

## Ueber Brachialleisten („nierenförmige Eindrücke“) der Productiden.

Von

**M. Neumayr.**

Mit Taf. I, Fig. 1—2.

Unter den Merkmalen, durch welche man die Brachiopoden-Familie der Productiden zu charakterisiren pflegt, nehmen den ersten Rang die „nierenförmigen Eindrücke“ der kleinen Klappe ein und namentlich DAVIDSON hat in seinen Epoche machenden Monographien auf die Bedeutung dieses Charakters hingewiesen; er zeigte, dass dieser nicht nur bei *Productus* und *Strophalosia*, bei welchen er schon lange bekannt war, sondern auch bei *Chonetes* vorhanden ist, wenn auch hier dessen Entwicklung nur selten nachgewiesen werden kann, und daher dem Zweifel Raum bleibt, ob alle Arten der Gattung in dieser Richtung übereinstimmen. Ohne für den Augenblick auf diese Frage näher einzugehen, soll hier vor allem die Bedeutung der nierenförmigen Eindrücke, oder, wie ich sie jetzt schon nennen will, der Brachialleisten untersucht werden.

Die verbreitetste Ansicht in dieser Beziehung ist wohl, dass man es mit Gefässeindrücken zu thun habe; wenn diese Auffassung auch meist mit einigem Misstrauen vertreten wird, und die Gründe für dieselbe nicht ausreichend sind, so ist sie doch bis jetzt noch nicht verdrängt worden, so viele Bedenken und abweichende Deutungen auch schon aufgetreten sind. Es würde zu weit führen, eine ausführliche Darstellung alles dessen zu

geben, was in dieser Richtung geschrieben worden ist, und ich übergehe namentlich ältere und jetzt schon längst verlassene Vermuthungen. DAVIDSON, dessen Publicationen vor allem für die jetzige Gestaltung unserer Auffassung der Brachiopoden massgebend sind, führt zwar überall die nierenförmigen Eindrücke als von Gefässen herrührend an, aber nie, ohne seinen Zweifeln daran Ausdruck zu geben\*. SUESS spricht sich entschieden dagegen aus\*\*. Auf muthmassliche Beziehungen zu den Armen haben Graf KEYSERLING\*\*\* und M'COY†, namentlich aber HOWSE†† hingewiesen; letzterer betont, dass wenn man es mit Gefässeindrücken zu thun hätte, dieselben, wie überall bei den Brachiopoden, in beiden Klappen in annähernd gleicher Entwicklung auftreten müssten, nicht aber auf die Dorsalschale beschränkt sein könnten, vielmehr schliesst er aus der Analogie der betreffenden Theile mit den Gerüsten von *Argiope* und *Thecidium*, dass eine Art von Armstützen vorliege; DAVIDSON äussert sich sehr vorsichtig über diese Ansicht, die er unter Hervorhebung einzelner Bedenken einer weiteren Prüfung empfiehlt.

Die Beschaffenheit der Brachialleisten („nierenförmigen Eindrücke“) ist allen Paläontologen bekannt; von den Muskeleindrücken, die sie in schrägem Verlaufe schneiden, nehmen erhabene Leisten ihren Ursprung, sie laufen anfangs gegen die Stirne, dann meist gegen die Seitenränder, biegen sich darauf wieder gegen die Stirne und krümmen sich endlich gegen die Medianlinie und den Schlossrand zurück; sie umgeben in ihrem Verlaufe zu beiden Seiten der Mittellinie ovale Räume, die zwar manchmal vertieft und mit schwächerer Sculptur versehen sind, aber in anderen Fällen sich weder durch Einsenkung, noch durch abweichende Ornamentirung von der übrigen Innenfläche der

\* Vgl. z. B. Brit. foss. Brach. Introduction pag. 114 (Pal. Soc.) Classification der Brachiop., deutsch von SUESS pag. 124.

\*\* In DAVIDSON, Classific. der Brach., deutsch von SUESS pag. 124, Anm. 3. Prof. SUESS machte mich auf die eigenthümliche Structur der Brachialleisten oder nierenförmigen Eindrücke und ihre wahrscheinlichen Beziehungen zu den sog. Armen aufmerksam.

\*\*\* Petschoraland pag. 197.

† British Palaeozoic Fossils pag. 390.

†† Annals and Magazine of nat. hist. 1857. Ser. II. Vol. 19. pag. 45.

††† British foss. Brach. Perm. p. 36.

Dorsalschalen unterscheiden; das Vorhandensein der Eindrücke ist daher nicht das Wesentliche an der Erscheinung, es ist im Gegentheil etwas rein accessorisches, während die Leisten, welche dieselben umgeben, stets vorhanden sind, das Typische der Erscheinung darstellen; es geht daraus vor allem hervor, dass der Name „nierenförmige Eindrücke“ sehr unglücklich gewählt ist; nicht diese, sondern die Leisten, innerhalb welcher sich oft Eindrücke finden, sind charakteristisch für die Familie der Productiden. Ich habe daher den Namen Brachialleisten vorgeschlagen, dessen Begründung allerdings erst noch zu liefern ist.

Die Erwägungen, welche dazu geführt haben, diese Leisten mit den Gefässen des Mantels in Beziehung zu bringen, sind wohl die ungefähre Übereinstimmung ihrer Lage mit derjenigen der zwei grossen Gefässstämme bei den meisten Strophomeniden, und ferner der gewöhnliche Mangel an anderwärtigen deutlichen Spuren derselben bei den Productiden. In der That ist diese Begründung nicht von vorne herein zu verwerfen, allein eine nähere Untersuchung aller Verhältnisse hat mich dahin geführt, der oben erwähnten Ansicht von HOWSE beizutreten; gegen eine Beziehung der Leisten zu den Hauptgefässstämmen spricht zunächst, wie schon HOWSE sehr richtig hervorgehoben hat, der Umstand, dass sie stets nur in der kleinen Klappe auftreten, während Gefässeindrücke sonst stets in beiden Klappen in annähernd übereinstimmender Weise vorhanden sind. Zu demselben Resultate führte eine genauere Betrachtung der Leisten selbst; die Gefässeindrücke sind zunächst vertiefte Rinnen, zu deren beiden Seiten gewöhnlich schmale Aufwulstungen der Schale verlaufen; in manchen Fällen verschwindet die Rinne und die beiden erhabenen Ränder derselben verschimmen zu einer im Querschnitte flach gewölbten Erhöhung oder Auftreibung der Schalensubstanz, die in ihrer Structur in keiner Weise ausgezeichnet ist. Ganz anders verhält es sich mit den Leisten der Productiden; dieselben bilden eine scharfe, stark vorspringende Kalklamelle, wie sie bei Gefässspuren nicht vorkommt; ausserdem zeigt sie eine von derjenigen der übrigen Klappe vollständig abweichende Structur von ausgezeichneter, längsfasriger Beschaffenheit; sie ist nicht eine Auftreibung der Innenfläche der Rückenschale, sondern dieser ebenso wie das Medianseptum ein-

gekeilt; wenn man an geeignet erhaltenen und angewitterten Exemplaren die Schale vorsichtig mit der Messerspitze absprengt, so kann man sie von den Leisten seitlich loslösen, die dann über den Steinkern ziemlich hoch emporragen und andererseits in tiefe Furchen dieses letzteren eingreifen (Taf. I. Fig. 1 a).

Eine solche Einrichtung ist mit der Annahme eines Gefäß-eindruckes unvereinbar, um so mehr, als Leisten und Medianseptum dieselbe Bildung zeigen; selbst die bei *Strophomena rhomboidalis* die „Ovarialregion“ umgebenden und mit dem Verlaufe der Gefäße in Beziehung stehenden Leisten, welche am ehesten noch zum Vergleiche auffordern, sind ganz verschieden. Einen dritten Beweis endlich, vielleicht den schwerwiegendsten von allen liefern die von DAVIDSON veröffentlichten Abbildungen\* der Innenseite der Dorsalschale einer *Chonetes* von Nehou und von *Chon. Buchianus* aus englischem Kohlenkalk, bei welchen die Brachialleisten in klarster Entwicklung auftreten und daneben die stets mit dem Verlaufe der Hauptgefäßstämme des Mantels zusammenhängende Begrenzungslinie der sog. Ovarialregion deutlich zu sehen ist; dadurch wird der directe Beweis geliefert, dass beide Theile neben einander als verschiedene Bildungen auftreten und nichts mit einander zu thun haben, wenn auch auf einer Strecke die Hauptgefäßstämme neben den Brachialleisten herlaufen.

Unter diesen Verhältnissen bleibt nach Lage und Beschaffenheit der Leisten keine andre Annahme übrig, als dass dieselben mit den spiralen Mundanhängen in Verbindung stehen und den proximalen Theilen dieser zur Stütze gedient haben; allerdings erhebt DAVIDSON gegen diese Ansicht, von der er sagt, dass es noch neuer Untersuchungen vor ihrer definitiven Annahme bedürfe, gelegentlich ihrer Begründung durch HOWSE einen Einwurf; bei einzelnen Producten, namentlich bei *Prod. giganteus*, findet man bei selten günstig erhaltenen Exemplaren auf der Innenseite der Bauchschale spiralförmige Eindrücke, welche offenbar von den sog. Armen herrühren; da nun diese in ihrer Form von den Leisten der Rückenschale abweichen, so gibt diess zu

---

\* Brit. foss. Brach. Introd. tab. VIII. fig. 200. — Ibidem Carboniferous. tab. XLVII. fig. 6.

Bedenken Anlass; ich kann jedoch diese Argumentation nicht anerkennen; die meisten jetzt lebenden Brachiopoden haben Arme mit doppelter Krümmung, und wenn solche, wie wahrscheinlich, auch bei den Productiden vorhanden waren, so bieten diese Verhältnisse nicht die mindeste Schwierigkeit, sie zeigen uns vielmehr sehr genau den Verlauf der Arme bei *Productus*; dieselben erstreckten sich in einem zuerst absteigenden und dann rückläufigen Aste entlang den Brachialleisten, dann schlug sich die weitere Fortsetzung der Arme über den absteigenden Theil weg und nahm die spirale Drehung an, welche die Eindrücke in der Bauchklappe verursachte; sie stimmen demnach in ihrer Bildung wesentlich mit denjenigen von *Terebratula* und *Waldheimia* überein, wenn auch in Proportion und Richtung der einzelnen Theile Abweichungen herrschen.

Ich muss hier noch auf eine eigenthümliche Erscheinung aufmerksam machen, welche ich an einem *Productus* von Tournay\* beobachtet habe, und welche meines Wissens noch nie erwähnt worden ist; in dem Raume zwischen dem absteigenden und dem rückläufigen Aste der Brachialleisten sind in ziemlicher Zahl Eindrücke zu sehen, die man auf den ersten Blick Gefässen zuschreiben möchte; bei näherer Betrachtung aber findet man keine Spur von Verästelung, sie werden auch nicht dünner, sondern nach ganz kurzem, geradlinigem Verlaufe in sich gleichbleibender Stärke brechen sie plötzlich scharf ab. Unter allen Organen der Brachiopoden können der Form nach nur die Cirrhen der Arme solche Eindrücke hervorbringen, und ich glaube dieselben daher als eine wichtige Bestätigung der hier vertretenen Auffassung betrachten zu dürfen (Taf. I. Fig. 1 b). Die bisherige Darstellung wird auch eine wenigstens von ihrem Standpunkte aus genügende Begründung dafür geben, dass ich statt des Ausdruckes „nierenförmige Eindrücke“ die Bezeichnung Brachialleisten vorschlage.

Durch den Nachweis der Bedeutung als Stütze der Arme erhält auch dieses Merkmal erhöhten Werth für die Charakterisirung der Familie der Productiden; wenn aber dadurch auch

\* Eine wegen schlechter Erhaltung der Schalenoberfläche nicht sicher bestimmbare, aber mit *Prod. costatus* Sow. jedenfalls sehr nahe verwandte Form.

die typischen Vertreter dieser Familie in einem sehr wichtigen Punkte von den typischen Orthiden oder Strophomeniden abweichen, so lässt sich doch auf der anderen Seite nicht verkennen, dass eine scharfe Grenze zwischen beiden Abtheilungen nicht gezogen werden kann. DAVIDSON, der vor allem die Unabhängigkeit beider Familien von einander vertritt, gibt zu, dass die Brachialleisten das einzige schwer wiegende und entscheidende Moment für die Trennung derselben abgeben; nun ist aber bei der geologisch ältesten und den Strophomenen am nächsten stehenden Gattung der Productiden, bei *Chonetes* das Vorhandensein dieser Leisten aus dem Silur noch gar nicht und aus späteren Formationen nur bei ganz vereinzelt Exemplaren sehr weniger Arten nachgewiesen, meistens gelingt diess nicht, sie sind in der Regel nicht sichtbar. Ob sie manchen Choneten fehlen, oder für gewöhnlich so schwach entwickelt sind, dass man sie nicht constatiren kann, ist hier ziemlich gleichgültig, jedenfalls kann nicht behauptet werden, dass alle Choneten Brachialleisten besitzen und mindestens ist der Familiencharakter weit weniger ausgesprochen als bei anderen Productiden, der trennende Unterschied von den Orthiden ist ein geringer; derselbe verschwindet jedoch vollständig, wenn man berücksichtigt, dass auch den letzteren die Brachialleisten nicht vollständig fehlen; schwache Andeutungen lassen sich hie und da beobachten, und in voller Deutlichkeit treten sie an dem Abdrucke einer kleinen Klappe einer *Strophomena* aus dem Spiriferensandstein von Endorf in Westphalen hervor, welche im Hofmineralienkabinet in Wien aufbewahrt wird; dieses Stück ist auch deswegen von Interesse, weil man an demselben die Eindrücke der beiden Hauptgefässe des Mantels unabhängig von den Brachialleisten dicht zu beiden Seiten der Medianlinie vom Wirbel herabziehen sieht (Taf. I. Fig. 2).

Damit fällt in diesem Merkmale die Grenze zwischen Strophomeniden und Productiden weg; dass auch in den Muskeleindrücken kein durchgreifender Unterschied besteht, zeigt wohl am besten der Vergleich eines *Chonetes* mit einer Form aus der Verwandtschaft der *Strophomena imbrex*; es bliebe also als constantes Trennungsmerkmal zwischen den beiden Familien nur das Auftreten der Stacheln übrig, über deren geringe Bedeutung

wohl alle Autoren einig sind, und deren Vorhandensein wenigstens bei einzelnen Productiden durchaus nicht feststeht (z. B. *Chonetes comoides*).

Ich beabsichtige übrigens mit diesen Auseinandersetzungen durchaus nicht, mich gegen die Festhaltung der beiden in Rede stehenden Familien auszusprechen. *Productus* und *Orthis* sind hinlänglich unterschieden, um die Typen selbstständiger Gruppen zu bilden, auch wenn zwischen *Strophomena* und *Chonetes* kaum eine scharfe Grenze gezogen werden kann (vgl. auch *Leptaena laevigata* Sow. und *Chonetes lepisma* Sow. sp.); ich wollte nur auf die durch Zwischenglieder vermittelte Verwandtschaft zwischen beiden Abtheilungen hinweisen.

Es mag gestattet sein, über die Verwandtschaftsverhältnisse und die Eintheilung der Brachiopoden überhaupt noch einige Worte beizufügen; man unterscheidet in der Regel zwei Abtheilungen, von denen die eine (*Ecardines*, *Pleuropygia*, *Tretenterata*) durch gesonderten After und durch den Mangel eines Schlosses an der Schale charakterisirt wird, während bei der anderen (*Testicardines*, *Apygia*, *Clistenterata*) der Darm blind endet und ein meist mit Zähnen und Schlossfortsatz versehenes Schloss vorhanden ist.

Diese Art der Classification, wie ihre Begründung, scheint mir dem heutigen Stande unserer Kenntnisse nicht ganz streng zu entsprechen; wir haben gesehen, dass Orthiden und Productiden auf's engste mit einander verwandt sind; ebenso wird wohl Niemand daran zweifeln, dass die *Ecardines* eine sehr gute und natürliche Gruppe darstellen; endlich stellen eine dritte grosse Abtheilung in innigster Beziehung zu einander stehender Formen die Brachiopoden mit wohl entwickeltem, freiem Armgerüst dar. Die Zusammengehörigkeit dieser letzteren geht nicht sowohl aus dem einen gemeinsamen Merkmale des Besitzes eines Brachialapparates hervor, als vielmehr aus der nahen Verwandtschaft, in welcher in der Gesamtheit ihrer Merkmale sowohl die Rhynchonelliden als die Terebratuliden zu gewissen Gattungen der Spiriferiden\* stehen; mag man nun auch alle mit freien Kalkspiralen versehenen Brachiopoden als Spiriferiden zusammen-

\* Alle diese Familien in weitester Fassung genommen.

fassen und von den anderen trennen, so wird doch deswegen niemand die enge Zusammengehörigkeit von *Rhynchonella* und *Atrypa* bestreiten können, und genau dasselbe Verhältniss herrscht zwischen *Retzia* und *Waldheimia*, dem ältesten und ursprünglichsten Typus der Terebratuliden, welcher geradezu als *Retzia* ohne verkalkte Spiralen bezeichnet werden kann.

Wir können also unter den Brachiopoden drei Hauptabtheilungen unterscheiden, von denen die eine genau die *Ecardines*, die zweite die Productiden und Orthiden, die dritte Rhynchonelliden, Spiriferiden und Terebratuliden umfasst; Übergangsformen zwischen diesen drei Gruppen sind kaum vorhanden; nur die Trimerellen, welche Spuren von Schlosszähnen zeigen und bei denen Gleitmuskeln in bedeutend schwächerer Entwicklung als z. B. bei *Lingula* auftreten, zeigen Anklänge an die Orthiden, bei welchen *Orthisina* auch in der Einrichtung der grossen Klappe Anlass zum Vergleiche gibt; bei beiden sind vorspringende Wirbel, grosse Area, starkes Pseudodeltidium vorhanden und der von den Zahnplatten gebildete, in ein Septum auslaufende Muskelnapf von *Orthisina* erinnert ebenfalls an die Centralplatte von *Trimerella*. Zwischen gerüstlosen und gerüsttragenden *Testicardines* dagegen kann man keine so nahen Analogien nachweisen, und wenn auch die Einrichtung der Zahnplatten bei *Pentamerus* und *Orthisina* in ihrer Anlage Ähnlichkeit zeigen, und manche Arten von *Orthis* in der äusseren Form sehr an *Spirifer* erinnern, so fehlt es doch bis jetzt an wirklichen Bindegliedern. Wollte man eine Zweitheilung der Brachiopoden vornehmen, so hätte nach dem Vorhandensein vermittelnder Bindeglieder die Trennung zwischen Formen mit und ohne Gerüst fast noch eher Anspruch darauf, naturgemäss genannt zu werden, als die Scheidung nach dem Schlosse. In Wahrheit aber entspricht eine Dreitheilung den thatsächlichen Verhältnissen am besten.

Immerhin mag die übliche Gruppierung in *Ecardines* und *Testicardines* beibehalten werden, weil sie einmal eingebürgert ist, und weil die letztere Abtheilung durch eine Anzahl wichtiger Merkmale gut charakterisirt werden kann, jedenfalls aber müssen dann innerhalb der Ordnung der *Testicardines* die Orthiden und Productiden als eine Unterordnung zusammengefasst werden, die man *Eleutherobranchia* nennen könnte, während die



Formen mit Gerüst eine Unterordnung der *Pegmatobranchia* bilden würden.

Es mag aufgefallen sein, dass ich ein Merkmal, welchem in der Regel grosser Werth beigelegt wird, hier ganz übergangen habe; es wurde gar keine Rücksicht darauf genommen, ob der Verdauungstract blind oder in einen After endet; es ist das aus dem Grunde geschehen, weil wir von der ganzen Unterordnung der *Eleutherobranchia* nicht wissen, wie sie sich in dieser Beziehung verhält; wir haben, wie schon mehrfach betont wurde, nicht den mindesten Anhaltspunkt für eine Vermuthung in dieser Richtung, denn aus dem Vorhandensein eines Schlosses auf das Fehlen eines Afters schliessen zu wollen, ist natürlich ebenso unberechtigt, als ob man aus dem Fehlen eines Armgerüstes das Vorhandensein eines Afters folgern wollte. Es ist das wieder einer jener Fälle, in welchen ohne die nöthige Kritik die Beobachtungen an lebenden Formen auf die fossilen übertragen worden sind, und aus diesem Grunde können die Namen *Apygia* und *Pleuropygia*, oder *Clistenterata* und *Tretenterata* nicht angenommen werden; während die Namen *Ecardines* und *Testicardines* wenigstens in Beziehung auf den Schlossfortsatz den Thatsachen ganz entsprechen.

Eine richtige Gruppierung der Brachiopoden wäre also nach den hier vertretenen Gesichtspunkten folgende:

I. *Ecardines*; Schalen nicht aus schräg stehenden Prismen gebildet; kein Schloss; die Verschiebung der Klappen gegen einander findet durch Gleitmuskeln statt; kein Armgerüst.

Linguliden, Disciniden, Oboliden, Trimerelliden, Craniaden.

II. *Testicardines*; Schalen aus schräg stehenden Prismen gebildet; grosse Klappe (meist) mit Schlosszähnen, kleine Klappe mit Schlossfortsatz; die Klappen öffnen sich durch einen Cardinalmuskeln.

A. *Eleutherobranchia*; ohne Armgerüst.

Orthiden, Productiden.

B. *Pegmatobranchia*; mit freiem Armgerüst.

Rhynchonelliden, Spiriferiden, Terebratuliden.

## Erklärung der Taf. I, Fig. 1. 2.

- Fig. 1. *Productus* cf. *costatus* Sow. aus dem Kohlenkalke von Tournay; die Schale ist abgelöst, so dass die Brachialleisten einerseits in den Steinkern eingreifen, andererseits über denselben hervorragen. Original im paläontolog. Universitätsmuseum in Wien. Vgl. pag. 30.
- Fig. 1 a. Der Raum zwischen beiden Ästen der rechten Brachialleiste desselben Exemplares mit den Spuren der Cirrhen; vergrößert. Vgl. pag. 31.
- Fig. 2. Abdruck der Rückenschale von *Strophomena* sp. aus dem Spiriferensandstein von Endorf in Westphalen; das Original im Hofmineralienkabinet in Wien. Vgl. pag. 32.
-

