drei Formen anzunehmen ist. Nach den obigen Darlegungen kann die Antwort auf diese Frage kaum zweifelhaft sein. Wohl könnte *H. (M.) keyserensis*, der schon nach der relativen Kronengröße der primitivste von den dreien ist, als Vorform von *H. (M.) fletcheri* gelten, wenn nicht sein globiformes Gehäuse wie sein jüngeres geologisches Alter gegen eine solche Annahme sprechen würden. Noch eher könnte er als Ahne von *H. (M.) schucherti* aufgefaßt werden, doch gilt der erste Einwand auch gegenüber diesem. Da gegen eine Stammeslinie *fletcheri* → *schucherti* die Cirrenform des ersteren, gegen eine *schucherti* → *fletcheri* und *schucherti* → *keyserensis* neben den Altersbedenken die besondere Spezialisation der Halsregion und, im zweiten Falle auch die relative Kronengröße, sprechen, können auch diese Verbindungen kaum als wirklich vorhanden angesehen werden.

Das Ergebnis, zu dem wir somit hinsichtlich des gegenseitigen

---

[26]) SPRINGER (l. c. p. 19) meint zwar, daß dieses „swelling" nicht durch den Kelch bedingt sei, sondern auf eine „inflated anal tube or sac" hindeute, doch beim Betrachten seiner hier in Taf. XVI, Fig. 7—9, reproduzierten Abbildungen gewinnt man nicht den Eindruck einer derartigen Spezialisation der Analregion.

Verhältnisses der *Herpetocrinus-(Myelodactylus-)*Arten gelangt sind, ist vielleicht noch überraschender als jenes im Falle von *Camptocrinus*. Denn die Zahl der Arten ist hier eine größere, die räumlich-zeitliche Verbreitung eine geschlossenere. Trotzdem können wir in keinem Falle zwei Formen miteinander genetisch verbinden, ohne daß gegen eine solche Verbindung nicht irgendwelche Einwände zu erheben wären. Gewiß ist diesen Einwänden nicht durchaus zwingende Beweiskraft zuzuerkennen, und ich habe das ja schon durch die vielfache Anwendung konditionaler Wendungen anzudeuten versucht. Ich habe auch nicht nur darauf hingewiesen, daß eine Stammeslinie *H. (M.) [rotundatus?? →] convolutus (brevis)* → *H. (M.) ammonis (extensus)* durchaus möglich ist; ich habe auch weiter betont, daß diese beiden und *H. (M.) fletcheri, schucherti* sowie *keyserensis* enger zusammengehören, wenngleich ich eine direkte Verbindung derselben in keinem Falle annehmen möchte. Ich will endlich gerne einräumen, daß man in dieser letzteren Beziehung doch auch anderer Auffassung sein könnte, wo es sich bloß um das Zeitmoment und um eine verschiedene Spezialisationsrichtung handelt. Denn das erstere kann nicht entscheidend sein und hinsichtlich des zweiten ließe sich vielleicht auch die Meinung vertreten, daß diese verschiedene Richtung bei der betreffenden als Vorform gedachten Art noch nicht so ausgeprägt war, daß eine Umkehr, ein Abschwenken in eine andere nicht möglich gewesen wäre. Allerdings scheint mir eine solche Auffassung nur dort vertretbar, wo die Verschiedenheiten wirklich geringe sind, wie etwa hinsichtlich der Cirrenspezialisation von *H. (M.) fletcheri* und *schucherti, fletcheri* und *convolutus* und ähnliche. In solchen Fällen könnte man vielleicht auch an eine direkte Verbindung *(fletcheri* → *schucherti; convolutus* → *fletcheri)* denken. Eine Form wie *H. (M.) brachiatus* aber als Vorfahren von *flabellicirrus* oder *fletcheri* anzusehen, wie dies seinerzeit BATHER, zwar nicht expressiv verbis, sondern nur in einem Schema (l. c. p. 46) und nach dem vorhergehenden Text nur mit Vorbehalt zum Ausdruck gebracht hat, halte ich beim gegenwärtigen Stand der Kenntnisse für ebenso unrichtig, als etwa von *H. (M.) flabellicirrus* oder *nodosarius* irgendwelche andere Arten ableiten zu wollen. Es mag also noch fraglich sein, ob wirklich alle oder fast alle Arten selbständige Stammeslinien und Anpassungswege vertreten. Daß aber nicht alle heute zu unterscheidenden Arten von *Herpetocrinus (Myelodactylus)* einer genetischen Reihe angehören, daß vielmehr

wiederholt voneinander unabhängig und zu verschiedenen Zeiten Typen entstanden sind, die wir heute in der Gattung *Herpetocrinus (Myelodactylus)* zusammenfassen, das glaube ich kann ebensowenig bezweifelt werden wie der Umstand, daß weitere Kenntnisse des Kronenbaues aller Voraussicht nach noch ein Mehr an trennenden Charakteren ergeben würden.

2. Die Entstehung der Nebenformen und deren allgemein-phylogenetische Bedeutung.

Der Umstand, daß derartige Nebenformen nicht nur einmal entstanden sind, daß vielmehr solche während fast des ganzen Paläozoikums aus verschiedenen Stämmen, und oftmals auch innerhalb dieser, immer wieder unabhängig voneinander hervorgegangen sind, muß zu der Frage führen, ob und wie wir uns deren Entstehung verständlich machen können. Diese Frage verlangt um so mehr nach einer Beantwortung, als man bei diesem Tatbestand — dazu kommt auch noch die mitunter ganz beträchtliche Individuenzahl (mehr als 70 bei *H. [M.] ammonis* einschließlich *extensus*, und bei *H. [M.] brachiatus*) — zu der Annahme gedrängt wird, daß diese Entwicklung für die gesamte Phylogenese der Crinoiden nicht ganz ohne Bedeutung gewesen sein kann.

Als ich 1922 zu dieser Seite des Nebenformenproblems zum ersten Male Stellung zu nehmen versucht habe, da habe ich, freilich unter ausdrücklicher Betonung des hypothetischen Charakters derartiger Betrachtungen, folgendes hierüber gesagt (Acta Zoologica, l. c. p. 304): „Es wäre immerhin denkbar, daß schon bei den noch festsitzenden Vorfahren die Anfänge dieser Einrollung bzw. die Tendenz zu einer solchen bestanden hätten, etwa dadurch hervorgerufen, daß die ja bei Herpetocrinus verhältnismäßig sehr zarten Arme, die, wenn sie auch durch die sekundäre Verstärkung des Stieles so besonders zart erscheinen, doch schon bei den Ahnenformen vielleicht nicht gerade sehr kräftig waren und bei diesen etwa infolge einer auftretenden Strandverschiebung gegen Brandung geschützt werden sollten.“ Ich habe schon oben auf diese meine seinerzeitige Hypothese hingewiesen und dabei auch erwähnt, daß später SPRINGER (l. c. p. 4), ohne allerdings auf diese Frage weiter einzugehen, den ganzen Typus der Nebenformen als „evidently protective in origin“ bezeichnet hat, wie daß KIRK sich seinerzeit (l. c.

p. 47) gegen eine bloße Schutzfunktion ausgesprochen hatte, weil er es für unwahrscheinlich erachtete, daß gerade diese Formen, nicht aber auch andere bei offenbar gleichem Lebensgebiet eines solchen Schutzes bedürftig gewesen wären.

Kann nun meine damalige Hypothese — die, wie meine ganze Beschäftigung mit diesen Formen, auf eine ursprüngliche Anregung O. ABEL's zurückgeht — und damit auch SPRINGER's Vermutung weiter aufrechterhalten werden? Oder bestehen KIRK's Bedenken zurecht und müssen wir nach einer anderen Erklärung suchen?

Wenn wir unter den oben als primitiv bezeichneten und den als mutmaßliche Ausgangstypen in Betracht zu ziehenden Formen Umschau halten, da sind es neben (?) *H. (M.) dicirrocrinus* vor allem *H. (M.) brachiatus*, *D.* cf. *angustus*, einzelne Exemplare vom sogenannten *C. multicirrus* und *C. praenuntius*, die in unserem Zusammenhang besonderes Interesse erregen. Wir wollen, da wir von (?) *H. (M.) dicirrocrinus* aus naheliegenden Gründen absehen müssen, zunächst *H. (M.) brachiatus* etwas eingehender betrachten. Die Krone, von geringer relativer Größe, ist hier trotz der proximalen Abbiegung nicht ganz innerhalb der Stielwindung gelegen, sie ragt bald in normaler Orientierung senkrecht über den gekrümmten Stielteil in die Höhe (Taf. XV, Fig. 1), bald ist sie, bei gleichzeitig stärkerer Krümmung des proximalen Abschnittes des Hauptstielteiles, tiefer unten, aber, wenigstens zum Teil, außerhalb desselben zwischen den verzweigten Cirren zu suchen (Taf. XV, Fig. 2, 3). Der distale Abschnitt des Stieles ist in leicht s-förmiger Krümmung gegen unten gerichtet und in keinem Falle in die Einrollung mit einbezogen. Er endet spitz-zulaufend. Vielleicht war er mittels zarter Cirren „normal“ befestigt, vielleicht schlang sich das Stielende wie ein Seil um Halt-bietende Gegenstände herum, vielleicht auch fand eine solche Befestigung kaum mehr statt — mit Bestimmtheit läßt sich das nicht entscheiden. Sicher aber ist, daß eine wenigstens temporäre Befestigung nicht auszuschließen ist, daß sie sogar als außerordentlich wahrscheinlich gelten muß. Trotzdem ist die Krone so zart, ist der lange, schlanke und wohl sehr biegsame „Hals“ scharf von dem Hauptteil des Stieles abgesetzt, sind die Cirren zweiseitig angeordnet und reich verzweigt, die Stielglieder (im Hauptteil) bilateral symmetrisch! Alle diese die Nebenformen kennzeichnenden Merkmale sind also schon bei einer Form entwickelt, die wir unbedingt als sehr primitiv bewerten müssen, die vielleicht in bezug auf die Lebens-

weise noch gar keine echte Nebenform gewesen ist! Folgt daraus nicht, daß wir zumindest die Anbahnungen für diese Spezialisationen schon bei den Ahnenformen voraussetzen müssen, daß wir annehmen müssen, daß sie schon einsetzten zu einer Zeit, auf einer Entwicklungsstufe, wo von einer Nebenform im Sinne eines morphologischen und biologischen Typus noch keine Rede war?

Ist diese Schlußfolgerung richtig — und ich glaube, sie ist zum mindesten wohl begründet —, dann ergibt sich mit zwingender Notwendigkeit: 1. daß die Grundlagen der für die Nebenformen typischen Gestaltung schon durch die Lebensweise der Vorfahren bedingt gewesen sind und 2. daß die Herausbildung der Nebenformen — in der Hauptsache — als Fortentwicklung einer bereits vorhandenen Spezialisation in einer gegebenen Richtung, wenn auch bei geänderten Lebensbedingungen, also als orthogenetischer Prozeß zu werten ist.

Es erübrigt nunmehr noch die Frage, ob, wenn wir also eine Art von Funktionswechsel annehmen müssen, als das Primäre tatsächlich die Schutzfunktion anzusehen ist. Bevor wir zur Beantwortung dieser Frage schreiten, wollen wir zunächst die Vorfrage stellen, ob wir überhaupt im Falle von *H. (M.) brachiatus* von einem Schutz der Krone sprechen können. Diese Vorfrage ist unbedingt zu bejahen. Denn der Umstand, daß die Krone „bald in normaler Orientierung senkrecht über den gekrümmten Stielteil in die Höhe" ragt, bald „bei gleichzeitig stärkerer Krümmung des proximalen Abschnittes des Hauptstielteiles tiefer unten .... zwischen den verzweigten Cirren zu suchen" ist, gestattet nicht nur die Annahme, daß eine entsprechende Lageänderung der Krone möglich war, er läßt vielmehr kaum eine andere Deutung zu (Taf. XV, Fig. 1 bis 3). Da nun ferner nicht bestritten werden kann, daß in der zweiten Stellung die Krone von den Cirren umhüllt wurde, kann auch nicht bestritten werden, daß sie in dieser Lage geschützt war, weil ja die Umhüllung einen gewissen Schutz mit sich bringen mußte. Ist demnach an der Tatsache des Kronenschutzes durch die Umhüllung bzw. durch das Zurückziehen der Krone zwischen die Cirren nicht zu zweifeln — und damit erscheint die obige Vorfrage erledigt — so ist damit freilich noch nicht bewiesen, daß diese Umhüllung beziehungsweise Zurückziehung der Krone wirklich zum Zwecke des

Schutzes erfolgte. Hiefür einen wirklich exakten Beweis zu erbringen ist aber wohl kaum möglich. Wir dürfen jedoch behaupten, daß eine solche primäre Schutzanpassung bzw. Schutzfunktion — wenn wir noch an die Kleinheit und Zartheit der Krone denken — außerordentlich wahrscheinlich ist.

Kann an dieser Vorstellung also mit gutem Grunde festgehalten werden, so bedarf noch die Entstehung der Bilateralität einer Aufklärung. Diese habe ich seinerzeit als Folge der freien Bewegung auffassen zu sollen gemeint, wobei ich von der bekannten allgemeinen Beziehung zwischen Bilateralität und Bewegung ausgegangen bin (1922, P. Z. p. 200). Bei der gegenwärtigen Sachlage, wo wir diese Bilateralität in einem vielleicht noch sessilen Stadium beobachten können, auf alle Fälle aber annehmen müssen, daß sie in einem solchen bereits zur Ausbildung gelangt ist, reicht der Hinweis auf jene allgemeine Beziehung nicht aus. Anderseits ist allerdings auch nicht einzusehen, warum es bloß im Zusammenhang mit dem Schutz der Krone zu einer solchen gekommen sein sollte. Schon *D.* cf. *angustus*, mit dem wir uns ja noch beschäftigen werden, zeigt, daß ein derartiger Schutz der Krone auch ohne Bilateralität erzielt werden kann (Taf. XVII, Fig. 5). Es muß daher wohl eine besondere Ursache hiefür ausschlaggebend gewesen sein, zumal auch im Kreise von *Herpetocrinus (Myelodactylus)* das Vorkommen von ursprünglich mehr Cirren durch *H. (M.) flabellicirrus* erwiesen, durch Spuren ehemalig fünfteiliger Stielglieder bei einigen anderen Formen (vgl. Bather, 1893, l. c.) sehr wahrscheinlich gemacht wird. Am ehesten wäre wohl daran zu denken, daß das Zurückziehen der Krone und die Krümmung des Stieles immer nach einer bestimmten der fünf ursprünglichen Symmetrieebenen hin erfolgt ist, was wieder den Verdacht nahelegt, daß hier bestimmt-gerichtete Strömungen eine Rolle spielen, die ja bekanntlich auch bei festsitzenden Tieren eine bilaterale Symmetrie hervorrufen können. Zu einer sicheren Beurteilung dieser Frage wäre freilich eine genaue Kenntnis der Fundorte, der jeweiligen Art des Vorkommens wie der geologischen Hinweise auf die mutmaßlichen Verhältnisse des Lebensraumes erforderlich. Da mir weder persönlich die Fundstellen bekannt sind noch entsprechende Literaturangaben zur Verfügung stehen, kann ich jedoch nicht einmal die Vorfrage entscheiden, ob das Vorkommen durchwegs ein autochthones ist, und auch nicht zu der Frage Stellung nehmen, die Schmidt (s. o.) angeschnitten hat, daß die Neben-

formen in der Gezeitenzone gelebt hätten. Hingegen mag auf etwas anderes hingewiesen werden. Im Horizont f des gotländischen Silur, in dem allerdings nicht *H. (M.) brachiatus*, aber mehrere andere Arten dieser Gattung auftreten, kommen auch Vertreter der Calceocriniden vor. Für deren besondere Spezialisation hat bekanntlich O. JAEKEL (1918, l. c. p. 86 ff.) neben einer Schutzanpassung ebenfalls einseitige Strömungen angenommen. Vielleicht darf daher in diesem Umstande eine gewisse Stütze für unsere Auffassung von einer Schutzanpassung bei einseitiger Strömung[27]) im allgemeinen wie vom Vorhandensein einseitig-gerichteter Strömungen im Wohngebiete von *H. (M.) brachiatus* im besonderen erblickt werden, zumal auch einzelne der in jenem Horizonte gefundenen Formen möglicherweise noch festsitzend gewesen sein könnten. —

Bevor wir noch einen kurzen Blick auf den mutmaßlichen Gang der weiteren Entwicklung werfen und bevor wir die anderen „Gattungen" der Nebenformen hinsichtlich ihrer Entstehung untersuchen, haben wir uns noch zu fragen, ob nicht die seinerzeitigen Äußerungen KIRK's eine Schwierigkeit für unsere Auffassung bedeuten, wie dies ja zunächst der Fall zu sein scheint. KIRK's Erwägungen bestehen eigentlich aus zwei Teilen. Einmal meint KIRK, der ganze Typus der Nebenformen könne nicht „purely protective" sein, und dann sagt er, die Schutzfunktion sei an sich unwahrscheinlich, weil andere Formen des gleichen Lebensgebietes keines solchen Schutzes bedürftig gewesen zu sein scheinen. Er wendet sich also zuerst gegen eine bloße Schutzfunktion, dann aber gegen eine solche überhaupt. Die erste Äußerung ist für uns wohl gegenstandslos. Denn weder ich noch SPRINGER haben seinerzeit von einem bloßen Schutz gesprochen, und aus den vorhergehenden Darlegungen geht wohl klar hervor, daß der Schutz nur die ursprüngliche Funktion gewesen ist, daß nur der Beginn der Anpassung, nicht aber der fertige Nebenformentypus als „Schutzbildung" betrachtet wird. Dazu kommt aber noch, daß nicht einmal der Beginn der Anpassung nur „Schutzbildung" gewesen sein muß, da ja, wie ich zu zeigen versucht habe, die Bilateralität zumindest nicht direkt mit dem Schutz in Zusammen-

---

[27]) Daß die Schutzanpassung an sich bei den Calceocriniden in ganz anderer Weise erfolgt ist, ist im obigen Zusammenhang belanglos. Vgl. i. ü. hiezu die folgenden Ausführungen über Schutzanpassungen bei Crinoiden i. allg., p. 319 ff.

hang zu stehen braucht. Es handelt sich also, um es kurz zu wiederholen, auch nach meiner Meinung keineswegs um eine bloße, sondern nur um eine ursprüngliche, und zwar vielleicht auch da nicht ausschließliche Schutzbildung, bzw. nur um eine solche unter bestimmten Bedingungen, während für die volle Ausbildung des Nebenformentypus noch andere Momente (Freiwerden) in Frage kommen.

Ist die erste Äußerung KIRK's sonach nicht im Widerspruch mit unserer Auffassung, so ist dies allerdings die zweite um so mehr, da sie ja die Schutzbildung bzw. Schutzfunktion überhaupt in Abrede stellt. Gegen sie läßt sich jedoch dreierlei vorbringen. Erstens ist es meines Erachtens kaum zu bezweifeln, daß durch die Umhüllung der Krone bzw. durch das Zurückziehen dieser zwischen die Cirren und in das „Gehäuse" hinein tatsächlich ein Schutz wenigstens mit-bedingt ist. Zweitens ist zu sagen, daß der Hinweis, daß andere Formen eines solchen Schutzes nicht bedurft zu haben scheinen, schon an sich kein sehr gutes Argument ist, weil es sich hier um Fragen handelt, die wir in dieser allgemeinen Form heute wohl kaum zu beurteilen vermögen. Ich erinnere nur daran, daß man mit ähnlicher Berechtigung dann auch den Schutz, den Höhlen z. B. landbewohnenden Säugetieren doch zweifellos bieten, in Abrede stellen könnte, indem man anführt, daß es auch viele Säuger gibt, die sich in höhlenreichen Gebieten nicht in solche zurückziehen, also eines solchen Schutzes offenbar nicht bedürftig sind. Drittens darf vielleicht wiederholt werden, daß gerade im Falle von *H. (M.) brachiatus* die Zartheit der Krone immerhin ein Schutzbedürfnis auch unter Bedingungen verständlich machen kann, die für andere Formen ein solches keineswegs zu veranlassen brauchten. Gewiß bedeuten diese Einwendungen nicht eine zwingende und unbedingte Widerlegung des zweiten Teiles von KIRK's Äußerung. Was aber wohl behauptet werden darf, ist, daß sich gerechtfertigte Bedenken gegen seine Auffassung vorbringen lassen und daß somit unsere Deutung mit zumindest gleichem Recht aufrechterhalten werden kann. —

Nur wenig brauchen wir über die weitere Entwicklung der in Rede stehenden Nebenformen zu sagen. Wir dürfen uns in dieser Beziehung wohl vorstellen, daß als nächster Schritt die Ablösung erfolgte — vielleicht oft und zunächst unfreiwillig, infolge der starken Wasserbewegung —, mit der die weitere und ± dauernde Zurückziehung der Krone in den eingerollten Stiel hinein und die Ausdehnung der Einrollung auf den distalen Stielteil Hand in Hand

gegangen sein wird. Damit sind wir aber bereits bei den typischen Formen von *Herpetocrinus (Myelodactylus)* angelangt. Der Schritt, der zur Ausbildung der im ersten Augenblick so aberrant erscheinenden Nebenformen führte, ist also wohl gar nicht so groß gewesen, die Kluft zwischen ihnen und den noch normal festsitzenden Vorfahren keine so weite. Nicht nur, daß es überhaupt zu dieser Art des Freiwerdens gekommen ist, auch daß dieser Weg, wie es scheint, wiederholt beschritten worden ist, wird uns damit viel verständlicher, ja das letzterwähnte, auf Grund der Spezialisationsverhältnisse gewonnene Ergebnis erfährt so eine weitere Stütze. Wir dürfen daher jetzt noch bestimmter die Auffassung von den verschiedenen Stammeslinien vertreten. Dabei können wir noch darauf hinweisen, daß z. B. einzelne *Herpetocrinus- (Myelodactylus-)* Formen mit dem „loose coil" SPRINGER's, dem ± gestreckten Stielende, vielleicht über das Stadium von *H. (M.) brachiatus* nicht hinausgekommen sind — die höhere Spezialisation in anderer Beziehung bereitet ja nunmehr, wo wir sie als Schutz schon bei den Vorfahren entstanden annehmen dürfen, einer solchen Auffassung keine Schwierigkeit —, daß bei *H. (M.) schucherti* die Krone vielleicht noch nicht innerhalb des „Gehäuses" ihren Platz hatte (Taf. XVI, Fig. 6) usf., alles Erscheinungen, die geeignet sind, obige Auffassung weiter zu bekräftigen.

Noch etwas weiteres darf in unserem Zusammenhange nicht unerörtert bleiben. In vielen Fällen ist die Krone unbekannt, nie kennen wir ihre Detailstruktur. Das berechtigt nicht nur zu der Vermutung, daß bei der allgemein starken Differenzierung der Crinoidenkrone ihre genauere Kenntnis noch weitere Unterschiede ergeben würde, es erweckt nicht nur den Verdacht, daß die einzelnen Formen noch heterogenerer Herkunft sein könnten als im Falle von *Camptocrinus*, wo die Herkunft von *Dichocrinus* für die meisten Arten sicher erwiesen ist, es führt auch zu der Frage, wieso die Krone so selten erhalten ist und in etlichen Fällen auch bei Entfernung der Cirren nicht zum Vorschein kommt. Gewiß kann mit Recht darauf hingewiesen werden, daß die Krone vielfach außerordentlich zart ist, daß sie trotz der Cirrenumhüllung schon vor der Einbettung leicht zerstört werden konnte, so daß man sie, wie ich aus eigener Erfahrung weiß, auch bei sorgfältiger Entfernung der Cirren nicht mehr oder nicht mehr zur Gänze findet. Aber trotz allem ist es auffällig, wenn SPRINGER sie bei mehr als dreißig entsprechend vollständigen

Exemplaren von *H. (M.) brachiatus* nur ein einziges Mal auffinden konnte. SPRINGER denkt an eine Ablösung im Augenblicke des Todes; sie kann aber wohl auch prä- oder postmortal erfolgt sein. Fast möchte man am ehesten an eine prämortale denken, an ein freiwilliges oder unfreiwilliges Aufgeben der Umhüllung, an ein (neuerliches) vollkommeneres Freiwerden, doch wage ich nicht, mich in bestimmterer Form hierüber zu äußern.

Endlich aber ist noch die Frage der fehlgeschlagenen Anpassung vom Standpunkte der ursprünglichen Schutzfunktion aus neuerlich zu überprüfen. Ich habe seinerzeit (P. Z. 1922 und 1926, l. c.) eine solche annehmen zu sollen geglaubt, weil ich die geringe Größe von Krone und „Hals“ für eine von der Einrollung abhängige Reduktionserscheinung, die „proximale Abbiegung“ für die Folge einer in gleicher Weise bedingten Wachstumshemmung gehalten habe. Diese Auffassung ist heute, wo wir wissen, daß die geringe Kronengröße und die proximale Abbiegung der gänzlichen Einrollung vorangegangen sind, in dieser Form nicht mehr aufrecht zu erhalten und damit verliert auch die Annahme einer fehlgeschlagenen Anpassung von dieser Seite her jegliche Begründung. Bevor wir aber auf die Frage eingehen, ob damit die Vorstellung einer fehlgeschlagenen Anpassung überhaupt gegenstandslos geworden ist, wollen wir erstens noch untersuchen, ob und inwiefern die im vorstehenden gewonnenen Ansichten über die Entstehung der Nebenformen auch für *Ammonicrinus* und *Camptocrinus* zutreffen und dann auch noch einige andere Fragen erörtern.

Über *Ammonicrinus* haben wir in diesem Zusammenhang kaum etwas zu sagen. Die wenigen Vertreter dieser Gattung und ihrer einzigen Art bieten uns wegen ihrer hohen Spezialisation keinerlei direkte Hinweise auf die Entstehung dieses Typus, sie erlauben uns nicht einmal eine sichere Entscheidung darüber, ob die sonderbaren Stielanhänge als bloße Fortsätze der Stielglieder oder als sekundär verschmolzene Cirren zu betrachten sind. Was wir hinsichtlich der Entstehung sagen können ist daher nur, daß sie durchaus so erfolgt sein kann, wie es oben für *Herpetocrinus (Myelodactylus)* als sehr wahrscheinlich angenommen wurde.

Viel reichlicher sind hingegen die Anhaltspunkte, die uns zur Beurteilung der Vorgeschichte von *Camptocrinus* zur Verfügung stehen. Schon an anderer Stelle ist darauf hingewiesen worden, daß *Dichocrinus* cf. *angustus* (Taf. XVII, Fig. 5) uns einen Weg zeigt, auf

dem *Camptocrinus*-Formen entstanden sein können. Zwar kann er nicht selbst, wie gleichfalls schon betont wurde, als Vorform in Betracht kommen; aber in den wirtelförmigen Cirren, dem dünnen Halsteil und der offenbaren Verhüllung der kleinen zarten Krone besitzt er Merkmale, die zum Beispiel für die Vorfahren von *C. plenicirrus* (Taf. XVII, Fig. 3, 10) in etwas geringerer Spezialisationshöhe mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden können. Doch auch innerhalb der zu *Camptocrinus* gestellten Formen finden wir ja ähnliche Typen. Manche von SPRINGER als *C. multicirrus* unterschiedene Stücke, darunter auch ein sicher juveniles (Taf. XVII, Fig. 2), zeigen keine komplette Einrollung, die Krone ist mitunter nur von den Cirren umhüllt, nicht aber in ein „Gehäuse" gänzlich eingeschlossen, der distale Stielteil, bisweilen nur leicht s-förmig gekrümmt (Taf. XVII, Fig. 7), endet in einem Fall in eine Art Haken, was eine wenigstens zeitweilige Befestigung vermuten läßt (Taf. XVII, Fig. 6). Ähnlich verhält es sich auch mit *C. praenuntius* (Taf. XVII, Fig. 1).

Vergleichen wir diese hier wiederholten Befunde mit jenen an *H. (M.) brachiatus* (Taf. XV, Fig. 1—4), so liegen die Ähnlichkeiten im allgemeinen, die Verschiedenheiten im einzelnen so klar, daß sie kaum noch besonderer Aufzählung bedürften. Ähnlich sind in beiden Fällen Lage und Umhüllung der Krone durch die Cirri, der Unterschied zwischen „Halsregion" und Hauptstielteil, dessen s-förmige Krümmung und mögliche Verankerung, verschieden, und zwar nur graduell verschieden, die relative Kronengröße wie der Grad der proximalen Abbiegung. Ich denke, wir können uns auf diese Merkmale und deren flüchtige Aufzählung beschränken. Beides genügt wohl, um zu zeigen, daß die Wege der Entwicklung — so verschieden sie im einzelnen waren (s. o.) — im großen und ganzen durchwegs eine gleiche Richtung wie bei *Herpetocrinus (Myelodactylus)* erkennen lassen, bei dem ja auch nicht ein Entstehungsweg, sondern deren mehrere anzunehmen sind. Auch bei *Camptocrinus* waren viele der Merkmale, die den Typus der Nebenformen kennzeichnen, schon dort vorhanden, wo dieser Typus noch nicht voll erreicht war. Er war bei diesen Primitivformen zwar noch weniger ausgeprägt als bei den Primitivformen von *Herpetocrinus (Myelodactylus)*, aber dafür zeigen auch die freien Vollformen keine so hohe Spezialisation wie bei der eben genannten Gattung, so daß — eine weitere Parallelität — der Schritt zwischen Ausgangs-(Vor-)Form und Vollform

auch hier nur ein verhältnismäßig geringer ist, daß die Verschiedenheit von Vorform und Vollform auch hier geringer ist als von Vorform und Normalform.

Sind also die erkennbaren Etappen der Entwicklung so übereinstimmende, dann dürfen wir wohl der Überzeugung Ausdruck verleihen, daß auch für die kausalen Zusammenhänge ein gleiches gilt. Wir werden daher in der Umhüllung der Krone durch die Cirren hier ebenfalls einen Schutz erblicken müssen und weiter folgern dürfen, daß wahrscheinlich das Bedürfnis nach einem solchen diese ganze Entwicklungsrichtung ausgelöst hat, die dann — unter Einwirkung neuer Reize (Umweltsbedingungen, Freiwerden) in der Hauptsache beibehalten wurde und nur zu einer höheren Spezialisation geführt hat (s. p. 307).

Gegenüber dieser weitgehenden Übereinstimmung ergibt sich auch hinsichtlich der kausalen Zusammenhänge nur eine Verschiedenheit von untergeordneter Bedeutung. Sie betrifft die Bilateralität.

Da diese bei der Gattung *Camptocrinus* durchwegs weniger ausgeprägt ist, ja bei *C. plenicirrus* sich bloß in der bilateralen Einrollung und in der Gesamtform der Stielglieder, nicht aber im Bau und Anordnung der Cirren äußert, wäre, wenn wir die früher für *Herpetocrinus (Myelodactylus)* gegebene Deutung übertragen, eine weniger betonte, also weniger kräftige bzw. weniger kontinuierliche Strömung anzunehmen, eine Annahme, die auch mit der sonstigen geringeren Spezialisationshöhe sehr gut übereinstimmen würde.

Nachdem wir eben versucht haben, die Entstehung der Nebenformen aufzuklären, sie uns soweit verständlich zu machen, als das beim heutigen Stande unseres Wissens möglich ist, darf wohl zum Schlusse noch der Versuch gewagt werden, das ganze Problem der Nebenformen von allgemein-phylogenetischen Gesichtspunkten aus kurz zu beleuchten.

Zwei Dinge sind es, die meines Erachtens derartige Betrachtungen rechtfertigen. Einmal die Aberranz, das schließlich weite Abweichen vom Normaltypus an sich und dann die Art und Weise, wie dieses erfolgt zu sein scheint. Nicht allzuoft sind wir ja — speziell bei den fossilen Evertebraten — in der Lage, einen, an den vor sich gegangenen Veränderungen gemessen, so beträchtlichen Entwicklungsweg soweit zu überblicken, daß wir zumindest sagen können, so scheint sich die Umbildung vollzogen zu haben, daß wir

vielleicht sogar sagen dürfen, so hat sie sich aller Wahrscheinlichkeit nach vollzogen. Deshalb darf wohl ein Fall wie der vorliegende auch dahin geprüft werden, ob und wie er mit unseren allgemeinen phylogenetischen Vorstellungen übereinstimmt, ob er zu einer Ergänzung oder Korrektur dieser nötigt, die ja trotz ihres festen Grundgefüges noch immer weiteren Ausbaues bedürfen.

Wenn wir von solchen Gesichtspunkten aus die „Genese der Nebenformen" überblicken, da darf zunächst wohl darauf hingewiesen werden, daß sie für die Frage des gegenseitigen Verhältnisses von Form und Funktion ein sehr beachtenswertes Beispiel darbietet. Nicht nur Einzelheiten, wie gewisse Deformationen, Asymmetrien im Kronenbau, dürfen wohl als ein weiterer Beweis für eine „direkte Bewirkung" angeführt werden (s. o.), auch der ganze Gang der Entwicklung, wie er sich heute meines Erachtens darstellt, liefert abermals einen Beleg für die Richtigkeit jener Vorstellungen vom genetischen Geschehen, die von ABEL (1929, l. c.) zur Reaktionslehre zusammengefaßt worden sind.

Bekanntlich hat ja R. RICHTER die Frage des gegenseitigen Verhältnisses von Funktion und Form vor kurzem neuerlich aufgerollt. Als er bei seiner Untersuchung der Deckelkorallen den Nachweis führen konnte, daß die Abplattung der „Gegenseite" nicht, wie bisher angenommen wurde, eine Folge des Liegens auf dem Boden ist, sondern daß sie schon vor dem Auf-den-Boden-Legen entstanden war, hat er daraus den Schluß gezogen, daß bei *Calceola* die „Funktion (Liegen auf der abgeplatteten Gegenseite) von der Form (Abplattung) vorgeschrieben" wird, also gewissermaßen das primäre sei. Man könne in diesem Falle nicht von einer „funktion-erzeugten Form" — worunter er die Reaktion ABEL's „einschließlich der Erzeugung durch eine vergangene Funktion: Funktionswechsel" versteht —, sondern von einer „funktion-erzwingenden" Form sprechen[28]). Gegenüber dieser Auffassung RICHTER's hat ABEL, der seit Jahren den gegenteiligen Standpunkt, daß die Form eine Folge der Funktion sei, vertritt, darauf hingewiesen, daß die von RICHTER gezogene Schlußfolgerung insofern nicht berechtigt sei, als man nicht sagen dürfe, die Abplattung hat das Liegen auf der abgeplatteten Fläche b e d i n g t, sondern nur sagen dürfe, sie hat es e r m ö g l i c h t.

---

[28]) R. RICHTER, Das Verhältnis von Funktion und Form bei den Deckelkorallen. Senkenbergiana, 11, ½, Frankfurt a. M. 1929.

In der Tat ist es ja kaum einzusehen, wie die Abplattung der Gegenseite das Liegen auf dieser bedingt oder erzwungen haben sollte. Folgt man der Vorstellung RICHTER's (l. c. p. 75), daß der Deckel und die Abplattung schon bei den wurzelnden Formen, die also noch mehr oder weniger aufgerichtet waren, vorhanden war, dann kann man sich meines Erachtens nicht vorstellen, daß diese abgeflachte Seite auf einmal ein Auf-den-Boden-Legen verursacht haben könnte und wird die Ursache des Auf-den-Boden-Legens in anderen Faktoren — vielleicht Umfallen infolge zu großen Gewichtes bei geringer Standfläche, vielleicht auch irgendwelche Milieubedingungen — suchen müssen. Hingegen kann man sich wohl vorstellen, daß im Augenblicke, wo ein anderer Reiz als Reaktion das Auf-den-Boden-Legen auslöste, die Gegenseite zur Liegeseite wurde, weil sie eben eine Liegefläche darbot; ja man darf sich vielleicht auch weiter vorstellen, daß ohne eine solche schon vorhandene Liegefläche ein Auf-den-Boden-Legen gar nicht erfolgreich möglich gewesen wäre, daß die Tiere, von der Wasserbewegung hin- und hergerollt, einen solchen Versuch bald wieder aufgegeben hätten oder aber daran zugrunde gegangen wären, bevor eine entsprechende Reaktion (Ausbildung einer Liegefläche) hätte erfolgen können.

Kann man also auch unseres Erachtens — wir pflichten hierin ABEL vollkommen bei — nur von einem „Ermöglichen" sprechen, so wird damit RICHTER's Einwand gegen den Satz von der funktionerzeugten Form — wir sagen lieber form-gestaltende Funktion — hinfällig und es besteht daher auch keine Nötigung von einer funktion-erzwingenden Form zu sprechen. Aber auch von einer funktionslosen Formbildung schlechtweg kann natürlich nicht die Rede sein, da ja die Abplattung, wie RICHTER selbst überzeugend dargetan hat, funktionell Hand in Hand mit der Deckelbildung als Reaktion auf diese entstanden ist[29]).

---

[29]) Wenn RICHTER daher (l. c. p. 91) sagt, „Die Abplattung der Gegenseite ist also ohne Rücksicht auf eine Funktion entstanden", so ist diese Äußerung um so unverständlicher, als sie nicht nur mit seiner eigenen Beweisführung, sondern mit dem fast unmittelbar voranstehenden Satz „Der Deckel hat den Pantoffel mit seiner platten Gegenfläche geschaffen" in Widerspruch steht, ein Widerspruch, der meines Erachtens durch die von RICHTER versuchte Unterscheidung zwischen der werdenden und der fertigen Gegenseite keineswegs behoben wird. (Vgl. hiezu K. EHRENBERG, Form und Funktion bei den „Nebenformen" der Crinoiden, Pal. Z., 1930 [Vortrag auf der Dresdener Tagung der Paläont. Ges.].)

Wir mußten auf diese prinzipiellen Fragen hier eingehen, weil unsere Nebenformen ein weiteres Licht auf alle diese Zusammenhänge werfen. Ja, unsere Formen sind dem Fall der Deckelkorallen weitgehend vergleichbar. Wie hier die Abplattung als Folge des Auf-dem-Boden-Liegens gedeutet wurde, bis RICHTER die Unhaltbarkeit dieser Vorstellung dargetan hat, so ist von mir und anderen die Aberranz der Nebenformen als Folge ihrer abweichenden, und zwar freien Lebensweise angesprochen worden. RICHTER hat bei den Deckelkorallen nachweisen können, daß die Abplattung schon vor dem Auf-den-Boden-Legen da war und ganz unabhängig davon als bloße Folge der Bildung eines Schwenkdeckels entstanden ist; im vorstehenden habe ich darauf hingewiesen, daß der Typus der Nebenformen schon fast fertig war, als die betreffenden Formen noch offenbar festgeheftet waren, und ich habe darzulegen versucht, daß wir es mit einer ursprünglichen Schutzanpassung bei einseitiger Strömung zu tun haben. Wie steht es nun hier mit Form und Funktion? Ist das Freiwerden als Folge der Schutzanpassung, als von dieser erzwungen aufzufassen, hat diese das Freiwerden bedingt — oder ermöglicht oder besteht hier überhaupt kein wie immer gearteter Zusammenhang?

Eine direkte Verursachung scheint mir hier ebensowenig annehmbar wie die Vorstellung, daß überhaupt kein Zusammenhang in dieser Richtung bestehe. Weder kann ich in der Schutzanpassung als solcher einen Zwang zum Freiwerden erblicken — als Reiz kommen auch hier wohl in erster Linie Umweltsverhältnisse, vielleicht, wie schon oben angedeutet, wiederholtes Losgerissenwerden durch Strömungen usw. in Frage — noch vermag ich mich mit der Vorstellung, daß da keinerlei Beziehung bestünde, zu befreunden, da ich der Überzeugung bin, daß bei jeder Veränderung — und um eine solche handelt es sich hier wie bei den Deckelkorallen — das vorhandene, das Erbgut, die gegebene Form, ebenso von Bedeutung ist, wie der auf sie einwirkende Reiz: daß jede als Reaktion entstandene Form gewissermaßen ein Produkt ist aus der Reizwirkung und der in ihrem Ausmaße durch die überlieferte Form bedingten Reaktionsfähigkeit.

Immer also, nicht etwa nur ausnahmsweise, handelt es sich darum, daß die gegebene Form die Reaktion und damit die neue Funktion überhaupt möglich macht — ermöglicht sie eine solche

nicht, dann kann eine solche gar nicht erfolgen — und ein Unterschied besteht nur insofern, als bald die Änderung der Lebensweise (Funktion) nur geringfügige Änderungen in der Form (Reaktion) verlangt, bald solche von größerem Ausmaße. Die Deckelkorallen bilden ein Beispiel für den ersten Fall und ebensowohl unsere Nebenformen. Bei den Deckelkorallen hat es scheinbar überhaupt keiner Formänderung bedurft, es liegt also ein reiner Funktionswechsel vor. Bei den Nebenformen hat die gegebene, seinerzeit gleichfalls funktionell entstandene Form recht geringfügige Änderungen erfahren; es war bei ihnen kein reiner Funktionswechsel, denn wir konnten eine gewisse Steigerung der Anpassungen unter Beibehaltung der Spezialisationsrichtung feststellen.

Bei dieser Auffassung von den Beziehungen zwischen Funktion und Form bei unseren Nebenformen scheinen sich unserer Erkenntnis noch andere Zusammenhänge allgemein-stammesgeschichtlicher Natur zu erschließen. Wir verstehen nicht nur, wie ein doch sehr wesentlicher Funktionswechsel bloß orthogenetische Fortentwicklung hervorrufen konnte, indem wir die Vorform als bereits weitgehend den neuen Erfordernissen entsprechend erkennen, es führt derartige Betrachtung wohl auch zu der Überzeugung, daß die Nebenformen sozusagen bis an die Grenze des Möglichen gegangen sind, daß eine Weiterentwicklung in derselben Richtung nicht mehr denkbar ist. Aber auch eine neuerliche Änderung der Entwicklungsrichtung sich vorzustellen ist nicht recht möglich. Zu einseitig und dabei zu hoch sind diese Formen spezialisiert gewesen, als daß aus ihnen noch etwas Neues hätte hervorgehen können. Folgt man aber diesen Erwägungen bis hieher, dann ist es nur mehr ein kleiner Schritt zu der Ansicht, daß wir in diesen Nebenformen Enden von Entwicklungslinien erblicken dürfen, daß es für sie keine anderen Möglichkeiten mehr gegeben haben kann als Beharren beim Status quo oder — Aussterben. Das Trägheitsmoment[30]) ist gleichsam unendlich geworden, die Reaktionsfähigkeit auf Null herabgesunken.

Sind wir aber einmal in unseren stammesgeschichtlichen Betrachtungen bis hieher gelangt, so dürfen wir wohl noch einen weiteren, letzten Schritt in dieses weite und noch so rätselvolle Land wagen. Eine Entwicklungsrichtung, die zu einem solchen Ende

---

[30]) Vgl. O. Abel, 1929, l. c. sowie: Das biologische Trägheitsgesetz. Biol. Gener. IV, 1928, und Pal. Z. 11, 1, 1929.

führt, daß weder ein Vorwärts oder Rückwärts, noch ein Ausweichen nach rechts oder links mehr möglich ist, bedeutet das nicht ein Sich-Verrennen in eine Sackgasse, in eine Falle, aus der es kein Entrinnen mehr gibt? Ist das nicht ein falscher Reaktionsweg, eine fehlgeschlagene Anpassung im Sinne ABEL's? Wir haben seinerzeit die Nebenformen in dieser Weise aufgefaßt. Oben mußten wir dann erkennen, daß, was uns damals als äußerer Beweis hiefür erschienen war, als solcher heute nicht mehr in Betracht kommt. Jetzt aber können wir, glaube ich, vorausgesetzt, daß die vorhergehenden Gedankengänge richtige sind, auf derartige äußere Beweise verzichten. Auch ohne solche scheint mir die Behauptung berechtigt, daß der Weg, den diese Formen eingeschlagen haben, kein guter war. Unvorteilhaft war jedoch — und insofern muß ich meine früheren Auffassungen heute nicht so sehr berichtigen als ergänzen — nicht nur das Freiwerden unter Beibehaltung des Stieles, das, wie wir jetzt vielleicht sagen dürfen, kaum zu umgehen war, unvorteilhaft ist schon die Schutzreaktion gewesen, wenn wir sie mit anderen, wohl ebenso zu bewertenden Veränderungen anderer Crinoiden vergleichen. Denken wir nur an die bekannten Beispiele für Brandungsformen unter den Crinoiden, wie *Cupressocrinus*, *Eugeniacrinus* und die ganze Gruppe der Holopocriniden, die dem Schutzbedürfnis durch gedrungenen Bau und Massivität des Skeletts entsprachen, denken wir vor allem an die Calceocriniden, wo wie bei unseren Nebenformen Schutzbedürfnis und einseitige Strömung als Reiz wirkten! Freilich kann hier eingewendet werden, daß dieser Weg unseren Nebenformen vielleicht nicht offenstand — und ich für meine Person möchte einer solchen Meinung durchaus beipflichten —, daß sie es also nicht besser machen konnten, weil ihre Reaktionsfähigkeit infolge der Beschaffenheit der Ahnen eine zu beschränkte war und keinen anderen „Aus-Weg" ermöglichte. Doch wenn auch dieser Ausweg der einzig gangbare war, wenn er vielleicht auch der bestmögliche war, das besagt noch nicht, daß er an sich vorteilhaft war; das besagt höchstens, wenn man diese Folgerung ziehen will, daß er ein zwangsläufiger gewesen ist.

Und in der Tat, wenn man bedenkt, daß dieser Weg trotz seiner Unvorteilhaftigkeit nicht nur zuerst von *Herpetocrinus (Myelodactylus)*, dann von *Ammonicrinus*, dann von *Camptocrinus* immer wieder beschritten worden ist, sondern daß sehr wahrscheinlich die Mehrzahl der unterschiedenen Arten voneinander ganz unabhängig

entstanden ist, spricht das nicht sehr für eine solche Zwangsläufigkeit in der Entwicklung?

Bei dieser Fragestellung wollen wir in unseren Betrachtungen Halt machen, denn wir sind damit wohl an die Grenze gelangt, die wir heute als Naturforscher kein Recht haben zu überschreiten. Wir wenden uns wieder rückwärts und begegnen noch einer Frage, die Antwort heischt.

Allgemeine Erwägungen haben uns zur Vorstellung der fehlgeschlagenen Anpassung geführt. Wir haben den Vergleich mit anderen Schutzanpassungen gezogen. Können wir die Behauptung denn irgendwie stützen, daß die Schutzreaktion unserer Nebenformen weniger vorteilhaft als jene gewesen ist?

Jaekel ist wohl der erste gewesen, der uns zwar in groben und im einzelnen wohl sicher nicht immer richtigen Strichen den Werdegang des Crinoidenstammes umrissen, der, trotz der Mängel, die seinem System anhaften mögen, die Hauptlinien mit dem ihm eigenen klaren Blick erkannt hat. Er hat uns die Vorstellung gelehrt, daß Hand in Hand mit der Aufrichtung auf den zum Stiel reduzierten Hinterkörper die Platten des Kelches unter dem Einfluß der sich mehr und mehr entfaltenden Arme in alternierende Zyklen geordnet wurden und er hat somit die Spezialisation und Differenzierung der Arme als eines jener Momente erkannt, welche die Hauptlinie der Evolution in hohem Maße kennzeichnen. Eine solche Entfaltung der Arme nun, ein Schaffen entsprechend großer Flächen für Nahrungsaufnahme und Respiration, die notwendig war in dem Augenblick, als die Kelchplatten sich fest aneinander fügten und die Ambulacra fast ganz in den Armen lokalisiert wurden, steht das nicht aber mit einem Verhüllen der Arme durch den Stiel in krassem Widerspruch? Gewiß kann man sagen, durch graduelle „Aufrollung", zum Teil auch durch Abheben der Cirren usw., kann, ja muß auch bei den Nebenformen dem Nahrungs- und Respirationsbedürfnis Rechnung getragen worden sein; gewiß kann man einwenden, daß auch die Schutzreaktion bei den Holopocriniden usw. zu einer Reduktion der Nahrungs- und Respirationsfläche führte; aber man kann wohl kaum verkennen, daß es sich bei diesen um eine bloße Reduktion handelt, bei unseren Nebenformen aber um eine Entwicklungsrichtung, die der oben als Hauptrichtung angesprochenen gerade entgegengesetzt ist. Damit beantwortet sich aber meines Erachtens nicht nur die Frage der fehlgeschlagenen Anpassung in positivem Sinne, sondern

es wird auch dem Bild, das wir von den Nebenformen zu entwerfen versucht haben, noch ein sehr wesentlicher Zug eingefügt.

Wir sind am Schlusse unserer Darlegungen angelangt. Wenn sie, wie ich hoffe, unsere Kenntnis wie unser Verständnis dieser unter den Crinoiden so isoliert dastehenden Formen etwas erweitert, wenn sie zu unserem Wissen von der Stammesentwicklung der Crinoiden, wie vom genetischen Geschehen überhaupt, etwas beitragen konnten, so darf ich und will ich das Verdienst, diesen bescheidenen Beitrag geliefert zu haben, nicht allein für mich in Anspruch nehmen. Hätte SPRINGER nicht, was wir schon früher (vor allem durch BATHER) von *Herpetocrinus (Myelodactylus)* wußten, noch weiter vermehrt und nicht *Ammonicrinus* und besonders *Camptocrinus* so eingehend bekanntgemacht, hätte JAEKEL nicht uns die großen Züge der Entwicklung der Crinoiden gelehrt, dann hätte ich nicht die Grundlagen gehabt, auf denen meine Arbeit fußen mußte. Sie also haben gesät und ich habe gewissermaßen geerntet. Im Gefühl aufrichtiger Dankbarkeit und persönlicher Wertschätzung habe ich deshalb dem Andenken dieser beiden für die Crinoidenforschung viel zu früh verschiedenen Gelehrten JAEKEL und SPRINGER diese Arbeit gewidmet.

Tafelerklärungen.

Tafel XV.

Fig. 1. *Herpetocrinus (Myelodactylus) brachiatus* HALL. Fast vollständiges Exemplar. Beachte die geringe relative Kronengröße und den Cirrenbau. Wahrscheinlich noch festgeheftet, die SPRINGER'sche Rekonstruktion des distalen Stielendes daher vielleicht nicht ganz zutreffend. — $^3/_2$ nat. Gr.

Fig. 2 und 3. *Herpetocrinus (Myelodactylus) brachiatus* HALL. Zwei Exemplare mit im Vergleich zu Fig. 1 in verschiedenem Grade stärkerer Einrollung (und entsprechend anderer Lage der hier nicht erhaltenen Krone: Schutzstellung!). — $^2/_1$ nat. Gr.

Fig. 4. *Herpetocrinus (Myelodactylus) brachiatus* HALL. Großes Exemplar von der Außen-(= Rück-)Seite. Zeigt zwei parallellaufende Mediannähte sowie die bilaterale Anordnung der in der Mitte der Flanken inserierenden Cirren. — Nat. Gr.

Fig. 5. (?) *Herpetocrinus (Myelodactylus) dicirrocrinus* n. sp. a: Typusexemplar, b: das kleinere Stück, darüber die zugehörigen Abdrücke (Ausgüsse). Die Gabelung der bilateral angeordneten Cirren ist deutlich sichtbar. — $^4/_5$ nat. Gr.

Fig. 6—9. *Herpetocrinus (Myelodactylus) nodosarius* HALL. Fig. 6, 8, 9 von der Außen-(= Rück-)Seite, Fig. 7 von der Innenseite. Beachte besonders die verschiedene Krümmung von Stiel und Cirren bei den einzelnen Stücken und vergleiche diesbezüglich Fig. 9 mit (?) *H. (M.) dicirrocrinus*. — Nat. Gr.

Fundorte:

Fig. 1—4. Niagaran, Rochester shale; Lockport, N. Y.

Fig. 5. Unter-Devon; Daun, Eifel.

Fig. 6—9. Helderbergian, New-Scotland-Formation; Schoharie County, N. Y.

Fig. 5 Original, alle anderen Figuren nach SPRINGER, 1926.

Tafel XVI.

Fig. 1. *Herpetocrinus (Myelodactylus) convolutus* HALL, mit proximal ziemlich geschlossener Windung, distal ± gestrecktem Stiel. — Nat. Gr.

Fig. 2. *Herpetocrinus (Myelodactylus) extensus* SPRINGER (? = *ammonis* BATHER). Krümmung ähnlich wie bei Fig. 1. — Nat. Gr.

Fig. 3. *Herpetocrinus (Myelodactylus) ammonis* BATHER, var. *bijugicirrus*. „Close coil". — Nat. Gr.

Fig. 4. *Herpetocrinus (Myelodactylus) ammonis* BATHER, var. *alternicirrus*. „Close coil". $^3/_2$ nat. Gr.

Fig. 5. *Herpetocrinus (Myelodactylus) ammonis* BATHER. Außenansicht (= Rückansicht) des in Fig. 3 abgebildeten Exemplares. „Disciformes Gehäuse". — $^3/_2$ nat. Gr.

Fig. 6. *Herpetocrinus (Myelodactylus) schucherti* SPRINGER. „Close coil". Beachte Schaltglieder (?) in der „Halsregion". — $^2/_1$ nat. Gr.

Fig. 7—9. *Herpetocrinus (Myelodactylus) keyserensis* SPRINGER. „Close coil". Drei verschiedene Exemplare in Seiten- und Außen-(= Rück-) Ansicht. „Globiformes Gehäuse". — Nat. Gr.

Fig. 10 und 11. Zwei Stielpartien von *Herpetocrinus (Myelodactylus) fletcheri* SALTER, die perlschnurartigen Cirralia zeigend. — Fig. 10 fast $^2/_1$, Fig. 11 fast $^4/_1$ nat. Gr.

Fig. 12 und 13. *Herpetocrinus (Myelodactylus) flabellicirrus* BATHER. Zwei Individuen in Seiten- bzw. Außen-(= Rück-) Ansicht. „Close coil", „Disciformes Gehäuse". Beachte besonders die fächerförmige Anordnung und die Gestalt der Lateralcirren, die rudimentären Mediancirren, wie die Mediannähte und Lateralnähte. — Fig. 12 fast $^2/_1$, Fig. 13 etwas vergrößert.

Fig. 14—17. *Ammonicrinus wanneri* SPRINGER. „Close coil". „Globiformes Gehäuse". Fig. 14—16 Seiten-, Fig. 17 Außen-(= Rück-) Ansicht. Beachte besonders die die „Flanken" des „Gehäuses" bildenden „Stielfortsätze" und deren verschiedene Anordnung bei Fig. 14 und 15. Fig. 15 läßt den rudimentären Stielkanal, Fig. 16 die Krone erkennen. Fig. 14 und 17 bzw. 15 und 16 sind verschiedene Ansichten je eines Exemplars. — $^3/_2$ nat. Gr.

Fundorte:

Fig. 1. Niagaran, Rochester shale; Lockport, N. Y.
Fig. 2. Wenlock; Dudley, England.
Fig. 3—5. Niagaran, Brownsport limestone; Decatur County, Tenn.
Fig. 6. Helderbergian, Linden-Formation; Benton County, Tenn.
Fig. 7—9. Unter-Devon, Keyser-Formation; Keyser, W. Virg.
Fig. 10—13. Ober-Silur; Gotland.
Fig. 14—17. Mittel-Devon; Prüm, Eifel.
Fig. 10—13 nach BATHER, 1893, alle übrigen nach SPRINGER, 1926.

Tafel XVII.

Fig. 1. *Camptocrinus praenuntius* SPRINGER. — Nat. Gr.

Fig. 2. *Camptocrinus multicirrus* SPRINGER (? = *cirrifer* W. u. SPR.). Windung („Gehäuse") unvollständig, noch festsitzend (?). Juveniles Exemplar. — Nat. Gr.

Fig. 3. *Camptocrinus plenicirrus* SPRINGER. — Nat. Gr.

Fig. 4. „Doppelglied" mit Cirreninsertion und Axialkanal sowie „Internodale" von *Camptocrinus myelodactylus* W. u. SPR. — $^6/_1$ nat. Gr.

Fig. 5. *Dichocrinus* cf. *angustus* WHITE. Beachte besonders Cirrenwirtel und Cirrengabelung (?) sowie die relative Kronengröße und die Lage der Krone. — Nat. Gr.

Fig. 6 und 7. *Camptocrinus multicirrus* SPRINGER (? = *cirrifer* W. und SPR.). „Loose coil", vielleicht noch festgeheftet (?). Beachte ferner die Asymmetrie in der Kelchbasis. — Nat. Gr.

Fig. 8. *Camptocrinus cirrifer* W. u. SPR. Windung vermutlich auf den ganzen Stiel erstreckt. Vgl. hinsichtlich gradueller Krümmungsunterschiede mit den vorhergehenden Figuren. — Nat. Gr.

Fig. 9. Cirreninsertion bei *Camptocrinus myelodactylus* W. u. SPR. — $^6/_1$ nat. Gr.

Fig. 10. Cirrenausbildung bei *Camptocrinus plenicirrus* SPR. — $^3/_1$ nat. Gr.

Fig. 11—13. Cirrenausbildung bei *Camptocrinus crawfordsvillensis* SPR. — $^3/_1$ nat. Gr.

Fig. 14 und 15. Cirrenausbildung bei *Camptocrinus multicirrus* (? = *cirrifer* W. u. SPR.). — $^3/_1$ nat. Gr.

Fig. 16. Cirrenausbildung bei *Camptocrinus cirrifer* W. u. SPR. — $^3/_1$ nat. Gr.

Fig. 17. Cirrenausbildung bei *Camptocrinus myelodactylus* W. u. SPR. — $^3/_1$ nat. Gr.

(In Fig. 11—17 sind nur die Lateralcirren der dem Beschauer zugekehrten Stielhälfte eingezeichnet.)

Fundorte:

Fig. 1. Unter-Karbon, Burlington limestone; Burlington, Iowa.
Fig. 2 und 7. Unter-Karbon, Ohara-Formation; Huntsville, Alabama.
Fig. 3. Unter-Karbon, Keokuk limestone; Crawfordsville, Ind.
Fig. 5. Unter-Karbon, Upper Burlington limestone; Burlington, Iowa.
Fig. 6. Unter-Karbon, Renault-Formation; Monroe County, Ill.
Fig. 8. Unter-Karbon, Glen-Dean-Formation; Pulaski County, Ky.
Sämtliche Figuren nach SPRINGER, 1926.

Tabellarische Übersicht über die räumliche und zeitliche Verbreitung der Crinoiden-Nebenformen.[1])

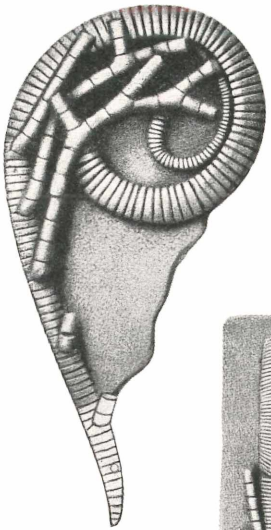
		Europa			Nordamerika										Timor
		Eifel	Gotland	England	New York	Ohio	Indiana	Illinois	Tennessee	West-Virg.	Virginia	Kentucky	Alabama	Jowa	Basleo
Perm	Mittleres Perm														*C. indo-australicus*
Unter-Karbon	Glen-Dean-Formation										*C. cirrifer*	*C. cirrifer*			
	Ohara- und Renault-Formation							*C. multi-cirrus* d)					*C. multi-cirrus* d)		
	Keokuk limestone						*C. plenicirrus* *C. crawfordsvill.* *C. myelodactylus*								
	Upper Burlington limestone													*C. prae-nuntius*	
Devon, mittl.	Eifeler Kalk	*A. wanneri*													
Devon, unteres	Quarzit von Daun	? *H. (M.) di-cirrocr. n. sp.*													
	New-Scotld.-Formation				*H. (M.) nodosarius*										
	Linden-Formation								*H. (M.) schucherti*						
	Keyser-Formation									*H. (M.) keyserensis*					
Ober-Silur	Horizont f, Gotland		*H. (M.) flabellicirrus* *H. (M.) fletcheri* *H. (M.) ammonis*												
	Horizont d, Gotland		*H. (M.) fletcheri*												
	Horizont c, Gotland und Wenlock		*H. (M.) convolutus*	*H. (M.) fletcheri* *H. (M.) extensus?* c) *H. (M.) ammonis* *H. (M.) convolutus*											
	Racine-Dolomit							*H. (M.) convolut.*							
	Brownsport-Formation								*H. (M.) brevis* b) *H. (M.) extensus* c) *H. (M.) ammonis*						
	Waldron-Formation								*H. (M.) ammonis*						
	Laurel-Formation						*H. (M.) ammonis ?*								
	Rochester shales				*H. (M.) brachiatus* *H. (M.) convolutus*										
	Ob. Clinton-Schichten				*H. (M.) convolutus*										
	Brassfield limestone					*H. (M.). convol.* a)									

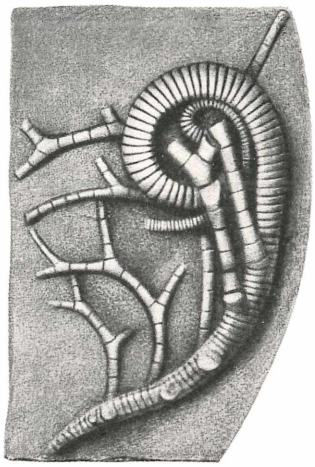
Anmerkungen:

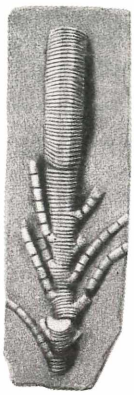
a) = besser als *H. (M.) rotundatus* zu bezeichnen
b) = „ „ *H. (M.) convolutus* „ „
c) = „ „ *H. (M.) ammonis* „ „
d) = „ „ *C. cirrifer* „ „
} s. p. 273 ff.

[1]) Für die chronologische Gliederung dienten die tabellarischen Zusammenstellungen von Ch. Schuchert (Palaeogeography of North America, Bull. Geol. Soc. of America, 20, 1910), R. S. Bassler (Bibliogr. Index of American Ordovician and Silurian Fossils, U. S. Nat. Mus. Bull. 92, 1915) und L. Kober (Lehrb. d. Geologie, Wien 1923) für die systematische Springer's Anordnung (l. c.) als Grundlage. Abweichende Auffassungen hinsichtlich der letzteren sind besonders vermerkt.

1

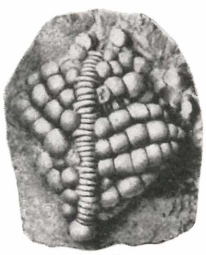

2


3

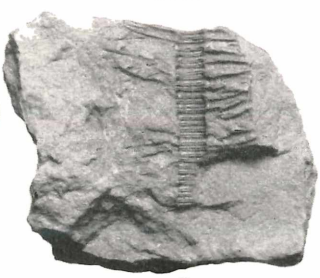

4

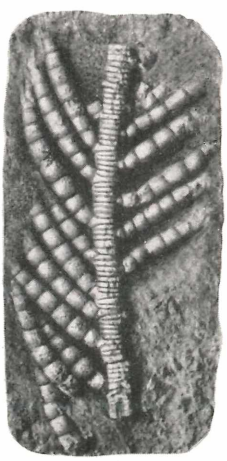
7

6

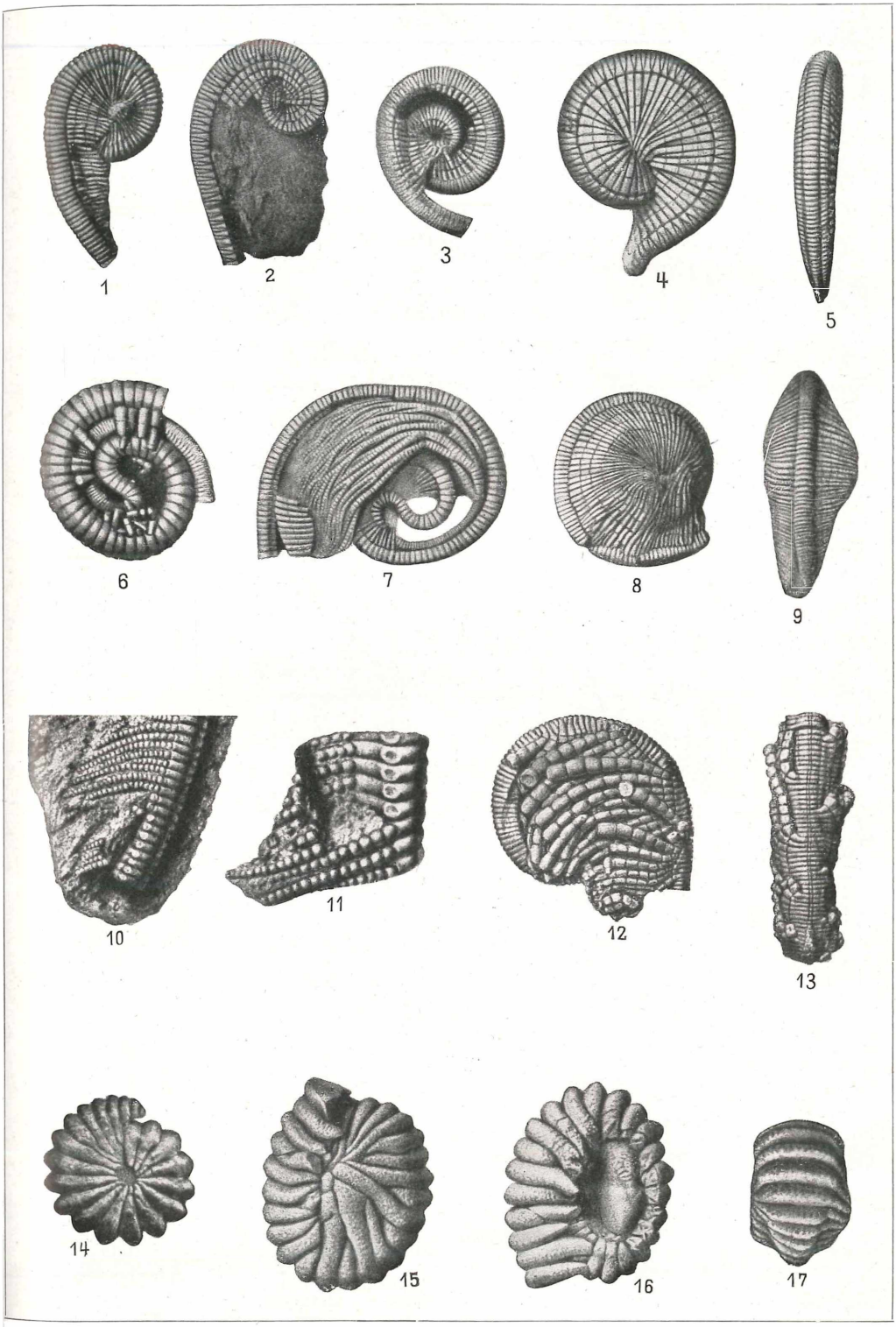

8

5a

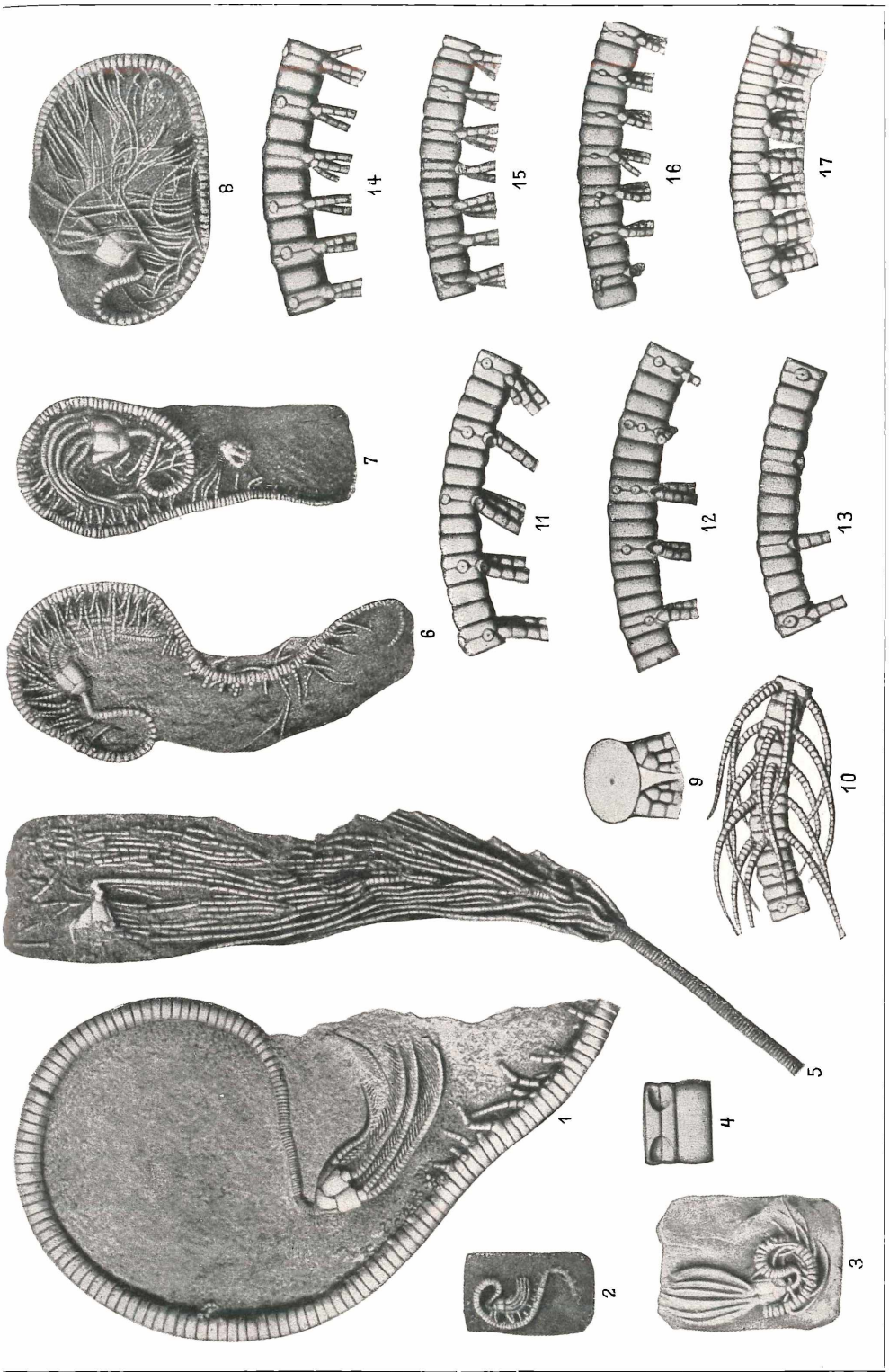

5b


9

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



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



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: 1930

Band/Volume: 3

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

Artikel/Article: Die "Nebenformen" der Crinoiden, ihre stammesgeschichtliche Entwicklung und Bedeutung. 257-324