

Methoden der Paläontologie, erläutert an den paläozoischen Deckelkorallen.

Von JULIUS PIA, Wien.

(Aus dem Naturhistorischen Museum¹.)

1. Einleitung.

Gelegentlich meiner Vorlesungen schien es mir immer, daß die Deckelkorallen — besonders durch die scharfsinnigen Untersuchungen RICHTERS — zu einem der besten Beispiele geworden sind, um eine Reihe verschiedener Methoden, durch die die Paläontologie ihren Gegenstand zu erfassen sucht, darzulegen. Es mag nützlich sein, darüber einmal auch für einen größeren Kreis entfernterer Fachgenossen einen Überblick zu geben. Bestärkt werde ich in dieser Absicht durch den Umstand, daß die so lehrreichen neueren Arbeiten scheinbar auch unter Paläontologen nicht allgemein genug bekannt sind. Sonst könnte sie STAUFFER in seiner Beschreibung des von ihm gefundenen Stückes von *Calceola sandalina* nicht ganz unerwähnt lassen. Es muß immer wieder betont werden, daß eine so weitgehende Vernachlässigung der Ergebnisse anderer den Wert der eigenen Forschungen bedenklich herabsetzt, daß noch so fleißige neue Beobachtungen wenig helfen, wenn sie nicht in den Rahmen der schon vorhandenen Kenntnisse eingereiht werden können. Wir hätten beispielsweise sehr gerne gewußt, welcher Unterart sich das kalifornische Stück am nächsten anschließt.

Ich stütze mich bei meiner Übersicht hauptsächlich auf die am Schlusse genannten Arbeiten.

coralla oder Rugosa, die sich von den lebenden Hexacoralla besonders durch eine deutlicher bilaterale Anordnung der Septen unterscheidet. Die Symmetrieebene ist durch das erste Septum, das sog. Axialseptum, bezeichnet, das später in 2 Teile, das Hauptseptum und das Gegenseptum, zerfällt. Vom Hauptseptum gehen niedrig beiderseits Sekundärsepten ab, während das Gegenseptum mit keinen anderen Scheidewänden in Verbindung steht. In Anlehnung an die Benennung der Septen spricht RICHTER (1929 a, S. 58, Anm.) von einer Hauptseite und einer Gegenseite des Kelches (= Pterale und Synale JAEKELS). Der Hauptmasse nach sind die Rugosen Einzelkorallen, wenn auch Kolonienbildung nicht fehlt. Die Kelche sind meist mehr oder weniger hornförmig gekrümmt. In der Regel ist die Hauptseite konvex.

Einige Gattungen der Tetrakorallen zeichnen sich nun dadurch aus, daß der Kelch durch einen oder mehrere bewegliche Kalkdeckel verschlossen werden kann. Man kann sie rein beschreibend als Deckelkorallen zusammenfassen, ohne damit über ihre Verwandtschaft etwas aussagen zu wollen.

Die Schichten, in denen *Calceola sandalina* — die weiter unten am meisten zu behandelnde Art — auftritt, werden in Westeuropa meist ungefähr folgendermaßen gegliedert:

Mitteldevon = Eifelstufe im weit. Sinn	Givet-Stufe	Obere Stringocephalenschichten Untere Stringocephalenschichten
	Couvin-Stufe = Eifelstufe im eng. Sinn	<i>Calceola</i> -Schichten obere <i>Cultrijugatus</i> -Schichten
Unterdevon	Koblenzstufe	Untere <i>Cultrijugatus</i> -Schichten usw.

Zum Verständnis des Folgenden seien noch einige einleitende Bemerkungen vorausgeschickt.

Bekanntlich gibt es im Paläozoikum eine heute ausgestorbene Gruppe von Korallen, die Tetra-

¹ Mit 6 Figuren nach Zeichnungen des Verfassers.

2. Zur Systematik.

a) Übersicht der Deckelkorallen.

Die Einteilung der Deckelkorallen kann als Beispiel eines künstlichen Systems, wie es heute

noch vielfach verwendet werden muß, betrachtet werden. Die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Gattungen sind wegen der vielfachen Konvergenzen nämlich noch recht unklar. Die Gruppierung stützt sich daher nur auf einige auffallende Merkmale und deren Entwicklungshöhe, ohne behaupten zu können, daß die so zusammengefaßten Gattungen einander auch sonst besonders nahe standen.

I. Hauptseite konkav.

A. Deckel unvollkommen entwickelt, werden häufig abgeworfen (Araeopomidae LINDSTRÖM).

1. Vier Deckel. *Araeopoma*.
2. Ein Deckel. *Rhytidophyllum*.

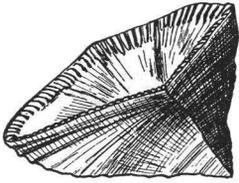


Fig. 1. *Goniophyllum pyramidale* His. sp. aus dem Obersilur von Gotland. Kelch ohne Deckel, nat. Gr.

B. Deckel wohl entwickelt, werden nur ausnahmsweise abgeworfen (Calceolidae F. ROEMER).

1. Vier Deckel, Kelch mit Wurzeln festgewachsen. *Goniophyllum* (Fig. 1).
2. Ein Deckel, auf der Gegenseite befestigt (Calceolidae im Sinne von R. RICHTER).

a) Kelch mit Wurzeln befestigt. *Rhizophyllum*.

b) Kelch freiliegend. *Calceola* (Fig. 2 und 3).

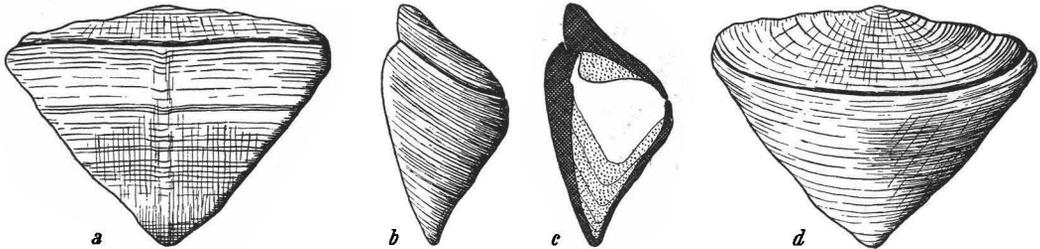


Fig. 2. *Calceola sandalina sandalina* L. Kelch mit Deckel, teilweise nach R. RICHTER, nat. Gr. a) Ansicht von der Gegenseite (Schloßseite); b) Seitenansicht; c) Längsschnitt, Zeichen wie in Fig. 6; d) Ansicht von der Hauptseite.

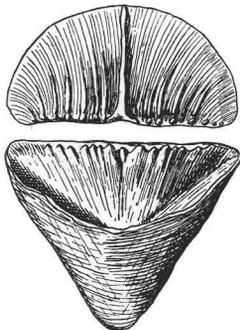


Fig. 3. *Calceola sandalina* L. Kelch mit abgehobenem und aufgeklapptem Deckel, nat. Gr. Mit Benützung der Abbildung bei STEINMANN.

II. Hauptseite konvex (wie bei der Hauptmasse der Tetracoralla), in der Jugend abgeflacht. Ein Deckel, auf der Hauptseite befestigt. *Holophragma*.

b) Einteilung der Gattung *Calceola*.

Bei ihr ist der Bau der Deckelkorallen am vollkommensten ausgeprägt. Es ist üblich, innerhalb der Gattung nur eine Art, *Calceola sandalina*, mit mehreren Varietäten zu unterscheiden.

Auffallend veränderlich ist vor allem der Spitzenwinkel und dementsprechend das Verhältnis der Länge zur Breite, ferner der Verlauf der Seitenkanten, die gerade, konkav, konvex oder geknickt sein können.

Die gleich zu besprechenden genaueren Forschungen haben ergeben, daß diese Verschiedenheiten, wenigstens zum Teil, gesetzmäßig verteilt sind, daß es sich um Unterarten handelt. Der Hauptbeweis dafür sind die Form der Variabilitätskurve und die stratigraphische Verbreitung. Man könnte auch von Arten sprechen, doch zieht RICHTER eine ternäre Nomenklatur vor, deren Vorteile er betont: „Artliche Bestimmbarkeit auch von unterartlich zufällig nicht zu unterscheidenden Funden und dennoch Unterscheidbarkeit alles zu Unterscheidenden“ (RICHTER, 1928, S. 171).

Nach diesen Gesichtspunkten lassen sich derzeit folgende Varietäten auseinanderhalten:

1. *Calceola sandalina sandalina* (L.). Spitzenwinkel meist 60–65°, Auftreten in der Couvin-Stufe und noch an der Basis der Givet-Stufe. 1916 hatte RICHTER diese Form als *mutatio lata* bezeichnet, was aber unzulässig ist, da nach den Nomenklaturregeln die subspecies typica den Namen der Art auch als Unterartnamen führen muß (RICHTER, 1928, S. 172).

2. *Calceola sandalina alta* R. RICHTER. Häufigster Spitzenwinkel 45–50°, in der Givet-Stufe, mit Ausnahme der obersten und untersten.

3. *Calceola sandalina westfalica* LOTZE. Häufigster Spitzenwinkel 65°. Seitenkanten oft konkav. Liegt noch höher als die vorige, in den obersten Stringocephalenschichten.

3. Die Anwendung statistischer Methoden.

Um die Unterschiede der angeführten Varietäten statistisch darzustellen, wurden hauptsächlich 2 Merkmale gemessen, der Spitzenwinkel α zwischen den beiden Seitenkanten, die die Gegenseite begrenzen, und das Verhältnis der Breite zur Länge, B/L . Da, wie schon erwähnt, die Seitenkanten nicht immer geradlinig verlaufen, geben die beiden Messungsreihen keine ganz übereinstimmenden Bilder.

Faßt man Messungen von *Calceola*-Kelchen aus verschiedenen Teilen des Mitteldevons der Eifel zu einer einzigen Reihe zusammen, so erhält man eine zweigipfelige Kurve. Kelche mit $\alpha = 50-60^\circ$ sind weitaus seltener als solche mit $\alpha = 40-50^\circ$ und $60-70^\circ$. Besonders tritt der Wert $\alpha = 55^\circ$ ganz zurück (Fig. 4).

Hält man dagegen die Kelche aus verschiedenen Schichten auseinander, so sieht man, daß die beiden Gipfel der Kurve verschiedenen Stufen

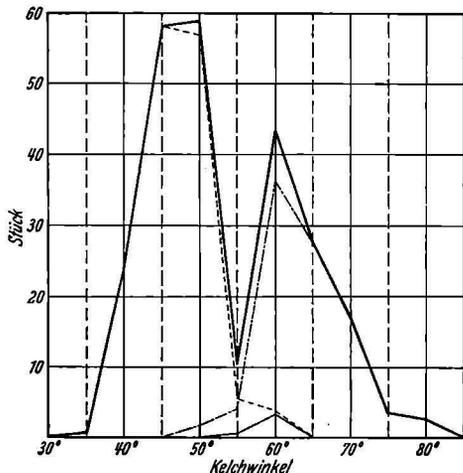


Fig. 4. Kurve der Häufigkeiten der Kelchwinkel von *Calceola sandalina* L., im wesentlichen nach R. RICHTER. Dick ausgezogen die Gesamtkurve für das ganze Material. Die anderen Linien sind nur so weit wiedergegeben, als sie mit dieser nicht zusammenfallen. Dünn ausgezogen die Kurve für die Pantoffelkorallen der *Cultrijugatus*-Schichten; strichpunktiert für diejenigen der *Calceolaschichten*; gestrichelt für diejenigen der mittleren Stringocephalenschichten.

angehören. Stellt man sie getrennt auf, so übergreifen die beiden Kurven einander kaum. Die größten und kleinsten Werte von α kommen niemals zusammen in derselben Schicht vor. Die Untersuchung von *B/L* ergibt ein ganz ähnliches Bild. Die beiden Kurvengipfel liegen bei 80-90% und bei 100-115%. Werte über 120% und unter 80% schließen einander aus.

Allerdings gelten diese Regeln nicht ausnahmslos. LOTZE fand im tieferen Teil des *Sparganophyllum*-Kalkes (einem einzelnen Schichtglied der oberen Stringocephalenschichten) für α eine zweigipfelige Kurve. Die beiden Maxima stimmen nahe mit denen für *Calceola sandalina alta* und *C. s. westfalica* überein. Wahrscheinlich handelt es sich um eine Mischung zweier Unterarten, die eben erst durch Aufspaltung entstanden waren. *B/L* ergibt in diesem Material keine zweigipfelige Kurve. LOTZE vermutet wohl mit Recht, daß das auf der Veränderung dieses Maßes mit dem Wachstum beruht, wodurch die Gipfel stark in die Breite gezogen werden.

RICHTER hat (1928) die Variabilitätskurve der Spitzenwinkel in verschiedenen Teilen des Devons übersichtlich zusammengestellt. Es ergibt sich das in Fig. 5 ersichtliche Bild.

Der Wert der Statistik für die Behandlung paläontologischer Fragen scheint mir aus diesem Beispiel ziemlich klar hervorzugehen. Zunächst ermöglichen nur statistische Tabellen und Kurven es, das Verhalten eines Merkmales in einem reichen Material überhaupt mitzuteilen. Nicht einmal, wenn es angeht, alle Stücke abzubilden, würde dies erreicht, es sei denn, daß man die Abbildungen in einer Weise zusammenordnete, die selbst ihrem Wesen nach statistisch ist. Ferner liefert die Statistik den strengen Beweis, daß die mitteldevonischen *Calceola*-Kelche nicht einheitlich sind.

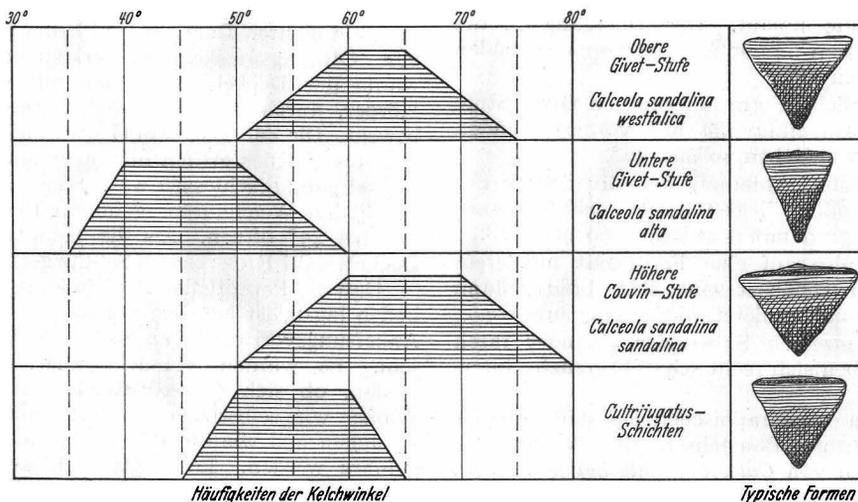


Fig. 5. Das stratigraphische Verhalten der Varietäten von *Calceola sandalina* L. im Rheinischen Schiefergebirge und einigen anderen europäischen Gebieten, nach R. RICHTER. Die ausschräffierten Trapeze links zeigen in stark schematischer Weise die Häufigkeiten der verschiedenen Kelchwinkel in den einzelnen Stufen an. Rechts schematische Ansichten je eines typischen Kelches aus der betreffenden Stufe, stark verkleinert.

Welcher Art freilich diese Uneinheitlichkeit ist, ob es sich um aufeinanderfolgende Mutationen handelt oder um gleichzeitig lebende Arten, oder etwa um einen Dimorphismus innerhalb einer einzigen Art, darüber sagt die Statistik in diesem wie in den meisten anderen Fällen unmittelbar nichts aus. Hier müssen nun andere Methoden, besonders die genaue Beobachtung des geologischen Vorkommens, eingreifen. Immerhin wird man sagen können, daß einfache statistische Verfahren dort in der Regel angewendet werden sollten, wo die Menge der Stücke dazu ausreicht.

4. Die Unentbehrlichkeit genauer stratigraphischer Beobachtungen.

Daß Fossilreste nur dann ihren vollen wissenschaftlichen Wert haben, wenn die Art ihres Vorkommens an Ort und Stelle möglichst genau untersucht wird, ist jetzt wohl allgemein anerkannt und geht aus dem schon Gesagten sehr deutlich hervor. Man wird immer wieder erfahren, daß derjenige, der ein Material eingehend untersucht, im Gelände Funde und Beobachtungen macht, die dem Sammler oder Aufnahmegeologen notwendig entgehen müssen.

RICHTER hat unsere derzeitige Kenntnis über das stratigraphische Verhalten der *Calceola*-Mutationen in einzelnen Gebieten zusammengefaßt (1928).

Die ältesten Formen sind bisher nur aus den *Cultrijugatus*-Schichten der Eifel und aus dem tieferen Couvin von Asturien bekannt. Sie zeigen einen mittelgroßen Spitzenwinkel, mit dem häufigsten Wert zwischen 50 und 60°.

In der höheren Couvin-Stufe liegt *Calceola sandalina sandalina* mit einem häufigsten Spitzenwinkel von 60–70°. Sie reicht — wenigstens rechts des Rheines — noch in den untersten Teil der Givet-Stufe hinauf. Der Übergang in die nächste Mutation nimmt nur einen sehr schmalen Gesteinsstreifen ein.

Die eigentliche Form der unteren Givet-Stufe ist *Calceola sandalina alta* mit vorherrschenden Werten von α zwischen 40 und 50°.

In der oberen Abteilung der Givet-Stufe des Sauerlandes endlich liegt *Calceola sandalina westfalica*, vorwiegend mit α zwischen 60 und 65°.

Es folgt also auf eine Form mit mittlerem Spitzenwinkel zunächst eine sehr breite, dann eine sehr schmale, zuletzt wieder eine breitere.

Da die einzelnen Subspezies einander rasch ablösen, ergeben sich recht scharf begrenzte Unterartzonen.

Mit diesen stratigraphischen Feststellungen ist ein sehr wichtiger Baustein für das Verständnis der Varietäten von *Calceola sandalina* gewonnen. Gewisse Deutungsmöglichkeiten, wie etwa als Dimorphismus innerhalb einer einzigen Art, werden dadurch ausgeschlossen. Wir werden jedoch sogleich sehen, daß auch andere Feldbeobachtungen herangezogen werden müssen.

5. Paläobiologisches.

Die Paläobiologie sucht die Kluft zwischen lebenden und ausgestorbenen Organismen zu überbrücken, Gestalt und Lebensweise der fossilen Formen möglichst so vor unser Auge zu stellen, wie sie einem gleichzeitigen Beobachter erschienen wären. Sie bedient sich dabei mechanischer Überlegungen, des Vergleiches mit lebenden, ähnlich gestalteten Tieren und Pflanzen, aber auch der Prüfung des Vorkommens der Fossilien im Gestein usw. (Genauere Ausführungen über Definition und Methoden der Paläobiologie besonders bei EHRENBERG, 1927.)

a) Lebensweise und Lebensbild von *Calceola sandalina* (RICHTER, 1929a, S. 83–89).

Vgl. Fig. 6.

Wahrscheinlich waren die Muskeln bei den Deckelkorallen stärker als bei den heutigen Steinkorallen. Im Deckel von *Calceola* sieht man jederseits einen Kamm, der als Ansatz der Schließ-

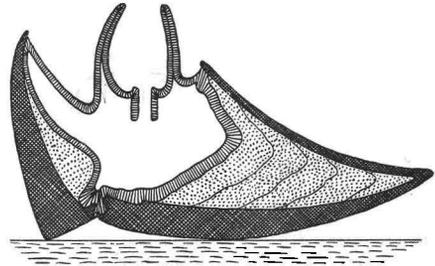


Fig. 6. Rekonstruktion von *Calceola sandalina* L., Schnitt längs der Symmetrieebene, nach R. RICHTER, nat. Gr. Quer geschrafft der Weichkörper, doppelt geschrafft die Wand des Kelches und des Deckels, gepunktet das Deckelseptum und die Kalkeinbauten im Kelch.

muskeln diene. Dagegen sind keine Andeutungen von Öffnungsmuskeln zu erkennen. Offenbar wurde der Deckel, zusammen mit dem ganzen Körper, durch die allgemeine Körpermuskulatur bewegt. Die Zähne am Gelenkrand des Deckels und des Kelches griffen nur ineinander, wenn der Deckel ganz geschlossen war. Sonst wurde er nur durch den Weichkörper geführt. Er konnte sich nur bis 45° öffnen. Als die Hauptfunktion des Deckels sieht RICHTER den Schutz gegen Feinde an.

Daß die Pantoffelkorallen frei auf dem Meeresboden lagen, ist bei dem vollständigen Mangel an Anheftungsvorrichtungen wohl nicht zu bezweifeln. Es wurden Versuche angestellt, um zu prüfen, ob sich *Calceola*-Kelche in strömendem Wasser von selbst in einer bestimmten Richtung einstellen und wie ihnen schwebende Teilchen zugeführt werden. Es zeigte sich aber, daß die Korallen bei einer Strömungsgeschwindigkeit, wie sie notwendig ist, um sie zu drehen, auf sandigem Boden sehr rasch in das Sediment eingegraben werden. Die sich bildende Wasserwalze steigt bei geöffnetem Deckel vor diesem nieder. Im Mün-

dungsspalt herrscht Stillwasser. Es scheint also nicht, daß die Pantoffelform von diesem Gesichtspunkt als zweckmäßig aufgefaßt werden kann.

b) *Deutung der Bilateralität und Abplattung von Calceola* (RICHTER, 1929a, S. 58—75).

J. WALTHER hatte die Bilateralität von *Calceola* auf eine kriechende Lebensweise, mittels der Tentakeln, zurückgeführt, wie sie heute bei gewissen Aktinien bekannt ist (1927, S. 285). Diese Deutung wird aber durch *Rhizophyllum* widerlegt, das mit Wurzeln befestigt war und doch im wesentlichen Pantoffelform hatte.

YAKOWLEV und DACQUÉ erklärten die Abplattung als Anpassung an das ständige Liegen. Dem widerspricht RICHTER. Auch *Rhizophyllum* ist abgeplattet, obwohl es nicht lag. Bei *Goniophyllum* ist auch die konkave Seite, die doch kaum zum Liegen dienen konnte, flach. Die Abplattung ist nur eine mechanische Folge aus dem Besitz eines um eine breite Kante schwenkbaren Deckels. Er macht die einzelnen Zuwachsstreifen gerade, und durch deren Summierung entsteht die abgeplattete Gegenfläche. Wenn durch Unregelmäßigkeiten des Wachstums die Gegenseite sehr uneben wird, bleibt doch eines erhalten, der geradlinige Schloßrand. Dieser ist also das funktionell Wichtige. Bedingungen für eine solche Wirkung:

1. Der Deckel muß das Gehäuse berühren und wie eine Klappe geschwenkt, nicht einfach gehoben werden. Er muß ein „Schwenckdeckel“, nicht ein „Hubdeckel“ sein.

2. Der Deckel muß auch beim Öffnen ein breites Widerlager benötigen. Das scheint bei *Calceola* wegen der Verteilung der Muskulatur und wegen der schwachen Entwicklung der Zähnechen am Schloßrand notwendig gewesen zu sein.

3. Die Schale muß am Gelenkrand weiterwachsen, so daß der Deckel jeweils ihrem jüngsten Teil ansitzt.

Daß Muscheln und Brachiopoden eine solche Abflachung meist nicht zeigen, kommt von ihren vollkommeneren Muskeln, Schloßzähnen und Ligamenten. Sie brauchen keine so breite Führungskante. Außerdem öffnen sie die Schale nur wenig, weil sie keine Tentakeln hervorstrecken. Schließlich vergrößert sich die Schale nicht am Gelenkrand, sondern ganz vorwiegend am freien Rand. Immerhin kommen einzelne mit *Calceola* analoge Formen auch bei ihnen vor: *Arca*, Strophomenidae, Spiriferidae.

Der ursächliche Zusammenhang ist also nach RICHTER folgender: Zuerst Deckel, dann Abplattung, dann äußere Bilateralität. Da die Deckel eines der Primärsepten als Symmetrielinie enthalten, wird letzten Endes die ererbte Bilateralität nur äußerlich wieder sichtbar. Daß sie bei *Calceola* am deutlichsten ist, erklärt sich allerdings daraus, daß diese Gattung nicht festgewachsen ist. Denn bei den anderen wirkt das Anwurzeln dem Deckel entgegen.

6. Stammesgeschichtliches.

a) *Die Herkunft des Deckels.*

Der Deckel von *Calceola* trägt auf der Innenseite die Fortsetzungen der Septen der Gegenseite. Daraus wollte STEINMANN (1907, S. 138) schließen, daß er ein abgegliederter Teil der Gegenseite des Kelches sei. RICHTER (1929a, S. 77—78) zeigt dagegen, daß der Deckel als eine Neubildung aufgefaßt werden muß. Daß er gleich dem Kelch Septen trägt, rührt einfach daher, daß der Weichkörper eben überall Sarkosepten hatte. Der Umstand, daß der Deckel bei mehreren Gattungen (s. S. 900) wiederholt abgeworfen wurde, paßt wohl besser zu RICHTERS Deutung.

b) *Stammesgeschichte der Deckelkorallen* (RICHTER, 1929a, S. 79—83).

Die Gattungen der Deckelkorallen scheinen keine phylogenetisch einheitliche Gruppe zu bilden, sondern haben sich höchstwahrscheinlich entlang mehrerer Reihen aus den deckellosen Tetra- korallen entwickelt. Die Übereinstimmungen zwischen den verschiedenen Gattungen sind großenteils eine Folge von Konvergenzen. Wir sahen ja schon, daß der Besitz eines Deckels eine Reihe von anderen Eigentümlichkeiten notwendig mit sich bringt.

In einer Gruppe von Rugosen, die durch *Aræopoma* und *Goniophyllum* dargestellt sind, erfolgte der Übergang vom Hub- zum Schwenckdeckel schon zu einer Zeit, als der Kelch noch ziemlich gerade war und der Mund in der Mitte lag. Entsprechend den vier Richtungssepten bildeten sich vier Deckelplatten. Erst später kam es zu einer Krümmung und zu einseitigem Auf- liegen des Kelches. Nun hielten aber die vier Deckel den Mund in der Mitte fest.

Bei anderen Zweigen trat gleich anfangs eine stark hornförmige Krümmung auf. Der Mund wurde seitlich verlagert. Erst jetzt entstand ein Deckel, und zwar wegen der seitlichen Lage des Mundes nur einer. Bei *Rhytidophyllum*, *Rhizophyllum* und *Calceola* war der Mund gegen die Hauptseite verschoben, so daß der Deckel der Gegenseite ansitzen mußte. *Holophragma* verhält sich in dieser Beziehung umgekehrt und entspricht jedenfalls einem selbständigen Ast der Tetra- coralla.

7. Deszendenztheoretisches.

Meiner Meinung nach sollte man Stammes- geschichte und Deszendenztheorie möglichst streng scheiden. Der wirkliche Verlauf der phylogene- tischen Entwicklung sollte so sehr als möglich auf Grund von Beobachtungen festgestellt werden. Erst in letzter Linie sollte man darauf achten, welche Verbindungen nach gewissen allgemeinen theoretischen Ansichten über die Gesetze der Entwicklung wahrscheinlich sind. Eine selbständige Aufgabe ist es dann, aus dem jeweils gewonnenen Bild der Entwicklung der Lebewesen und aus den Ergebnissen der Vererbungsversuche eine Deszen-

denztheorie aufzubauen, die sich darüber äußert, nach welchen Gesetzen und durch welche Kräfte die Umbildung der Organismen vor sich geht. Auf das Ganze dieser Frage einzugehen, ist hier kein Anlaß. Ich will vielmehr wieder nur zwei Einzelheiten herausgreifen.

a) Deutung der zeitlichen Veränderungen von *Calceola sandalina*.

LOTZE hatte die Möglichkeit erwogen, daß die verschiedenen Formen der *Calceola sandalina* Lebenslagevariationen seien, die durch weithin gleichmäßige Veränderungen der äußeren Einflüsse bewirkt wären. Im *Sparganophyllum*-Kalk hätten wir günstigere Bedingungen anzunehmen, die das Breiterwerden der Kelche veranlaßten. Dafür spreche die bedeutende Größe und Anzahl der Pantoffelkorallen in ihm.

Dagegen halten RICHTER (1916, S. 39; 1928, S. 169—171) und DACQUÉ (1921, S. 194) offenbar mit Recht daran fest, daß es sich um echte, genotypisch verschiedene Unterarten handeln muß. *Calceola sandalina sandalina* ist größer, aber seltener als *C. s. alta*, von der manchmal Kelch neben Kelch liegt (RICHTER, 1916, S. 39—40). Es scheint also nicht, als ob zur Zeit der schlankeren Form die Lebensbedingungen ungünstig gewesen wären. Auch das von LOTZE (S. 163) selbst erwähnte Zusammenvorkommen schmaler und breiter Stücke an der Grenze zwischen der *alta*- und der *westfalica*-Zone (vgl. S. 901) deutet wohl auf das Bestehen echter Unterarten hin. In der Regel nimmt man an, daß diese aufeinanderfolgenden Unterarten Mutationen im paläontologischen Sinn sind, daß sie unmittelbar durch phylogenetische Veränderungen auseinander hervorgegangen sind. Ganz zwingend ist diese Vorstellung wohl nicht. Es ist ja denkbar, daß es sich um aufeinanderfolgende Einwanderungswellen handelt. Darüber wird wohl erst eine eingehendere Kenntnis der außereuropäischen Faunen aufklären.

b) Das Verhältnis von Form und Funktion bei der abgeplatteten Schale von *Calceola*.

RICHTER (1929) sieht den Zusammenhang folgendermaßen: *Calceola* lag zweifellos mit der platten Seite des Kelches dem Boden auf. Die Abplattung ist aber nicht als Folge dieser Funktion entstanden. Auch von Funktionswechsel kann man nicht sprechen, da die Abplattung als solche, bevor der Kelch zum freien Liegen übergang, gar keine Funktion hatte. Funktionsbedingt ist nur der gerade Schloßrand. Die Form (die Abplattung) ist also hier älter als die Funktion, nicht funktionsbedingt, sondern funktionsbedingend oder sogar -erzwingend.

ABEL (1929) und EHRENBURG (1930) haben gegen die Darstellung RICHTERS gewisse Einwände erhoben. Teilweise scheint es sich dabei um Mißverständnisse zu handeln. Ich glaube nicht,

daß RICHTER aus der Abplattung des Kelches einen Zwang zum Auf-den-Boden-Liegen ableiten will (EHRENBURG, S. 175). Erzwungen ist nur das Liegen auf der Gegenseite, falls der Kelch überhaupt frei liegt. In anderen Punkten dreht sich der Streit mehr um die zweckmäßige Benennung. RICHTER hält die Funktion der geraden Schloßkante und die der abgeflachten Gegenseite streng auseinander. Man wird allerdings zugeben müssen, daß er sich nicht ganz glücklich ausdrückt, wenn er (1929a, S. 91) sagt: „Die Abplattung der Gegenseite ist also . . . durch keine Funktion in ihrer Gestaltung beeinflusst worden.“ Denn sie ist ja nach RICHTER selbst durch die Funktion der geraden Schloßkante bedingt. Er meint natürlich nur, daß sie durch keine Funktion ihrer eigenen flachen Form beeinflusst ist. Diese Unterscheidung scheint mir aber doch wichtig, und ich möchte sie nicht, wie EHRENBURG, als zu weitgehend ablehnen.

Im übrigen glaube ich, daß gerade bei der Behandlung dieser Frage jede Einseitigkeit von Übel ist. Ich bin überzeugt, daß viele organische Formen durch ihre gegenwärtige Funktion bedingt sind. Sehr viele sind durch — oft mehrfachen — Funktionswechsel zu erklären. Ich zweifle aber auch nicht, daß es Merkmale gibt, die ohne Zusammenhang mit einer Funktion entstanden sind. Doch ist hier nicht der Ort, das weiter auszuführen. Ich wollte ja nur zeigen, daß auch zu diesen Fragen, die wohl zu den tiefsten in der ganzen Naturwissenschaft gehören, die Untersuchung der Deckelkorallen lehrreiche Beiträge geliefert hat.

Literatur:

O. ABEL, Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena 1929. — E. DACQUÉ, Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921. — K. EHRENBURG, Die Stellung der Paläobiologie in der Biologie als Gesamtwissenschaft. Biol. generalis (Wien) 3, 213 (1927) — Form und Funktion bei den „Nebenformen“ der Crinoiden. Paläontol. Z. 12, 170 (1930). — F. LOTZE, Beitrag zur Kenntnis der Mutationen von *Calceola sandalina* (L.). Senckenbergiana 10, 158 (1928). — R. RICHTER, Zur stratigraphischen Beurteilung von *Calceola* (*Calceola sandalina* Lam. n. mut. *lata* und *alta*). Neues Jahrb. f. Min. usw. 1916 II, 31 — Fortschritte in der Kenntnis der *Calceola*-Mutationen. Senckenbergiana 10, 169 (1928) — Das Verhältnis von Funktion und Form bei den Deckelkorallen. Senckenbergiana 11, 57 (1929a) — Ein Ausschnitt aus dem Fragenkreis: Bilateralität und Lebensweise. Das Verhältnis von Funktion und Form bei den Deckelkorallen. Paläontol. Z. 11, 76 (1929b). — CL. R. STAUFFER, The Devonian of California. Univ. California Publ. Geol. Sc. 19, 81 (1930). — G. STEINMANN, Einführung in die Paläontologie. 2. Aufl. Leipzig 1907. — J. WALTHER, Allgemeine Paläontologie. Geologische Fragen in biologischer Betrachtung. Berlin 1927. — N. N. YAKOWLEV, Different explanations of the bilateral symmetry in the Rugose Corals. Geol. Mag. (London) 63, 264 (1926).