

# ÜBER KLITAMBONITEN

VON

**A. ÖPIK**

MIT 48 TAFELN UND 55 ABBILDUNGEN IM TEXT

---

TARTU 1934



## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Inhaltsverzeichnis . . . . .	III
Verzeichnis der Abbildungen im Text . . . . .	V
Schrifttum . . . . .	VII
Einleitung . . . . .	1
1. Teil. Stratigraphie, Morphologie und Phylogenie der Clitambonacea . . . . .	3
I. Stratigraphische Verbreitung der Clitamboniten in Estland . . . . .	4
II. Die Gestalt (Habitus) der Clitambonacea . . . . .	6
III. Die Struktur der Schalensubstanz . . . . .	9
IV. Die Area (Interarea) . . . . .	11
V. Das Pedikelforamen . . . . .	13
VI. Der dorsale Anker . . . . .	14
VII. Der ventrale Schlossrand . . . . .	18
VIII. Die dorsalen Insertionen der Schliessmuskeln . . . . .	18
IX. Das Spondylium (resp. die ventralen Insertionen der Schliess- und Öffnermuskeln und des Pedikels) . . . . .	21
X. Die Schwelle . . . . .	32
XI. Die Skulptur der Schale . . . . .	34
XII. Das Gefässnetz . . . . .	35
XIII. Merkmale primitiver und fortgeschrittener viszeraler Gefässnetze der Brachiopoden . . . . .	45
XIV. Das Gefässnetz der Clitambonacea . . . . .	47
XV. Das Gefässnetz der Orthacea mit dem der Clitambonacea verglichen . . . . .	54
XVI. Beziehungen der Clitambonacea zu <i>Finkelnburgia</i> und zu den Syntrophiacea . . . . .	63
XVII. Die Abstammung der Clitambonacea und ihre Stellung unter den Protremata . . . . .	67
XVIII. Phylogenie der Clitambonacea . . . . .	72
2. Teil. Beschreibung der Familien, Gattungen und Arten der Clitambonacea . . . . .	74
Superfam. Clitambonacea Schuchert . . . . .	74
Gen. <i>Clitambonites</i> Pander . . . . .	79
Gen. <i>Iru</i> n. gen. . . . .	89
Gen. <i>Hemipronites</i> Pander . . . . .	91
Gen. <i>Ladogiella</i> n. gen. . . . .	93
Gen. <i>Vellamo</i> Öpik . . . . .	98

Gen. <i>Clinambon</i> Schuchert & Cooper . . . . .	117
Gen. <i>Ilmarinia</i> n. gen. . . . .	125
Gen. <i>Apomatella</i> Schuchert & Cooper . . . . .	128
Fam. Estlandiidae nov. . . . .	129
Subfam. Gonambonitinae Schuchert & Cooper . . . . .	129
Gen. <i>Gonambonites</i> Pander . . . . .	129
Subfam. Estlandiinae nov. . . . .	132
Gen. <i>Estlandia</i> . . . . .	132
Gen. <i>Progonambonites</i> n. gen. . . . .	138
Gen. <i>Rauna</i> Öpik . . . . .	142
Gen. <i>Antigonambonites</i> . . . . .	147
Fam. Kullervoidae nov. . . . .	162
Subfam. Kullervoinae nov. . . . .	162
Gen. <i>Kullervo</i> Öpik . . . . .	162
Clitambonacea incertae familiae . . . . .	174
Gen. <i>Lacumarites</i> n. gen. . . . .	175
Anhang. Über die Hesperorthinae und <i>Dolerorthis</i> . . . . .	177
<i>Barbarorthis foraminifera</i> n. gen., n. sp. . . . .	183
Gen. <i>Boreadorthis</i> n. gen. . . . .	184
Fam. Dolerorthidae nov. . . . .	190
Subfam. Dolerorthinae nov. . . . .	190
Tafeln . . . . .	191

## Verzeichnis der Abbildungen im Text.

	Seite
1. Aufbau und Morphogenese des Spondylium simplex von <i>Clitambonites adscendens</i> . . . . .	22
2. Apikaler Schnitt durch <i>Vellamo magna</i> . . . . .	23
3. Schemata zum Spondylium triplex der <i>Estlandiidae</i> . . . . .	25
4. Querschnitt durch das Spondylium von <i>Progonambonites inflexus</i> . . . . .	26
5. Schema des Innenbaues der Ventralschale von <i>Kullervo complectens</i> . . . . .	28
6. Schwellentypen der <i>Clitambonacea</i> . . . . .	33
7. Verschiedene Formen von Gefässabdrücken, in schematischen Querschnitten . . . . .	36
8. Schema des Gefässnetzes eines Klitamboniten ( <i>Clitambonites schmidti epigonus</i> ) . . . . .	39
9. Schematisches Blockdiagramm von <i>Antigonambonites aequistriatus</i> . . . . .	43
10. Dorsales Netz der Mantelgefäße von <i>Clinambon anomalus</i> . . . . .	48
11. Dorsales Gefässnetz von <i>Ilmarinia dimorpha</i> . . . . .	48
12. Dorsales Netz der Mantelgefäße von <i>Ladogiella imbricata</i> . . . . .	49
13. Ventrals Gefässnetz der <i>Ladogiella imbricata</i> . . . . .	50
14. Ventrals und dorsales Gefässnetz der <i>Estlandia marginata</i> . . . . .	52
15. Ventrals Gefässnetz von <i>Billingsella lindströmi</i> . . . . .	54
16. Dorsales Gefässnetz von <i>Orthis calligramma</i> . . . . .	55
17. Ventrals Mantelgefäße von <i>Dolerorthis osiliensis</i> . . . . .	56
18. Dorsals Mantelgefäße von <i>Dolerorthis osiliensis</i> . . . . .	56
19. Dorsales Gefässnetz von <i>Cyrtonotella kukersiana</i> . . . . .	59
20. Das ventrals Gefässnetz von <i>Orthis (Cyrtonotella) kukersiana</i> . . . . .	60
21. Ventrals Gefässnetz von <i>Dinorthis</i> . . . . .	62
22. <i>Mimella melonica</i> , ventrals Gefässnetz . . . . .	62
23. Innenbau der dorsals Schale von <i>Finkelnburgia</i> . . . . .	64
24. Steinkerne von <i>Syntrophina campbelli</i> . . . . .	66
25. Das Innere einer Brachialschale der Grundform des <i>Clitambonites squamatus</i> . . . . .	82
26. Seitenprofile verschiedener Klitambonitiden . . . . .	84
27. Aussenseite einer Brachialschale von <i>Iru concava</i> . . . . .	90
28. Profile von <i>Hemipronites</i> und <i>Ladogiella</i> . . . . .	93
29. <i>Vellamo verneuili</i> . . . . .	101
30. Längsprofile von verschiedenen <i>Vellamo</i> -Formen . . . . .	102
31. <i>Vellamo ambisulcata</i> . . . . .	112
32. Schemata zu <i>Clinambon</i> . . . . .	123
33. <i>Clitambonites schmidti</i> , eine neanische Pedikelschale . . . . .	129
34. Längsprofile verschiedener <i>Estlandiidae</i> . . . . .	131

35.	<i>Rauna strophomnoides</i> . . . . .	147
36.	<i>Antigonambonites anna</i> . . . . .	159
37.	<i>Kullervo panderi</i> . . . . .	165
38.	Eine fragmentäre Brachialschale von <i>Kullervo panderi</i> . . . . .	166
39.	Schemata zu <i>Kullervo</i> . . . . .	169
40.	<i>Kullervo lacunata</i> , Aussenskulptur . . . . .	170
41.	<i>Kullervo lacunata</i> . . . . .	171
42.	Seitenprofile von Hesperorthinen . . . . .	177
43.	<i>Boreadorthis crassa</i> . . . . .	185
44.	Innenfläche einer Dorsalschale von <i>Orthis inostrancefi</i> . . . . .	186
45.	<i>Boreadorthis crassa</i> . . . . .	187
46.	<i>Boreadorthis crassa</i> und <i>B. recula aequivalvata</i> . . . . .	188
47.	<i>Boreadorthis recula</i> . . . . .	189
48.	Schema zum Anker von <i>Estlandia marginata</i> . . . . .	213
49.	Schema zur Brachialschale von <i>Progonambonites estonus</i> . . . . .	215
50.	Schema zur Pedikelschale von <i>Rauna venusta</i> . . . . .	216
51.	Schema zur Pedikelschale von <i>Antigonambonites planus</i> . . . . .	222
52.	Schema zur Brachialschale von <i>Kullervo panderi</i> . . . . .	226
53.	Schema zum Spondylium von <i>Kullervo aluverensis</i> . . . . .	229
54.	Schema zum ventralen Gefässnetz von <i>Cyrtonotella kukersiana</i> . . . . .	236
55.	Schema zur Brachialschale von <i>Cyrtonotella kukersiana</i> . . . . .	239

### Phylogenetische Tabellen.

I.	Phylogenie der Clitambonoidea und der älteren Protremata . . . . .	70
II.	Phylogenie der Clitambonitidae . . . . .	71
III.	Phylogenie der ostbaltischen Estlandiidae und Kuller- voidae . . . . .	73
IV.	Stammbaum der Orthacea . . . . .	181

## Schrifttum.

- (1). A. Öpik „Brachiopoda Protremata der estländischen ordovizischen Kukruse-Stufe“, Publ. of the Geol. Institution of the University of Tartu, No. 20 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XVII. 1. 1930.
- (2). Ch. Schuchert and G. A. Cooper „Brachiopod Genera of the Suborders Orthoidea and Pentameroidea“, Memoirs of the Peabody Museum of Natural History, vol. IV, part 1. New Haven, Conn. 1932.
- (3). Carpenter „On the Intimate Structure of the Shells of the Brachiopoda“ in „British Fossil Brachiopoda“, vol. I, by Th. Davidson. London 1854.
- (4). R. Kozłowski „Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie Polonaise“, Palaeontologia Polonica, t. I. Warszawa 1929.
- (5). A. Öpik „Über Plectamboniten“, Publ. of the Geological Institution of the University of Tartu, No. 31 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XXIV. 7. 1933.
- (6). Ch. Walcott „Cambrian Brachiopoda“, U. S. Geological Survey, Monographs, vol. 51. 1912.
- (7). A. Öpik „Über einige Dalmanellacea aus Estland“, Publ. of the Geological Institution of the University of Tartu, No. 32 und Acta et Comm. Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XXV. 1. 1933.
- (8). A. Öpik „Über die Plectellinen“, Publ. of the Geological Institution of the University of Tartu, No. 28 und Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XXIII. 3. 1932.
- (9). A. von der Pahlen „Monographie der baltisch-silurischen Arten der Brachiopodengattung *Orthisina*“, Mém. de l'Acad. de St.-Pét. 1877.
- (10). R. Kozłowski „Sur certains orthidés ordoviciens des environs de St.-Petersbourg“, Bibliotheca Univ. Liberae Polonicae, Warszawa 1927.
- (11). Hall and Clarke „An Introduction to the Study of the Genera of Paleozoic Brachiopoda“. Albany, N. Y., 1892.
- (12). A. Mickwitz „Über die Brachiopodengattung *Obolus Eichwaldi*“, Mém. de l'Acad. de St.-Pét. 1898.
- (13). G. A. Cooper „The Brachiopod Genus *Pionodema* and its Homeomorphs“, Journal of Paleontology, vol. 4, No. 4. 1930.
- (14). Ch. Schuchert and Clara M. Levene „Brachiopoda“ in Fossilium Catalogus, pars 42. Berlin 1929.
- (15). Schuchert and Cooper „Synopsis of the Brachiopod Genera etc.“, American Journal of Science, vol. 22. 1931.
- (16). Ch. Schuchert „Brachiopoda“ in K. v. Zittel „Text-Book of Paleontology“, edited by Ch. R. Eastman. London 1913.

- (17). N. H. Winchell and Ch. Schuchert „The Lower Silurian Brachiopoda of Minnesota“, The Geology of Minnesota. Minneapolis 1895.
- (18). L. v. Buch „Über *Delthyris* oder *Spürter* und *Orthis*“. Berlin 1836.
- (19). R. J. Murchison, E. de Verneuil et A. de Keyserling „Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural“, vol. II, Paléontologie. Londres-Paris 1845.
- (20). A. d'Orbigny „Considérations zoologiques et géologiques sur les Brachiopodes“, Comptes-Rendus hebdomadaires des séances de l'Acad. des Sciences 25. pp. 193—195, 266—269. Paris 1847.
- (21). A. von der Pahlen „Monographie der baltisch-silurischen Arten der Brachiopodengattung *Orthisina*“, Mém. de l'Acad. de St.-Pét. 1877. Dasselbe siehe (9).
- (22). Ch. H. Pander „Beiträge zur Geognosie des Russischen Reiches“. St. Petersburg 1830.
- (23). E. Eichwald „Über das silurische Schichtensystem in Estland“. St. Petersburg 1840.
- (24). A. Öpik „Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C<sub>2</sub>-C<sub>3</sub>)-Stufe in Eesti IV“, Publ. of the Geological Institution of the University of Tartu und Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XIX. 2. 1930.
- (25). E. Eichwald „Die Urwelt Russlands“. St. Petersburg 1840—1848.
- (26). R. S. Bassler „The early Paleozoic *Bryozoa* of the Baltic Provinces“, U. S. National Museum Bulletin, No. 77. Washington 1911.
- (27). W. H. Twenhofel „Geology of Anticosti Island“, Canada Geological Survey Memoir, No. 154. Ottawa 1927.
- (28). E. F. von Schlotheim „Nachträge zur Petrefactenkunde“. Gotha 1822.
- (29). Th. Davidson „British Fossil Brachiopoda“, part IV, London 1858; part VII, 1871.
- (30). S. Kutorga „Über das silurische und devonische Schichtensystem von Gatschina“, Verhandl. der Kais.-Russ. Mineral. Gesellschaft zu St. Petersburg 1846.
- (31). E. Eichwald „*Lethaea Rossica*“, vol. I. Stuttgart 1855—1860.
- (32). A. Lessnikow „Paläontologische Charakteristik des Untersilurs zwischen den Stationen Swanka und Nasja etc.“, Bull. du Comité Geol. 42, No. 5—9. Leningrad 1924.
- (33). C. Gagel „Die Brachiopoden der cambrischen und silurischen Gesschiebe etc.“, Beiträge zur Naturkunde Proussens, Königsberg 1890.
- (34). C. Wiman „Über die Fauna des westbaltischen *Leptaenakalkes*“, Arkiv för Zoologi, B. 3, No. 24. Stockholm 1907.
- (35). F. R. C. Reed „The Ordovician and Silurian Brachiopoda of the Girvan District“, Transactions of the Royal Society of Edinburgh, vol. 51, part IV, No. 26. 1917.
- (36). F. Roemer „Die fossile Fauna der silurischen Diluvialgesschiebe von Sadewitz bei Öls“. Breslau 1861.
- (37). Fr. Schmidt „Untersuchungen über die silurische Formation von Estland etc.“, Archiv für Naturkunde, Dorpat 1858.
- (38). W. C. Brögger „Die silurischen Etagen 2 und 3 im Kristianiagebiete“. Kristiania 1882.

## Einleitung.

Einen wesentlichen Bestandteil der ordovizischen Fauna bilden die Klitamboniten nur im Ostbaltikum, und hier sind sie nicht nur durch viele Arten und Gattungen, sondern auch durch zahlreiche Individuen vertreten. Man kennt sie auch aus Nordamerika, Skandinavien, Schottland, Ostgrönland und Asien (Junnan und Schan), dort aber sind überall die Klitamboniten selten und nur durch wenige Formen vertreten. Daher wurde diese, für die Stammesgeschichte der Protremata so interessante, Gruppe wenig beachtet. Pander beschrieb zahlreiche ostbaltische Arten, aber nur in ganz allgemeiner Form. Murchison, Verneuil und Keyserling haben den Innenbau schon mehr berücksichtigt. Die erste Monographie dieser Brachiopoden wurde von Pahlen geliefert, diese behandelte aber ebenfalls mehr die taxonomische als die paläozoologische Seite.

Die vorliegende Schrift wurde gleichzeitig mit dem Werk über „Brachiopoda Protremata der Kukruse-Stufe“ [A. Ö. (1)] vorbereitet, wobei schon in der letztgenannten Abhandlung mehrere Arten und die Gattung *Vellamo* angeführt wurden. Inzwischen ist die grosszügige Monographie von Schuchert & Cooper erschienen, in welcher die Klitamboniten als Orthoidea behandelt werden. In dieser an anregenden Gedanken so reichen Schrift werden die amerikanischen Formen besonders genau beschrieben, während die europäischen mehr in Hinsicht ihrer orthoiden Merkmale behandelt werden.

Es war nun unsere Aufgabe, nicht nur die neuen oder wenig bekannten Formen zu beschreiben, sondern auch das schon vorhandene Material in phylogenetischer und paläozoologischer Hinsicht auszuwerten. Besonders eingehend wurde das Gefässnetz der Klitamboniten behandelt und bei der Lösung taxonomischer und phylogenetischer Probleme ausgenutzt. Die Mantelgefässe haben ja die zu untersuchende fossile Brachiopodenschale erzeugt, es sind also alle wesentlichen und unwesentlichen Merkmale der letzteren in erster Linie durch die Konfiguration und Bauart dieser Gefässe bestimmt worden. Es sind aber nur Spuren, Wülste und Abdrücke der Gefässe auf der Innen-

fläche der Schale, und zwar mehr oder weniger unvollkommen, erhalten, so dass hier eine unvermeidliche Fehlerquelle vorliegt. Aus diesem Grunde kann das Gefässnetz im allgemeinen nicht zur Unterscheidung von Arten dienen, ist aber bei höheren taxonomischen Einheiten von besonders hohem Wert.

Neben dem Gefässnetz der Klitamboniten wird hier auch das der Orthacea kurz behandelt, um ein tieferes Eindringen in das Problem der Verwandtschaft dieser beiden Gruppen zu ermöglichen. Damit ist hier die Aufgabe gegeben, auch die anderen Gruppen der Protremata, die Dalmanellacea, Strophomenacea und die Plectamboniten von diesem Standpunkt aus zu behandeln, und es wurde schon einmal früher hervorgehoben [A. Ö. (5)], dass die Untersuchung der Gefässabdrücke der gesamten Brachiopoden überhaupt von grösster morphogenetischer und phylogenetischer Wichtigkeit ist.

Das Problem der Klitamboniten ist aber mit der vorliegenden Schrift noch durchaus nicht restlos gelöst. Es sind hier Formen incertae familiae vorhanden, es sind hier ferner noch die Beziehungen zu den Syntrophiacea zu klären (Struktur der Schale), dunkel ist noch die Entstehung des Spondyliums usw.

Der grösste Teil des hier untersuchten Brachiopodenmaterials wurde im Laufe mehrerer Jahre vom Verfasser gesammelt. Ausserdem standen ihm zur Verfügung ältere Sammlungen des Geologischen Museums der Universität Tartu und der Naturforscher-Gesellschaft. Dank der Freundlichkeit der Herren H. v. Winkler und P. Thomson war dem Verf. auch eine im Museum von Tallinn aufbewahrte Sammlung aus Russland stammender Klitamboniten zugänglich. Die Direktion des Reichsmuseums in Stockholm war so freundlich Vergleichsmaterial zu *Kullervo complectens* zu übersenden, und Herr Per Thorslund (Upsala) übernahm die Revision des Holotypus dieser Art (vgl. Textabb. 5). Einige gute Exemplare lieferten auch die Herren Mag. K. Orviku und W. Paul (Tartu), und den Typus der *Rauna strophomenoides* stellte Herr Dr. W. Quenstedt (Berlin) dem Verfasser zur Verfügung. Es mögen alle hiermit meinen innigsten Dank für ihre Hilfe und ihr Entgegenkommen empfangen.

## I. Teil.

# Stratigraphie, Morphologie und Phylogenie der Clitambonacea.

### I. Stratigraphische Verbreitung der Klitamboniten in Estland.

In den folgenden stratigraphischen Tabellen A und B sind alle gegenwärtig bekannten Daten über die vertikale Verbreitung der Klitamboniten zusammengefasst worden. Es ergibt sich, dass die Klitamboniten ausgesprochen ordovizische Fossilien sind. Dabei sind sie gute Leitfossilien, besonders solche Arten, welche häufig auftreten und allgemein verbreitet sind. Solche Arten sind in der Tabelle fett gedruckt worden. Grössere Zeitabschnitte werden durch Gattungen gut charakterisiert, was schon aus dem Vergleich der Tabellen A und B untereinander hervorgeht. Die wichtigste Wendezeit stellt die Stufe B<sub>III</sub> dar, wo die Hauptmasse der „Gonamboniten“ (*Pro-*, *Antigonambonites*, *Rauna*) verschwindet, um in C<sub>1</sub> das Feld vor *Clitambonites* und *Vellamo* zu räumen.

Die artenreichste Gattung ist *Vellamo*, und ihr gehört auch die grösste Zeitspanne, ja sie reicht sogar ins Llandovery hinein.

Mehrere Arten der Klitamboniten kommen wie in Estland, so auch in Russland, im russischen Teil des baltisch-ladogischen Glintes vor. Allerdings sind in unserer Behandlung die russischen Formen z. T., der Dürftigkeit des vorhandenen Materials entsprechend, nur als Stichproben gestreift worden. Ausserdem sind viele aus Russland gekommene Exemplare entweder lose gefunden worden, oder sie stammen aus sehr alten Sammlungen, aus den Zeiten Pander's und Grewingk's, wo die einzelnen Zonen und Stufen nicht genau genug unterschieden wurden. Die Horizontierung solcher Arten ist daher nur annähernd möglich gewesen. Diese stratigraphisch unsicheren Arten sind in Kleindruck angeführt worden. Als eine Lücke erscheint in den

## Stratigraphische Tabelle (A)

der Klitamboniten vom Vaginatenkalk bis zur Porkuni-Stufe. Es sind hier die Gattungen *Clitambonites*, *Iru*, *Vellamo*, *Clinambon*, *Ilmarinia*, *Estlandia* und *Kullervo* verzeichnet.

Arten	Stufen											
	B <sub>III</sub>	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>		D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>3</sub>	E	F <sub>1</sub>		F <sub>2</sub>
				$\alpha$	$\beta$							
<i>Clitambonites adscendens</i> Pander . . . . .	+	+										Es, R
<i>Clitambonites squamatus</i> (Pahlen) . . . . .		+	+	+								Es
<i>Clit. squamatus devius</i> Ö . . . . .			+									Es
<i>Clit. schmidti septatus</i> Ö . . . . .		+										Es
<i>Clit. schmidti</i> (Pahlen) . . . . .			+	+								Es, R
<i>Clit. schmidti epigonus</i> Ö . . . . .						+	+					Es
<i>Hemipronites famulus</i> Ö . . . . .	+											
<i>Iru concava</i> (Pahlen) . . . . .	+											Es, R
<i>Vellamo simplex</i> Ö . . . . .		+	+	+								Es
<i>Vellamo pyramidalis</i> (Pahlen) . . . . .			+	+	+							Es
<i>V. pyramidalis pahleri</i> Ö . . . . .			+	+		+						Es
<i>V. pyramidalis arcuata</i> Ö . . . . .			+	+								Es
<i>V. ultima</i> Ö . . . . .			+	+								Es
<i>V. parva</i> Ö . . . . .			+	+	+							Es
<i>V. viruana</i> Ö . . . . .			+									Es
<i>V. rara</i> Ö . . . . .				+								Es
<i>Vellamo anijana</i> Ö . . . . .						+						Es
<i>V. emarginata</i> (Pahlen) . . . . .						+	+					Es
<i>V. ambisulcata</i> Ö . . . . .						+	+					Es
<i>V. magna</i> Ö . . . . .						+	+					Es
<i>V. phrygia</i> Ö . . . . .						+	+					Es
<i>V. oandoensis</i> Ö . . . . .								+	+			Es
<i>V. defecta</i> Ö . . . . .								+				Es
<i>Vellamo wesenbergensis</i> (Pahlen) . . . . .									+			Es
<i>V. wesenbergensis auriculata</i> Ö . . . . .									+			Es
<i>V. verneuili</i> (Eichwald) . . . . .										+		Es
<i>V. sauramo</i> Ö . . . . .										+		Es
<i>V. leigeri</i> Ö . . . . .										+		Es
<i>V. symmetrica</i> Ö . . . . .										+		Es
<i>V. aenigma</i> Ö . . . . .										+		Es
<i>V. silurica</i> Ö . . . . .											+	Es
<i>Clinambon inflatus</i> Ö . . . . .						+						Es
<i>Clinambon anomalus praecedens</i> Ö . . . . .						+	+					Es, R
<i>Clinambon anomalus</i> (Schlofth.) . . . . .							+					Es, R
<i>Clinambon anomalus postumus</i> Ö . . . . .								+				Es
<i>Ilmarinia dimorpha</i> Ö . . . . .								+				Es
<i>Ilmarinia sinuata</i> (Pahlen) . . . . .									+			Es
<i>Ilmarinia ponderosa</i> Ö . . . . .										+		Es
<i>Estlandia marginata</i> (Pahlen) . . . . .		+	+	+	+							Es (von Cö
<i>E. marginata aspera</i> (Ö.) . . . . .			+	+	+							Es [an])
<i>E. marginata magna</i> (Ö.) . . . . .			+	+	+							Es
<i>E. pyron</i> (Eichwald) . . . . .		+	+	+								Es, R
<i>E. pyron silicificata</i> Ö . . . . .		+	+	+		+	+					Es, R
<i>Kullervo panderi</i> (Ö.) . . . . .			+	+								Es
<i>Kullervo intacta</i> Ö . . . . .				+	+							Es
<i>Kullervo lacunata</i> Ö . . . . .				+								Es
<i>Kullervo aluwerensis</i> Ö . . . . .						+						Es
<i>Kullervo complectens</i> (Wiman) . . . . .										+		Es, Öland

## Stratigraphische Tabelle (B)

der Klitamboniten des *Megalaspis*- und des Vaginatenkalkes, die Genera *Antigonambonites*, *Rauna*, *Progonambonites*, *Apomatella*, *Pahlenella* und *Lacunarites* enthaltend.

Stufen und Zonen Arten	B I	B II			B III			
	$\beta$	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	
<i>Antigonambonites planus</i> (Pander) . . . . .	+	+	+	+	+			Es, R
<i>Antigon. costatus</i> Ö. . . . .				+				Es, R
<i>Antigon. sulcatus</i> (Ö.) . . . . .			+	+				Es
<i>A. mäekülaensis</i> Ö. . . . .			+	+				Es
<i>A. soror</i> Ö. . . . .			+					Es, R
<i>A. anna</i> Ö. . . . .				+	+			Es, R
<i>A. aequistriatus</i> (Gagel) . . . . .					+	+	+	Es, R
<i>Rauna janischewski</i> (Lessnikow) . . . . .			+	+				Es, R
<i>Rauna strophomenoides</i> Ö. . . . .			+	+				?
<i>R. wolchowiana</i> Ö. . . . .			+	+				R
<i>R. venusta</i> Ö. . . . .				+				R
<i>Progonambonites inflexus</i> (Pander) . . . . .					+	+	+	Es, R
<i>Progonambonites estonus</i> Ö. . . . .						+		Es
<i>Progon. catellatus</i> Ö. . . . .						+	+	R
<i>P. voborthi</i> (Pahlen) . . . . .						+		R
<i>Apomatella ingrica</i> (Pahlen) . . . . .			+	+				Es, R
<i>Pahlenella trigonula</i> (Eichw.) . . . . .						+		R
<i>Lacunarites ilmatar</i> Ö. . . . .						+		Es
<i>Lacunarites arcuatus</i> (Eichw.) . . . . .						+	+	R

Es bedeutet in den Tabellen: Es — Estland; R — Russland. B<sub>I</sub> $\beta$  ist die Zone mit *Megalaspides* und *Cyrtometopus primigenus*, (Mäeküla-Schichten); B<sub>II</sub> ist Megalaspiskalk; B<sub>III</sub> — Vaginatenkalk oder Kunda-Stufe. Die Zone B<sub>III</sub> $\alpha$  (*expansus*) ist in Estland nicht vertreten. C<sub>1</sub> ist die Tallinna-Aseri Stufe, *Echinosphaerites*-Kalk, resp. oberer Asaphiden-Kalk, C<sub>2</sub>-C<sub>3</sub> — die Kukruse-Stufe; D<sub>1</sub> — Jõhvi-, D<sub>2</sub> — Keila-, D<sub>3</sub> — Vasalemma- (mit der Oandofazies), E — Rakvere-, F<sub>1</sub> — Lyckholm-, resp. Saaremõisa- und F<sub>2</sub> — Porkuni-Stufe. Die letztere muss schon zum Llandovery gerechnet werden. Genaueres über die stratigraphischen Bezeichnungen siehe bei A. Öpik (1). In den Tabellen klein gedruckte Arten sind solche, wo das stratigraphische Niveau nicht sicher bekannt ist. Fett gedruckt sind häufige Leitformen.

Tabellen das Fehlen der *Ladogiella*-Arten; ihr Niveau ist annähernd bekannt, es ist dies der Vaginaten- und der untere Echinosphaeritenkalk. In Estland kommen sie sehr selten vor, wobei ihre Bestimmung der Art nach nicht gelingen will, da sie sich nicht gut genug auspräparieren lassen.

Die Bezeichnungsweise der Stufen und Zonen ist im wesentlichen dieselbe, wie sie schon früher [A. Öpik (1), S. 49 (Tabelle) und S. 237] verwendet worden ist. Als neu erscheint hier der Ausdruck „Oando-Schichten“. Es handelt sich hier um eine dem Hemikosmitenkalk von Vasalemma annähernd gleichzeitige Ablagerung, in welcher der kristallinische, grobe Krinoidenkalk durch dünnsschichtige blaugraue Tone und Mergel ersetzt wird. Diese Ablagerung wurde vom Verf. in verschiedenen Brunnen der Stadt Rakvere nachgewiesen. Der einzig bekannte natürliche Aufschluss befindet sich am Oando-Fluss. Die Fauna enthält zahlreiche typische Vertreter der Vasalemma-Stufe, aber keine Hemikosmiten. Daneben treten jedoch auch solche Formen wie *Rhynchotrema*, *Camerella*, welche hier früher unbekannt waren, und zahlreiche Ostrakoden auf. Eine nähere Beschreibung der Funde ist in Vorbereitung.

## II. Die Gestalt (Habitus) der Clitambonacea.

Die Verschiedenheiten der Gestalt stellen uns eine Gruppe von Merkmalen zur Verfügung, welche zum Auseinanderhalten von Arten sehr geeignet sind, auch bei Gattungen gute Dienste leisten, bei höheren Einheiten aber nur mit Vorsicht und nebenbei verwendet werden können. Als Beispiel ziehen wir die *Kullervo lacunata* heran, welche wegen der Gestalt ihrer Ventralchale anfangs als eine echte *Vellamo* [bei A. Öpik (1)] galt. Die andere, *Kullervo panderi*, war dagegen nur durch flache Dorsalschalen vertreten, deren Innenbau eine neue Gonambonitengattung vermuten liess. Besseres, hier beschriebenes Material zeigte, dass hinter der klitambonitidenartigen, eine *Vellamo* vortäuschenden Gestalt tatsächlich ein neues Glied der Gonamboniten verborgen war.

Die Gestalt der Brachiopoden wird bestimmt durch ihren Bauplan, dessen Hauptelemente die Bilateralität und die Zweisechaligkeit sind. Bei den Clitambonacea kommen noch, wie bei den Orthoidea und Strophomenacea, als variable Komponente der Gestalt der breite Schlossrand und die Area hinzu. Verschiedene Gestalten ergeben sich dann aus den Wölbungsverhältnissen, der Stärke der Wölbung, der Grösse, Krümmung und Neigung der Area.

Beliebige Gestalten sind aber bei den Clitambonacea,

wie auch bei den anderen Brachiopoden, nicht denkbar. Die Gestalt musste die Gleichgewichtslage des Brachiopoden gegenüber der Aussenwelt ermöglichen und den Anforderungen an Form- und Materialfestigkeit entsprechen. Die Zahl der möglichen Lösungen dieser Aufgabe ist relativ klein, und man könnte hier eine gewisse Analogie mit der Phasenregel herausfinden. Der entscheidende Unterschied zwischen den Brachiopoden und einem gegebenen anorganischen, entsprechend komponentenreichen System wäre der, dass beim letzteren die Reihenfolge der Gleichgewichtspunkte, die Evolution, nur durch die physikalischen Parameter, bei den ersteren aber durch die physikalischen (ökologischen) Bedingungen und die innere, organische Variabilität bestimmt wird. Der Lauf der Erdgeschichte zeigt einen wiederkehrenden Rhythmus der anorganischen Umwelt des Lebens, welcher sich im unabhängigen Auftreten ähnlicher Gestalten und deren Wiederholung bei zeitlich und räumlich verschiedenen Lebewesen widerspiegelt. Die unumkehrbare Entwicklung des Lebens muss sich also dem begrenzten Rahmen der Umwelt anpassen, sorgt aber dafür, dass eine genaue Wiederholung dennoch niemals zustande kommen kann.

Unter den Klitambonitiden können drei Haupttypen im Habitus fixiert werden: der bikonvexe aequivalvate, der pyramidale und der strophomenoide. Bikonvex ist *Ladogiella*, wobei die Schalen gleichmässig und stark gewölbt erscheinen. Diese Formen sind linsenförmig bis fast kugelig, die Area ist dabei von bescheidener Grösse (Textab. 28) und das Tier benutzt beide Schalen als Wohnraum, eine Differenzierung in Deckel und Gehäuse findet nicht statt.

Bei der zweiten, pyramidalen Stufe ist die mit grosser Area versehene ventrale Schale als Gehäuse, als Behälter der Weichteile entwickelt und die flache dorsale Schale dient eigentlich nur als Deckel des Gehäuses. So ist es besonders bei *Vellamo* zu beobachten. Bei *Clitambonites adscendens*, *squamatus* und *Hemipronites famulus* ist eine Abweichung vom *Vellamo*-Typus in dem Sinne vorhanden, dass der dorsale Deckel eine mässige Wölbung aufweist. Einen speziellen Fall stellt *Ilmarinia dimorpha* dar, wo ein Sinus und eine starke dorsale Wölbung bei pyramidaler Pedikelschale vorliegen. *Apomatella ingraca*, *Clinambon*, *Clitambonites adscendens* und einige *Vellamo*-Arten bilden für sich eine besondere Untergruppe innerhalb der Pyramidenschalen, indem sie auch im Alter eine mehr

oder weniger vorwärts geneigte, prokline Area besitzen (Textabb. 26, 32; Taf. XXXIX, Fig. 2). Dieses prokline Stadium müssen eigentlich alle Klitambonitidenarten in der Jugend durchmachen. Die älteste unter diesen ist dabei *Apomatella*, weshalb sie auch an die Wurzel des Klitambonitidenstammes gestellt wird. Aber bei *Clinambon* und *Vellamo* (wo die Proklinität vorhanden) ist diese infantile Neigung der Area eigentlich als Altersinfantilismus des Stammes zu bezeichnen. Dies ist um so wahrscheinlicher, als *Clinambon* der *Apomatella* gegenüber einen sehr verwickelten Innenbau aufweist.

Allerdings musste der zentral gelegene Wirbel von *Clinambon* (Taf. XLI, Fig. 2) eine ganz stabile, tetrakorallenartige, mit dem dorsalen Deckel nach oben gerichtete Lage des Gehäuses auf dem Substrate ermöglichen. Auch unter den *Vellamo*-Arten gibt es solche, die eine *Streptelasma*, bis auf die feine Querrieffung, nachahmen [vgl. hierzu A. Öpik (1), S. 44].

Das strophomenoide Stadium der Klitambonitiden ist durch die *Iru concava* (Textabb. 26) vertreten. Hier funktioniert die Ventralschale als ein konkaver Deckel. Interessanterweise ist bei dieser Art die Pedikelarea proklin geneigt, was der Schale ebenfalls ein infantiles Gepräge aufdrückt.

Die Gestalten der Gonamboniten, der *Estlandiidae* und der *Kullervoidae*, sind nicht so mannigfaltig wie die der Klitambonitiden. Pyramidal, mit hoher Area und mit flacher dorsaler Deckelschale, also ganz *Vellamo*-artig ist die *Kullervo*. Die älteren „Gonambonitiden“ sind, wie z. B. *Rauna* und *Antigonambonites*, von strophomenoider Gestalt. Dabei ist die Pedikelschale zumeist nur etwas konkav. Bei den Antigonamboniten und *Estlandia marginata* hat die Pedikelschale eine geringe konvexe Wölbung, wobei die Bauchigkeit der dorsalen Schale im allgemeinen zunimmt. Bei der letzten *Estlandia* — bei der *pyron* — ist die dorsale Schale zum Gehäuse und die Pedikelschale zum relativ flachen Deckel geworden. Bei diesen Gonamboniten kommt die infantil prokline Ventralarea überhaupt nicht vor.

Beim *Lacunarites* (Textabb. 26) endlich ist die Brachialschale tief konkav, so dass die Gestalt hier als rafinesquinoid bezeichnet werden kann.

Falls man noch die bei *Vellamo* u. a. vorkommende Asymmetrie hinzuzieht, so ist damit der ganze Gestaltenkreis der *Clitambonacea* umschrieben.

Die Gestalt der *Clitambonacea* ist, wie wir es schon oben gesehen haben (procline Area in der Jugend), auch vom Alter abhängig, wobei mit dem Alter die Wölbung, die Neigung der Area und die Schalenlänge zunehmen. Dieses Verhalten haben wir schon früher [A. Öpik (1)] durch zahlreiche Beispiele klar gestellt. Um diese Frage nochmals zu illustrieren, werden diesmal bei *Clinambon anomalus* an einem Exemplar die Zuwachslamellen genauer analysiert (Textabb. 32 III).

### III. Die Struktur der Schalensubstanz.

Bei den Klitambonitiden ist die Innenfläche der Schale glatt und erkennt man im Schliff keinerlei Poren oder Pseudoporen. Die Schalensubstanz ist also faserig, indem sie einen faserigen Bruch aufweist und im Querschnitt die Zuwachsschichten den Eindruck von echten Fasern hervorbringen können. Ausserdem bestehen diese Zuwachsschichten aus sehr feinen, senkrecht stehenden Kalkprismen. Die grössten Prismen hat *Ladogiella*.

Man kann bei den Klitamboniten zweierlei Lamellen unterscheiden. Erstens die primären Schalenlamellen, welche am Schalenrande beim Wachsen fortwährend abgelagert werden, wodurch der Schalenumfang sich vergrössert. Diese Lamellen liegen schuppenartig eine unter der anderen. Die Aussenfläche der zuletzt abgelagerten Lamelle bildet den Aussensaum der Schale mit dem randlichen Gefässnetz (Textabb. 9).

Zweitens die sekundäre Schalensubstanz [adventitious shell Schuchert & Cooper (2)], welche von der ganzen Mantelfläche aus abgesondert und über die primären Lamellen diskordant aufgelagert wird. Sie befördert nicht das Wachsen des Schalenumfangs, sondern nur dasjenige der Schalendicke. Die Anhäufung der sekundären Schalensubstanz ist eine Alterserscheinung: der Kalk, welcher früher am Schalenrande abgesetzt wurde, muss auch jetzt, wo die Weichteile nicht mehr weiterwachsen, irgendwie abgesetzt werden.

Die porenlose und pseudoporenlose Schalensubstanz kann als „glatt“ oder homogen bezeichnet werden. Eine ähnliche Struktur findet sich auch bei *Orthacea*, *Pentameracea* u. a.

Die Schalensubstanz der *Estlandiidae* und der *Kullervoidae*, resp. der „Gonamboniten“ ist heterogen. Die Muskelinsertionen und die Insertionen der Armspiralen sind glatt,

während die übrige Schalensubstanz strophomenoid pseudopunktiert erscheint. Die „Pseudopunctae“ oder Scheinpunkte werden durch Warzen mit hellem axialem Kern erzeugt. Diese Struktur ist von Carpenter (3) und Kozłowski (4) untersucht und beschrieben worden. Bei uns wird sie hier eingehend bei *Estlandia marginata* beschrieben [Taf. III, Fig. 5; Taf. II, Fig. 1a, 1b; Fig. 3; vgl. auch A. Öpik (5), Taf. IX, Fig. 3]. Da die Muskelinsertionen sich beim Wachsen der Schale verschieben, so werden die verlassenen, glatten Schalenteile z. T. durch die pseudopunktierte Substanz nachträglich überlagert. Dies ist besonders bei *Kullervo* (Textabb. 38) der Fall.

Die Warzen und Pseudoporen der Gonamboniten sind sehr fein und nicht bei jedem Exemplar genügend erhalten. Durch diagenetische Rekrystallisation, wie bei den Gonamboniten des Megalaspiskalkes, können sie z. T. verwischt werden. Bei verkieselten Schalen gehen die Pseudoporen ganz verloren. Zum Studium der Schalenstruktur sind am besten geeignet solche Exemplare, welche allseitig im Kalk eingebettet sind. Exemplare aus kieseligem, schon etwas dolomitischem, oft auch mergeligem Kalk sind für solche Studien weniger brauchbar. Um bessere und sicherere Resultate zu erhalten, müssen immer mehrere Stücke verschliffen werden. Beim Prüfen auf Scheinporen ist ein negatives Ergebnis erst bei mehrfacher Wiederholung als gesichert zu betrachten. Aber in vielen Fällen können, wegen allgemeiner Rekrystallisation, überhaupt keine Schlüsse über die Schalenstruktur gezogen werden. Als Beispiele derartig verwischter Schalenstruktur nennen wir die Brachiopoden aus den *Megalaspides*-Schichten (Zone mit *Cyrtometopus primigenus*, Mäeküla-Schichten, B<sub>1</sub>β, 3) des Ostbaltikums; *Orusia lenticularis* in den Stinkkalk-Ellipsoiden des skandinavischen Kambriums; *Billingsella coloradoensis* von Grand Teton. In Fällen, wo die Faserung, resp. die Lamellierung der Schale im Schriff verschwommen erscheint, kann ein sicheres Urteil nicht mehr gefällt werden. Die „granular groundmass“ [Walcott (6), S. 298, 299] kambrischer Brachiopoden wird wohl ganz sekundärer, diagenetischer Natur sein. Ganz besonders sind in dieser Hinsicht die wertvollen Erfahrungen von Schuchert & Cooper (2), S. 41 zu berücksichtigen. Vgl. hierzu auch A. Öpik (7), S. 6.

Die heterogene pseudopunktierte Schalenstruktur (Scheinporenstruktur) ist allen Strophomeniden, Plektambonitiden, Pro-

duktiden u. a. eigen. Sie ist auch bei *Taffia planoconvexa* zu erwarten.

Der Schalenstruktur nach zerfallen die Clitambonacea also in zwei natürliche Gruppen — 1) in die Clitambonitidae mit glatter und 2) die Estlandiidae und Kullervoidae mit pseudopunktierter heterogener Schale („Gonamboniten“).

Bei den Clitambonacea sind in der Schalenstruktur auch einige Züge zu beobachten, welche als spezielle Strukturen bezeichnet werden können. So zeigt *Clinambon anomalus* im Querschnitt des vorderen Teiles des dorsalen Ankers (Taf. 1, Fig. 4) eine verworrene mediane Naht, welche auch durch den Schlossfortsatz hindurchgeht. Diese Naht besteht auch in der Mittellinie der *A*-Platte und des Chilidiums und ist auch bei allen Klitambonitiden mehr oder weniger deutlich zu unterscheiden. Auch bei Plektambonitiden und Sowerbyellen kann diese Struktur in günstig ausgefallenen Schliffen beobachtet werden. Da es bei den Protremata manchmal der Fall ist, dass das Chilidium als laterale Chilidialplatten entwickelt erscheint, dass die *A*-Platte in der Mittellinie gespalten ist (*Kullervo aluverensis*, Textabb. 39), da ferner auch bei anderen Brachiopoden zwei deltidiale Platten anstatt einer einheitlichen *A*-Platte vorkommen, — so muss hier, in dieser Naht, eine Ureigenschaft der Brachiopoden verborgen sein. Sie hängt wohl mit der allgemeinen Bilateralität der Brachiopoden zusammen und wird auf die eine oder andere Weise sporadisch innerhalb einzelner Gruppen hervorgebracht.

Zu diesen speziellen Strukturen kann man auch die Verknüpfung des pulvillus (Taf. I, Fig. 1), den Bau des ventralen Septums, welcher z. T. die Entwicklungsgeschichte des Spondyliums widerspiegelt, u. a. rechnen. Gleichfalls kann die Faltung der Lamellen an der Schwelle der *Estlandia* (Taf. II, Fig. 1 d) und anderer Gonamboniten als eine spezielle, durch den Verlauf der Mantelsinuse erzeugte Struktur bezeichnet werden.

#### IV. Die Area (Interarea).

Die ventrale Area, resp. Interarea ist die grössere, die dorsale die kleinere. Bei allen Clitambonacea sind diese Flächen stets stark ausgebildet, im Durchschnitt bedeutend stärker als bei den Orthoidea. Falls man die Clitambonacea als me-

gaareat bezeichnet, sind die Orthoidea mesoareate Brachiopoden. Nur einige unter den letzteren haben hohe Areas, wie *Hesperorthis*. Formen wie *Kullervo lacunata* verdienen sogar als hyperareat (Taf. XXXVI, Fig. 5 c) bezeichnet zu werden. Die Höhe und Grösse der Area ist aber nach Art und Alter im allgemeinen ziemlich schwankend. Die beiden Areas zusammen tragen den viereckigen, rhomboiden Ausschnitt, das „Dithyrium“, dessen ventraler Teil als Deltidium, der dorsale aber als Notothyrium bekannt ist. Bei den *Clitambonacea* sind diese Öffnungen gewöhnlich durch die *A*-Platte und das Chilidium verdeckt.

Die Areas sind immer mehr oder weniger grob horizontal gestreift; es ist dies die Zuwachsstreifung des Schlossrandes (Taf. VIII, Fig. 2; Taf. XV, Fig. 2 a; Taf. XXI, Fig. 1; Taf. XXXI, Fig. 3 c), welche auch den Deckplatten des Dithyriums eigen ist. Ausserdem verlaufen auf der dorsalen Area seitlich vom Chilidium die Positionsspuren der Zahngruben (Textabb. 10) und auf der ventralen Area — die aus dem Wirbel ausstrahlenden Spuren der Schlosszähne und der Schlossrandzähnchen (Taf. XXXI, Fig. 3 c), wo solche vorhanden. Bei allen *Clitambonacea* besteht noch eine zum Schlossrande senkrechte Streifung der Areas, doch nur bei *Clinambon* (Taf. XV, Fig. 2 a und Taf. XXXIX, Fig. 2) ist sie genügend grob und gut erhalten, um abgebildet zu werden. Es ist dies eine Art Streifung, welche auch ausserhalb der Protremata verbreitet ist und vielleicht als ein Homologon zu radialen Schalenskulptur gedeutet werden kann.

Da das Chilidium sich über den Schlossrand emporwölbt, so hat die *A*-Platte an ihrem oberen, dorsalwärts gerichteten Rande zum Einfassen des Chilidiums einen „chilidialen Ausschnitt“, „arcus chilidii“. Am stärksten ist dieser bei *Vellamophrygia* ausgebildet (Taf. XIII, Fig. 7). Wo die dorsale Schale unbekannt ist, kann nach dem arcus chilidii die Grösse und die Gestalt des Chilidiums geschätzt werden und umgekehrt.

Bei *Apomatella* fehlen die Deckplatten des Dithyriums fast ganz. Bei älteren Exemplaren sind hier nämlich am Rande der *A*-Öffnung ganz deutlich die deltidialen Platten vorhanden und treten anstatt des Chilidiums gewöhnlich ganz schwache chilidiale Platten auf.

## V. Das Pedikelforamen.

Die Stielöffnung der *Clitambonacea* ist sehr mannigfaltig gestaltet. Als eine allgemeine Erscheinung ist dabei ihre später oder früher erscheinende Vernarbung anzusehen, welche nur bei wenigen Arten (bei einigen *Vellamo*- und *Kullervo*-Arten) nicht stattfindet.

Bei *Apomatella* und bei neanischen und vorneanischen *Clitambonacea* fehlt die  $\Delta$ -Platte und folglich auch das Foramen ganz, indem das ganze Deltidium als solches funktioniert. Bei *Clitambonites* (Taf. VIII, Fig. 2), bei *Estlandia marginata* u. a. liegt das Foramen an der Spitze der  $\Delta$ -Platte, ist nicht gross und vernarbt früh. Beim relativ grossen Foramen von *Clinambon* (Taf. XXXIX, Fig. 2) findet ebenfalls ein allmähliches Vernarben statt. Bei *Vellamo* ist das Foramen zu meist offen oder es vernarbt nur teilweise, nicht ganz. Sehr selten (*V. vernevili*), und dann nur im hohen Alter, ist das Foramen bei *Vellamo* ganz verstopft. Bei mehreren *Progonambonites*-Formen und bei *Estlandia pyron* sieht man anstatt des Foramens oder dessen Narbe einen fast ganz geschlossenen, sichelförmigen Spalt auftreten. Bei *Kullervo complectens* (Wiman) ist das Foramen zu einem besonderen Haftorgan entwickelt worden.

Es ist sehr möglich, dass, wo mit der Zeit das Foramen vernarbte, der Pedikel sich in ein Ligament umwandelte, welches einerseits am Substrat, anderseits aber an der Narbe des ehemaligen Foramens haftete. Dies war vielleicht der Fall bei *Clitambonites*, *Clinambon*, *Estlandia* u. a. Auch *Ladogiella* muss hier angeführt werden, da diese Gruppe, entgegen Schuchert & Cooper (2), S. 116, ein kleines, früh vernarbtes, fast ganz apikal gelegenes Foramen aufweist.

Sonderbarerweise zeigen die mit offenem Foramen versehenen *Vellamo*-Arten eine asymmetrische Schale und eine gedrehte Area, was eigentlich auf eine unmittelbare Befestigung der Schale an das Substrat hindeutet. Es ist sehr wahrscheinlich, dass hier der Pedikel sehr kurz war, wodurch die Schale nur in einer Lage festgehalten und so ein freies Schwanken verhindert wurde. Allerdings waren die *Vellamo*-Formen und die *Kullervo* viel starrer am Boden befestigt, als die stets symmetrischen *Clitambonites*, *Clinambon* u. a., deren vermutliches Pedikelligament eine grössere Nachgiebigkeit besitzen musste. Möglicherweise steckten manche *Vellamo*-Arten [vgl. A. Öpik (1), S. 44] mit dem

Wirbel der Pedikelschale im Sediment. Für *Estlandia pyron* [Öpik (1), S. 229] kann z. T. ein Anwachsen der Pedikelschale an das Substrat angenommen werden.

Bei *Antigonambonites planus* (Taf. XXXIV, Fig. 2 a, 2 b) ist das Foramen sehr klein, apikal und vernarbt in frühester Jugend. Dabei hat es sich zu einer Art Haftscheibe umgestaltet und zeigt, wo es besser erhalten ist, den Abdruck oder die Form des Gegenstandes, welcher als Substrat gedient hat.

Das Foramen der *Clitambonacea* ist entweder als eine Perforation des Pseudodeltidiums (*Clitambonites*, *Estlandia* u. a.) oder als der durch die  $\mathcal{A}$ -Platte nicht verdeckte apikale Teil der Deltidialöffnung zu deuten. Die Schale selbst ist niemals perforiert, wie es bei den *Strophomenacea* der Fall ist [vgl. hierzu das schöne Bild der *Leptaena emarginata* (Barrande) bei Kozłowski (4), S. 93]. Das Foramen der *Clitambonacea* entsteht dadurch, dass die wachsende  $\mathcal{A}$ -Platte sich um den bereits vorhandenen Pedikel schmiegen muss. Dies ist wohl am besten auf Taf. XXXIX, Fig. 2, am *Clinambon anomalus* zu sehen, wo anfangs ein *Apometella*-artiges, offenes Deltidium bestand, dem sich später die seitlichen deltidialen Platten anschlossen. Diese Deltidialplatten haben sich schliesslich, das Foramen abschliessend, zum Pseudodeltidium vereinigt. Dass es in der Tat so war, geht aus den Zuwachsstreifen der Area und des Pseudodeltidiums, oder besser der Deltidialplatten hervor, welche durch das Foramen abgeschnitten werden. Bei Formen wie *Kullervo aluverensis* (Textabb. 39), wo das Foramen schon in der Mitte der  $\mathcal{A}$ -Platte liegt, wurde von Anfang an ein ganzes Pseudodeltidium und nicht deltidiale Platten entwickelt (vgl. über die mediane Naht im Abschnitte über die Struktur der Schalen-substanz). Am längsten blieb das Deltidium ganz offen bei *Ilmarinia* (Taf. XIX, Fig. 1 d) und *Vellamo phrygia* (Taf. XIII, Fig. 7), wo die Deltidialplatten sich erst am Anfang des ephebi-schen Alters zusammengeschlossen haben.

## VI. Der dorsale Anker (*Cardinalia* Schuchert & Cooper).

Taf. I, Fig. 4; III, Fig. 5; IV, Fig. 1; VI, Fig. 2—4; XI, Fig. 4; XII, Fig. 36; XIII, Fig. 1; XVI, Fig. 1, 2; XXII; XXV, Fig. 1; XXXI, Fig. 2; XXXV, Fig. 1; XXXVI, Fig. 1—3; XXXIX, Fig. 1; XLII—XLIII; Textabb. 48; 50; 52.

Der dorsale Anker der *Clitambonacea* besteht aus zwei Paar Öffnernarben, welche voneinander durch den Schlossfortsatz

und seine Nebenleisten getrennt werden; aus dem Chilidium, welches einerseits mit der Area, anderseits aber mit den Armträgern (Crura, Brachiophora bei Schuchert & Cooper) in Verbindung steht, und aus den Zahngruben mit den dorsalen Dentikeln (Sch. & C.). Unmittelbar vor dem Anker befindet sich der Hauptknoten der Gefässwülste (nodus principalis), von welchem nach hinten der Schlossfortsatz, nach vorne das Mittelseptum und nach den Seiten die z. T. die Crura umhüllenden Wülste der *vascula cruralia* ablaufen.

Der Anker von *Clitambonites* ist von uns schon einmal beschrieben worden [A. Öpik (8), S. 66, Taf. XI, Fig. 45]. Hier ist er Taf. XXXIX, Fig. 1 und Textabb. 25 nochmals wiedergegeben. Die Armträger sind klein, seitlich abgeplattet und die Insertion der Armspiralen besteht aus je einer feinen Rinne auf der oberen Kante der Platte (Taf. XXXIX, Fig. 1, rechts). Die Nebenzapfen des Schlossfortsatzes sind niedrig und laufen im Wirbel der Schale zusammen. Der Mittelzapfen trägt ein kleines Grübchen oder, was häufiger vorkommt, einen feinen Kiel, ganz wie es bei *Vellamo verneuili* Taf. XIII, Fig. 1 der Fall ist. Das Chilidium und der Schlossfortsatz sind gewöhnlich nicht miteinander verwachsen. Das Chilidium ist stark gebogen und bildet fast einen Halbkreis.

Der Anker von *Vellamo* gleicht in den Hauptzügen dem von *Clitambonites*, doch weist er einige, stets wiederkehrende Unterschiede auf. Erstens bildet das Chilidium von *Vellamo* einen flachen, breiten Bogen, resp. ein Kreissegment, und zweitens ist es oft mit dem Schlossfortsatz verwachsen. Relativ schmal, aber dennoch viel breiter und flacher gebogen als bei *Clitambonites* ist es bei *Vellamo pyramidalis*, Taf. XI, Fig. 4, 5. Ebenso haben wir Fig. 1 a, bei *Vellamo rara*, sogar ein vorne gestutztes Chilidium vor uns. Bei *Vellamo defecta* Taf. XII, Fig. 36 haben wir den seltenen Fall des Fehlens des Schlossfortsatzes abgebildet. Es ist dies ein Beleg dafür, dass der Schlossfortsatz nicht als Muskelträger, sondern als Septum funktionierte.

Ein breites, *Vellamo*-artiges Chilidium und einen ebensolchen Anker hat auch die *Ilmarinia* (Taf. XVIII, Fig. 2; Taf. XIX, Fig. 3—5).

Originelle Züge finden sich am Anker von *Iru concava*, Taf. IV, Fig. 1. Die Cruralplatten, resp. Armträger sind hier

keil- oder axtförmig und die äusseren Öffnernarben breiten sich weit über diese Platten aus.

Der Anker von *Clinambon* hat einen sehr hohen Schlossfortsatz (Taf. XVI, Fig. 1), dessen Anatomie Taf. I, Fig. 4 dargestellt ist (vgl. oben, unter Struktur der Schalensubstanz). Das kräftige, fast hypertrophierte Chilidium verdeckt hier fast ganz die Öffnernarben (Textabb. 10). In der Jugend sind auch die Seitenleisten des Schlossfortsatzes sichtbar (Taf. XVI, Fig. 2).

Etwas verwickeltere Züge sind dem Anker der *Ladogiella* eigen (Taf. XLII, Fig. 1, 2; Textabb. 12). Die Öffnerinsertionen erscheinen hier als schmale Furchen, welche zum Nabel hin konvergieren. Auch der Schlossfortsatz ist bei der *Ladogiella*, besonders bei alten Exemplaren, sehr dick. Das zwar grosse, aber offenbar sehr locker befestigte Chilidium fehlt bei isolierten Schalen immer. Die Armträger sind angeschwollen und umgeben auch seitlich die Zahngruben ganz. Es ist auch eine Art von Fulkrallplatten (Schuchert & Cooper) bei der *Ladogiella* vorhanden, wie sie bei *Finkelnburgia* und mehreren *Dalmanellacea* vorkommen. Die Seitenzapfen erscheinen, offenbar wegen der rinnenförmigen Gestalt der Öffnernarben, sporadisch und oft nur einseitig (Taf. XLII, Fig. 1) entwickelt. Die angeschwollenen, unterhöhlten Crura erinnern hier an die *Estlandia*, doch ist diese Erscheinung eigentlich mit der starken Wölbung der Dorsalschale in Zusammenhang zu bringen, welche eine exponierte Stellung der armtragenden Wülste erforderlich machte.

Den einfachsten, unvollständigen Anker finden wir bei *Apomatella ingraca* (Taf. III, Fig. 7). Anstatt des Chilidiums besteht hier, an den Rändern des Notothyriums, je eine niedrige chilidiale Platte, welche mit den *Clitambonites*-artigen, seitlich abgeplatteten Crura in Verbindung steht. Der Anker selbst ist sehr breit. Dieser *Apomatella*-Anker kann sehr leicht als Ausgangspunkt eines *Clitambonites*-, *Clinambon*- und *Vellamo*-Ankers angesehen werden.

Der „Gonamboniten“-Anker unterscheidet sich von dem der Klitambonitiden durch mehrere, stets wiederkehrende Züge. Er ist im Verhältnis zur Breite des Schlossrandes immer klein, das Chilidium ist dünn und zart, und es ist bei letzterem im Innern an jeder Seite je eine besondere Protuberanz vorhanden. Am besten kann der Anker bei *Estlandia marginata* studiert werden (Taf. III, Fig. 5; Taf. XXII; Textabb. 48). Die Öffnerinsertionen,

ein inneres und ein äusseres Paar, sind scharf und deutlich begrenzt, offenbar deutlicher als bei irgendeinem anderen paläozoischen Brachiopoden. Das äussere Paar trägt einige Längsstreifen und ist vom inneren Paare durch die Nebenzapfen, resp. Nebenleisten des Schlossfortsatzes getrennt. Diese sind in der Jugend (Taf. XXII, Fig. 1) schwach, werden mit dem Alter kräftiger. Gleichsinnig mit diesen Nebenleisten verlaufen auch die chilidialen Protuberanzen auf der Innenseite des Chilidiums. Bei alten Exemplaren vereinigen sie sich schliesslich mit den Nebenleisten des Ankers (Taf. XXII, Fig. 3), wodurch die äusseren Öffnernerben zu tiefen, abgesonderten Gruben ausgebildet werden. Die Insertionen der Armspiralen (Textabb. 48 und Taf. XXII, Fig. 1) sind rundlich, zeigen eine Positionsspur, entlang welcher die eigentliche Insertion sich nach vorne verschob, und die Armträger selbst sind allseitig durch die hier mächtigen Wülste der *vascula cruralia* umhüllt. Einen ganz gleichen Anker zeigen auch *Rauna* und *Antigonambonites planus* (Taf. XXXI, Fig. 2), wo ebenfalls eine Verschmelzung der chilidialen Protuberanzen mit den Nebenleisten des Ankers stattgefunden hat. Abweichende Züge vom Bautyp der *Estlandia* und des *Antigonambonites* finden wir beim Anker von *Progonambonites* (Taf. XXIV, Fig. 1, 2 und Textabb. 49). Hier ist das Notothyrium, demnach auch das Öffnernerbenfeld, sehr breit und die Crura laufen in der Mittellinie zusammen. Es ist dies eine Bauart des Ankers, welche auch bei *Deltatreta typica* [Schuchert & Cooper (2), Taf. VI, Fig. 30] vorhanden zu sein scheint. Das Chilidium bei *Progonambonites* ist gewöhnlich sehr locker befestigt und daher nur selten erhalten.

Der eigenartige *Kullervo*-Anker ist relativ breit, und in der Lage der Armträger gleicht er fast ganz dem des *Progonambonites* (Taf. XXXV, Fig. 1; Taf. XXXVI, Fig. 1 a, 3; Textabb. 49). Doch ist hier das Chilidium stets vorhanden, es ist mit dem Schlossfortsatz verwachsen und die Verwachsungsstelle zeigt äusserlich eine vertikale Furche, die „Strophomenidenfurche“. Die chilidialen Protuberanzen sind ganz wie bei *Estlandia* ausgeprägt. Die Nebenleisten des Ankers (Textabb. 41) sind hier aber mit dem Mittelzapfen des Schlossfortsatzes fast im Gleichgewicht, dem theoretischen Falle bei A. Öpik (8), S. 61, Fig. 6 I entsprechend.

## VI. Der ventrale Schlossrand.

Der ventrale Schlossrand ist immer linear, der breiten Area entsprechend. In den meisten Fällen (alle Klitambonitiden, *Estlandia*, *Progonambonites* und *Kullervo*) trägt er an den Ecken des Deltidiums die üblichen, mehr oder weniger kräftigen Schlosszähne, welche hinten bei den Klitamboniten noch je eine mehr oder weniger deutliche, feine Furche zur Einfassung des dorsalen Dentikels (bei *Clitambonites squamatus devius*, Taf. XXXIX, Fig. 1 sichtbar) führen. Am kräftigsten sind die Schlosszähne bei *Estlandia* (Taf. XXI, Fig. 1 und 3) entwickelt. Bei *Antigonambonites planus* findet eine merkliche Reduktion der Schlosszähne statt (Taf. XXXI, Fig. 3 c). Der Zahn ist dünn und schwach, und es entwickelt sich dabei eine feinere Zähnelung, Krenelierung des Schlossrandes. Bei *Rauna* ist dieser Vorgang noch weiter gegangen, indem hier (Taf. XXVII, Fig. 1—3) von den Schlosszähnen nur noch rudimentäre Höckerchen übriggeblieben sind.

Bei allen Clitambonacea sitzt der ventrale Schlosszahn mit seiner bis zum Wirbel reichenden Wurzel in der Naht zwischen dem Spondylium, der Kante des Deltidiums und dem Pseudodeltidium und wird ganz von diesem umhüllt. Bei *Kullervo* dagegen (Taf. XXXV, Fig. 5) ist die Spur des Zahnes als ein scharfkantiger Wall zwischen dem Spondylium und dem Deltidialrande sichtbar.

## VIII. Die dorsalen Insertionen der Schliessmuskeln.

Hinsichtlich der Gestalt der dorsalen Muskelnarben zerfallen die Clitambonacea in drei ganz scharf voneinander getrennte Gruppen.

Die erste Gruppe bilden die Clitambonitidae, bei welchen die zwei Narbenpaare mehr oder weniger zentral und dicht nebeneinander stehen, wobei ihre Umrisse abgerundet erscheinen. Sie werden in der sagittalen Richtung durch das mehr oder weniger starke Mittelseptum und in der Querrichtung durch die beiden Stränge der *vascula intermyaria* voneinander getrennt (Textabb. 8). Die Narben des vorderen Muskelnarbenpaares zeigen als Regel vorne je eine seitliche Einbuchtung (Taf. V, Fig. 1; Taf. VI, Fig. 2, 3; Taf. XIII, Fig. 5 c; Taf. XLII; Textabb. 8, 10, 11 und 12), welche bald schwächer, wie bei *Ilmarinia* (Textabb. 11), bald stärker, wie bei *Clinambon* (Text-

abb. 10) sein kann. Diese Einbuchtung ist durch die beiden inter-vaskularen Bänder bedingt, welche die Spuren der inneren *vascula myaria* von den äusseren *vascula myaria* trennen. Sowohl diese Gefässe (*vascula myaria*), als auch die entsprechenden Einbuchtungen der Narben haben eine grössere Verbreitung unter den Brachiopoden (*Protremata*). Ein musterhaftes Beispiel in dieser Hinsicht ausserhalb der Klitamboniten bietet *Productorthis* [Kozłowski (10)]. In seltenen Fällen, wie bei *Clitambonites schmidti*, Taf. VI, Fig. 3 und Textabb. 8, entspricht dieser Einbuchtung die durch die Insertion überdeckte Verlegungsspur des mittleren myaren Gefässwulstes. Wo diese Positionsspuren stark sind, kann eine Gliederung der Narben in mehr als vier Paar vorgetäuscht werden (*Ilmarinia sinuata*, Taf. XIX, Fig. 3). Der Vorderrand der Muskelnarben (Taf. XIII, Fig. 1 und 5c; XIV, Fig. 1, 5) zeigt bei *Vellamo* sehr starke, bei den anderen Klitambonitiden aber schwache, zugespitzte Längsstreifen oder Wülste. Es sind dies offenbar Gefässwülste der transmyaren Vaskularapophysen, welche unmittelbar von den Strängen der *vascula cruralia* und *vascula intermyaria* (vgl. Textabb. 8, 12 und 19) ausstrahlen. In seltenen Fällen, wie bei *Clitambonites schmidti*, Taf. V, Fig. 2 (Textabb. 8), bei *Vellamo*, Taf. XIII, Fig. 5c und *Ladogiella*, Taf. XLII zeigen die Narbenflächen eine zarte Netzzeichnung, welche durch feine, regellos verlaufende Wülste erzeugt wird. Diese rührt wohl ebenfalls von intermyaren Gefässkapillaren her und kann auch bei anderen *Protremata* ab und zu beobachtet werden.

Gemäss den verschiedenen Modifikationen der Gestalt der dorsalen Muskelnarben können innerhalb der Klitambonitidengruppe noch folgende Unterabteilungen unterschieden werden: 1) *Clitambonites*, *Ilmarinia* und *Ladogiella*, wo die vorderen Narben gross, die hinteren dagegen klein und fast verkümmert sind. Ähnliche Verhältnisse sind auch bei manchen *Orthacea* anzutreffen. Allerdings passt *Ilmarinia dimorpha* nicht ganz in diese Gruppe hinein, da sie zwar kleinere, aber wohlentwickelte hintere Narben (Taf. XVIII, Fig. 2) hat; 2) *Vellamo*-Abteilung, wo, in der Grösse der Narben mit *Clitambonites* verglichen, umgekehrte Verhältnisse auftreten. Hier (Taf. XIII, Fig. 1 u. a.) sind die hinteren Narben die grösseren und breiteren, die vorderen sind kleiner. Bei älteren *Vellamo*-Arten (*V. pyramidalis*, Taf. XI, Fig. 4, 5) finden wir jedoch Verhältnisse, die an *Clitambonites* erinnern, indem

die vorderen Narben noch etwas grösser als die hinteren erscheinen; 3) *Clinambon*, wo *Clitambonites*-artige Grössenverhältnisse herrschen, das ganze Narbenfeld aber mehr gerundet erscheint.

Die zweite Gruppe (hinsichtlich der dorsalen Muskelnarben) der *Clitambonacea* bilden die *Estlandiidae*. Die langen Achsen der mehr elliptischen Narben stehen hier schräg zur Mittellinie, die vorderen Narben sind immer im Verhältnis zu den hinteren ganz klein und das ganze Narbenfeld läuft gewöhnlich in mehr oder weniger deutliche, spitze intervaskuläre Leisten aus. Die Narben sind, den Wülsten der transmyaren Gefässe entsprechend, längsgestreift. Die eigenartigen Umrisse der Narben ergeben hier ein von denen der Klitambonitiden ganz verschiedenes Bild. Hinsichtlich der Gestalt der dorsalen Narben können unter den *Estlandiidae* zwei Unterabteilungen unterschieden werden. Erstens die Unterabteilung mit *Estlandia* und *Progonambonites* (Textabb. 14 und 49; Taf. XXI, Fig. 2; Taf. XXIII, Fig. 1 a; Taf. XXIV, Fig. 1), wo die Narben eckige Umrisse haben und etwas über den Schalenboden erhöhte Felder darstellen (letzteres besonders bei *Progonambonites* und *Estlandia pyron*). Die Längsstreifung ist hier bei *Estlandia aspera*, Taf. XXI, Fig. 2, sichtbar [vgl. auch A. Öpik (1), Taf. XIX, Fig. 235 und Schuchert & Cooper (2), Taf. VIII, Fig. 6]. Zweitens die Unterabteilung mit *Rauna* und *Antigonambonites*, wo die Muskelnarben abgerundete, elliptische Gestalt haben (Taf. XXV, Fig. 1 a und Textabb. 50; Taf. XXXI, Fig. 2) und als schwach umwallte Vertiefungen ausgebildet sind. Bei *Rauna* (Taf. XXV, Fig. 1 a) sind die Apophysen der transmyaren Gefässe besonders kräftig ausgebildet. Ähnlich gestaltete Muskelnarben finden sich bei *Finkelnburgia* (Textabb. 23), *Syntrophina* [Schuchert & Cooper (2), Taf. XV, Fig. 30, 31] und *Syntrophioides* (ibid. Taf. XV, Fig. 23). Dabei sind *Finkelnburgia* und *Syntrophina* mit ihren erhöhten Narbenfeldern Homologa der *Estlandia* und des *Progonambonites*, während *Syntrophioides* mehr vertiefte und daher der *Rauna* ähnliche Narben besitzt.

Ganz abweichend von den Klitambonitiden und *Estlandiidae* ist das dorsale Narbenfeld bei *Kullervo* ausgebildet, weshalb dies hier als eine dritte Gruppe betrachtet wird. Die dorsalen Schliessernarben stehen hier weit voneinander und vom Mittelseptum entfernt (Taf. XXXV, Fig. 1, 2, 7 a; Taf. XXXVI,

Fig. 1 a, 2 a, 3; Textabb. 38, 41 und 52). Die vorderen Narben sind rundlich und klein, die hinteren schmal und rinnenförmig und, was hier als eine besondere Eigenart zu bezeichnen ist, die Narben haben während des Wachsens der Schale vertiefte Positionsspuren auf deren Innenfläche hinterlassen (Textabb. 38 und 52). Unter den anderen Brachiopoden kann nur bei *Oligomya exporrecta* (Linnarsson) ein ähnliches, mit Positionsspuren verbundenes Narbenfeld vermutet werden [vgl. bei Ch. Walcott (6), Taf. LXXXVIII, Fig. 12, Dorsalschale der *Billingsella exporrecta*]. Möglicherweise sind die dorsalen Muskelnarben auch bei *Huenella texana* [Walcott (6), Taf. CIII, Fig. 2] von derselben Bauart.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass die *Pahlenella trigonula* (Eichwald) [vgl. Pahlen (9), Taf. IV, Fig. 24 und Schuchert & Cooper (2), Taf. VII, Fig. 4] ein dorsales Narbenfeld besitzt („the disc is shield-shaped and produced anteriorly into a short process“; „in the dorsal valve, the development of an elevated adductor field is a convergence toward the type of structure seen in *Leptelloidea* Jones“), welches in keine der oben beschriebenen Gruppen hineinpasst. Somit bildet die *Pahlenella* eine besondere, die vierte, Anhangsgruppe bezüglich der Bauart der dorsalen Muskelnarben.

### IX. Das Spondylium (resp. die Insertionen der Schliess- und Öffnermuskeln und des Pedikels).

Die geschichtliche Entwicklung des Begriffes „Spondylium“ ist trefflich von Schuchert & Cooper (2), S. 26—29 zusammengefasst worden. Die beiden Autoren geben auch eine Übersicht über die verschiedenen Typen des Spondyliums, und wir werden hier im allgemeinen der von ihnen vorgeschlagenen Terminologie folgen. Allerdings möchten wir den von Kozłowski (4) aufgestellten trefflichen Begriff des Spondylium discretum der Poramboniten aufrechterhalten, und es scheint auch kein Grund vorzuliegen, diese Bezeichnung durch das Wort „Spondyloid“ zu ersetzen.

Nach Kozłowski (4) und später nach Schuchert & Cooper (2) soll für die Klitambonitiden das Spondylium simplex, also ein ventraler, umbonaler Napf, welcher durch verwachsene Zahnstützen gebildet und durch das Mittelseptum gestützt wird,

charakteristisch sein. Dies stimmt für *Clitambonites adscendens*, für alle *Vellamo*-Arten, für *Clinambon* und für *Ilmarinia*. Abweichungen finden wir bei *Clitambonites squamatus* und *schmidti*, *Iru concava* und bei den *Estlandiidae* und *Kullervoidae* vor, welche letztere besonders stark von dem simplex-führenden Typus abweichen.

Das Spondylium simplex der Clitambonitidae wird hier Taf. I, Fig. 1, 3; Taf. III, Fig. 6; Taf. XIII, Fig. 5 a; Taf. XIV, Fig. 2, 7; Taf. XV, Fig. 1 c; Taf. XVI, Fig. 3, 4;

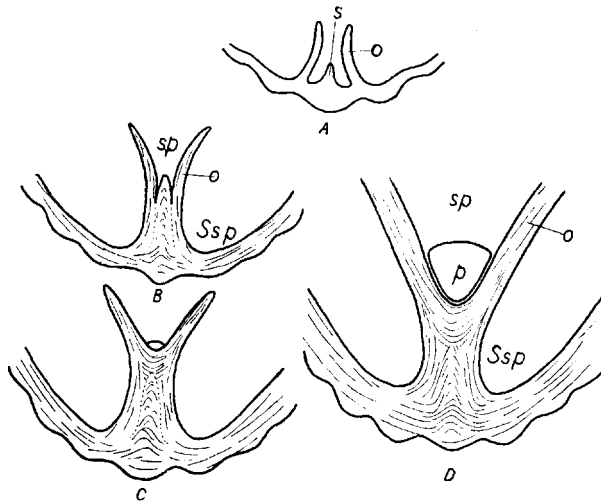


Abb. 1. Aufbau und vermutliche Morphogenese des Spondylium simplex von *Clitambonites adscendens*, stark vergrößert. A bis C sind auf Grund des Verlaufes der Zuwachslamellen des Schliffes Taf. I, Fig. 1 konstruiert und D ist nach diesem Schliffe selbst gezeichnet worden. A — entspricht dem jung-nepionischen Stadium, wo die Zahnstützen ein schmales Spondylium discretum bilden. B — stellt das erste neanische Stadium als Sp. simplex dar, wo das Mittelseptum überwachsen wird, der spondyliare Raum bereits ausgefüllt ist und die Zahnstützen mit dem Septum verschmolzen erscheinen. C — entspricht dem Beginn des ephibischen Alters, wo die Seitenplatten des Spondyliums sich über dem Septum durch Bildung durchlaufender Zuwachslamellen vereinigt haben. Der Pulvillus ist bereits angelegt worden. D — ist das Spondylium einer erwachsenen Schale mit kräftigem Pulvillus. Es bedeutet hier: Sp — das Spondylium, resp. die spondyliare Höhle; O — Zahnstütze und in späteren Stadien — Seitenplatte des Spondyliums; p — Pulvillus (offenbar eine Fortsetzung der A-Platte auf dem Boden des Spondyliums); s — Mittelseptum, das den Kern des eigentlichen Septums bildet, durch welches das ausgewachsene Spondylium gestützt wird; Ssp — der subspondyliare Raum (Höhle, resp. Kammer).

Taf. XVII, Fig. 1 a, 1 b, 1 c, 26; Taf. XVIII; Taf. XIX, Fig. 8 c und Textabb. 1 und 2 dargestellt.

Aus dem Dünnschliff Taf. I, Fig. 1 von *Clitambonites ascendens* (Pander) geht hervor, dass das Spondylium als solches in seiner ganzen Länge durch das Mittelseptum gestürzt wird.

Der Schliff ist nämlich parallel zur ventralen Area, durch Abschleifen dieser hergestellt worden. Er zeigt somit den primären, vorneanischen Teil der Schale aufgedeckt, wohin das Mittelseptum, aber noch nicht das eigentliche Spondylium gehört. Ein näheres Studium der Zuwachslamellen zeigte auch, dass dieses Septum kein einheitliches Gebilde ist, sondern dass es durch nachträgliches Überwachsen eines nepionischen, Spondylium discretum-artigen

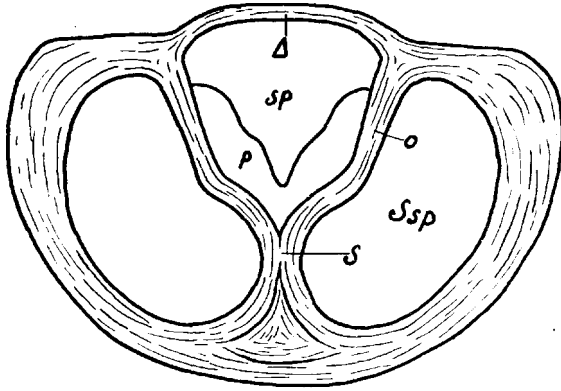


Abb. 2. Apikaler Schnitt durch *Vellamo magna* nov. aus dem Keila-Kalkstein ( $D_2$ ) von Oando-Kalmu. Ca  $\times 8$  der nat. Grösse. A — Pseudodeltidium; Sp — Spondylium, resp. die spondyliare Höhle; p — pulvillusartige Verdickung auf dem Boden des Spondyliums; O — Zahnstütze, resp. Seitenplatte des Spondyliums; S — Septum, welches durch das Zusammentreten der Zahnstützen gebildet worden ist.

Gebildes hervorgebracht ist (Textabb. 1). Nach der umbonalen Höhe des Mittelseptums von *Clitambonites ascendens* zu urteilen, müssten die nepionischen Individuen mit dem primären Spondylium discretum höchstens 1,5 mm gross gewesen sein.

Die vermutliche Ontogenie des Spondyliums von *Clitambonites ascendens* auf Grund des Verlaufes der Schalenlamellen ist in der Textabb. 1 zu restaurieren versucht worden. Es scheint, dass die Zahnstützen im nepionischen Alter nicht verwachsen, wohl aber einander näher waren. In den folgenden Stadien wird der Raum zwischen den Zahnstützen ausgefüllt und das primäre Septum durch die eigentlichen spondyliaren Lamellen eingehüllt. Als Endstadium entwickelt sich hier im tiefsten Teile des Spondyliums ein besonderer Körper (Textabb. 1 und Taf. I, Fig. 1),

welcher aus verknüllten Lamellen besteht und welchen wir als Pulvillus bezeichnen. Es ist dies eigentlich der in das Spondylium reichende, primäre Teil der  $\mathcal{A}$ -Platte. Der Pulvillus ist mit dem Spondylium nur ganz locker verbunden.

Wie gesagt, ist auch bei anderen Clitambonitiden das Spondylium auf einem präexistierenden Mittelseptum aufgebaut worden. Bei *Vellamo* (Textabb. 2) ist in manchen Fällen dieses Septum noch gut erkennbar und die Zahnstützen berühren einander erst über dem Septum. Bei *Clinambon* ist aber diese Struktur kaum zu entziffern, indem die Lamellen gewöhnlich stark verknüllt und in tieferen Schichten sehr fein sind. Bei anderen Exemplaren aber (Taf. XXXVIII, Fig. 4) kommt diese ursprüngliche Struktur dadurch zum Vorschein, dass die Schalen sich *Pentamerus*-artig spalten lassen, wobei die Spaltfläche genau durch das Septum hindurchläuft, um erst im Pseudodeltidium gestört zu werden.

Das Spondylium simplex tangens. Bei *Clitambonites schmidti* Taf. III, Fig. 1, in einem Schliff, welcher ebenfalls durch Abschleifen der Area hergestellt wurde, fehlt das subspondyliare Mittelseptum ganz. Entfernt man hier den kleinen pulvillus ebenfalls, dann entsteht das Bild eines echten Spondylium discretum, bei welchem die Zahnstützen überhaupt nicht mehr miteinander in Berührung kommen. Die jugendliche Pedikelschale derselben Art Textabb. 33 zeigt aber schon ein kurzes Mittelseptum, welches bei älteren Exemplaren ganz durch das Spondylium verdeckt und durch sekundäre Schalensubstanz eingehüllt wird (vergl. weiter unter *Clitambonites schmidti epigonus*). Ferner zeigt die Varietätenreihe des *Clitambonites schmidti* (vgl. die Beschreibung dieser Art) eine allmähliche Rückbildung des Mittelseptums, und es ist demnach anzunehmen, dass das Spondylium hier eigentlich kein typisches Spondylium discretum, sondern ein aus einem Sp. simplex durch Rückbildung des Mittelseptums hervorgegangenes sessiles Spondylium ist. Bei *Clitambonites schmidti* ist also das Spondylium in seinem hinteren Teil sekundär sessil geworden, es berührt unmittelbar den Boden der Schale und wir bezeichnen es deshalb als ein Spondylium simplex tangens. Ontogenetisch ist es ein Homologon des Sp. simplex von *Clit. ascendens* und *Vellamo*, morphologisch ist es eine Mischung desselben mit dem Sp. discretum. Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir bei *Clitambonites*

*squamatus* (Taf. I, Fig. 2 und Taf. XX, Fig. 2), wo aber der primäre Charakter des Spondylium simplex besser als bei *Clit. schmidti* erhalten bleibt. Dasselbe gilt auch bezüglich der *Ladogiella* (*Hemipronites auctorum*), wo Taf. III, Fig. 3 immerhin noch ein breites, plumpes, aber niedriges Mittelseptum angedeutet vorliegt. Diesen Charakter behält hier das Septum fast auf seiner ganzen Strecke, so dass das Spondylium von *Ladogiella* in seiner Mittellinie als ein sessiles Spondylium oder Spondylium tangens bezeichnet werden kann. Von ganz sessiler, resp. tangenter Lage ist das Spondylium bei der *Iru concava* (Taf. IV, Fig. 1). Frei vom Boden der Schale ist es hier eigentlich nur an seinem Vorderrande. Ein Mittel-

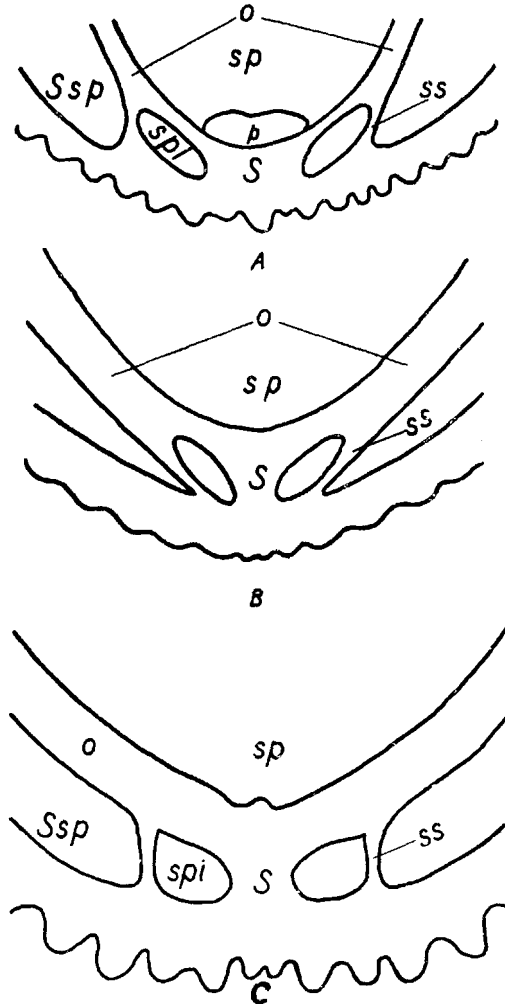


Abb. 3. Schemata zum Spondylium triplex der Estlandiidae. A — Schnitt durch den umbonalen Teil des Spondyliums von *Antigonambonites planus* (Pander), dem Dünnschliff Taf. III, Fig. 4 entsprechend. B und C sind Schliffe durch das Spondylium von *Estlandia marginata* (Pahlen). B ist ganz in der Nähe der Area, C aber etwas tiefer getroffen worden. Der Zusammenhang des *Antigonambonites* mit der *Estlandia* ist ausser Zweifel. O — Zahnstützen, resp. Seitenplatten des Spondyliums; Sp — die spondyliare Höhle; Ssp — äussere, Spi — innere subspondyliare Kammer; S — Mittelseptum; Ss — subspondyliare Nebensepten des Spondylium triplex; p — Pulvillus (nur bei *Antig. planus* vorhanden).

septum fehlt dabei praktisch ganz. Hier ist dieser Bau des Spondyliums durch die konkave Gestalt der Ventralschale bedingt, welche keine Möglichkeit für das Bestehn eines subspondyliaren Raumes hinterlassen konnte.

Das Spondylium triplex. Es ist dies ein ventraler, umbonaler Napf der *Estlandiidae*, welcher aus den zusammengewachsenen Zahnstützen besteht, von einem Mittel- und zwei Seitensepten gestützt wird und alle ventralen Muskelinsertionen enthält. Er unterscheidet sich also

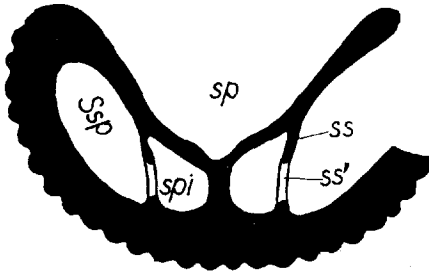


Abb. 4. Querschnitt durch das Spondylium von *Progonambonites inflexus* (Pander), nach Kozłowski (4), S. 123, aber geändert. Es sind hier die subspondyliaren Septen so ergänzt worden, wie sie in der mehr umbonalen Region entwickelt sind (hell). Schwarz ist der Schalentheil gezeichnet, wo die Seitenstützen infolge ihres Ausschnittes in je einen auf dem Schalenboden und einen auf der Unterseite des Spondyliums gelagerten Teil getrennt sind. Sp — die spondyliare Höhle; SS — die subspondyliaren Septen und ss' — deren ergänzter Teil; Ssp — äussere und Spi — innere subspondyliare Kammer.

von dem Spondylium simplex der Klitambonitiden durch seine drei stützenden Septen, welche den subspondyliaren Raum in vier Kammern teilen.

Schuchert & Cooper (2) vermuten beim *Gonambonites planus* ein sessiles Spondylium oder sogar ein Pseudospondylium, welches von dem der *Estlandia* verschieden sein soll. Die Klärung des Problems gaben Anschliffe und Dünnschliffe, welche durch Abschleifen der Area hergestellt wurden

und daher den zuerst gebildeten Teil des Spondyliums blosslegten. Taf. III, Fig. 4 ist ein solcher Dünnschliff quer durch eine Schale des *Antigonambonites planus* gegeben. Das Mittelseptum ist relativ breit und niedrig und die Seitensepten berühren den Boden der Schale. Textabb. 3 sind ausser dem *planus* noch zwei Schliffe von *Estlandia marginata* wiedergegeben. Der Schliff von *planus* ist hier etwas weiter von der Area als der auf Taf. III, Fig. 4 verlegt worden und zeigt einen Pulvillus. Der erste Schliff der *marginata* dagegen (Textabb. 3) zeigt nicht nur Ähnlichkeit, sondern sogar vollkommene Identität mit dem Schliff des *planus* Taf. III, Fig. 4. Diese Identität des Spondy-

liumbaues im nepionischen Alter und in späteren Stadien ist nur bei einer engen Verwandtschaft beider Arten begreiflich.

Die Seitensepten des Spondylium triplex sind aber kürzer als das Mittelseptum. Oder, besser gesagt, sie haben stets einen Ausschnitt vorne, so dass Schriffe, welche durch den Rand des Spondyliums verlaufen, keine einheitlichen Seitensepten zeigen, sondern ein Septum auf dem Schalenboden und sein Gegenstück unter dem Spondylium. Zum Wirbel hin vereinigen sich diese beiden zu einer einheitlichen Platte. Eine Abbildung derartig gegliederter Seitensepten findet sich bei Kozłowski (4) und wir geben sie hier wieder (Textabb. 4), wobei der Zusammenhang der beiden Teile der subspendyliaren Seitensepten noch besonders eingetragen wurde.

Das Spondylium triplex ist schon einmal früher beschrieben und abgebildet worden. Entsprechende Abbildungen sind bei A. Öpik (1), Taf. XIX, Fig. 230 und Taf. XX, Fig. 243 zu finden.

Bei *Estlandia* und *Progonambonites* ist das Spondylium hoch gestellt und berührt in keinem Punkt den Boden der Schale.

Bei *Antigonambonites* und *Rauna* dagegen, wo die ventrale Schale konkav, sehr flach und niedrig ist, musste der subspendyliare Raum daher z. T. verschwinden und ist das Spondylium teilweise sessil, indem es auf einer mehr oder weniger grossen Fläche den Schalenboden berührt. Es ist aber immer möglich, im Schliff die zum Spondylium gehörigen Teile von denen des Schalenbodens zu unterscheiden, so dass hier kein Pseudospondylium vorliegt. Diese Abart bezeichnen wir als das sessile oder, besser, das tangente Spondylium triplex.

Die Morphogenese des Spondylium triplex kann nicht entziffert werden. Es ist möglich, dass seine Seitenstützen mit den Zahnstützen homolog sind, dass also der Boden des Spondyliums eine sekundäre Einrichtung ist.

Unter den anderen Brachiopoden treffen wir ein regelrechtes Spondylium triplex bei der *Syntrophina* (Textabb. 24) aus dem Oberkambrium und Canadian Amerikas. Bei *Deltatretra* [Schuchert & Cooper (2), Taf. VI, Fig. 15] vermuten wir ein sessiles, resp. tangentes Spondylium triplex. Für die *Finkelburgia* geben Schuchert & Cooper (2), Taf. XIII, Fig. 19 ein Pseudospondylium an, welches vorne einen freien Rand hat („free in front“) und äusserlich dem Spondylium von *Antigo-*

*nambonites planus* ähnlich zu sein scheint. Es müsste aber nachgeprüft werden, ob hier nicht ein *Sp. triplex* verhüllt ist. Voraussichtlich werden besser erhaltene Exemplare in der umbonalen Region die Seitenstützen des Spondylium triplex zeigen. Das vollkommenste Spondylium triplex finden wir aber bei der

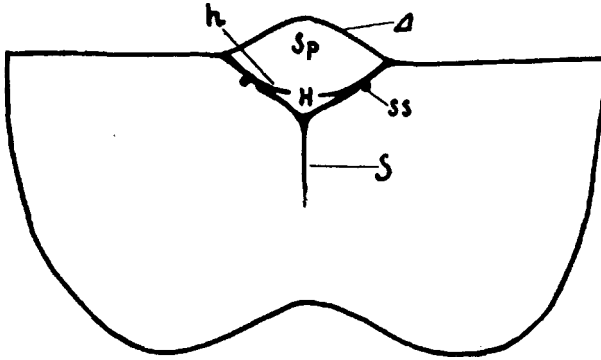


Abb. 5. Schema des Innenbaues der Ventralschale von *Kullervo complectens* (Wiman), das Spondylium hemisyringatum zeigend. Nach einer Skizze von Per Thorslund (Upsala). A — Pseudodeltidium; Sp — die spondyliare Höhle; H — Hemisyrinx; h — Hemisyrinxleiste im Inneren des Spondyliums; S — Mittelseptum; Ss — reduzierte, rudimentäre subspondyliare Septen des Spondylium triplex, aus welchem das *Sp. hemisyringatum* hervorgegangen ist. Stark vergrößert.

*Polytoechia* Hall & Clarke (11), S. 239, Textabb. 11, auf deren Verwandtschaft mit den „Gonamboniten“ wir schon früher einmal hinzuweisen Gelegenheit hatten [A. Öpik, (1)].

Spondylium hemisyringatum oder das kullervoide Spondylium mit der Hemisyrinx. Mor-

phologisch ist das Spondylium der *Kullervo* ein Spondylium simplex, indem es nur durch das Mittelseptum gestützt wird. Bei zwei *Kullervo*-Arten aber, bei der *Kullervo intacta* und der *K. complectens* (Wiman), Textabb. 5 sehen wir unter dem Spondylium auf jeder Seite je eine schwache Längsleiste, welche jedoch nicht mehr bis zum Schalenboden reicht. Diese Leisten können nur als Reste der verlorengegangenen, rückgebildeten Seitenstützen eines ehemaligen Spondylium triplex gedeutet werden. Dies steht auch im Einklang mit der *Estlandia*-artigen Schalenstruktur der *Kullervo*.

Es haben sich aber ausserdem bei der *Kullervo* im Spondylium zwei Längsleisten eingestellt (Taf. XXXV, Fig. 3, 5, 6; Taf. XXXVI, Fig. 4, 5 b; Taf. XXXVIII, Fig. 1 a, 1 b; Textabb. 5 und 53), welche beide zusammen mit dem von ihnen umschlossenen Boden des Spondyliums eine z. T. gedeckte Rinne, die Hemisy-

rinx bilden. Die Funktion dieser Hemisyrinx ist unklar. Vermutlich hängt sie mit der Insertion der Schliessmuskeln zusammen. Die Entstehung des Spondylium hemisyringatum kann bei der *Kullervo aluverensis*, Taf. XXXVIII, Fig. 1 a und 1 b und Textabb. 53 ermittelt werden.

Nach dem doppelten Mittelseptum der *K. aluverensis* zu schliessen, ist es durch Zusammentreten und Verwachsen der beiden Zahnstützen entstanden, wobei auch die Leisten der Hemisyrinx als Seitenauswüchse der Zahnstützen aufzufassen sind. Der eigentliche Boden des Spondyliums bildet eine in die Hemisyrinx sozusagen eingeschobene, pulvillusartige, ziemlich dicke Platte.

Das Spondylium ist eine häufige Erscheinung unter den Protremata. Es ist ein wesentliches Merkmal der Pentamerodea und der Clitambonacea und erscheint auch einmal unter den bis jetzt als orthoid bezeichneten Brachiopoden (*Protorthis*). Es entsteht nun die Frage, ob das Spondylium der Protremata nur einmal erzeugt und dann den folgenden Formengruppen überliefert wurde, oder ob es bei verschiedenen Linien dieser Brachiopodenordnung unabhängig zustande kam. Dabei kommt nur ein solches freies oder sessiles Spondylium in Frage, welches aus den zusammengeschweissten Zahnstützen besteht. Es scheint nun, dass das Spondylium der Clitambonacea, der Clarkellidae und der Finkelnburgiidae, möglicherweise auch der Skendiidae ein ererbtes ist, dass es von einem einzigen Urahnen her stammt. Diese Frage wird noch in weiteren Abschnitten gestreift werden.

Bezüglich der spät-ordovizischen, silurischen und jungpaläozoischen spondyliumführenden Pentameracea ist es schwer, eine Ableitung von den kambrischen Syntrophiaea anzunehmen. Bei den Pentameracea sind nämlich die beiden Zahnstützen, durch deren Vereinigung das Spondylium erzeugt wird, nicht zusammengeschweisst, sondern sie werden durch eine besondere intraseptale Lamelle [Kozłowski (4), S. 125] voneinander scharf abgetrennt. Im Vergleich zu den übrigen Protremata, wo die Zahnstützen miteinander verschweisst erscheinen, befindet sich also das Spondylium duplex der Pentameracea auf einer primitiveren Entwicklungsstufe, welche ohne Schwierigkeiten auf ein Spondylium discretum, auf das auch Kozłowski (4) hinweist, zurückgeführt werden kann. Allerdings geht auch

das Spondylium der *Clitambonacea*, wie wir es oben (Textabb. 1) annehmen, aus einem Spondylium discretum [und nicht, wie Kozłowski (4) vermutet, aus einem Pseudospondylium] hervor. Es hat aber diesen ursprünglichen diskreten Charakter schon frühzeitig und gründlich verloren. Daher können auch die alten *Syntrophia* mit ihren verschweissten Zahnstützen nicht als Ahnen der bezüglich des Spondyliums primitiver gebauten, aber zeitlich späteren *Pentameracea* gelten.

Kozłowski (4) S. 126—127 und auch Schuchert & Cooper (2) S. 29 meinen, dass die Zahnplatten durch die vergrößerten Ovarien aneinandergedrängt worden sind, wodurch das Spondylium zustande gekommen sein soll. „Le développement des glandes génitales progressant toujours, l'accroissement des chambres latérales qui les logeaient se faisait par la poussée vers le haut de toute la chambre médiane où s'attachaient les muscles. De cette façon le spondylium s'élevait de plus en plus au-dessus du fond de la valve sur un sept uniformé par la soudure des plaques dentales“, schreibt R. Kozłowski (4) S. 127 in seiner vortrefflichen Analyse der Entstehung des Spondyliums. Wir möchten nur noch hinzufügen, dass ein unterhöhltes Spondylium in erster Linie bei brachyareaten Formen erscheint, wo der Schlossrand kurz und der Raum für die Ovarien daher besonders eng war. Nachdem durch die Bildung des Spondyliums Raum gewonnen worden war, konnte weitere Raumvergrößerung nur durch Verlängerung des Schlossrandes (makroareate Formen) und durch Zunahme der Wölbung (tumide Formen) erreicht werden.

Es stimmt dies auch bezüglich älterer *Pentameracea*, wie *Camerella* und *Pentamerus*, welche brachy- resp. mikroareat sind, während bei *Anastrophia* und *Stricklandia* eine Tendenz die Area (Schlosslinie) zu verlängern zum Vorschein kommt. Bei anderen *Pentameracea*, wie *Conchidium*, nimmt die Wölbung der Ventralschale zu.

Es sei hier noch bemerkt, dass im hohen Alter der subspondyliare Raum der *Clitambonacea* durch sekundäre Schalensubstanz ausgefüllt werden kann und dass das Spondylium dabei scheinbar sessil wird. Dies ist bei *Clitambonites squamatus*, *Vellamo vernevili* (Taf. XIV, Fig. 7 a, 7 b) und anderen der Fall. Es ist gleichbedeutend mit einer progressiven Verminderung des Schalenraumes und dementsprechend auch der

Weichteile des Tieres selbst. In erster Linie kann hier an eine Atrophierung der Ovarien (glandes génitales) gedacht werden.

Durch die progressive Vergrösserung der Ovarien können aber nicht alle mit dem Spondylium zusammenhängenden Erscheinungen erklärt werden. Bei den Orthiden (Taf. XLIV) bestehen sehr grosse, aus spezialisierten Mantelgefässen hervorgegangene Ovarien, von einer Verdrängung der Muskelnarben kann aber dabei keine Rede sein. Bei den Clitambonacea und Pentameracea dagegen fehlen echte Ovarialabdrücke ganz. Es ist auch fast ganz sicher, dass bei den Clitambonacea keine speziellen Ovarien bestanden, indem die Geschlechtsprodukte in den Mantelsinussen gebildet wurden. Besonders kommen in dieser Hinsicht (vgl. Textabb. 8 und 11) die s. z. s. „blinden“, nicht bis zum Schalenrande reichenden Verzweigungen der visceralen Gefässe in Betracht. Es kann ja angenommen werden, dass die eigentlichen Ovarien nicht mit der Schale in Berührung kamen und daher keine Spuren auf dieser hinterlassen konnten. Aber in diesem Falle konnten sie auch nicht unter dem Spondylium liegen, und ausserdem würde dieser Fall einen Widerspruch mit der Brachiopodennatur der Klitamboniten bedeuten. Bei allen Brachiopoden sind ja die Ovarien im Mantel als Mantelgefässe ausgebildet. Schliesslich ist auch kein anderer Raum für die Ovarien vorhanden. Von den vom Spondylium ausgehenden mächtigen Muskelsträngen war nur ein dorsalwärts gelegener, mit dem nodus principalis verbundener, relativ kleiner Raum freigelassen, wo in erster Linie das Zölom zu suchen ist. Es wird auch ferner in den Abschnitten über die Gefässe der Clitambonacea und Orthacea gezeigt werden, dass die Ovarien (wo solche vorhanden) aus den undifferenzierten Mantelgefässen hervorgegangen sind. Unter allen diesen Umständen kann die allerdings sehr logische und für die Pentameracea zutreffende Hypothese des Ovarialdruckes die Entstehung des Spondyliums der Clitambonacea nicht erklären. Es scheint uns vorläufig, dass durch das Spondylium eine Verkürzung und eine konstante Länge der Öffnermuskeln erreicht wurde, wobei infolge der mehr zur Schalenmitte verlegten Lage der spondyliaren Öffnerinsertionen dennoch ein weites Öffnen der Schale möglich war. Letzteres ist aber nur eine Erklärung der allerdings sehr zweckmässigen Funktion des Spondyliums, nicht jedoch seiner Entstehung. Ein vergleichendes Studium

aller Clitambonoidea, also der Clitambonacea, Syntrophiacea und Protorthacea, in dieser Hinsicht wird vielleicht Licht in das Problem bringen. Es ist ja gar nicht ausgeschlossen, dass das Spondylium der Ahnen ursprünglich eine andere Funktion zu erfüllen hatte, als bei den uns bekannten Nachkommen, also nicht analog mit dem Spondylium der Clitambonacea war. Vielleicht handelt es sich hier z. B. um eine ventrale Zöloinkapsel oder einen Behälter, aus welchem aber die Leibeshöhle durch die Muskelinsertionen später verdrängt und dorsalwärts verlegt wurde. In diesem Falle wäre die ebenfalls in der Ventralschale der Oboliden vorhandene herzförmige Grube [Mickwitz (12); "heart-shaped pit" bei Walcott], welche als Zöloinkabdruck gedeutet werden kann und von Muskelnarben begrenzt erscheint, ein anatomisches Homologon des Spondyliums. Die Clitambonacea können aber in keinem Fall von den Obolacea abgeleitet werden. Dieser Vergleich zeigt jedoch, dass die Lösung der Spondyliumfrage nicht mehr bei den Clitambonacea selbst, sondern bei den Ahnen der Protremata und z. T. sogar bei den Atremata zu suchen ist.

### X. Die Schwelle.

Fast bei allen Clitambonacea und bei zahlreichen anderen Protremata verläuft den Schalenrand entlang innerlich eine, je nach dem Brachiopoden verschieden gestaltete Verdickung, welche wir hier als Schwelle (limen) bezeichnen. Es ist dies die Grenze des inneren, viszeralen Schalenraumes gegenüber dem zwischen der Schwelle und der Schalenrandlinie gelegenen Randsaum. Die Schwelle entlang und auf ihr findet gewöhnlich die Verzweigung der viszeralen Hauptgefäße in die randlichen Gefäßkanäle (randliches Netz, randliche Apophysen, Skulpturapophysen) statt. Die verschiedenen Schwellentypen sind in Querschnitten Textabb. 6 dargestellt.

Die Schwelle ist glatt, falls sie keine Gefäßkanäle oder Wülste trägt. Im entgegengesetzten Falle ist sie zerschnitten. Bildet die Schwelle eine gleichmässige Kurve, dann ist sie linear. Seltener erscheint sie gebuchtet (z. B. bei *Barbarorthis*, Taf. VIII, Fig. 3 oder Taf. IX, Fig. 4a). Oft ist die Schwelle verschwommen, undeutlich, und sie kann sich auch mit dem

Randsaum decken oder ganz fehlen. Einen seltenen Fall stellt die „Furchenschwelle“ einiger *Vellamo*-Arten dar. Die Schwelle der *Clitambonacea* ist offenbar als ein Homologon der Kniefalte oder des Diaphragmas, der Randsaum aber als das Gegenstück

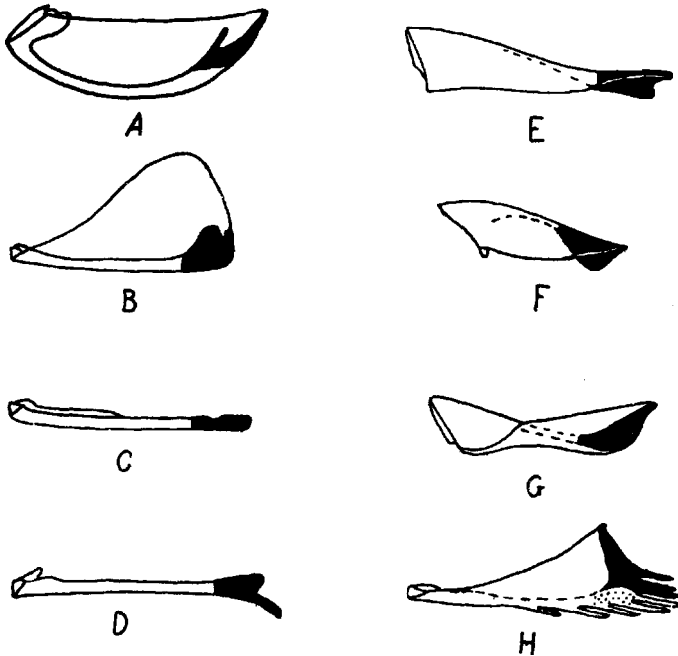


Abb. 6. Schwellentypen der *Clitambonacea* und z. T. der *Protremata* überhaupt. Alle in natürlicher Grösse. Die Schwelle und der Schalenrand sind schwarz gezeichnet. A. Diaphragmaschwelle der Dorsalschale von *Estlandia*; B. Wandschwelle in der Dorsalschale von *Ilmarinia sinuata*; C. „Schwellenfurche“ bei *Vellamo*; D. Stufenschwelle in der Dorsalschale von *Rafinesquina alternata*; E. Ventrale Stufenschwelle bei *Estlandia*; F. Schwelle von *Progonambonites*; G. Abgerundete Stufenschwelle in der Ventralchale von *Antigonambonites*; H. Kammschwelle der dorsalen Schale von *Clitambonites schmidtii*. Hier ist durch Punktierung die ursprüngliche, für diese Art charakteristische Wandschwelle angedeutet, welche erst bei gerontischen Schalen zur Kammschwelle ausgebildet wird.

der Schleppe der *Strophomenacea* anzusehen. Diese Homologie geht schon aus dem Vergleich von *Antigonambonites aequistriatus* Taf. XXIX mit *Strophomena (Actinomena) asmussi* Taf. XXX, Fig. 4 hervor.

## XI. Die Skulptur der Schale.

Alle *Clitambonacea* haben eine gerippte Schalenoberfläche. Glattschalige *Clitambonacea* sind unbekannt. Im weiteren Verwandtschaftskreis der Klitamboniten treffen wir eine glatte Schale bei den *Syntrophiacea*, aber sie ist auch hier unbeständig, da bei den *Huenellidae* Längsrippen auftreten.

Die Längsskulptur entsteht durch die Verschiebung der randlichen Gefäße während des Wachsens. Einer jeden Rippe und einem jeden Zwischenraum zwischen den Rippen entspricht eine randliche Apophyse des viszeralen Gefäßnetzes, und dementsprechend sind auch alle unsere Schemata des Gefäßnetzes (Textabb. 8—22) mit bis zum Schalenrande reichenden Gefäßen gezeichnet worden. Der Zusammenhang der randlichen Gefäße mit den radialen Rippen ist unmittelbar bei *Clitambonites schmidti epigonus* (Taf. V, Fig. 2; Taf. VI, Fig. 3; Taf. VII, Fig. 3), bei *Dolerorthis* (Taf. XLIV) und besonders schön bei *Cyrtotonella* (Taf. XLV, Fig. 2 und Taf. XLVII—XLVIII) zu beobachten. Eingehend sind diese Fragen schon früher [A. Öpik (5), S. 59] besprochen worden. Die Querskulptur ist als Erzeugnis des Mantelrandes anzusehen.

Ogleich nun die Klitamboniten alle gerippt sind, kann man unter ihnen dennoch eine Reihe verschiedener Skulpturtypen unterscheiden, welche als Gattungsmerkmale verwendet werden können. Die Arten unterscheiden sich durch die verschiedene Grobheit der Rippen (besonders die *Vellamo*-Arten), es gibt aber auch solche, wo die Rippen von Art zu Art fast gleich dick bleiben.

Bei den *Clitambonitidae* sind die Rippen und deren Zwischenräume je nach der Gattung mehr oder weniger imbrikat\*) (Taf. VIII, Fig. 1; Taf. XX, Fig. 1; Taf. XLIII, Fig. 1) und querverieft. Die Querriefung kann in den Zwischenräumen fehlen. Bei *Vellamo* fehlt die Imbrikation ganz, und daher haben ihre Schalen ein *Orthis*-artiges Aussehen.

Bei *Estlandia* (Taf. XXI, Fig. 4) sind nur die Rippen imbrikat, wodurch eine kettenartige Skulptur entsteht. Die Zwischenräume sind querverieft.

Bei *Progonambonites* treffen wir ausgeprägte Haupt- und zahlreiche Nebenrippen, und dies gilt auch für die *Finkelnburgia*.

\*) Über die Entstehung der Imbrikation siehe Taf. VII, Fig. 1 und weiter unter *Clit. schmidti epigonus*.

*Antigonambonites* hat mehr oder weniger scharfkämmige Rippen, welche bei der Art *costatus* sich zu echten Falten ausgebildet haben.

Bei *Rauna* sind die Längsrippen sehr fein, je nach der Generation verschieden stark und werden von der groben, zickzackartig verlaufenden Querriefung z. T. überdeckt.

Bei *Kullervo* (Textabb. 37 und 40) ist die Querriefung grob. Im Mittelsektor der Schale sind die Längsrippen gut entwickelt, an den Flügeln aber sind sie schwach oder fehlen ganz, und es kommen dann die Querriefen zur Geltung.

## XII. Das Gefässnetz (Vaskularsystem).

Geschichtliches. Gefässabdrücke auf der inneren Schalenfläche sind wie bei lebenden, so auch bei fossilen Brachiopoden immer bekannt gewesen und oft erwähnt worden. Aber obwohl man ihren hohen taxonomischen Wert vermutete\*), hat man sie bis jetzt für systematische Zwecke allzuwenig verwendet. Bei Schuchert & Cooper (2) ist das Vaskularnetz der Clitambonacea nur gestreift worden, da bei den Orthacea vorwiegend die ventralen (Sch. & C., S. 32—33), bei den Dalmanellacea dagegen die dorsalen (S. 40) Gefässe einander gegenübergestellt werden. Bei A. Öpik (1) und besonders in (5), S. 59 („Über den Zusammenhang von Aussenskulptur und Gefässkanälen bei Brachiopoden“) ist versucht worden auch eine Terminologie für die einzelnen Gefässe zu schaffen, und es wird dort ein ganz allgemeiner Vergleich verschiedener Brachiopodengruppen untereinander in betreff ihres Gefässnetzes vorgenommen.

Im folgenden soll nun das Gefässnetz der Clitambonacea genau beschrieben werden. Da gegenwärtig die Clitambonacea mit den Orthacea oft in Zusammenhang gebracht werden, wird zum Vergleich auch das Gefässnetz der letzteren kurz beschrieben und mit demjenigen der ersteren verglichen.

Die Ergebnisse der Untersuchung der Gefässe der Orthacea werden auch benutzt, um das von Schuchert & Cooper neu aufgestellte System und die Phylogenie dieser Oberfamilie nachzuprüfen, wobei, abgesehen von einigen Kleinigkeiten, die Auffassung der genannten Autoren als den Tatsachen entsprechend befunden wird.

\*) Vgl. J. A. Thomson „Brachiopod Morphology and Genera“, S. 11 (New Zealand Board of Science and Art, Manual No. 7. Wellington 1927).

Erscheinungsformen der Gefäße im Inneren der Schale. Die Gefäße des Mantels der Brachiopoden hinterlassen auf der Innenfläche ihrer Schale entweder erhabene Wülste,

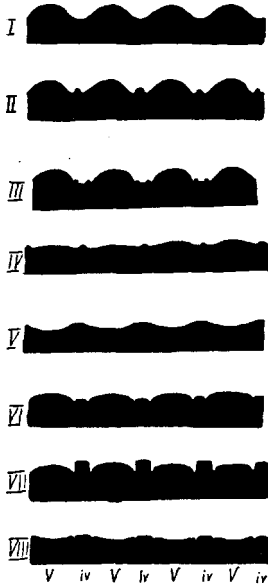


Abb. 7. Verschiedene Formen von Gefäßabdrücken, in schematischen Querschnitten. I. Einfache Wülste und Zwischenräume; II. Einfache Wülste mit intervaskularen Septen; III. Gefäßwülste mit Randleisten; IV. Flache Wülste mit intervaskularen Septen; V. Einfache Gefäßkanäle; VI. Gefäßwülste mit Randrinnen; VII. Tief gelegene Wülste mit Randrinnen und hohen intervaskularen Bändern; VIII. Flache Gefäßkanäle mit Randrinnen. Es bedeutet: V — Gefäßspuren; iv — intervaskuläre Räume (Leisten, Rinnen, Bänder usw.).

oder vertiefte Kanäle, oder sie werden endlich durch intervaskuläre Septen und Bänder angedeutet. Die Gefäßabdrücke entstehen offenbar dadurch, dass die Menge des abgesonderten Kalkes bei den Gefäßen und auf der übrigen Fläche des Mantels verschieden ist. Wo die Mantelzellen über den Gefäßen besonders aktiv sind, entstehen erhabene Gefäßwülste (Taf. V, VI; Taf. XVIII, Fig. 1); falls die Gefäße dicht nebeneinander verlaufen und gerade die Mantelteile zwischen den Gefäßen viel Kalk absondern, entstehen intervaskuläre Septen (Taf. XVIII, Fig. 4; Taf. XLVI, Fig. 2). Auch kommt gar nicht selten eine Kombination vor von erhabenen Wülsten und dazwischen gelegenen feinen intervaskulären streifenartigen Septen (Taf. XXI, Fig. 1, 2; Taf. XVI, Fig. 1). Bei vielen Arten können die Gefäße entweder durch Wülste oder durch Septen vertreten sein, wie z. B. bei *Ilmarinia dimorpha*, Taf. XVIII. In dieser Hinsicht gibt es für die *Clitambonacea* überhaupt keine sichere Regel. Vielleicht ist nur *Estlandia pyron* (Eichw.) in dieser Hinsicht beständig, indem hier immer nur die intervaskulären Septen (Taf. XXIII, Fig. 1 b; Taf. XLVI, Fig. 2) die Lage der Gefäße angeben. Die Gefäße des Randsaumes (Taf. XXIV) sind stets als vertiefte Kanäle ausgebildet. Auch die viszeralen Gefäße hinterlassen in manchen Fällen vertiefte Kanäle (*Antigonambonites planus*, Taf. XXXI; Textabb. 51), aber gewöhnlich liegt auch hier eine Kombination mit intervaskulären Leisten vor. Es

ist schliesslich noch ein Fall möglich, welcher bei den *Clitambonacea* sehr selten, bei den *Orthacea* und anderen aber häufiger vorkommt. Es wird nämlich ein jedes Gefäss von einem seitlichen Rinnenpaar begleitet. Verschiedene Möglichkeiten in der Ausbildung der Gefässabdrücke sind Textabb. 7 schematisch dargestellt worden.

Die für eine Form (Art, Gattung, Familie) charakteristische Zahl und Konfiguration der Gefässe ist als völlig konstant anzusehen. Aber in der Ausbildungsart der einzelnen Teile bestehen auch innerhalb einer Art beträchtliche Schwankungen. Bald sind die einen, bald die anderen kräftiger, einige Gefässe sind oft gar nicht auf der Schalenfläche nachgebildet, während andere hypertrophiert erscheinen. Die Gefässe der linken Seite können stärker als die der rechten ausgebildet sein (Taf. XXI, Fig. 1) und umgekehrt, wobei immer eine gewisse Asymmetrie vorhanden ist. Solche individuelle Schwankungen erschweren die Entzifferung des Gefässnetzes, die eigentlich nur mit Hilfe mehrerer gut erhaltener Exemplare genau gelingen kann. Ausserdem kommt der Abdruck der Gefässe vorwiegend nur bei gerontischen Exemplaren zur Ausbildung, so dass die Hauptmasse der Brachiopodenschalen überhaupt nichts von Gefässabdrücken zeigt. Schliesslich gibt es auch solche Arten, wo überhaupt keine Gefässabdrücke nachzuweisen sind (*Pentameracea*). Die individuellen und Altersschwankungen in der Ausbildung des Gefässnetzes illustriert am besten *Clitambonites schmidti epigonus*, Taf. V und VI. Nach allem dem sind die Gefässabdrücke sehr geeignet zur Aufstellung und Nachprüfung von wissenschaftlichen Systemen, doch für die praktische Anwendung, für die schnelle Bestimmung von Arten und Gattungen u. s. w. kommen sie fast gar nicht in Frage. Aus diesen Gründen wurden die Gefässabdrücke bis jetzt im allgemeinen wenig berücksichtigt, aber mit der Zeit wird sich wohl in der Literatur ein genügendes Material ansammeln, welches das ganze System der Brachiopoden zu revidieren und vielleicht sogar neu aufzubauen ermöglichen wird.

In der folgenden Beschreibung des Gefässnetzes der *Clitambonacea* werden mehrere, z. T. neue Begriffe aufgestellt und erläutert. Dabei handelt es sich nicht um diese enge Gruppe allein. Es ist dies z. T. auch eine allgemeine Schilderung der Gefässe der Protremata überhaupt, da bei ihnen, ja bei allen

schlossführenden Brachiopoden, im Gefässnetz das viszerale und das randliche System, der Mittelsektor und die Flügel-sektoren, die Hauptknoten u. a. m. vorhanden sein werden.

Das Viszeralnetz ist hinten durch die Schlosslinie und die Schenkel des Dithyriums, vorne aber durch die Schwelle (= Kniekante, Schleppen- resp. Scheibenfalte) abgegrenzt. Die Gefässe, welche hier den Mantel durchziehen, transportieren Nährstoffe für die Muskeln, Arme (Arminsertionen), Ovarien und die Schale selbst. Sie leiten auch die Nährsäfte bis in das randliche Gefässnetz, welches ausserhalb der Schwelle liegt und den Mantelsaum oder den Randsaum der Schale bildet. Die Schwelle kann auch fehlen, ihre Lage ist aber immer durch die viszeralen Terminalknoten (nodi terminales) angegeben. Es sind dies Knoten, an welchen sich die Viszeralgefässe verzweigen, um das randliche Gefässnetz zu bilden.

Als typisches Beispiel für unsere weiteren Betrachtungen dient uns *Clitambonites schmidti epigonus* (Taf. V und VI), dessen Gefässe (resp. Gefässabdrücke) Textabb. 8 schematisch dargestellt sind. Es laufen hier in der dorsalen Schale alle Gefässabdrücke (beim *C. schmidti* sind es Wülste) an einer einzigen Stelle zusammen, die wir als *nodus principalis* bezeichnen. Es ist die Stelle, wo der Schlossfortsatz, die Crura und das Mittelseptum zu einem gemeinschaftlichen Wulst zusammentreten. Offenbar begann hier der aus der Leibeshöhle dorsalwärts austretende Sinus sich zu verzweigen. Vom *nodus principalis* nach links und nach rechts gehen die *vascula cruralia* ab, durch deren Wülste die Armträger z. T. eingehüllt werden. An den Armträgern musste wohl noch je ein neuer Sinus der *vascula cruralia* in die Arme selbst abgehen, welcher aber auf der Schale keine Spur hinterlassen konnte, da er mit dieser nicht in Berührung kam. Vom *nodus principalis* nach vorne ging der Hauptstrang des dorsalen Mantellappens ab (*Vas principale dorsale* resp. *Sinus principalis*), dessen Wulst das Mittelseptum darstellt. Hier haben wir zwei wichtige sekundäre Knoten vor uns: 1) den *nodus quadrivalis*, von welchem nach links und nach rechts die als *vascula intermyaria* zu bezeichnenden Gefässe (Gefässwülste) sich abzweigen, um die vorderen Schliessmuskelnarben zu umbiegen und nach vorne, zum Schalenrande (als *vasc. myaria exteriora*) zu verlaufen; 2) den *nodus septalis*, an welchem der Sinus

Abb. 8. Schema des Gefässnetzes eines Klitamboniten (*Clitambonites schmidti epigonus*, Taf. V und Taf. VI, Fig. 2, 3). Oben — die ventrale, unten — die dorsale Schale. Das Netz der Mantelgefäße der ventralen Schale ist nach Taf. V, Fig. 1 und das der Dorsalschale nach Taf. V, Fig. 2 und Taf. VI, Fig. 2 und 3 gezeichnet. Die Dorsalschale (unten) ist  $\times 7$  und die ventrale ca  $\times 4$  vergrößert. Es bedeutet 1) in der Ventralschale (oben):  $\Delta$  — Pseudodeltidium; Sp — Spondylium; vd, vy und vm — die Spuren der viszeralen Mantelsinuse, und zwar: vd — vascula dentalia; vy — vascula myaria, resp. v. spondyliaria; vm — vascula media; vt — vascula terminalia: es sind dies die randlichen Gefässfurchen, deren Positionsstreifen als Radialsulptur der Aussenfläche erscheinen; 2) in der Dorsalschale (unten): ch — Chilidium; z — Zahngrube; c — Kruralplatte (Armträger); np — nodus principalis der dorsalen Mantelgefäße;

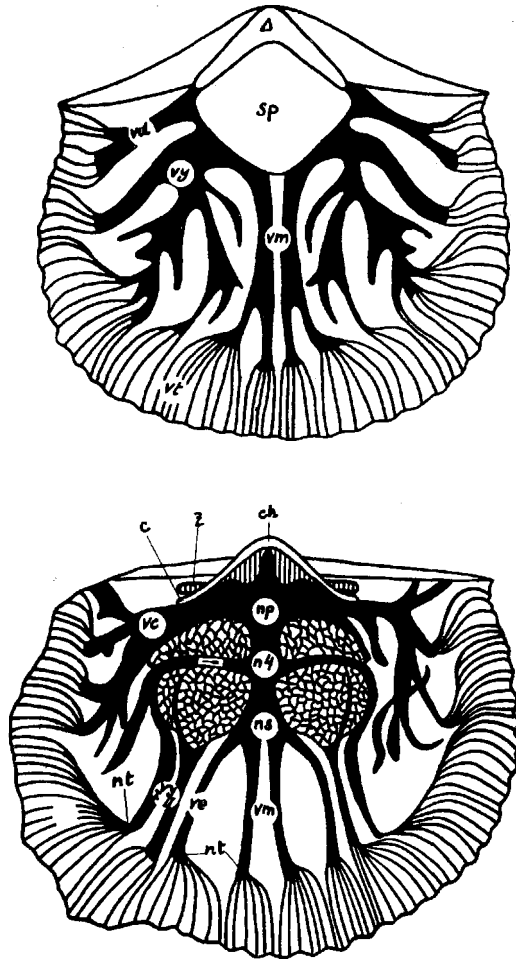


Abb. 8.

n4 — nodus quadrivalis; ns — nodus septalis; vc — vascula cruralia; vy — vascula myaria, wobei mit I der äussere zirkummyare (v. myaria exteriora) und mit II der eigentliche myare (v. antemyaria) Zweig bezeichnet ist. Mit dem Pfeil ist der vom nodus quadrivalis (n4) ablaufende intermyare Zweig bezeichnet, dessen Fortsetzung die vascula myaria exteriora (vy I) bilden; vm und ve — vascula media, am nodus septalis (ns) entspringend: ve — v. media exteriora, vm — v. m. interiora; nt — nodi terminales, an denen die viszeralen Gefäße in das Randnetz (vt) übergehen. Die nodi terminales bezeichnen den Innenrand der Schwelle und den Aussenrand des viszeralen Raumes. Die Öffnernarben des Ankers sind vertikal liniert; die Schliessernarben sind von der Netzzeichnung der vascula transmyaria bedeckt.

principalis sich in die zwei Paare der *vascula media*, in ein inneres und ein äusseres Paar, spaltet.

Zwischen den von dem *nodus quadrivalis* ablaufenden intermyaren Gefässen (*vy I*) und den äusseren *vascula media* (*ve*) befindet sich noch je ein besonderer Wulst (*vy II*), dessen Knoten unbekannt ist. Es ist anzunehmen, dass dieses Gefässpaar (*vascula antemyaria*) ebenfalls am *nodus septalis* (*ns*) entspringt, obwohl er von sich je eine Apophyse nach hinten abgibt, welche die vorderen Narben durchquert und bis zu den *vascula intermyaria* reicht. Diese Apophyse kann aber auch nur als Positionsspur der *vy I* (*vascula myaria exteriora*) gedeutet werden, welche Gefässe sich beim Wachsen der Schale nach aussen und nach vorne verlegen. Diese beiden Paare von Strängen, die *v. circummyaria* und die *v. antemyaria*, werden zusammen als *v. myaria* bezeichnet.

Die Netzzeichnung der Muskelnarben (Textabb. 8) scheint von feinen Gefässen herzurühren. Wir bezeichnen diese als *transmyare Apophysen*. Die *transmyaren Apophysen* des hinteren dorsalen Narbenpaares entspringen an den *vascula cruralia*, die des vorderen aber an den *vascula intermyaria*. Bei *Clit. schmidti* sind diese Apophysen undeutlich, man kann sie aber bei *Vellamo* (Taf. XIII, Fig. 1) beobachten. Endlich müssen noch vom *nodus principalis* und von den *vascula cruralia* nach hinten, zu den Öffnernerarben, zum Anker hin, Apophysen (*Ankerapophysen*) abgehen, von denen leider keine Abdrücke vorliegen. Gleiches gilt auch bezüglich des Schlossrandes.

Das *ventrale System* der *Viszeralgefässe* ist einfacher. Die Knoten liegen unter dem *Spondylium*. Am stärksten sind die Wülste der seitlichen *subspondyliaren* Knoten entwickelt, wie dies bei *Clinambon*, Taf. XVII, Fig. 1a und *Clitambonites squamatus*, Taf. XX, Fig. 2 zu sehen ist. Wir bezeichnen einen solchen Knoten als *nodus lateralis spondylii*. Von Hauptsträngen haben wir ferner in der *Ventralschale* (Textabb. 8) das Paar der *vascula media*, dann die am *nodus lateralis* entspringenden und an die *Schlosszähne* sich anschmiegenden und von da die *Schlosslinie* entlang zum Rande verlaufenden *vascula dentalia*. Zwischen den *vascula dentalia* und den *v. media* liegen dann die ebenfalls an den *nodi laterales* entspringenden *vascula myaria ventri*, oder, da hier ein *Spondylium* vorliegt, die *vascula spondyliaria*.

Wie in der ventralen, so auch in der dorsalen Schale reichen nicht alle Zweige des viszeralen Gefässnetzes bis zum Rande, wie es durch entsprechende Wülste Textabb. 8 dargestellt ist. Diese Äste hatten wohl die Aufgabe Nahrung für den Mantel und die Innenfläche der Schale zu besorgen. Da ferner bei den *Clitambonacea* keine eigentlichen Ovarialabdrücke nachzuweisen sind, haben diese Sinusäste wohl als Ovarien fungiert (vgl. auch den Abschnitt über das Spondylium).

Es werden von uns im folgenden die Ausdrücke Mittelsektor und Flügel, resp. Seitensektor oft gebraucht. Es gehört zum Mittelsektor die Schalenfläche, welche von den *vascula myaria* und *media* eingenommen wird. Die Flügel liegen dann zwischen dem Schlossrande und dem Mittelsektor. Der Unterschied zwischen diesen Sektoren kommt äusserlich bei *Kullervo* dadurch zum Vorschein, dass im Mittelsektor die Längsrippen, an den Flügeln aber die Querriefen stärker sind. In der dorsalen Schale werden die äusseren *vascula myaria* zur Grenze des Mittelsektors, und bei den *Orthacea* sind es auch jene Gefässe, aus welchen sich die *vascula arcuata* ausbilden. Wo ein dorsaler Sattel vorliegt (*Ilmarinia*), entspricht er genau dem Mittelsektor, er wird also durch die Lage der *vascula myaria exteriora* bestimmt. Diese Verhältnisse überschreiten den engen Rahmen der *Clitambonacea* und beweisen, dass die Unterscheidung der Sektoren, wenngleich sie auch nicht überall durchführbar ist, von Wichtigkeit sein kann, da hier Zusammenhänge zwischen der äusseren Gestalt und Skulptur und dem Gefässnetz des Mantels festzustellen sind.

An den *nodi terminales* verzweigen sich die viszeralen Stränge, um das randliche Gefässnetz (*vascula terminalia*, Gefässe des Randsaumes, Skulpturgefässe) zu bilden. Diese Gefässe durchsetzen dicht den Mantelraum, sie verlaufen normal zum Schalenrande und ihre Aufgabe bestand in der Förderung des Weiterwachsens der Schale und des Mantels. Das Wachsen der Schale erfolgte dabei durch Kalkablagerung auf dem Randsaume, den man daher als *frons crescens* bezeichnen kann und dessen Merkmal das randliche Gefässnetz ist.

Der Zusammenhang des randlichen Gefässnetzes mit den viszeralen Hauptgefässen wurde von uns schon einmal [A. Öpik (4)] dargestellt. Die Verzweigung der Hauptgefässe zum randlichen

Netz ist auch hier, Taf. V, Fig. 2, bei *Clitambonites schmidti* unmittelbar zu beobachten und auf Taf. VII, Fig. 3 nochmals vergrößert wiedergegeben. Die linke Seite der Brachialschale von *schmidti* Taf. VI, Fig. 3 zeigt die terminalen Knoten der *vascula cruralia*. Andere Beispiele hiervon finden wir bei *Orthis (Cyrtonotella) kukersiana*, Taf. XLV, Fig. 2, Taf. XLVII, XLVIII und Textabb. 19 und 55.

Wie an der *frons crescens* bei *Clitambonites schmidti epigonus* die Schale durch Bildung imbrikater Randlamellen weiterwächst, ist weiter unten bei der Beschreibung dieser Form dargestellt worden.

Hier wollen wir nun einen anderen Fall besprechen, den *Antigonambonites aequistriatus*, um den Aufbau des Randsaumes (*frons crescens*) und dessen Gefässe besser kennenzulernen. Taf. XXIX, Fig. 1 b ist der gewarzte und mit den Randgefässen bedeckte Randsaum wiedergegeben. Hier und auf Taf. XXIX, Fig. 1 a ist ganz klar der Zusammenhang zwischen den Randgefässen und der radialen Streifung der Innenfläche zu beobachten, wobei eine vollkommene Analogie und Homologie mit der Strophomenide Taf. XXX, Fig. 4 besteht. Die hier zu beobachtenden Verhältnisse sind Textabb. 9 im Blockdiagramm schematisch dargestellt.

Es ergibt sich aus dem nebenstehenden Blockdiagramm, dass die Streifung der Innenfläche durch die Verlegung der *frons crescens* erzeugt wird. Der Kamm der Schwelle wird hier durch die Gefässpforten (*pylae*, resp. *portae vasculorum*) durchbrochen und die Streifen sind eigentlich die Positionsspuren dieser *Pylae*. Diese Verhältnisse sind nicht nur den *Clitambonacea*, sondern überhaupt allen Brachiopoden, wo eine Streifung der Innenfläche vorliegt, eigen.

Aus dem Blockdiagramm Textabb. 9 und den entsprechenden Schalen Taf. XXIX geht auch die von uns schon früher [A. Öpik (5)] behauptete Tatsache hervor, dass solange die Schale am Rande wächst, nur das randliche Gefässnetz durch Abdrücke am Randsaum und durch radiale Positionsstreifen auf der viszeralen Innenfläche zum Vorschein kommen kann. Das sich ständig exzentrisch verlegende und wachsende viszerale Gefässnetz aber hinterlässt keine Spuren. Hat jedoch das aktive Wachsen des Mantels, der Schale, der Weichteile aufgehört, dann ist auch jedes Gefäss an eine bestimmte Stelle der Schale gebunden, und da der Mantelsaum schon mehr oder

weniger inaktiv in Bezug auf die Kalkabsonderung geworden ist, beginnt auch eine ständige Kalkabsonderung auf der ganzen Viszeralfläche. Der Mantel, von dem jeder Punkt jetzt an einen bestimmten Punkt und jede Richtung an eine bestimmte Richtung auf der Innenfläche der Schale gebunden ist, und den wir mit seinen verschiedenen Gefässen und deren Zwischen-

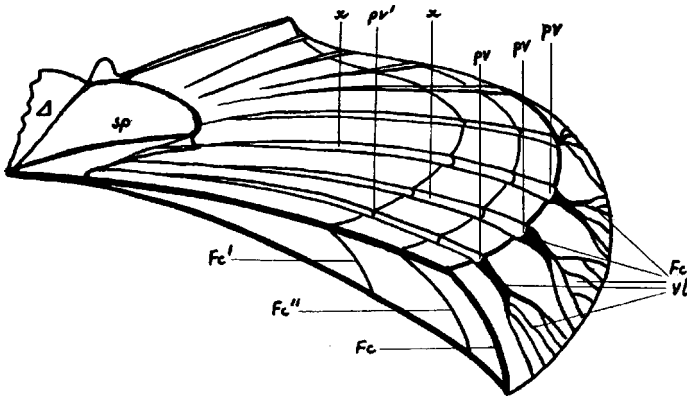


Abb. 9. Schematisches Blockdiagramm von *Antigonambonites aequistriatus* (Taf. XXIX), zur Erläuterung des Schalenwachstums am Randsaum (frons crescens) und des Zusammenhanges zwischen den randlichen Gefässen und der inneren Radialstreifung.  $\Delta$  — die Pseudodeltidialplatte; Sp — Spondylium; vt — randliches Gefässnetz (vascula terminalia); Fc — „frons crescens“, an welcher das Wachsen der Schale stattfindet; Fc' und Fc'' sind zwei beliebig gewählte jüngere Lagen des Schalenrandes, resp. der frons crescens; pv-pv-pv — pylae vasculorum, an welchen die Schwelle von den Gefässkanälen durchbrochen wird; pv' — eine frühere Position einer der pylae vasculorum; x — Rinnen auf der Innenfläche der Schale, welche durch die fort dauernde Verschiebung der pylae vasculorum erzeugt werden und als deren Positionsstreifen zu deuten sind; die x sind Innenstreifen, innere Positionsstreifen, die radialen Streifen der Aussenfläche aber erscheinen als die externen Positionsstreifen des randlichen Gefässnetzes.

geweben als ein heterogenes und anisotropes System betrachten können, wird als solches jetzt auf der Innenfläche der Schale ausmodelliert. Mit zunehmendem Alter nimmt dabei die Modellstärke zu, die Kontraste werden gesteigert. Es ist also festzustellen, dass nur bei erwachsenen Schalen, also bei solchen, die wirklich „erwachsen“ sind, Abdrücke des Viszeralnetzes auftauchen können und dass diese bei gerontischen Exemplaren besonders kräftig auftreten müssen. Aber der umgekehrte

Satz ist ungültig, da nicht alle Formen die Eigenschaft zu besitzen brauchen, in dieser Art das viszerale Gefäßnetz hervorzubringen. Unter den Orthacea z. B. fehlen Abdrücke der viszeralen Gefäße bei *Hebertella* fast ganz, und das gleiche gilt für die sämtlichen Pentameracea.

Jetzt können wir zum Mittelseptum zurückkehren. Wie das ventrale, so ist auch das dorsale Septum von uns mit Gefäßen in Zusammenhang gebracht worden. Bei der Brachialschale kann nicht daran gezweifelt werden, da alle dorsalen viszeralen Gefäße schliesslich auf dem Septum und dann im nodus principalis zusammenlaufen. Falls man aber die Ventralschale von *Clitambonites squamatus* Taf. XX, Fig. 2 betrachtet, so erscheint unsere Deutung etwas ungenau. Das Septum besteht hier eigentlich aus zwei dicht nebeneinandergestellten Gefäßwülsten, welche voneinander durch einen Längsstreifen, eine mediane intervaskuläre Leiste — das eigentlichen Septum — getrennt werden. Es liegen deshalb keine Knoten auf dem ventralen Septum, da hier zwei mediane Hauptstränge nebeneinander (und kein einheitlicher sinus principalis) bestehen. Bei *Clitambonites schmidti* „fehlt das ventrale Mittelseptum“, also die mediane intervaskuläre Leiste, dies ist aber nur wenig wichtig, da die beiden Mittelgefäße (vascula media) als solche weiterbestehen bleiben. In der Dorsalschale dagegen besteht nur ein einziger unpaarer medianer Hauptstrang — der Wulst des sinus principalis, es kann also hier im hinteren Schalenteil keine intervaskuläre mediane Leiste vorhanden sein. Eine solche bildet sich erst vor dem nodus septalis, bald faden-, bald zapfenförmig, bald leistenförmig ausgebildet. Wir stellen also fest, dass das ventrale und das dorsale Septum nicht homologe Bildungen sind: das ventrale Septum ist auf seiner ganzen Strecke eine intervaskuläre Leiste, deren Fehlen oder Auftreten als Artmerkmal dienen kann; das dorsale dagegen ist ein einheitlicher Gefäßwulst (allerdings nur auf der Strecke bis zum nodus septalis) und Änderungen an ihm bedeuten tiefe Änderungen des viszeralen Systems, deren Erkennung für die Charakterisierung höherer taxonomischer Einheiten wertvoll sein kann.

Bei *Antigonambonites*, *Rauna* und *Progonambonites* ist dieses dorsale Mittelseptum = der Gefäßwulst des Mittelstranges des sinus principalis relativ schwach entwickelt, da hier die Tendenz be-

steht nicht Gefässwülste, sondern Gefässkanäle hervorzubringen. Ausserdem liegt hier, wie bei *Estlandia*, der nodus septalis weit nach hinten gerückt und ist vielleicht wie der nodus quadrivalis mit dem nodus principalis ganz zusammengesmolzen, weshalb fast zwei Drittel des dorsalen Mittelseptums nur als eine intervaskuläre Scheide zu deuten sind. Im allgemeinen gilt für die Clitambonacea die Regel, dass das dorsale Mittelseptum innerhalb des Muskelnarbenfeldes als ein einfacher Gefässwulst entwickelt ist. In dieser Hinsicht bilden die Plektambonitiden einen Gegensatz zu den Clitambonacea. Bei *Ingria* [A. Öpik (8)] ist das dorsale Mittelseptum zweiteilig, es besteht hier also nur ein einziger unpaariger Knoten, der nodus principalis. In der Bucht zwischen den beiden „Mittelsepten“ (= Hauptgefässwülsten) verläuft ein fadenförmiges intervaskuläres Septum. Die Paarigkeit des dorsalen Mittelstranges geht hier bis zur oberordovizischen *Sampo* hinauf, wo man [A. Öpik (5), Taf. VII, Fig. 3, „V“] zwei Hauptgefässkanäle als Homologa der beiden Gefässwülste der *Ingria* vor sich hat. Auch hier besteht nur der nodus principalis, welcher zwischen den Armträgern und dicht vor dem Schlossfortsatz gelegen ist.

Es fragt sich noch, weshalb das dorsale Mittelseptum, obwohl es ein viszeraler Gefässwulst ist, auch bei jungen Schalen vorkommt? Dies kommt wohl daher, dass es der zur Leibeshöhle am nächsten gelegene, also auch der relativ an Nährstoffen reichste Strang ist. Ausserdem muss der Mittelstrang wegen seiner besonderen zentralen Lage immer auf derselben Stelle bleiben, beim Wachsen verschiebt er sich nicht, also kann sich hier der Kalk dauernd an einer Stelle ausscheiden. Ferner sind die Mantelzellen über diesem medianen dorsalen Hauptstrang bezüglich der Kalkausscheidung vielleicht aktiver gewesen als die Mantelteile bei anderen, sich von ihm abzweigenden Gefässen. Schliesslich liegt das Mittelseptum (der unpaarige dorsale Hauptstrang) zwischen den Schliessmuskelnarben, also auf einer Stelle der Schale, welche den grössten Zug zu tragen hat, und daher hat der mediane Wulst offenbar als eine Versteifungsleiste funktioniert.

### XIII. Merkmale primitiver und fortgeschrittner viszeraler Gefässnetze der Brachiopoden.

Es wäre von grosser Bedeutung Kriterien zu finden, mit deren Hilfe es möglich wäre die Entwicklungsstufe der Brachiopo-

den hinsichtlich ihres Gefäßnetzes festzustellen. Gegenwärtig ist die Lösung dieser Aufgabe jedoch nur teilweise möglich, da das Gefäßnetz im allgemeinen noch zu wenig bekannt ist. Bei den *Clitambonacea* nehmen praktisch alle Zweige des viszeralen Netzes am Aufbau des randlichen Systems Teil. Ein solches Viszeralnetz bezeichnen wir als *polypalmat*. Bei den *Orthacea* dagegen (Textabb. 15, 17—19) wird das Gefäßnetz des Randes vorwiegend nur durch Verzweigung eines dorsalen und eines ventralen Paares der viszeralen Hauptgefäße gebildet. Diesen Fall bezeichnen wir als *oligopalmat*. Das weiter zu besprechende Beispiel von *Orthis calligramma* resp. *rotunda* Pander zeigt ferner, dass das hier polypalmate dorsale Gefäßnetz (Textabb. 16) im Begriff ist sich in ein mehr oder weniger oligopalmates umzuwandeln. Die jüngeren Orthiden, wie *Orthis (Cyrtototella) kukersiana* (Taf. XLV—XLVIII und Textabb. 19 und 55, und besonders *Dolerorthis osiliensis* Taf. XLIV und Textabb. 17), haben schon ein oligopalmates dorsales Netz, wobei diese Formen phylogenetisch mit *Orthis* s. str. zu verbinden sind. Aus diesen Beispielen kann entnommen werden, dass die oligopalmaten Protremata einer höheren Entwicklungsstufe angehören als die polypalmaten Formen. Der paarige dorsale Mittelwulst der Plektamboniten scheint ebenfalls primitiver zu sein, als der unpaarige Strang der *Clitambonacea*, welcher vermutlich als durch Verlegung der Bifurkation vom *nodus principalis* aus nach vorne entstanden gedacht werden kann.

Es sei noch zu bemerken, dass, obwohl schon bei den kambrischen schlossführenden Brachiopoden oligopalmate Formen neben polypalmaten auftreten, die letzteren dennoch als altertümlicher anzusehen sind, da mit der Zeit die Zahl der oligopalmaten zu wachsen scheint. Brachiopoden jüngerer Formationen haben zumeist ein reduziertes, mehrfach sekundär und stufenweise verzweigtes oligopalmates viszerales Netz.

Interessant ist noch die Tatsache, dass das z. T. sehr gut erforschte Gefäßnetz [Mickwitz (12), Walcott (6)] altertümlicher schlossloser Brachiopoden nicht mit dem der Protremata in nahen Zusammenhang gebracht werden kann. Bei den Obolen z. B. scheint das Netz stark reduziert zu sein, viel mehr als es bei den *Clitambonacea* der Fall ist. Also auch hier, vom Standpunkte der Entwicklung des Gefäßnetzes, muss an

ein vorkambrisches „protegulum radicle“ [Walcott (6), S. 317] mit mehr gegliederten viszeralen Gefässen gedacht werden.

#### XIV. Das Gefässnetz der Clitambonacea.

Die Klitambonitiden besitzen ein wohlentwickeltes polypalmates viszerales System, welches besonders deutliche Spuren bei *Clitambonites schmidti epigonus* hinterlassen hat. Auf diese Form beziehen sich auch unsere Äusserungen im Abschnitt XII, und wir brauchen uns hier nicht weiter damit zu befassen. Zur Orientierung dient hier die Textabb. 8.

Bei *Clinambon* (Textabb. 10) sind einige Abweichungen gegenüber *Clitambonites* festzustellen. Bei der ventralen Schale (Taf. XVII, Fig. 1 c, Taf. XVI, Fig. 3 und Taf. XV, Fig. 1 c) sehen wir ein Vorwalten der intervaskularen Septen, welchen ein dicht zusammengedrängtes Gefässnetz entsprechen muss. Bei der Dorsalschale (Taf. XV, Fig. 1 b, Taf. XVI, Fig. 1 und schematisch Textabb. 10) stossen wir auf ein fast ästhetisch gleichmässig entwickeltes Netz. Zum Unterschied von *Clitambonites schmidti* entspringt hier das innere Paar der *vascula myaria* ganz deutlich am *nodus septalis*, und ausserdem besteht hier ein am *nodus principalis* entspringendes, zirkummyares Gefässpaar, welches sonst bei Klitamboniten zu fehlen scheint.

Das Gefässnetz der *Ilmarinia dimorpha* (Taf. XVIII) ist bald durch Wülste, bald aber durch intervaskuläre Leisten vertreten. Bei den anderen *Ilmarinia*-Arten (Taf. XIX) sehen wir an den Flügeln kräftige Wülste, während die *vascula myaria* abgerundete Randstreifen, ähnlich wie bei *Clinambon*, besitzen. Sonst ist die Zahl und Anordnung der Gefässe durchaus *Clitambonites*-artig ausgebildet. Nur erscheinen die *vascula cruralia* hier als kräftige, sehr verzweigte, den ganzen Flügel einnehmende Wülste mit vielen, den Schalenrand nicht erreichenden Auswüchsen (Ovarialapophysen). Bei *Ilmarinia* (Textabb. 11) sind auch kurze, in die Ankernarben hineinreichende Apophysen zu beobachten. Die Gefässe des Mittelsektors (*vascula myaria* und *media*) nehmen den dorsalen Sattel ein.

Bei *Ladogiella imbricata* (Taf. XLII und Taf. XLIII, Fig. 2) beobachten wir ebenfalls eine stark ausgeprägte Dimorphie der Gefässabdrücke, indem hier, ähnlich wie bei *Ilmarinia*, Wülste und intervaskuläre Leisten abwechselnd auftreten. Das dorsale

Gefässnetz (Textabb. 12) zeigt, wie bei *Ilmarinia*, grossflächige *vascula cruralia*. Der Verlauf der *vascula intermyaria* war an

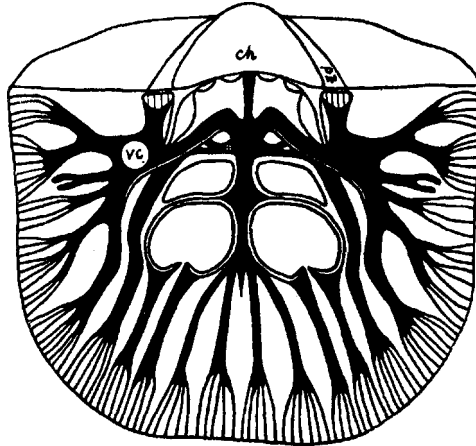


Abb. 10. Dorsales Netz der Mantelgefässe von *Clinambon anomalus* (Schlot-heim) (vgl. Taf. XV, Fig. 16; Taf. XVI, Fig. 1; Taf. XVII, Fig. 1 d). ch — Chilidium; pz — Positionspur der Zahngrube (letztere ist vertikal liniert); vc — *vascula cruralia*; mit dem kleinen Kreuz (+) ist der am *nodus principalis* entspringende, nur bei *Clinambon* vorkommende Gefässzweig (*v. circummyaria*) bezeichnet. Er ist z. T. durch die überragenden Wülste der *v. cruralia* überdeckt. Ca  $\times$  1,5 der nat. Grösse.

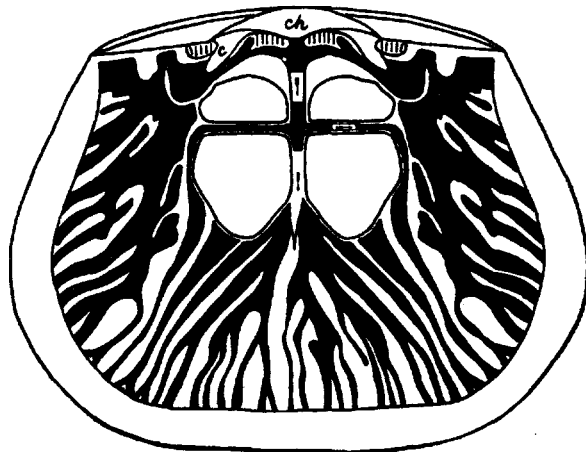


Abb. 11. Dorsales Gefässnetz von *Ilmarinia dimorpha* (Taf. XVIII, Fig. 2). ch — Chilidium; c — Kruralplatte; Öffnarnarben und Zahngruben sind vertikal gestreift. Mit den Pfeilen ist der Hauptstrang („Septum“) und der rechte intermyare Gefässwulst bezeichnet. Das Randnetz ist nicht eingezeichnet.

Ca  $\times$  2 der nat. Grösse.

der Hand des vorhandenen Materials nicht genau festzustellen: anscheinend (Textabb. 12, rechter Flügel) mündet dieser Strang in die *vascula cruralia*. Eine ebenso wahrscheinliche Deutung ist am linken Flügel desselben Bildes gegeben. Bei *Clitambonites schmidti* und bei *Vellamo* erscheint auf den Muskelnarben sporadisch eine Netz-

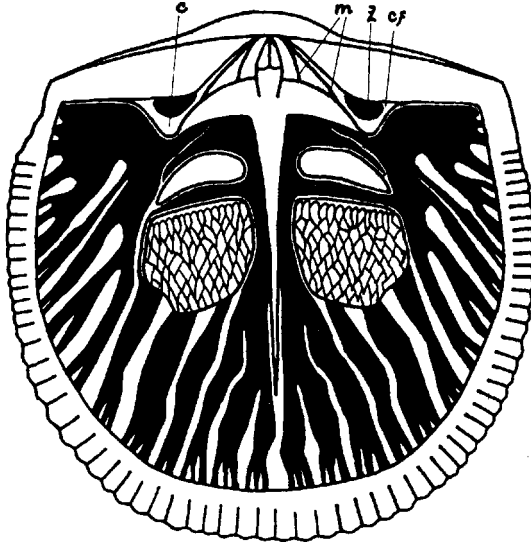


Abb. 12. Dorsales Netz der Mantelgefäße von *Ladogiella imbricata* (Taf. XLII) ca  $\times 4$  der nat. Grösse. c — Kruralplatte (Armträger); cf — „Fulkralplatte“; z — Zahngrube; m — rinnenförmige Öffnernerben. Das Septum ist weiss gelassen (der Hauptstrang), ebenso der nodus principalis. Beim Original war es unmöglich festzustellen, ob der intermyare Zweig in üblicher Weise (linke Seite des Bildes) in den äusseren myaren Zweig übergeht, oder ob er (rechte Seite) mit den *vascula cruralia* verschmolzen ist. In diesen beiden lalein möglichen Fällen ergibt sich eine von *Clitambonites* abweichende und entweder der *Ilmarinia* (Textabb. 11) oder dem *Clinambon* (Textabb. 10) ähnliche Modifikation des Mantelnetzes.

zeichnung, welche auf die transmyaren Apophysen zurückgeführt werden kann. Bei *Ladogiella* dagegen ist dieses Narbennetz häufiger vorhanden. Das ventrale System der *Ladogiella* (Textabb. 13) ist im viszeralen Teile stärker verzweigt, als bei *Clitambonites*. Aber auch hier bestehen noch die üblichen drei Paar Hauptbündel der Gefäße.

Das Gefässnetz von *Vellamo* hat nur wenige Spuren hinterlassen. In der Dorsalschale (Taf. XIII, Fig. 1, 4 und Taf. XIV, Fig. 1) unterscheiden wir nur die proximalen Teile der *vascula*

cruralia, der v. media und der v. myaria. Aber besonders kräftig sind hier die transmyaren Apophysen des hinteren Narbenpaares (Taf. XIII, Fig. 1 und 5 c). Über die ventralen Gefässe der *Vellamo* wissen wir leider fast gar nichts. Nur in einem einzigen Fall (Taf. XIV, Fig. 7) haben sich die *vascula media* erhalten. Ausserdem haben wir bei diesem Exemplar eine konzentrische Spur, welche an *Orthis* erinnert; doch scheint es hier einfach die gerontisch übertriebene Grenze zwischen dem viszeralen und dem randlichen Teil des Mantels zu sein.

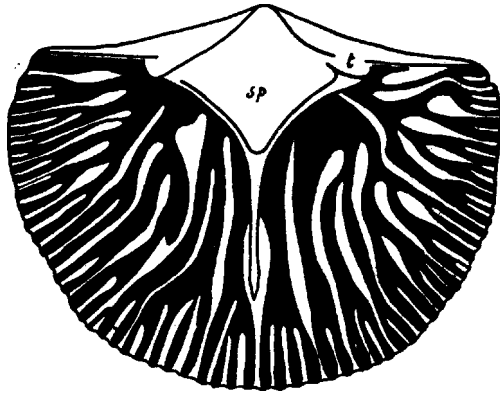


Abb. 13. Ventrales Gefässnetz der *Ladogiella imbricata* (Taf. XLIII, Fig. 1), ca  $\times 6$  der nat. Grösse. sp — Spondylium; t — Schlosszahn; orthidenartige bogenförmige *vascula arcuata* fehlen hier ganz. Auch fehlt hier das zu Ovarien differenzierte anastomosierende Gefässnetz (vgl. Textabb. 17 und 18).

Bei *Iru* (Taf. IV, Fig. 1, 2) sind in der Ventralschale nur die subspondyliaren Knoten und in der dorsalen — die *vascula myaria* entwickelt. Andere Gefässe haben leider keine Spur von sich hinterlassen.

Das Gefässnetz der *Estlandiidae* wird auf Grund von *Estlandia* (Textabb. 14) und *Antigonambonites* (Textabb. 51) dargestellt. In den beiden Schalen sind die randlichen Gefässkanäle als strichartige Vertiefungen (bei *Estlandia*, *Progonambonites* und *Rauna*) oder, wie bei *Antigonambonites*, als etwas serpentinartig verlaufende Rinnen ausgebildet. An den Flügeln, gegenüber den viszeralen Wülsten (oder Kanälen) der *vascula cruralia*, haben die Randgefässe keine Spuren hinterlassen, was ein kleines, aber sehr beständiges Merkmal der *Estlandiidae* und *Kullervoidae* zu sein scheint. Die kräftige, oft diaphragmaartige

Schwelle ist gleichzeitig die Linie der *nodi terminales*. Die Schwelle ist stets durch die *pylae vasculorum* durchschnitten. Die Zahl und Konfiguration der viszeralen Gefäße ist sehr konstant, die Ausbildungsart und die Erscheinungsformen der Abdrücke aber sind von Art und Gattung abhängig. Wie bei den Klitambonitiden, so auch hier unterscheiden wir in der Ventralschale (Textabb. 14) ein Paar *vascula media*, die fingerartig verzweigten *vascula dentalia* und die *vascula spondyliaria*. Das Mittelseptum erscheint als eine stabile Scheideleiste zwischen den *v. media*, während die Seitenstützen des Spondyliums als intervaskuläre Leisten, welche die *v. media* von den *v. spondyliaria* scheiden, entwickelt sind.

Besonders in der dorsalen Schale des *Estlandiidae* (Textabb. 14) treffen wir eine Anordnung der viszeralen Gefäße, welche sehr von derjenigen der *Clitambonitidae* verschieden ist. Es sind hier nämlich vier Paare der *vascula myaria* vorhanden; die intermyaren Stränge fehlen, der *nodus septalis* und der *quadri-*valis** sind nicht zu erkennen und das Mittelseptum ist daher in mehr als seiner halben Länge als intervaskuläres Septum ausgebildet. Das ganze Bild gleicht dem der viszeralen Gefäße der *Finkelburgia* (Textabb. 23).

Bei *Estlandia marginata* und *aspera* (Taf. XXI, Fig. 1—2) sind die viszeralen Wülste breit und flach und werden durch mehr oder weniger starke intervaskuläre Leisten voneinander getrennt. Besonders kräftig und beständig sind die dorsalen intervaskulären Leisten der *v. myaria* (Taf. XXI, Fig. 2). Charakteristisch ist hier auch die Ausbildung der *vascula dentalia* (Taf. XXI, Fig. 3), welche sich fingerartig verzweigen und unter den viszeralen Wülsten immer die stärksten sind, ähnlich wie die *v. cruralia* in der dorsalen Schale. Bei *Estlandia pyron* (Taf. XLVI, Fig. 2) und ihrer Varietät *silicificata* (Taf. XXIII) sind die intervaskulären Septen sehr beständig und fast mathematisch genau entwickelt, so dass hier die Rekonstruktion des Viszeral-systems, welches dem der *E. marginata* (Textabb. 14) gleicht, leicht ausgeführt werden konnte. Besonders kräftig sind die intervaskulären Leisten im hinteren Teile der Dorsalschale von *pyron* (Taf. XLVI, Fig. 2), wobei hier die intervaskulären Leisten der äusseren *vascula myaria*, an die kräftigen Wülste der *vascula cruralia* stossend, sogar besondere „Kammern“

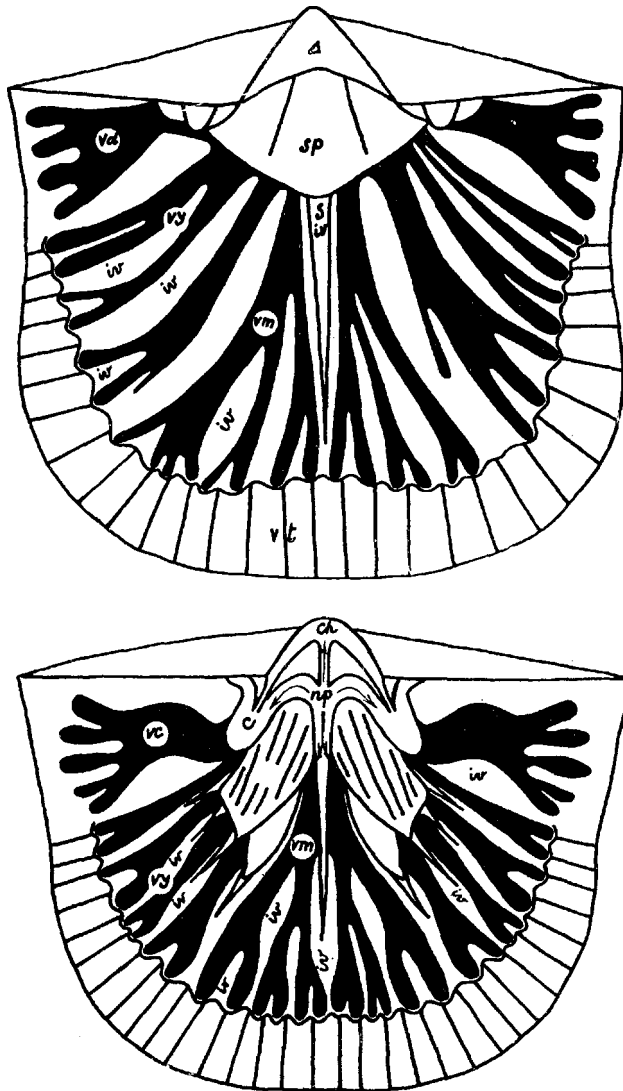


Abb. 14. Ventrales (oben) und dorsales (unten) Gefässnetz der *Estandia marginata*, ca  $\times 3$  der nat. Grösse. Es ist dies gleichzeitig eine Rekonstruktion der Gefässe der Estandiidae überhaupt. Es bedeutet in der Ventralschale (oben): vd — vascula dentalia (vgl. Taf. XXI, Fig. 3); vy — vascula myaria oder spondyliaria; vm — v. media; vt — v. terminalia (das Randnetz), welche durch die diaphragmaartige Schwelle (Wellenlinie) von den viszeralen Gefässen getrennt werden;  $\Delta$  — Deltidialplatte; sp — Spondylium. In der dorsalen Schale (unten) bedeutet: ch — chilidium; c — Kruralplatten oder Armträger; np — nodus principalis; vc — vascula cruralia; vy — vascula

myaria; vm — vascula media; iv — intervaskuläre Räume, welche hier von den intervaskulären Septen eingenommen werden, — sie sind besonders stark ausgebildet zwischen den vascula myaria. Das ventrale Mittelseptum (S) ist als eine intervaskuläre Leiste (iv) aufzufassen. In der dorsalen Schale sind die Richtungen der vom nodus principalis ablaufenden Gefäße durch Pfeile angegeben. Der nodus quadrivialis und septalis fehlen und alle Gefäße, auch die vascula myaria, von denen hier ganze vier Paar vorhanden sind, gehen unmittelbar vom nodus principalis ab. Dabei scheinen die v. myaria durch die Muskeln zu gehen (Streifung der Narben!), sie sind also z. T. transmyar. Das Bild ist also von dem des *Clitambonites* (Textabb. 8) ganz verschieden.

bilden. Dies wiederholt sich bei manchen Exemplaren der *Estlandia marginata*, *Antigonambonites planus*, *Rauna* (Taf. XXV, Fig. 1a und Textabb. 50) und, ausserhalb der Clitambonacea, bei *Clarkella* [vgl. Schuchert & Cooper (2), Taf. XV, Fig. 7 und 10].

Weniger bekannt ist das Gefässnetz des *Progonambonites*. Vermutlich besteht auch hier nur ein einziger dorsaler Knoten; der nodus principalis und das Mittelseptum (Taf. XXIV, Fig. 1) ist vorwiegend als intervaskulärer Septum entwickelt.

Bei *Rauna* sind die Gefäße schwach und hauptsächlich durch intervaskuläre Septen angedeutet (Taf. XXV, Fig. 1a, 2). Die vascula cruralia bilden hier, wie bei *Estlandia*, fingerartige Verzweigungen.

Das randliche Gefässnetz von *Antigonambonites aequistriatus* wurde oben (Textabb. 19) eingehend besprochen. Bei dieser Art ist das viszerale Netz nur durch intervaskuläre Leisten angedeutet (Taf. XXVIII, Fig. 2, 3) und entspricht ganz demjenigen der *Estlandia*. Bei *Antigonambonites planus* (Taf. XXXI, Fig. 2, 3 und Textabb. 51) sind wieder die intervaskulären Leisten massgebend, wobei die Gefässabdrücke, im Gegensatz zu *Estlandia*, als flache Kanäle ausgebildet sind und ihre distalen Äste girlandenartig an der Schwelle endigen.

Das Gefässnetz der Kullervoidae lässt sich auf Grund des vorhandenen Materials (Taf. XXXV, XXXVI und Taf. XXXVII, Textabb. 38 und 41) nicht genau restaurieren. Allerdings bestand hier (Taf. XXXVII, Fig. 1), zum Unterschiede von den Estlandiidae, in der dorsalen Schale ein nodus quadrivialis. Die Viszeralgefäße sind hier z. T. in Form von schmalen Rinnen entwickelt.

## XV. Das Gefässnetz der Orthacea mit dem der Clitambonacea verglichen.

Das viszerale Gefässnetz der sämtlichen Orthacea ist oligopalmat. In der ventralen Schale wird das randliche Gefässnetz nur durch die *vascula media* gebildet. Diese *v. media* biegen nach links und nach rechts ab und verlaufen dann als zwei symmetrische Bogen, die wir hier als *vascula arcuata ventralia* bezeichnen, bis zum Schlossrande hin, wobei sie an ihrem Aussenrande die Apophysen des Randsaumes, der *frons crescens*, von sich abgeben. Dieses Bild wiederholt sich wie bei der kambrischen *Billingsella* (Textabb. 15) so

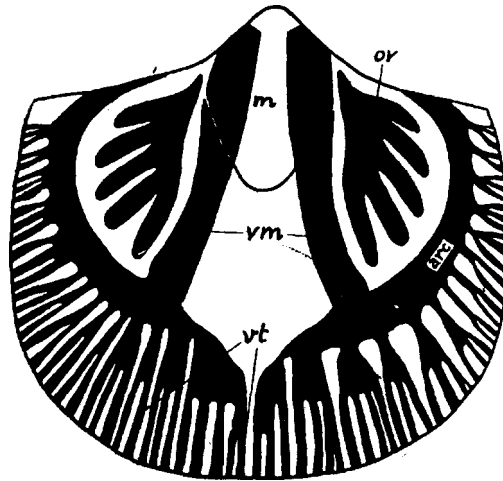


Abb. 15. Ventrales Gefässnetz von *Billingsella lindströmi* (Linnarsson), schematisch nach Walcott (6). Taf. LXXXVII, Fig. 6 e. Es ist dies der Grundtypus eines oligopalmaten Gefässnetzes der Orthacea. ov — zu Ovarien reduzierte *vascula myaria* und *v. cruralia*; m — Muskelnarben; vm — *vascula media*; arc — *vascula arcuata*; vt — *vascula terminalia*. vm und arc sind wahrscheinlich doppelt und bestehen aus je zwei einander sehr genäherten Strängen.

auch bei den späteren Formen, wie *Orthis*, *Cyrtonotella*, *Dolerorthis* u. a. Die *vascula myaria* und *dentalia* werden dabei von den *vascula arcuata* ganz umschlossen, so dass die ersteren nicht mehr den Rand erreichen. Sie bilden besondere Felder links und rechts von den Muskelnarben, und sehr oft (bei *Dolerorthis*, Taf. XLIV, Textabb. 17, 18) sind die einzelnen Äste durch Anastomosen miteinander verbunden. Mit gutem Recht werden diese reduzierten Mantelgefäße als Ovarien gedeutet.

Das Gefässnetz der Dorsalschale ist bei einigen *Orthacea* (*Dolerorthis*) ebenfalls oligopalmat (Taf. XLIV, Fig. 1, 2 und Textabb. 17, 18), wobei die äusseren *vascula myaria* ebenfalls als Bildner der *vascula arcuata* erscheinen. Bei *Orthis calligramma* aus dem Vaginatenkalk des Ostbaltikums (Textabb. 16) haben wir ein dorsales typisch polypalmates viszerales Gefässnetz

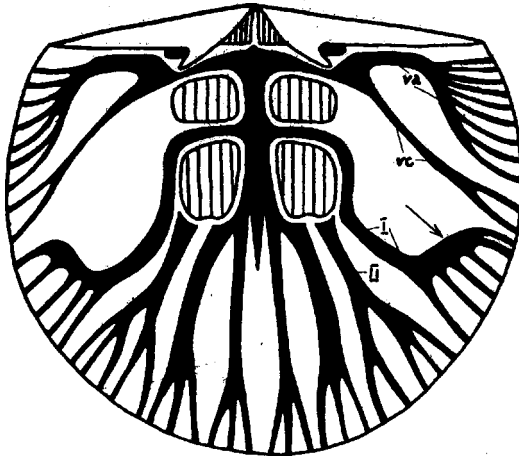


Abb. 16. Dorsales Gefässnetz von *Orthis calligramma* Dalman [resp. *Orthambonites rotunda* (Pander)], nach einem Steinkern aus dem *expansus*-Kalk Russlands, ca  $\times 3,5$  der nat. Grösse. Es ist dies der Grundtypus eines polypalmaten dorsalen *Orthacea*-Netzes, wie dieses von *Billingsella* bis *Dinorthis* und *Orthostrophia* vorkommt. Alle Muskelnarben sind im Bilde vertikal gestreift. Die vom nodus quadrivialis ablaufenden intermyaren Zweige setzen sich auch hier als äussere *vascula myaria* fort. Am Rande (der Pfeil!) biegen sie sich zum Schlossrande zurück und bilden so den ersten Ansatz der *vascula arcuata*. Im Gegensatz zu *Estlandia* sind hier nur zwei Paar der v. myaria vorhanden und spalten sich die *vascula cruralia* in die v. cardinalia (va entlang der Schlosslinie) und in die eigentlichen v. cruralia (vc), welche hier verkümmert erscheinen und später (vgl. Textabb. 19 und 55) zu Ovarien reduziert werden. I — *vascula myaria*, aus den intermyaria hervorgehend; II — v. antemyaria.

vor uns, wobei hier die äusseren *vascula myaria* ihre distalen Enden nach hinten biegen und so die erste Anlage der orthoiden *vascula arcuata* hervorbringen. Bei *Cyrtonotella kukersiana*, welche sicherlich aus der Formenreihe der *Orthis calligramma* hervorgeht, sind diese dorsalen *vascula arcuata* weiter ausgebildet, während die *vascula cruralia* zurückgedrängt sind (Textabb. 19 und 55). Dieser Vorgang der Bildung der dorsalen *vascula arcuata* führt zu der Vermutung, dass auch die

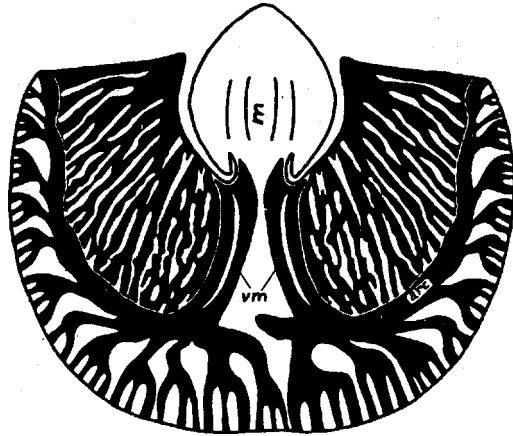


Abb. 17. Ventrale Mantelgefässe von *Dolerorthis osiliensis* (Taf. XLIV), ca  $\times 2$  der nat. Grösse. m — Muskelnarben; vm — vascula media; arc — vascula arcuata. Die vascula arcuata laufen im Bogen um die anastomosierenden, grossen Ovarien. Die vascula media erscheinen doppelt. Der einzige wesentliche Unterschied gegenüber *Billingsella* (Textabb. 15) ist der bei *Dolerorthis* verwickeltere Bau der Ovarien. Die Schale ist oligopalmat.

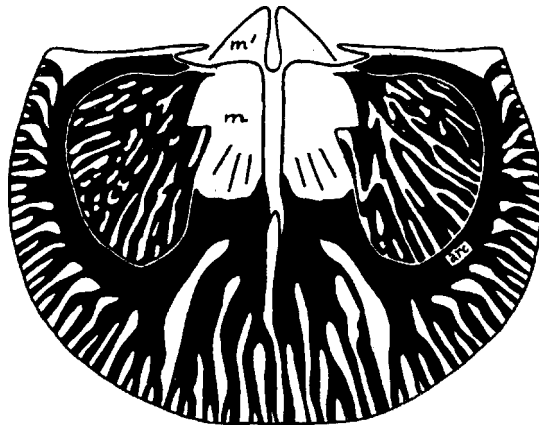


Abb. 18. Dorsale Mantelgefässe von *Dolerorthis osiliensis* (Taf. XLIV), dasselbe Exemplar wie Textabb. 17. Ca  $\times 2$  der nat. Grösse. m — Schliessmuskelnarben; m' — Öffnernerben (Narben des Ankers); arc — vascula arcuata. Die Ovarien sind hier ganz wie bei der ventralen Schale (Textabb. 17) ausgebildet. Gegenüber *Orthis* (Textabb. 16) und *Billingsella* erscheint diese Schale extrem oligopalmat, indem die vascula myaria zu v. arcuata verlängert und die vascula cruralia in Ovarien umgewandelt sind. Ein Übergangsstadium (aber ebenfalls schon z. T. oligopalmat) wird durch *Cyrtanotella* (Textabb. 19, 20 und 55) vertreten.

ventralen v. arcuata durch Reduktion und Spezialisierung (Ovarien!) der seitlichen Gefäße hervorgebracht worden sind. Demnach handelt es sich schon bei der *Billingsella* um eine spezialisierte Form, welche von polypalmaten Ahnen her stammt und daher in keinem Falle als Ahne der polypalmat bleibenden Clitambonacea gelten kann.

Die ganze grosse Gruppe des Orthacea kann hinsichtlich der Ausbildungsart des viszeralen Gefässnetzes in zwei Abteilungen zerlegt werden. Bei der ersten, mehr primitiven, ist die dorsale Schale noch polypalmat, bei der zweiten, weiter fortgeschrittenen, ist sie mehr oder weniger oligopalmat. Einige Beispiele sollen hier besonders besprochen werden.

Die ältesten Vertreter der polypalmaten Gruppe liefern die *Billingsellidae*. Dass hier die Ventralschale ein spezialisiertes Netz aufweist, haben wir schon oben (Textabb. 15) ausgeführt. Von der Dorsalschale gibt es keine guten Abbildungen. Die beste in dieser Hinsicht ist wohl die von *B. lindströmi* bei Walcott (2), Taf. LXXXVII, Fig. 6 f. Dieselbe Bauart ist auch bei den Eoorthidae, soweit nach den Abbildungen Walcott's geurteilt werden kann, zu erwarten. Die Protorthidae, Nisusiidae und Finkelnburgiidae gehören dabei in einen ganz anderen Stamm, da sie auch in der ventralen Schale vermutlich polypalmat sind.

Die Hauptzüge der Billingsellidae werden ferner bewahrt bei der *Orthis*, bei den *Plectrothidae* (ohne *Mimella* und *Orthostrophia*) und bei den *Glyptorthinae*. Bei *Mimella* (Textabb. 22), bei den *Dinorthidae* und bei *Orthostrophia* geht die Reduktion des ventralen Gefässnetzes weiter, die *vascula arcuata* werden mehr nach hinten gerückt und daher kürzer (Textabb. 21, *Dinorthis*). Aber wie bei *Glyptorthis* [Schuchert & Cooper (2), Taf. VI, Fig. 26 und 29], wo die ventralen v. arcuata noch ganz *Orthis*- resp. billingsellenartig ausgebildet sind, so auch bei der weiter spezialisierten *Dinorthis* [unsere Textabb. 21 und Sch. & C. (2), Taf. X, Fig. 24, 25] bewahrt die dorsale Schale das polypalmate dorsale Gefässnetz in fast unverändertem billingselloidem Zustande weiter.

Auf den dorsalen Innenbau von *Orthis calligramma* (resp. *rotunda* Pander) wurde schon oben hingewiesen. Hier (Textabb. 16) sind die Gefäße des Mittelsektors sehr kräftig, während die *vascula myaria exteriora* durch ihre nach hinten gebogenen distalen Enden den ersten Ansatz zur Bildung der *vascula*

arcuata hervorgebracht haben. Von der zeitlich etwa in der Mitte zwischen *Billingsella* und *Dinorthis* gelegenen *Orthis* s. str., welche ebenfalls in der dorsalen Schale polypalmat erscheint, spaltet sich ein Formenzweig ab (*Dolerorthis*), bei welchem auch dorsale *vascula arcuata* erzeugt werden.

Bei *Cyrtonotella kukersiana* \*) Textabb. 19, 20 und 55 und Taf. XLV, Fig. 1 reichen offenbar die *vascula arcuata* schon z. T. bis zum Schlossrande hin, während die *vascula cruralia* zurückgedrängt sind. Die letzteren haben hier wohl z. T. die Funktion von Ovarien übernommen, doch haben sie noch keine Anastomosen.

Textabb. 19 und Taf. XLV, Fig. 1 haben wir somit eine Brachialschale der *Orthis* (*Cyrtonotella*) abgebildet, bei welcher man vermuten kann, dass die *vascula arcuata* tatsächlich schon bis zum Schlossrande reichen. Bei einer anderen Schale derselben Art (Taf. XLVIII und Textabb. 55) haben wir einen primitiveren, auf *Orthis calligramma* (Textabb. 16) zurückgehenden Bau vor uns. Die *vascula cruralia* reichen hier nicht mehr bis zum Randsaum, die *vascula cardinalia* nehmen aber noch am Aufbau des Randnetzes wesentlich teil. Möglicherweise ist die Deutung Textabb. 19, wo die *vascula arcuata* bis zum Schlossrande reichend eingezeichnet sind, ungenau. Aber wahrscheinlich entsprechen beide Fälle den Tatsachen, indem die Textabb. 19 (Taf. XLV, Fig. 1) möglicherweise ein weiteres Stadium in der Bildung der v. arcuata darstellt. Die Dorsalschale Taf. XLVII gleicht ebenfalls der Schale Taf. XLVIII, da hier die v. arcuata auch nicht bis zum Schlossrande reichen.

Die hier abgebildeten Schalen der *Cyrtonotella* erlauben auch eine allgemeine Übersicht über das Gefäßnetz einer *Orthis* zu geben. Das Exemplar Taf. XLV, Fig. 1 (Textabb. 19) zeigt sehr kräftige transmyare Apophysen, nur zwei Paar (wie bei allen *Orthacea*) der *vascula myaria* und den, ebenfalls für die *Orthacea* charakteristischen, bei den *Clitambonacea* aber fehlenden Strang der *vascula cardinalia* dorsi. Der *nodus principalis* und der *n. quadrivialis* sind hier deutlich entwickelt. Es scheint aber, dass die schwachen *vascula media* nicht an einem *nodus septalis*, sondern ebenfalls am *nodus quadrivialis* entspringen. Anstatt des *nodus septalis* sieht man hier (Taf. XLV,

\*) Vgl. auch unter *Orthis kukersiana* Wysogorski bei A. Öpik (1).



jüngeren Exemplare als die vorigen angehört, ist Taf. XLVI, Fig. 1 nur das Narbenfeld und der Anker dargestellt worden. Hier sind, zum Unterschied von Taf. XLV, Fig. 1 und Taf. XLVII, die Muskelnarben deutlich umgrenzt und vertieft und die transmyaren Apophysen sind nur durch relativ schwache Wülste vertreten. Der nodus principalis und der n. quadri-

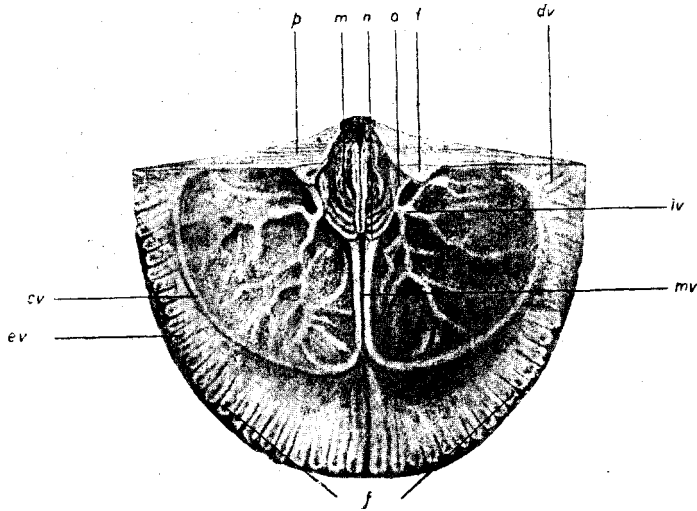


Abb. 20. Das ventrale Gefäßnetz von *Orthis (Cyrtototella) kukersiana* Wysog. Aus A. Ö. (1), S. 72, Textabb. 7. p — Area der Pedikelschale; m — Muskelnarben; n — Knoten der vascula media („Beginn der Hauptgefäße an den Spitzen der Muskelnarben“); o — Zahnstütze; t — Schlosszahn; dv — distale Zweige der vascula cardinalia („Gefäßabdrücke der Flügel“); mv — vascula media („Innenzweige“) und cv — vascula arcuata („äußere Bogen der Hauptgefäße“); iv — nodus lateralis und die an ihm entspringenden, z. T. zu Ovarien reduzierten vascula myaria („Gefäße der Scheibe“); ev und f — randliche Gefäße.

vialis sind ohne weiteres zu unterscheiden, sowie gleichfalls die vom letzteren abgehende, erhabene, schmale Intervaskularleiste der vascula media.

Den ventralen Innenbau von *Cyrtototella kukersiana* haben wir schon zweimal [A. Öpik (1), (5)] im Zusammenhang mit anderen Fragen abgebildet. Zum drittenmal geben wir hier dieselbe Abbildung (Textabb. 20) wieder, um die älteren, provisorischen, mehr deskriptiven Bezeichnungen der Gefäße durch die hier verwendeten Termini zu ersetzen.

Um den Feinbau des ventralen Gefässnetzes zu zeigen, wird Taf. XLV, Fig. 2 der Mittelsektor einer Pedikelschale von *Cyrtonotella kukersiana* wiedergegeben. Von den *vascula arcuata* gehen zum Rande hin Zweige ab, welche nach zwei- bis dreimaliger Spaltung je zwei Endapophysen bilden. Einer jeden Rippe und einem jeden Zwischenraum entspricht je eine Apophyse (vgl. Textabb. 54), so dass hier der Zusammenhang des viszeralen und des randlichen Gefässnetzes aufs beste beobachtet werden kann. Ausserdem reden die regelmässigen Furchen des Randsaumes von einer ganz bestimmten Beschaffenheit und Gestalt der Gefässe der *frons crescens*, des Mantelsaumes, welche zu den ziemlich regellos verlaufenden, durch Wülste vertretenen distalen Apophysen des viszeralen Systems einen Gegensatz darstellen.

Durch *Dolerorthis rustica osiliensis* (Schrenk) wird eine weitere Stufe der Spezialisierung des Gefässnetzes der *Orthacea* vertreten (Taf. XLIV, Textabb. 17, 18). In allen ventralen und dorsalen Schalen sind die durch die *vascula arcuata* umschlossenen und reduzierten *vascula myaria* und *cruralia* ganz zu einem ziemlich wirren, anastomosierenden System, dem man nur die Funktion von Ovarien zuschreiben kann, umgewandelt. In der dorsalen Schale (Textabb. 18) bestehen neben den *vascula arcuata* nur noch die *vascula media*, während die bei *Cyrtonotella* und *Orthis* noch vorhandenen *vascula antemyaria* nicht mehr zu unterscheiden sind. Es fällt bei der ventralen Schale ausserdem auf, dass die *vascula media* (Textabb. 17) doppelt erscheinen. Dies kann bei so mancher *Orthis* (s. lato) ab und zu beobachtet werden, auch bei den Billingsellen. Vermutlich ist es hier eine allgemeine Erscheinung und es ist anzunehmen, dass die *vascula media*, resp. die *v. arcuata* eigentlich aus paarweise dicht nebeneinander verlaufenden Gefässbögen bestehen, deren Wülste, da sie so dicht nebeneinander verlaufen, oft nicht mehr voneinander zu trennen sind. Es haben hier demnach bei den *Orthacea* ursprünglich zwei Paare *vascula media ventri*, und nicht ein Paar, wie bei den *Clitambonacea*, bestanden.

Die Gefässe der *Dolerorthis osiliensis* sind als vertiefte Kanäle mit erhabenen Randkanten ausgebildet.

Die eben besprochenen Tatsachen werden weiter in der

phylogenetischen Tabelle der *Orthacea* zusammengefasst, wobei diese ganz allgemein als ein gegabelter Stamm dargestellt werden.

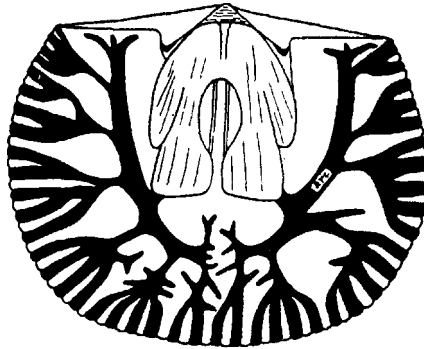


Abb. 21. Ventrales Gefäßnetz von *Dinorthis*, nach Schuchert & Cooper (2), Fig. 5, aber ergänzt, um den Zusammenhang der Längsrippen der Aussenfläche, des randlichen Gefäßnetzes und der viszeralen Gefäße zu zeigen. arc — *vascula arcuata*. Die *vascula arcuata* sind gegenüber *Billingsella* und *Orthis* stark reduziert. Die Mantelgefäße sind hier also extrem oligopalmat, während die der Dorsalschale [Schuchert & Cooper (2), Taf. X, Fig. 25 (zu vergleichen mit *Glyptorthis*, ebenda, Taf. VI, Fig. 29)] immer noch *Orthis*-artig polypalmat erscheinen.

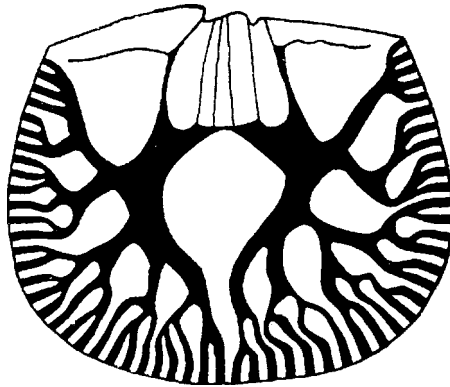


Abb. 22. *Mimella melonica* Cooper, ventrales Gefäßnetz mit stark reduzierten *vascula arcuata*. Nach Schuchert & Cooper (2), Textabb. 6. Der hier eingezeichnete Zusammenhang der viszeralen Gefäße mit dem Randnetz geht aus Sch. & C. (2), Taf. XII, Fig. 20 und Cooper (13), Taf. XXXV, Fig. 15 hervor.

Aus allem diesem geht hervor, dass nur die dorsalen Gefäße der *Orthacea* und der Klitambonitiden einigermaßen einander ähnlich sind, wobei hinsichtlich der ersteren nur die *Billingsella*-

*Orthis-Dinorthis*-Linie in Betracht kommt. Diese hat, wie die Klitambonitiden, einen dorsalen polypalmaten Mantel. Die Ventral-*schale* der *Billingsella* und der *Orthacea* ist aber sehr spezialisiert, indem die *vascula arcuata* ihres Mantels als Merkmal einer fortgeschrittenen Organisation aufzufassen sind. Die *Billingsella* und die *Orthacea* stammen wohl von Brachiopoden ab, bei denen auch das ventrale Gefässnetz *Clitambonites*-artig polypalmat war, die Klitamboniten können daher nicht von *Billingsella* abgeleitet werden. Es sind von der *Billingsella* überhaupt nur die *Orthacea* abzuleiten.

Am Schluss der vorliegenden Schrift wird nochmals das Problem der *Orthacea* anhangsweise besprochen werden. Es sollen da einige hier angeregte, aber die *Clitambonacea* eigentlich wenig berührende Fragen behandelt und eine Phylogenie der *Orthacea* entworfen werden.

#### XVI. Beziehungen der *Clitambonacea* zu *Finkelburgia* und zu den *Syntrophiacea*.

Zu den Verwandtschaftsbeziehungen der *Clitambonacea*, der *Strophomenacea* und der *Orthacea* wurde schon früher einmal Stellung genommen [A. Öpik (8)]. Es wurde darauf hingewiesen, dass die Schalenstruktur der *Estlandia* und aller Gonamboniten (auch der Kullervoidae) strophomenoid ist und dass ihr Ankerbau mehr an die Plektambonitiden (*Strophomenacea*) als an die *Orthacea* erinnert. Im vorstehenden Abschnitte wurde ausserdem festgestellt, dass die *Clitambonacea* in bezug auf das Gefässnetz ihres Mantels ursprünglicher, primitiver gebaut sind als die ältesten Vertreter der *Orthacea* und daher von den letzteren nicht abgeleitet werden können.

Nun ist aber aus dem Kambrium eine Reihe von Brachiopoden bekannt, welche zweifellos als Verwandte unserer *Estlandiidae* zu betrachten sind. Es sind dies die *Finkelburgia* und die *Syntrophiacea*.

Die Skulptur der *Finkelburgia* besteht aus rundlichen, stärkeren Hauptrippen und zahlreichen feineren Zwischenstreifen und gleicht in dieser Hinsicht fast ganz derjenigen des *Progonambonites inflexus*. Die Gestalt der dorsalen Muskelnarben, ihre z. T. eckige Form und die Art und Weise in spitze intervaskuläre Leisten

auszulaufen ist wieder in erster Linie bei *Estlandia* und *Progonambonites* zu beobachten. Das dorsale Gefässnetz (Textabb. 23) ist, soweit man es rekonstruieren konnte, mit dem der *Estlandiidae* praktisch identisch. Die *Finkelburgia* soll ein Pseudospondylium besitzen. In der Tat ist es ein sessiles Spondylium und nähert sich in dieser Hinsicht dem des *Antigonambonites planus*. Da hier, beim Spondylium, das Mittelseptum

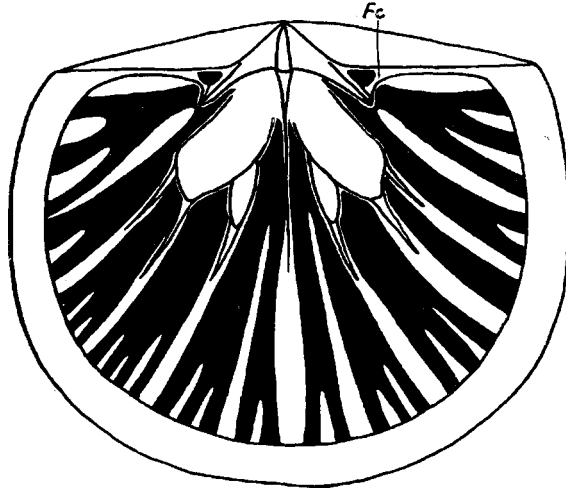


Abb. 23. Innenbau der dorsalen Schale von *Finkelburgia* aus dem Ozarkian Amerikas. Schematisch nach Schuchert & Cooper (2), Taf. XIII, Fig. 16 und 18. Die Muskelnarben und das viszerale System der Mantelgefässe gleichen denen der *Estlandia* und des *Progonambonites* (Textabb. 14 und 49). Es fehlt aber bei der *Finkelburgia* ein Chilidium und die Zahngruben werden seitlich durch Fulkrallplatten begrenzt. Eine Verwandtschaft mit *Orthacea* (*Plectorthidae*) kommt gar nicht in Frage.

massgebend ist, welches innerhalb einer Gattung, als eine intervaskuläre Leiste, in der Grösse schwankt, so ist auch die von dieser Leiste abhängige Sessilität des Spondyliums kein Hindernis, die *Finkelburgia* unter die *Clitambonacea* einzureihen. Die Schalenstruktur der *Finkelburgia* soll nach Schuchert & Cooper (2), S. 55 „fibrous, impunctate“ sein. Sie muss aber noch auf die strophomenoiden *Pseudopunctae* sorgfältig geprüft werden.

Schuchert & Cooper stellen die *Finkelburgia* an die Wurzel der *Plectorthidae*, weil diese beiden ähnlich gebaute *Cardinalia* (Anker) besitzen („The structure of the dorsal

interior of *Finkelburgia* is quite unique among the early brachiopods in the possession of supporting plates attached to the brachiophores and fulcral plates forming the sockets as in *Plectorthis*“).

Diese Stellung ist aber nicht zu akzeptieren, weil *Plectorthis* ein Glied des *Billingsella*-Stammes ist und besonders weil Armträgerstützen und Fulcralplatten eine so grosse Verbreitung unter den Protremata haben, dass auf Grund dieser Merkmale allein Verwandtschaftsfragen nicht zu entscheiden sind. Besonders sind es die Fulcralplatten, welche sogar innerhalb einer einzigen Art in ihrem Auftreten sehr schwanken und vielleicht als Wülste von Gefässen aufzufassen sind [vgl. hierzu auch *Onniella navis* und *navicula* bei A. Öpik (7)]. Dagegen scheint uns die von Schuchert & Cooper (2), S. 56 unternommene Ableitung der Skendiidae von *Finkelburgia* durchaus denkbar zu sein, weshalb die ersteren ebenfalls unter die Clitambonacea zu stellen sind.

In recht bemerkenswerter Weise vergleichen ferner Schuchert & Cooper die *Finkelburgia* mit den Syntrophiidae. S. 55 ihres Werkes schreiben sie: „The ensemble of the ventral internal structure (es ist hier die Ventralschale der *Finkelburgia* gemeint) is strongly suggestive of some of the Syntrophiidae, but differs chiefly in having a pseudospondylium and not a true spondylium“, und S. 156 unter *Syntrophina* steht: „The musculature of *Syntrophina* strongly resembles that of *Syntrophioides* and *Finkelburgia*“, wobei es sich hier um die dorsalen Schalen handelt.

Die Ähnlichkeit und zweifellose Verwandtschaft der Estlandiidae und der Syntrophiacea wird durch folgende Vergleiche bestätigt. Bei *Syntrophina*, *Clarkella* und *Huenella* sind, wie man sich aus den Abbildungen bei Schuchert & Cooper (2), Taf. XV, Fig. 1, 2, 3, 7, 10, 14 überzeugen kann, die intervaskularen Leisten *Estlandia*-artig stark entwickelt, wobei durch diese Septen ein *Estlandia*- und *Finkelburgia* artiges polypalmates Gefässnetz angedeutet wird. Besonders interessant in dieser Hinsicht ist die *Clarkella* (Sch. & C., Taf. XV, Fig. 7 und 10), wo durch die mächtigen intervaskularen Lamellen seitliche Kammern gebildet werden, wie wir sie schon bei *Estlandia pyron* (Taf. XLVI, Fig. 2) und *Rauna* kennenlernten. Die intervaskularen Septen der Syntrophiacea werden auch

von Schuchert & Cooper erwähnt. So heisst es bei ihnen S. 155 unter *Syntrophina*: „Complete or incomplete accessory septa occur in the vicinity of the spondylium in some specimens and show a convergence toward *Clarkella*“. Unter diesen „accessory septa“ (= intervaskuläre Leisten) gibt es aber offenbar ein Paar solcher, welche mit den Seitenstützen des Spondyliums triplex der Estlandiidae identisch sind. Diese haben wir Textabb. 24 (*Syntrophina campbelli*) dargestellt. Ein zweifelloses Spondylium triplex ist auch bei der *Jangzeella poloi* [Sch. & C., Fig. 23, S. 158] vorhanden. Völlig überzeugend ist auch der Vergleich von *Finkelnburgia* [Sch. & C. (2), Taf. XIII, Fig. 7, 10, 16 und 18], *Syntrophiella* (ebenda, Taf. XV, Fig. 13), *Syntrophioides* (ebenda, Fig. 23), *Syntrophina* (ebenda, Fig. 31) mit *Estlandia* (unsere Textabb. 14), welche alle nach ein und demselben Prinzip gebaute dorsale Muskelnarben aufweisen. Es scheint demnach hier das überall auftretende Spondylium ebenfalls keine Erscheinung einer unbestimmten Homöomorphie, sondern ein von gleichen Ahnen ererbtes, dem ganzen Stamme gemeinschaftliches Merkmal zu sein.



Abb. 24. Steinkerne von *Syntrophina campbelli* (Walcott) aus dem Canadian (Roubidoux Form.) von Missouri,  $\times 5$  der nat. Grösse. Das untere Exemplar zeigt das durch die drei Septen gestützte Spondylium triplex. Das Stück verdanken wir der freundlichen Vermittlung des Herrn Dr. G. A. Cooper.

Die *Syntrophia* unterscheiden sich von den Estlandiidae vorwiegend durch ihre äussere Gestalt. Sie haben einen kürzeren Schlossrand, sind also mehr oder weniger brachyreat, haben gleichgewölbte Schalen mit einem dorsalen Sattel (Ähnlichkeit mit *Ilmarinia*) und sind zumeist glatt (ausser *Huenella* und *Huenellina*). Es fehlt ihnen auch die  $\Delta$ -Platte und das Chilidium. Einzelheiten des Innenbaues ergeben ebenfalls deutliche und konstante Unterschiede, besonders der Bau der Cardinalia (des Ankers).

Bezüglich der Ableitung der polypalmaten *Syntrophia* von den Orthacea (Sch. & C., S. 154) gilt dasselbe, was schon oben bezüglich der Abstammung der Clitambonacea gesagt wurde: die spezialisierten Orthacea kommen hier nicht in Frage.

Die Syntrophiidae werden von Schuchert & Co-

per (2), S. 161 als Ahnen der Pentameracea betrachtet, obwohl eine unmittelbare Verbindung zwischen den Syntrophiidae und den Camerellidae von den genannten Autoren selbst bezweifelt wird. Uns kommt eine solche Herleitung der Pentameracea sehr unwahrscheinlich vor, weil das Spondylium duplex der letzteren (vgl. im Abschnitt über das Spondylium) in keiner Weise aus dem klitambonoiden Spondylium hergeleitet werden kann.

### XVII. Die Abstammung der **Clitambonacea** und ihre Stellung unter den Protremata.

Die Clitambonacea bestehen aus drei besonderen Gruppen: 1) aus den Clitambonitidae mit glatter Schale, Spondylium simplex, kleinen hinteren und grossen vorderen dorsalen Muskelnarben, 2) aus den Estlandiidae (und Finkelnburgiidae\*) mit pseudopunktierter Schale, Spondylium triplex, kleineren vorderen und grösseren hinteren Muskelnarben der Dorsalschale, und 3) aus den Kullervoidae, mit einer Hemi-syrinx im Spondylium und pseudopunktierter Schalensubstanz. Der nähere Zusammenhang der zweiten und dritten Gruppe untereinander geht aus der gemeinsamen Schalenstruktur hervor. Von diesen beiden sind die Clitambonitidae weiter entfernt, doch auch hier ist die Verwandtschaft (gemeinsame Oberfamilie) aus dem Gefässnetz, dem Spondylium, dem Anker und der Gestalt genügend erkennbar.

Der Vergleich der Clitambonacea mit den Syntrophiacea hat die Blutsverwandtschaft dieser beiden Gruppen aufgedeckt und zu dem bemerkenswerten Ergebnis geführt, dass die ältere Auffassung von Schuchert in Schuchert & Le Vene (14), S. 15 über den Zusammenhang der Syntrophiidae und Clitambonitidae besser zu den Tatsachen stimmt, als die neuere von Schuchert & Cooper (2), wo unsrer Meinung nach verwandte Formen, eigentlich nur auf Grund der Cardinalia, in verschiedene Unterordnungen gestellt worden sind. Der besseren Übersicht wegen sollen hier die beiden Auffassungen zusammengestellt werden.

\*) Die Schalenstruktur der *Finkelnburgia* ist allerdings noch unbekannt, gleichwie die Natur ihres Spondyliums.

1. Nach Schuchert in Sch. & Le Vene 1929, Fossilium Catalogus, Pars 42, S. 15.

**Superfamily 2. Clitambonacea nov.**

Fam. 1. Syntrophiidae Schuchert 1896.

Genera: *Syntrophia*, *Huenella*, *Clarkella*, *Swantonia*.

Fam. 2. Clitambonitidae Winchell & Schuchert 1893.

Genera: *Clitambonites*, *Hemipronites*, *Polytoechia*, *Skendium*.

2. Nach Schuchert & Cooper (2, 15), 1932 (resp. 1931).

Die Syntrophiacea sind, der älteren Auffassung von Schuchert (16) im „Text-Book of Paleontology“ 1913, s. 392 entsprechend, unter die Pentameroidea zurückgestellt worden, [wobei auch die Clitambonitidae noch unter den Pentameracea stehen. Vgl. hierzu auch A. Öpik (1) und Kozłowski (4)].

Die Clitambonacea werden als „Specializing and terminal Orthoidea“ betrachtet.

Für uns aber ergibt sich nun folgendes, durch die vorstehenden Abschnitte begründetes System:

I. Die Orthoidea umfassen a) alle Dalmanellacea und b) die Orthacea des *Billingsella*-Stammes: 1) Nisusiidae, 2) Billingsellidae, 3) Eoorthidae, 4) Orthidae, 5) Plectorthidae, 6) Dinorthidae, 7) Dolerorthidae (nov.) und, anhangsweise, provisorisch die Porambonitidae und Lycophoriidae.

II. Die Pentameroidea bestehen nur aus den Pentameracea in der Auffassung von Sch. & C. 1932.

III. Protremata klitambonoider Bauart („Clitambonoides“). Es gehören hierzu 1) die Clitambonacea (deren Bestand weiter unten, im systematischen Teil erklärt wird), auch die Finkelnburgiidae und Skendiidae mitgerechnet; 2) die Syntrophiacea, welche besonders mit den Estlandiidae der Clitambonacea verwandt sind; 3) die neue Oberfamilie der Protorthacea mit den Protorthidae Schuchert & Cooper. Diese haben, zum Unterschied von allen Orthoidea (nach unserer Auffassung der letzteren), ein kurzes, ganz freies Spondylium, welches nur mit dem der Clitambonitidae verglichen werden kann. Das Fehlen des Septums in der Ventralschale macht keinen sehr grossen Unterschied von *Clitambonites* aus, da dieses Septum nur als eine intervaskuläre Leiste zu deuten ist. Die Protorthacea müssen als ein primitiver Nebenzweig des Clitambonacea-Stammes angesehen werden, welcher sehr nahe der Abspaltungsstelle der Clitamboniti-

dae gelegen ist. Als solcher werden die Protorthacea wohl eine glatte Schalensubstanz besitzen (ihre Schalenstruktur ist gegenwärtig noch unbekannt).

Wir weisen noch darauf hin, dass die Gruppierung der Clitambonacea und Syntrophiacea voraussichtlich eine andere werden wird, sobald die Schalenstruktur der letzteren — ob scheinpunktiert oder nicht — geklärt ist. In die Clitambonacea werden dann die Familien mit glatter Schale gehören. Die andere Oberfamilie (oder die Oberfamilien) der Clitambonoidea wird die *Estlandia* und die pseudopunktierten Familien umfassen. Sie werden entweder mit den Syntrophiacea zusammenschmelzen oder es wird, falls diese letzteren sich als „glatt“ entpuppen sollten, eine dritte scheinpunktierte Oberfamilie für die *Estlandia* und ihre Genossen errichtet werden (*Estlandiaceae*).

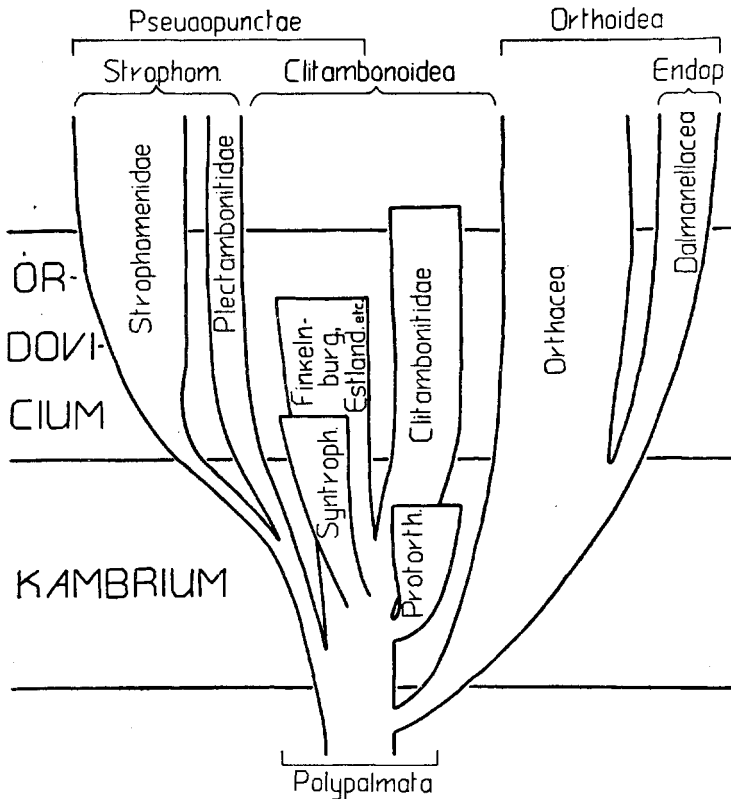
Die pseudopunktierten Clitambonacea sind ausserdem nahe Verwandte der Plektambonitiden und Strophomenacea überhaupt, wie es von uns schon einmal [A. Öpik (8)] dargestellt worden ist. Es muss nur in der Tabelle auf S. 57 der eben zitierten Abhandlung („Über die Plectellinen“) anstatt der Clitambonacea — „Clitambonoidea“ eingesetzt werden, falls man überhaupt eine Einteilung der Protremata in Unterordnungen für notwendig hält. Die Verwandtschaft der Clitambonacea und Strophomenacea wird in dieser Schrift noch in den Abschnitten über „die Gestalt (Habitus)“, über „die Struktur der Schalensubstanz“ und im speziellen Teil unter „Superfam. Clitambonacea“ von verschiedenen Standpunkten diskutiert.

Nun kommt die Frage nach der Abstammung der Klitamboniten. Die Orthacea als solche kommen hier, wie schon vorher betont wurde, wegen ihrer oligopalmaten Natur als Ahnen nicht in Frage. Die eigentlichen Ahnen der Clitambonacea sind uns noch unbekannt. Es sind dies auch gleichzeitig die Ahnen der pseudopunktierten Strophomenacea, von denen wir als ältere Glieder die Plektambonitiden kennengelernt haben. Die Orthacea sind ein spezialisierter Nebenzweig, der schon ziemlich früh von der *Protorthis-Clitambonites*-Richtung seitwärts abging, um in späteren Zeiten besonders gliederreich zu werden.

Die Frage nach dem Protremata-Stammbaum und nach des-

sen Wurzeln kann an der Hand des vorliegenden Materials noch nicht restlos gelöst werden. Wir wissen noch zu wenig über die Brachiopoden des Kambriums, und was wir kennen, sind eigentlich, mit wenigen Ausnahmen, nur Fragmente bald weiter, bald näher voneinander verlaufender, oft scheinbar paralleler, oft scheinbar divergierender Linien. Die endgültige Lösung muss wohl im Vorkambrium gesucht werden.

### Phylogenetische Tabelle I.



Phylogenie der Clitambonoidea und der älteren Protremata. *Protorth.* ist als *Protorthacea*, *Syntroph.* als *Syntrophiacea*, *Finkelnburg., Estland. etc.* als *Finkelnburgiidae*, *Finkelburgiidae*, *Estlandiidae*, *Kullervoidae* zu lesen. Die Projektionsebene ist so gewählt worden, dass die pseudopunktierten Äste links, die endopunktierten (*Dalmanellacea*) rechts und die glatten mehr in der Mitte zu liegen kommen. Bei dieser Anordnung stimmen die Clitambonoidea mit dem Hauptstamm überein, was auch der ursprünglichen, polypalmen Natur ihrer Mantelgefäße entspricht.



einer älteren estnischen Art verbunden werden. Ihre Ahnen sind wohl ausserhalb Estlands zu suchen. Zur selben Linie, insbesondere in den Formenkreis der *Vellamo wesenbergensis*, gehören auch amerikanische Arten, wie *V. diversa*, *americana*, *rogersensis* und *trentonensis* (nicht aber *multicosta*). Die zweite Linie ist artenarm (*parva-oandoensis*). Die dritte geht von *simplex* über *ambisulcata* bis zur *sauramoi* hinauf. Ausserdem sind die Arten *viruana*, *symmetrica*, *defecta* und *phrygia* wohl eine jede als Fragmente von vier weiteren, uns leider noch unbekanntem Linien anzusehen.

Es sei hier noch hervorgehoben, dass alles, was wir hier als „Clitambonoida“ bezeichneten, in die Zeit von Mittelkambrium bis Mittelordovizium hineinfällt, dass es also eine sehr altertümliche Tiergruppe darstellt. Die Blütezeit der Clitambonoida (Protremata mit einem Spondylium simplex und dessen Modifikationen) ist Oberkambrium und Unterordovizium. Nur wenige Gruppen gehen über die Grenzen des Ordoviziums hinauf: es sind dies *Vellamo*, welche bis ins Llandovery, und die Skendiidae, welche bis ins Devon hineinreichen.

Die geschilderten Anschauungen über die Herkunft der Clitambonacea (resp. Clitambonoida) sind in der vorstehenden phylogenetischen Tabelle I, S. 70 zusammengefasst.

### XVIII. Phylogenie der Clitambonacea.

Im Abschnitt über die „Abstammung der Clitambonacea und ihre Stellung unter den Protremata“ stellten wir fest, dass die Clitambonacea einem ziemlich unabhängigen Stamme der Clitambonoida angehören. Dabei sind die Clitambonitidae und die Estlandiidae als zwei voneinander scharf getrennte Äste (Familien) zu betrachten.

Die Clitambonitidae (Tabelle II, S. 71) sind artenreich und ergeben einen ziemlich verzweigten Busch, dessen Gipfel ins Silur hineinreichen.

Bei den Estlandiidae (Tab. III, S. 73) dagegen sehen wir, dass die meisten Arten dem Unterordovizium angehören, wobei sie ziemlich plötzlich im Megalaspiskalk auftauchen. Es ist daher anzunehmen, dass uns hier nur die distalen Zweige des „Gonambonitenstammes“ vorliegen. *Antigonambonites*, *Rauna* und *Progonambonites* erscheinen hier als mehr oder weniger parallele Linien, wobei auch die ozarkische *Finkelnburgia* und die ordovizischen *Deltatretidae* und *Polytoechia* nur durch kambrische Ahnen mit unseren Formen in Verwandtschaft zu stehen scheinen.



## II. Teil.

### Beschreibung der Familien, Gattungen und Arten der Clitambonacea.

#### Superf. **Clitambonacea** Schuchert (2).

Schuchert & Cooper (2) geben folgende Definition dieser Superfamilie der Protremata: „Specializing and terminal Orthoidea probably developed out of the Billingsellidae and 1) retaining as a rule the primitive features of deltidia and chilidia, here much enlarged, and 2) developing either pseudospondylia (more rarely) or spondylium simplex. 3) Test impunctate.“ In dieser Diagnose ist das Vorhandensein des Deltidiums und Chilidiums kein wesentliches Merkmal für die Superfamilie, da diese Platten in ganz gleicher Weise bei den Strophomenacea zu finden sind. Auch ist die Schalenstruktur, streng genommen, nicht „impunctate“, sondern „impunctate“ oder pseudopunktiert, wie oben S. 9f. gezeigt worden ist. Das echte Spondylium simplex findet sich ferner nur bei den Clitambonitidae, während die „Gonamboniten“ ein Spondylium triplex besitzen. Ob das Pseudospondylium von *Deltatreta* ein echtes Pseudospondylium ist, ist ebenfalls unklar: das Exemplar bei Schuchert & Cooper (2), Taf. 6, Fig. 15 zeigt ein Mittelseptum und die beiden gonambonitischen Seitenleisten, und es entsteht die Frage, ob hier nicht ein Spondylium triplex verborgen liege. Dieselben Fragen wurden schon einmal früher von uns diskutiert [A. Öpik (8)], mit dem Ergebnis, dass unter die Orthoidea nur die Dalmanellacea und Orthacea gestellt werden können, während die Clitambonacea, ihrer mehr strophomenoiden Bauart wegen, in die Nachbarschaft der Strophomenacea zu stellen sind. Auch jene Möglichkeit könnte annehmbar sein, dass man die Clitambonitidae ihrer glatten Schale und des Spondylium simplex wegen unter die Orthoidea versetzt, die „Gonamboniten“ aber — Kullervoidae und Estlandiidae — wegen ihrer pseudopunk-

tierten Schale unter die „Strophomenoidea“ einreicht und mit den Plektamboniten zu einer besonderen Superfamilie („Plectambonacea“) erhöht\*). Doch es entsteht dabei ein nicht weniger künstliches System: es werden die Clitambonacea einerseits und die Strophomenacea andererseits zerrissen, das System wird aber dadurch nicht besser. Aus diesen Überlegungen scheint zu folgen, dass es unbequem ist den Begriff der Clitambonacea mit dem der Orthoidea zu verbinden, und so soll hier eine andere Definition für die Clitambonacea gegeben werden: es sind Protremata von strophomenoidem bis orthoidem Habitus, mit glatter oder pseudopunktierter Schale, mit Chilidium und Pseudodeltidium und mit einem Spondylium, welches von einem Septum (S. simplex) oder von drei Septen (S. triplex) getragen wird.

Wir können uns auch nicht jener Ansicht anschließen, dass die Ahnen der Clitambonacea möglicherweise die Billingsellidae sind. Erstens ist es ja gar nicht vollkommen sicher, dass die Klitamboniten einerseits und die Gonamboniten andererseits aus einem einzigen Punkt des Brachiopodenstammes hervorgehen, und zweitens kann die strophomenoide Schalenstruktur der Gonamboniten nur erklärt werden, falls diese und die Strophomenacea einen gemeinschaftlichen Ahnen gehabt haben. Diese Fragen sind aber schon oben, im Abschnitt über die Phylogenie der Klitamboniten, besonders besprochen worden.

Die Clitambonacea sind ein Hauptglied der Unterordnung der Clitambonoidea nov. subordo. Die Clitambonoidea (vgl. Phylogenetische Tabelle I) enthalten die Syntrophiacea, Protorthacea und Clitambonacea. Es sind dies Formen mit Spondylium, ausgesprochenen Areas (Interareas) und polypalmatem System der Mantelsinuse.

Die Clitambonacea Schuchert & Cooper bestehen aus den folgenden Familien: I. Clitambonitidae Winchell & Schuchert (17), mit einer einzigen Unterfamilie der Clitambonitinae Schuchert & Cooper; II. Estlandiidae nov. fam., mit den Unterfamilien: Estlandii-

\*) Falls man z. B. bei der *Rauna* das Spondylium durch einfache Zahnstützen ersetzen könnte, so hätte man eine zweifellose Plektambonitengattung vor sich.

nae nov.; Gonambonitinae Sch. & C.; Polytoechiinae nov.; III. Finkelnburgiidae Sch. & C., mit der Unterfam. der Finkelnburgiinae Sch. & C.; IV. Deltatretidae Sch. & C., mit der Unterfamilie der Deltatretinae; V. Skendiidae Kozłowski; VI. Kullervoidae nov.

Incertae familiae sind die Gattungen *Lacunarites* nov. und *Pahlenella* Schuchert & Cooper.

**Die I. Familie der Clitambonitidae** umfasst alle Clitambonoidea mit gerippter Skulptur, glatter Schalensubstanz und Spondylium simplex. Es gehören hierzu die Gattungen: *Clitambonites* Pander [emend. A. Öpik (8)]; *Hemipronites* Pander, emend. nov.; *Ladogiella* nov. gen. [*Hemipronites* Pander apud Hall & Clarke (11) und Sch. & C. (2)]; *Apomatella* Sch. & C.; *Iru* n. gen.; *Vellamo* Öpik; *Ilmarinia* n. gen.; *Clinambon* Schuchert & Cooper. Vgl. oben S. 67, Definition im Abschnitt XVII.

**Die II. Familie der Estlandiidae** nov. umfasst die Gattungen mit einem Spondylium triplex, pseudopunktierter Schalensubstanz und gerippter Skulptur. Es sind dies: *Estlandia* Schuchert & Cooper, *Progonambonites* nov. gen., *Antigonambonites* nov. gen. und *Rauna* Öpik, welche zusammen die 1. Unterfamilie der Estlandiinae bilden. Die Seitensepten des Spondylium triplex berühren bei älteren Schalen oft nicht mehr den Boden der Schale; die dorsalen Muskelnarben sind von eckiger bis elliptischer Gestalt und laufen in intervaskulare Septen aus; die Schwelle ist zumeist kräftig entwickelt; der Habitus ist mehr oder weniger strophomenoid. Die 2. Unterfamilie der Gonambonitinae lässt sich nicht definieren, da die Gattung *Gonambonites* Pander zu wenig bekannt ist. Die 3. Unterfamilie der Polytoechiinae nov. unterscheidet sich durch den Bau des Ankers und das vollkommenste Spondylium triplex. Die einzig bekannte amerikanische Gattung *Polytoechia* Hall & Clarke (11) wurde von Schuchert & Cooper unter die Deltatretidae gestellt. Letztere haben aber ein sessiles, resp. tangentes Spondylium.

**Die III. Familie der Finkelnburgiidae** ist noch wenig bekannt. Sie hat aber sehr enge Beziehungen zu den Estlandiidae, da bei *Finkelnburgia* *Estlandia*-artige Muskelnarben und Gefässnetz vorhanden sind.

Die IV. Familie der **Deltatretidae** enthält die Gattungen *Deltatreta* und *Pomatotrema*. Bei einem z. T. *Vellamo*-artigen Habitus haben sie ein sessiles oder, wahrscheinlicher, sekundär sessiles, tangentes Spondylium triplex. Ein solches zeigt z. B. *Deltatreta* Sp. bei Schuchert & Cooper (2), Taf. VI, Fig. 15. Der Anker der *Deltatreta typica* (ibid.) gleicht dem von *Progonambonites* (unsere Textabb. 49). Die hohe Area und das offene Foramen der *Deltatreta* sind nicht mit *Vellamo*, sondern mit *Kullervo* zu vergleichen, wobei die zentrale Lage des Foramens besonders an *Kullervo aluverensis* erinnert. Das Gefässnetz ist polypalmat und *Estlandia*-artig gestaltet. Bei *Pomatotrema grandaeva* (Billings), Schuchert & Cooper, Taf. 16, Fig. 26 sehen wir kräftige intervaskuläre Leisten, welche ein *Estlandia pyron*-artiges Sinussystem verraten.

Die Schalenstruktur der Deltatretidae wird als „impunctate“ angegeben. Sie soll aber noch auf die strophomenoiden Pseudoporen sorgfältig nachgeprüft werden, wobei verkieselte Schalen zu vermeiden sind.

Die V. Familie der **Skendiidae** ist als solche bei Kozłowski (4) und Schuchert & Cooper (2) als orthoid beschrieben worden. Ihre Stellung unter den Clitambonacea muss aber noch durch die Untersuchung des Gefässnetzes bestätigt werden.

Die VI. Familie der **Kullervoidae** nov. (Kullervoinae nov.) mit der einzigen Gattung *Kullervo* umfasst Formen mit rückgebildeten Seitenstützen des ursprünglichen Spondylium triplex und mit einer Hemisyrinx. Die Schalenstruktur ist pseudopunktiert. Die dorsalen Muskelnarben sind klein und zeigen Positionsspuren. Die Gestalt ist *Vellamo*-artig, mit hoher Pedikelarea und als Deckel funktionierender Dorsalschale.

Das hier vorgeschlagene System der Clitambonacea unterscheidet sich in einigen Punkten vom Schema der Clitambonacea bei Schuchert & Cooper (2). Erstens sind bei uns die Plectellinae, resp. Plectambonitinae ganz ausgelassen, als echte Strophomenacea (oder „Strophomenoidea“); die Gründe dafür sind schon früher angeführt worden [A. Öpik (5), (8)]. Zweitens wurde die *Polytoechia*, als eine besondere Unterfamilie der Polytoechiinae, aus den

Deltatretidae in die Estlandiidae versetzt. Drittens wurde die *Estlandia* aus der Verwandtschaft der *Vellamo* und des *Clitambonites* und aus der Familie der Klitambonitiden ausgeschlossen (wie es schon einmal, bei A. Öpik (1), geschehen war) und unter die „Gonamboniten“, in die Familie der Estlandiidae eingereiht. Diese Trennung ist ja zu einem der Leitgedanken der vorliegenden Schrift geworden, denn es ist damit der Gedanke über die doppelte Natur der Clitambonacea, welche aus zwei parallelen Stöcken, den Klitamboniten und den „Gonamboniten“, bestehen, verbunden. Die Unterschiede der *Estlandia* von *Vellamo* werden bei der Beschreibung der Gattung *Estlandia* weiter unten und z. T. auch im morphologischen Abschnitt der vorliegenden Schrift besprochen. Ihrer Wichtigkeit wegen sollen hier die Unterschiede zwischen der *Estlandia* und der *Vellamo*, also zwischen den „Gonamboniten“ und den „Klitamboniten“, nochmals zusammengestellt werden:

*Vellamo* (resp. *Clitambonites*).

*Estlandia* (resp. „Gonambonites“  
*planus*).

Habitus: die Pedikelschale ist hoch und dient als Wohnraum des Tieres, die dorsale Schale ist als flacher Deckel ausgebildet.

Dorsalschale bauchig, Pedikelschale bedeutend flacher.

Spondylium: simplex.

Triplex.

Schalensubstanz: glatt.

Pseudopunktiert.

Schwelle: fehlt.

Stark, z. T. als Diaphragma, entwickelt.

Dorsale Narben: z. T. orthoid.

Eigenartig eckig.

Dorsale Gefäße: zwei Paar der v. myaria, intermyarer Strang deutlich, nodus quadrivalis vorhanden.

Vier Paar der vascula myaria, kein intermyarer Strang vorhanden, n. quadr. fehlt.

Die andere, hier zu widerlegen versuchte Auffassung ist von Schuchert & Cooper (2), S. 115 [in der Diskussion zum Genus *Estlandia*] vertreten worden [vgl. auch Sch. & C. (15), S. 245, unter *Estlandia*].

**Superfam. Clitambonacea Sch. & C.**

**Fam. Clitambonitidae Winchell & Schuchert.**

**Subfam. Clitambonitinae Sch. & C.**

**Gen. Clitambonites Pander 1830.**

Die Arten dieser Gattung sind früher zu *Orthis* [v. Buch (18), Murchison, Verneuil & Keyserling (19)], zu *Orthisina* [d'Orbigny (20), Pahlen (21) u. a.] gestellt worden. Seit Hall & Clarke (11) lebte der alte Pander'sche Name wieder auf. Erst in letzter Zeit [A. Öpik (1)] wird der Begriff der Gattung enger begrenzt, und Schuchert & Cooper (2, 15) ernennen sie zur Mustergattung der Superf. Clitambonacea.

Als Typus der Gattung gilt die ostbaltische unterordovizische Art *Clitambonites adscendens* Pander. Bei der Identifizierung dieser Art hat man sich an die Taf. XVII, Fig. 6a—6d bei Pander (22) zu halten. Der von Pander mit *Clitambonites* parallel angeführte Name *Pronites* ist mit Recht schon von H. & C. (11) als ein Synonym des ersteren betrachtet worden. Eine ganze Reihe von „Arten“ werden von Pander ebenfalls als *Pronites* bezeichnet. Doch diese werden (wohl nur teilweise mit Recht) von M.V.K. (19), Pahlen u. a. dem *adscendens* untergeordnet. Eine Ausnahme unter den Pander'schen Proniten bildet die *Pronites oblonga*, welche einer anderen, leider nicht näher zu bestimmenden Gattung zuzurechnen ist.

Der Innenbau des *Clitambonites adscendens*, also auch der Gattung, wird von Verneuil (19), Pahlen (21) und besonders von Schuchert & Cooper (2) dargestellt, welche letztere auch eine genaue Gattungsdiagnose geben. Als das wesentlichste erscheint hier die glatte Schalenstruktur, das Spondylium simplex, die Imbrikation der Zuwachslamellen, ein schmales Chilidium, der Fächerrand und die konvexe brachiale Schale. Diese letztere stimmt aber nicht zu der späteren Varietät des *Clitambonites schmidti* aus den D<sub>1</sub>-Schichten, bei welcher die dorsale Schale flach ist. Es ist jedoch diese Varietät (*epigonus*) ein Endglied dorsalwärts gewölbter, älterer Formen (C<sub>1</sub>—C<sub>2</sub>), vielleicht sogar der letzte *Clitambonites*, und passt daher ebenfalls noch in den Rahmen der Gattung. Beim Vergleich mit *Vellamo* sind nochmals die Merkmale der *Clitambonites* zusammengestellt worden. Der Innenbau der Gattung wird hier ausserdem an der Hand des *C. schmidti* eingehend besprochen.

***Clitambonites adscendens* Pander (22).**

Taf. I, Fig. 1; Textabb. 1 und 26.

Die Darstellungen dieser Art bei Pander, Verneuil (19), Pahlen (21) und besonders Schuchert & Cooper (2) sind, dem Zustande, in dem die Brachiopoden sich erhalten haben, entsprechend, ausführlich genug, so dass wir hier nur einige Bemerkungen über den Bau des Spondyliums und dessen Morphogenese hinzuzufügen haben. Das Spondylium des *adscendens* ist ein regelrechtes *S. simplex* [Kozłowski (4), S. 125, Fig. 38], indem es auf seiner ganzen Strecke durch das Septum gestützt wird. Im Schliff Taf. I, Fig. 1, welcher parallel zur Area verläuft und den jugendlichsten vorhandenen Teil des Spondyliums trifft, ist das Septum gut entwickelt vorhanden. Daher wurde schon früher angenommen (Textabb. 1), dass das Septum und die Zahnstützen älter sind als das eigentliche Spondylium, dessen Unterlage sie bilden. Ein ähnliches Spondylium findet sich ferner bei allen *Vellamo*-Arten, beim *Clinambon*, *Apomatella* und beim *Clitambonites (Ilmarinia) sinuatus*. Die anderen echten *Clitambonites*-Arten (*squamatus* und *schmidti*) haben das Septum als Spondyliumstütze fast ganz oder ganz verloren. Von diesen beiden letztgenannten Arten unterscheidet sich der *adscendens* ausser anderem noch durch die procline, nach vorne geneigte Pedikelarea, was bei anderen Arten nur im neanischen Alter zu beobachten ist (vgl. hierzu auch unter *Apomatella* und *Clinambon*). Das Vorhandensein des Pulvillus (Textabb. 1 und Taf. I, Fig. 1) ist kein besonderes Art- oder Gattungsmerkmal, da es als eine mechanische, verstärkende Vorrichtung des Spondyliums funktionierte und sogar ausserhalb der Klitamboniten (bei *Pentamerus*) vorkommt.

***Clitambonites squamatus* (Pahlen).**

Taf. I, Fig. 2; Taf. XX, Fig. 2; Taf. XXXIX, Fig. 1; Textabb. 25, 26.

Auf Grund eines Hinweises bei Pahlen (21) wurde der Name *squamatus* bei A. Öpik (1) durch *maximus* Pander ersetzt. Schuchert & Cooper (2) meinen dagegen, dass diese beiden — zwei verschiedene Arten sind, wobei ausserdem der *maximus* als ein *Hemipronites* anzusehen ist. Die Abbildung der *maxima* bei Pander weist in der Tat eine bedeutende, von der Pahlen'schen *squamata* abweichende dorsale Wölbung auf.

Ausserdem existiert das Pander'sche Original nicht mehr, so dass eine entscheidende Vergleichung der beiden Formen nicht mehr durchführbar ist. Deshalb haben wir hier, im Einklang mit Schuchert & Cooper und entgegen A. Öpik (1), den Namen *squamatus* wieder aufgenommen<sup>1)</sup>.

Der *Clitambonites squamatus* (Pahlen) hat eine grosse vertikale Verbreitung, denn diese Art erscheint schon in den untersten C<sub>1</sub>-Schichten und reicht bis in die Idavere-Stufe (C<sub>3</sub>) hinauf. Daher ist die Art auch ziemlich variabel. Einerseits gibt es ältere Formen dieser Art mit sehr starker dorsaler Wölbung, und anderseits solche, die einen zweifellosen Übergang zum *Clitambonites adscendens* darstellen [vgl. hierzu Pahlen (21)]. Weil diese Varietäten sich mangelhaft erhalten haben, sind sie leider nicht genügend untersucht worden. Die typische Form ist in der Kukruse-Stufe, in den C<sub>2</sub>-Schichten zu Hause und ist von Pahlen (22) und A. Öpik (1) in allen Einzelheiten beschrieben worden. Der Bau des dorsalen Schlosses (des Ankers) ist bei A. Öpik (8) wiedergegeben.

Auch bei den typischen Vertretern der Art aus C<sub>2</sub> ist die Dorsalschale im hohen Alter ziemlich bauchig [vgl. Pahlen (21), Taf. II, Fig. 1c], während jugendliche Exemplare [A. Öpik (1), Taf. XVIII, Fig. 205 und Textabb. 26] ein *adscendens*-artiges Aussehen haben. Mit dieser Hauptform steht eine mit ihr gleichzeitig auftretende, grössere Varietät im Zusammenhang, von welcher eine Pedikelschale bei Schuchert & Cooper (2), Taf. 7, Fig. 15 und 31 als cf. *Vellamo squamata* (Pahlen) abgebildet ist. Gleichzeitig mit dieser ist auch die ebenfalls hinzugehörige Ventralschale Taf. XX, Fig. 2 gefunden worden. Eine hierher gehörige Brachialschale findet sich bei A. Öpik (1), Taf. XVIII, Fig. 204 abgebildet. Als Unterschied von der Hauptform ist hier die mehr oder weni-

1) In seiner Monographie der Orthisinen benutzte Pahlen (21) auch die Zeichnungen Pander's, und das Exemplar bei Pahlen Taf. II, Fig. 1a, b, c ist ebenfalls nach Pander's Zeichnungen dargestellt. Andererseits, ebenfalls bei Pahlen, S. 20, wird *Hemipronites maxima* Pander 1830 in die Synonymie der *squamata* n. sp. eingereiht. Wenn man diese beiden Umstände beachtet, so ist es nicht ausgeschlossen, dass Pander selber die gegenwärtige *squamata* als *maxima* bezeichnet hat und dass das Exemplar bei Pahlen, Taf. II, Fig. 1, welches zweifellos aus den Sammlungen Pander's stammt, ebenfalls diesen Namen trug. Es ist aber nicht der Holotyp der *maxima*, da dieser nicht in Estland, sondern an der Pulkowka gefunden worden sein soll [vgl. Pander (22)].

ger abgeflachte dorsale Wölbung hervorzuheben. Der *Clitambonites squamatus* (Pahlen) wird von Schuchert & Cooper (2) unter *Vellamo* gestellt, doch offenbar ohne dass man viel Gründe dafür hat. Sch. & C. geben selber zu, dass die Skulptur des *squamatus* imbrikat, schuppig erscheint. Das „flange-like border“, der für *Clitambonites adscendens* und *schmidti* charakteristische Fächerrand, ist eine Begleiterscheinung der Imbrikation

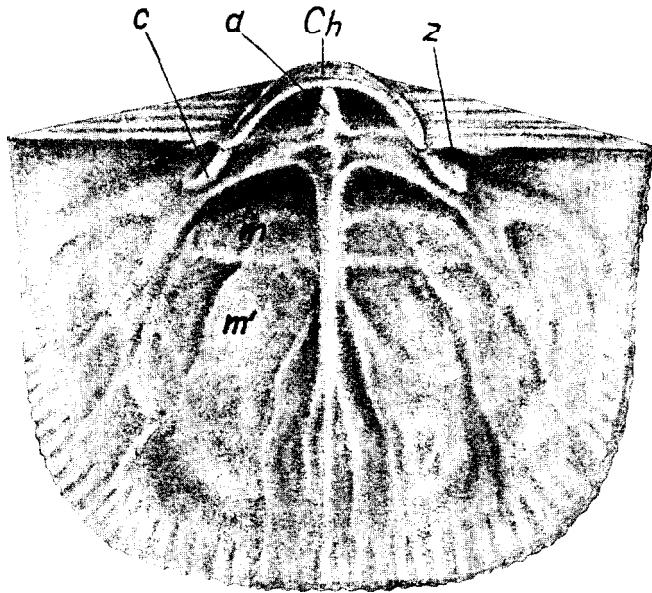


Abb. 25. Das Innere einer Brachialschale der Grundform des *Clitambonites squamatus* (Pahlen), aus den Kukuruse-Schichten von Kohtla. Ch — Chilidium; a — Schlossfortsatz; z — Zahngrube; c — crura; m und m<sup>1</sup> — Muskelnarben. Aus A. Öpik „Brachiopoda Protremata etc.“, S. 206. Es sind hier auch die Hauptspuren der Gefäßabdrücke angedeutet.

und kommt, entgegen Sch. & C., auch bei dem *squamatus* vor. Hier Taf. XX, Fig. 2 ist dieser Fächerrand als schmaler Saum vorhanden, und beim *Clitambonites maximus* (resp. *squamatus*) *devius* A. Öpik (1), Taf. XVIII, Fig. 210 und S. 209 ist dieser Rand genügend breit, um mit dem des *adscendens* verglichen zu werden. Dasselbe Exemplar ist nochmals hier Taf. XXXIX, Fig. 1 wiedergegeben. Die Breite dieses „flange-like border“ ist überhaupt sehr schwankend und hängt unmittelbar mit der Breite der Zuwachslamellen zusammen.

Ein wichtiges Merkmal ist auch die Gestalt des Chilidiums [bei *Vellamo* breit, bei *Clitambonites* schmaler, vgl. A. Ö. (1)], was von Schuchert & Cooper leider unterschätzt wird. Endlich hat *Clitambonites squamatus* (Taf. I, Fig. 2) ein fast tangentes Spondylium, während bei allen *Vellamo*-Arten ein echtes, durch ein Septum gestütztes Spondylium simplex vorliegt. In dieser Hinsicht hat *Clitambonites adscendens* mehr Ähnlichkeit mit *Vellamo* als *Clitambonites squamatus* und dessen Varietäten. Allerdings ist die Rückbildung des Septums bei *squamatus* (wie bei *C. schmidti*) sekundärer Natur. Da jugendliche und fast reife Exemplare des *squamatus* dem erwachsenen *adscendens* gleichen, scheint die unmittelbare Ableitung des *squamatus* vom *adscendens* schon aus morphogenetischen Gründen berechtigt zu sein. Mit der *Vellamo*-Linie aber hat *Clitambonites squamatus* nichts zu tun.

Am Exemplar Taf. XX, Fig. 2 sind einige, die früheren Beschreibungen ergänzende, Einzelheiten des Innenbaus des *Clitambonites squamatus* zu beobachten. Das Mittelseptum besteht aus drei Teilen. Sein mittlerer, feiner Grat ist das eigentliche Septum. Die mit ihm verschmolzenen, etwas niedrigeren und dickeren Wülste sind als Wülste der medianen Gefäße (paarige *vascula media*) zu deuten, welche auch bei *Clitambonites schmidti* (Taf. V, Fig. 1), aber ohne Septum, vorliegen. Auch die anderen Gefäßpaare sind hier, dem Schema Textabb. 8 entsprechend, deutlich ausgebildet. Gut sichtbar ist die seitliche Verdickung des Spondyliums (der *nodus lateralis spondylii*), an welcher die seitlichen Gefäße zu entspringen pflegen.

### ***Clitambonites schmidti* (Pahlen).**

Taf. III, Fig. 1, 2; Taf. V--VII; Taf. VIII, Fig. 1, 2; Taf. X, Fig. 1;  
Textabb. 8, 26 und 33.

Die Beschreibung dieser Art ist von Pahlen (21) und A. Öpik (1) gegeben worden. In beiden Fällen handelt es sich um Exemplare aus den Kukruse-Schichten ( $C_2$ ), welche als der Grundform zugehörig zu betrachten sind. Es schliessen sich diesen eine ältere Varietät aus den  $C_1$ -Schichten und eine jüngere aus  $D_1$  an. Diese letztere ist gekennzeichnet durch besonders starke und vollständige Ausbildung der Gefässabdrücke und wird daher in allen Einzelheiten hier abgebildet und beschrieben.

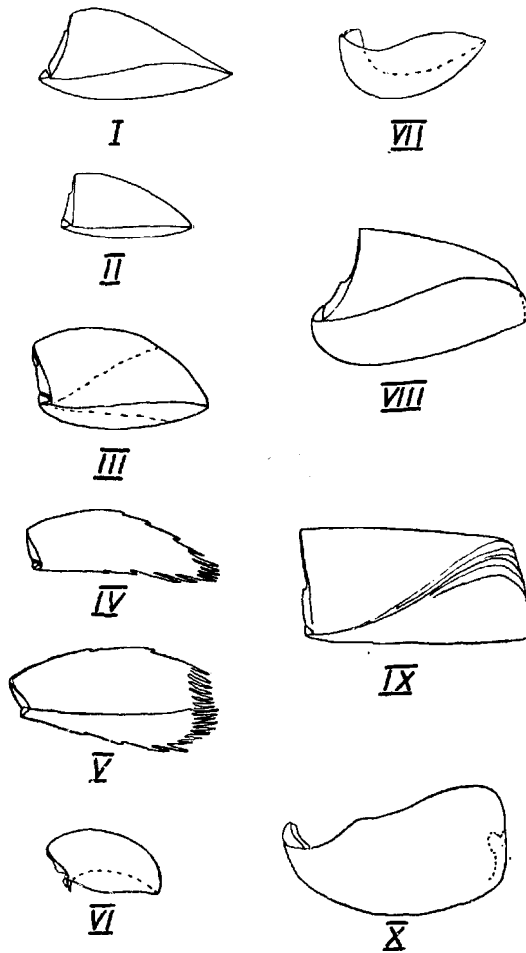


Abb. 26. Seitenprofile verschiedener Klitambonitiden, alle in nat. Grösse. I. *Clitambonites ascendens* Pander, aus Pawlowsk. — II—III. *Clitambonites squamatus* (Pahlen) aus den C<sub>2</sub>-Schichten von Kohtla. II: eine junge Schale mit offenem Foramen und aufrechter ventraler Area. III: ein altes Exemplar mit vernarbtem Foramen und geneigter Area; die Umrisse des jüngeren Exemplares (II) sind hier durch gestrichelte Linien angedeutet. — IV ist eine jüngere und V — eine gerontische Schale von *Clitambonites schmidti epigonus* aus Aluvere. Beide zeigen zahlreiche imbricate, unterhöhlte Zuwachslamellen. — VI. *Lacunarites ilmatar*, Holotyp (Taf. XXVII, Fig. 5, 6). Die Brachialschale ist stark konkav. — VII. *Iru concava*, mit stark konkaver Ventralschale. — VIII. *Ilmarinia dimorpha* n. sp., Holotyp (Taf. XI.). — IX. *Ilmarinia sinuata* (Pahlen) (Taf. XIX, Fig. 1a—1d). — X. *Ilmarinia ponderosa* n. sp., Holotyp (Taf. XIX, Fig. 5).

Die ältere Varietät bezeichnen wir als *Clitambonites schmidti septatus* nov. subsp. Sie kommt vor in den C<sub>1</sub>-Schichten. Das typische, Taf. X, Fig. 1. abgebildete Stück stammt von der Insel Odensholm, aus den C1 $\beta$ -Schichten (Baukalk-Zone mit *Asaphus deveexus* und *A. ornatus*). Als kennzeichnender Unterschied gegenüber der Grundform ist bei der neuen Varietät das deutlich entwickelte Mittelseptum der Ventralschale zu betrachten. Es kommt noch das etwas kleinere Spondylium des *septatus* hinzu. Der Fächerrand ist besonders stark ausgebildet, und die Skulptur besteht aus typischen runden, querverieften Rippen.

Nach Kozłowski (4), S. 124 soll das Fehlen oder die schwache Entwicklung des Septums bei den Klitamboniten (*schmidti*, *trigonula*) eine primäre Erscheinung sein. Tatsächlich ist es hier umgekehrt, da die septumlosen Formen der *schmidti*-Reihe aus dem älteren *C. schmidti septatus* hervorgehen. Dieser ist aber seinerseits mit *Clitambonites adscendens* zu verbinden. Auch das Spondylium des *Clitambonites schmidti*, welches Kozłowski als ein Zwischenglied zwischen dem Pseudospondylium und dem Spondylium simplex betrachtet und welches wir als Spondylium tangens bezeichnet haben, ist somit aus dem Spondylium simplex hervorgegangen. Die Ähnlichkeit mit einem Pseudospondylium ist nur eine scheinbare.

Die **Grundform** des *Clitambonites schmidti* ist ausführlich bei A. Öpik (1) beschrieben worden und bedarf keiner weiteren Besprechung mehr. Es ist davon nur ein Dünnschliff durch den hinteren Teil einer ganzen Schale aus der Kukuruse-Stufe Taf. III, Fig. 1 abgebildet, um das sekundär sessil gewordene Spondylium (Spondylium tangens) zu illustrieren. Taf. III, Fig. 2 zeigt ausserdem in einem Querschnitt die randlichen, imbrikaten Zuwachslamellen der Schale. Ferner ist Textabb. 33 eine junge Pedikelschale abgebildet, an welcher noch das Septum zu erkennen ist. Bei älteren Schalen wird dieses Rudiment durch die Schalensubstanz ganz überwachsen.

Als *Clitambonites schmidti epigonus* nov. subsp. bezeichnen wir eine in der Jöhv- (D<sub>1</sub>-) Stufe ziemlich zahlreich vertretene Mutation der Grundform. Es ist dies nicht nur die letzte Form der Art, sondern auch zeitlich der letzte bekannte *Clitambonites* überhaupt. Begreiflich ist daher auch die epigonenartige, übertrieben starke Ausbildung mancher Elemente der Schale, was

ja bei aussterbenden Formen eine häufige Erscheinung ist. Die Varietät *C. schmidti epigonus* kann als das gerontische Stadium der Art bezeichnet werden.

Die Varietät *Clitambonites schmidti epigonus* unterscheidet sich von der Grundform 1) durch vollständiges Fehlen eines ventralen Septums, 2) durch die ganz flache Brachialschale, 3) durch bedeutendere Grösse und 4) durch die besonders starke Ausprägung des Innenreliefs. Ausserdem sind hier in der Dorsalschale die hinteren Muskelnarben stark verkürzt, was aus dem Vergleich von Taf. V, Fig. 2 und Taf. VI, Fig. 2, 3 (*epigonus*) mit A. Öpik (1), Taf. XVIII, Fig. 214 und 216 (die Grundform) hervorgeht. Die Exemplare der Grundform sind durchschnittlich nicht über 20 mm breit und 17 mm lang, bei *epigonus* dagegen steigen diese Zahlen bis 35 mm und 28 mm und das grösste gemessene Stück (Taf. V, Fig. 1) ergibt 42 und 40 mm.

Der Schalenrand ist gewöhnlich rundlich, mit schwacher Einschnürung vor der Area, so dass die Ecken etwas zugespitzt erscheinen. Abweichungen von dieser Gestalt zeigen die Pedikelschalen Taf. VI, Fig. 1 und Fig. 6. Die erstere ist rundlich, während die letztere spatenförmig in die Länge ausgezogen ist. Die Pedikelschale ist mässig gewölbt, die Brachialschale flach (Textabb. 26). Bei gerontischen Exemplaren verschiebt sich die Wölbung mehr nach vorne (Textabb. 26), da auch hier, wie bei anderen, ähnlich gestalteten Brachiopoden [vgl. A. Öpik (1), S. 33, 34], am Mantelrande Kalk ausgeschieden wurde, ohne dass eine Verschiebung oder ein Weiterwachsen der Weichteile nach vorne stattgefunden hätte. Daher hat sich auch am dorsalen Schalenrand eine Kammschwelle ausbilden müssen, wodurch eine sekundäre, als gerontisch zu bezeichnende Wölbung der ursprünglich flachen Schale entstand.

Die für die Klitamboniten charakteristische Imbrikation hat hier ihr Maximum erreicht. Sie besteht darin, dass die Zuwachslamellen nicht dicht aufeinanderliegen, sondern aufgelockert bleiben, wie es Taf. III, Fig. 2 (Grundform der *schmidti*), Textabb. 26, Taf. VIII, Fig. 1 und 2 und Taf. VII, Fig. 2 zu sehen ist. Die zuletzt abgelagerte Lamelle bildet dabei den eigentümlichen Fächerrand (Taf. X, Fig. 1; Taf. VI, Fig. 3, 4; A. Öpik (1), Taf. XVIII, Fig. 214 u. a.), welcher, seiner Zartheit wegen, nur selten vollständig erhalten ist. Wie diese

Imbrikation entsteht, kann aus Taf. VII, Fig. 1 herausgelesen werden. Es ist dies der stark vergrößerte Schalenrand einer Brachialschale (Taf. VIII, Fig. 2), welche innerlich ganz wie Taf. VI, Fig. 4 aussieht. Man sieht hier dicht gestellte, feine, schuppenartige Lamellen, von denen eine jede einer verkümmerten Zuwachslamelle entspricht. Somit erreicht nicht eine jede dieser Lamellen ihre volle Grösse. Die Lamellen (Taf. VII, Fig. 1) A, B und C sind regelrechte imbrikate Randlamellen, wobei C sich zuletzt gebildet hat. Die früher ausgeschiedene Lamelle A hat sich erhalten, B und C aber sind fast ganz zerstört. Da hier die Innenfläche vorliegt und die Lamellen dachziegelartig übereinandergreifen, so hat hier eine periodische Schwankung — eine Dehnung und ein Rückzug des Mantelrandes — stattgefunden. Die erste Dehnung brachte die Lamelle A hervor; dann zog sich der Mantelrand zurück, wahrscheinlich weit über D hinaus, um, mit einer erneuten Zunahme der Lebenstätigkeit, jetzt die Lamelle B auszuscheiden. In ähnlicher Weise wurde auch C gebildet. Die feineren Lamellen zwischen D und C sind durch oszillatorische Schwankungen des Mantelrandes während des letzten Rückzuges gebildet worden. Nun ist das Tier umgekommen, bevor die nächste imbrikate Lamelle von D aus vorwärts über C, B und A abgelagert werden konnte. Stellt man sich vor, dass alle Lamellen zwischen D und C ihre volle Ausbildung erreicht hätten, so wäre damit die Imbrikation verschwunden, da der Raum zwischen den einzelnen Randlamellen ausgefüllt wäre.

Die Aussenskulptur des *Clitambonites schmidti epigonus* besteht aus rundlichen radialen, grob querverriefen Rippen (Taf. VIII, Fig. 1). In den Zwischenräumen zwischen den Rippen fehlt die Querriefung ganz. Diese Skulptur findet sich bei allen Varietäten der *schmidti* wieder. Auch bei *Clitambonites ascendens* und *squamatus* sind die Zwischenräume glatt.

Die Area (Taf. VIII, Fig. 3) trägt grobe horizontale Zuwachsstreifen und ihr Rand erscheint durch die Zuwachslamellen der Schale treppenförmig gezackt. Das Pseudodeltidium und Chilidium verdecken ganz das Dithyrium. Das Foramen ist gewöhnlich vernarbt.

Die ventrale Area ist gewöhnlich rückwärts geneigt und die Neigung nimmt mit zunehmendem Alter zu. Bei neanischen und jüngeren Schalen dagegen ist die Area immer vorwärts

geneigt (proklin), wie bei erwachsenen *C. adscendens*- oder *Apo-matella*-Exemplaren. Dies geht aus dem sigmoidalen Seitenprofil der Pedikelarea hervor (Textabb. 26).

Der Innenbau der Schale ist Taf. V, VI und VII und Textabb. 8 dargestellt. Mit *Clitambonites adscendens* und *squamatus* stimmt *C. schmidti* in bezug auf den Innenbau gut überein, doch haben die beiden ersteren ein allzuschwach ausgeprägtes Relief und sind auch nicht genügend erhalten, um eine genaue Entzifferung des Innenbaus zu ermöglichen.

Der Innenbau der Pedikelschale geht aus Taf. V, Fig. 1 und Taf. VI, Fig. 1, 5 und 6 sowie Textabb. 8 hervor. Das Spondylium ist sekundär sessil (Spondylium tangens), mit rundlichem, vom Boden der Ventralschale abgehobenem Rande. Bei jungen und epheebischen Exemplaren ist es relativ kurz (Taf. VI, Fig. 5 und Textabb. 33), bei gerontischen dagegen etwas länger (Taf. VI, Fig. 1 und 6, Taf. V, Fig. 1). Zuwachsstreifen am Spondylium sind mehr oder weniger deutlich entwickelt (Taf. 5, Fig. 1), während Längsstreifung, den Grenzen der einzelnen Muskelnarben entsprechend, seltener ausgebildet ist. Hochgerontische Schalen (Taf. V, Fig. 1) zeigen einen gelappten Rand des Spondyliums. Die Schwelle ist bei epheebischen Stücken (Taf. VI, Fig. 5) wenig ausgeprägt. Bei älteren Exemplaren (Taf. V, Fig. 1) dagegen entwickelt sich eine kräftige und scharfkantige Kammschwelle (Textabb. 6). Das Mittelseptum fehlt. Nur selten (Taf. VI, Fig. 6) ist es noch als fadenförmiger, feiner intervaskularer Wulst erhalten. Das Gefässnetz (Textabb. 8) ist nach der gerontischen Schale Taf. V, Fig. 1 dargestellt worden. Am deutlichsten tritt hier das mediane Wulstpaar hervor.

Auch in der Brachialschale wird die anfangs seichte Schwelle (Taf. VI, Fig. 4) im Alter dicker (Taf. V, Fig. 2; Taf. VI, Fig. 3) und bei gerontischen Schalen scharfkämmig (Textabb. 6 und Taf. VI, Fig. 2). Das Gefässnetz (Textabb. 8) ist vorwiegend auf Grund des Exemplars Taf. V, Fig. 2 dargestellt worden. Am selben Exemplar ist in schönster Weise die Spaltung der Hauptgefäße auf der Schleppe und die Homologie oder sogar die Identität der randlichen feinen Gefässwülste und der Aussensculptur zu beobachten. Es ist dies somit der beste Beleg zu A. Öpik (5), S. 59 („Über den Zusammenhang von Aussensculptur und Gefässkanälen bei Brachiopoden“). Das Gefässnetz ist hier in seiner Konfiguration ziemlich konstant, schwankt aber in der relativen Stärke der

einzelnen Verzweigungen. Im Innern der Schale wird es erst mit dem Überschreiten des ephebischen Alters deutlich fixiert.

Beim gerontischen Exemplar Taf. VI, Fig. 2 ist der auf dem Bilde rechte, mediane Wulst der *vascula media exteriora* unvollständig oder verkümmert (vergl. Textabb. 8). Dabei liegen die Wülste der *vascula media* asymmetrisch zur Mittellinie. Das Exemplar Taf. VI, Fig. 3 dagegen ist symmetrisch ausgebildet. Stark ist hier die Verlegungsspur der *vascula myaria* ausgeprägt und besonders mächtig entwickelt ist der Hauptknoten.

Die Umrisse der dorsalen Muskelnarben sind sehr konstant, das vordere Paar ist gross, das hintere dagegen verkümmert. Die bei Taf. V, Fig. 2 sichtbare Netzzeichnung der Insertion ist nur selten zu unterscheiden. Bei jüngeren, dünneren Schalen (Taf. VI, Fig. 4) sind die Gefässe und Muskelnarben kaum angedeutet.

### Gen. *Iru* n. gen.

Der Name stammt von der Gegend Iru in Estland, einer Lokalität des Asaphidenkalkes resp. des Unterordoviziums.

Genotyp: *Orthisina concava* Pahlen (21), aus dem Vaginatenkalk (Zonen mit *Asaphus raniceps* B<sub>III</sub><sup>β</sup> und *A. eichwaldi* B<sub>III</sub>?) Estlands. Es ist dies eine seltene Art.

Von *Clitambonites* sensu stricto unterscheidet sich die Gattung *Iru* durch ihre stark konkave ventrale und hochgewölbte dorsale Schale, bei einer stark proklinen, nach vorne geneigten, niedrigen, konvexen Pedikelarea und breiten, axtförmigen Kru-ralplatten. Das dorsale und das ventrale Septum fehlen ganz. Die Aussenfläche ist imbrikat.

In dieselbe Gattung gehört offenbar auch die *Orthis zonata* Dalman hinein.

### *Iru concava* (Pahlen).

Taf. IV; Textabb. 26 und 27.

*Orthisina concava* Pahlen (21), S. 17, Taf. I, Fig. 6—11.

Es ist dies eine grosse Art, deren Schalen 40 mm Breite, 33 mm Länge und bis 20 mm Wölbung erreichen können. Die Wölbung der Schalen ist invers, strophomenaartig, wobei die Pedikelschale konkav erscheint (Textabb. 26). Die Brachialschale ist stark gewölbt (Textabb. 27) und zeigt in der Mittellinie vorne eine sattelartige Erhöhung (bei *Clitambonites* sensu stricto er-

scheint hier dagegen ein Sinus). Die Ränder der Zuwachslamellen liegen locker übereinander und sind, besonders am Schalenrande, imbrikat. Die Skulptur besteht, wie bei *Clitambonites schmidtii*, aus runden, querverriefen Rippen. Einige von diesen sind primäre Hauptrippen und sind etwas gröber als die anderen. Von diesen Hauptrippen spalten sich die sekundären Rippen beiderseits symmetrisch ab. Da die Rippen zum Stirnrande hin breiter werden, so bleibt für neue Spaltrippen wenig Raum

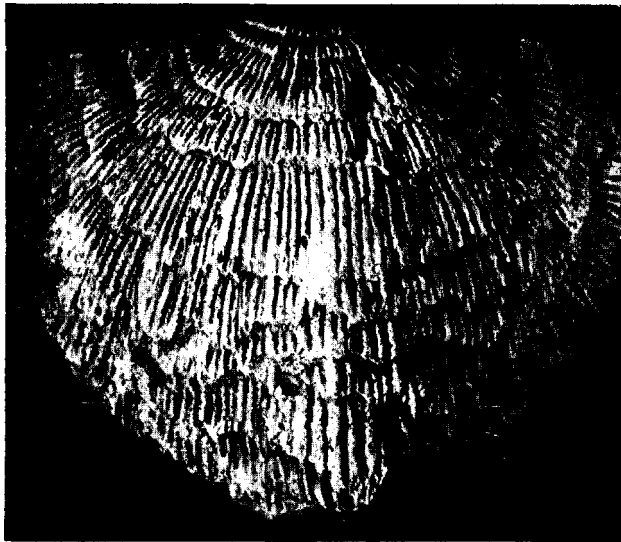


Abb. 27. Aussenseite einer Brachialschale von *Iru concava* (Pahlen),  
 $\times 2$  der nat. Grösse, aus dem Vaginatenkalk von Tallinn. Mus. Tartu.

übrig, und daher ist deren Zahl gering. Die Querriefung ist hier auch in den Rippenzwischenräumen vorhanden.

Das Chilidium ist niedrig und die  $\Delta$ -Platte fehlt oft. Der Schalenrand liegt nicht in einer Ebene, sondern der Rand ist hinten (an den Flügeln) und vorne dorsalwärts, an den Seiten aber ventralwärts ausgebuchtet.

Im Innern der Pedikelschale (Taf. IV, Fig. 1) fehlen das Mittelseptum und die Gefässabdrücke. Von diesen sind nur am Spondylium rechts und links die lateralen Knoten vorhanden. Das Spondylium ist sekundär sessil, ein Spondylium tangens, welches durch den Verlust des Septums aus einem Spondylium simplex hervorgegangen ist. Fast auf seiner ganzen Strecke

berührt es den Boden der Schale. Die Sessilität des Spondyliums steht im Zusammenhang mit der niedrigen Area und der starken Konkavität der Ventralschale, was die Vernichtung des subspondyliaren Raumes zur Folge hatte.

Ebenso einfach wie die ventrale ist auch die dorsale Schale (Taf. IV, Fig. 1, 2) innerlich gebaut. Das Medianseptum fehlt ganz, und von den Gefäßen sind hier nur die breiten, vertieften, linearen *vascula myaria* (v) entwickelt. Die Muskelnarben sind kaum angedeutet und ungewöhnlich kurz, da sie höchstens  $\frac{1}{6}$  der ganzen Schalenlänge erreichen. Der Anker (*cruralia*) hebt sich wenig über den Boden der Schale hervor, doch ist er dabei von eigenartigem Bau und gut gegliedert (Taf. IV, Fig. 3). Neben dem mittleren Schlossfortsatz (a) sind noch die etwas schwächeren Nebenzapfen (a') entwickelt. Die äusseren Öffnerarben reichen bis zu den Spitzen der Kruralplatten (c), welche eine sonderbare, axtförmige Gestalt besitzen. Der Anker ist hier somit von jenem des *Clitambonites* recht verschieden.

*Iru concava* ist eine seltene Art und ein gutes Leitfossil für den Vaginatenkalk Estlands.

### Gen. (resp. Subgen.) *Hemipronites* Pander (emend. nov.).

Als Genotyp der Gattung gilt *Hemipronites tumida* Pander (22), der Bestimmung von Hall & Clarke (11), S. 238 entsprechend. Dieselbe Art ist als Genotyp auch im Fossilium Catalogus (14) angeführt.

Nach Hall & Clarke und Schuchert & Cooper (2), S. 116 sollen fast alle von Pander als *Hemipronites* bezeichneten Arten, zusammen mit der *tumida*, in eine Gattung gehören.

Es ist aber die Art *Hemipronites tumida* Pander (22), S. 74 von Pander selbst nicht als typische Vertreterin ihrer Gattung, sondern als eine Übergangsform zu *Pronites* (= *Clitambonites*) bezeichnet worden. Daher ist diese Wahl des Genotyps nicht geglückt, da er dem Pander'schen Begriff nicht entsprechen kann. Es liegt hier ein gleiches nomenklatorisches Missverständnis vor, wie mit dem Namen *Gonambonites* (s. d.).

Die entsprechende Stelle bei Pander (22), S. 74 lautet: „Schon durch *Pronites oblonga* und *humilis* sahen wir, dass ein

Übergang zu den *Hemiproniten* statt fand, ein anderer geschieht durch:

*Hemipronites tumida*, Tab. XVIII, Fig. 6, bei welcher die Rückenfläche (= Pedikelarea) noch ziemlich hoch hinaufragt, allein nicht mehr die höchste Spitze der Oberschale (= Ventralschale) bildet; letztere wölbt sich schon vollkommen, und das äussere Aussehen ist doch noch das eines Proniten (= *Clitambonites*)“.

Nach der entsprechenden Abbildung bei Pander zu urteilen, ist „das äussere Aussehen“ von *Hemipronites tumida* tatsächlich *Clitambonites*-artig ausgebildet. Die Skulptur ist hier nämlich von derselben Grobheit und Beschaffenheit wie bei *Clitambonites adscendens*, während sie bei den übrigen „Hemiproniten“, mit *H. perlata* Pander angefangen, bedeutend feiner erscheint. Die niedrige Area der *tumida* ist dabei kein Gattungsmerkmal, da eine solche auch bei echten Klitamboniten (*Clitambonites squamatus*) vorkommt.

Äusserlich unterscheidet sich *Hemipronites* von *Clitambonites* nur durch die stärkere Wölbung der dorsalen Schale. Innerlich sind keine sehr wesentlichen Unterschiede zu erwarten, weshalb es überhaupt fraglich ist, inwiefern *Hemipronites* als eine selbständige Gattung aufrechterhalten werden kann. Man tut gut, *Hemipronites* tatsächlich als eine Untergattung des *Clitambonites* zu behandeln.

Zu *Hemipronites* sind noch *Pronites excelsa* Pander (offenes, sehr grosses Foramen) und *Pr. praerupta* Pander zu rechnen. Ausserdem wird hier noch eine neue Art, *Hemipronites famulus*, beschrieben.

### ***Clitambonites (Hemipronites) famulus* n. sp.**

Taf. XLIII, Fig. 4; Textabb. 28.

Holotyp ist die Brachialschale Taf. XLIII, Fig. 4. Die Art wird nur im Rogö-Sandstein (B<sub>III</sub>) des Nordwestens von Estland gefunden.

Die Brachialschale ist stark gewölbt, besitzt ein langes Mittelseptum und ein ungewöhnlich kräftiges, breites, an *Vellamo* erinnerndes Chilidium. Die Kruralplatten sind sehr stark und gross.

Das zweite Exemplar (Textabb. 28, I) gibt den Längsschnitt wieder. Die Pedikelarea ist fast aufrecht, die stark gewölbte

Brachialschale führt einen flachen Sinus. Die Skulptur ist *adscendens*-artig imbrikat, und man zählt hier bis 12 Rippen auf 5 mm.

Der Holotyp ist 12 mm breit und 12 mm lang.

Das zweite Exemplar ist 18 mm lang, 21 mm breit, und die Wölbung der Brachialschale beträgt 8 mm.

Von *tumida* unterscheidet sich die Art *famulus* durch ihre höhere, aufrechte Area und feinere Rippen (*Hemipronites tumida* hat ca 8 Rippen auf 5 mm), von *praerupta* und *excelsa* aber durch stärkere Wölbung der Brachialschale.

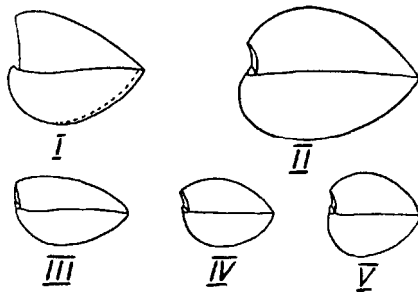


Abb. 28. Profile von *Hemipronites* und *Ladogiella*, alle in nat. Grösse. I — *Hemipronites famulus* n. sp., aus dem Rogö-Kalksandstein (BIII) der Insel Klein-Rogö coll. K. Orviku; II — *Ladogiella transversa* (Pander); III — *Ladogiella perlata* (Pander); IV — *Ladogiella lata* (Pander); V — *Ladogiella sphaerica* (Pander). Die Originale zu II—V sind vermutlich von K. Grewingk gesammelt worden und stammen aus Pawlowsk.

### Gen. *Ladogiella* nov. gen.

(Genannt nach dem Ladoga-See.)

*Hemipronites* Pander (22), partim; *Orthis* auct.; *Orthisina* Pahlen (21); *Hemipronites* Hall & Clarke (11); *Hemipronites* Schuchert & Cooper (2), partim.

In diese Gattung rechnen wir alle Klitamboniten Pander's, welche als *Hemipronites* bezeichnet wurden, jedoch nicht die *Hemipronites tumida*, welche als Typus der Gattung *Hemipronites* gilt, und nicht die *Hemipronites globosa* Pander, welche letztere in keine der bekannten oder hier neu aufgestellten Gattungen eingereiht werden kann.

Genotyp ist *Ladogiella imbricata* n. sp. aus dem Unterordovizium der Umgebung von Leningrad und des Ladoga-Glintes.

Von *Clitambonites* sensu stricto unterscheidet sich *Ladogiella* durch ihre bedeutend feinere Skulptur, relativ starke dorsale Wölbung, niedrige Area, immer niedrig gestelltes, sessiles Spondylium (Taf. III, Fig. 3), durch die als Rinnen ausgebildeten Insertionen des Ankers, durch die eigenartige Gestalt und Lage der Zahngruben und durch die lockere Befestigung des Chilidiums (bei *Clitambonites* löst sich das Chilidium niemals von der Schale ab, bei losen Schalen der *Ladogiella* aber immer). Die Muskelnarben der Dorsalschale zeigen bei der *Ladogiella* immer eine Netzzeichnung. Das viszerale Gefässnetz ist breitspuriger als bei *Clitambonites*, und die *vascula cruralia* sind ebenso stark wie bei *Ilmarinia* entwickelt. Das Foramen ist sehr klein und vernarbt.

Von dem echten *Hemipronites* unterscheidet sich *Ladogiella* durch feinere Skulptur, sessiles Spondylium und durch den Anker (bei *Hemipronites* ist der Anker *Clitambonites*-artig ausgebildet).

Die *Ladogiella* gehört zweifellos in die *Clitambonitidae* hinein, da sie eine glatte Schalensubstanz, ein Spondylium simplex und grosse dorsale Schliessernarben besitzt.

Folgende Arten (Textabb. 28) des *Hemipronites* Pander's konnten an der Hand des uns vorliegenden Materials bestimmt und als *Ladogiella* erkannt werden: 1) *Hemipronites perlata* mit den synonymen Formen *H. expansa*, *circularis* und *obtusa*; 2) *H. transversa* mit der synonymen *latissima*; 3) *H. sphaerica* mit den synonymen Formen *alta*, *peralta* und *brevis*; 4) *H. rotunda*; 5) *H. maxima* (vgl. oben S. 80 f.); 6) *H. lata*.

Die Arten der *Ladogiella* sind auf den Vaginatenkalk und den unteren Echinosphäritenkalk verteilt; eine genaue Horizontierung der Arten ist jedoch nicht bekannt.

Die bei Schuchert & Cooper (2), Taf. VIII, Fig. 10—15 abgebildeten Brachiopoden gehören alle in die Gattung *Ladogiella* hinein. Die von ihnen als *Hemipronites tumida* bezeichnete Art entspricht wohl am besten der *Ladogiella perlata* (Pander). Die als *H. cf. maximus* bestimmte wird wohl eine besondere, noch unbeschriebene, neue Art sein. Die Exemplare Schuchert & Cooper's zeigen gut entwickelte intervaskuläre Leisten. Die der ventralen Schale werden mit dem viszeralem Gefässnetz von *Orthis* verglichen: „ventral interior, showing median septum dividing two pallial trunks (= *vascula media*)

which in turn surround inside margins of subreniform ovarian impressions“. Unter „subreniform ovarian impressions“ sind die durch die intervaskularen Septen begrenzten *vascula dentalia* und *v. cruralia* zu verstehen (vgl. unsere Textabb. 8, 12, 13). Die „two pallial trunks“ (= unsere *vascula media*) bilden aber keine *vascula arcuata*, welche um die vermeintlichen Ovarien herumlaufen sollen, sondern sie verzweigen sich in der Mitte der Schale und bilden einen Teil der randlichen Gefäße. Die orthoiden *vascula arcuata* („which in turn surround“ etc.) werden hier dadurch vorgetäuscht, dass dem Rande einer jeden, äusserlich gelegenen Zuwachslamelle im Inneren der Ventral-schale ein konzentrischer, undeutlicher Wall entspricht, wodurch die verschiedene Lage der Schwelle in verschiedenen Lebensaltern angedeutet wird. Ein ähnlicher Fall ist auch bei *Antigonambonites aequistriatus* (Taf. XXIX, Fig. 1a) zu beobachten.

Dass die von Sch. & C. als Ovarien bezeichneten Gefäße sich am Aufbau des randlichen Netzes beteiligen, ist bei der *Ladogiella imbricata* Taf. XLIII, Fig. 1b an der linken Seite der ventralen Schale unmittelbar zu beobachten. Dieses Exemplar zeigt die viszerale Gefäße als Wülste, während das Schuchert'sche (2), Taf. VIII, Fig. 10 sie als durch intervaskuläre Septen eingerahmte flache Kanäle entwickelt. Letzteres ergibt keine prinzipiellen Unterschiede. Im Gegenteil: es ist in gutem Einklang mit der bei den *Clitambonacea* so verbreiteten Dimorphie der Spuren der viszerale Mantelsinuse.

Während wir das Vorhandensein ventraler *vascula arcuata* bei *Ladogiella* ablehnen, sollen aber die folgenden Zeilen Sch. & C.'s akzeptiert werden: „The septum is the homologue of the small ridge dividing the pallial sinuses in *Orthis* S. str.“ Es ist also demnach das ventrale Septum hier tatsächlich als eine intervaskuläre Leiste aufzufassen. Entgegen Schuchert & Cooper ist ferner bei den *Ladogiella*-Arten das Foramen stets vorhanden. Es ist aber immer sehr klein und vernarbt.

Da die Beschreibung des Genus *Hemipronites* Pander bei Schuchert & Cooper sich nicht auf die *H. tumida*, sondern auf andere Formen gründet, so handelt es sich bei ihnen eigentlich um unsere *Ladogiella*. Die wichtigsten Unterschiede in der Auffassung bei uns und bei den genannten Autoren wurden schon besprochen. Als Ergebnis ist zu nennen, dass die *Ladogiella* (bei Sch. & C. *Hemipronites*) gar nicht so *Orthis*-artig

konstruiert ist, sondern dass sie als eine echte Klitambonitide von den Orthiden sehr verschieden ist (vgl. auch im Abschnitt: „Das Gefässnetz der *Orthacea* mit dem der *Clitambonacea* verglichen“). Zu der von Sch. & C. angeschnittenen *Hemipronites maximus-Clitambonites squamatus*-Frage wird bei uns unter *Clit. squamatus* S. 80 f. Stellung genommen.

***Ladogiella imbricata* n. sp.**

Taf. XLII, Fig. 1, 2; Taf. XLIII, Fig. 1a—1b; Textabb. 12, 13.

Holotyp ist die Brachialschale Taf. XLII, Fig. 1 aus Gornaja Scheldicha, an der Lawa, südlich vom Ladoga-See. Das Stück ist lose gefunden worden und stammt offenbar aus höher gelegenen Aufschlüssen des Vaginatenkalkes. Die Art unterscheidet sich von allen anderen *Ladogiella*-Arten (*Hemipronites* Pander, ausser *H. tumidus*) durch *Clitambonites*-artige Imbrikation der Zuwachslamellen. Die rundlichen Längsrippen sind sehr fein, auf 5 mm zählt man ihrer am Nabel 20 und am Schalenrande 16. Die Dorsalschale ist stark gewölbt und der Nabel sogar etwas eingekrümmt, so dass Taf. XLII, Fig. 1, wo die Schale in horizontaler Stellung abgebildet ist, auch die Nabelpartie der Aussenfläche sichtbar wird. Der Holotyp ist 16 mm breit, 16 mm lang (in restauriertem Zustande), und seine Wölbung beträgt 6 mm. Die Schalenwand ist dabei ca 2 mm dick; alle Innenmerkmale sind sehr kräftig entwickelt, so dass hier ein hochgerontisches Exemplar vorzuliegen scheint. Das viszerale Gefässnetz ist durch intervaskuläre Septen angedeutet, und die Rekonstruktion (Textabb. 12) bietet ein *Clitambonites*- bis *Ilmarinia*-artiges Bild, wobei hier die einzelnen Kanäle besonders breit erscheinen. Das Mittelseptum ist steil und hoch, es erscheint viel kräftiger als bei den übrigen Klitamboniten. Die durch ein feines Netzmuster verzierten Muskelnarben gleichen in der Gestalt denen des *Clitambonites*, wobei das vordere Paar besonders gross erscheint. Die brachiale Area ist konkav, parallel zum Schlossrande gestreift und relativ breit. Das Notothyrium ist relativ breit, und das locker befestigte Chilidium fehlt hier ganz. Die Öffnerinsertionen sind hier, zum Unterschied von allen anderen Klitamboniten, als zum Nabel hin konvergierende, schmale Rinnen ausgebildet. Der Schlossfortsatz ist vorne breit, verschmälert sich hinten, hat einen scharfen Kamm, ist sogar etwas kreneliert, doch kann er nicht als myophor oder

als Muskelträger bezeichnet werden, da die Insertionen seitlich von ihm gelegen sind. Die Kruralplatten sind kaum zu unterscheiden, da sie von den mächtigen Wülsten der *vascula crucialia* ganz umschlossen werden. Diese Wülste umgeben auch die Zahngruben seitlich, wodurch eine an Fulkrallplatten erinnernde Bildung zustande kommt. Oder man kann sagen, dass die Zahngruben als in die Kruralwülste eingesenkte Vertiefungen erscheinen. Diese Bauart ist bei anderen Klitambonitidengattungen nicht beobachtet worden. Der soeben beim H o l o t y p der *Ladogiella imbricata* geschilderte originelle Bau des Ankers unterliegt einigen Schwankungen. Es war dies eine gerontische Schale. Bei erwachsenen, also jüngeren Exemplaren (Taf. XLII, Fig. 2 und Taf. XLIII, Fig. 2) ist die Area nicht so breit, die Kruralplatten treten besser hervor, die Kruralwülste sind schwächer und schwächer sind daher auch die „Fulkrallplatten“. Beim Exemplar Taf. XLII, Fig. 2 ist ausserdem die linke Nebenplatte des Schlossfortsatzes ungewöhnlich kräftig emporgewachsen, und beim Exemplar Taf. XLIII, Fig. 2, wo der Anker leider stark abgenutzt ist, nimmt das Mittelseptum eine zur Mittellinie unsymmetrische Stellung ein.

Den Bau der Pedikelschale gibt das Exemplar Taf. XLIII, Fig. 1a—1b wieder. Die imbricate Aussensculptur ist hier sehr gut erhalten, und es ist hier sogar die sehr feine, schon von P a n d e r beobachtete Querriefung z. T. sichtbar. Die Rippen sind etwas gröber als vorher, indem man hier auf 5 mm ihrer bis 15 zählt. Die Area ist schwach gebogen und geneigt und die  $\Delta$ -Platte verloren gegangen. Das Spondylium ist breit, mit sehr niedrigen, linear zusammenlaufenden Rändern, und unterscheidet sich daher in sehr merklicher Weise von demjenigen anderer Klitamboniten. Das Mittelseptum ist zwar lang, aber sehr niedrig, weshalb das Spondylium einen sessilen Eindruck macht. Bei gleichzeitig vorkommenden Klitamboniten, auch beim echten *Hemipronites*, ist das Spondylium kürzer, manchmal fast *Protorthis*-artig kurz und hoch gestellt. Das viszerale Gefässnetz ist hier durch schwache Wülste vertreten, deren Rekonstruktion auf Textabb. 12 und 13 gegeben wird.

Die Pedikelschale ist 12 mm breit und 10 mm lang, also kleiner und bedeutend kürzer als die hier beschriebenen Dorsalschalen. Es ist dies nämlich ein relativ junges Exemplar mit fast durchscheinender Schale, welches noch nicht seine volle Länge

erreicht hat. Der Zusammenhang dieser Ventralschale mit den Brachialschalen ist schon aus der übereinstimmenden Skulptur zu folgern. Es ist allerdings zu erwarten, dass die Imbrikation auch bei anderen Arten der *Ladogiella* auftreten kann, da die Erfahrungen mit *Clitambonites*, *Clinambon* und *Vellamo* auf die Möglichkeit ihres Auftretens bei mehreren Arten derselben Gattung hinweisen.

### ***Ladogiella sphaerica* (Pander).**

Taf. III, Fig. 3; Textabb. 28.

Bei Pander (21): *Hemipronites sphaerica*, *alta*, *peralta*, *brevis*.

Der Taf. III, Fig. 3 wiedergegebene Dünnschliff, der, wie üblich, durch Abschleifen der Area parallel zur Schlosslinie hergestellt worden ist, zeigt das fast ganz sessile Spondylium. Vollkommen sessil ist es aber nicht, da an den Zuwachslamellen das breite, niedrige, plumpe Septum dennoch erkannt werden kann. Das Seitenprofil einer ganzen Schale ist Textabb. 28 wiedergegeben. Man zählt hier am Schalenrande ganze 22 Rippen auf 5 mm. Noch feiner sind die Rippen z. B. bei der *lata* Pander, wo ihrer 26 auf 5 mm kommen.

### **Genus *Vellamo* Öpik (1).**

*Orthis*, *Orthisina*, *Clitambonites* auctorum.

Genotyp: *Orthis verneuili* Eichwald (23), aus der Lyckholm- (F,-) Stufe Estlands.

Nach Schuchert & Cooper (2), S. 114 soll es schwer sein, nach inneren Merkmalen *Vellamo* und *Clitambonites* voneinander zu unterscheiden. Dabei stellen sie auch die Art *squamata* Pahlen unter *Vellamo*, während sie für uns als ein richtiger *Clitambonites* gilt. Dies haben wir schon oben, unter *Clitambonites squamatus*, zu begründen versucht, und hier (S. 99) geben wir noch eine tabellarische Differentialdiagnose der beiden Gattungen.

Da die *Vellamo*-Arten auf einen grossen Zeitraum verteilt sind, so sind auch Abweichungen von dem eben besprochenen Schema vorhanden, indem bei den älteren Formen ab und zu vereinzelt *Clitambonites*-artige Züge auftauchen. Einige Beispiele dafür sollen hier besprochen werden. So besitzt *Vellamo viruana* Öpik (24) eine, allerdings schwach ausgebildete, imbricate Oberfläche und ähnelt in dieser Hinsicht dem *Clitambonites*

<i>Clitambonites</i> Pander	<i>Vellamo</i> A. Ö.
1. Äusserlich imbrikat, mit aufgelockerten Zuwachslamellen.	Imbrikation fehlt, alle Zuwachslamellen liegen dicht übereinander.
2. Die randlichen Zuwachslamellen bilden innerliche einen Fächerrand, dessen Breite von der Breite der Zuwachslamellen abhängig ist.	Der Fächerrand fehlt ganz.
3. Eine abgerundete oder scharfkantige Schwelle trennt den Fächerrand vom Innenraum der Schale.	Die Schwelle fehlt ganz.
4. Brachialschale mässig konvex.	Brachialschale flach oder im Verhältnis zur Pedikelschale schwach konvex.
5. Pedikelforamen klein und vernarbt zumeist schon in der Jugend.	Pedikelforamen sehr gross und zumeist offen.
6. Die Pedikelarea ist im Verhältnis zur Schalenlänge nur mässig gross.	Eine relativ hohe Pedikelarea erscheint als Regel.
7. Äusserlich sind die Schalen streng symmetrisch gewachsen.	Die Pedikelschale erscheint mehr oder weniger asymmetrisch.
8. Das Chilidium ist relativ schmal und bildet einen stark gewölbten Bogen.	Chilidium als breiter, flacher Bogen entwickelt.
9. Das hintere, dorsale Schliessmuskelnarbenpaar stets kürzer als das vordere. Die Narben sind ungestreift.	Die hinteren, längsgestreiften, dorsalen Narben gleichen den vorderen oder sind länger als diese.
10. Spondylium simplex nur bei <i>adscendens</i> . Sonst — ein mehr oder weniger sessiles Spondylium tangens.	Das Spondylium ist stets ein Spondylium simplex.

*squamatus*; aber wegen der recht hohen Area, des Spondylium simplex und des grossen ganz offenen Foramens ist es eine echte *Vellamo*. Da die *viruana* eine relativ alte, vom *Clitambonites*-Stamme zeitlich nicht allzuweit entfernte Art ist, so ist auch das Auftauchen der *Clitambonites*-Skulptur hier verständlich. Es ist dies die primitivste bekannte *Vellamo*-Art. Eine andere Art, die *Vellamo oandoensis* n. sp. (Taf. XII, Fig. 16—22), zeigt eine deutlich gewölbte Brachialschale, ist aber im übrigen ganz typisch. Beim Genotyp der *Vellamo* endlich, bei der *Vellamo verneuili*, finden wir eine relativ niedrige Area und ein früh vernarbtes Foramen. Hier ist aber die Vernarbung, unabhängig von *Clitambonites*, als eine phylogerontische Erscheinung entstanden, und der Innenbau steht dabei in einem besonders scharfen Kontrast zum *Clitambonites*.

Nach allem Gesagten sind *Clitambonites* und *Vellamo* voneinander deutlich verschiedene, aber dennoch verwandte Gattungen, und es kann angenommen werden, dass die Abspaltung der *Vellamo* tatsächlich vom *adscendens*-Stamme stattgefunden hat. Als Zwischenglied, welches von *Clitambonites* zu *Vellamo* hinüberführt, kann vielleicht *Clitambonites norvegicus* (Brøgger) [(38), Taf. XI, Fig. 10—14] angesehen werden, wo, bei imbrikater Skulptur und klitambonitenartigem dorsalem Innenbau, ein *Vellamo*-artiger Habitus ausgeprägt erscheint. Für die Ableitung der *Vellamo* kommen dabei die späteren *Clitambonites*-Arten (*schmidtii* und *squamatus*) gar nicht in Betracht, da diese das ventrale Septum rückgebildet haben und daher schon ein Spondylium tangens besitzen.

### ***Vellamo verneuili* (Eichwald).**

Taf. XIII, Fig. 1, 4; Taf. XIV, Fig. 1—7 b; Textabb. 29, 30.

*Orthis verneuili* Eichwald (24); Murchison, Verneuil, Keyserling (19); *Orthisina verneuili* (Eichw.) Pahlen (21); *Vellamo verneuili* (Eichw.) A. Öpik (1); Schuchert & Cooper (2).

Es ist diese Art der Typus der Gattung und bedarf daher einer eingehenderen Beschreibung. Eine solche wurde schon z. T. von Pahlen gegeben, doch vereinigte er diese Art mit einer anderen (var. *wesenbergensis* Pahlen), und es blieb auch der Innenbau in mancher Hinsicht dunkel.

*Vellamo verneuili* ist ein charakteristisches und häufiges Leitfossil der Lyckholm- (F<sub>1</sub>-) Stufe Estlands. Die Eichwald-

schen Originale stammen aus dem Steinbruch bei Kõrgesaare auf der Insel Hiiumaa. Die Art kann in jedem Aufschluss der Lyckholmstufe gefunden werden.

Beschreibung. Die Brachialschale ist flach, sogar etwas konkav, und zeigt in der Mittellinie selten eine ganz flache Depression (Taf. XIV, Fig. 4). Die Pedikelschale ist mässig aufgewölbt, mit einer gebogenen, bei jüngeren Exemplaren mässig, bei älteren aber recht stark (Taf. XIV, Fig. 7—7 b) rückwärts



Abb. 29. *Tellamo verniculi* (Eichwald), ein grosses Exemplar, den nasenförmigen Vorsprung am Stirnrande zeigend.  $\times 2$  der nat. Grösse. Aus der Lyckholm-Stufe der Insel Hiiumaa.

geneigten Area. Der Umriss ist gewöhnlich rundlich (Taf. XIV, Fig. 3, 4), wobei bei reifen und besonders älteren Exemplaren auf der Pedikelschale ein flacher Sattel zustande kommt und vorne in der Mitte (Taf. XIII, Fig. 4; Textabb. 29) einen nasenförmigen Vorsprung bildet. Diese „Nase“ ist schon von Pahlen (21) richtig erkannt und verwertet worden. An den Areaecken sind die Schalen gewöhnlich etwas eingeschnürt, und es erscheinen die Ecken daher manchmal etwas zugespitzt (Taf. XIV, Fig. 5; Textabb. 29). Die Grösse ist schwankend. Die hochgerontische Schale Taf. XIV, Fig. 7 ist, wegen der über die Schalenrandebene rückwärts geneigten Area, ganze 35 mm lang und 30 mm breit. Die entsprechende Brachialschale wäre, bei

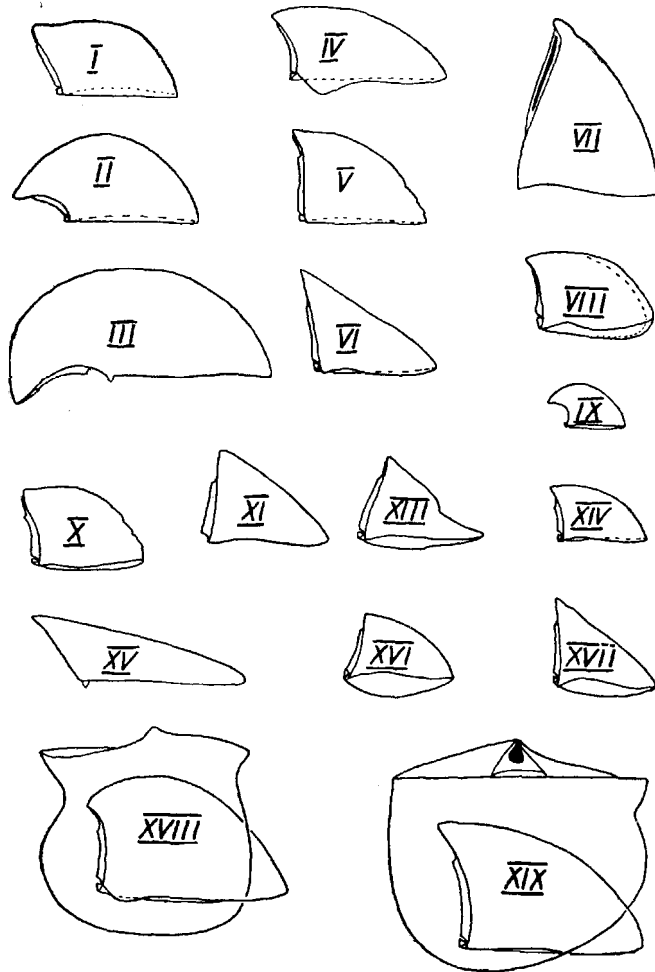


Abb. 30. Längsprofile von verschiedenen *Vellamo*-Formen, alle in nat. Grösse. I—III — *V. verneuli* (I — Taf. XIV, Fig. 4; II — Taf. XIV, Fig. 3; III — Taf. XIV, Fig. 7); IV — *V. wesenbergensis auriculata*, Taf. X, Fig. 6; V — *V. wesenbergensis*, Taf. X, Fig. 5; VI — *V. wesenbergensis*, Taf. X, Fig. 4; VII — *Vellamo phrygia*, Taf. XIII, Fig. 6—7; VIII — *V. ambisulcata*, Taf. XII, Fig. 9; IX — *V. rara*, Taf. II, Fig. 5; X — *V. leigeri*, Taf. XIII, Fig. 5; XI — *V. symmetrica*, Taf. XIII, Fig. 2—3; XII — *Vellamo siturica*, Taf. XII, Fig. 1 (die Brachialschale ist nach Taf. XII, Fig. 2 ergänzt worden); XIV — *V. aniyana*, Taf. XII, Fig. 10; XV — *V. aenigma*, Taf. XIX, Fig. 7; XVI — *V. oandoensis*, Taf. XII, Fig. 12; XVII — *V. oandoensis*, Taf. XII, Fig. 11; XVIII — *Vellamo emarginata* aus dem Keila-Kalkstein von Mehide; XIX — *V. magna*, grosses Exemplar aus dem Keila-Kalkstein von Rakvere.

derselben Breite, nur 20 mm lang gewesen. Das Exemplar Textabb. 29 ist 38 mm (resp. 29 mm) lang und 32 mm breit. Über die Seitenansicht des *V. verneuili* gibt die Textabb. 30 Aufschluss.

Die Asymmetrie (Taf. XIV, Fig. 7b) ist hier gering. Die Skulptur besteht aus rundlichen, quergerieften Rippen, welche sich durch Einschaltung und Spaltung zum Stirnrande hin vermehren. Man zählt ihrer 5 bis 7 (je nach dem Abstand vom Schnabel) auf 5 mm. Die Querriefen sind fast immer abgenutzt.

Die Pedikelöffnung ist bei jungen und reifen Exemplaren gross und offen (Taf. XIV, Fig. 2), während im Alter (Taf. XIV, Fig. 7c) eine weitgehende Vernarbung stattfindet.

Innerlich wird das Spondylium in seiner ganzen Länge durch das Mittelseptum unterstützt. Dieses Septum reicht fast bis zum Vorderrande (Taf. XIV, Fig. 2) und wird im Alter durch sekundäre Schalensubstanz ganz überwachsen (Taf. XIV, Fig. 7 a, 7 b).

Ventrale Gefässabdrücke sind bei *Vellamo verneuili* nicht vorhanden. Nur im hohen Alter (Taf. XIV, Fig. 7 a, 7 b) treten die medianen Hauptstränge hervor. Bei demselben gerontischen Exemplar (Taf. XIV, Fig. 7) sieht man noch auf der Innenfläche eine grubige, maschenartige Zeichnung, welche wohl als Abdruck des geschrumpften Mantels anzusehen ist. Ausserdem ist hier noch eine konzentrische Spur (k) vorhanden, entlang welcher wahrscheinlich die Spaltung der Hauptgefässe in die randlichen Kanäle stattgefunden hat. Sie erinnert an die konzentrischen *vascula arcuata* der Orthiden oder an den Abdruck des dorsalen Knies in der Ventralschale von *Leptestia* [vgl. A. Ö. (5), S. 29], hat aber mit diesen nichts zu tun.

Sehr charakteristische Merkmale der Art (und Gattung) liefert der Innenbau der Brachialschale (Taf. XIV, Fig. 1, 5 und 6; Taf. XIII, Fig. 1 und 4).

Das Chilidium ist stets als ein flacher, breiter Bogen ausgebildet (Taf. XIV, Fig. 6; Taf. XIII, Fig. 1, 4) und bei älteren Exemplaren mit dem Schlossfortsatz verwachsen. Die Krukalplatten sind kurz und niedrig, die Zahngruben mässig tief. Die Nebenzapfen des Schlossfortsatzes treten in seltenen Fällen (Taf. XIV, Fig. 5) deutlich hervor. Der Mittelzapfen trägt immer einen scharfen Kamm (Taf. XIV, Fig. 1). Die Schliessernarben sind mehr breit als lang und in jedem Alter deut-

lich umrandet, wie es aus einem Vergleich der Exemplare Taf. XIV, Fig. 6, 5 und 1 und Taf. XIII, Fig. 4 hervorgeht. Die hinteren Muskelnarben (m in Taf. XIII, Fig. 1) sind immer etwas länger und breiter als die vorderen, und ihr Hinterrand ist längsgestreift. Das Muskelnarbenfeld erreicht bei jüngeren Schalen  $\frac{1}{4}$  und bei alten  $\frac{1}{3}$  der ganzen Länge der Brachialschale. Dorsale Gefässabdrücke (resp. Wülste) entwickeln sich bei alternden Exemplaren, und zwar in sehr konstanter Art. Sie können sehr kräftig werden (Taf. XIII, Fig. 4), aber sie enden dabei immer sehr weit vom Schalenrande. Dies hängt wohl damit zusammen, dass die viszeralen Gefässe sich ziemlich weit vom Schalenrande in das randliche Gefässnetz spalten. Von den Hauptgefässen sind alle drei Arten (v. *cruralia*, *myaria* und *media*) vorhanden, wobei die *myaren* Wülste immer kräftiger als die anderen erscheinen und linear verlaufen. Die medianen Wülste erscheinen stets als zwei kurze Fortsätze des Mittelseptums.

Bemerkenswert sind die Alterserscheinungen bei *Vellamo verneuili*. Äusserlich kommen sie in der Zunahme der Neigung der ventralen Area (Textabb. 29) zum Vorschein. Innerlich findet dabei eine enorme Kalkausscheidung statt, wobei der subspondyliare Raum ganz ausgefüllt (Taf. XIV, Fig. 7 a, 7 b) und die Schale sehr dick wird. Junge und erwachsene Schalen sind nicht über 1 mm dick, während beim gerontischen Exemplar Taf. XIV, Fig. 7 die Schalendicke 6 mm erreicht. Hier kommt besonders die Ähnlichkeit der *Vellamo* mit Korallen (*Tetracoralla*) zum Vorschein [vgl. A. Öpik (1)]. Auch amerikanische Arten aus dem Oberordovizium zeigen ähnliche Alterserscheinungen [Schuchert & Cooper (2), Taf. XXIX, Fig. 14, *Vellamo diversa*]. Bei den älteren estnischen Arten aber fehlt eine solche Altershypertrophie fast ganz, weshalb man auch in dieser Hinsicht die *Vellamo verneuili* als eine phylogerontische Art bezeichnen kann.

Während der Innenbau von *Vellamo verneuili* als ziemlich stabil zu betrachten ist, unterliegt ihre äussere Gestalt einigen Schwankungen. Besonders variabel erscheint die Krümmung und Grösse der Pedikelarea, es können aber trotzdem keine konstanten Formen auf Grund dieser Schwankungen unterschieden werden.

*Vellamo leigeri* n. sp.

Taf. XIII, Fig. 5—5 c; Textabb. 29.

Der Artname wird von Leiger, einem mythischen Helden Hiiumaa's, abgeleitet.

Holotyp: die abgebildete ganze, allseitig auspräparierte Schale aus den Kalksteinen der Lyckholm- (F<sub>1</sub>-) Stufe von Paluküla, Insel Hiiumaa.

Die Art unterscheidet sich von den anderen *Vellamo*-Arten durch die besonders grossen, lappigen dorsalen Muskelnarben und die feine Berippung. Ganz bedeutend sind die Unterschiede gegenüber der gleichzeitig vorkommenden *Vellamo verneuili* (Eichw.).

<i>V. leigeri</i> n. sp.	<i>V. verneuili</i> .
Brachialschale schwach konvex (Textabb. 29).	Brachialschale konkav (Textabb. 29).
Dorsale Muskelnarben die $\frac{1}{2}$ Schalenlänge einnehmend.	Dorsale Muskelnarben bis zu $\frac{1}{3}$ der Schalenlänge reichend.
Spondylium relativ gross (Taf. XIII, Fig. 5 a).	Spondylium relativ klein (Taf. XIV, Fig. 2).
Ventrales Septum kurz und hoch (Taf. XIII, Fig. 5 a).	Ventrales Septum lang und niedrig.
Bis 14 Längsrippen auf 5 mm.	Bis 7 Längsrippen auf 5 mm.

Beschreibung. Es ist dies offenbar das beste bekannte *Vellamo*-Exemplar überhaupt, da hier die beiden Schalen allseitig auspräpariert vorliegen. Es ist mässig gross (19 mm breit, 15 mm lang und 9 mm hoch) mit aufrechter, etwas gebogener und ein wenig asymmetrisch gedrehter Area.

Die Pedikelöffnung ist klein und ganz offen. Der Schalenriss nähert sich einem Viereck, die Flügel sind schwach zugespitzt. Die schwach konvexe Brachialschale und die Pedikelschale haben beide in der Mittellinie eine flache Depression, weshalb der Vorderrand hier etwas abgestutzt erscheint (bei *verneuili* dagegen ist die Schale vorne „nasut“). Die feinen Längsrippen sind quergestreift. Die Zuwachslamellen am Rande sind deutlich abgesetzt. Innerlich in der Brachialschale fallen

die normalerweise längsgestreiften hinteren Schliessernarben und das ungewöhnlich grosse, lappige Muskelnarbenfeld auf. Die Kruralplatten sind fast rudimentär. Der Schlossfortsatz ist mit dem breiten, aber etwas mehr als bei *Vellamo* gebogenen Chilidium verwachsen. Die Nebenleisten des Schlossfortsatzes sind klein (Taf. XIII, Fig. 5 c). Von Gefässabdrücken sind nur die *vascula cruralia* durch Wülste angedeutet, während die *myaria* und *media* ganz fehlen (die beiden letzteren sind bei *verneuili* dagegen immer vorhanden). Die Pedikelschale ist innerlich durch das grosse, sehr hoch gestellte Spondylium simplex gekennzeichnet. Die relativ kräftigen Schlosszähne sind abgebrochen und haften in den Zahngruben der dorsalen Schale (Taf. XIII, Fig. 5 b).

***Vellamo symmetrica* n. sp.**

Taf. XIII, Fig. 2, 3; Textabb. 29.

Es liegt von dieser Art nur eine einzige, die abgebildete, Pedikelschale aus der Lyckholm-Stufe von Paluküla (Insel Hiiu-maa) vor, welche auch als Holotyp der Art zu bezeichnen ist.

Sie unterscheidet sich durch ihre relative Kürze und Breite (24 mm breit, 17 mm lang und 12 mm hoch), bei einer fast flachen, etwas proklinen (nach vorne geneigten) Area. Die Skulptur besteht aus feinen, quergerieften Längsrippen, deren man 9 bis 10 auf 5 mm zählt. Die Pedikelöffnung ist sehr gross und spitz oval.

Die Skulptur ist bei der *symmetrica* feiner als bei *verneuili* und gröber als bei *leigeri*. Ganz eigenartig sind auch die prokline Area und die Breite der Schale. Das vorliegende Exemplar ist streng symmetrisch aufgebaut (daher der Name), doch ist es dabei gar nicht ausgeschlossen, dass bei anderen Exemplaren derselben Art eine Drehung der Area vorhanden sein wird.

***Vellamo sauramoi* n. sp.**

Taf. XIII, Fig. 8, 8 a, 8 b.

Holotyp: die abgebildete, aus der Lyckholm-Stufe ( $F_1$ ) der Insel Worms stammende ganze Schale. Sie unterscheidet sich durch den relativ tiefen Sinus (Taf. XIII, Fig. 8 a) der konvexen Brachialschale, bei sehr hoher, flacher, mässig geneigter Pedikelarea. Die Skulptur ist relativ grob (bis 8 Längsrippen auf

5 mm) und erinnert an diejenige der *V. verneuili*. Die Ecken der Schale sind etwas zugespitzt. Die Schale ist 12 mm lang, 16 mm breit und die Area erreicht eine Höhe von 12 mm.

Von anderen gleichzeitigen Arten unterscheidet sich diese durch ihren dorsalen Sinus bei grober Skulptur und besonders hoher Area.

Die Art ist nach dem Finder — Prof. M. Sauramo (Helsinki) — benannt worden. Sie kommt in den unteren Schichten der Lyckholm-Stufe und zwar selten vor.

### *Vellamo phrygia* n. sp.

Taf. XIII, Fig. 6, 7; Textabb. 29.

*Phrygia* — wegen der an eine phrygische Mütze erinnernden Gestalt der Pedikelschale.

Es liegen von dieser Art nur zwei Pedikelschalen aus der Keila-Stufe (D<sub>2</sub>) von Saue vor. Der Holotyp ist abgebildet.

Von allen anderen *Vellamo*-Arten unterscheidet sich diese durch ihre ungewöhnlich hohe, konische Pedikelschale mit einer proklinen, *Clitambonites adscendens*-artig geneigten Area. Dabei hat sie eine deutlich entwickelte, fein imbricate Oberfläche. In dieser Hinsicht kann die *phrygia* n. sp. nur mit *Vellamo viruana* Öpik (1) aus den Kukruse-Schichten Estlands verglichen werden. Diese hat aber eine rückwärts geneigte Area und ist bedeutend länger.

Beschreibung: der Holotyp ist 19 mm lang, 24 mm breit und 23 mm hoch. Die Schale ist asymmetrisch, indem die Spitze deutlich gedreht erscheint (Taf. XIII, Fig. 7). Die Skulptur besteht aus feinen Längsrippen (11 auf 5 mm) und sehr regelmässig verlaufenden, feinen, deutlich abgesetzten Zuwachslamellen. Diese sind z. T. abgenutzt und täuschen daher eine *Kullervo*-artige grobe Querriefung vor. Die Area ist fast flach, die Pedikelöffnung ungewöhnlich gross. Auffallend ist der breite Ausschnitt (Arcus chilidialis, „Ac“ in Taf. XIII, Fig. 7) der Pedikelarea, welcher ein ebenso breites Chilidium eingefasst haben dürfte. *Vellamo phrygia* hat wohl unter ihren Gattungsgenossen das breiteste Chilidium besessen. Innerlich ist das Spondylium relativ kurz und wird durch ein, der hohen Schalengestalt entsprechendes, hohes Septum gestützt.

### *Vellamo wesenbergensis* (Pahlen).

Taf. X, Fig. 2—10; Taf. XXX, Fig. 2; Textabb. 29.

*Orthisina verneuili wesenbergensis* (Pahlen) (21), Taf. IV, Fig. 7—10, S. 37.

Im wesentlichen besteht nach Pahlen der Unterschied der var. *wesenbergensis* von *verneuili* im gleichmässigen, nicht nasuten Umriss, in der mehraufrechten Pedikelarea und in der grösseren relativen Breite der *wesenbergensis*. Auch ist bei der letzteren die Umrandung der dorsalen Muskelnarben bedeutend schwächer als bei der typischen *Vellamo verneuili*. Betrachtet man ferner die Abbildungen der *wesenbergensis* bei Pahlen (21), Taf. IV, so ergibt sich noch, dass die Brachialschale hier in ihrer Mittellinie einen flachen Sinus aufweist. Alle diese Unterschiede beachtend, halten wir die var. *wesenbergensis* (Pahlen) für eine von der *Vellamo verneuili* unabhängige Art, deren andere eigenartige Züge im folgenden beschrieben werden. Diese Trennung der *wesenbergensis* von der *verneuili* ist auch schon früher von Bassler (26) in seinem Verzeichnis der Fossilien Estlands durchgeführt worden.

Den Abbildungen und der Beschreibung bei Pahlen entsprechend, rechnen wir zur typischen *wesenbergensis* unsere Exemplare Taf. X, Fig. 2, 2a, 4a—c, 5a—c, 8, 9 und 10 und Taf. XXX, Fig. 2 (dasselbe Taf. X, Fig. 9). Die Skulptur besteht hier aus quergerieften, runden Rippen, deren man 6—8 auf 5 mm zählt. Sie vermehren sich wie durch Einschaltung so auch durch dichotomische Spaltung, wie dies auf Taf. XXX, Fig. 2 gut zu unterscheiden ist. Die Rippen verlaufen niemals linear, sondern etwas geschlängelt (Taf. X, Fig. 4a), was, verbunden mit ihrer relativen Grobheit, den Schalen ein rauhes Aussehen verleiht. Die Seitenprofile sind Textabb. 29 wiedergegeben, — doch kommen auch etwas stärker geneigte und mehr gekrümmte als die hier abgebildeten Pedikelareas vor. Der dorsale Sinus ist gewöhnlich schwach (Taf. X, Fig. 4) und breit (ebenda Fig. 5), und er beginnt schon am Nabel, wie es bei der jungen Schale Taf. X, Fig. 10 gut zu sehen ist. Die für die Gattung charakteristische Asymmetrie kann hier besonders stark werden, wie wir es am grossen Individuum Taf. X, Fig. 2 beobachten. Sie besteht hier im wesentlichen in der Drehung der Area. Das Spondylium ist relativ kurz.

Der Innenbau der Brachialschale ergibt sich aus Taf. X, Fig. 8. Die ganze Konfiguration erinnert hier an die *Vellamo*

*diversa* (Shaler) von Anticosti [Twenhofel (27), Taf. XXIII, Fig. 11—14] welche aber kräftigere und grössere Muskelnarben besitzt. Wie bei der *diversa*, so auch bei der *wesenbergensis* ist der Randsaum durch eine konzentrische Rinne von der übrigen Innenfläche getrennt. An Gefässspuren sehen wir hier die schwach ausgebildeten, linearen *vascula myaria*, welche aber länger sind als bei der *verneuili*. Die Brachialschale Taf. X zeigt, zum Unterschied von Fig. 8, abnorm verkürzte Muskelnarben.

Die eben beschriebene Hauptform der *Vellamo wesenbergensis* (Pahlen) ist ein häufiges Fossil in den Schichten der Rakvere-Stufe (E) der Steinbrüche von Rägavere. Als Holotyp der Art ist das Pahlen'sche (21) Exemplar Taf. IV, Fig. 10 a—10 c zu betrachten. Einzelne Schalen können 26 mm lang (Ped.-Schale — 33 mm), 32 mm breit und bis 15 mm hoch werden.

Gleichzeitig mit der Grundform kommt im Rakvere-Kalk noch eine andere *subspecies* vor, welche wir als *Vellamo wesenbergensis auriculata* bezeichnen. Hierzu gehören die Exemplare Taf. X, Fig. 6 a—6 b (Typus), Fig. 7 und Textabb. 29.

Die Schalen dieser Varietät haben etwas feinere Rippen (bis 7 auf 5 mm) als die Grundform und sind dabei etwas breiter. Der dorsale Sinus fehlt hier ganz, die Schalenecken sind ausgezogen und spitz, und es ist hier der Schalenrand ohrenartig (daher *auriculata*) dorsalwärts gebuchtet (Textabb. 29). Beim Holotyp der Varietät ist ausserdem das Foramen vernarbt und klein (Taf. X, Fig. 6). Der Innenbau der Brachialschale ist Taf. X, Fig. 7 wiedergegeben. Hier fallen die recht starken, die Muskelnarben durchquerenden Positionsspuren der Gefässwülste auf. Auch sind hier die medianen Gefässwülste angedeutet.

Der Holotyp ist 10 mm hoch, 28 mm breit (am Schlossrande), seine brachiale Schale ist 21 mm und die Pedikelschale 25 mm lang.

Die beiden — *Vellamo wesenbergensis* und ihre Unterart *auriculata* — können von der älteren *Vellamo magna* abgeleitet werden.

### *Vellamo magna* n. sp.

Taf. XII, Fig. 7, 8; Textabb. 2 und 29.

Holotyp ist die Pedikelschale Taf. XII, Fig. 8, aus der Keila-Stufe (D<sub>2</sub>) des Untergrundes der Stadt Rakvere. Die Art kommt vor nur in den mittleren und oberen Schichten der

Keila- ( $D_2$ -) Stufe und wird bei Tuula, Keila, Saue, Rakvere, Kalmu, Mehide und Oando gefunden. Sie ist relativ selten.

Dem Habitus und der Grösse nach nähert sich diese Art der *wesenbergensis* Pahlen. Die *magna* n. sp. hat aber eine feinere Berippung (8—10 Rippen auf 5 mm), sehr zahlreiche sekundäre Spalt- und Einschalttrippen, ist im Durchschnitt etwas länger als die *wesenbergensis* und besitzt ein viel grösseres dorsales Muskelnarbenfeld (Taf. XII, Fig. 7) als diese. Das hintere Muskelnarbenpaar ist stark längsgestreift (bei *wesenbergensis* ist diese Längsstreifung nur selten sichtbar). Die zwischen den vorderen und den hinteren Muskelnarben als Scheide dienenden intermyaren Gefässwülste verlaufen hier in stumpfem Winkel zueinander, der ovalen Form der einzelnen Muskelnarben entsprechend. Bei der *wesenbergensis* aber (Taf. X, Fig. 8) und bei der *verneuili* (Taf. XIII, Fig. 1), gleichwie bei den meisten anderen *Vellamo*-Arten, verlaufen diese Wülste streng parallel zur Schlosslinie. Ferner ist hier auf der Brachialschale ein breiter Sinus vorhanden. Das Spondylium ist kurz (weniger als  $\frac{1}{3}$  der Schalenlänge), das Chilidium sehr breit und das Foramen stets offen.

Der Holotyp (Taf. XII, Fig. 8) ist 36 mm breit, 28 mm lang (brachiale Schale) und 16 mm hoch (Area). Das zweite Exemplar (Textabb. 29) ist etwas kürzer (25 mm lang, 35 mm breit und 17 mm hoch). Die Brachialschale Taf. XII, Fig. 7 ist 32 mm breit und 27 mm lang. Endlich ist noch Textabb. 2 ein Schnitt durch die Spitze einer Pedikelschale wiedergegeben, um den Bau eines *Vellamo*-Spondyliums zu illustrieren.

### *Vellamo emarginata* (Pahlen).

Taf. XII, Fig. 4, 5, 6; Textabb. 29.

*Orthisina emarginata* Pahlen (11), S. 38, Taf. IV, Fig. 16—18; non Schuchert & Cooper (2), Taf. VII, Fig. 16, 29, 30, 32.

Das von Schuchert & Cooper abgebildete Stück, welches aus „Wesenberg quarries“ (= Steinbrüche von Rägavere unweit Rakvere=Wesenberg) stammt, ist ganz sicher nicht *V. emarginata*, sondern *wesenbergensis* Pahlen, — schon deshalb, weil es eine zweimal gröbere Skulptur als die *emarginata* besitzt.

Nach Pahlen hat die *emarginata* 10 bis 12 Längsrippen auf 5 mm, wobei diese ganz glatt, ohne Querriefung zu sein pflegen. Sie soll in der Keila- ( $D_2$ -) und der Rakvere- (E-) Stufe

vorkommen. In der Tat ist sie von  $D_1$  bis  $D_2$  verbreitet, in E fehlt sie aber ganz. Das Vorkommen in der Rakvere-Stufe ist ein Missverständnis, da in der Stadt selbst, in ihrem Untergrunde, die  $D_2$ - (Keila-) Kalksteine anstehen.

Der Innenbau der Pedikelschale ist Taf. XII, Fig. 4 an einem verkieselten, aus  $D_1$  von Pääsküla bei Tallinn stammenden Exemplar zu sehen. Das Spondylium erscheint hier etwas kürzer als bei Pahlen (21), Taf. IV, Fig. 18. Die dorsale Innenfläche ist Taf. XII, Fig. 5 zu sehen. Auch hier ist die typische Einschnürung der Schale an der Area vorhanden, und äusserlich ist auch ein Sinus ausgebildet. Was die Querriefung anbetriift, so scheint diese hier tatsächlich fast zu fehlen. Sie ist in Spuren, besonders in der Nähe des Schalenrandes, zu beobachten.

### *Vellamo silurica* n. sp.

Taf. XII, Fig. 1a, 1b und 2; Textabb. 29.

Holotyp ist die Pedikelschale Taf. XII, Fig. 1a — 1b aus der Porkuni-Stufe ( $F_2$ , Kalkstein von Borkholm), von Porkuni. Es ist dies auch die einzige Fundstelle dieser Art. Der Artname „*silurica*“ ist gewählt, weil diese Stufe ( $F_2$ ) schon in das Silur (Llandovery) gehört. Die Art hat grobe Längsrippen (7 auf 5 mm), die sich durch Einschaltung vermehren. Die Skulptur erinnert also an die etwas ältere *Vellamo verneuili*, doch ist *silurica* ungewöhnlich breit (25 mm) und kurz (die Länge beträgt 17 mm) und hat eine vorwärtsgeneigte, procline, flache Area (Textabb. 29). Das Mittelseptum ist kurz und dünn, das Spondylium niedrig und kurz. Der Innenbau der Brachialschale (Taf. XII, Fig. 2) weicht ziemlich stark vom üblichen *Vellamo*-Schema ab, indem die mediane Einbuchtung zwischen den Muskelnarben tief, das Septum aber sehr kurz erscheint. Das vordere und das hintere Muskelnarbenpaar sind dabei voneinander nicht abgetrennt, obwohl ihre Umrandung hoch und gefiedert ausgebildet ist. Was das sonderbare Seitenprofil anbetriift (Textabb. 29), so ist hier der Knick in der Pedikelschale durch sprunghafte Änderung im Wachstum zu erklären.

### *Vellamo defecta* n. sp.

Taf. XII, Fig. 3a, 3b.

Holotyp ist die einzige vorhandene, aus der Vasalemma-Stufe von Vasalemma stammende Brachialschale. Es ist dies die

einzigste *Vellamo* und sogar die einzige Form unter den *Clitambonacea*, bei welcher der Schlossfortsatz fehlt. Es ist dieselbe Form, welche schon einmal bei A. Öpik (8), S. 66 erwähnt worden ist.

Die Schale ist mit feinen quengerieften Rippen bedeckt, deren bis 10 auf 5 mm kommen. Der mediane Sinus ist ziemlich kräftig. Die Schale ist schwach konvex, 15 mm lang, 23 mm breit und ist an den Flügeln zugespitzt. Innerlich sind die Muskelnarben schwach angedeutet, das Mittelseptum ist flach und breit und die Kruralplatten nur als kleine, rudimentäre Höckerchen an den Enden des flach gebogenen, breiten Chilidiums sichtbar.

***Vellamo ambisulcata* n. sp.**

Taf. XII, Fig. 9 a, 9 b, 9 c; Taf. XLI, Fig. 3; Textabb. 29 und 31.

Holotyp ist die ganze Schale Taf. XII, Fig. 9 a, 9 b, 9 c und Textabb. 29, aus dem Keila- (D<sub>2</sub>-) Kalkstein des Untergrundes der Stadt Rakvere. Es ist dies auch die einzige bekannte Fundstelle dieser Art. Es handelt sich hier um eine ziemlich häufige Form.

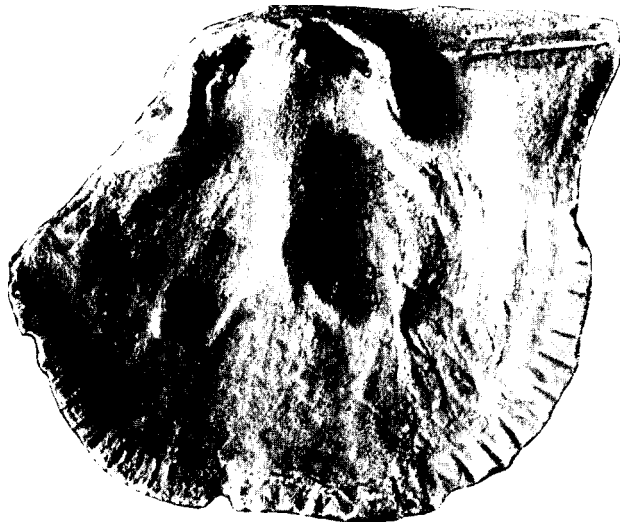


Abb. 31. *Vellamo ambisulcata*, die Innenfläche einer gerontischen Dorsalschale aus der Keila-Stufe (D<sub>2</sub>) der Stadt Rakvere. Es fallen hier auf die parallel gestellten Kruralplatten, der kräftige Schlossfortsatz, der sehr grosse nodus principalis und die vertieften Muskelnarben.  $\times 5$  der nat. Grösse. Vgl. auch Taf. XLI, Fig. 3.

Der Schalenskulptur nach (6 bis 8 Längsrippen auf 5 mm) nähert sich diese neue Art den *Vellamo wesenbergensis*, *verneuili*, *silurica* und *sauramoi*. Von den ersteren drei unterscheidet sich aber die *ambisulcata* durch die tiefe Einschnürung an der Area, durch die beiderseits (dorsal und ventral) ausgebildeten medianen Furchen (Sinus) und die Einbuchtung am Stirnrande. Gegenüber der *sauramoi* hat die *ambisulcata* eine steiler gestellte, niedrigere und breitere Pedikelarea. Ausserdem hat die erstere nur einen (den dorsalen) Sinus.

Der soeben geschilderte Umriss und die allgemeine Gestalt der *ambisulcata* gleichen fast ganz denen der *Vellamo emarginata*, doch diese besitzt fast zweimal feinere Längsrippen, welche zudem fast glatt erscheinen. Bei der *ambisulcata* sind die Längsrippen dagegen ziemlich grob querverieft. Am nächsten steht der *ambisulcata* die *Vellamo pyramidalis* Pahlen, indem sie eine ähnliche Skulptur und einen Sinus in beiden Klappen hat. Die *pyramidalis* ist aber bedeutend kleiner, weniger eingeschnürt und vorne fast gar nicht eingebuchtet. Ausserdem hat die *ambisulcata* zueinander parallel gestellte Kruralplatten, während letztere bei der *pyramidalis* unter einem rechten Winkel divergieren. Nach allem zu urteilen, kann die *ambisulcata* als ein grosswüchsiges Derivat der *pyramidalis* betrachtet werden.

Der Holotyp (Taf. XII, Fig. 9) ist 15 mm lang (in der Mittellinie, infolge der Einbuchtung — 14 mm), am Schlossrande 20 mm, in der Einschnürung 16 und in der Mitte 18 mm breit und 10 mm hoch. Die Area ist fast flach und aufrecht, die Pedikelöffnung sehr gross und offen. Die Brachialschale ist schwach konvex. Sehr charakteristisch ist das Innere der Brachialschale. Das Chilidium ist breit und flach gebogen und die parallelgestellten Kruralplatten reichen sehr weit nach vorne hinaus (Textabb. 31). Dabei sind die *vascula cruralia* sehr breit, so dass die Muskelnarben stark vorwärts verschoben werden und eine zentrale Stellung einnehmen. Die Narben selbst sind gross, tief und schwach umrandet. Das Mittelseptum ist sehr kräftig. Die Schalen der *Vellamo ambisulcata* sind immer asymmetrisch.

#### *Vellamo oandoensis* n. sp.

Taf. XII, Fig. 11 a — 14; Taf. XXX, Fig. 1, 3; Textabb. 29.

Holotyp ist die ganze Schale Taf. XII, Fig. 11 a — 11 c und Textabb. 29 XVII aus den Oando-Schichten (D<sub>3</sub>) des Unter-

grundes der Stadt Rakvere. Ausserdem kommt die Art vor bei Oando und im Vasalemma- ( $D_3$ -) Kalkstein von Vasalemma, Tuula, Ohtu, Jõgisoo und Uksnurme. Es ist dies ein sicheres Leitfossil wie in der Oando- so auch in der Vasalemma-Fazies der  $D_3$ -Schichten Estlands.

Die *Vellamo oandoensis* unterscheidet sich von allen anderen Arten durch die relativ starke Konvexität der Brachialschale, welche ausserdem mit einem Sinus versehen ist. Dabei ist sie relativ sehr breit, hat eine flache, aufrechte oder etwas procline (Taf. XII, Fig. 12; Textabb. 29 XVI) Pedikelarea und ein offenes Foramen. Die Skulptur besteht aus Längsrippen, deren 8—10 auf 5 mm kommen. Auch Querriefung ist vorhanden. Die Schalen sind immer etwas asymmetrisch gebaut.

#### Dimensionen:

	Länge	Breite	Areahöhe	
Holotyp, Taf. XII, Fig. 11 a, 11 b	14 mm	19 mm	11,5 mm	Die Spitze ist verdreht, Area aufrecht
Taf. XII, Fig. 12; Textabb. 30 XVI	15 „	20 „	9 „	Procline Area
Taf. XII, Fig. 13; Textabb. 30 XVII	14 „	19 „	9 „	Area aufrecht. Die Spitze etwas geknickt.

Die grösste Breite liegt immer hinter der Schlosslinie, wodurch der charakteristische breit-elliptische Umriss (Taf. XII, Fig. 14) erzeugt wird.

In der Brachialschale (Taf. XII, Fig. 14, dasselbe Ex. Taf. XXX, Fig. 1) ist das Septum kurz, die Muskelnarben sind von mässiger Grösse und schwach entwickelt. Von Gefässabdrücken sind nur die *vascula myaria* sichtbar. Die Kruralplatten sind kurz und dünn. Eine andere, etwas abweichende Brachialschale ist Taf. XXX, Fig. 3 dargestellt. Sie hat nämlich einen grösseren Anker, indem das Chilidium mehr aus der Schlosslinie nach aussen hervorragt und seitlich etwas geknickt erscheint.

#### *Vellamo anijana* n. sp.

Taf. XII, Fig. 10; Textabb. 29.

Holotyp ist die abgebildete ganze Schale aus den  $D_1$ -Schichten (Jõhvi-Stufe) von Anija. Es ist das einzig vorhandene Exemplar dieser Art.

Die *V. anijana* unterscheidet sich von den übrigen Arten durch ihre besonders grobe Skulptur (4—5 Rippen auf 5 mm). Die Rippen verdicken sich zum Rande hin sehr rasch. Die Brachialschale ist etwas konkav, die Pedikelarea aufrecht und etwas gebogen. Die Schale ist unsymmetrisch.

Am nächsten steht ihr die *Vellamo simplex* (= *V. pyramidalis simplex*) A. Öpik (1), S. 217, Taf. XIX, Fig. 219 und 227. Die *simplex* hat aber feinere Rippen und eine etwas konvexe Brachialschale.

Die abgebildete Schale der *anijana* ist 12 mm lang, 19 mm breit und 7 mm hoch, also bedeutend grösser als die der *simplex*.

### ***Vellamo simplex* A. Ö.**

Taf. XI, Fig. 3 a, 3 b.

*V. pyramidalis simplex* A. Öpik (1), Taf. XIX, Fig. 219, 227 und S. 217.

Es wird hier zur Ergänzung der ursprünglichen Beschreibung eine kleine, ganze Schale abgebildet, um die Querriefung zu illustrieren, welche bei anderen *Vellamo*-Arten zum grössten Teil ganz abgenutzt ist. Ausserdem sehen wir hier an den Kanten der Area ungewöhnlich stark abgesetzte Zuwachsstufen, was offenbar einer unvollkommenen Imbrikation der Schale entspricht. Sonst liegen die Zuwachslamellen dicht übereinander, nur die Längsrippen erscheinen etwas ausgehöhlt: Die Art kommt vor in der Kukruse-Stufe ( $C_2$ — $C_3$ ).

### ***Vellamo pyramidalis* (Pahlen).**

Taf. XI, Fig. 4, 5.

*Orthisina pyramidalis* Pahlen (21), S. 39. *Vellamo pyramidalis* (Pahlen) A. Öpik (1), S. 213.

Wir bilden hier zwei Brachialschalen ab, eine ephebeische (Fig. 5) und eine gerontische (Fig. 4), bei welchen die hier in charakteristischer Weise etwas abgekürzten hinteren Schliessmuskelnarben hervortreten. Es ist dies eine bedeutende Abweichung von der typischen Ausbildung der Muskelnarben bei *Vellamo verneuili*. Es ist ein Zug, der an *Clitambonites* erinnert, was ja verständlich ist, da *V. pyramidalis* zeitlich den Klitamboniten näher steht, als die phylogerontische *Vellamo verneuili*. Im übrigen ist, bis auf das breite, sanft gebogene Chilidium, die *pyramidalis* eine echte *Vellamo*.

Es sind hier auch die Nebenleisten des Schlossfortsatzes ganz deutlich entwickelt, besonders in Taf. XI, Fig. 4.

***Vellamo parva* A. Öpik (I).**

Taf. XI, Fig. 2 a, 2 b.

Diese Art wurde auf Grund einer einzigen Brachialschale [A. Öpik (I), S. 119] aufgestellt. Hinzu kommt jetzt noch die hier abgebildete ganze Schale aus den Idavere-Schichten ( $C_3$ ) der Kukruse-Stufe von Alliku. Die Skulptur besteht aus feinen Rippen (bis 5 auf 2 mm), an denen, obwohl sie abgenutzt sind, noch Spuren einer Imbrikation erkennbar sind. Die Schale ist 11 mm lang, 14 mm breit und hat eine 7 mm hohe Area. Die Brachialschale ist gewölbt und führt einen Sinus. *Vellamo parva* gehört zu jenen Arten der *Vellamo*, bei welchen die hinteren Muskelnarben der Dorsalschale ausnahmsweise kürzer sind als die vorderen.

***Vellamo rara* n. sp.**

Taf. II, Fig. 5 a, 5 b; Taf. XI, Fig. 1 a, 1 b; Textabb. 29.

Holotyp ist die Brachialschale Taf. XI, Fig. 1 a, 1 b aus den  $C_3a$ -Schichten der Kukruse-Stufe. Sie unterscheidet sich durch ihre zarte, durchscheinend dünne Schale ohne eine Spur von Muskelnarben oder Gefässabdrücken. Das Chilidium ist vorne flach abgestutzt; der mit dem Chilidium verwachsene Schlossfortsatz trägt eine mediane Furche, — dies ist der einzige bekannte Fall einer solchen Furche unter den *Vellamo*-Arten. Die Kruralplatten sind kurz, hoch, scharfkantig und dünn. Das rundliche Medianseptum ist vorne mehrmals der Länge nach zerschnitten. Die Schale ist mässig konvex, trägt einen schwachen Sinus und feine, sehr fein querveriefte Längsrippen (12 auf 5 mm). Einige dieser Rippen sind stärker als die anderen und können als Hauptrippen bezeichnet werden. Die Rippen vermehren sich durch wiederholte Spaltung und Einschaltung. Die Schale ist 15 mm lang und 20 mm breit.

Zur selben Art gehört auch die Taf. II, Fig. 5 a, 5 b abgebildete kleine (12 mm breite und 9, resp. 11 mm lange) ganze Schale, da sie mit dem Holotypus die gleiche Skulptur aufweist. Die Pedikelarea ist hier stark gekrümmt (Textabb. 29) und die  $\Delta$ -Öffnung ganz offen; die Schale ist auch stark asymmetrisch. Es scheint hier aber die Einbuchtung des Schalenrandes nicht die übliche *Vellamo*-Asymmetrie, sondern eine pathologische Erscheinung zu sein.

***Vellamo aenigma* n. sp.**

Taf. XIX, Fig. 7, 8a—8c; Textabb. 29.

Es liegen von dieser Art nur zwei verkieselte Pedikelschalen vor aus der Porkuni-Stufe ( $F_2$ , unteres Llandovery), aus der Umgebung von Porkuni (Borkholm). Holotyp ist das Taf. XIX, Fig. 8a—8c und Textabb. 29 dargestellte Exemplar. Es ist 30, resp. 22 mm lang und 30 mm breit, gehört also einem grossen und relativ langen Individuum an. Die flache Area ist rückwärts geneigt, die Skulptur besteht aus feinen (10 bis 12 auf 5 mm) Längsrippen. Das Mittelseptum ist abgerundet und schwach entwickelt, das Spondylium kurz und niedrig gelegen. Seitlich am Spondylium (Taf. XIX, Fig. 8c) befinden sich die mächtigen lateralen Knoten der *vascula spondyliaria*, welche bisher bei *Clitambonites*, nicht aber bei *Vellamo* beobachtet worden sind. Das Foramen scheint hier apikal gelegen zu sein (Taf. XIX, Fig. 7), was ebenfalls einen Sonderfall darstellt. Vorläufig kann diese Art mit keiner anderen *Vellamo* sicher verglichen werden. Wegen der grossen Länge, der relativ kleinen Area und des schwachen Septums können nähere Beziehungen zu *Vellamo verneuili* erwartet werden.

**Gen. *Clinambon* Schuchert & Cooper.**

*Anomites* Schlotheim (28);      *Orthis* v. Buch (18);  
*Orthisina* d'Orbigny (20);      *Orthis* Verneuil (19); Kutorga (30);  
*Orthisina* Davidson (29);      *Orthisina* Pahlen (21);  
*Clitambonites* Hall & Clarke (11); *Clinambon* Sch. & C. (2).

Der Genotyp der Gattung *Clinambon*, *Anomites anomala* Schlotheim 1822, ist jetzt seit mehr als 100 Jahren bekannt und ist im Laufe dieser Zeit von allen Autoren richtig bestimmt und erkannt worden, weil diese Art in ihrem Bauplan und Habitus kein auch nur annähernd ähnliches Seitenstück unter den sämtlichen Brachiopoden hat. Wegen des Spondyliums und des vollständigen Ankers ist es eine echte Klitambonitidengattung und -art, welche mit dem Genotyp des *Clitambonites*, mit *C. ascendens*, in der proklinen Pedikelarea einen gemeinschaftlichen Zug besitzt.

Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale der Gattung *Clinambon* sind: 1) die in allen Altersstufen procline, nach vorne geneigte Pedikelarea; 2) die ungewöhnlich breite, flach gelegene Brachialarea; 3) die flache, sattelförmige dorsale Aufwöl-

bung, kombiniert mit einem mehr oder weniger deutlichen medianen Sulcus; 4) das seitlich eingeschnürte Spondylium.

Schuchert & Cooper (2) leiten den *Clinambon* von der *Vellamo* ab. Doch es fehlen dem *Clinambon Vellamo*-artige Züge. Die Ähnlichkeit der beiden Gattungen beruht eigentlich nur auf Merkmalen, die allen Klitambonitiden eigen sind und zu *Clitambonites* und *Apomatella* zurückführen. Die bei *Clinambon* auftretende Imbrikation weist auf eine nähere Verwandtschaft mit *Clitambonites*, die procline Area — auf eine solche mit *Clitambonites* und *Apomatella* hin. Aber die procline Area ist ausserdem ein Merkmal neanischer und noch jüngerer Klitambonitenexemplare, sie fehlt bei keiner einzigen Art und muss daher überhaupt als eine Eigenschaft der Urklitamboniten angesehen werden. Das Studium junger *Clitambonites*-Schalen [vgl. A. Öpik (1), S. 202] zeigt jedoch auch, dass „die jüngsten Nabellamellen aller Klitambonitiden mehr oder weniger dieselbe, aus wenigen runden, quergestreiften Rippen bestehende Skulptur tragen“. Auch *Clinambon* zeigt dieselbe Bauart, indem seine Jugendlamellen *Apomatella*-artig ausgebildet erscheinen. Der Innenbau der dorsalen Schale endlich zeigt originelle Züge, besonders die Gestalt des Muskelnarbenfeldes, welche nicht auf *Vellamo* und auch nicht auf *Clitambonites* zurückgeführt werden kann. Nach allem Gesagten halten wir es daher für sehr wahrscheinlich, dass *Clinambon* eine besondere Abzweigung des *Apomatella*-Stammes darstellt. Seine Entwicklung hat sich ausserhalb des Ostbaltikums vollzogen. Wir kennen nur die eingewanderten Zweige dieses Stammes in Form von *Clinambon inflatus* n. sp. und *C. anomalus* mit seinen Varietäten.

### ***Clinambon anomalus* (Schlotheim).**

Taf. I, Fig. 3, 4; Taf. XIV, Fig. 8, 8 a, 8 b; Taf. XV; Taf. XVI, Fig. 1—3; Taf. XVII, Fig. 1, 1 a—1 e; Taf. XX, Fig. 1; Taf. XXXVIII, Fig. 4; Textabb. 32.

Das von Schlotheim (28), Taf. XIV, Fig. 2 a—2 c abgebildete Exemplar stammt ganz zweifellos aus den D<sub>2</sub>-Schichten (Keila-Stufe) Estlands. Die Identifizierung ist völlig sicher, obwohl beim genannten Stück die Area nicht freigelegt worden ist, sondern vom Gestein umhüllt erscheint (Fig. 2, 2 a, 2 c und S. 65 bei Schlotheim). Die Schlotheim'sche Fig. 2 d stammt offenbar von einem zweiten, grösseren Exemplare, da es in der Zeichnung breiter als das andere erscheint. Diese Zeich-

nung ist auch naturgetreuer ausgeführt und soll daher in erster Linie als der Holotyp der Art bezeichnet werden. Jedoch soll nach Schlothheim selbst nur ein einziges Exemplar in seinen Händen gewesen sein. Nach den Abbildungen zu urteilen, ist der Holotyp von gerontischem Alter.

Die Art beginnt in den mittleren Schichten der Jöhvi-Stufe ( $D_1$ ) und verschwindet in den untersten Lagen der Vasallemma-Stufe ( $D_3$ ). Die Art ist aber während dieses Zeitraumes nicht ganz konstant geblieben, und man kann sie daher in einige, ziemlich schichtbeständige Unterarten gliedern. Unsere Darstellung beginnen wir hier mit der Grundform, welche in die Keila-Stufe ( $D_2$ ) gehört und in ganz Estland reichlich vorkommt.

Bei Saue, Pääsküla, Lilli, Rakvere und Oando kann der *Clinambon anomalus* (forma typica) in den  $D_2$ -Schichten massenhaft gesammelt werden. Äusserlich gut erhaltene Exemplare sind aber selten, da die ausgewitterten Stücke immer abgenutzt und abgerieben erscheinen. Ausserdem ist die Skulptur nur bei jungen Schalen erhalten, bei älteren aber findet man sie nur am Schalenrande, da offenbar schon zu Lebzeiten die Nabelregion sich z. T. abnutzte und auflöste. Zur Grundform gehören die Exemplare Taf. I, Fig. 3, 4; Taf. XIV, Fig. 8—86; Taf. XVI, Fig. 2, 3; Taf. XVII, Fig. 1—1 e; Taf. XX, Fig. 1; Taf. XXXVIII, Fig. 4.

Die Skulptur besteht aus feinen, runden, quengerieften Rippen (Taf. XX, Fig. 1), deren man am Nabel bis 15, mehr zum Rande hin aber 11 bis 8 auf 5 mm zählt. Gewöhnlich liegen die Zuwachslamellen dicht übereinander, doch am Schalenrande (Taf. XX, Fig. 1) findet eine Auflockerung und Imbrikation der Lamellen statt. Die äussere Gestalt der Grundform ergibt sich aus Taf. XIV, Fig. 8—86, Taf. XVII, Fig. 1—1 e und Textabb. 32 I—32 II.

Die Area ist in allen Lebensaltern proklin, also zum Stirnrande hin geneigt, so dass der ventrale Gipfel nur etwas hinter die Schalenmitte zu liegen kommt. Die ventrale Area erscheint dabei immer fast ganz flach, falls man die schwache, allen Klitambonitiden eigene sigmoidale Krümmung unbeachtet lässt. Der Areawinkel ist immer sehr stumpf. Die dorsale Area ist hier ungewöhnlich kräftig und kann in dieser Hinsicht als ein Gattungsmerkmal betrachtet werden. Infolge der grossen Breite der dorsalen und infolge der Proklinität der ventralen Area erscheint die dorsale Schale immer beträchtlich länger

als die ventrale. Die Dimensionen (in mm) erhalten wir aus der folgenden Tabelle:

	Breite am Schloss- rande	Länge			Höhe	Rippen- zahl am Rande auf 5 mm
		dorsale	ventrale	Ventrale Area		
1. Junges Individuum, nicht abgebildet	30	18	16	2	9	12
2. Ganzes Ex. (Skulpt. Taf. XX, Fig. 1)	36	26	23	3	14	10
3. Ganze Schale Taf. XIV, Fig. 8	38	31	25	6	20	9
4. Ganze Schale Taf. XVII, Fig. 1—1 e	44	35	29	6	22	9
5. Ganze Schale Text- abb. 32 I, II	44	42	33	9	26	9
6. Pedikelschale Taf. XVII, Fig. 3	47	(47)	37	(10)	—	
7. Ganze Schale Text- abb. 32 III	41	42	36	8	25	7

Alle gemessenen Schalen stammen aus den D<sub>2</sub>-Schichten des Untergrundes der Stadt Rakvere. Bei der gemessenen Schale Nr. 6, welche auch die grösste unter den vorhandenen ist, sind die dorsalen Dimensionen in Klammern gesetzt, da sie nicht vermessene, sondern interpolierte Zahlen sind. Die Schale 7 ist etwas schmaler, als man nach den übrigen Dimensionen erwarten könnte. Der Unterschied ist aber gering. Dieselbe Schale ist auch Textabb. 32 III von der dorsalen Seite abgebildet, um auf Grund der Zuwachslamellen die Änderungen der Gestalt während des Wachsens zu illustrieren.

Dimensionen der Zuwachslamellen (Wachstumsgesetz) von  
*Climacoma anomalus* (Textabb. 32 III).

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k
Breite (B)	13	15	24	30	34	36	38	40	41	41
Länge (L)	7	9	14	19	22	30	33	38	40	42
B — L	6	6	10	11	12	6	5	2	1	—1
	B und L wachsen gleich schnell		B wächst schneller als L			L wächst schneller als B				
	neanisch		ephebisch			gerontisch				

Die vorstehende Tabelle zeigt, dass man bei *Clinambon-anomalous* drei Perioden des Wachstums unterscheiden kann. Anfangs bleibt die Differenz zwischen Breite und Länge auf gleicher Höhe, dann steigt diese Differenz zugunsten der Breite; schliesslich, im hohen Alter, wächst die Schale nur noch in die Länge. Ungefähr dasselbe Bild erhält man, falls die Differenzen durch  $B:L$  ersetzt werden. Die Grenzen der Altersstadien sind dabei in der Tabelle etwas nach rechts verschoben worden, weil die Ausbildung des Inneren sich gegenüber dem Habitus gewöhnlich etwas verspätet. Ausserdem schwanken diese Grenzen je nach dem Individuum ziemlich stark.

Der Umriss junger und ephebischer Schalen ist trapezoidal, indem die grösste Breite an der Schlosslinie liegt. Ältere Schalen aber werden fast quadratisch (Textabb. 32 II). Es gibt auch gerontische Schalen, bei welchen die Schlosslinie noch immer breit genug ist und welche den trapezförmigen Umriss beibehalten haben.

Die Wölbung der dorsalen Schale ist noch im ephebischen Alter relativ gering. Die Ausbildung der gerontischen Lamellen verursacht eine bedeutende Zunahme der Wölbung im vorderen dorsalen Schalenteil (Textabb. 32 II).

Der Schalenrand ist vorne dorsalwärts eingebuchtet (Taf. XIV, Fig. 8a; Taf. XXII, Fig. 1e), und diese Einbuchtung wächst mit dem Alter ziemlich stark. Dadurch werden auch ein flacher, breiter dorsaler Sattel und ein Sinus auf der ventralen Schale ausgebildet. Aber in der Mittellinie der Brachialschale ist stets eine mehr oder weniger deutliche, schmale mediane Depression vorhanden (Taf. XVII, 1e). Den dorsalen Sattel könnte man auch als „Pseudojugum“ bezeichnen, da er durch eine Einbuchtung des Schalenrandes, nicht aber durch eine richtige Aufwölbung der Schalenfläche entsteht.

Die Area ist relativ grob vertikal gestreift, ganz wie es bei der älteren Unterart *praecedens* Taf. XV, Fig. 2a dargestellt ist. Diese Streifung ist fast bei allen Klitambonitiden vorhanden, bleibt aber dabei immer sehr fein.

Die Schalenöffnung ist durch die  $\mathcal{A}$ -Platte und das Chilidium ganz geschlossen. Die Artikulation wird durch die übergreifende Lage des Pseudodeltidiums über dem Chilidium (Textabb. 32 I) ermöglicht.

Das Foramen vernarbt schon in der frühesten Jugend (Taf. XXXIX, Fig. 2).

Den Innenbau erläutern Taf. XVII, Fig. 1 a, 1 d, Taf. XVI, Fig. 1—3, Taf. XXXVIII, Fig. 4, Taf. I, Fig. 4, 4 und Textabb. 10.

Das Spondylium ist ein echtes Spond. simplex, durch ein bis zum Nabel reichendes Septum unterstützt (Taf. I, Fig. 3). Das Septum besteht hier aus verknüllten Lamellen, die eine Entzifferung der Morphogenese des Spondyliums nicht gestatten. Dass das Septum aber durch Verschmelzung der lateralen Zahnstützen entstanden ist, geht daraus hervor, dass man die Schale *Pentamerus*-artig durch das Septum und Spondylium hindurch zerspalten kann (Taf. XXXVIII, Fig. 4). Allerdings fehlt hier die pentameroide interseptale Lamelle, so dass das Septum nicht doppelt, sondern einfach erscheint. Charakteristisch ist am Spondylium die seitliche Einschnürung (Taf. XVII, Fig. 1 a—1 c), welche im Alter besonders kräftig wird (Taf. XVI, Fig. 3). Durch diese Einschnürung zerfällt das Spondylium in eine vordere und eine hintere Kammer. Die vordere Kammer ist innerlich grob längsgestreift (Taf. XVI, Fig. 3 und Taf. XVII, Fig. 1 b), der Rand der hinteren Kammer besitzt seitlich je einen ohrenartigen Lappen (Taf. XVII, Fig. 1 b). Die Innenseite der *A*-Platte trägt das Längsseptum (Taf. XVII, Fig. 1 a—1 c) und die innere foraminale Narbe (Taf. XVII, Fig. 1 a). Das ventrale Gefässnetz gleicht dem von *Clitambonites* s. str. Die Wülste der *vascula media* schmiegen sich dicht an das mediane Septum (Taf. XVII, Fig. 1 c), ganz wie es bei *Clitambonites squamatus* (Taf. XX, Fig. 2) der Fall ist. Die *vascula myaria* entspringen an einem Knoten seitlich vom Spondylium (Taf. XVII, Fig. 1 a), also ganz wie bei den übrigen Klitambonitiden (vgl. *Vellamo aenigma*, Taf. XIX, Fig. 8 c; *Iru concava*, Taf. IV, Fig. 3). Die Spaltung der Hauptgefäße in das randliche Netz erfolgt entlang einer randlich gelegener Schwelle.

Der dorsale Anker ist eigenartig gestaltet (Taf. XVII, Fig. 1 d; Taf. XVI, Fig. 1). Die Crura sind kurz und liegen auf den Wülsten der *vascula cruralia* (Textabb. 10). Die Öffnernarben sind durch das schräge Chilidium verdeckt. Der Schlossfortsatz ist dünn und sehr hoch. Die Zahngruben sind flach. Rechts und links vom Chilidium, seinen Kanten entlang, verlaufen die Positionsstreifen der Zahngruben. Die hinteren Schliess-

muskelnarben sind kurz, die vorderen etwas länger. Diese letzteren sind vorne eigenartig eingebuchtet. Das Mittelseptum ist hoch und schmal. Das Gefässnetz (Textabb. 10) entspricht dem üblichen *Clitambonites*-Schema, nur verzweigen sich die Hauptgefässe stärker als bei *Clitambonites* und auch das Netz der *vascula cruralia* ist hier grösser. Ausserdem verläuft zwischen den hinteren Muskelnarben und dem Anker, gewöhnlich durch die stark hervorragenden Wülste der *vascula cruralia* verdeckt, nach links und rechts noch ein Paar Wülste, die sich als die äusseren Zweige der *v. myaria* weiter fortsetzen.

Die Mikrostruktur des Schlossfortsatzes ist sehr bemerkenswert (Taf. I, Fig. 4). Es ist dies ein in die Schalensubstanz eingetauchtes Septum, welches von hinten nach vorne hin transgrediert. Es besteht dabei aus von rechts und links übereinander

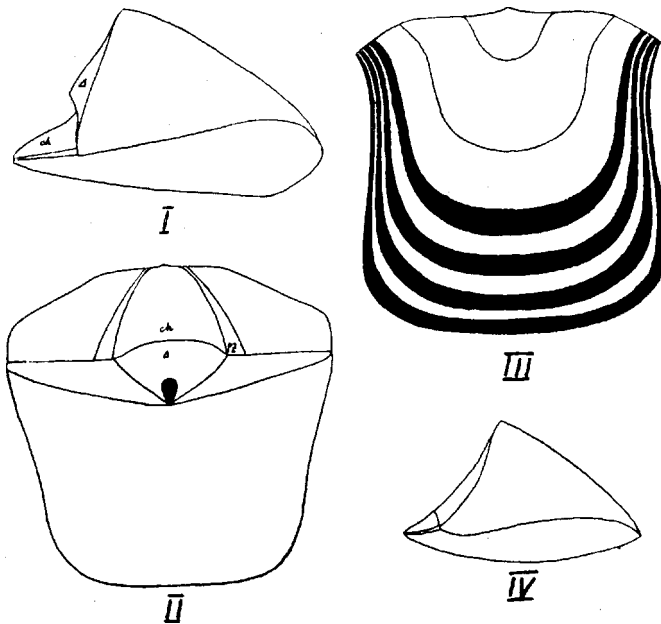


Abb. 32. Schemata zu *Clinambon*. I und II. Ein gerontisches Exemplar von *C. anomalus* aus dem Keila-Kalkstein der Stadt Rakvere. Die Area der Brachialschale ist ungewöhnlich gross. — III. Die Zuwachslamellen eines gerontischen Exemplars von *Clinambon anomalus*, die Zunahme der relativen Schalenlänge illustrierend. D<sub>2</sub> von Rakvere. Vgl. die Tabelle auf S. 120, unten. — IV. Seitenprofil von *Clinambon anomalus praecedens*, Taf. XV, Fig. 2. — Alles in nat. Grösse. *a* — Deltoidalplatte; *ch* — Chilidium; *pz* — Positionsspur der Zahngruben.

alternierend gelagerten Lamellen, so dass in seiner Mitte eine eigenartige Naht zustandekommt. Allerdings sind auch bei einigen anderen Klitamboniten und sogar bei Plektambonitiden ähnliche Verhältnisse zu beobachten.

Neben dem Hauptzapfen des Ankers bestehen auch die schwächer entwickelten Nebenzapfen, welche aber nur an jungen Exemplaren (Taf. XVI, Fig. 2), wo das Chilidium noch klein ist, zu sehen sind.

Die ältere Varietät aus den Schichten der Jöhvi-Stufe ( $D_1$ ) bezeichnen wir als *Clinambon anomalus praecedens* (Taf. XV, Fig. 1 a — 1 c, 2 a — 2 d; Textabb. 32 IV). Holotyp ist das ganze Exemplar Taf. XV, Fig. 2 a — 2 d aus den  $D_1$ -Schichten von Peetri. Äusserlich unterscheidet sich diese Varietät von der Grundform durch die deutlich konkav gebogene Area und die stärkere Imbrikation der Aussenfläche. Innerlich (Taf. XV, Fig. 1 b — 1 c) sind die Crura kürzer und die als Stützen der Crura dienenden Wülste der *vascula cruralia* sind schwächer als bei der Grundform.

Die zweite Varietät, *Clinambon anomalus postumus* (Taf. XV, Fig. 3 a — 3 c — Holotyp, und Taf. XVI, Fig. 1) kommt in den untersten Schichten der Vasalemma-Stufe vor und ist dort sehr selten. Die Pedikelarea ist hier sogar etwas konvex und der dorsale Sinus erscheint stärker ausgeprägt als bei der Grundform (Taf. XV, Fig. 3 c). Innerlich ist die Brachialschale ganz typisch ausgebildet, nur ist das Relief sanfter.

### *Clinambon inflatus* n. sp.

Taf. XVII, Fig. 2 a — 2 c; Taf. XVI, Fig. 3.

Holotyp ist das ganze Exemplar Taf. XVII, Fig. 2 a — 2 c aus der Jöhvi-Stufe ( $D_1$ ) vom Flusse Pääsküla bei Tallinn. Die Schale ist 29 mm breit, 30 mm lang und 22 mm dick. Von *anomalus* unterscheidet sich diese Art durch ihre relativ aufrechte Area und ihre sehr stark gewölbte Brachialschale (Taf. XVII, Fig. 2 c). Innerlich hat sie ein breites Spondylium (Taf. XVII, Fig. 2 b) — breiter als bei *anomalus*, und sehr kleine, kaum bemerkbare Kruralplatten. Taf. XVI, Fig. 3 ist ein zweites Exemplar — eine Pedikelschale — von innen abgebildet, um die grosse foraminale Narbe zu zeigen. Ein Deltidialseptum fehlt bei dieser Art.

Die Art ist selten und kommt vor in der Jöhvi- ( $D_1$ -) Stufe bei Aluvere und in der Keila- ( $D_3$ -) Stufe bei Saue und Pääsküla.

### Gen. *Ilmarinia* n. gen.

(Ilmarinen — ein Name aus der finnischen Mythologie.)

Genotyp: *Orthisina sinuata* Pahlen, aus den oberen Schichten der Lyckholm- (F<sub>1</sub>-) Stufe. Typische Schichten sind die des oberen Lyckholms, typische Lokalität — Kūti (bei Pahlen: Kurküll).

Von anderen Klitambonitiden unterscheidet sich *Ilmarinia* n. gen. durch ihren tiefen ventralen Sinus, dem ein dorsaler Sattel entspricht. Bei allen anderen Klitambonitiden sind die Verhältnisse umgekehrt, indem bei ihnen die dorsale Schale (falls vorhanden) einen Sinus aufweist. Eine gewisse Ähnlichkeit ist mit *Clinambon* vorhanden (das „Pseudojugum“), doch hat die letztere Gattung ein eingeschnürtes Spondylium, ein vernarbtes Foramen und eine sehr grosse dorsale Area, während bei *Ilmarinia* das Spondylium nicht eingeschnürt ist, das Foramen gross und offen bleibt und die dorsale Area nur als ein enger Streifen ausgebildet erscheint. Diese drei letztgenannten Merkmale führen zu *Vellamo*, bei welcher Gattung aber der dorsale Sattel fehlt. Ausserdem ist bei *Ilmarinia* das dorsale Muskelnarbenfeld z. T. *Clitambonites*-artig ausgeprägt.

Auch *Ilmarinia* kann als eine Abzweigung von *Apomatella* betrachtet werden.

Bei uns erscheint die Gattung in der Vasallemma-Stufe (D<sub>3</sub>) mit *Ilmarinia dimorpha* n. sp., es folgt *I. sinuata* (Pahlen) in F<sub>1</sub> und schliesslich *I. ponderosa* n. sp. in der schon ins Llandovery zu rechnenden Porkuni-Stufe (F<sub>2</sub>). Es sind dies nur Fragmente einer einheitlichen Reihe, da der zwischen D<sub>3</sub> und F<sub>1</sub> gelegene Rakvere-Kalk kein einziges hierzu zu rechnendes Stück geliefert hat.

#### *Ilmarinia sinuata* (Pahlen).

Taf. XIX, Fig. 1 a — 4; Textabb. 26.

*Orthisina sinuata* Pahlen (21), S. 44.

Holotyp (Lektotyp) ist die Schale Fig. 1 a — 1 d bei Pahlen (21), S. 44, welcher unser Exemplar Taf. XIX, Fig. 1 a — 1 d entspricht.

Es ist dies eine grosse Art, — bis 30 mm lang, bis 40 mm breit und bis 13 mm dick. Die Pedikelarea ist aufrecht und ganz flach, das Foramen (Taf. XIX, Fig. 1 b) dreieckig, gross und offen, das Chilidium — *Vellamo*-artig breit. Der Umriss ist fast vier-eckig und mehr breit als lang. Die Ecken sind etwas zugespitzt.

Die Skulptur besteht aus runden, dichtgestellten Längsrippen, deren man am Rande 6, am Nabel aber bis 11 auf 5 mm zählt. Die Nabelregion der Brachialschale ist ganz flach, das Jugum (Sinus-Sattel) kräftig ausgebildet. Im Inneren der Pedikelschale hat man ein kurzes, breites und tiefes Spondylium, welches durch ein hohes, kurzes Septum gestützt wird. Den Schalenrand entlang verläuft die abgerundete Schwelle (Taf. XIX, Fig. 2).

In der Brachialschale (Taf. XIX, Fig. 3) fehlen die Kruralplatten ganz und die Haftstellen der Armspiralen sind neben den Zahngruben kaum zu unterscheiden. Die Zahngruben sind ziemlich kräftig und von einem feinen, erhabenen Wall umgeben. Die hinteren Schliessernarben sind kurz, die vorderen bedeutend länger und grösser und das ganze Muskelnarbenfeld ist von knotigen Gefässwülsten umgeben. Das Gefässnetz ist kräftig ausgeprägt, besonders die *vascula cruralia*. Auch die Schwelle ist gut entwickelt, besonders dick ist sie aber in der Einbuchtung des Sattels. Die zweite Brachialschale (Taf. XIX, Fig. 4) gehört einem jüngeren Exemplare an. Hier sind die Kruralplatten schon etwas deutlicher, die Schwelle ist seicht und die Gefässwülste nicht so knotig wie bei dem älteren Exemplar. Kräftige Positionsspuren der *vascula myaria* durchziehen die Muskelnarben.

***Ilmarinia ponderosa* n. sp.**

Taf. XIX, Fig. 5, 6; Textabb. 26.

Holotyp ist die Brachialschale Taf. XIX, Fig. 5 aus der Llandovery'schen Porkuni-Stufe ( $F_2$ ) von Porkuni. Es ist dies die einzige Schicht und die einzige Lokalität der Art.

Von der *sinuata* unterscheidet sich die *ponderosa* durch grössere Schalendicke, gröbere Skulptur (bis 4 Längsstreifen auf 5 mm), starke gleichmässige Wölbung der Brachialschale (bei *sinuata* ist diese flach) und etwas kräftigere Kruralplatten. Der Holotyp gehört einem grossen gerontischen Exemplare an. Die Gefässwülste sind unbestimmt verschwommen, aber recht dick, die Muskelnarben erscheinen vertieft und der übertrieben dicke Schlossfortsatz hat die Ankernarben fast ganz ausgefüllt. Die Schale ist 30 mm lang, 35 mm am Schlossrande und 39 mm in der Mitte breit und die Wölbung beträgt 16 mm.

Hierher soll auch die einem jüngeren Exemplare zugehörige Pedikelschale Taf. XIX, Fig. 6 gerechnet werden. Sie ist 25 mm

lang, am Schlossrande 28 mm und in der Mitte 34 mm breit. Die Area ist 15 mm hoch, flach und etwas gedreht. Der Sinus ist schwach ausgeprägt. Das Spondylium ist kurz, tief und breit.

***Imarinia dimorpha* n. sp.**

Taf. XVIII, XL; Textabb. 26.

(*Dimorpha* — wegen der stark ausgeprägten Dimorphie der Gefässwülste.)

Holotyp ist die Taf. XL und Textabb. 26 dargestellte ganze Schale aus den Oando-Schichten der Vasalemma-Stufe ( $D_3$ ) von Oando. Sie unterscheidet sich von *sinuata* und *ponderosa* durch die feinere Skulptur (10—11 Längsrippen auf 5 mm des Schalenrandes), den rundlichen Umriss und die mehr procline (nach vorne geneigte) Pedikelarea. Ausserdem ist bei der *dimorpha* das Jugum schwächer als bei den beiden erstgenannten Arten. Die Brachialschale ist dabei relativ stark gewölbt, was einen grossen Unterschied gegenüber der *sinuata* ausmacht, und die *dimorpha* gleichzeitig der Llandovery'schen *ponderosa* nähert. Der Holotyp der *dimorpha* ist 29 mm lang, 25 mm am Schlossrande und 33 mm in der Mitte breit, 19 mm dick und hat eine 13 mm hohe Pedikelarea. Es ist dies ein erwachsenes Exemplar.

Ausserlich bestehen Schwankungen in der Neigung der Pedikelarea. Taf. XVIII, Fig. 3 ist ein Exemplar mit sehr stark geneigter, Fig. 4 aber eine Schale mit fast aufrechter Area abgebildet. Bei der letzteren gleichwie beim Holotyp ist die Area etwas gedreht und daher asymmetrisch. In der Skulptur ist oft eine schwache Imbrikation bemerkbar (Taf. XL, Fig. 2). Das dorsale Muskelnarbenfeld (Taf. XVIII, Fig. 2) ist von rundlicher Gestalt, wobei das vordere Narbenpaar fast die doppelte Länge des hinteren Paares erreichen kann. Das Mittelseptum ist kurz und schwach. Die Crura sind, ähnlich wie bei der *sinuata*, kaum angedeutet. In der ventralen Schale (Taf. XVIII, Fig. 1, 4) ist das Spondylium relativ kurz und sehr hoch gestellt, wobei seine Ränder sich etwas nach innen biegen und eine Einschnürung vortäuschen. Das Foramen ist sehr gross und offen.

Das Gefässnetz ist *Klitambonites*-artig ausgebildet. Die Dimorphie der Gefässabdrücke erreicht hier ihr Maximum, indem bei einigen Exemplaren (Taf. XVIII, Fig. 1) die vaskularen Abdrücke als hohe Wülste, bei anderen aber (Taf. XVIII, Fig. 4) als durch erhabene, schmale intervaskuläre Leisten und Streifen voneinander getrennte, flache Kanäle erscheinen (Taf. XVIII,

Fig. 4). Allerdings sind auch Übergänge zwischen den beiden Typen, ähnlich wie beim *Clitambonites squamatus* u. a., vorhanden.

*Ilmarinia dimorpha* ist ein sicheres Leitfossil der Oandofazies und der Hauptfazies der Vasalemma-Stufe. Häufig wird diese Art gefunden bei Uksnurme, Saku, Jõgisoo, im Untergrunde von Rakvere und am Flusse Oando.

### Gen. *Apomatella* Schuchert & Cooper.

#### *Apomatella ingrica* (Pahlen).

Taf. III, Fig. 6, 7.

*Orthisina ingrica* Pahlen (21), S. 48, Taf. II, Fig. 18—21. *Apomatella ingrica* (Pahlen) Schuchert & Cooper (2) und (15).

Die hier abgebildeten Schalen stammen aus dem Megalaspiskalk von Rannamõisa, Estland, aus der Zone BII $\beta$  und sind die ersten Exemplare dieser Art, deren Anstehendes sicher festgestellt worden ist. Es ist dies somit die älteste bekannte Klitambonitidenart. Sie ist bedeutend älter als *Clitambonites adscendens*. Schuchert & Cooper leiten die *Apomatella* von *Vellamo* ab, doch ist *Vellamo* viel jünger und kann daher als Ursprung der *Apomatella* gar nicht in Betracht kommen.

*Apomatella* besitzt die einfachste Organisation unter den Klitamboniten. Die  $\Delta$ -Platte fehlt ganz oder wird durch schmale deltidiale Platten kaum angedeutet, das Chilidium ebenfalls; das Spondylium ist kurz und sehr niedrig; die Pedikelarea ist mehr oder weniger proklin; Muskelnarben und Gefässabdrücke fehlen; die Kruralplatten sind relativ gross, das dorsale Septum kaum angedeutet. Die Skulptur besteht aus abgerundeten, steilen, querverieften Längsrippen, unter denen man stärkere Haupt- und schwächere, aber zahlreiche Nebenrippen unterscheiden kann. Die Brachialschale ist ziemlich gewölbt und trägt einen Sinus.

*Apomatella ingrica* ist zweifellos eine selbständige Gattung und erwachsene Art, jedoch von äusserst infantilem Gepräge. Falls man die Wölbung der Brachialschale unberücksichtigt lässt, könnte man die *Apomatella* für einen jugendlichen *Clitambonites adscendens*, *squamatus*, *schmidti* oder für eine vorneanische *Vellamo* halten. Auch bei diesen fehlen in der frühen Jugend das Chilidium und die  $\Delta$ -Platte, ist die Pedikelarea dann immer proklin und besteht die Skulptur aus einfachen, runden, querverieften

Rippen. Auf diesen Umstand ist schon früher hingewiesen worden [A. Öpik (1), S. 202]. Man kann sagen, dass ein jeder *Clitambonites* (s. lato) in seiner frühesten Jugend ein *Apomatella*-artiges Entwicklungsstadium durchzumachen hat und dass dieses Stadium eine Rekapitulation der Hauptmerkmale seiner Ahnen darstellt. Aus diesem Grunde betrachten wir die *Apomatella*



Abb. 33. *Clitambonites schmidti*, eine neanische Pedikelschale aus der Kukruse-Stufe,  $\times 6$  der nat. Grösse. Das Mittelseptum ist hier noch zu unterscheiden. Es besteht eine auffallende Ähnlichkeit mit erwachsenen Schalen der *Apomatella ingrlica*, Taf. III, Fig. 6.

*ingrlica* als die dem Ursprung aller Klitamboniten am nächsten stehende Art, was durch ihr hohes Alter auf das beste gerechtfertigt wird.

### Fam. **Estlandiidae nov.**

#### Subfam. **Gonambonitinae Schuchert & Cooper (2).**

##### Gen. **Gonambonites Pander.**

Pander (22); Schuchert & Levene (14); A. Öpik (1); Schuchert & Cooper (2), (15).

Als Genotyp dieser Gattung gilt *Gonambonites lata* Pander (22), Taf. XXV, Fig. 1a–1c, wie es aus dem „Fossilium Catalogus“ (14), S. 63 hervorgeht. Unabhängig davon wurde für diese Gattung von A. Öpik (1) zum Genotyp die am besten bekannte und am häufigsten vorkommende Art, *G. planus*, vorgeschlagen; doch da der „Fossilium Catalogus“ am 10. 8. 1929, „Brachiopoda Protremata etc.“ aber erst am 1. 2. 1930 erschienen ist, muss *G. lata* und nicht der *planus* als Genotyp angesehen werden.

Leider ist aber die Natur der *Gonambonites lata* ganz unbekannt, denn alle unsere Kenntnisse über diesen „*Gonambonites*“

beruhen auf den Abbildungen Pander's und seiner leider allzu lakonischen und wenig sagenden Beschreibung. Auch Schuchert & Cooper hatten kein einziges Exemplar des *G. latus* in den Händen und alles, was sie über die Gattung *Gonambonites* mitteilen, beruht nicht auf dem Pander'schen *latus* oder *lata*, sondern, wie bei A. Öpik (1), auf *G. planus*.

Die Wahl der „*Gonambonites lata*“ von seiten Schuchert's (14) war rein mechanisch, da die „*lata*“ bei Pander (22), S. 77 an erster Stelle beschrieben wird. Wir lesen aber bei Pander, in der Diagnose des *Gonambonites*, dass diese Gattung „sich von den vorigen dadurch unterscheidet, dass ihre Rückenfläche (nach der modernen Terminologie Area, resp. Interarea) sich nach hinten, über die eigentliche Schlosslinie hinaus, zurückbiegt, die übrigen Bedingungen bleiben fast dieselben etc.“

Die Beschreibung der Art *lata* enthält aber einen Widerspruch mit der zitierten Gattungsdiagnose. Ebenda (Pander, S. 77) steht: „*Gon. lata*, Tab. XXV, Fig. 1. Sehr breit und kurz. Schlossfläche ragt wenig nach hinten hervor, und der Hacken (gleichbedeutend mit Spitze oder Apex der Ventralschale, Anmerk. A. Ö.) steht noch nicht ausserhalb der Schlossfläche der unteren Schale.“

Das ganze System der Brachiopoden bei Pander beruht in erster Linie auf der verschiedenen Neigung der Area zum Schalenrande, wobei auch in der ganzen Terminologie Pander's seine Ansichten sich widerspiegeln [„Die Namen dieser Gruppen sind nach der Richtung des Schlosses und dessen Beschaffenheit gemacht worden.“ Pander (22), S. 70]. Die Klitamboniten wurden von Pander in seinem Text gerade nach diesem Prinzip geordnet, so dass zuerst die Proniten (Area nach vorne geneigt, „proklin“), dann die „Hemiproniten“ und schliesslich die „Gonamboniten“ kommen, bei welchen die ventrale Area schon rückwärts, über die Brachialarea hinaus, gebogen erscheint. Alle Arten dieser Gruppen sind von Pander in eine kontinuierliche Reihe geordnet worden, wobei die letzte Art einer Gruppe und die erste der nächsten als Übergänge zwischen den beiden gedacht waren. Also gerade deshalb wurde „*Gonambonites lata*“ von Pander an erster Stelle angeführt, weil sie noch kein ganz echter *Gonambonites* war (... „der Hacken steht noch nicht ausserhalb der Schlossfläche der unteren

Schale“). Die „echten“ Gonamboniten wurden in die Mitte gestellt, weil erst bei ihnen die Hauptbedingung der Diagnose der Gattung („... ihre Rückenfläche sich nach hinten, über die eigentliche Schlosslinie hinaus, zurückbiegt...“) erfüllt war.

Unter allen diesen Umständen ist es sehr bedauerlich, dass die Wahl des *G. lata* zum Genotypus des *Gonambonites* auf Grund der „Seiten-“ und „Zeilenpriorität“ erfolgt ist, und ebenso bedauerlich ist es, dass diese, dem Inhalt nach jetzt eigentlich unbekannt Gattung an die Spitze der Gonambonitinae Schuchert & Cooper 1931 geraten ist. Demnach ist es ganz unsicher, ob die bei Schuchert und Cooper (2), S. 118 gegebene Definition dieser Unterfamilie, welche als einzige Gattung den *Gonambonites* enthält, den Tatsachen entspricht oder nicht.

Bezüglich des *Gonambonites latus* (resp. *lata*) Pander kann auf Grund der Abbildungen bei Pander (22), Taf. XXV, Fig. 1a—1c noch folgendes festgestellt werden: die Skulptur besteht (falls die Zeichnung richtig ist) aus Längsrippen von zweierlei Stärke, indem jede 4. bis 5. Rippe etwas stärker ist als die anderen und als Hauptrippe bezeichnet werden kann. Die Area ist fast aufrecht, die  $\Delta$ -Öffnung durch ein Pseudodeltidium geschlossen. Beide Schalen sind gleich gewölbt, und die Brachialschale trägt einen flachen Sinus. Nach der Skulptur zu urteilen, könnte es ein Glied der *inflexa*-Reihe sein, doch es widerspricht einer solchen Auffassung die aufrechte Area und das allzu kräftige Pseudodeltidium. *Rauna* kommt ebenfalls in Frage, aber es besteht hier auch die Möglichkeit, dass *latus* ein *Clitambonites* oder *Hemipronites* (kräftige  $\Delta$ -Platte) gewesen ist.

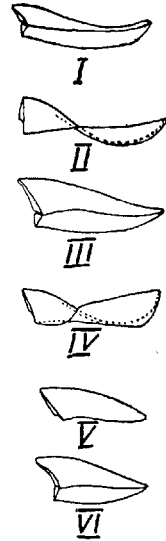


Abb. 34. Längsprofile verschiedener *Estlandiidae*, alle in nat. Grösse. I — *Rauna jänischewskii*, aus A. Öpik (8), Taf. IV, Fig. 29, 30; II — *Rauna venusta*, Ventralschale, Taf. XXVII, Fig. 1; III — *Antigonambonites planus* (Pander); IV — *Antigonambonites costatus*, Ventralschale, Taf. XXXII, Fig. 1a; V — *Antigonambonites mäeküläensis*, Ventralschale, Taf. XXXIV, Fig. 4; VI — *Antigonambonites soror*, Taf. XXXIII, Fig. 2.

Weil die Natur des *Gonambonites latus* also noch ganz unbekannt ist, müssen dieser Name und die von ihm abgeleiteten Namen (*Gonambonitinae*) als *nomina nuda* betrachtet werden. Es wird nur die „*lata*“ in diese Gattung und Unterfamilie gestellt. Für die anderen „Gonamboniten“ stellen wir neue Gattungen und die neue Unterfamilie der *Estlandiinae* auf. Vielleicht wird dereinst eine Revision des Pander'schen Materials einen dieser neuen Namen zum Synonym des *Gonambonites* machen.

### Subfam. **Estlandiinae** nov.

#### ***Estlandia marginata* (Pahlen).**

Taf. II, Fig. 1 a, 1 b, 2, 3; Taf. III, Fig. 5; Taf. XXI; Taf. XXII;  
Textabb. 14 und 48.

*Orthisina marginata* Pahlen (21), S. 33, Taf. III, Fig. 11—15; Taf. IV, Fig. 1—3; *Gonambonites marginatus* (Pahlen) A. Öpik (1), S. 222, Taf. XIX, Fig. 229—336, 248; Taf. XX, Fig. 236—239; *Estlandia marginata* (Pahlen) Schuchert & Cooper (2), S. 115, Taf. VIII, Fig. 6, 8, 9; Taf. A, Fig. 7, 9.

Die Art ist schon von Pahlen in den Hauptzügen charakterisiert worden, und A. Öpik gibt eine eingehende Beschreibung der Grundform und ihrer Unterarten. Das schöne, bis auf alle Einzelheiten erhaltene und individuenreiche Material aus der Kukruse-Stufe ( $C_2-C_3$ ) ermöglicht noch ein weiteres Eindringen in die Organisation dieser Brachiopodenart.

Nach Schuchert & Cooper soll die Schalensubstanz der *marginata* faserig und unpunktirt, glatt sein („Text fibrous, impunctate“).

A. Öpik (8), S. 54—55 zeigt aber, dass die Innenfläche der *marginata* strophomenidenartig gewarzt ist und dass, bei Abnutzung der Schale, durch diese Warzen eine Scheinpunktierung erzeugt wird, wie sie z. B. fast bei jedem Exemplar der *Lepetaena rhomboidalis* und der anderen Strophomeniden vorhanden ist. In den Dünnschliffen Taf. II, Fig. 1 a, 1 b, 2, 3 ist ausserdem zu sehen, dass diese Warzen als dunkle Körner mit hellem, axialem Kern die ganze Schale senkrecht durchsetzen und in dieser Hinsicht (besonders Taf. II, Fig. 2 und 3) dieselbe Struktur wie die Strophomenacea, den Untersuchungen von Carpenter [in Davidson (3), Taf. V, Fig. 14, 15] und Kozłowski (4), S. 89, Textabb. 24 entsprechend, besitzen. Dieselbe Struktur ist auch den Plektambonitiden eigen, wie es aus A. Öpik (5), Taf. IX, Fig. 3 hervorgeht. Endlich ist hier,

Taf. II, Fig. 4, ein Dünnschliff durch die Schale der *Ingria pakriana* wiedergegeben, welche dieselben hellachsigen Warzen besitzt [vgl. hierzu A. Öpik (8)]. Somit ist die Schalenstruktur der *Estlandia marginata* unzweideutig strophomenoid und von der glatten (orthoiden) oder punktierten (dalmanelloiden) Struktur von Grund aus verschieden.

Die inneren Schalenteile der *marginata* zeigen ruhige, ungestörte Zuwachslamellen und Warzen (Taf. II, Fig. 2, 3). Am Rande der Schale aber, wo die Schwelle verläuft, sind die Lamellen gestört, die Warzen stehen zueinander nicht mehr parallel und im Längsschliff entsteht ein Zickzackmuster (Taf. II, Fig. 1a), wobei die nach oben (auf dem Bilde) gerichteten Spitzen der Warzen von hellen, feinen Achsen durchzogen sind. Im horizontalen Schliff sind die Warzen (Taf. II, Fig. 1b) als dunkle Punkte (resp. Flecke) mit hellem Zentrum sichtbar.

Das Spondylium von *Estlandia marginata* ist ein Spondylium triplex (Textabb. 3), wie es schon oben, im Kapitel über das Spondylium und beim Vergleich der *marginata* mit dem „*Gonambonites planus*“, geschildert worden ist.

Der dorsale Anker der *marginata* (Taf. XXII und Textabb. 48) bedarf einer speziellen Besprechung. Der Schlossfortsatz reicht bis zum Chilidium und diente nicht als Muskelträger, sondern nur als ein Septum zwischen den beiden Hälften der Öffnernarbenfläche. Diese Narben bestehen aus zwei Paar dreieckiger Insertionen, wobei sie voneinander durch je eine Längsleiste getrennt erscheinen. Diese Leisten, welche Taf. XXII, Fig. 2 besonders kräftig sind und in der Richtung des Nabels konvergieren, sind eigentlich die „Nebenzapfen des Schlossfortsatzes“. Schon in früher Jugend (Taf. XXII, Fig. 1) entwickeln sich auf der Innenseite des Chilidiums mit den Nebenzapfen gleichsinnig verlaufende Leisten oder Protuberanzen (Textabb. 48), welche bei älteren Exemplaren (Taf. XXII, Fig. 2) sich den Nebenzapfen nähern. Bei gerontischen Exemplaren (Taf. XXII, Fig. 3) findet eine Verschmelzung dieser Protuberanzen mit den Nebenzapfen des Schlossfortsatzes (a) statt, wobei die äusseren Öffnerinsertionen von den inneren ganz abgetrennt werden und als je eine besondere, tiefe Grube erscheinen. Diese Verhältnisse sind am besten Taf. XXII, Fig. 3 auf der rechten Seite des Bildes sichtbar. Ähnliche Verhältnisse sind auch dem „*Gonam-*

*bonites*“ *planus* eigen, wovon man sich Taf. XXXI, Fig. 2 überzeugen kann.

Ferner fallen am Anker der *Estlandia marginata* die Insertionen der Armspiralen (Taf. XXII, Fig. 1 und Textabb. 48) auf, welche mit den Ecken des Chilidiums durch eine Positionsspur verbunden sind. Diese Tafel XXII möge auch als Illustration zu A. Öpik (8), 57—67 dienen, wo ebenfalls der Aufbau des Ankers und die Funktion des Schlossfortsatzes als Septum diskutiert wird.

Die Gestalt der Muskelnarben ist schon von Pahlen (21) und A. Öpik (1) dargestellt worden. Schematisch finden wir sie Textabb. 14 wieder.

Die eigenartige Skulptur der *Estlandia marginata* illustriert Taf. XXI, Fig. 4. Die Rippen vermehren sich durch Einschaltung, die Zwischenräume sind querverieft und die Zuwachslamellen auf den Kämme sind gelockert und unterhöhlt, wodurch sie tubulös aussehen.

Das Gefäßnetz Textabb. 14 ist auf Grund der *Estlandia marginata aspera* (Taf. XXI, Fig. 1, 2) restauriert worden, wobei noch mehrere, hier nicht abgebildete Schalen der Grundform ebenfalls benutzt worden sind.

Eigentümlich ist das dorsale System entwickelt. Die *vascula cruralia* sind besonders mächtig, dienen als Unterlage der *Crura* und verzweigen sich fingerartig am Rande. Die ihnen entsprechenden randlichen Eindrücke sind nicht erhalten, was überhaupt als ein besonderes Merkmal der *Estlandiidae* (und *Kullervoidae*) angesehen werden muss. Anstatt der zwei Paar der *vascula myaria* des *Clitambonites* sind hier vier Paar vorhanden, wobei sie durch die von den Muskelnarben auslaufenden, zugespitzten intervaskularen Septen (auch Taf. XXI, Fig. 2 gut sichtbar) voneinander getrennt werden. Die *vascula media* entsprechen mehr oder weniger dem Schema des *Clitambonites* (Textabb. 8). In der Pedikelschale (Textabb. 14) werden die *vascula myaria* ebenfalls durch intervaskuläre Leisten begrenzt (Taf. XXI, Fig. 1); die *vascula dentalia* entsprechen in ihrer Gestalt ganz den dorsalen, fingerartig verzweigten *vascula cruralia*. Taf. XXI, Fig. 3 ist besonders deutlich zu sehen, wie die Abdrücke der *vascula dentalia*, seitlich unter dem Spondylium, etwa an den lateralen Hauptknoten entspringend, sich den Schlosszähnen zuwenden und weiter zum Schalenrande hin

verlaufen. Die terminalen Knoten, bei denen die Hauptgefäße sich in das randliche System spalten, sind bei *Estlandia* nicht zu beobachten, weil sie durch die unterhöhlte und vielfach gefaltete diaphragmaartige Schwelle verdeckt und durch vertiefte pylae vasculorum ersetzt sind.

Endlich, Taf. III, Fig. 5, ist ein Querschnitt durch die notothyriale Plattform der *Estlandia marginata* wiedergegeben. Die Zuwachslamellen liegen übereinander und die Crura sind gegen diese Plattform deutlich abgegrenzt. Ihre Mächtigkeit ist durch reichliche Ablagerung der „adventitious shell“ auf den Spuren der vascula cruralia zu erklären, welche daher auch zum Teil als Träger der Crura ausgebildet waren. Die Crura erscheinen allseitig von dieser Schalensubstanz (advent. shell) umgeben, oder gewissermassen als in die letztere s. z. s. eingetaucht.

Der Ansicht Schuchert's und Cooper's (2), S. 107 und 115 zu folgen und *Estlandia marginata* von *Klitambonites* und *Vellamo* abzuleiten ist leider ganz unmöglich. Über die Verwandtschaft der *Estlandia* äussern sie sich in folgender Weise: „*Estlandia* differs from *Gonambonites*, which it resembles and with which it has usually been associated, in having an apical foramen, median septa in both valves, and a complete chilidium. The ornamentation of *Estlandia* and its internal structure, however, suggest relationship with *Vellamo*. *Estlandia* appears, then, to be a convexoconcave stage of *Vellamo*, of rather short geological range and local development“. Unter *Gonambonites* ist hier nur „*Gonambonites*“ *planus* gemeint, — und diese Art hat in der Tat ein (freilich früh vernarbtes) Foramen, hat Septen (allerdings schwache) und vor allem ebenfalls ein Spondylium triplex, wie *Estlandia* (Textabb. 3). Der äusserst nahe Zusammenhang des *planus* und der *Estlandia* liegt ausser Zweifel und der Vergleich dieser beiden Formen ist von uns schon einmal oben ausgeführt worden. Die Unterschiede der *Estlandia* von *Vellamo* aber bestehen in der Struktur der Schalensubstanz, im Aufbau des Spondyliums, der dorsalen Öffner- und Schliessernarben, des Gefässnetzes und auch in der Skulptur, wie man sich aus dem Vergleich von Taf. XXI, Fig. 4 mit Taf. XXX, Fig. 2 überzeugen kann.

*Estlandia marginata* erscheint in den untersten Schichten der Kukruse-Stufe ( $C_{2\alpha}$ ) und setzt sich bis in die oberen Idavere-Kalksteine ( $C_{3\beta}$ ) fort.

***Estlandia pyron* (Eichwald).**

Taf. XLVI, Fig. 1.

Vgl. bei A. Öpik (1), *Gonambonites pyrum* (Eichw.).

Diese, von Eichwald (31) aufgestellte und von Pahlen (21) und A. Öpik (1) genau beschriebene Art zeigt in der dorsalen Schale besonders kräftige intervaskuläre Leisten, von denen ein Paar einmal gefaltet ist und besondere laterale Kammern (vgl. bei *Rauna*, Textabb. 50 und Taf. XXV, Fig. 1) bildet. Die abgebildete dorsale Schale erscheint auf dem Bilde kürzer als sie in der Tat ist, da die Photographie bei hoch gehobenem Vorderrand ausgeführt wurde.

***Estlandia pyron* (Eichwald) subsp. *silicificata* nov.**

Taf. XXIII.

Die Grundform der *Estlandia pyron* (Eichwald (23), S. 157 und (31), Taf. XLII, Fig. 30, S. 854) wurde von Pahlen (21) und später von A. Öpik (1) beschrieben. Unsere *subsp. silicificata* wurde von Pahlen zu der Grundform gerechnet. Von der Grundform unterscheidet sich die neue Unterart durch ihre relativ grössere Breite und durch den Ankerbau, indem die Nebenzapfen des Schlossfortsatzes niemals mit den Protuberanzen des Chilidiums verwachsen. Bei der Grundform findet, ähnlich wie bei der *Estlandia marginata*, eine solche Verwachsung bei älteren Exemplaren immer statt.

Die Varietät *silicificata* kommt in den Jöhvi-Kalksteinen (D<sub>1</sub>), besonders in deren oberen Lagen vor und ist im ganzen Ostbaltikum als sicheres Leitfossil dieser Schichten verbreitet. Wichtigste Fundorte sind Aluvere bei Rakvere und Parizy bei Gatschina in Russland.

Holotyp der Varietät ist die abgebildete ganze, allseitig (durch Ätzung mit HCl) freigelegte Schale aus Aluvere, aus den Schichten mit *Bothriocidaris pahleni*. Dieses, wie alle anderen Exemplare der *Estlandia pyron silicificata*, ist verkieselt, welchem Umstand diese Form auch ihren Namen zu verdanken hat.

Wie bei der Grundform, so auch hier sind die intervaskulären Septen stets vorhanden und kräftig ausgebildet. Die dorsalen Muskelnarben sind gross, laufen in Spitzen, welche sich als intervaskuläre Septen fortsetzen, aus und sind deutlich umrandet. Das hintere Paar ist bedeutend grösser als das vor-

dere, und ihre allgemeine Konfiguration und Gestalt entsprechen denjenigen der *Estlandia marginata*. Die Wülste der *vascula cruralia* sind auch hier, wie bei anderen, stark gewölbten Gliedern der *marginata* und *inflexa*-Reihe, kräftig und unterhöhlt, doch ist hier ihre fingerartige Verzweigung kaum angedeutet. Die Ankerfläche (resp. die notothyriale Plattform) ist sehr breit, der Mittelzapfen des Schlossfortsatzes ist hoch und dünn, die Nebenleisten dagegen niedrig (Taf. XXIII, Fig. 1 a) und laufen alle drei am Nabel der Schale zusammen. Das Mittelseptum ist dünn und hoch. Die Schwelle ist, wie bei *marginata*, als ein gewelltes Diaphragma ausgebildet. Im Inneren der ventralen Schale (Taf. XXIII, Fig. 16) haben wir das übliche, durch ein hohes Septum unterstützte Spondylium triplex mit seinen seitlichen Gefässknoten. Die Seitenstützen des Spondyliums sind dabei kürzer als bei der Grundform. Es trägt dicht verlaufende Zuwachsstreifen (Taf. XXIII, Fig. 1 c) und 4 Paar Längsspuren, welche einerseits den stützenden Septen, andererseits aber wohl den verschiedenen hier vorhandenen Muskelinsertionen entsprechen. Die Schlosszähne sind abgenutzt und die *vascula dentalia* sind relativ schwach entwickelt. Die ventrale Schwelle ist eine typische Stufenschwelle (vgl. Textabb. 6); sie wird in üblicher Weise durch die *pylae vasculorum* durchschnitten, welche sich auf dem steil abfallenden Schwellenrande verzweigen und das auf dem Bilde sichtbare (Taf. XXIII, Fig. 1 b) System der randlichen Gefässkanäle erzeugen. Wie in der dorsalen, so auch in der ventralen Schale sind die Hauptgefäße durch intervaskuläre Leisten markiert, und ihre Zahl und Verteilung entspricht ganz dem Schema der *Estlandia marginata* (Textabb. 14).

Die Skulptur ist bei den stets verkieselten Exemplaren der *E. pyron silicificata* schlecht erhalten (Taf. XXIII, Fig. 2), doch gleicht sie derjenigen der Grundform, da hier 6 bis 8 Längsrippen auf 5 mm gezählt werden. Die dicht gestellten, quer verlaufenden Zuwachsstreifen sind in der Regel etwas aufgelockert und unterhöhlt und ergeben, nur etwas abgeschwächt, dasselbe Bild, welches wir schon bei der *E. marginata* (Taf. XXI, Fig. 4) kennengelernt haben. Bei der Grundform dagegen fehlt in der Jugend diese Auflockerung [A. Ö p i k (1), Taf. XX, Fig. 247], und die Rippen erscheinen dann nur als querverieft. Wie bei der Grundform, unterscheiden wir auch bei der subsp. *silicificata* stärkere Haupt- und schwächere, sekundäre (Einschalt-)Rippen. Der Holotyp

Taf. XXIII, Fig. 1—1 c ist 38 mm lang, 50 mm breit und 25 mm dick. Die Wölbung der Brachialschale beträgt 17 mm. Es ist dies die grösste bekannte Form der *Clitambonacea*, da manche Individuen bis 65 mm Breite und bis 45 mm Länge erreichen.

### Gen. *Progonambonites* nov. gen.

Wie oben erörtert wurde, ist die Gattung *Gonambonites* Pander an *Gon. latus* als Typus gebunden und daher nicht mehr genau zu identifizieren, und dasselbe gilt auch bezüglich der Unterfamilie der *Gonambonitinae* Schuchert und Cooper 1931.

Es besteht jedoch die Wahrscheinlichkeit, dass *Gonambonites lata* eigentlich eine *Estlandia* oder eine Art der *inflexa*-Gruppe darstellt, dass also eine dieser Gruppen den Namen *Gonambonites* tragen müsste. Aber auch andere Möglichkeiten sind nicht ausgeschlossen. Deshalb wird hier bis zur Lösung dieses Rätsels für die Gruppe des *Gonambonites inflexus* der Name *Progonambonites* vorgeschlagen, um eine Reihe bekannter oder identifizierbarer Arten nicht mit dem vorläufig noch inhaltlosen, unbestimmten „*Gonambonites*“ zu verbinden.

Genotyp ist *Progonambonites estonus* n. sp., aus dem Rogö-Kalksandstein (B<sub>III</sub>) der Halbinsel Paldiski.

Durch das hochgestellte Spondylium triplex und die Gestalt der dorsalen Muskelnarben ist *Progonambonites* der *Estlandia* sehr ähnlich. *Progonambonites* unterscheidet sich aber durch schwache Ausbildung oder Fehlen des Chilidiums, durch den besonders breiten und kurzen Anker, durch das Fehlen der mächtigen Kruralstützen (also schwache *vascula cruralia*) und durch die Skulptur, welche aus querverrieften Längsrippen von zweierlei Stärke besteht. Dabei fehlt hier (mit einer Ausnahme) die für *Estlandia* charakteristische Auflockerung der Lamellen („Kettenskulptur“). Die innere Schalenfläche ist gewarzt und die Schalenstruktur strophomenoid pseudopunktiert.

Folgende Arten Pander's sind vorläufig unter *Progonambonites* zu stellen: *Gonambonites quadrata*, *G. latissima*, *G. inflexa*, *G. transversa*, *G. quadrangularis*, *G. parallela*, *G. maxima* und *G. reclinata*, von denen *latissima*, *inflexa* und *quadrangularis* zur einen (*G. inflexa*) und *parallela* und *maxima* zur zweiten (*maxima*) Art zusammenzufassen sind. Alle diese Formen haben

einen dorsalen Sinus und sind vor der Area eingeschnürt. Hinzu kommt noch die *Orthisina volborthi* Pahlen (21).

Nach dem vorhandenen, leider für eine genügende Beschreibung allzu schlechten Material zu urteilen, muss die Zahl der Arten noch grösser sein.

Die *Estlandia* scheint aus den Progonamboniten hervorgegangen zu sein. Die bekannteste Art des Progonambonites ist *Gonambonites inflexa* Pander, welche als *Orthis inflexa* von Verneuil (19) und *Orthisina inflexa* von Pahlen (21) beschrieben worden ist. Der Skulptur und dem dorsalen Innenbau nach zu urteilen, scheint *Progonambonites* der amerikanischen *Finkelnburgia* ähnlich zu sein.

### *Progonambonites estonus* n. sp.

Taf. XXIV, Fig. 1, 2, 3 und Textabb. 49.

Alle abgebildeten und alle vorhandenen Exemplare stammen aus dem Rogö-Kalksandstein des Westens von Estland. Holotyp ist die Brachialschale Taf. XXIV, Fig. 1 (restauriert in Textabb. 49). Sie ist 22 mm lang, am Schlossrande 24 und in der Mitte 28 mm breit und ca 5 mm gewölbt. Die Wölbung ist also ganz gering, während alle anderen (Pander'schen) Arten eine bedeutend stärkere dorsale Wölbung aufweisen. Der Sinus ist breit und flach. Innerlich ist die Schwelle als ein schwaches, durch Gefässkanäle zerschnittenes Diaphragma angedeutet. Das Mittelseptum (intervaskuläre Leiste) ist fadenförmig fein, was einen Kontrast gegenüber der *E. marginata* darstellt. Die vorderen Schliessernarben sind schmal und lang, die hinteren aber eckig und breiter, und sowohl die einen als die anderen längsgestreift. Diese Narben bilden im Inneren der Schale besondere Erhöhungen. Die Kruralplatten sind hoch, fast parallel zur Area gestellt und mit den Ecken des Notothyriums durch je eine kurze Leiste verbunden. Diese Leisten trennen die Zahngruben von den Öffnernarben. Das Chilidium fehlt. Die Skulptur besteht aus runden, quergerieften Längsrippen, deren man bis 10 auf 5 mm zählt.

Die Skulptur ist an einem anderen Exemplar (Taf. XXIV, Fig. 3) dargestellt. Man sieht hier, wie die Zahl der Längsrippen sich durch Einschaltung vermehrt.

Daselbst, Taf. XXIV, Fig. 2, ist eine jugendliche, 10 mm breite und 9 mm lange Brachialschale abgebildet. Sie hat eine schlanke Einschnürung vor dem Schlossrande, das Septum ist kaum

angedeutet, die Muskelnarben und die Schwelle fehlen noch ganz. Der Anker dagegen ist vollkommen entwickelt und sogar die Nebenleisten des Schlossfortsatzes sind hier zu sehen.

Abbildungswürdige Pedikelschalen fehlen leider ganz; aber an Fragmenten konnte das hochgestellte Spondylium nachgewiesen werden. Die Pedikelarea ist ausserdem etwas gekrümmt und ziemlich aufrecht gestellt.

### ***Progonambonites reclinatus* (Pander).**

Taf. XXXVIII, Fig. 3.

*Gonambonites reclinata* Pander (22), Taf. XXV, Fig. 3 a—3 c.

Die hier abgebildete, 18 mm breite, 15 mm lange und 7 mm dicke ganze Schale aus B<sub>3</sub> (?) von Pawlowsk stimmt in den Umrissen, der groben Skulptur (ca 7 Längsstreifen auf 5 mm) und der stark gekrümmten Area ziemlich gut mit der Pander'schen Abbildung überein. Die  $\Delta$ -Öffnung ist gross, der Anker entsprechend breit und von derselben Bauart wie bei *Progonambonites estonus*. Die Art *estonus* ist etwas grösser, flacher und hat feinere Längsrippen.

### ***Progonambonites inflexus* (Pander).**

*Gonambonites inflexa, latissima, quadrangularis* Pander (22).

*Orthis inflexa* (Pander) Verneuil (19), S. 193, Taf. XI, Fig. 6.

*Orthisina inflexa* (Pander) Pahlen (21), S. 28, Taf. III, Fig. 1 a—3.

Alle jene *Gonambonites*-Arten Pander's, welche wir als *Progonambonites* bezeichnen, werden von Verneuil und Pahlen als Synonyme der *inflexa* angesehen, so dass *inflexa* Pander bei diesen Autoren und unser *Progonambonites* ihrem Inhalte nach einander gleichzustellen sind. Das Verfahren der beiden genannten Autoren ist aber nicht zu akzeptieren, da die Glieder der *inflexa*-Reihe, nach Skulptur und Gestalt gruppiert, mehrere selbständige Arten liefern. Seltsamerweise rechnen Verneuil (19) und Pahlen (22) den *Gonambonites latus* nicht zur *inflexa*-, sondern zur *planus*-Gruppe.

Obwohl die beiden, Verneuil und Pahlen, der *inflexa* Pander einen sehr breiten Umfang gegeben haben, gehören die von ihnen abgebildeten Schalen vorwiegend zur Pander'schen *inflexa* sensu stricto, und diese Abbildungen und Beschreibungen lassen sich daher gut zur Bestimmung und Beurteilung der Art verwenden. Allerdings halten wir die *Orthisina inflexa volborthi* Pahlen (21), S. 51 für eine selbständige Art.

*Progonambonites inflexus* ist durch seine Grösse, durch die starke Wölbung der dorsalen und die geringe Konvexität der ventralen Schale, durch den tiefen dorsalen Sinus und den breiten flachen ventralen Sattel gekennzeichnet. An der Schlosslinie sind die Schalen etwas eingeschnürt, und die grösste Breite liegt etwas vor der Mitte. Das dorsale Innere erinnert an *Progonamb. estonus*; das Spondylium ist ein Sp. triplex; die Skulptur besteht aus querverieften Rippen (bis 12 auf 5 mm), wobei jede 5.—8. Rippe als etwas stärkere Hauptrippe hervortritt. Die Innenfläche ist dicht und fein gewarzt, die abgeblätterten Schalen zeigen *Estlandia*-artige Scheinpunkte [vgl. A. Öpik (8), S. 55], und im Schliff ist stets die strophomenoide pseudopunktierte Struktur zu erkennen.

Die Art kommt vor im ganzen Ostbaltikum im Vaginatenkalk (Kunda-Stufe, BIII).

### ***Progonambonites volborthi* (Pahlen).**

Taf. XXXIII, Fig. 1 a—1 c.

*Orthisina inflexa volborthi* Pahlen (21), Taf. III, Fig. 4 a—5; S. 30.

*Estlandia volborthi* (Pahlen) Schuchert & Cooper (2), S. 115.

Von dem *inflexus* und den anderen Arten des *Progonambonites* ist die Art *volborthi* (Pahlen) sehr verschieden, indem sie die feinste Skulptur (bis 20 Längsstreifen auf 5 mm), eine hohe, fast aufrechte Pedikelarea und eine mässig gewölbte Brachialschale besitzt. Der Sinus-Sattel ist mässig ausgebildet. Der Anker ist von derselben Bauart, wie bei *P. estonus*. Die ganze Gestalt (relativ breit und kurz, aufrechte Area) erinnert in der Tat an die vielgesuchte „*Gonambonites lata*“ Pander. Nach Pander's Zeichnungen zu urteilen, hat aber die *lata* eine entschieden gröbere Skulptur und eine  $\Delta$ -Platte, welche letztere bei *volborthi* stets fehlt.

Das bei uns abgebildete Exemplar des *Progonambonites volborthi* stammt von Isvos am Wolchow, möglicherweise aus den BIII-Schichten. Es ist 20 mm breit, 16 mm lang, und die Area ist 5 mm hoch. Das Spondylium ist ein Sp. triplex; der sehr breiten  $\Delta$ -Öffnung (Taf. XXXIII, Fig. 1 c) entspricht ein ebenso breiter, für *Progonambonites* typischer Anker.‡

### ***Progonambonites* (?) *catellatus* n. sp.**

Taf. XXIV, Fig. 4, 5; Textabb. 6 F.

Holotyp ist die abgebildete Pedikelschale aus Dubowiki am Wolchow, vermutlich aus den BIII-Schichten. Die Schale ist

16 mm breit, 15 mm lang und 4 mm dick. Die allerdings abgenutzte Oberfläche zeigt *Progonambonites*-artige, abwechselnd stärkere und schwächere Längsstreifen, deren man auf 5 mm 13—14 zählt. Zum Unterschied von allen anderen *Progonambonites*-Arten tragen die Rippenkämme aufgelockerte, tubulöse Zuwachslamellen, welche eine *Estlandia marginata*-artige Kettenskulptur (daher der Name *catellatus*) zustande bringen. Innerlich aber ist die Schale von der *Estlandia* verschieden, und wird daher, obwohl mit einem (?), zu *Progonambonites* gestellt. Bei dem hier vorhandenen Spondylium triplex reichen die Seitenstützen auch vorne bis zum Boden der Schale. Das Mittelseptum ist kurz, aber hoch. Die Schlosszähne sind breit und kräftig, die  $\Delta$ -Platte klein, die  $\Delta$ -Öffnung aber sehr breit. Auffallend erscheint die eigenartige, scharfkämmige, um die ganze Schale laufende, sehr kräftige Schwelle (Textabb. 6 F).

Von den Pander'schen Arten scheint *Gonambonites quadrata* eine Ähnlichkeit mit *Progonambonites catellatus* zu haben. Beide haben nämlich fast gleiche Umrisse. Nach den Abbildungen bei Pander (22), Taf. XV, Fig. 1 c—1 d zu urteilen, hat die *quadrata* glatte und gröbere (bis 8 auf 5 mm) Rippen. Ausserdem zeigen die Pander'schen Figg. 1 a und 1 c noch gröbere Rippen, so dass eine Verwechslung hier wohl nicht stattfinden kann.

### Gen. *Rauna* Öpik.

*Orthisina*? Lessnikow (32), S. 153 und 179, Taf. IV, Fig. 6, 7, 8.

*Rauna* A. Öpik (8), S. 70, Taf. IV, Fig. 29, 30; Taf. VIII, Fig. 33 (vorläufige Mitteilung).

Genotyp ist *Orthisina janischewskyi* Lessnikow (32) aus den BII $\beta$ —BII $\gamma$ -Schichten (Megalaspiskalk) des Ostbaltikums.

Die Vertreter der Gattung *Rauna* unterscheiden sich von allen anderen Klitamboniten 1) durch ihre eigenartige Skulptur, welche aus verschiedenen starken, durch wiederholte Einschaltung sich vermehrenden, grob und unruhig querverieften, runden Rippen besteht; 2) durch die ausgesprochen konkav-konvexe Krümmung, bei welcher die ventrale Schale nur als ein Deckel der dorsalen erscheint, so dass sich eine *Strophomena*-artige, inverse Gestalt ergibt; 3) durch die sehr kleinen dorsalen Schliessmuskelnarben; 4) durch das Fehlen eines dorsalen Septums; 5) durch das Fehlen von Zahngruben und fast völliges Fehlen der Schlosszähne; 6) durch das Auftreten strophomenoider

Runzeln; 7) durch die tangente (sekundär sessile) Lage des Spondylium triplex; 8) durch schwache Ausbildung der Gefässwülste.

Dem ganzen Aussehen nach (inverse Wölbung, Runzeln, Schalenstruktur) ist *Rauna* ganz *Strophomena*- oder *Ingria*-artig gebaut. Die Ähnlichkeit ist so gross, dass man sie nicht als eine durch äussere Bedingungen erzeugte Konvergenz oder Homöomorphie, sondern als einen Beweis der Verwandtschaft der Clitambonacea und Strophomenacea betrachten kann.

### *Rauna janischewskyi* (Lessnikow) (32).

Taf. XXV, Fig. 2; Taf. XXVII, Fig. 2; Textabb. 34.

Holotyp ist die Schale bei A. Lessnikow (32) Taf. IV, Fig. 7a—7c aus den БИГ-Schichten von Nikolschtschina, Koll. Lamansky, Univers. Leningrad.

Die Beschreibung dieser Art bei A. Lessnikow (32) ist sehr genau und wird von trefflichen Abbildungen begleitet: „*Orthisina* (?) *janischewskyi* hat eine Ventralklappe mit schwach hervortretendem Wirbel und leicht konkavem oder flachem vorderem Teil der Klappe. Die Dorsalklappe ist flach. Die Schalenoberfläche ist von alternierenden Rippen dreier verschiedener Ordnungen bedeckt. Die Rippen von *Orthisina* (?) *janischewskyi* berühren einander unmittelbar, ohne Zwischenraum. Die Rippen sind mit feinen sich berührenden, unregelmässig gebogenen Querstreifen bedeckt, welche dieser Form ein eigenartiges Muster verleihen. Auf 2 mm Schalenlänge kommen 7—8 solcher Querstreifen.“ Nach Lessnikow (32), S. 156 ist das hier zum Typus gewählte Exemplar 19,4 mm lang, 27 mm breit und 4,2 mm dick. Aus den Abbildungen bei Lessnikow (32) ergibt sich ferner, dass die Brachialschale der *Orthisina* (?) *janischewskyi* [(32), Taf. IV, Fig. 7c] eine flache mediane Depression trägt und dass der Schalenumriss fast viereckig ist. Dass die Brachialschale als flach bezeichnet worden ist, kann in der Tat durch eine Deformation (sekundäre Abplattung) erklärt werden. Es ist besser die Brachialschale als mässig konvex zu bezeichnen, was auch schon aus den Abbildungen Lessnikow's hervorzugehen scheint. Ist beim Holotyp die dorsale Schale aber tatsächlich flach, dann gehören die

übrigen, hier als *janischewskyi* bezeichneten Exemplare einer anderen, neuen Art an.

Der Querschnitt eines Exemplars aus Estland ist Textabb. 34 I gegeben. Dasselbe Exemplar ist schon früher, bei A. Öpik (8), Taf. IV, Fig. 29, 30 und Taf. VIII, Fig. 38, beschrieben worden. Es wiederholen sich bei ihm die Umrisse und die originelle, unruhig quengeriefte Skulptur des Holotypus.

Der ventrale Innenbau ist Taf. XXVII, Fig. 2 dargestellt. Das Spondylium ist ein ausgesprochenes Spondylium tangens. Es ist fast in seiner ganzen Breite mit dem Boden der Schale verwachsen, und das Mittelseptum ist kaum angedeutet. An anderen Exemplaren wurde aber festgestellt, dass dieses, jetzt sessile Spondylium aus einem *Estlandia*-artigen Sp. triplex hervorgegangen ist. Das Verschwinden des subspondyliaren Raumes geschah, ähnlich wie bei *Iru concava*, durch die allzugrosse Verflachung und Zunahme der Konkavität der Schale. Die  $\Delta$ -Öffnung ist breit und in ihrer unteren, apikalen Hälfte durch das papierdünne, konvexe Pseudodeltidium verdeckt. Dieses trägt auf seiner apikalen Spitze die sichelförmige Spur des vernarbten Foramens. Die Area ist rückwärts geneigt und flach gebogen. Die Schlosszähne sind als schwache, kaum erhabene, der Area parallel gestellte Leisten sichtbar. Von Gefässabdrücken sind nur die hier linearen Wülste der *vascula dentalia* und die strichartigen randlichen Spuren entwickelt. Die Schwelle ist flach und wallartig. Die Schale ist 17 mm lang und 25 mm breit. Der Innenbau der Brachialschale geht aus Taf. XXV, Fig. 2 hervor. Es ist dies eine grössere Schale, 24 mm lang und 34 mm breit, von flacher (5 mm hoher) Wölbung. Die Area ist flach, schmal und ziemlich geneigt. Das Chilidium ist zart, der mittlere Schlossfortsatz schwach, die Nebenleisten kaum angedeutet. Die Crura sind kaum zu unterscheiden und werden von den schlanken, etwas unterhöhlten Wülsten der *vascula cruralia* unterstützt. Diese Wülste verzweigen sich am Rande fingerartig, ganz wie es bei der *Estlandia marginata* der Fall ist. Das Mittelseptum fehlt, es ist von ihm nur der hintere Ansatz vorhanden. Die Muskelnarben sind sehr klein, die hinteren sind oval und etwas grösser, die vorderen fast strichartig schmal. Die Schwelle ist mässig verdickt, und der Randsaum trägt strichartige Gefässabdrücke. Die Konfiguration des Inneren entspricht dem Schema der *Rauna venusta*, Textabb. 50.

Die Innenfläche der Schale ist fein gewarzt, ähnlich wie es bei *Estlandia* der Fall ist. Dieser Warzung entspricht eine pseudopunktierte, strophomenoide Struktur der Schalensubstanz.

Die Art kommt in den oberen Schichten des Megalaspiskalkes (BII<sub>7</sub>) des ganzen Ostbaltikums vor, ist aber recht selten.

### *Rauna venusta* n. sp.

Taf. XXV, Fig. 1 a, 1 b; Taf. XXVI, Fig. 1; Taf. XXVII, Fig. 1;  
Textabb. 33 II und 50.

Holotyp ist die Brachialschale Taf. XXV, Fig. 1 a, 1 b aus dem B<sub>II</sub>-Kalkstein von Wassilkowo, Russland. In Estland ist diese Art nicht gefunden worden. Der Holotyp ist 42 mm breit, 26 mm lang und seine Wölbung beträgt 7 mm. Die Skulptur (Taf. XXV, Fig. 1 a und Taf. XXVI, Fig. 1) gleicht so ziemlich derjenigen der *Rauna janischewskyi*. Der Unterschied besteht darin, dass bei der letzteren zwischen den Längsrippen keine Zwischenräume bestehen, wobei auf 5 mm 13 bis 14 dieser Rippen kommen, während bei der *venusta* die Rippen nicht so dicht gestellt erscheinen, so dass man ihrer auf 5 mm 8 bis 10 zählt. Die Querriefung ist bei den beiden von demselben unruhigen Charakter. Andere Unterschiede liegen in dem mehr rundlichen Umriss und in den spitzen Ecken der Schale von *venusta*, sowie in ihrer stärkeren Wölbung im Vergleich zu dem Genotyp. Innerlich ist bei der Brachialschale von *R. venusta* die Schwelle seichter und der Randsaum bedeutend breiter als bei der *janischewskyi*. Der Anker, die Crura, die fingerartig verzweigten *vascula cruralia* sind bei den beiden Arten von gleicher Gestalt, die dorsalen Schliessmuskelnarben dagegen sind bei der *venusta* kräftiger umrissen (Taf. XXV, Fig. 1 a und Textabb. 50), auch sind hier die intervaskularen Leisten angedeutet.

Zur selben Art soll auch die etwas kleinere Pedikelschale Taf. XXVII, Fig. 1 gerechnet werden: sie hat nämlich denselben rundlichen Umriss und dieselben spitzen Ecken, wie die oben beschriebene Brachialschale (Taf. XXV, Fig. 1). Ausserdem sehen wir, zum Unterschied von der *janischewskyi*, hier eine flache, zum Schalenrande senkrecht gestellte Pedikelarea, und die Schale selbst ist viel stärker gebogen (Textabb. 34). Das Spondylium ist tangent, doch an seinem Vorderrande sieht man das Mittelseptum und die Seitensepten angedeutet, und die beiden letzte-

ren haben ausserdem auf der Innenfläche des Spondyliums zwei erhabene, am Nabel zusammenlaufende Spuren hinterlassen. Auch hier liegt somit ein sekundär sessiles Spondylium triplex vor.

***Rauna wolchowiana* n. sp.**

Taf. XXVI, Fig. 2; Taf. XXVII, Fig. 3.

Es liegt von dieser Art nur eine einzige Schale (Holotyp) von Dubowiki am Wolchow vor, möglicherweise aus den B<sub>II</sub>-Schichten. Sie unterscheidet sich durch feinere Längsrippen (bis 15 auf 5 mm), welche gleichmässiger als bei *janischewskyi* und *venusta* ausgebildet sind. Auch die Querriefung verläuft gleichmässig, es fehlt ihr der unruhige Charakter der letztgenannten Arten. Ferner hat die ventrale Schale ein fast flaches Seitenprofil, ist also nicht konkav. Innerlich ist das Spondylium vorne vom Boden der Schale abgehoben und etwas unterhöhlt, so dass das ganz kurze Mittelseptum und die Seitenstützen zum Vorschein kommen. Es ist dies also ein typisches Spondylium triplex, doch da der ohnedem enge subspondyliare Raum durch Kalksubstanz fast ganz ausgefüllt erscheint, muss es auch hier als Sp. tangens bezeichnet werden. Die Schlosszähne fehlen hier, praktisch genommen, ganz und ihre Aufgabe hat offenbar die ganze Schlosslinie übernommen. Die Pedikelarea ist etwas gebogen und nach hinten geneigt. Die Mittellinie der Pedikelschale trägt einen flachen, sattelartigen Wulst. Die Schale ist 24 mm breit und 17 mm lang.

***Rauna strophomenoides* n. sp.**

Taf. XXV, Fig. 3 und Textabb. 35.

Es liegt nur eine einzige Pedikelschale (der Holotyp) vor aus der Zone B<sub>II</sub>γ (oberer Megalaspiskalk), vermutlich aus Estland. Das Original befindet sich in den Sammlungen des Geol. Instituts der Universität Berlin.

Die Schale ist 17 mm lang; die Breite und der Umriss sind nicht zu ermitteln, da die beiden Ecken der Schale leider abgebrochen sind.

*Rauna strophomenoides* unterscheidet sich von den drei anderen Arten durch die strophomenoiden Runzeln am Schlossrande

und durch das Vorwalten der Querriefung über die übrigen Skulpturelemente. Dabei sind die Zwischenrippen fast spurlos unterdrückt, so dass eigentlich nur die Hauptrippen und Rippen



Abb. 35. *Rana strophomenoides*, dieselbe Schale wie Taf. XXV, Fig. 3. Ca  $\leq$  5 der nat. Grösse. Auf dem Bilde rechts oben sind drei schwache, gebogene, strophomenoide Runzeln sichtbar.

zweiter Ordnung zu unterscheiden sind. Die Querriefung hat einen unruhigen, welligen Verlauf.

#### Gen. *Antigonambonites* n. gen.

*Gonambonites* Pander (22), partim; *Orthis*, *Orthisina*, *Clitambonites* auctorum. *Gonambonites* Pander, A. Öpik (1); Schuchert & Cooper (3).

Genotyp: *Gonambonites planus* Pander (22), Taf. XVI A, Fig. 3 a, b, c; Textabb. 34.

Beide Schalen sind beinahe gleich stark gewölbt; die Pedikelschale ist flach konvex bis konkav gebogen. Die Pedikelarea ist nach hinten geneigt, das Foramen ist ganz vernarbt und, sofern nach dem Genotyp geurteilt werden kann, in eine Art apikaler Haftscheibe umgewandelt. Der dorsale Sinus fehlt oder ist schwach ausgebildet. Die Skulptur besteht aus

quergerieften Längsrippen, die Zuwachslamellen liegen dicht übereinander. Das Spondylium ist zumeist mit dem Schalenboden verwachsen, die Mittelsepten fehlen oder sind nur rudimentär entwickelt. Die dorsalen Schliessmuskelnarben stehen gewöhnlich weit voneinander entfernt, haben abgerundete Linien und laufen in intervaskuläre Septen aus. Der Anker ist schmal, die Crura sind klein und die als Kruralstützen funktionierenden Wülste der *vascula cruralia* nur mässig ausgebildet. Die *vascula dentalia* aber haben keine Wülste hinterlassen.

*Antigonambonites* unterscheidet sich von *Estlandia* durch das Fehlen der Kettenskulptur, durch das Fehlen der Wülste der *vascula dentalia*, durch das tangente Spondylium, durch den abgerundeten Umriss der Schliessmuskelnarben und durch die foraminale Haftscheibe.

*Progonambonites* hat, zum Unterschied von *Antigonambonites*, ein hochgestelltes Spondylium, eckige dorsale Schliessernarben, eine bauchige und mit einem starken Sinus versehene Dorsalschale. Der gleichmässigen *Antigonambonites*-Skulptur ist auch die aus regelmässig abwechselnden stärkeren und schwächeren Rippen bestehende Skulptur des *Progonambonites* gegenüberzustellen.

*Rauna* hat ein dem *Antigonambonites* ähnliches Spondylium. Ihre Skulptur, die ausgesprochen strophomenoide Wölbung, die relativ groben Warzen und der dorsale Innenbau, auch die fingerartig verzweigten *vascula cruralia* sind aber genügende Unterschiede dem *Antigonambonites* gegenüber.

Innerhalb des *Antigonambonites* können drei Artengruppen unterschieden werden. Erstens die *planus*-Gruppe, welcher zwei Arten: der *planus* und der *costatus* angehören, obwohl die letztere Art mit ihrer extrem strophomenoiden Wölbung ziemlich weit entfernt vom *planus* zu sein scheint. Zweitens die *mäekülaensis*-Gruppe, in welche noch die Arten *sulcatus* und *soror* hineingehören. Dem *planus* gegenüber unterscheiden sich diese Arten durch die besonders kräftige Ausprägung der dorsalen Muskelarben, welche beim *planus* nur ganz selten sichtbar werden. Ausserdem haben diese Arten eine konvexe Pedikelschale, mit welcher ein relativ hochgestelltes, mehr freies Spondylium verbunden ist. Die dritte Gruppe umfasst zwei Arten, den *Antigonambonites aequistriatus* (Gagel) und die neue, *Antig. anna*. Diese sind gekennzeichnet durch eine massive, grobgewarzte ventrale

Schwelle, starke dorsale intervaskuläre Leisten und relativ grobe Querriefung.

Verneuil und Pahlen stellten auch die „*Gonambonites lata*“ Pander in die Synonymenliste der *Gonambonites plana*, und Schuchert & Cooper folgten ihnen in dem Sinne, dass beide Arten, die „*plana*“ und die „*lata*“, in eine Gattung gesetzt wurden. Wie aber schon oben, bei der Besprechung der Gattungen *Gonambonites* und *Progonambonites*, gesagt worden ist, ist die Zugehörigkeit dieser beiden Arten zu einer Gattung zweifelhaft, und daher wird hier dem *Gonambonites* Pander, mit dem noch problematischen Genotyp *G. lata*, der genau bestimmbare *Antigonambonites* mit *G. planus* als Genotyp entgegengestellt. Falls einmal die Natur des *Gonambonites latus* geklärt wird und falls er dennoch in eine unserer Gattungen eingereiht werden muss, so wird es immerhin nicht schwer sein das „pro“ oder das „anti“ zu streichen.

### ***Antigonambonites planus* (Pander).**

Taf. III, Fig. 4; Taf. XXXI, Fig. 2, 3 a—3 c; Taf. XXXIV, Fig. 2 a, 2 b  
Textabb. 3 A, 34 III und 51.

*Gonambonites plana* Pander (22), S. 78, Taf. XVI A, Fig. 3. Zur selben Art gehören noch folgende Arten Pander's: *G. parallela* (22), Taf. XVI A, Fig. 2; *excavata*, ibid. Taf. XX, Fig. 4; *rotunda*, ibid. Taf. XX, Fig. 1; *semicircularis*, ibid. Taf. XX, Fig. 2.

*Orthis plana* (Pander) Verneuil (19), S. 199, Taf. XI, Fig. 7 a—7 h.  
*Orthisina plana* (Pander) Pahlen (22), Taf. II, Fig. 10 a—10 d, 11, 12, 13; non Fig. 14, 15, 16 und 17.

*Clitambonites plana*, resp. *planus* auctorum. *Gonambonites planus* (Pander) A. Öpik (1), S. 221. *Gonambonites* se. su lato *planus* (Pander) Schuchert & Cooper (2), S. 118, Taf. VIII, Fig. 1—5, 7, 20, 21, 26; non Fig. 25.

Als Holotyp dieser Art muss das Exemplar bei Pander (22), Taf. XVI A, Fig. 3 gelten. Es ist ein erwachsenes Exemplar von abgerundetem Umriss mit etwas abgenutzten Rändern und Schalenecken, 21 mm lang, 25 mm breit und 8 mm dick. Die Pedikelschale ist von sigmoidalem Profil — hinten konvex und vorne konkav. Die brachiale Schale ist mässig gewölbt und hier etwas deformiert (etwas eingedrückt). Beide Areas sind fast flach und mässig geneigt. Die  $\Delta$ -Platte ist vorhanden, das Chilidium scheint aber zerstört zu sein. Die Skulptur besteht aus feinen Längsrippen, es kommen ihrer ca 12 auf 5 mm. Die Beschreibung Pander's zu diesem Exemplare lautet [Pan-

der (22), S. 78]: „Seiten- und Brustlinien vereinigen sich in einen gemeinschaftlichen Bogen wie bei mehreren nun folgenden, und die Brustwinkel verschwinden daher gänzlich, Beugung der Brustlinien sehr gering“. Der letzte Satz besagt, dass der dorsale Sinus sehr gering ist. Die ersten Sätze beziehen sich auf den Umriss und sind gleichbedeutend mit: der Umriss des Schalenrandes ist abgerundet. Die bei Pander abgebildete und hier beschriebene Schale stammt sicherlich aus dem Megalaspiskalk (B<sub>11</sub>), die Lokalität ist aber unsicher. Es käme in Frage Jumalasaari oder eine der Lokalitäten an den Flüssen Popowka, Ishora u. a. Das ist alles, was über *Gonambonites planus* aus dem Pander'schen Texte und seinen Abbildungen herausgelesen werden konnte.

Zu *planus* haben wir noch vier andere Arten Pander's gestellt, und zwar die Gonamboniten *parallela*, *excavata*, *rotunda* und *semicircularis*. Alle diese Arten haben, nach Pander, keine oder eine geringe „Bucht“ oder „Beugung der Brustlinie“, sind also ganz oder fast ganz ohne Sinus auf der dorsalen Schale. Die *rotunda* ist ein Exemplar der *plana* mit einem mehr abgerundeten Schalenrand und sekundär eingedrückter Dorsalschale. Die *excavata* ist eine zweifellose *plana* mit sekundär eingedrückter Ventralschale. Die *semicircularis* ist ein jugendliches Exemplar der *plana*. Was die *parallela* anbetrifft, so scheint es eine erwachsene und nicht deformierte *plana* zu sein. Allerdings hat die *parallela* eine etwas zu breite  $\Delta$ -Platte, so dass die Zugehörigkeit zur *plana* bezweifelt werden kann. Ferner gehört *Gonambonites praerupta* Pander (22), Taf. XX, Fig. 3 auch in den Formenkreis der *plana* hinein; doch da bei der *praerupta* „die Schlossfläche (= Area der Pedikelschale) steiler, höher und schmaler als bei den beiden vorhergehenden (also *plana* und *rotunda*) ist“, muss sie vielleicht dennoch als eine besondere Varietät der *plana* oder eine besondere Art von *Antigonambonites* betrachtet werden. Letzteres gilt auch bezüglich der *retroflexa* Pander (22), Taf. XXV, Fig. 2. Alle anderen Gonamboniten Pander's sind schon zu *Progonambonites*, *Estlandia*, *Orthis* u. a. zu rechnen, oder sie sind der Gattung nach nicht zu identifizieren („*Gonambonites lata*“).

Die Beschreibungen Verneuil's und Pahlen's sind ganz ausführlich, doch sind die Pahlen'schen Varietäten

*excavata* und *alta*, als selbständige Formen, aus dem Formenkreis des *planus* auszuschliessen.

In mehreren wichtigen Punkten stimmen die hier folgenden Beschreibungen und Ansichten bezüglich des *Antigonambonites planus* nicht zu denen von *planus* bei Schuchert & Cooper (2), S. 118, und wir fassen diese Unstimmigkeiten so zusammen:

Nach Schuchert & Cooper (2)

Nach A. Ö.

„Shell substance fibrous, impunctate.“

Echte Poren fehlen. Die Innenfläche der Schale ist gekörnt oder gewarzt. Die Warzen erzeugen in der Schalensubstanz die bei *Estlandia* beschriebenen strophomenoiden Pseudoporen. Wegen diagenetischer Umkristallisation der Schalensubstanz sind diese Pseudoporen nicht in jedem Schliff und nicht bei jedem Exemplar deutlich genug erhalten.

„Deltidium imperforate in *G. planus*.“

Das Deltidium ist am Apex perforiert. Das Foramen ist sehr fein und vernarbt schon in der Jugend (Taf. XXXIV, Fig. 26). Die Narbe diente als Haftscheibe, jedoch, wahrscheinlich schon bei Lebzeiten, lösten sich die Schalen vom Substrat ab (brachen ab), und das ganze Haftgebilde ist daher gewöhnlich mehr oder weniger abgenutzt.

Spondylium (? Pseudospondylium) sessil.

Spondylium triplex (Taf. III, Fig. 4 und Textabb. 3). Infolge Ausfüllung der engen subspondyliaren Kammern mit Kalk wird es bei älteren Exemplaren zum Spondylium triplex tangens.

Nach Schuchert &amp; Cooper (2)

Nach A. Ö.

„ . . . it may be found necessary to set of *G. planus* as an independent generic group on the basis of its unusual spondylium (pseudospondylium) and non perforated deltidium.“

*G. planus* soll an die Spitze einer neuen Gattung gestellt werden, welche in die nähere Verwandtschaft der *Estlandia* gehört und sich von dieser durch Skulptur, Gestalt der dorsalen Muskelnarben u. a. weniger wichtige Eigenschaften unterscheidet.

Die Unterschiede des *planus* von *Estlandia marginata*, Rauna u. a. sind oben unter Gen. *Antigonambonites* zusammengefasst worden.

Unsere Beschreibung des *Antigonambonites planus* beginnen wir mit der Pedikelschale Taf. XXXI, Fig. 3 a — 5 c (Textabb. 51), aus dem Megalaspiskalk (B<sub>II</sub>) von Wassilkowo an der Lawa. Sie soll als Ersatz (Neotyp) des Pander'schen Holotypus gelten, solange der letztere noch nicht identifiziert worden ist. Diese Schale ist 19 mm breit und 18 mm lang, also etwas kleiner als das Exemplar Pander's. Die Wölbung ist flach konkav, am Nabel aber konvex, die Area ist mässig geneigt und flach; der Schalenumriss ist gerundet, mit grösster Breite am Schlossrande. Nach den gleichmässig breiten, hufeisenförmigen Zuwachslamellen und der sichelförmigen, schmalen randlichen Lamelle zu urteilen (Taf. XXVI, Fig. 36), ist es ein erwachsenes, reifes Exemplar. Die Skulptur besteht aus steilen, auf den Kämmen abgerundeten, sehr fein querverieften Längsrippen, deren man auf 5 mm bis 12 zählt. Die Rippen vermehren sich durch Einschaltung und Gabelung. Den Bau des Schlossrandes bei dem *planus* zeigt Taf. XXXI, Fig. 3 c. Der Schlosszahn ist breit und besteht aus drei Teilen, von denen der mittlere am stärksten hervorrägt. Der Zahn ist längsgestreift. Der Schlossrand ist nicht glatt, sondern gehöckert, kreneliert, wobei einem jeden Höckerchen in der Brachialschale ein Grübchen entspricht. Es ist somit ein gezahnter Schlossrand, wie wir ihn bei verschiedenen Strophomeniden und Plektambonitiden, und zwar in stärkerer Ausbildung, kennen. Der Schlosszahn und die Zähnnchen haben auf der Area Wachstumsstreifen hinterlassen, welche alle unge-

fähr aus dem Wirbel ausstrahlen [vgl. *Ingria* und *Plectella*, A. Öpik (8)]<sup>1)</sup>. Ausserdem trägt die Area grobe horizontale Zuwachsstreifen und eine sehr feine, dichte, vertikale Streifung. Am Wirbel der  $\Delta$ -Platte ist noch die abgenutzte Haftscheibe des vernarbten Foramens sichtbar.

Taf. XXXI, Fig. 3 a und Textabb. 51 geben den Innenbau derselben Pedikelschale wieder. Das Spondylium ist ziemlich breit und ist in der Mittellinie durch das verkümmerte Mittel-septum mit dem Boden der Schale verwachsen. Die Seitensepten dagegen sind relativ gut entwickelt, so dass die subspondyliaren Kammern diesmal nicht ausgefüllt erscheinen. Die Schwelle ist verdickt und trägt an ihrem Aussenrande die unruhig verlaufenden randlichen Gefässfurchen. Der Innenrand der Schwelle trägt girlandenartige Ausschnitte, durch welche die Enden der Hauptgefässe angedeutet sind (Textabb. 51). Die Bogen der Girlanden laufen zu intervaskularen Leisten zusammen. Das rekonstruierte Bild des Gefässnetzes gleicht demjenigen der *Estlandia marginata*, doch sind die Gefässabdrücke hier nur als vertiefte, voneinander durch intervaskulare Septen getrennte Kanäle entwickelt. Dies gilt auch bezüglich der *vascula dentalia*, welche, im Gegensatz zu denen der *E. marginata*, hier nie als Wülste ausgebildet vorkommen. Die anderen Gefässe sind nur in seltenen Fällen anstatt durch Kanäle durch Wülste vertreten (Dimorphie der Gefässabdrücke). Zur weiteren Klärung des Baues der Pedikelschale von *Antigonambonites planus* dienen Taf. III, Fig. 4 (Textabb. 3) und Taf. XXXIV, Fig. 2 a, 2 b. Die erstere (Taf. III, Fig. 4) ist ein Dünnschliff durch das Spondylium einer Pedikelschale von *Antig. planus*, welcher durch die Abschleifung der Area hergestellt wurde. Es ist hier das typische Spondylium triplex vorhanden, ganz wie es bei *Estlandia marginata* der Fall ist. Der Unterschied beider Formen hinsichtlich des Spondyliums besteht nur darin, dass bei *Estlandia* das Mittelseptum mit zunehmendem Alter kräftiger und höher wächst, bei *Antigonambonites* aber niedrig bleibt und von der Schalensubstanz schliesslich ganz überwachsen wird. Die ganz junge, im Bilde stark vergrösserte Pedikelschale Taf. XXXIV, Fig. 2 a zeigt noch ganz deutlich das Mittelseptum,

1) Diese Positionsstreifung der Schlosszähne ist auch bei Schuchert & Cooper (2), Taf. VIII, Fig. 4 an einer Brachialschale des *Antigonambonites planus* zu sehen.

welches man aber hier mit blossem Auge dennoch kaum unterscheiden würde. Auch hier sieht man die schwache Krenelierung des Schlossrandes. Von Gefässen sind nur die randlichen Furchen entwickelt, wobei hier noch eine gewisse Ähnlichkeit mit Orthiden besteht. Der Bau des Foramens (Taf. XXXIV, Fig. 2 b) ist sehr eigenartig. Schon bei diesem jungen Exemplar ist es vernarbt oder, besser, verkorkt und hat offenbar als Haftscheibe gedient. Die querverlaufende, narbenartige Furche auf dem „Kork“ ist wohl der Abdruck des Gegenstandes, an dem die Schale einst gehaftet hat.

Der Innenbau der Brachialschale ergibt sich aus dem gerontischen Exemplare Taf. XXXI, Fig. 2. Sie ist 21 mm lang und 23 mm breit, also entsprechend dem hohen Alter relativ lang. Von der gerontischen Altersstufe zeugen auch die breiten, sichelförmigen Zuwachslamellen am Rande und das für *Antigonambonites planus* sonst ungewöhnliche, sehr kräftige Innenrelief. Die Area ist flach, mässig geneigt und relativ breit. Das schmale Chilidium ist fast ganz zerstört. Der Schlossfortsatz ist fein und hoch, die Nebenleisten des Ankers sind, ähnlich wie bei älteren Exemplaren der *Estlandia marginata* (Taf. XXII, Fig. 3), mit der Protuberanz des Chilidiums verwachsen, so dass die äusseren Öffnernarben als gesonderte, tiefe Gruben an den Seitenecken des Chilidiums erscheinen. Die Armstützen sind klein und sitzen auf den starken, unterhöhlten Wülsten der *vascula cruralia*. Das Mittelseptum ist fadenförmig fein. Das hintere Paar der Schliessmuskelnarben ist das grössere, und diese Narben selbst sind von bohnenförmiger Gestalt. Die vorderen Narben sind kleiner und haben einen ovalen Umriss. An den Narben entspringen die schwachen intervaskularen Septen und reichen bis zur Schwelle hin. Der Innenrand der Schwelle ist auch hier mit den girlandenartigen Ausschnitten versehen, welche den Abdrücken der vorderen Enden der Hauptgefässe entsprechen. Die Schwelle ist eine Kammschwelle mit beginnender Diaphragmabildung. Die randlichen Gefässabdrücke sind nicht linear, sondern verlaufen in schwach geschlängelten Linien.

Die hier besprochenen Exemplare des *Antigonambonites planus* sind gerontisch oder fast gerontisch und wurden zur Beschreibung der Art gewählt, weil hier der Innenbau genügend stark ausgeprägt erscheint und eine genaue Darstellung und einen Vergleich mit anderen Gattungen, besonders mit der nahe ver-

wandten *Estlandia*, zulässt. Bei erwachsenen und jüngeren Exemplaren dieser Art sind die Innenmerkmale ganz verschwommen. Es fehlen die Muskelnarben, die *vascula cruralia* sind schwach, und die Spuren der Hauptgefäße sind durch innere Radialstreifung ganz verdeckt. Diese radialen Streifen, welche auch an der Pedikelschale Taf. XXXIV, Fig. 2 a zu sehen sind, entsprechen, wie üblich, den Verlegungsspuren der randlichen Gefäße. Stärker als beim *planus* sind diese Verlegungsspuren bei dem *aequistriatus* (Taf. XXIX) ausgebildet. Sehr schöne Exemplare des *Antig. planus* bilden Schuchert & Cooper (2), Taf. VIII ab. Ihre Fig. 4 zeigt diese Verlegungsstreifen des randlichen Gefässnetzes, und bei der grossen Pedikelschale (2), Taf. VIII, Fig. 25 sind an der Schwelle die Girlanden zu sehen, von denen zum Spondylium hin die intervaskularen, hier allerdings nur schwachen, Septen hinüberziehen. *Antigonambonites planus* ist eine relativ variable Art mit schwankender dorsaler Wölbung. Auch die Ausbildung des Spondyliums kann verschieden sein. Bald ist es seitlich unterhöhlt, bald aber berührt es fast mit seiner ganzen Fläche den Boden der Schale.

*Antig. planus* ist das häufigste Fossil des Megalaspiskalkes (B<sub>11</sub>) des Ostbaltikums und geht auch in die *expansus*-Zone hinauf.

### *Antigonambonites sulcatus* n. sp.

Taf. XXXI, Fig. 1 a, 1 b.

Holotyp ist die abgebildete Brachialschale aus der B<sub>11</sub>β-Zone des Megalaspiskalkes von Mäeküla. Die Schale ist 22 mm breit und 17 mm lang, und kann daher als relativ kurz bezeichnet werden. Es ist dies ein gerontisches Exemplar. Entsprechende gerontische Schalen des *planus* (Taf. XXXI, Fig. 2) sind länger. Diese Art unterscheidet sich ferner durch einen relativ tiefen Sinus auf der Brachialschale (bei *planus* ist der Sinus kaum angedeutet oder er fehlt ganz); die Zuwachslamellen sind hier stark abgesetzt und am Rande etwas unterhöhlt, wodurch eine an *Clitambonites* erinnernde Imbrikation erzeugt wird. In dieser Hinsicht bildet *A. sulcatus* einen Einzelfall in seiner Familie. Innerlich unterscheidet sich *Antigonambonites sulcatus* von *planus* durch relativ kräftige Ausbildung des Mittelseptums und ungewöhnlich starke intervaskuläre Leisten. Der Anker ist kürzer und breiter als bei *planus*. Die Skulptur besteht aus

quergerieften Längsstreifen, deren man, wie bei *planus*, bis 12 auf 5 mm zählt. Es ist dies eine seltene Art.

***Antigonambonites costatus* n. sp.**

Taf. XXXII; Textabb. 34.

Holotyp ist die Taf. XXXII, Fig. 1a—1b abgebildete Pedikelschale aus dem BII-Kalkstein von Obuchowo (Russland). Die Art kommt nur im Megalaspiskalk (BII) des Ostbaltikums vor und ist selten. In Estland wird sie in den Aufschlüssen von Vaiala und Iru gefunden.

Von allen Klitamboniten und Gonamboniten unterscheidet sich *Antig. costatus* durch die *Orthis*-artigen, abgerundeten bis scharfkämmigen, groben Längsrippen, deren man auf 5 mm 5 bis 7 zählt. Sie vermehren sich vorwiegend durch Spaltung, wobei die verschiedenen starken sekundären Rippen immer schwächer als die Hauptrippen bleiben. Die Querriefung der Rippen ist etwas gröber als bei *planus*. Die Querriefung ist unregelmässig und löst sich z. T. in eine Art Körnung auf. Junge Schalen (Taf. XXXII, Fig. 3a, 3b) sind flach gewölbt, wobei die Brachialschale fast flach erscheint. Ausgewachsene Exemplare biegen den Schalenrand ventralwärts stark herab (Taf. XXXII, Fig. 1a, 1b und Textabb. 34), wobei eine extrem strophome-noide, inverse Wölbung zustande kommt. Die ventrale Schwelle ist kaum angedeutet. Am Spondylium fehlt das Mittelseptum, die Seitensepten treten gut hervor. Bei jungen Schalen ist das Spondylium seitlich unterhöhlt (Taf. XXXII, Fig. 2b), bei älteren (ebenda Fig. 1b) ist es fast ganz mit der Schale verwachsen. Die Area ist flach und das apikal gelegene, kleine Foramen vernarbt schon in der Jugend. Eine Haftscheibe ist nicht nachgewiesen worden. Von Gefässen sind nur jene des randlichen Netzes und deren radiale Verlegungsstreifen vorhanden. Der Innenbau der Brachialschale ist unbekannt. Der Holotyp (Taf. XXXII, Fig. 1a—1b) ist 25 mm breit und 18 mm lang. Das ganze, jugendliche Exemplar misst in der Länge 14 mm, in der Breite 19 mm und in der Dicke 5 mm.

***Antigonambonites aequistriatus* (Gagel).**

Taf. XXVIII, XXIX; Textabb. 6G und 9.

*Orthisina plana* var. *excavata* Pahlen (21), S. 27, Taf. II, Fig. 16, 17. Es ist dies ein Homonym von *Gonambonites excavata* Pander (22), Taf. XX, Fig. 4. *Strophomena aequistriata* Gagel (33), S. 42, Taf. III, Fig. 17 a.

Diese Form ist von Pahlen recht gut beschrieben worden, doch ist leider der Name *excavata* nicht verfügbar, da er bereits von Pander 1830 für eine andere Form derselben Gattung verwendet worden war. *Gonambonites excavata* Pander 1830 ist ja ein *Antigonambonites*, vielleicht sogar ein Synonym von *planus*.

Die Beschreibung bei Gagel ist weniger genau, seine Abbildung deckt sich ganz mit der auf derselben Tafel III, Fig. 12 abgebildeten silurischen *Strophomena lindströmi*, so dass die Wiedererkennung der Pahlen'schen *excavata* hier sehr erschwert war. Dies konnte erst durch Besichtigung des Gagel'schen Originals (Holotypus) geschehen, die vom Verf. der vorliegenden Schrift in Königsberg, in den Sammlungen des Geol. Instituts, mit freundlicher Genehmigung des Herrn Prof. K. Andréé im Jahre 1927 ausgeführt wurde.

Die Art kommt vor in Estland, im Vaginatenkalk (Kunda-Stufe, Bm) und ist ein seltenes, aber schichtentreues Fossil. Einzelne Exemplare erreichen eine beträchtliche Grösse, indem sie bis 45 mm lang und bis 55 mm breit werden können. Kleinere Schalen sind häufiger. Die Pedikelschale Taf. XXVIII, Fig. 1 ist z. B. 30 mm lang und 35 mm breit. Die Schalen sind relativ flach und der Rand biegt sich, wie bei einer *Strophomena*, ventralwärts herab. Die Seitenränder stehen fast parallel zueinander, der Vorderrand ist abgerundet. Die ventrale Area ist gross, fast ganz flach und relativ stark geneigt. Die  $\Delta$ -Platte ist schmal und ragt wenig hervor. Das Foramen ist apikal und vernarbt schon in der Jugend fast spurlos. Die Skulptur besteht aus steilen, abgerundeten, fein querverieften, durch Einschaltung sich vermehrenden Rippen, deren man bis 10 auf 5 mm zählt. Die Zuwachslamellen sind kaum angedeutet. In der dorsalen Schale (Taf. XXVIII, Fig. 2, 3) ist das Chilidium schmal und stark gebogen. Die kleinen Crura werden von den unterhöhlten, aber kurzen Wülsten der *vascula cruralia* gestützt. Das Mittelseptum ist fadenförmig fein. Die dorsalen Schliessmuskelnarben sind relativ klein, und es entspringen an ihnen in der Regel sehr kräftige intervaskuläre Septen. Die dorsale Schwelle ist als Kammschwelle ausgebildet, kann aber auch in ein schwaches Diaphragma übergehen. Auch das ventrale Septum (Taf. XXVII, Fig. 1b) ist fadenförmig fein. Das Spondylium triplex ist relativ gross und breit und berührt fast mit seiner ganzen Fläche den Boden der Schale. Ein vollständiges Verwachsen

des Spondyliums mit der Schale findet aber nicht statt. Die wallartige Schwelle (Textabb. 6 a; Taf. XXIX) ist ungewöhnlich mächtig, ihre Dicke kann bis 5 mm betragen.

Nur in seltenen Fällen haben die Hauptgefäße Abdrücke in den Schalen hinterlassen, und zwar in Form intervaskularer Septen. Die Anordnung und Gestalt des Hauptgefässnetzes entspricht dem des *Antig. planus* (Textabb. 51) oder der *Estlandia* (Textabb. 14).

Das randliche Netz ist dagegen immer bis auf die letzten Einzelheiten erhalten (Taf. XXIX). Auf dem mit rundlichen Warzen besäten Randsaum verlaufen die Gefässkanälchen sich schlängelnd und spalten sich mehrfach, bevor sie den Rand erreichen. Der Übersichtlichkeit wegen ist einer dieser Kanäle von dem Durchbruch (*pylae vasculorum*) der inneren Schwellenkante an bis zum Schalenrande nachgezeichnet worden. Auch hier sind tiefer geschnittene primäre und seichtere sekundäre Kanäle zu unterscheiden. Die Innenfläche der Schale (Taf. XXIX, Fig. 1 a) trägt dabei linear verlaufende, vom Spondylium ausstrahlende Furchen, welche in die *pylae vasculorum* des Schwellenrandes münden. Da das Weiterwachsen der Schale durch Kalkablagerung auf dem gewarzten Aussensaum geschah, so sind die radialen Furchen der Innenfläche nichts anderes als die Spuren, welche von den Gefässdurchbrüchen hinterlassen wurden. Es sind dies somit keine Abdrücke der Mantelgefäße, sondern nur Positionsspuren des randlichen Systems. Die verschiedenen Ruhelagen der Schwelle sind dabei im Inneren der Schale (Taf. XXIX, Fig. 1 a, besonders links unten) als konzentrische Streifen sichtbar (vgl. hierzu auch Textabb. 9). Eine ähnlich gebaute Schwelle und ein randliches Gefässnetz kommt auch bei manchen Strophomeniden vor. Taf. XXX, Fig. 4 ist der Innenrand von *Strophomena (Actinomena) assmusi* (Vern.) abgebildet. Es sind hier in gleicher Weise die Warzen, die Gefässverzweigungen, die *pylae vasculorum* oder Schwellendurchbrüche und deren radiale Positionsspuren vorhanden. Als einziger wesentlicher Unterschied von *Antigonambonites aequistriatus* ist hier nur die geringere Dichte und die Grobheit der Gefässabdrücke der *Actinomena* zu nennen.

*Antigonambonites aequistriatus* ist von *planus* sehr verschieden. Der *aequistriatus* ist bedeutend grösser, ist mehr konkav, hat massive Schwellen und stärkere intervaskuläre dorsale Leisten.

*Antigonambonites anna* n. sp.

Taf. XXXIV, Fig. 1, 2; Taf. XLI, Fig. 1, 2; Textabb. 36.

Holotyp ist die Brachialschale Taf. XXXIV, Fig. 1 aus dem *Megalaspis*-Kalk (BII) von Obuchowo, Russland.

Diese Art unterscheidet sich von *planus* durch ihre Grösse, die stärkere Wölbung der dorsalen Schale, durch das relativ starke dorsale Diaphragma, mehr eckige Muskelnarben mit kräftigen intervaskularen Leisten, durch die ventrale Stufenschwelle und

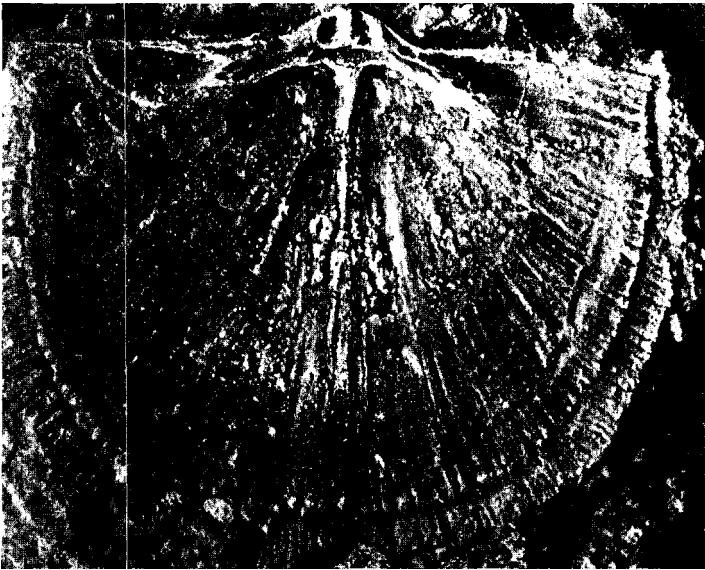


Abb. 36. *Antigonambonites anna* n. sp. Eine innerlich z. T. zerstörte Brachialschale aus Mäeküla, BII<sub>β</sub>. Die linken Schliessernarben sind nachgezeichnet worden. Ca  $\times 3$  der nat. Grösse.

durch das mit dem Boden der Schale ganz verschmolzene Spondylium. *Antig. anna* ist dabei dem *aequistriatus* sehr ähnlich und kann als unmittelbarer Vorfahre des letzteren gelten. Gegenüber *aequistriatus* hat *Antig. anna* feinere Längsrippen (bis 13 auf 5 mm), gröbere Querstreifung (Taf. XLI, Fig. 1), eine stärker gewölbte dorsale Schale, eine ventrale Stufenschwelle, wie die *Estlandia pyron* (Textabb. 6) (bei *aequistriatus* ist es eine Wallschwelle), und einen dorsalen und zwar flachen Sinus, welcher bei *aequistriatus* nicht vorhanden ist.

Der Holotypus (Taf. XXXIV, Fig. 1) ist 34 mm breit und 28 mm lang (im restaurierten Zustande). Von Muskelnarben sind nur die hinteren, etwas gezackten Ränder des hinteren Paares sichtbar. Die ganze Innenfläche ist sehr grob längsgestreift, sogar fast gefaltet. Das Mittelseptum fehlt. Bei der anderen Brachialschale (Textabb. 36) ist das Septum schwach angedeutet. Die Skulptur ist an einer grossen Pedikelschale (Taf. XLI, Fig. 1—2, 30 mm lang und 38 mm breit) aus Gornaja Scheldicha (Russland) zu sehen. An derselben Schale ist die Stufenschwelle und das mit der Schale verwachsene, sessile oder tangente Spondylium bemerkbar.

### *Antigonambonites mäekülaensis* n. sp.

Taf. XXXIV, Fig. 3, 4a, 4b; Textabb. 34.

Holotyp ist die Pedikelschale Taf. XXXIV, Fig. 4a, 4b aus der BII $\beta$ -Zone des Megalaspiskalkes von Mäeküla. Sie unterscheidet sich von allen anderen *Antigonambonites*-Arten durch ihre konvexe ventrale Wölbung (Textabb. 34), die fast durchweg einfachen Rippen, den subquadratischen Umriss und durch das hochgestellte, durch die üblichen drei Septen unterstützte Spondylium. Hinsichtlich des Spondyliums hat diese Art mehr Ähnlichkeit mit *Estlandia marginata* als mit *Antig. planus*. Die Schlosszähne sind ganz klein, die Schwelle relativ dick und breit und die Hauptgefässe durch die intervaskularen Leisten angedeutet. Die Seitensepten des Spondyliums beginnen fast unter den Schlosszähnen und setzen sich nach vorne in Form von zwei divergierenden Streifen fort (Taf. XXXIV, Fig. 4b). Der Holotypus ist 14 mm lang und 13 mm breit.

Zur selben Art gehört auch die Brachialschale Taf. XXXIV, Fig. 3. Als besondere Merkmale erscheinen hier das bei *Antigonambonites* sonst fehlende oder sehr kurze Längsseptum, die relativ grossen und ungewöhnlich kräftigen Muskelnarben und der breite Randsaum. Die Brachialschale erinnert an *A. sulcatus*, doch ist sie relativ länger und kleiner und hat auch keinen Sinus.

Die Art *maekülaensis* kommt nur in Estland, in der oberen Hälfte des Megalaspiskalkes, vor und ist dabei selten.

***Antigonambonites soror* n. sp.**

Taf. XXXIII, Fig. 2 a--3 b; Textabb. 34.

Holotyp ist das ganze Exemplar Taf. XXXIII, Fig. 2 a, 2 b aus dem Megalaspiskalk von Pawlowsk, Russland. In Estland ist diese Art nicht gefunden worden. Es ist dies eine Schwesterart des vorher beschriebenen *Antig. mäekülaënsis*, was durch den Vergleich der Brachialschalen Taf. XXXIV, Fig. 3 und XXXIII, Fig. 3 a sofort festgestellt werden kann. Aber die Art *soror* ist bedeutend breiter, hat eine stark gebogene Area und kann daher leicht von dem *mäekülaënsis* unterschieden werden. Der Holotyp ist 15 mm lang, 17 mm breit und 7 mm dick. Die Skulptur besteht aus Längsrippen, deren man 11 auf 5 mm zählt. Die Rippen sind steil und dicht zusammengedrängt. Das Foramen ist vernarbt und befindet sich an der Spitze der  $\Delta$ -Platte. Die dorsale Area ist relativ breit und steht fast senkrecht zum Schalenrand. Die dorsale Schale trägt ausserdem einen flachen Sinus (*mäekülaënsis* hat keinen Sinus).

Im Inneren der Dorsalschale (Taf. XXXIII, Fig. 3 a) fallen die deutlich ausgebildeten Zahngruben auf, was bei anderen *Antigonambonites*-Arten nicht vorkommt. Die Crura sind gross und eigenartig kolbenförmig angeschwollen. Der Anker und das Chilidium sind ganz schmal. Die Schwelle ist durch ein in der Mittellinie eingebuchtetes Diaphragma vertreten und verläuft weit entfernt vom Rande, wodurch der Randsaum mit dem randlichen Gefässnetz besonders breit erscheint. Das Mittelseptum ist fadenförmig fein und die vascula cruralia kaum angedeutet. Die Muskelnarben sind klein und von zentraler Lage. Alle Narben sind fast gleich gross und nach hinten zugespitzt, so dass sie einen tropfenförmigen Umriss erhalten.

Hierin weicht der dorsale Innenbau erheblich von dem des *Antigonambonites planus* ab und nähert sich in dieser Hinsicht der *Estlandia marginata*. Aber das Fehlen der Wülste der vascula cruralia, die *planus*-artige Skulptur, das schwache Mittelseptum und das apikale Foramen, also die wichtigsten Merkmale des *Antigonambonites*, sind hier immerhin noch vorhanden. Andererseits erinnert diese Art der Gestalt der Muskelnarben nach einigermaßen auch an *Kullervo*. Die eben besprochene Brachialschale ist 16 mm breit und 13 mm lang.

**Fam. Kullervoidae nov.**

**Subfam. Kullervoinae nov.**

**Gen. Kullervo Öpik.**

*Orthisina* Wiman (34); *Clitambonites* Reed (35); *Vellamo* (partim) et *Gonambonites* (partim) A. Öpik (1); *Kullervo* Öpik (8).

Genotyp ist *Gonambonites panderi* Öpik (1), S. 234, welche Art auch damals nur provisorisch in die Gattung *Gonambonites* gestellt worden war.

Die Innenfläche der Schalen ist fein gewarzt (Taf. XXXVII, Fig. 1 und Textabb. 38), und im Dünnschliff erkennt man, dass diesen Warzen in der Schalensubstanz Pseudoporen mit hellen axialen Kernen entsprechen, dass also eine strophomenoide Schalenstruktur, wie bei *Estlandia*, vorliegt.

Der Habitus der Schalen ist *Vellamo*-artig, mit relativ flacher dorsaler und hoher ventraler Schale.

In der Skulpturverteilung bestehen verschiedene Felder. Der mittlere Sektor der Schale zeigt vorwiegend Längsrippen und untergeordnete, mehr oder weniger grobe Querriefen. An den Flügeln sind die Querriefen entweder im Gleichgewicht mit den Längsrippen, oder es werden die Längsrippen ganz unterdrückt. Wo die Querriefen und die Längsrippen sich kreuzen, entsteht eine eigenartige Rautenzeichnung, die sich auch über die ganze Schale, wie bei *Kullervo complectens* (Wiman), ausbreiten kann. Die Pedikelarea ist aufrecht oder mässig geneigt, das Foramen, ausser bei *K. intacta* n. sp., gross und offen.

Im Inneren der Pedikelschale sind die Muskelnarben auf dem Spondylium konzentriert. Das Spondylium, wie es uns eben vorliegt, ähnelt dem *Spondylium simplex*, da hier nur das Mittelseptum als Stütze vorhanden ist. Da aber neben diesem, bei einigen Arten, noch die subspondyliaren Leisten der „Gonamboniten“ (vgl. Textabb. 3 mit 5) als Rudimente erhalten sind (bei *K. complectens*, Textabb. 5, und bei *K. intacta*), so ist dieses Spondylium aus einem Sp. triplex und nicht aus einem simplex hervorgegangen. Auf der Innenfläche des Spondyliums verlaufen ausserdem zwei parallele Leisten, welche in der Mittellinie des Spondyliums eine besondere halbröhrenförmige Kammer, die Hemisyrix, bilden.

In der Brachialschale sind die Schliessmuskelnarben klein, weit voneinander gestellt und haben zum Nabel hin konvergierende Positionsspuren hinterlassen, von einer Art, wie sie bei Lamellibranchiaten beobachtet werden.

Es besteht hier, wie bei anderen Brachiopoden mit heterogener Schalenstruktur, zweierlei Schalensubstanz: die glatte, welche sich auf den Muskel- und Arminsertionen bildet, und die pseudopunktierte, resp. gewarzte, welche vom ganzen Mantel abge sondert wird und der übrigen Schale entspricht. An den Muskelnarben der Dorsalschale von *Kullervo* sind nun die relativ kleinen, gewöhnlich vertieften vorderen Enden der Narben glatt, während ihre nach hinten gerichteten, längeren, zugespitzten Teile (Taf. XXXVII, Fig. 1 und Textabb. 38) schon mit gewarzter Substanz überdeckt erscheinen: es sind dies die nachträglich überdeckten Spuren der Narben.

Das Chilidium bildet einen flachen Bogen und ist mit dem Schlossfortsatz ganz verwachsen. Die Nebenleisten des Schlossfortsatzes sind sehr kräftig. Bei der *Kullervo lacunata* sind alle drei Fortsätze untereinander im Gleichgewicht, dem bei A. Öpik (8) vermuteten, aber damals noch nicht beobachteten Falle entsprechend. Das dorsale Mittelseptum ist stark entwickelt.

Die Hauptgefäße haben nur selten Spuren hinterlassen. Die randlichen Kanäle sind stets vorhanden. Sie bestehen aus mehr oder weniger strichartigen, feinen Vertiefungen, welche mit breiteren, rundlichen Grübchen beginnen (Textabb. 38, 41, 32 und Taf. XXXVI, Fig. 2). Die randlichen Kanäle sind nur im Mittelsektor der Schale ausgebildet, wo äusserlich die Längsrippen stark hervortreten. An den Flügeln, wo die Querriefung das Übergewicht hat, fehlen auch die Abdrücke der randlichen Gefäße. Die ganze Konfiguration der Gefäße, soweit sie festgestellt werden konnte, ähnelt derjenigen von *Estlandia*, *Antigonambonites* u. a. Dies, gleichwie die Warzung der Innenfläche, die pseudopunktierte Schale, der Bau des dorsalen Ankers und die rudimentären subspondyliaren Septen bringen die *Kullervo* in den Formenkreis der „Gonamboniten“, der *Estlandia* u. a. hinein. Der *Vellamo*-artige Habitus ist dabei zweifellos als eine äusserliche Konvergenz zu deuten, und kann nicht als Beweis der näheren Verwandtschaft von *Kullervo* und *Vellamo* dienen.

Zu *Kullervo* sind die folgenden Arten zu rechnen: *K. panderi* Öpik; die neuen Arten *intacta*, *lacunata* und *aluverensis*; *Orthisina*

*complectens* Wiman (34), und schliesslich *Clitambonites complectens albida* Reed (35). Sie lassen sich nach der Skulptur in vier Gruppen gliedern. Bei der ersten, mit *panderi* und *intacta*, dominiert die Längsskulptur, die Querriefen sind fein und die Rautenzeichnung nur an den Flügeln und am Nabel vorhanden (Textabb. 37). In der zweiten Gruppe mit *lacunata* und *aluverensis* besteht ein Mittelsektor mit starken Längsrippen, während an den Flügeln die Querriefung das Übergewicht erhält (Textabb. 40 und Taf. XXXVI, Fig. 5a). Die dritte Gruppe ist durch *K. complectens* (Wiman) vertreten, und hier haben wir die Querriefen und die Längsrippen fast im Gleichgewicht auf der ganzen Schale. Die vierte und letzte Gruppe enthält den *Clitambonites complectens albidus* Reed (35), wo die Querriefung schon das Hauptelement der Skulptur auf der ganzen Schalenfläche bildet.

Alle diese Arten gehören in das mittlere und obere Ordovizium hinein. Zweifellos stammt aber *Kullervo* von Formen ab, die sich schon frühzeitig vom „Gonamboniten“-Stamm abspalteten, von denen uns aber noch kein einziges Splitterchen vorliegt. Am nächsten zu *Kullervo* scheint die *Progonambonites*-Gruppe zu stehen. Es ist dies die einzige *Gonambonites*-Gruppe, welche neben anderen Eigenschaften auch eine an *Kullervo panderi* und *intacta* erinnernde Skulptur besitzt. Aber auch hier sind die Beziehungen von allgemeiner Natur, und es kann auch von *Progonambonites* die *Kullervo* nicht abgeleitet werden. Der Verlust der subspondyliaren lateralen Septen bei *Kullervo* ist wohl durch die Höhe der Pedikelarea erklärlich, welche einen grossen subspondyliaren Raum verursachte, so dass diese Leisten gar nicht mehr mit dem Schalenboden in Kontakt kommen konnten.

### ***Kullervo panderi* (Öpik).**

Taf. XXXV, Fig. 1—5; Taf. XXXVIII, Fig. 2; Textabb. 37, 38, 39 und 52.

*Gonambonites panderi* A. Öpik (1), S. 234, Taf. XIX, Fig. 228; Taf. XXI, Fig. 260. *Kullervo panderi* (Öpik), A. Ö. (8), S. 70.

Die Pedikelschale ist hoch (Taf. XXXV, Fig. 4 a, Textabb. 52), mit aufrechter oder etwas nach hinten geneigter flacher, ungebogener Area. Die Brachialschale ist flach oder etwas konvex gewölbt. Der Umriss ist fast halbkreisförmig. Grössere Schalen (Taf. XXXV, Fig. 2) erreichen eine Breite von 15 und eine Länge von 10 mm; die Pedikelschale Taf. XXXVIII, Fig. 2 hat

eine 6 mm hohe Area. Die Skulptur (Taf. XXXV, Fig. 4 b, Textabb. 37 und A. Ö. (1), Taf. XXI, Fig. 260) besteht aus dicht gestellten, runden, quergerieften Rippen, welche sich durch Einschaltung vermehren. Die Schaltrippen sind immer schwächer als die primären. Auf 5 mm des Schalenrandes zählt man bis 12 solcher Rippen. An den Flügeln der Brachialschale treten die Querriefen stark hervor, die Rippen werden dabei schwächer

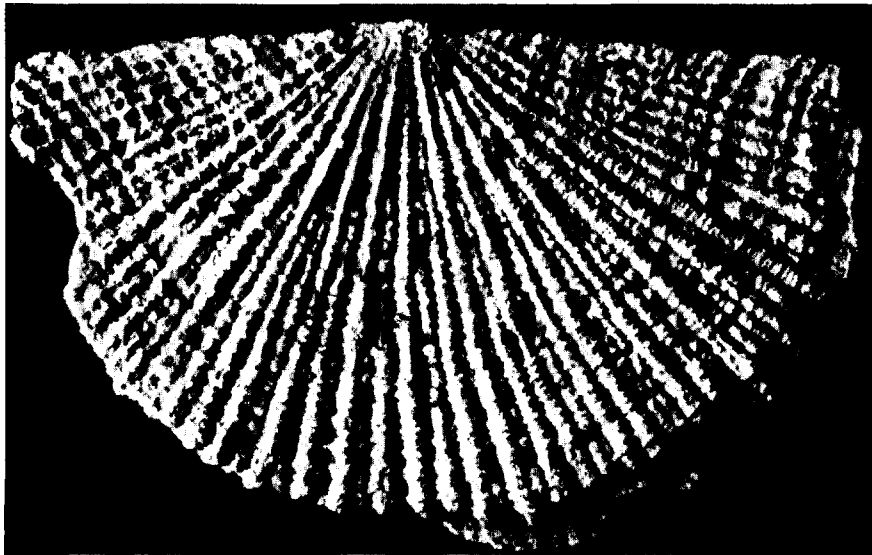


Photo A. Ö.

Abb. 37. *Kullervo panderi*,  $\times 7,5$  der nat. Grösse. Es ist das Exemplar aus A. Öpik (1), Taf. XXI, Fig. 260. Die Flügel und der Mittelsektor sind von verschiedener Skulptur, indem auf den Flügeln die konzentrische Riefung stärker hervortritt.

und es entsteht hier die charakteristische Rautenzeichnung, welche besonders kräftig bei anderen *Kullervo*-Arten entwickelt ist.

Die Pedikelschale Taf. XXXV, Fig. 3 zeigt ein durch ein mässig hohes Septum gestütztes Spondylium, eine breite  $\Delta$ -Öffnung, deren Platte aber zerstört ist, und abgerundete grosse Schlosszähne. Das Spondylium trägt auf seiner Innenfläche die zwei fast parallelen Leisten, welche so charakteristisch für die Gattung sind. Diese spondyliaren Leisten reichen hier bis zum Vorderrande des Spondyliums. Die Pedikelschale Taf. XXXVIII, Fig. 2 zeigt das Mittelseptum, einige intervaskuläre Leisten und die randliche, ziemlich dicke Schwelle mit den strichartigen Kanälen

des randlichen Gefässnetzes. Auch hier ist die *J*-Platte verloren gegangen und das Spondylium zerdrückt. Bei der jugendlichen, fragmentären Pedikelschale Taf. XXXV, Fig. 5 sind die spondyliaren Leisten fast ganz abgebrochen, bis auf einen kleinen,



Photo A. Ö.

Abb. 38. Eine fragmentäre Brachialschale von *Kullervo ponderi*,  $\frac{1}{2}$  der nat. Grösse. Kohtla, C<sub>3</sub>g. Die ganze Innenfläche erscheint fein gekörnt, glatt sind nur die Insertionen (I). p -- Positionsspur der Muskelnarben, schon durch die gekörnte Schalensubstanz überwachsen; I -- die letzte Lage der Muskelinsertion; mp -- die Grenze zwischen der vorderen Insertion und ihrer Positionsspur (der Pfeil gibt die Lage dieser Grenze an). Die randlichen, strichartigen Gefässkanäle beginnen ein jeder mit je einer rundlichen Vertiefung

schon ganz am Nabel der Schale befindlichen Rest. Auch die *J*-Platte ist z. T. zerstört. Daher sieht man hier, wie der Schlosszahn und seine bis zum Nabel reichende Spur sich von der *J*-Platte abheben und wie das Spondylium, als wahre Zahnstütze, mit dem Schlosszahn auf der ganzen Strecke verbunden bleibt. Das Spondylium wird bei *Kullervo ponderi* bis zum Nabel vom Schalenboden durch das Septum abgetrennt.

Die  $\mathcal{A}$ -Platte (Taf. XXXV, Fig. 4 a) ist hier mässig konvex und breit, und das Foramen ist *Vellamo*-artig gross und ganz offen.

Der Innenbau der Brachialschale soll auf Grund der Exemplare Taf. XXXV, Fig. 1 und 2 und Textabb. 38 und 52 erläutert werden. Die Schliessernarben sind weit voneinander und vom Mittelseptum gelegen. Die vorderen Narben sind rundlich und etwas vertieft und gehen nach hinten in die Positionsspur der Insertionen über. Die hinteren Narben sind noch weiter vom Mittelseptum, bis unter die Crura abgerückt und bilden, zusammen mit ihren Positionsspuren, je eine mehr oder weniger deutliche, schmale, vertiefte Rinne. Das Chilidium ist breit, flach gebogen, hat hinten eine äusserliche vertikale Furche („Strophomenidenfurche“, Taf. XXXV, Fig. 4 a) und ist mit dem Mittelzapfen des Schlossfortsatzes verwachsen. Die Seitenzapfen ragen in die Narben des mittleren Öffnerpaares hinein (Textabb. 52), und die Protuberanzen des Chilidiums wachsen hier nicht mit diesen Zapfen, wie bei *Estlandia* und *Antigonambonites*, zusammen, sondern das Verwachsen findet mehr seitlich statt. Dadurch werden im Alter auch hier die mittleren Öffnernarben von den seitlichen Narben ganz abgetrennt. Die Armträger sind klein, an den Spitzen etwas angeschwollen und sitzen auf den mässig verdickten, nicht unterhöhlten Wülsten der *vascula cruralia*. Das Mittelseptum ist hinten breit und abgeflacht und hat steile Flanken, während es nach vorne schneidendscharf und hoch wird. Hinten, wo das Mittelseptum und die *vascula cruralia* zusammenlaufen, hat sich der Hauptknoten als eine breite, dreieckige Fläche ausgebreitet. Eine Schwelle fehlt in der Brachialschale ganz. Bei den vorhandenen Exemplaren sind die Hauptgefässe kaum als schwache Wülste angedeutet (Textabb. 38), wobei ihre Konfiguration in den Hauptzügen derjenigen der *Estlandia* (Textabb. 14) entspricht. Das randliche Netz ist dagegen immer gut ausgebildet. Es besteht aus längeren und kürzeren strichartigen Kanälen (Taf. XXXV, Fig. 2, Textabb. 52), von welchen ein jeder mit einem vertieften, punktartigen Grübchen beginnt. Diese randlichen Gefässkanäle sind allerdings nur im Mittelsektor vorhanden, an den Flügeln fehlen, ähnlich wie bei *Estlandia* und *Antigonambonites*, diese Striche ganz.

Die Art kommt nur in der Kukurusestufe Estlands vor und ist selten: im Laufe von 10 Jahren wurden, als Ergebnis zahlreicher, z. T. gerade wegen dieser Art unternommener Exkursio-

nen, vom Verf. ca 20 Exemplare gefunden, von denen nur 5 (darunter nur 2 ganze) Pedikelschalen waren.

*Kullervo intacta* n. sp.

(Intacta — wegen des geschlossenen Foramens.)

Taf. XXXV, Fig. 6—7 b; Taf. XXXVII, Fig. 2 a, 2 b.

Holotyp ist die Pedikelschale Taf. XXXV, Fig. 6 aus den  $C_3\alpha$ -Schichten der Kukruse-Stufe des Schieferbruches Kohtla-Järve. Die Art ist sehr selten, da im ganzen nur drei (die abgebildeten) Exemplare, alle aus  $C_3\alpha$  von Kohtla, gefunden wurden.

Von *Kullervo panderi* unterscheidet sich die *intacta* durch die etwas feinere Längsskulptur (bis 15 Längsrippen auf 5 mm), durch das kleine, apikal gelegene und fast vernarbte Foramen und durch den Schalenumriss, indem die *intacta* bedeutend länger als die *panderi* erscheint. Dabei ist sie auch kleiner als die *panderi*. Ausserdem sind bei der *Kullervo intacta* auch noch die für die *Estlandia* und ihre Genossen charakteristischen subspondyliaren Septen (Nebensepten), allerdings schwach entwickelt, vorhanden, und sie gleicht in dieser Hinsicht der *Kullervo complectens* (Wiman). Bei *K. panderi* konnten diese Septen nicht nachgewiesen werden.

Der Holotyp ist 7,5 mm bis zum Schlossrande (bis zum Apex 10 mm) lang und 12 mm breit. Die Schlosszähne sind gross und abgerundet. Die  $\mathcal{A}$ -Platte ist stark konvex, auch an der Spitze, wo das kleine, vernarbte Foramen gelegen ist. Das Mittelseptum ist kurz und wird ganz vom Spondylium verdeckt.

Die Ränder der Hemisyrinx sind hier einander sehr genähert, so dass der mediane Schlitz ganz schmal erscheint; leider ist er hier beim Präparieren z. T. zerstört worden und sieht daher breiter aus, als er war.

Die Schalenskulptur zeigen die Schalen Taf. XXXV, Fig. 7 b und Taf. XXXVII, Fig. 2 a. Die Längsrippen sind dicht quergerieft und stehen nahe nebeneinander, und die Nebenrippen sind schwächer als die primären. Die eigenartige Rautenzeichnung, welche bei der *complectens* Wiman so kräftig ausgebildet ist, kann hier nur in der Nabelregion (beim Exemplar Taf. XXXV, Fig. 7 b) beobachtet werden.

Der dorsale Innenbau der *Kullervo intacta* erinnert sehr an denjenigen von *panderi*, doch hat die erstere ein sanfteres Relief. Die

kleinen Schliessernarben liegen weit entfernt voneinander und zeigen die charakteristischen Positionsspuren. Die hinteren Narben sind besonders schmal und zart. Die Kruralstützen (Wülste der *vascula cruralia*) sind flach angeschwollen und bilden mit dem ungewöhnlich breiten hinteren Teil des Mittelseptums den flachen Hauptknoten. Der Anker (Taf. XXXV, Fig. 7 a) ähnelt demjenigen von *K. panderi*, und obwohl er, der Kleinheit der Schalen entsprechend, sehr klein ist, zeigt er ganz deutlich die beiden Paare der Öffnerinsertionen. Von Gefässen sind, ähnlich wie bei *panderi*, nur die randlichen Kanäle des Mittel-sektors entwickelt. Diese erstrecken sich aber bis über die Schalenmitte hinaus (Taf. XXXVII, Fig. 2 b).

### *Kullervo lacunata* n. sp.

(Lacunata — mit Vertiefungen verziert.)

Taf. XXXVI; Taf. XXXVII, Fig. 1; Textabb. 40 und 41.

*Clitambonites (Vellamo) complectens* (Wiman) A. Öpik (1), S. 218, Taf. XXI, Fig. 259.

Holotyp ist die Pedikelschale Taf. XXXVI, Fig. 5a, 5b, 5c. Dieses, gleichwie alle anderen Exemplare dieser Art stammen aus den C<sub>3a</sub>-Schichten der Kukruse-Stufe.

*Kullervo lacunata* unterscheidet sich von der *panderi* und *intacta* 1) durch den starken Gegensatz zwischen den Längsrippen des Mittelsektors und der Rautenskulptur der Flügel; 2) durch die geringe Zahl und Grobheit der Längsrippen; 3) durch das relativ schmale dorsale Mittelseptum und die damit verbundene Kleinheit des Hauptknotens; 4) durch die starke Ausbildung der Nebenleisten des Schlossfortsatzes. Von der *intacta* unterscheidet sich *Kullervo lacunata* ausserdem durch das offene Foramen und durch das Fehlen der sub-spondyliaren Septen. Es ist dies eine kleine Art, und sie kommt noch seltener als die *panderi* vor.

Der Holotypus ist von *Vellamo*-artiger, aber grotesk verzerrter Gestalt. Diese Schale (Taf. XXXVI, Fig. 5 a — 5 c) ist

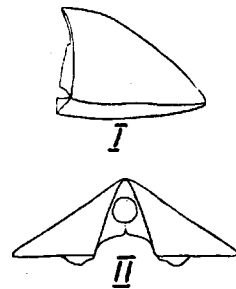


Abb. 39. Schemata zu *Kullervo*. I — Seitenprofil von *Kullervo panderi*, Taf. XXXV, Fig. 4; II — Areaansicht der Ventral-schale von *Kullervo alu-verensis*, Taf. XXXVIII, Fig. 1—1b, die zentrale Lage des Foramens in der  $\Delta$ -Platte zeigend.  $\times 2$  der nat. Grösse.

10 mm breit, nur 4 mm lang (vom Vorderrande bis zu den Schlosszähnen gemessen) und hat eine 6 mm hohe Area. Die Verzerrung ist durch einen Knick im Wachstum entstanden, da die grösste Breite der Schale nicht an ihrem gegenwärtigen Rande, sondern etwa in der Mitte erreicht wurde. Die Schalen-ecken sind spitzwinklig. Die  $\Delta$ -Platte ist schmal, das Foramen gross und offen. Die Schlosszähne sind ganz klein. Die Skulptur besteht aus Längsrippen, von denen die im Mittelsektor

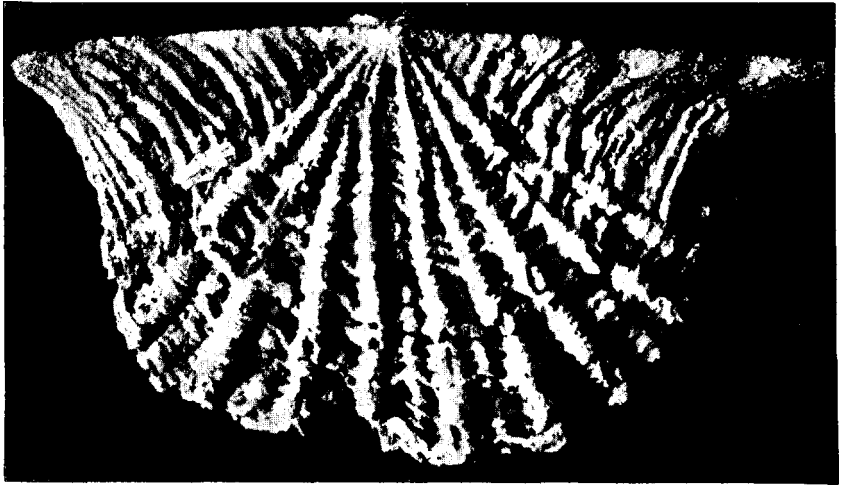


Photo A. Ö.

Abb. 40. *Kullervo lacinata*, Aussenskulptur der Brachialschale Taf. XXXVI, Fig. 3. Der Gegensatz der Skulptur der Flügel und derjenigen des Mittelsektors ist sehr gross.  $\times 10$  der nat. Grösse.

gelegenen 8 sehr stark sind, während die auf den Flügeln gelegenen kaum hervortreten. Die Querriefen sind sehr grob und unterdrücken auf den Flügeln die Längsskulptur fast ganz. Das Spondylium (Taf. XXXVI, Fig. 5 b) ist relativ gross und wird von einem hohen (auf dem Bilde nicht sichtbaren) Septum gestützt. Die Leisten der Hemisyrix stehen voneinander weit entfernt. Die andere Ventralschale (Taf. XXXVI, Fig. 4) hat eine mehr geneigte Area und eine verdickte randliche Schwelle, übrigens ist sie stark abgenutzt.

Von den hier abgebildeten Brachialschalen zeigt diejenige auf Taf. XXXVI, Fig. 2a, 2b genau dieselbe Skulptur, welche schon am Holotypus (ebenda, Fig. 5a) beschrieben worden ist. An den Flügeln entstand, infolge des Gleichgewichts zwischen den Längsrippen

und den groben Querriefen, eine rautenförmige, lakunose Skulptur. Es ist dies eine gerontische Schale mit starkem Innenrelief (Taf. XXXVI, Fig. 2a und dieselbe Taf. XXXVII, Fig. 1). Die Schliessmuskelnarben stehen hier näher zusammen, als bei den anderen Arten. Das vordere Paar besteht aus je einer mondsichelförmigen Insertion und einer zum Zentrum hin gerichteten Positionsspur. Die Insertion ist glatt, während die Positionsspur schon von der gewarzten Substanz der Schale überwachsen erscheint. Das

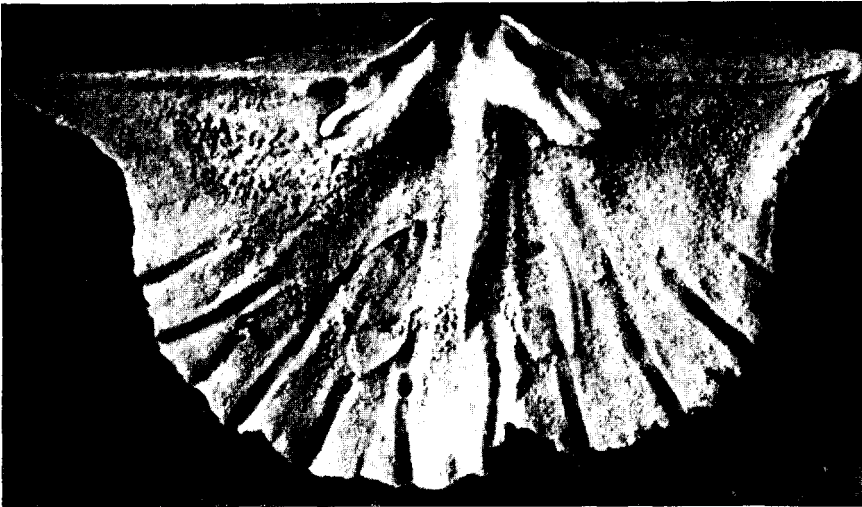


Photo A. Ö.

Abb. 41. *Kullervo lacunata* n. sp.,  $\times 10$  der nat. Grösse. Es ist dies dieselbe Brachialschale wie Textabb. 40 und Taf. XXXVI, Fig. 3. Alle drei Schlossfortsätze sind hier untereinander im Gleichgewicht, etwa dem Schema bei A. Öpik (8), S. 61, Abb. 6 I entsprechend.

hintere Narbenpaar besteht aus zwei bandförmig schmalen Streifen, bei denen nur die nach aussen gerichteten Spitzen als Insertionen zu betrachten sind. Das nach vorne zugespitzte Mittelseptum ist hier viel schmäler als bei *Kullervo panderi* oder *intacta*. Ausserdem ist das Septum zweistufig, indem die erste Stufe ( $s'$ ), als der Wulst des vas principale, bis zum nodus quadrivalis, die zweite aber, als intervaskuläre Leiste, fast bis zum Rande hinausreicht. Die Wülste der vascula crucialia umfassen die ziemlich langen Armträger fast allseitig. Das Chilidium ist zerstört. Der Schlossfortsatz besteht aus drei gleich starken Leisten. Die Hauptgefässe kommen hier besser als bei anderen *Kullervo*-Arten zum Vorschein, aber auch

hier sind sie unvollständig. Das Exemplar Taf. XXXVII, Fig. 1 zeigt den bandförmigen Wulst der *vascula intermyaria*, welcher das Septum überquert (die Überquerungsstelle ist der *nodus quadrivalis*). Ausserdem sind die *vascula media* und z. T. die *v. myaria* angedeutet. Der Schalenrand ist hier aufgeblättert und etwas aufgeworfen, weshalb die randlichen Gefässkanälchen nur teilweise zum Vorschein kommen. Diese Brachialschale ist 11,5 mm breit und 7 mm lang.

Eine ebenfalls gerontische Brachialschale ist Taf. XXXVI, Fig. 1, 1 b dargestellt. Sie hat eine deutlich abgesetzte Zuwachslamelle, und die Querriefen verlaufen nicht so regelmässig wie vorher. Die abgebrochene Schalenecke war spitz ausgezogen, etwa wie beim Exemplar Taf. XXXVI, Fig. 3. Innerlich ist das Chilidium mit dem Mittelzapfen verwachsen, die Crura sind mit den Nebenzapfen des Schlossfortsatzes zu einheitlichen, mächtigen Wülsten verschmolzen und das Mittelseptum ist sehr lang, indem es bis zum Rande der Schwelle reicht.

Die jugendliche spitzflügelige Schale Tafel XXXVI, Fig. 3 (dieselbe, stark vergrössert, in Textabb. 40 und 41) zeigt die mit Vertiefungen (wie bei *K. panderi*) beginnenden, strichartigen randlichen Gefässrinnen und gut entwickelte Armträger. Hier, wie bei den anderen Exemplaren der *Kullervo lacunata*, sind die Ankerfortsätze oder die Schlossfortsätze fast ganz im Gleichgewicht untereinander, so dass hier glücklicherweise der bis jetzt unbelegte sechste Fall eines Protremata-Ankers [vgl. A. Ö. (8)] vorzuliegen scheint.

Die letzte, Taf. XXXVI, Fig. 6 abgebildete Brachialschale, ebenfalls von einem jungen Exemplar, zeigt besonders lange lanzettenförmige Schliessernarben, ist aber sonst ganz typisch gestaltet.

### *Kullervo aluverensis* n. sp.

Taf. XXXVIII, Fig. 1—1 b; Textabb. 39 und 53.

H o l o t y p ist die abgebildete Pedikelschale aus den unteren Schichten der Jõhvi-Stufe (D<sub>1</sub>) von Aluvere. Bis jetzt ist diese Art nur in der genannten Lokalität und Schicht gefunden worden.

Äusserlich unterscheidet sich diese Art durch die sehr groben, faltenartigen Längsrippen (3—4 auf 5 mm), innerlich — durch das verdoppelte Mittelseptum, durch das kleine Spondylium, durch

den sehr schmalen Schlitz der Hemisyrinx, welche vorne mit einer Erweiterung endigt, durch die zentrale Lage des Foramens und durch die in der Mittellinie teilweise gespaltene *A*-Platte (Textabb. 39).

Der Holotyp ist 15 mm breit, 11 mm lang und hat eine aufrechte, fast ganz flache Pedikelarea. Die Skulptur ist ziemlich abgenutzt, so dass die Querriefen nur noch an den Flügeln, nicht aber im Mittelsektor zum Vorschein kommen. Die Schlosszähne sind breit und abgerundet. Die *A*-Platte (Textabb. 39) scheint aus zwei lateralen Platten hervorgegangen zu sein. Die mediane Naht der *A*-Platte ist auch auf der Innenseite zu beobachten. Das Foramen ist gross, rundlich und liegt in der Mitte der *A*-Platte, was einen Unterschied gegenüber anderer Arten darstellt. Vom Gefässnetz sind nur die strichartigen randlichen Kanäle und z. T. ihre Positionsspuren zur Ausbildung gelangt. Das Spondylium ist hier recht gut erhalten und von einer Bauart, welche über die Natur des *Kullervo*-Spondyliums manche Schlüsse zu ziehen erlaubt (Taf. XXXVIII, Fig. 1 a und 1 b; Textabb. 53). Das das Spondylium stützende Mittelseptum trägt vorne eine vertikale Vertiefung, weshalb es doppelt erscheint. Es ist daher anzunehmen, dass dieses vorne eingekerbte Septum durch die Vereinigung der Zahnstützen entlang die Mittellinie der Schale hervorgegangen ist. Die beiden Leisten der Hemisyrinx sind als Scheidesepten zwischen den lateralen Öffnern und den in der Mittellinie gelegenen Schliesserinsertionen aufzufassen. Die Hemisyrinx kann also fürs erste als die Positionsspur der Insertion der Schliessmuskeln angesehen werden, wobei die vordere Erweiterung der Hemisyrinx diese Insertion selbst darstellt. Endlich sehen wir hier noch den Pulvillus, welcher einen sichelartigen Querschnitt hat, den Boden der Hemisyrinx bildet und das interseptale Lumen überdeckt. Das interseptale Lumen existiert hier allerdings nicht mehr als solches, und das vorne doppelte, sonst aber massive Septum, welchem im nepionischen Lebensstadium tatsächlich die voneinander getrennten Zahnstützen entsprachen, kann hier als eine Art von Atavismus bezeichnet werden. Es ist aber gleichzeitig ein Schlüssel zur Ontogenie des Spondyliums.

Was die Zweiteiligkeit der *A*-Platte anbetrifft, so wäre es hier verfrüht eine Verbindung mit den *Telotremata* zu suchen, da *Kullervo* schon eine ziemlich spezialisierte Gattung darstellt.

### *Kullervo complectens* (Wiman).

Textabb. 5.

*Orthisina complectens* Wiman (34), Taf. I, Fig. 1—4, S. 11; [non A. Öpik (1), S. 218, Taf. XXI, Fig. 259 = *Kullervo lacunata* n. sp.].

Herr Dr. Per Thorslund (Upsala) hatte die Freundlichkeit, die Wiman'schen Originale dieser Art, welche in den geol. Sammlungen des Reichsmuseums zu Stockholm aufbewahrt werden, zu revidieren, wobei besonders der Bau des Spondyliums beachtet werden sollte. Es ergab sich, dass diese Art, welche wegen der lakunösen Skulptur zu *Kullervo* gestellt werden sollte, in der Tat (Textabb. 5) auch eine Hemisyrix im Spondylium besitzt, und dass ausserdem bei ihr noch die sub-spondyliaren Leisten als kleine Reste vorhanden sind.

Die oben genannten und als neu beschriebenen *Kullervo*-Arten sind von der *complectens* Wiman sehr verschieden, da 1) bei der *complectens* die lakunöse Rautenskulptur sich nicht nur auf die Flügel, sondern auch auf den Mittelsektor der Schale erstreckt; 2) da die *complectens* einen dorsalen und einen ventralen Sinus hat, weshalb bei ihr der Vorderrand eingebuchtet erscheint; 3) weil bei der *complectens* (vgl. bei Wiman, op. cit.) das Foramen als Haftorgan ausgebildet war, und 4) weil *complectens* die feinsten Längsrrippen besitzt.

Die Unabhängigkeit der estnischen *Kullervo*-Arten von der *complectens* festzustellen war mit Hilfe von Dubletten der letzteren möglich, welche der Verf. der vorl. Schrift zum Vergleich vom Reichsmuseum aus Stockholm erhielt. Es sei hier der Direktion des Reichsmuseums, gleichwie Herrn Per Thorslund der verbindlichste Dank hierfür ausgesprochen.

Es ist sehr möglich, das *Kullervo complectens*, welche Art ursprünglich aus dem Geschiebe des *Leptaena*-Kalkes von Öland stammt, auch in Estland in der Lyckholm-Stufe zu finden ist. Ein Exemplar davon, aus der Lyckholm-Stufe, befindet sich in den Sammlungen des Geologischen Museums in Berlin.

### Clitambonacea incertae familiae.

Von den estnischen und ostbaltischen Arten ist für die *Pahlenella* (vgl. S. 21) und *Lacumarites* n. gen. die Familienzugehörigkeit nicht mit Sicherheit festzustellen. Wir betrachten diese Formen daher als incertae familiae.

***Lacunarites* n. gen.**

(Lacunar — „Zimmerdecke mit Vertiefungen verziert“.)

Genotyp ist *Lacunarites ilmatar* n. sp. aus dem Rogö-Kalksandstein (B<sub>III</sub>) der Halbinsel Paldiski.

Diese Gattung unterscheidet sich von allen Klitamboniten durch ihre tief konkave Dorsalschale und ihre eigenartige Skulptur, welche aus Längsrippen und groben Querriefen besteht. Dadurch erscheint die Schale als mit Vertiefungen verziert („lacunar“). Eine ähnliche Skulptur lernten wir bei *Kullervo* kennen; doch bei *Kullervo* ist die Brachialschale flach oder etwas konvex, und bei *Lacunarites* fehlt die Hemisyrix im Spondylium.

Neben dem Genotyp ist noch eine zweite *Lacunarites*-Art bekannt — die *Orthis*, resp. *Leptaena ornata* Eichwald, wahrscheinlich aus den C<sub>1</sub>-Schichten der Umgebung von Leningrad.

Ob *Lacunarites* eine Klitambonitide oder ein „*Gonambonites*“ (sensu lato) ist, kann auf Grund des vorhandenen dürftigen Materials leider noch nicht entschieden werden. Soweit an Splintern festgestellt werden konnte, ist die Schalensubstanz pseudopunktiert; bei dem hier allerdings nur hinten sessilen (oder tangentialen) Spondylium fehlen aber die für *Estlandia* und *Antigonambonites* so charakteristischen Nebensepten. Der Innenbau der Dorsalschale ist dabei noch sehr wenig bekannt.

***Lacunarites ilmatar* n. sp.**

(Ilmatar — ein Name aus der finnischen Mythologie.)

Taf. XXVII, Fig. 5 a, 5b, 6; Taf. XXXVII, Fig. 3 a — 3 c; Textabb. 26.

Holotyp ist das ganze Exemplar Taf. XXXVII, Fig. 3 a — 3 c und Textabb. 26, aus den B<sub>III</sub>-Schichten von Paldiski. Die Schale ist 15 mm lang, 19 mm breit und 8 mm hoch. Der Areawinkel ist stumpf, die Pedikelarea ist stark nach hinten geneigt und fast flach, die brachiale Area dagegen steht senkrecht zum Schalenrande und ist konvex. Das Chilidium und die A-Platte sind schmal, und die letztere trägt an ihrer Spitze das vernarbte Foramen. Der Schalenrand ist abgerundet und die Ecken sind spitz. Die Pedikelschale ist stark konvex, die Brachialschale tief konkav. Besonders vertieft erscheint sie am Nabel. Die Skulptur besteht aus sehr groben Längsrippen, deren man am Schalenrande 4—5 auf 5 mm zählt. Die Querrie-

fung ist ebenfalls grob, so dass die Schalenskulptur eine Netzzeichnung mit tiefen Maschen bildet. Der Schlossfortsatz ist, soweit man es feststellen konnte, als eine einfache aufrechte Platte ausgebildet (Taf. XXXVII, Fig. 36).

Die zweite Pedikelschale Taf. XXVII, Fig. 5 a, 5 b ist an der Oberfläche besser erhalten. Man sieht, dass die Hauptrippen wie durch Einschaltung so auch durch Spaltung sich vermehren. Hier sind bis 6 Rippen auf 5 mm vorhanden. Innerlich zeigt diese Schale ein niedrig gestelltes, kurzes Spondylium ohne Hemisyrix. Die Schlosszähne sind abgerundet.

Das dritte Exemplar (Taf. XXVII, Fig. 6) hat einfache Rippen und eine aufrechte Pedikelarea. Vielleicht ist es die Vertreterin einer besonderen Form; doch dies kann erst auf Grund besseren Materials entschieden werden.

*Lacunarites ilmatar* unterscheidet sich von der *ornata* Eichwald durch die dickere und grössere Schale und durch gröbere Längsrippen.

### ***Lacunarites ornatus* (Eichwald).**

Taf. XXVII, Fig. 4.

*Orthis ornata* Eichwald (23), s. 160; *Leptaena ornata* Verneuil (19), S. 220, Taf. XV, Fig. 8.

*Lacunarites ornatus* zeigt dieselbe Netzskulptur wie *ilmatar*. Beim *ornatus* sind aber die Längsrippen feiner, indem man ihrer hier bis 8 auf 5 mm zählt. Es können hier auch Haupt- und Nebenrippen unterschieden werden. Von dieser zierlichen Art liegt uns nur eine schlecht erhaltene Brachialschale (Taf. XXVII, Fig. 4) vor. Das Chilidium bildet einen flachen Bogen und ist mit dem Schlossfortsatz verwachsen. Die Schwelle hat die Gestalt einer strophomenoiden Kniefalte. Der Randsaum, resp. die Schleppe trägt strichartige Gefässkanälchen, welche denen der *Kullervo* ziemlich ähnlich sind. *L. ornatus* ist in Estland nicht gefunden worden. Er kommt vor in Russland, an der Pulkowka, und stammt vielleicht aus dem oberen Vaginatenkalk (BIII $\gamma$ ) oder aus den tiefsten Schichten des Echinosphäritenkalkes (C $_1\alpha$ ).

## Anhang.

### Über die Hesperorthinae und Dolerorthis.

In der vorliegenden Darstellung der Klitamboniten wurde oft ihre Verwandtschaft mit den Strophomenacea hervorgehoben, um zu zeigen, dass die Clitambonacea mehr Beziehungen zu den Plektambonitiden und den Strophomeniden als zu den Orthacea aufweisen. Allerdings sind die strophomenoiden Merkmale bei den Klitamboniten vereinzelt, zerstreut anzutreffen. Falls man aber von der *Rauna strophomenoides* ihre Runzeln, von *Estlandia marginata* (oder von einem beliebigen „Gonamboniten“) die Pseudoporen, von *Lacunarites* die *Rafinesquina*-artige Wölbung, von *Kullervo* die Strophomenidenfurche u. s. w. herausgreift, dann entsteht der sonderbare Eindruck, als ob es Elemente von Strophomenacea seien, welche in geringer Konzentration im Klitambonitenmeer schweben und manchmal auftauchen oder wiederkehren.

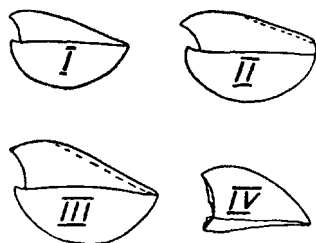


Abb. 42. Seitenprofile von Hesperorthinen. I — ein erwachsenes Exemplar von *Boreadorthis crassa* aus den  $F_1$ -Schichten von Moe; II — eine gerontische Schale von *Boreadorthis crassa* aus  $F_1$  von Moe, dieselbe: Textabb. 45 und 46 (oben); III — *Boreadorthis recula* aus den  $F_1$ -Schichten Estlands, dieselbe Schale: Textabb. 47 (unten); IV — *Barbarorthis foraminifera*, dasselbe Exemplar: Taf. IX, Fig. 1 a — 1 c. (I—III in nat. Grösse, Fig. IV ist ca  $\times 2$  vergr.)

Allerdings sind bei den Klitamboniten ähnliche Beziehungen auch zu den Orthacea vorhanden, und um diese zu illustrieren, aber auch um eine *Orthis* (s. lato) zum Vergleich mit *Clitambonites* u. a. bei der Hand zu haben, sollen im folgenden einige neue orthoide Formen beschrieben werden. Eine davon hat sogar ein Foramen, ein Chilidium und eine  $\Delta$ -Platte, wie es bei den Clitam-

bonacea und Strophomenacea vorkommt; und zwar ist das Foramen bei ihr auf der  $\Delta$ -Platte, also speziell klitambonitenartig, gelegen.

Es sind dies Formen, welche sehr gut in die Unterfamilie der Hesperorthinae Schuchert & Cooper hineinpassen, da sie alle ein Chilidium und eine, obwohl z. T. rudimentäre  $\Delta$ -Platte besitzen und dabei besonders lange Kruralplatten und eine ziemlich gleichartige Skulptur aufweisen. Unter die Hesperorthinae (*Hesperorthis* s. str.) wurde auch — und dies mit gutem Recht — von seiten Schuchert's & Cooper's die *Orthis inostrancefi* Wysog. und ihre zwei Unterarten (*ubjaënsis* und *viruana* A. Ö.) eingereiht; daneben auch die *Schizoramma* Foerste, welche Gattung in Estland ebenfalls vertreten ist. Es gehört hierzu auch die *Orthis freija* Öpik (1), welche bei Schuchert & Cooper unter *Orthis* sensu stricto<sup>1)</sup> gestellt wurde. Es ergibt sich also die folgende Hesperorthinenliste für Estland:

- Hesperorthis davidsoni* (Vern.)
- Hesperorthis inostrancefi* (Wysog.)
- H. inostrancefi ubjaënsis* (Ö.)
- H. „ viruana* (Ö.)
- Schizoramma freija* (Ö.)
- Barbarorthis foraminifera* n. gen., n. sp.
- Boreadorthis sadewitzensis* (Römer)
- B. crassa* nov. sp.
- B. recula* nov. sp.
- B. recula aequivalvata* nov. subsp.

Es gibt aber noch unbeschriebene Hesperorthinen im Silur Estlands und vielleicht auch im übrigen Europa, und daher verlieren diese Orthiden viel vom spezifisch Amerikanischen, Westlichen, Hesperischen, wie es von Schuchert & Cooper (2) S. 86 betont wurde. Nicht mit viel geringerem Recht können die Hesperorthinae auch als abendländische Orthiden bezeichnet werden.

Schuchert & Cooper (2), S. 110—112 vergleichen in der Besprechung der Familie der Klitambonitiden diese mit

1) Aus dem Verzeichnis der europäischen *Orthis*-Arten bei Schuchert & Cooper (2), S. 76 müssen auch *O. frechi*, *schmidti* und *kukersiana* ausgeschlossen werden, da es alles zweifellose *Cyrtotonotella*-Arten sind.

*Orthis* und *Hesperorthis*. Sie sollen alle dieselbe dorsale Muskulatur und ventrale Gefäß- und Ovarialabdrücke besitzen. Wie wir aber gesehen haben (S. 18—21), ist gerade die dorsale Muskulatur (Muskelnarben) der Klitambonitiden durch mehrere Bautypen vertreten, und man kann nur von einer annähernden Ähnlichkeit zwischen den Narben von *Clitambonites* und *Vellamo* einerseits und *Orthis* und *Hesperorthis* andererseits reden, wobei diese Ähnlichkeit sich bei diesen Formen auf das Vorhandensein von 4 Narben und einem Mittelseptum gründet. Es ist dies also eine sehr allgemeine Erscheinung, welche keine Schlüsse über den Verwandtschaftsgrad zulässt. Die Ähnlichkeit der Gefäße beruht nur darauf, dass bei den Hesperorthinen ebenfalls intervaskuläre Septen auftreten. Gerade das ventrale Gefäßnetz der Orthiden, wo durch die *vascula media* die randlichen *vascula arcuata* (pallial markings) gebildet werden, ist weit spezialisierter als das der Klitamboniten, wo die *vascula arcuata* fehlen und das Gefäßnetz polypalmat ist. Auch die spezialisierten Ovarien fehlen bei den Klitamboniten noch ganz. Vgl. hierzu S. 45—47 und 54—63.

Somit bleiben uns die  $\Delta$ -Platte und das Chilidium als Klitambonitidenmerkmale der *Hesperorthinae* übrig. Bei den letzteren treten sie aber sporadisch auf, und da einige ältere Hesperorthinen diese Platten nicht besitzen, wohl aber die jüngeren (*H. tricenaria*, *B. foraminifera*), so handelt es sich hier vielleicht um ein neues Auftauchen von inzwischen latent gewordenen Kalkgebilden, wobei die entsprechenden Weichteile stets vorhanden waren, aber nicht immer Kalk absonderten. Ältere *Orthoidea*, im Kambrium, zeigen ja häufig das Pseudodeltidium und chilidiale Platten.

Alle solche Überlegungen führen zu dem Resultat, dass die *Hesperorthinae* echte *Orthacea* sind und dass die Klitamboniten unter die *Orthoidea* nicht mitgerechnet werden können.

Andere, relativ späte *Orthoidea*, wie *Valcourea* und *Taffia*, zeigen ebenfalls diese Platten wieder. *Valcourea* mag in der Tat eine Dinorthide sein. *Taffia* aber hat grobe Warzen, daher auch eine strophomenoide Struktur, kann also gar nicht unter die *Orthacea*, sondern muss entweder unter die *Clitambonacea* oder unter die *Strophomenacea* gestellt werden. Letzteres wird wohl das richtigere sein.

Nach Schuchert & Cooper (2), S. 74 sind die Hesperorthinae eine Unterfamilie der Orthidae, sie werden aber nicht von *Orthis* abgeleitet, sondern gehen als selbständiger Zweig aus den Eoorthidae hervor. Da dieses durchaus möglich ist, wäre es logisch, die Hesperorthinae als eine Unterfamilie der Eoorthidae zu betrachten. Es ist interessant hier zu vermerken, dass eine so vielgenannte Art wie *Orthis callactis* Dalman, welche unzweifelhaft als Glied der Gattung *Orthis* angesehen wird, eine *Hesperorthis*-artige, fein längsgestreifte Oberfläche besitzt. Möglicherweise spalten sich die Hesperorthinae und Orthinae daher nicht unmittelbar von *Eoorthis*, sondern von einer gemeinschaftlichen, uns leider unbekanntem Zwischenform ab.

In den Betrachtungen über das Gefässnetz der Orthacea (S. 54—63) wurde auch festgestellt, dass die Gattungen *Cyrtanotella*, *Glossorthis* und *Dolerorthis* von *Orthis* s. str. abzuleiten sind und dass die beiden ersteren eine besondere Übergangsgruppe zu den Formen mit oligopalmater Dorsalschale bilden. Wir bezeichnen die letzteren als eine besondere Familie der **Dolerorthidae** nov. (mit einer Unterfam. der Dolerorthinae). Es sind dies also Orthacea mit oligopalmatem dorsalem und ventralem Mantellappen, während bei den anderen Orthacea die ventrale Schale oligopalmat, die dorsale aber polypalmat erscheint. Unter die Dolerorthidae rechnen wir *Dolerorthis* und *Glossorthis*. Die Orthinae mit *Orthis* und *Cyrtanotella* sind dann ein Zwischenglied zwischen den Dolerorthidae und den übrigen Orthacea. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, dass auch die *Nicolella* und die Productorthinae, welche ja beide zusammen eine natürliche Gruppe bilden (gleicher Bau der Dorsalschale, mit gleichgestalteten Schliessernarben, Anker mit Chilidium und vollkommen gleicher Habitus), in die Dolerorthidae hineinzustellen sind. Da aber ihr Gefässnetz noch nicht genügend bekannt ist, so werden sie vorläufig als ein besonderer Seitenzweig der Orthidae behandelt.

*Dolerorthis* wurde von Sch. & C. unter die Hesperorthinae gestellt, ist aber von den letzteren prinzipiell verschieden, indem bei *Dolerorthis* die  $\Delta$ -Öffnung normal breit ist und keine Platten führt.

Alle diese Tatsachen und Hypothesen fassen wir schematisch im Stammbaum Tabelle IV zusammen.



scheinlicher aber von den Orthidae abstammen. Der Weg zur Herleitung von *Plectorthis* über *Finkelnburgia* ist gar nicht denkbar, da diese letztere unter die Clitambonacea gehört. Von den Eoorthidae spalten sich, der Auffassung von Schuchert & Cooper (2), S. 74 gemäss, die Hesperorthinae ab. Von den Orthidae, und zwar gerade von *Orthis* s. stricto, spaltet sich ab die mit oligopalmatem dorsalem Gefässnetz versehene *Glossorthis*, wobei der letztere Bautyp sich in Form der extrem oligopalmaten *Dolerorthis* bis ins Silur fortsetzt. Sie bilden zusammen die Fam. der Dolerorthidae. Die *Cyrtotonotella* ist eine Zwischenform, welche von *Orthis* abstammt, aber gleichzeitig Merkmale der *Nicolella* (Gestalt) und *Dolerorthis* (Gefässe) aufweist. Ebenfalls aus den Orthiden oder aus deren noch unbekanntem älteren Gliedern gehen die Productorthinae und die *Nicolella* hervor, welche beide ja nur im Aufbau des ventralen Muskelarbenfeldes voneinander abweichen.

Der Hauptstamm der Orthacea ist hier sehr schematisch dargestellt worden, da er aus mehreren Familien, also eigentlich auch aus besonderen Ästen und Internodien aufgebaut ist.

Im Stammbaum der Orthacea haben keinen Platz gefunden:

1) Die Protorthiden, da wir diese als Protorthacea in die Nähe der Clitambonacea (Clitambonoidea) gestellt haben (S. 70). 2) Die Finkelnburgiidae und Skendiidae, welche ebenfalls als Clitambonacea gedeutet werden. 3) Die Porambonitidae und Lycophoriidae, weil wir sie vorläufig als incertae superfamiliae ansehen und weil die ersteren von den oligopalmaten Orthiden nicht abgeleitet werden können. Letzteres ist aber für die *Lycophoria* dennoch denkbar, da diese ventrale vascula arcuata besitzt. Die Porambonitidae dagegen scheinen wie in der dorsalen, so auch in der ventralen Schale polypalmat zu sein. 4) Aus den Orthidae und Orthacea und sogar aus den Orthoidea schliessen wir die Taffiinae aus, weil Taffia eine pseudopunktierte, strophomenoide Schale hat. 5) Die Dinorthidae sind nur ohne Palaeostrophomena denkbar [vgl. A. Öpik (5) und (8)]; dabei können *Planidorsa* und *Valcourea* im Stammbaum keinen sicheren Platz erhalten, weil ihre Organisation noch nicht genügend bekannt ist. 6) Die *Angusticardinia* ist noch zu wenig erforscht, ihre Schalenstruktur ist unbekannt. 7) *Paurorthis* [vgl. A. Öpik (7)] gehört in die Dalmanellacea hinein.

Die Hauptgründe der Verschiedenheit der von uns vertretenen Auffassung bezüglich der Clitambonacea und Orthacea gegenüber Schuchert & Cooper liegen wohl darin, dass hier zur Beurteilung der phylogenetischen und systematischen Beziehungen auch das Gefässnetz herangezogen, die „strophomenoide“ Schalenstruktur mehr berücksichtigt und die zeitliche Reihenfolge (*Apomatella* als älteste Clitambonitida) genauer beachtet wurde. Aber auch in manchen weniger wichtigen Punkten (Deutung des Spondyliums u. a.) sind die Ansichten verschieden gewesen. Wir können auch den cardina-

lia (Anker) keine zu grosse Rolle zuschreiben. Z. T. haben wir unsere Stellung schon früher erörtert [A. Öpik (8)]. Hier möchten wir noch darauf hinweisen, dass die Fulkrallplatten nicht von der orthoiden Bauart untrennbar sind, da sie auch bei Clitambonacea (*Ladogiella*, Taf. XLII, Fig. 1, *Finkelburgia*) vorkommen und innerhalb einer und derselben Art ebenfalls ganz unbeständig sind. *Cyrtototella kukersiana* Taf. XLVI, Fig. 1 hat starke, Taf. XLV, Fig. 1 hat schwächere, und Taf. XLVII hat gar keine Fulkrallplatten, ein ähnliches Verhalten besteht auch bei den Dalmanellacea [A. Öpik (7)], bei *Glossorthis* und bei *Ladogiella* 1). Auch soll nicht die Bauart der notothyrialen Plattform überschätzt werden: wo die Dorsalschale flach oder konkav ist, ist diese Plattform mit dem Schalenboden verwachsen; ist die dorsale Schale mehr oder weniger bauchig, so erscheinen diese Plattform und die Crura unterhöhlt (*Hebertella*, *Estlandia*). Es ist dies also ein Merkmal, welches vom Habitus stark beeinflusst wird; es ergibt kein genügend unabhängiges Kriterium und kann daher nur mit besonderer Vorsicht Verwendung finden.

### Superfam. Orthacea.

#### Subfam. Hesperorthinae Schuchert & Cooper.

##### *Barbarorthis foraminifera* n. gen., n. sp.

Taf. VIII, Fig. 3; Taf. IX, Fig. 1 a — 2 c, 4 a, 4 b; Textabb. 42.

Die Gattung *Barbarorthis* unterscheidet sich von allen Gliedern der Hesperorthinae durch das perforierte Pseudodeltidium. Von *Hesperorthis* unterscheidet sie sich ausserdem durch Einschaltung je einer schwachen Längsrippe (Taf. IX, Fig. 4 b) zwischen je zwei Hauptrippen und durch das Fehlen der feinen Längsstreifung („parvicostellae“) in den Rippentälern. Wegen der flachen Brachialschale hat *Barbarorthis* grosse Ähnlichkeit mit *Hesperorthis tricenaria*. Genotyp ist die einzige vorhandene Art, *B. foraminifera* aus der unteren Abteilung der Lyckholmstufe ( $F_{1\alpha}$ ) von Moe.

Der Holotyp (Taf. IX, Fig. 1 a — 1 c und Textabb. 42) ist 6 mm lang (dorsale Schale), 9 mm breit und 4 mm hoch.

1) Möglicherweise handelt es sich bei den Fulkrallplatten um einen Gefässwulst, worauf ihre Lage am Rande der Zahngruben und ihr sporadisches, gewöhnlich auf gerontisch: Schalen beschränktes Auftreten hindeuten.

Die Area ist schwach geneigt und gekrümmt. Die  $\mathcal{A}$ -Platte hat einen tiefen chilidialen Ausschnitt und trägt ein fast verarbeitetes Foramen. Das Chilidium ist niedrig und der Schlossfortsatz fein und einfach. Die Brachialarea ist flach, dreieckig und der Areawinkel ist stumpf. Die Skulptur besteht aus 18 faltenartigen Längsrippen mit abgerundeten Kämmen und dazwischen gelegenen feineren Einschaltstreifen. Die Querriefung ist sehr fein, feiner als bei irgendeiner anderen *Orthis*-Art. Die Brachialschale ist flach. Die zweite ganze Schale (Taf. IX, Fig. 2 a, 2 b) ist noch etwas flacher und hat nur 16 Rippen. Das Foramen und die  $\mathcal{A}$ -Platte wurden beim Präparieren etwas verletzt. Die isolierte Brachialschale Taf. VIII, Fig. 3 und Taf. IX, Fig. 4 a, 4 b ist 7,5 mm lang, 10 mm breit und trägt 16 Hauptrippen. Auch die feinen Zwischenrippen sind hier gut sichtbar (Taf. IX, Fig. 4 b). Innerlich fehlt das Mittelseptum. Das elliptische, grosse Muskelnarbenfeld ist kaum angedeutet. Die ursprünglich langen Kruralplatten sind hier leider abgebrochen. Der Schlossfortsatz ist einfach und trägt, wie bei *Hesperorthis tricenaria*, eine Furche an der Basis. Neben den Furchen, welche den groben und feineren Rippen entsprechen und von den randlichen Gefässen herrühren, sieht man hier noch eine feine randliche Streifung (Taf. VIII, Fig. 4 a), welche als Abdrücke der feinen, kapillaren Verzweigungen des Gefässnetzes zu deuten ist.

### ***Boreadorthis* n. gen.**

(*Βορεάς* — Tochter des *Βορέας*, Boreade.)

Genotyp ist *Orthis crassa* n. sp. aus dem Lyckholm-Kalkstein (F<sub>1</sub>) von Estland.

Es ist dies eine echte Hesperorthine, indem hier (Taf. IX, Fig. 3 a) eine schmale  $\mathcal{A}$ -Öffnung mit einer kleinen  $\mathcal{A}$ -Platte und verdickten Rändern, lange Crura (Textabb. 43) und charakteristische ventrale Muskelnarben (Textabb. 43) vorliegen. Die hohe Pedikelarea und die Skulptur (geringe Zahl der Längsrippen und feine Längsstreifung, „parvicostellae“) gleichen denen von *Hesperorthis tricenaria* und *inostrancefi* (Wysog.). *Boreadorthis* unterscheidet sich aber durch die starke Wölbung der dorsalen Schale, welche (Textabb. 42) doppelt so stark ist wie die Wölbung der Ventralschale. *Hesperorthis* und *Barbarorthis* haben flache, resp. konkave Dorsalschalen, und *Schizoramma* hat eine nur schwach gewölbte dor-

sale Schale und zahlreiche Spaltrippen. Die Wölbungsverhältnisse der *Boreadorthis* dienen auch zur sicheren Unterscheidung dieser Gattung von *Orthis* s. str., wo eine ähnliche Schalenskulptur vorliegt. Ferner hat *Boreadorthis* auf der Pedikelschale eine



Photo A. Ö.

Abb. 43. *Boreadorthis crassa* n. sp. aus dem Lyckholm-Kalkstein von Moe Koll. A. Wahl, Mus. Tartu. Innenfläche einer dorsalen (oben) und einer ventralen (unten) Schale,  $\times 4$  der nat. Grosse. Bei der dorsalen Schale fallen die langen, faltenförmigen Kruralplatten, bei der ventralen — das schmale Deltidium mit einer kleinen  $\Delta$ -Platte auf.

*Orthis* fehlende, mehr oder weniger flache mediane Depression (Textabb. 42).

Schuchert & Cooper (2) stellen endlich noch eine Gattung, die *Dolerorthis*, in die *Hesperorthisinae* hinein.

*Dolerorthis* ist auch von starker dorsaler Wölbung und hat eine flache ventrale Depression, weshalb zwischen den beiden, der *Dolerorthis* und der *Boreadorthis*, eine nähere morphologische Ähnlichkeit besteht. Doch hat die *Dolerorthis* ein breites, stets offenes Deltidium und auch kein Chilidium, während in der dorsalen Schale ein zwar kurzes, aber recht deutliches Septum

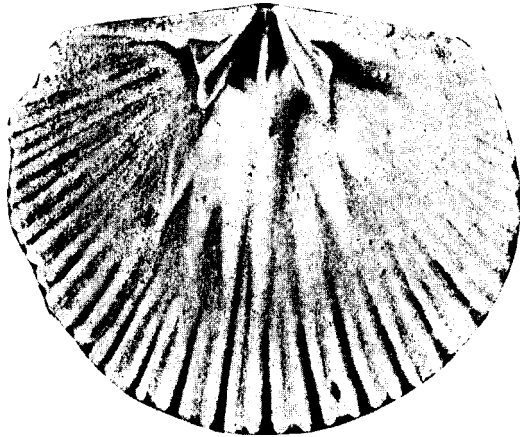


Photo A. Ö.

Abb. 44. Innenfläche einer Dorsalschale von *Orthis inostrancefi* aus Kohtla, C<sub>3a</sub>, ca  $\times 4$  der nat. Grösse. Erhalten sind die langen Kruralplatten und der dreifache Schlossfortsatz. An Gefässabdrücken sieht man die Wülste der *vascula media* und *v. myaria*; *v. arcuata* scheinen nicht vorhanden gewesen zu sein. Koll. d. Verf., Museum Tartu.

vorliegt. *Dolerorthis* ist auch nicht so bauchig wie *Boreadorthis*. Von den früher bekannten Arten kann nur die *Orthis sadewitzensis* Roemer als eine *Boreadorthis* angesehen werden.

#### ***Boreadorthis crassa* n. sp.**

Taf. IX, Fig. 3 a, 3 b; Textabb. 42, 43, 45 und 46 (oben).

Holotyp ist die ganze Schale Textabb. 42 II, 45 und 46 aus den Kalksteinen der Lyckholm-Stufe (F<sub>1</sub>) von Moe. Von *Orthis sadewitzensis* Roemer (36), S. 36, Taf. V, Fig. 7 a — 7 c unterscheidet sich unsere Form durch geringere Wölbung der dorsalen Schale und durch eine etwas geringere Zahl von Längsrippen. Die typische *sadewitzensis* hat 25 Rippen (nach Roemer), die *crassa* dagegen 18 bis 21. Das neanische Exemplar Taf. IX hat 18, und 21 ist die Zahl der Rippen des gerontischen Holotyps. Dass hier nicht ein Fehler von Roemer vorliegt, ist sicher: von den zwei Schalen der *Orthis sadewitzensis* aus Sadewitz, welche

in den Sammlungen des Geol. Museums Tartu aufbewahrt werden, zeigt die eine 26 und die andere sogar 30 Längsrippen. Es ist dabei bemerkenswert, dass Fr. Roemer nicht die *Orthisina verneuli* aus dem Sadewitzer Geschiebe nennt, welche ja in jedem Anschluss der Lyckholm-Stufe in Estland zu finden ist, während er die typische *Orthis sadewitzensis* in 30 Exemplaren vor sich hatte. Diese letztere Art ist aber in Estland unter den in Tartu vorhandenen Schalen nur durch einige wenige Exemplare vertreten. Es ist daher sicher, dass es sich bei Roemer um

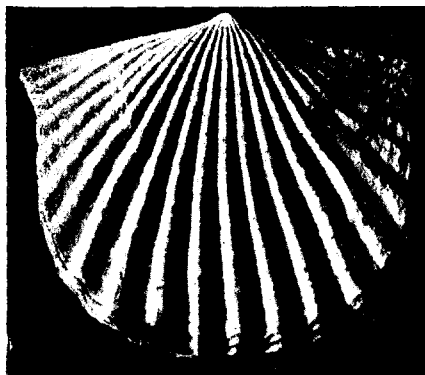


Photo A. Ö.

Abb. 45. *Boreadorthis crassa* nov. sp., aus den  $F_1$ -Schichten von Moc. Koll. A. Wahl, Mus. Tartu. Ventrale Ansicht,  $\times 2,5$  der nat. Grösse. Auf der linken Seite sieht man auch die feine Längsstreifung, „parvicostellae“. Dieselbe Schale Textabb. 46 (oben) und 42 II (Profil).

das Geschiebe der Lyckholm-Stufe handelt, es kann aber vermutet werden, dass deren Heimat nicht das Festland von Estland ist.

Das typische Exemplar der *crassa* (Textabb. 45 und 46) ist 21 mm breit, 17 mm lang (dorsale Schale) und 11 mm dick. Die Rippen haben abgerundete Kämme, sind steil und die Zwischenräume sind so breit wie die Rippen selbst. Die Rippen und die Zwischenräume sind sehr fein längsgestreift. Die zarte Querriefung ist wahrscheinlich schon zu Lebzeiten abgenutzt worden. Die Brachialarea ist kurz, etwas gebogen und liegt in der Ebene des Schalenrandes. Die Pedikelarea ist etwas geneigt (apsaklin) und gebogen. Die schmale  $A$ -Öffnung zeigt eine kleine  $A$ -Platte. Die Schalenecken sind zugespitzt. Die grösste Breite liegt am Schlossrande. Der Innenbau der *crassa* ergibt sich

aus Textabb. 43. Die Brachialschale hat grosse, faltenförmig gebogene Kruralplatten, tiefe Schlossgruben, einen einfachen Schlossfortsatz und kein Septum. Das Septum fehlt allerdings nur in der Jugend und bei reifen Schalen. Gerontische Exemplare zeigen einen sehr kurzen, flachen Wulst. Wäre nicht die

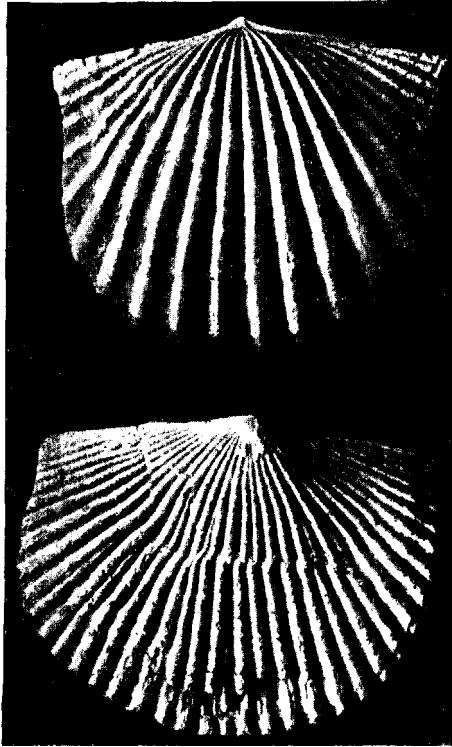


Photo A. Ö.

Abb. 46. Oben — *Boreadorthis crassa*, dorsale Ansicht des Holotyps (siehe Textabb. 42 und 43), 2,5 der nat. Grösse. Unten — *Boreadorthis recula acquivelata* aus dem F<sub>1</sub>-Kalkstein von Unemõisa. Koll. Fr. Schmidt, Naturforschergesellschaft Tartu.  $\times$  2,5 der nat. Grösse.

starke Wölbung vorhanden, so könnte bei der Dorsalschale fast eine Verwechslung mit *Orthis inostrancefi* (Textabb. 44) stattfinden<sup>1)</sup>. In der Pedikelschale haben wir relativ kräftige Schlosszähne und Zahnstützen, grosse, nach vorne zugespitzte Muskelnarben,

1) Die *inostrancefi* hat auch eine kürzere Schlosslinie und einen mehr gerundeten Umriss. Der dreifache (Textabb. 44) Schlossfortsatz der *inostrancefi* ist eine sporadische Erscheinung und ist auch bei der *crassa* denkbar.

ähnlich wie bei *Orthis* (*Hesperorthis*) *inostranceji* Wysog. [A. Öpik (1), Taf. I, Fig. 3], und die charakteristischen intervaskularen Septen oder Leisten der Ovarialfelder. Taf. IX ist eine kleine, neanische, 6 mm lange Schale derselben Art, zum Vergleich mit *Barbarorthis*, abgebildet. Sie hat nur 18 Längsrippen, auf denen die Querriefung sich erhalten hat, und eine kleine  $\Delta$ -Platte.

***Boreadorthis recula* n. sp.**

Textabb. 42 III. 47.

Holotyp ist die ganze Schale Textabb. 47 unten und Textabb. 42 III, aus den Kalksteinen der Lyekholm-Stufe

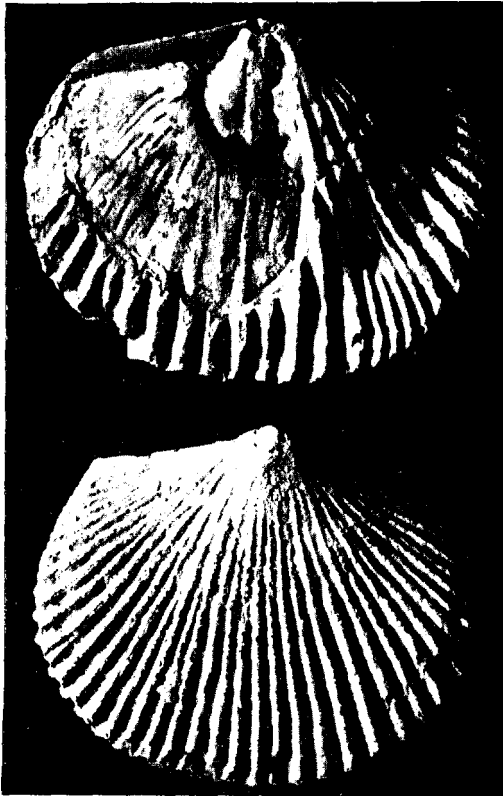


Photo A. Ö.

Abb. 47. *Boreadorthis recula* n. sp., ca  $\times 2,5$  der nat. Grösse. Koll. Fr. Schmidt, Geol. Mus. Tartu. Beide Stücke stammen aus dem F<sub>1</sub>-Kalkstein Estlands, die genaue Lokalität ist aber unbekannt. Oben — ein ganzes Exemplar mit z. T. abgesprengter Schale, die ventralen Muskelnarben und die intervaskularen Leisten zeigend. Unten — Ventralansicht des Holotypus (derselbe Textabb. 42 III).

(F<sub>1</sub>) Estlands. Genaue Fundstelle unbekannt. Diese Art unterscheidet sich von der *sadewitzensis* und *crassa* durch die geringere Breite des Schlossrandes, durch die bedeutend grössere Zahl der Rippen (ca 43), welche sehr schmal und hoch sind, und durch die etwas höhere Area. Auch Spaltrippen treten hier sporadisch und in geringer Zahl auf. Der Holotyp ist am Schlossrande 20 mm breit, die grösste Breite beträgt 25 mm, die Dicke 11 mm. Die Brachialschale ist stark bauchig gewölbt.

Das zweite Exemplar, Textabb. 47 oben, zeigt die hesperorthinenartigen Muskelnarben, wobei die in der Mitte gelegene, rinnenförmige Schliessernarbe abgegrenzt erscheint; auch die intervaskularen (resp. interovarialen) Septen treten hervor.

### ***Boreadorthis recula aequivalvata* nov.**

Textabb. 46 (unten).

Holotyp ist die abgebildete, aus dem Lyckholm-Kalkstein (F<sub>1</sub>) von Uuemõisa stammende Schale. Von der Grundform unterscheidet sich diese Unterart durch etwas geringere Rippenzahl (37), breiteren Schlossrand und geringere Wölbung der Brachialschale, welche in dieser Hinsicht der Pedikelschale fast gleich kommt. Ein anderes Exemplar dieser Form (Samml. Naturforscher-Gesellschaft Tartu, Koll. Fr. Schmidt und Harder) stammt aus den F<sub>1</sub>-Schichten von Paluküla. Der Holotyp ist 22 mm breit 17 mm lang und 8 mm dick. Fr. Schmidt (37) hat diese Form als *Orthis scotica* McCoy bezeichnet.

### **Fam. Dolerorthidae nov.**

#### **Subfam. Dolerorthinae nov.**

Die Glieder dieser Familie sind bei uns im Abschnitt XV, S. 61 über das Gefässnetz der Orthacea besprochen und Taf. XLIV abgebildet worden. Vgl. auch S. 180.

Ausserdem ist *Dolerorthis* eingehend bei Schuchert & Cooper (2), *Glossorthis* bei A. Öpik (1) dargestellt. *Glossorthis* wurde noch nachträglich auf das Vorhandensein der *vascula arcuata* in der Brachialschale geprüft. Die Unabhängigkeit der *Dolerorthis* von den Hesperorthinae ergibt sich auch aus dem Bau des Dithyriums. Wie das Notothyrium, so ist auch das Deltidium bei *Dolerorthis* breit, entschieden breiter als bei den Hesperorthinae, und es ist hier keine Spur von einem Chilidium oder einer  $\Delta$ -Platte vorhanden.

## **Tafeln und Textabb. 48—55.**

Sämtliche Tafeln und die Textabb. 24, 27, 29, 31, 33, 36—38, 40, 41 und 43—47 sind vom Verfasser photographisch hergestellt worden nach einer Salmiakweissung der Objekte. Keine Retusche.

Wo der Finder nicht besonders angegeben, handelt es sich um „Koll. des Verfassers“. „Koll.“ bedeutet, dass der Finder unbekannt ist. Alle abgebildeten und untersuchten Stücke werden, mit wenigen Ausnahmen, im Geol. Museum der Universität Tartu aufbewahrt.

## Tafel I.

Alles  $\times 13,5$  der nat. Grösse. Dünnschliffe verschiedener Klitambonitiden, durch Abschleifen der Area hergestellt.

- Fig. 1. *Clitambonites adscendens* Pander, aus Pawlowsk, Koll. K. Grewingk. Typisches Spondylium simplex mit Pulvillus. Vgl. Textabb. 1 . . . . . S. 22, 80
- Fig. 2. *Clitambonites squamatus* (Pahlen), Spondylium simplex mit niedrigem Septum (s) und locker gelegenem Pulvillus (p). Kohtla, C<sub>2</sub>. S. 80
- Fig. 3. *Clinambon anomalus* (Schlothheim), aus dem Keila-Kalkstein (D<sub>2</sub>) von Rakvere. Spondylium simplex. . . . . S. 118
- Fig. 4. *Clinambon anomalus*, derselbe Schliff wie Fig. 3. Vertikaler Querschnitt durch den Schlossfortsatz (Anker), dessen mediane Naht zeigend . . . . . S. 118



1



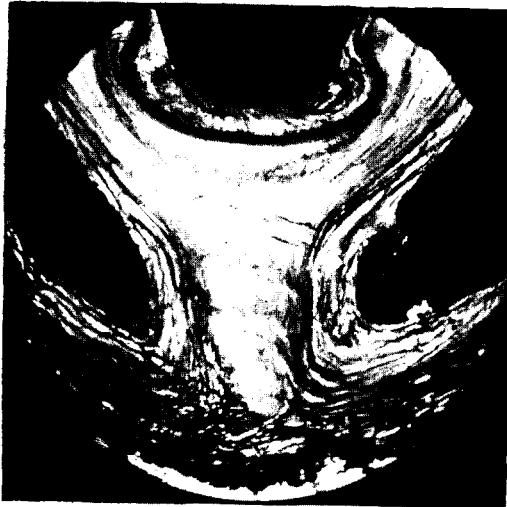
2



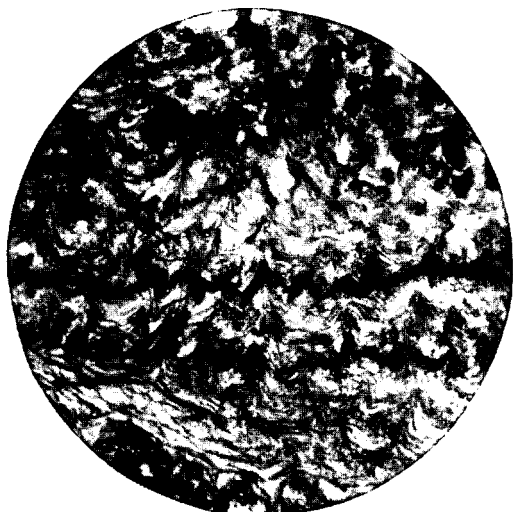
3



4



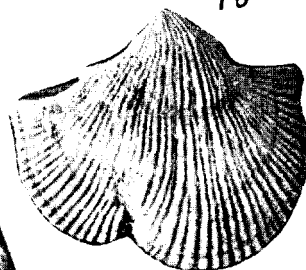
3



1a



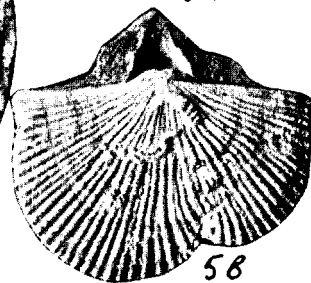
1b



5a



4



5b



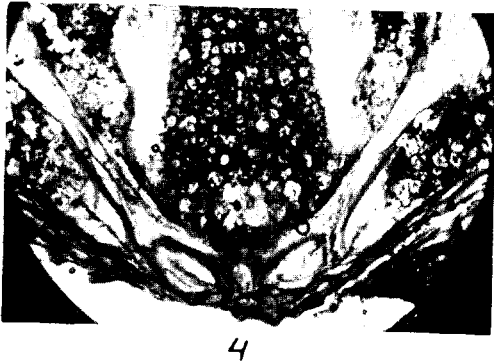
3

## Tafel II.

- Fig. 1 a, 1 b, 3, 3 a. Dünnschliffe durch die Schale von *Estlandia marginata*, deren pseudopunktierte Struktur zeigend. Fig. 1 a ist der Längsschnitt, Fig. 1 b der tangentielle Schnitt durch die Schwelle; der Verlauf der Zuwachslamellen der Schale ist gerstört und die Achsen der Pseudopunkte stehen schief zueinander. Vergr.  $\times 40$ . Fig. 3 und 3 a ist ein und derselbe Längsschnitt durch den viszeralen Schalentheil, wo die Warzen mehr oder weniger parallel gestellt erscheinen. Fig. 3 ist  $\times 40$ , Fig. 3 a  $\times 140$  der nat. Grösse. Fig. 3 a zeigt deutlich die hellen Kerne der Warzen, welche im tangentialen Schnitt (Fig. 1 b) den Eindruck von Punkten machen. Es ist dies eine typische strophomenoide Struktur . . . . . S. 9
- Fig. 4 ist ein tangentialer Schliff durch die Schale der Strophomenacea *Ingria pakriana* A. Ö. (8), dieselbe pseudopunktierte Struktur zeigend. Die Warzen sind aber stark zur Schalenfläche geneigt.  $\times 40$  der nat. Grösse. . . . . S. 133
- Fig. 5 a und 5 b. *Vellamo rara* n. sp., aus den  $C_3\alpha$ -Schichten von Kohfla. Ventrale und dorsale Ansicht ein und desselben Exemplars,  $\times 3,3$  der nat. Grösse. Dasselbe Exemplar Textabb. 30 IX. Vgl. auch Taf. XI, Fig. 1 a — 1 b . . . . . S. 116

## Tafel III.

- Fig. 1. Querschliff durch den hinteren Teil einer jungen ganzen Schale von *Clitambonites schmidti*, aus den C<sub>2</sub>-Schichten von Kohtla. Das Spondylium simplex erscheint hier sessil. o — Zahnstütze und Seitenplatte des Spondyliums; Sp — spondyliare Höhle; Ssp — subspondyliare Kammer; c — Kruralplatte (Wulst der vascula cruralia); np — nodus principalis [vordere Abdachung der notothyrialen Plattform (Anker) mit dem kleinen Höckerchen des vordersten Teiles des Schlossfortsatzes]. × 13,5 der nat. Grösse. S. 24, 83
- Fig. 2. *Clitambonites schmidti* (Pahlen), aus den C<sub>3α</sub>-Schichten von Kohtla, älteres Exemplar, die glatte Schalenstruktur und die imbrikaten Zuwachslamellen des Randes zeigend. × 13,5 der nat. Grösse . . . . . S. 9, 83
- Fig. 3. Querschnitt durch die hinterste Partie von *Ladogiella sphaerica* (Pander). Spondylium simplex mit niedrigem Septum. Pawlowsk, Koll. R. Grewingk. × 13,5 der nat. Grösse . . S. 25, 98
- Fig. 4. Querschnitt durch die hintere Partie einer ventralen Schale von *Antigonambonites planus* (Pander) aus dem Megalaspiskalk (BII) von Wolchow (Koll. ?), × 13,5 der nat. Grösse. Typisches Spondylium triplex. Vgl. Textabb. 3 . . . . . S. 25, 149
- Fig. 5. Querschnitt durch den hinteren Teil einer Dorsalschale von *Estlandia marginata* aus C<sub>3α</sub> von Kohtla. S — Mittelseptum; N — notothyriale Plattform, unterhöhlt; x — die Höhle unter der N-Plattform; a — Schlossfortsatz; c — tief in die Schalen-substanz eintauchende Wurzel der Armträger; t — in den Zahn-gruben haftende Schlosszähne der Ventralschale. Um x herum sieht man die strichartigen Pseudopunkte. × 13,5 der nat. Grösse . . . . . S. 135
- Fig. 6—7. *Apomatella ingraca* (Pahlen), aus dem Megalaspiskalk (BIIβ) von Rannamõisa, × 5 des nat. Grösse. Die Pedikelschale Fig. 6 ist mit der neanischen Pedikelschale von *Clitambonites schmidti*, Textfig. 33, S. 129 zu vergleichen . . . . . S. 71, 128



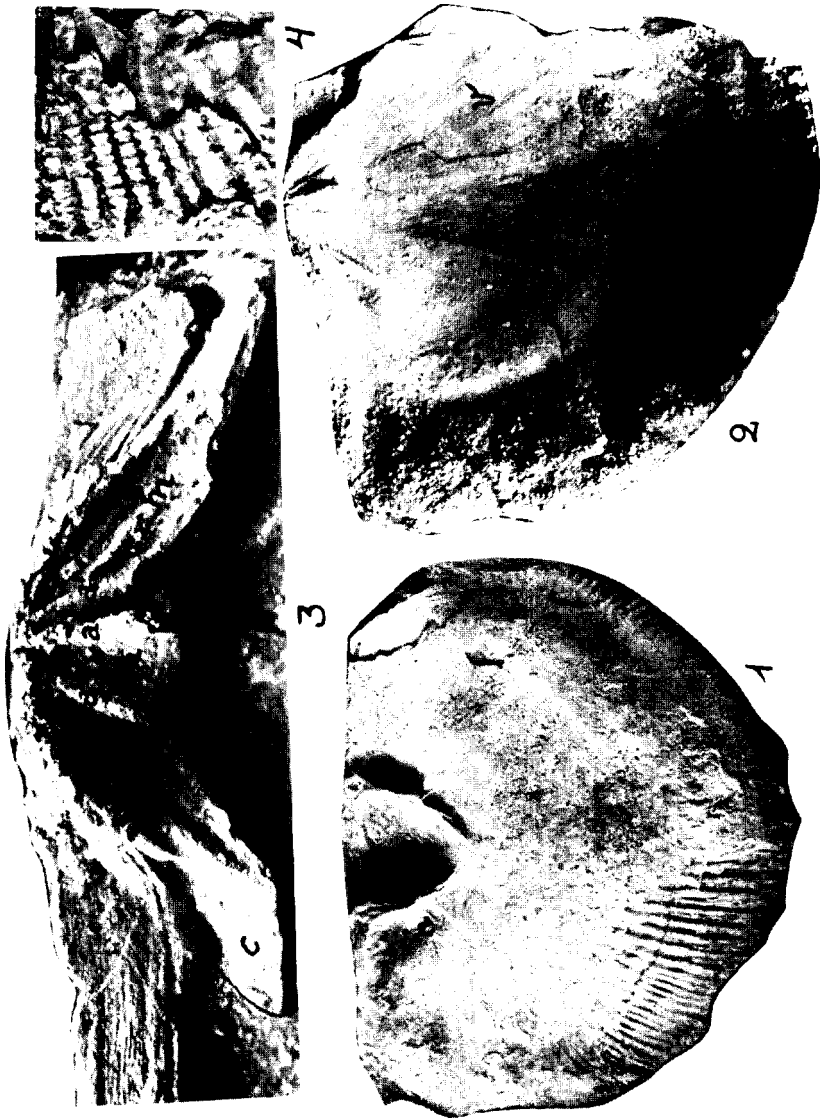


Photo A. Ö.

## Tafel IV.

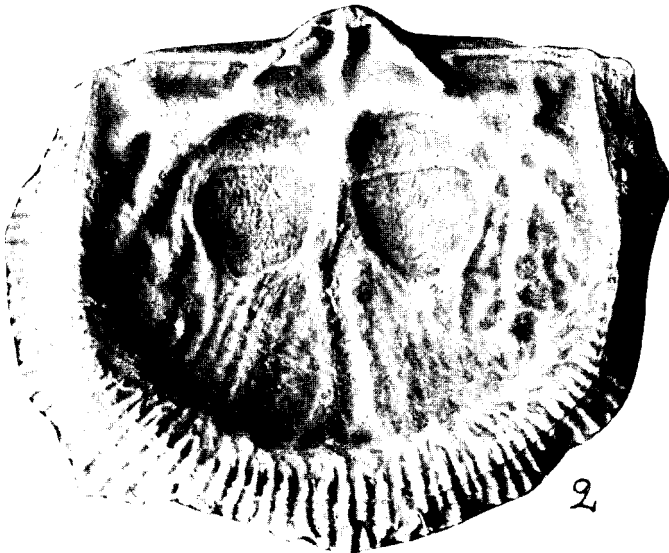
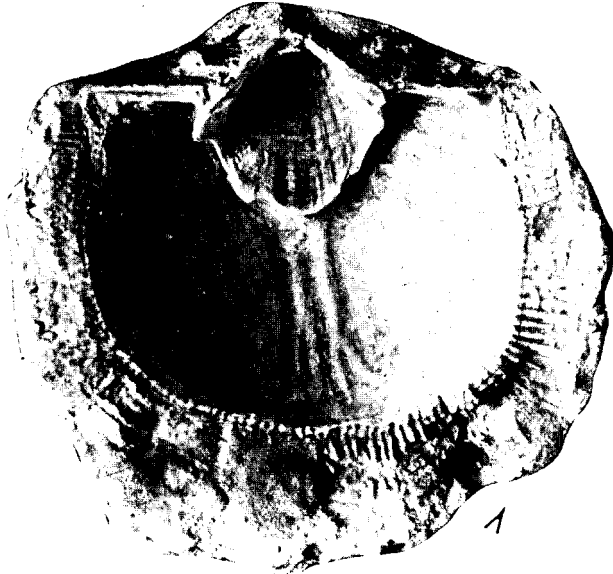
- Iru concava* (Pahlen). Vgl. Textabb. 26 VI und 27 . . . . . S. 89
- Fig. 1. Innenfläche einer grossen Pedikelschale aus Iru,  $\times 1\frac{3}{4}$  der nat. Grösse. Das Spondylium, dessen freier Vorderrand abgebrochen ist, ist sessil. Seitlich von ihm liegen die subspondyliaren Gefässknoten (n).
- Fig. 2. Innenfläche einer jüngeren Brachialschale aus dem Rogö-Kalksandstein (BIII) der Insel Klein-Rogö.  $\times 4$  der nat. Grösse. Koll. K. Orvik u. v — vascula myaria, welche als flache Kanäle ausgebildet sind. Dasselbe Exemplar Fig. 3.
- Fig. 3. Anker der dorsalen Schale des Exemplars Fig. 2,  $\times 10$  der nat. Grösse. a — mittlere Leiste, a' — seitliche Leisten des Schlossfortsatzes; m und m' — Öffnernerben; c — Kruralplatte.
- Fig. 4. Schalensulptur einer Schale aus dem Vaginatenkalk von Tallinn, Koll. A. Wahl.  $\times 6$  der nat. Grösse.

## Tafel V.

*Clitambonites schmidti epigonus* n. var., aus dem Jöhvi-Kalkstein (D<sub>1</sub>)  
Estlands . . . . . S. 24, 33, 39, 83

Vgl. hierzu auch die Textabb. 8 und 33, sowie S. 129.

- Fig. 1. Eine gerontische Pedikelschale aus Alliku,  $\times 2$  der nat. Grösse.  
Der Rand ist z. T. von Bryozoen überwachsen. Es fehlt das Mittel-  
septum ganz; das Paar der Wülste der *vascula media* und die  
hohe Kammschwelle (vgl. Textabb. 6) treten gut hervor.
- Fig. 2. Innenfläche einer Brachialschale aus Aluvere,  $\times 3,5$  der nat. Grösse.  
Die Muskelnarben sind durch eine feine Netzzeichnung bedeckt.  
Es ist an diesem Exemplar die Verzweigung der viszeralen Gefässe  
in das randliche Netz unmittelbar zu beobachten. Dasselbe Exem-  
plar Taf. VII, Fig. 3.



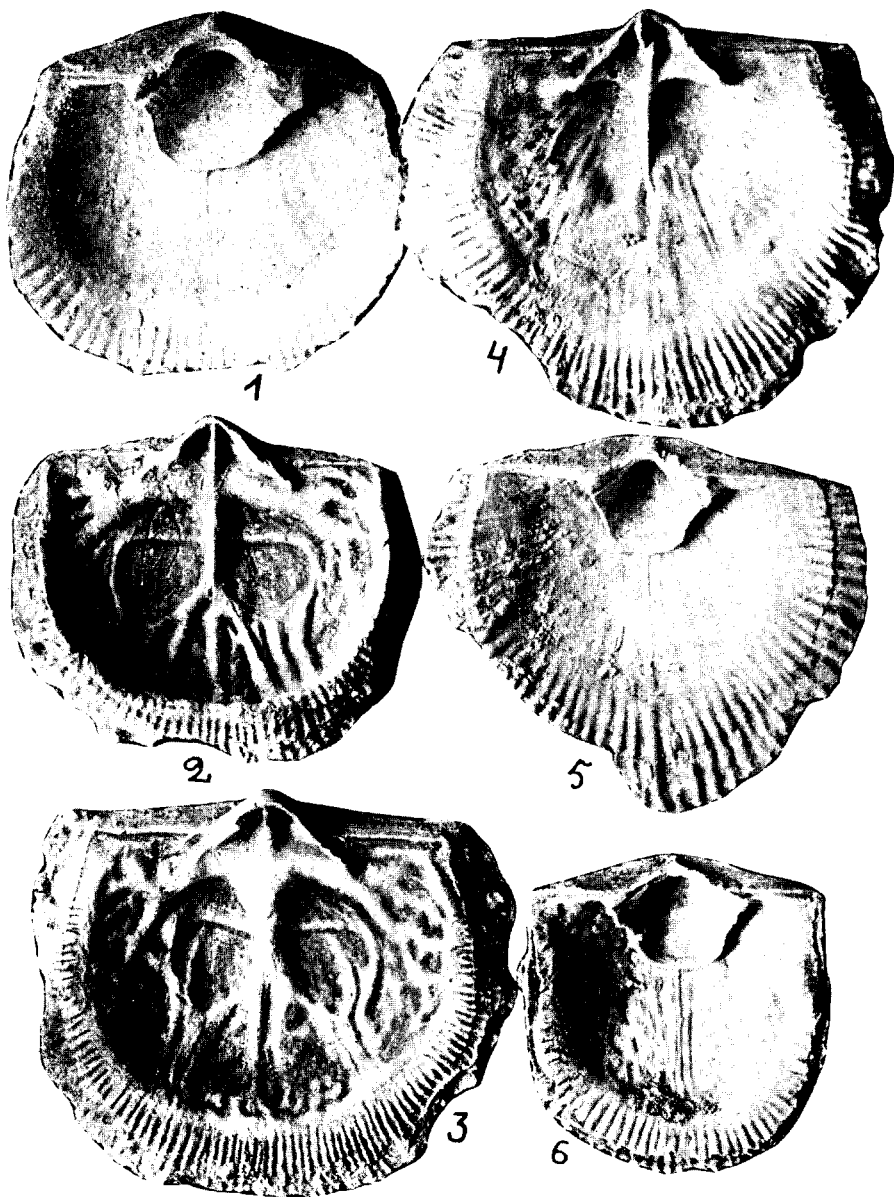


Photo A. Ö.

**Tafel VI.**

- Clitambonites schmidti epigonus*, aus dem D<sub>1</sub>-Kalkstein Estlands. Alles  $\times 2$   
der nat. Grösse . . . . . S. 83
- Fig. 1, 5 und 6 sind verschieden gestaltete Brachialschalen aus Aluvere.  
Bei Fig. 1 und 6 ist ein feines, fadenförmiges intervaskulares  
Mittelseptum ausgebildet. Fig. 5 stellt eine relativ junge Schale dar.
- Fig. 2, 3 und 4 sind Brachialschalen. Fig. 4 (aus Aluvere) ist ein  
junges Exemplar. Fig. 2 und 3 (aus Alliku) sind gerontische  
Schalen. Bei Fig. 2 sind die Wülste der *vascula media* ab-  
norm entwickelt, indem sie nach rechts verschoben und unvoll-  
ständig sind.
- Vgl. Textabb. 8, 26 IV, 26 V und 33 und Taf. V, VII und VIII.

## Tafel VII.

*Clitambonites schmidti epigonus* aus dem D<sub>1</sub>-Kalkstein Estlands . . . . S. 83

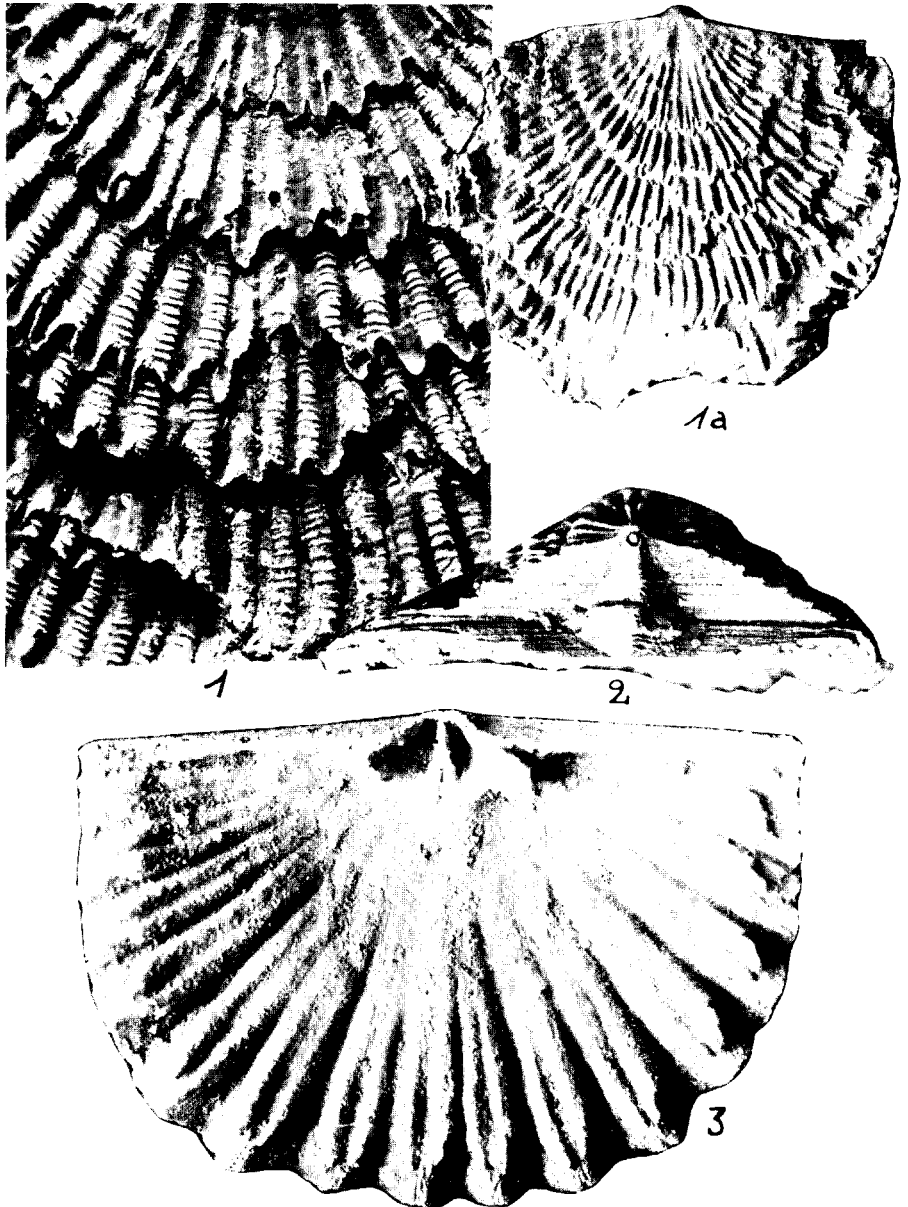
Fig. 1. Innerer Schalenrand einer Brachialschale (dieselbe; Taf. VIII, Fig. 1),  $\times 16$  der nat. Grösse, die ersten Ansätze (von B bis D) der imbrikaten Lamellen und die grösste imbrikate Lamelle (A) zeigend. Vgl. S. 78. V — Spuren von Gefässkapillaren.

Fig. 2. Vorderansicht einer verkieselten ganzen Schale aus Aluvere, nat. Grösse. Die zahlreichen spitzenartigen, unterhöhlten Zuwachslamellen treten deutlich hervor. Vgl. hierzu den Dünnschliff Taf. III, Fig. 2.

Fig. 3. Stark vergrösserter Rand der Dorsalschale Taf. V, Fig. 2, die letzten Verzweigungen eines viszeralen Gefässes (der rechten *vascula myaria*) zeigend. Die Abdrücke strahlen alle aus einem terminalen Knoten (nt) hervor. Die Aufnahme ist bei schräg gestellter Schale gemacht worden. Die interkostalen Apophysen sind durch erhabene Wülste vertreten, die kostalen dagegen sind schwach, weshalb der grössere Teil des Randsaums durch die Schwelle verdeckt erscheint. Der untere Rand des Bildes stellt den Kamm der Schwelle dar.

Vgl. Textabb. 8, 26 IV, 26 V und 33; Taf. III, Fig. 2; Taf. V, VI und VIII.





## Tafel VIII.

- Fig. 1, 1 a. Schalenskulptur einer Brachialschale von *Clitambonites schmidti epigonus* (dasselbe Exemplar Taf. VII, Fig. 1). Fig. 1 a ist  $\times 2$ , Fig. 1 —  $\times 6$  der nat. Grösse. Die Rippen sind quergerieft, die Zwischenräume glatt. Aluvere, D<sub>1</sub> . . . . . S. 83
- Fig. 2. *Clitambonites schmidti epigonus*, hintere Ansicht einer kleineren, ganzen Schale,  $\times 3$  der nat. Grösse. Aluvere, D<sub>1</sub>.
- Fig. 3. *Barbarorthis foraminifera* n. sp., aus dem Lyckholm-Kalkstein (F<sub>1</sub>) von Moe.  $\times 9$  der nat. Grösse. Es ist dies eine typische Hesperorthine mit gefurctem Schlossfortsatz und Chilidium. Vgl. Taf. IX. . . . . S. 183

## Tafel IX.

- Fig. 1 a—2 c und 4 a—4 b. *Barbarorthis foraminifera* nov. gen., nov. sp., aus dem Lyckholm-Kalkstein (F<sub>1</sub>) von Moe . . . . . S. 183  
 Fig. 1 a—1 c. Der Holotyp in drei verschiedenen Ansichten,  $\times 5$  der nat. Grösse. Seitenprofil Textabb. 41 IV. — Fig. 2 a—2 c. Eine andere, ganze Schale mit etwas niedriger Area. Die A-Platte ist durch die Präpariernadel etwas geritzt worden.  $\times 5$  der nat. Grösse. — Fig. 4 a. Der Schalenrand der Brachialschale Taf. VIII, Fig. 3,  $\times 20$  der nat. Grösse, die Kapillarestreifung des Randes zeigend. — Fig. 4 b. Dasselbe Exemplar wie Fig. 4 a,  $\times 10$  der nat. Gr., Aussenfläche mit abwechselnd feinen und groben Rippen. Den feinen Zwischenrippen entsprechen auf der Innenseite (Fig. 4 a) leichte Furchen (ic. „intercostae“), die Rippen selbst aber erscheinen als breitere Rinnen (c. „costae“), resp. Falten.
- Fig. 3 a—3 b. *Boreadorthis crassa* n. sp., aus dem Lyckholm-Kalkstein (F<sub>1</sub>) von Moc,  $\times 5$  der nat. Grösse. Es ist dies ein jugendliches Exemplar . . . . . S. 189  
 Die Querriefung ist gröber (Fig. 3 b), die A-Platte kleiner und die dorsale Schale bauchiger als bei *Barbarorthis*.

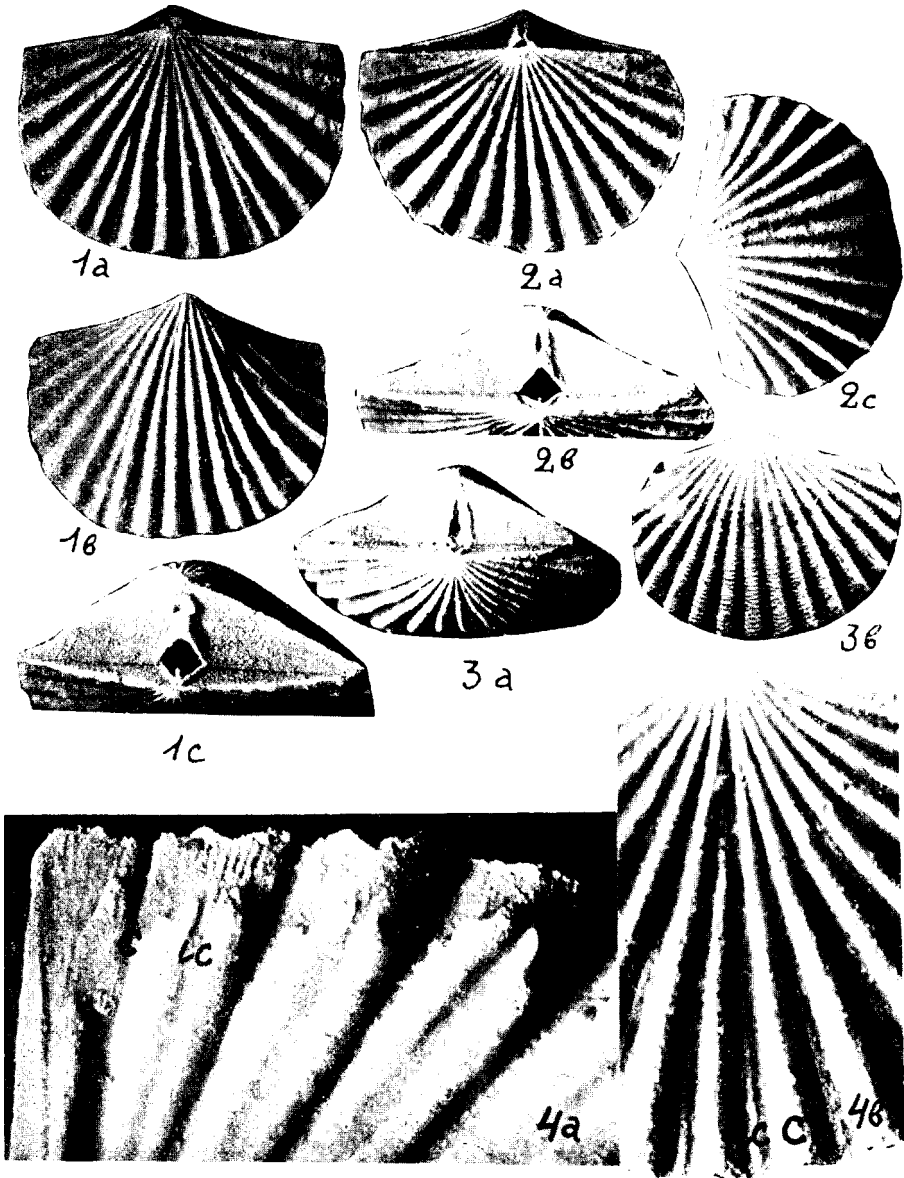
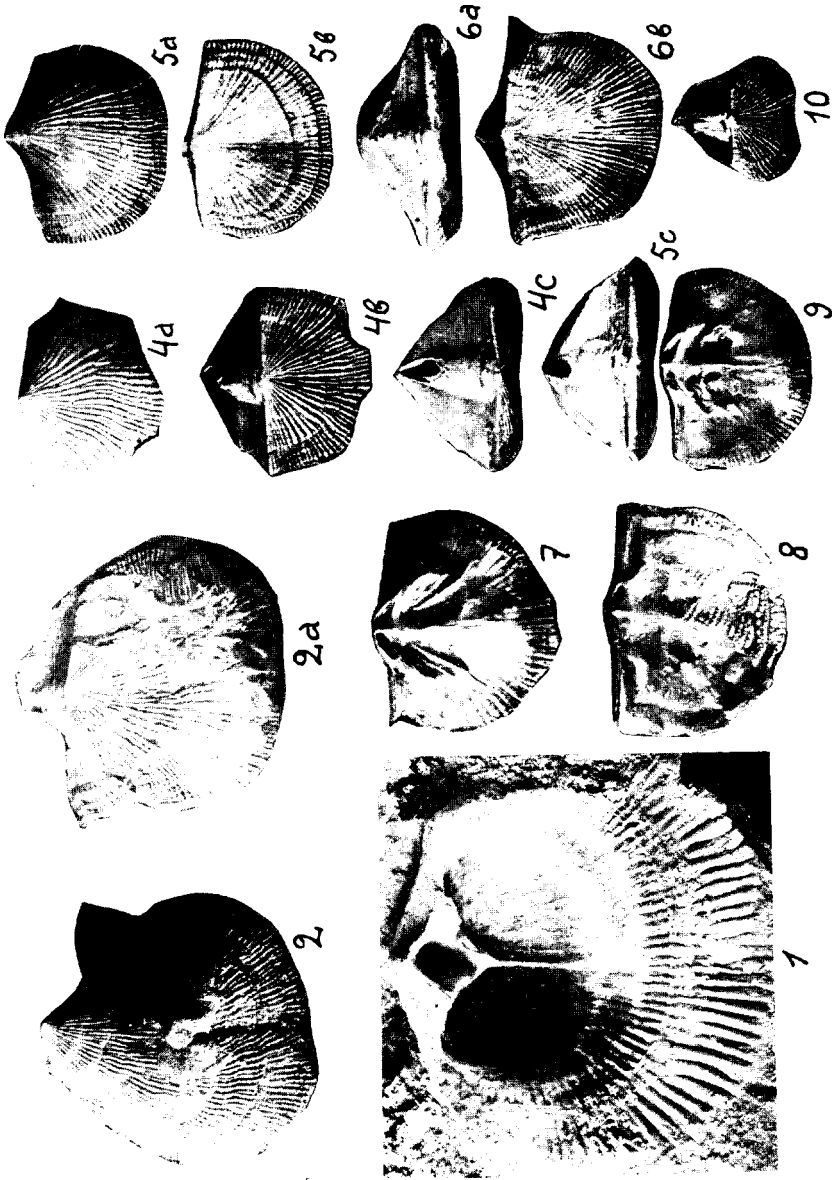


Photo A. O.

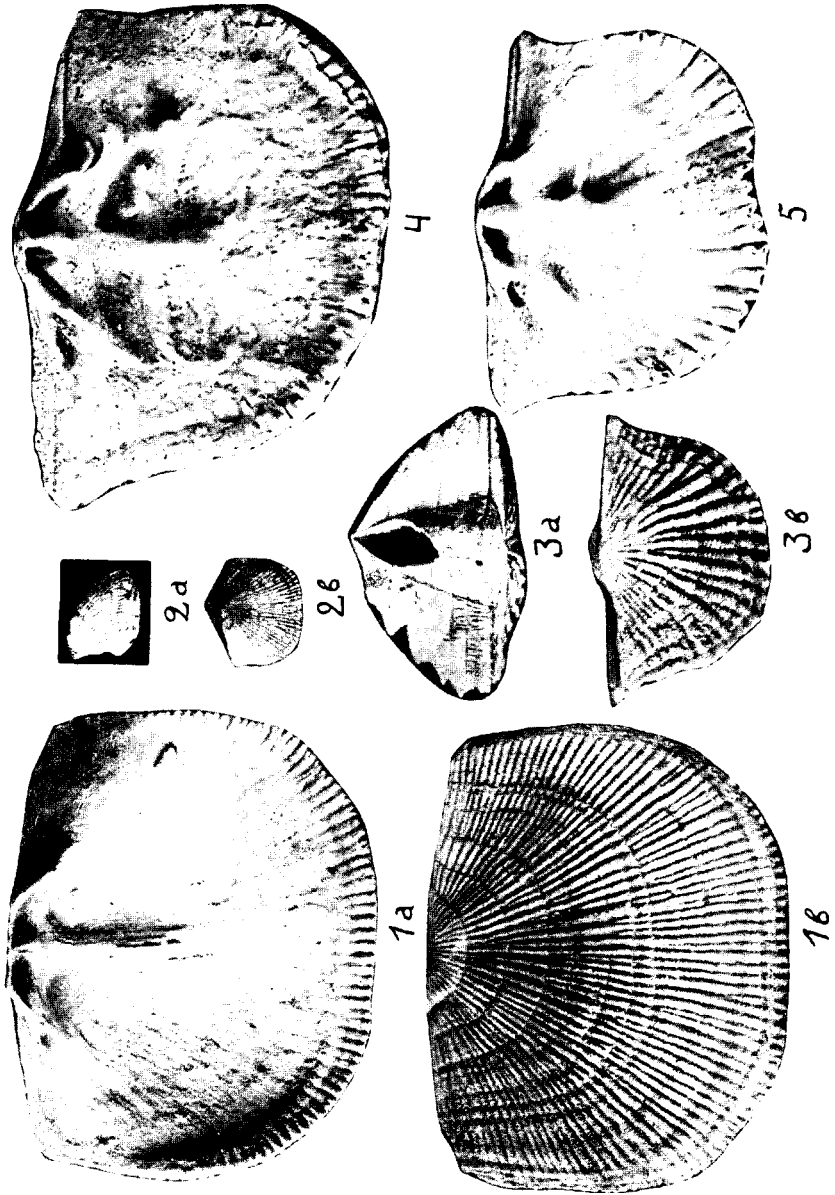


## Tafel X.

- Fig. 1. *Clitambonites schmidti septatus*, aus dem Echinosphäritenkalk (C<sub>1</sub>) der Insel Odensholm,  $\times 3$  der nat. Grösse. . . . S. 85
- Fig. 2—10. *Vellamo wesenbergensis* (Pahlen), alle Exemplare in nat. Grösse. Rakvere-Stufe (E) von Rägavere bei Rakvere . . . S. 108
- Fig. 2—2 a. Grosses, stark asymmetrisches Exemplar der Grundform, Koll. K. Orviku. — Fig. 4 a — 4 c. Eine ganze Schale der Grundform mit hoher, flacher Area (Seitenansicht Textabb. 30 VI). Koll. V. Paul. — Fig. 5 a — 5 c. Ein ganzes Exemplar mit aufrechter Area und gewölbter Pedikelschale (Textabb. 30 V). — Fig. 6 a — 6 b. Holotyp der subsp. *auriculata* (Seitenansicht Textabb. 30 IV). — Fig. 7. Innenfläche einer Dorsalschale der subsp. *auriculata*. — Fig. 8—9. Zwei Dorsalschalen der Grundform von innen. Bei Fig. 8 ist eine randlich verlaufende, konzentrische Rinne bemerkbar. Diese Schale erinnert an *Vellamo diversa*. — Fig. 10. Eine junge Schale der Grundform mit besonders hoher Area der Ventralschale (Koll. ?). — Vgl. auch Taf. XXX, Fig. 2.

## Tafel XI.

- Fig. 1 a — 1 b. *Vellamo rara* n. sp.,  $\times 3$  der nat. Grösse, aus den  $C_3\alpha$ -Schichten von Kohkla. Vgl. Taf. II, Fig. 5 a — 5 b und Textabb. 30 IX . . . . . S. 116
- Fig. 2 a — 2 b. *Vellamo parva* Ö., nat. Grösse. Ein ganzes Exemplar aus den  $C_3$ -Schichten von Alliku . . . . . S. 116
- Fig. 3 a — 3 b. *Vellamo simplex* Ö.,  $\times 3,5$  der nat. Grösse. Ein ganzes Exemplar aus den  $C_3\alpha$ -Schichten von Kohkla. Die Zuwachslamellen der Area sind zackig abgesetzt . . . . . S. 115
- Fig. 4—5. *Vellamo pyramidalis* (P a h l e n), eine gerontische (Fig. 4) und eine jüngere (Fig. 5) Brachialschale aus den  $C_3\alpha$ -Schichten von Kohkla,  $\times 10$  der nat. Grösse . . . . . S. 115



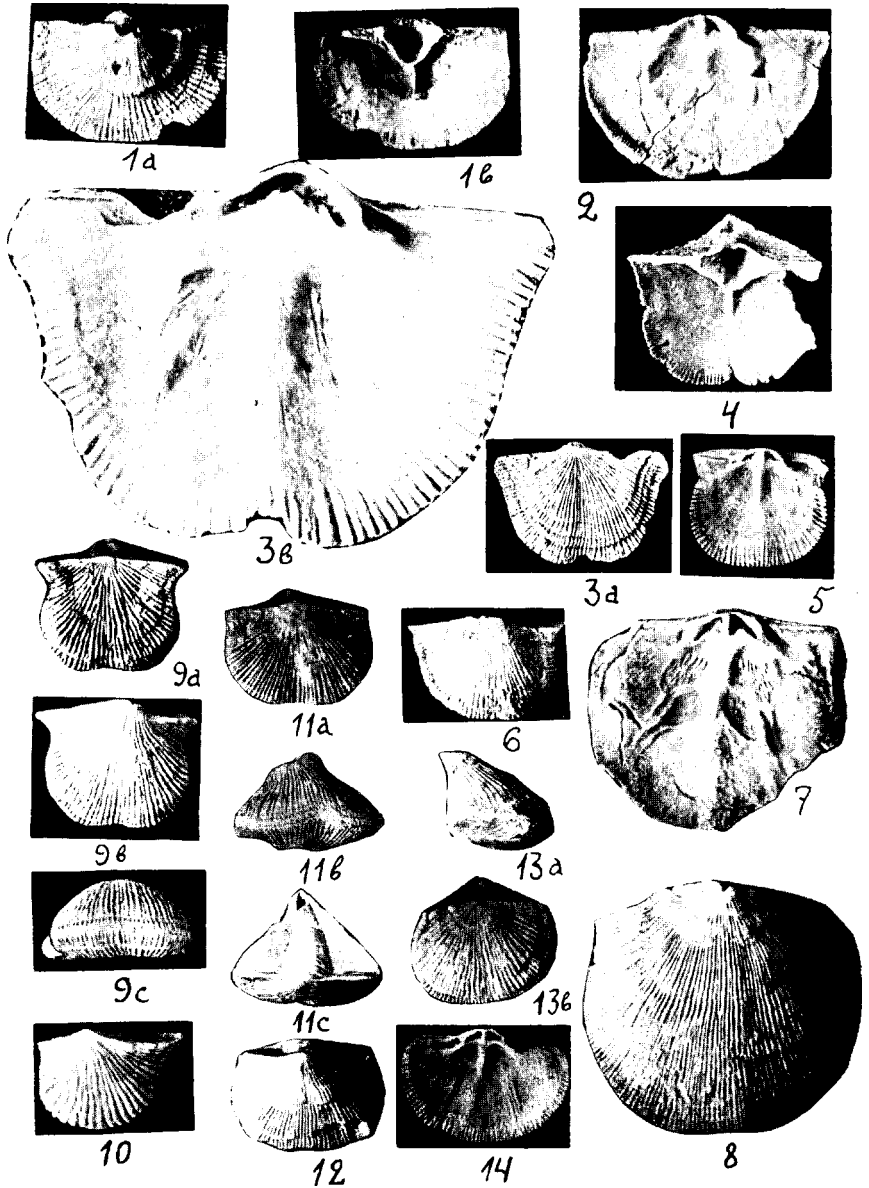


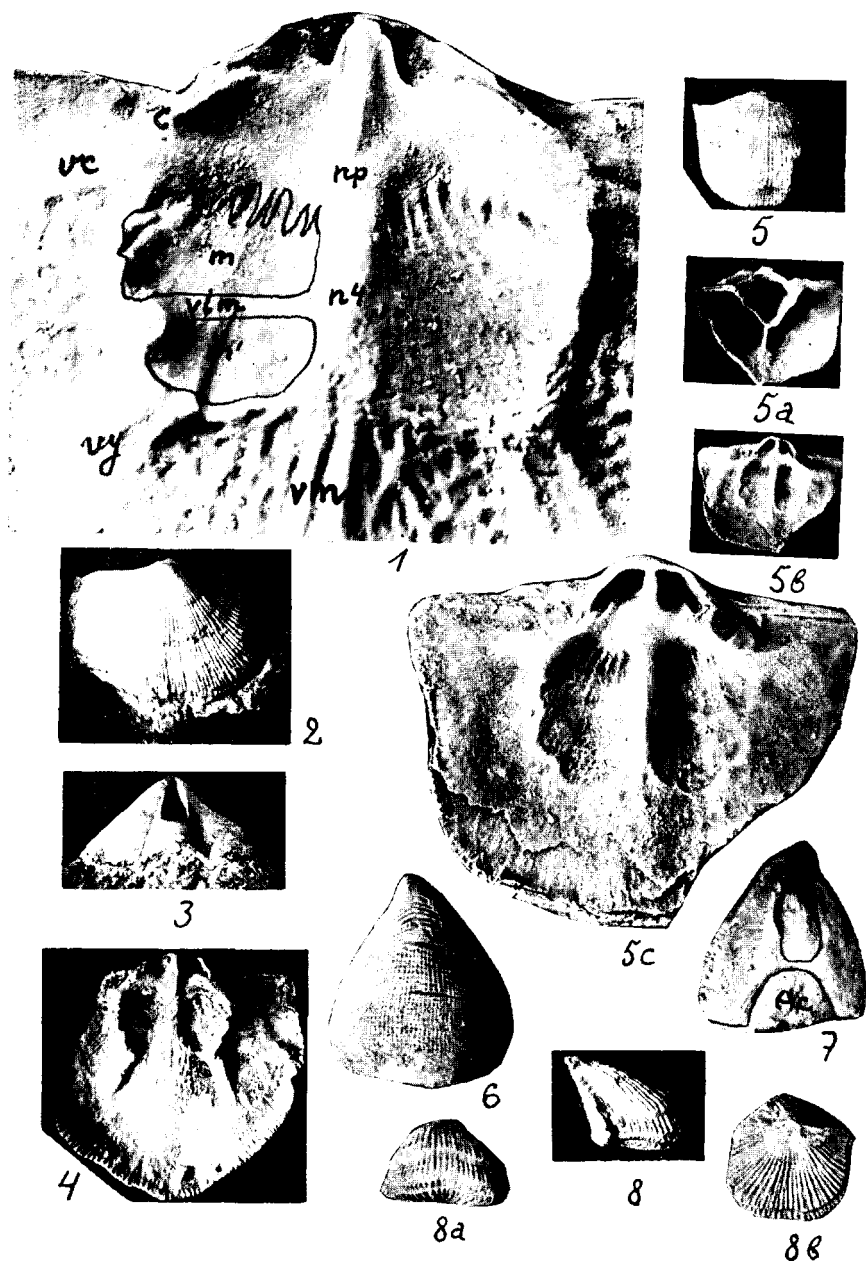
Photo A. Ö.

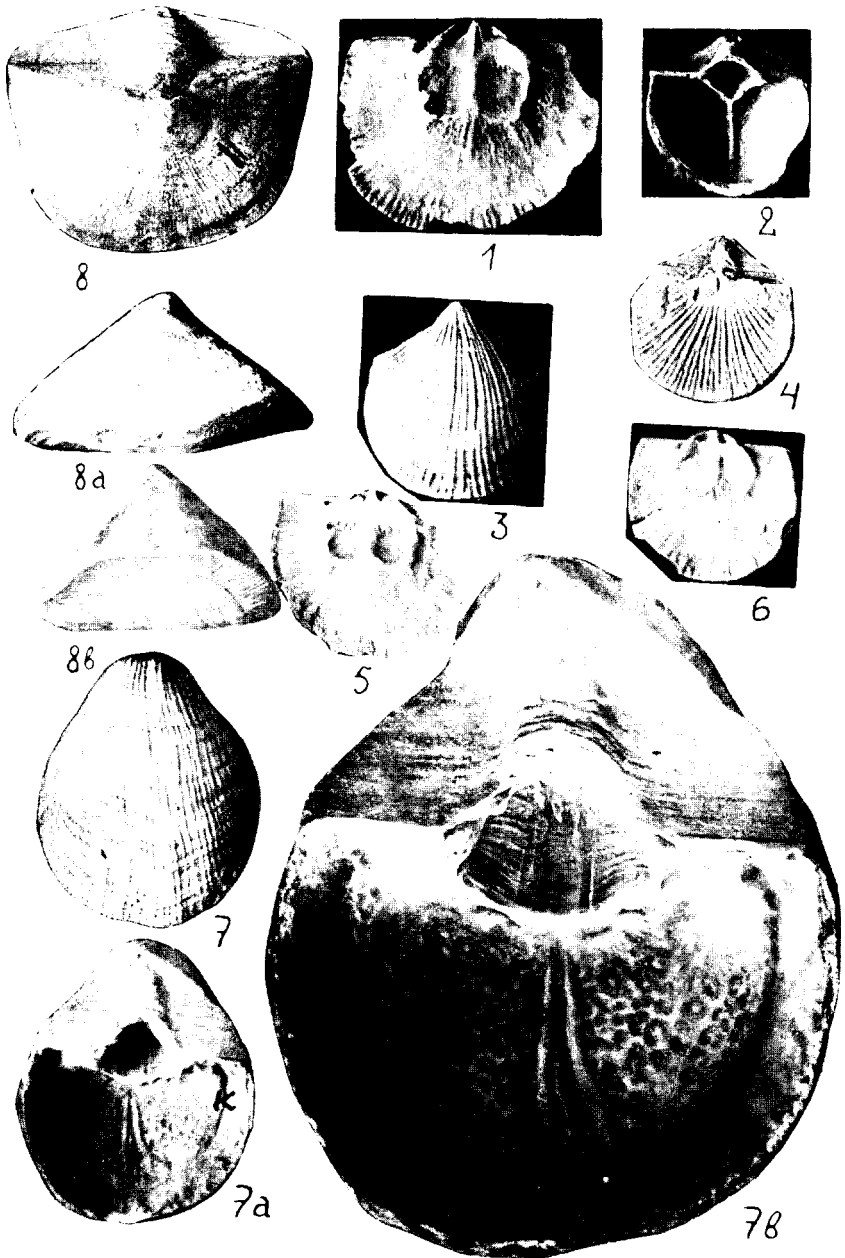
## Tafel XII.

- Fig. 1 a — 2. *Vellamo silurica* n. sp., aus dem Porkuni-Kalkstein (F<sub>2</sub>) von Porkuni, nat. Grösse. Koll. Wahl . . . . . S. 111  
 Fig. 1 a — 1 b. Aussen- und Innenansicht einer isolierten Pedikelschale. — Fig. 2. Innenfläche einer Brachialschale. Seitenansicht siehe Textabb. 30 XIII.
- Fig. 3 a — 3 b. *Vellamo defecta* n. sp., aus dem Vasalemma-Kalkstein (D<sub>3</sub>) von Vasalemma. Fig. 3 a (Aussenfläche) ist in nat. Grösse abgebildet; Fig. 3 b (Innenfläche) ist  $\times 3,5$  vergrössert. Der Schlossfortsatz fehlt . . . . . S. 111
- Fig. 4—6. *Vellamo emarginata* (Pahlen) . . . . . S. 110  
 Fig. 4. Eine verkieselte Pedikelschale aus den mittleren D<sub>1</sub>-Schichten von Pääsküla, nat. Grösse. — Fig. 5. Eine kleinere Brachialschale von Auvere, D<sub>1</sub>, nat. Grösse. — Fig. 6. Eine Pedikelschale von aussen, aus Aluvere, nat. Grösse. — Vgl. Textabb. 30 XVIII.
- Fig. 7—8. *Vellamo magna* n. sp. . . . . S. 109  
 Fig. 7. Innenansicht einer grossen Brachialschale, D<sub>2</sub>-Geschiebe von Tuula, nat. Grösse. — Fig. 8. Aussenansicht einer Pedikelschale aus den D<sub>2</sub>-Schichten von Rakvere, nat. Grösse. — Vgl. auch Textabb. 2 und 30 XIX.
- Fig. 9 a — 9 c. *Vellamo ambisulcata* n. sp., aus dem D<sub>2</sub>-Kalkstein von Rakvere. Holotyp, nat. Grösse (Koll.?).  
 Vgl. Textabb. 30 VIII, 31 und Taf. XLI, Fig. 3 . . . . . S. 112
- Fig. 10. *Vellamo anijana* n. sp. Holotyp, nat. Grösse, aus den D<sub>1</sub>-Schichten von Anija. Koll. A. Wahl. Dieselbe Schale Textabb. 30 XIV . . . . . S. 114
- Fig. 11 a — 14. *Vellamo oandoensis* n. sp., aus der Vasalemma-Stufe (Oando-Schichten) Estlands. Alles in nat. Grösse . . . . . S. 113  
 Fig. 11 a — 11 c. Eine ganze Schale mit hoher, aufrechter Pedikelarea (Holotyp) von Oando, Koll. K. Orvik u; dieselbe Schale Textabb. 30 XVII. — Fig. 12. Ganzes Exemplar mit prokliner Area (Textabb. 30 XVI) von Oando, Koll. K. Orvik u. — Fig. 13 a — 13 b. Ganze Schale aus den Oando-Schichten von Rakvere. — Fig. 14. Innenfläche einer dorsalen Schale von Rakvere. Dasselbe Exemplar Taf. XXX, Fig. 1.

## Tafel XIII.

- Fig. 1. *Vellamo verneuili* (Eichw.), hinterer und zentraler Teil einer Dorsalschale (dieselbe: Taf. XIV, Fig. 1) aus dem Lyckholm-Kalkstein ( $F_1$ ) von Kõrgesaare, Insel Hiiumaa,  $\times 4,5$  der nat. Grösse. m' — vordere, m — hintere Schliessmuskelnarbe (die Narben sind von transmyaren Gefässapophysen längsgestreift); c — Kruralplatte; vc — vascula cruralia; vim — vascula intermyaria; vy — v. myaria; vm — v. media; np — nodus principalis; n4 — nodus quadrivalis . . . . . S. 100
- Fig. 2–3. *Vellamo symmetrica* n. sp., aus dem Lyckholm-Kalkstein ( $F_1$ ) von Paluküla, Insel Hiiumaa, nat. Grösse. Koll. Fr. Schmidt und Harder . . . . . S. 106
- Fig. 4. *Vellamo verneuili* (Eichw.), eine Brachialschale aus dem Lyckholm-Kalkstein ( $F_1$ ). Die vascula myaria sind durch kurze und kräftige Wülste vertreten (Koll.?) . . . . . S. 100
- Fig. 5–5c. *Vellamo leigeri* n. sp., aus dem Lyckholm-Kalkstein ( $F_1$ ) von Paluküla, Hiiumaa. Es ist dies ein allseitig auspräpariertes, vollständiges Exemplar (Holotyp). Fig. 5–5b sind in nat. Grösse, Fig. 5c ist  $\times 3,5$  vergrössert. Koll. Fr. Schmidt. Seitenprofil desselben Exemplars Textabb. 30 X . . . . . S. 105
- Fig. 6, 7. *Vellamo phrygia*, aus dem Keila-Kalkstein ( $D_2$ ) von Saue, Holotyp, nat. Grösse. Ac — arcus chilidialis. Koll. Fr. Schmidt. Seitenprofil desselben Exemplars Textabb. 30 VII . . . . . S. 107
- Fig. 8, 8a, 8b. *Vellamo sauramoi* n. sp., aus dem Lyckholm-Kalkstein ( $F_1$ ) der Insel Worms, nat. Grösse. Koll. M. Sauramo. . . . . S. 106





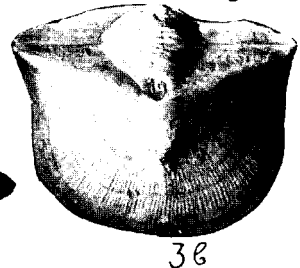
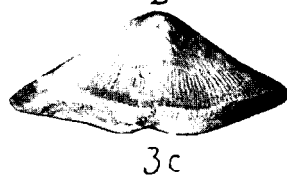
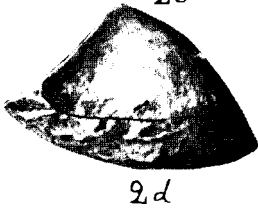
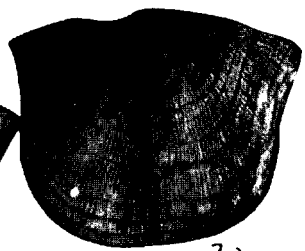
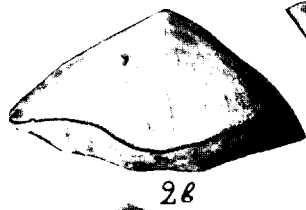
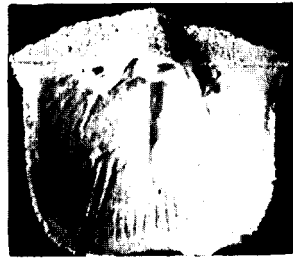
## Tafel XIV.

- Fig. 1—7b. *Vellamo verneuili* (Eichw.), aus dem Lyckholm-Kalkstein (F<sub>1</sub>) Estlands. Alles in natürlicher Grösse, ausser Fig. 7 b, welche  $\times 2,5$  vergrössert ist. Vgl. auch Taf. XIII, Fig. 1 und 4 und Textabb. 29 . . . . . S. 100
- Fig. 1. Brachialschale von Kõrgesaare (dieselbe: Taf. XIII, Fig. 1). — Fig. 2. Innenansicht einer kleinen, jugendlichen Pedikelschale von Kõrgesaare. — Fig. 3. Ein ganzes Exemplar aus Uuemõisa, Koll. Schmidt und Harder. Dasselbe Textabb. 30 II. — Fig. 4. Ein kleines, ganzes Exemplar aus Kõrgesaare. Dasselbe Textabb. 30 I. Koll. Fr. Schmidt. — Fig. 5. Eine Brachialschale aus Kõrgesaare. — Fig. 6. Eine kleine Brachialschale aus Moe. Koll. A. Wahl. — Fig. 7—7b. Eine hoch gerontische Pedikelschale aus Kõrgesaare. (Koll.?) Die subspendyliaren Kammern sind ganz durch sekundäre Schalensubstanz ausgefüllt. k (in Fig. 7 a) ist die Grenze der Viszeralfläche gegenüber dem Randsaume. Dasselbe Exemplar Textabb. 30 I.
- Fig. 8—8b. *Clitambon anomalus* (Schlothheim), ein vollständiges Exemplar in nat. Grösse. Rakvere, Keila-Kalkstein. Koll. Fr. Schmidt. Vgl. auch Taf. XV . . . . . S. 118

## Tafel XV.

*Clinambon anomalus* (Schlotheim).

- Fig. 1a—1c. Die subsp. *praecedens* nov., ein verkieseltes, durch HCl allseitig freigelegtes, ganzes Exemplar aus Aluvere, D<sub>1</sub>, nat. Grösse . . . . . S. 124
- Fig. 2—2d. Die subsp. *praecedens*, ein Exemplar aus D<sub>1</sub> von Peetri. Fig. 2a ist  $\times 4$  vergrössert, die anderen in nat. Grösse; bei Fig. 2a ist die vertikale Streifung der Areas gut sichtbar. Dasselbe Exemplar Textabb. 32 IV. Koll. Studentenexkursion 1926 . . S. 124
- Fig. 3a—3c. *Clinambon anomalus postumus* nov. subsp., Typus, nat. Grösse. Aus dem Vasalemina-Kalkstein (D<sub>3</sub>) von Uksnurme . . . . S. 124  
Vgl. Taf. I, Fig. 3—4; Taf. XIV, Fig. 8; Taf. XVI; Taf. XVII;  
Taf. XX, Fig. 1; Taf. XXXVIII, Fig. 4; Taf. XXXIX, Fig. 2;  
Textabb. 32.



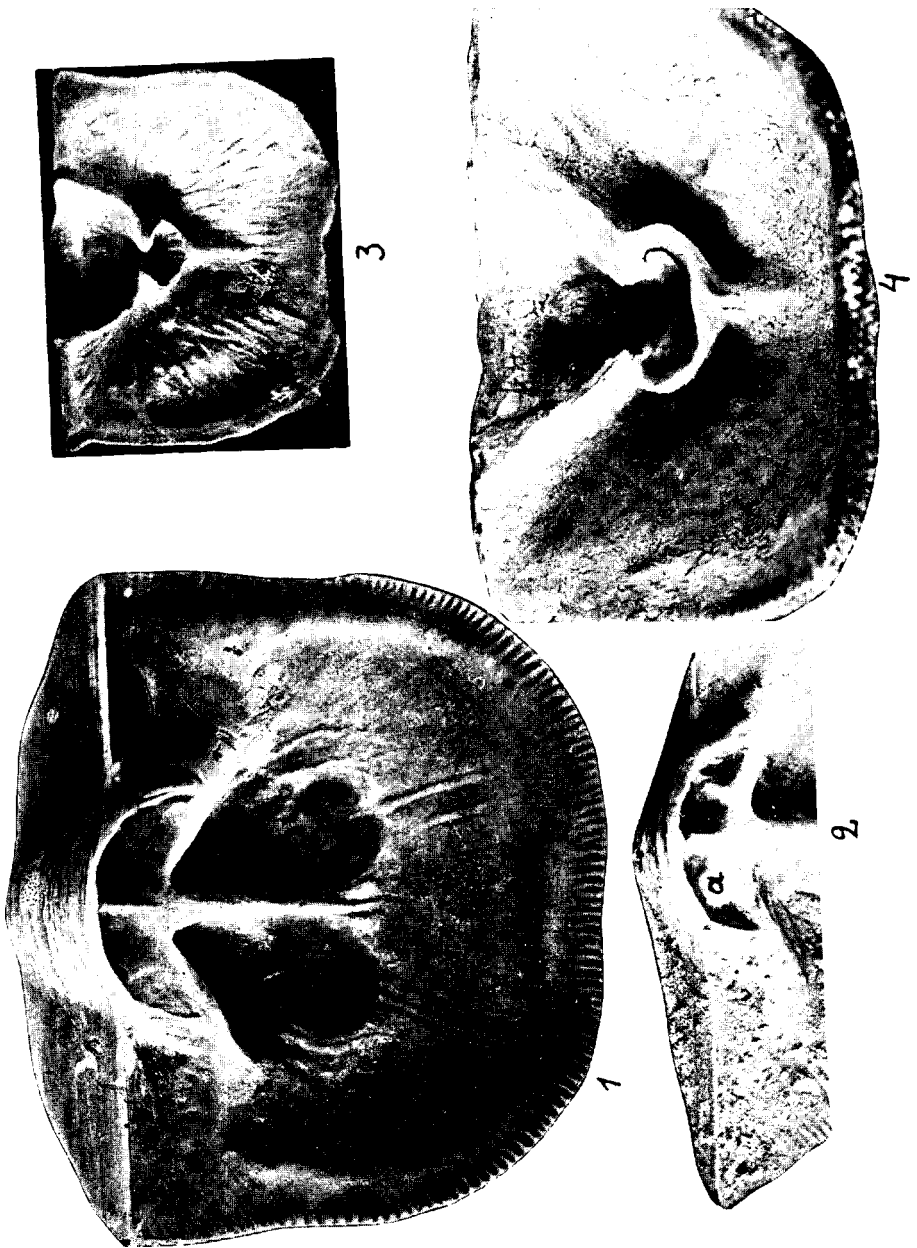


Photo A. Ö.

**Tafel XVI.**

- Fig. 1. *Clinambon anomalus postumus*, eine Dorsalschale aus dem Vasallemma-Kalkstein von Uksnurme,  $\times 2,5$  der nat. Grösse . . . . S. 124
- Fig. 2. *Clinambon anomalus* (Schlotheim), eine junge Brachialschale, die Nebenleisten (a) des Schlossfortsatzes zeigend.  $\times 3,5$  der nat. Grösse. Keila-Kalkstein von Kooga (Saue) . . . . . S. 118
- Fig. 3. *Clinambon anomalus* (Schlotheim), eine grosse gerontische Ventralschale aus dem Keila-Kalkstein (D<sub>2</sub>) von Rakvere (Koll.?). Das Spondylium ist stark eingeschnürt. Nat. Grösse. . . . . S. 118
- Fig. 4. *Clinambon inflatus* n. sp., eine verkieselte Brachialschale aus dem D<sub>1</sub>-Kalkstein von Pääsküla, die Pedikelnarbe, das breite Spondylium und das niedrige, kurze Mittelseptum zeigend,  $\times 3$  der nat. Grösse. Vgl. Taf. XVII, Fig. 2 a — 2 c. . . . . S. 124

## Tafel XVII.

- Fig. 1 — 1 e. *Clinambon anomalus* (Schlotheim), aus dem Keila-Kalkstein von Rakvere. Koll. V. Paul. Es ist dies ein ganzes, allseitig auspräpariertes, fast gerontisches Exemplar. . . . S. 118
- Fig. 1. Ansicht von der ventralen Seite. — Fig. 1 a. Das Spondylium,  $\times 3,5$  der nat. Grösse. Ac — arcus chilidialis; t — Schlosszahn; I — vordere Kammer des Spondyliums; q — seitliche Einschnürung des Spondyliums; sd — deltidiales Septum; f — Narbe des Foramens; n — Gefässknoten der am Spondylium entspringenden *vascula myaria* resp. *spondyliaria* (vy); s — dreieckige Erweiterung des Mittelseptums. — Fig. 1 b. Dasselbe Spondylium in mehr geneigter Stellung, die ohrenartigen Lappen des Randes, die Zuwachsstreifung und die Längsstreifung der vorderen Kammer zeigend. — Fig. 1 c. Totale Innenansicht der Ventralschale. Die Spuren der Gefässe sind durch intervaskuläre Septen vertreten. Das Mittelseptum ist hier ganz wie bei *Clitambonites squamatus*, Taf. XX, Fig. 2 ausgebildet: es besteht aus einem Paar von Gefässwülsten, welche durch einen fadenförmigen intervaskulären Streifen voneinander getrennt werden. Nat. Grösse. — Fig. 1 d. Dorsalschale von innen, nat. Grösse. — Fig. 1 e. Beide Schalen vereinigt, vordere Ansicht, nat. Grösse.
- Fig. 2 a — 2 c. *Clinambon inflatus* n. sp., verkieseltes ganzes Exemplar aus den  $D_1$ -Schichten von Pääsküla, nat. Grösse. Vgl. Taf. XVI, Fig. 4. . . . . S. 124



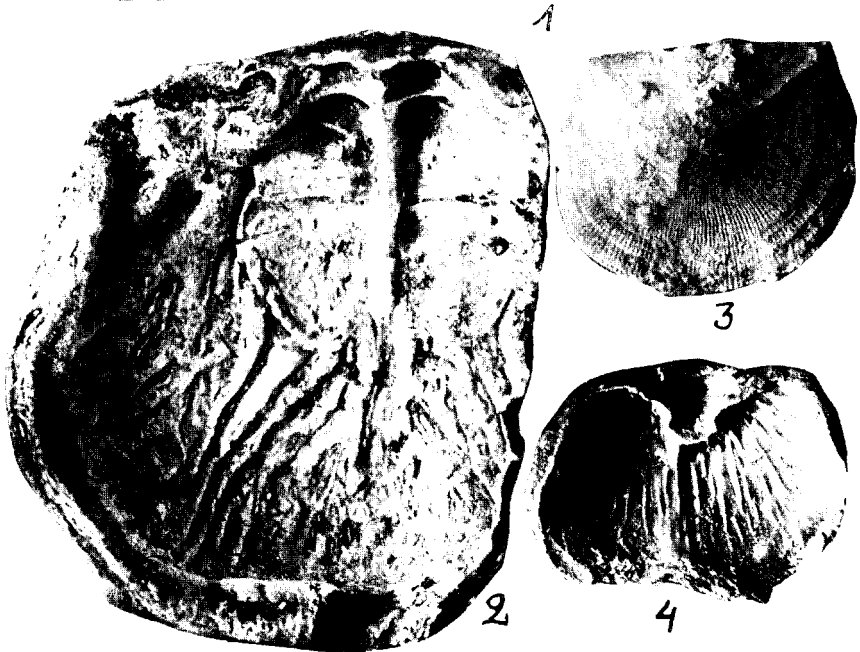


Photo A. Ö.

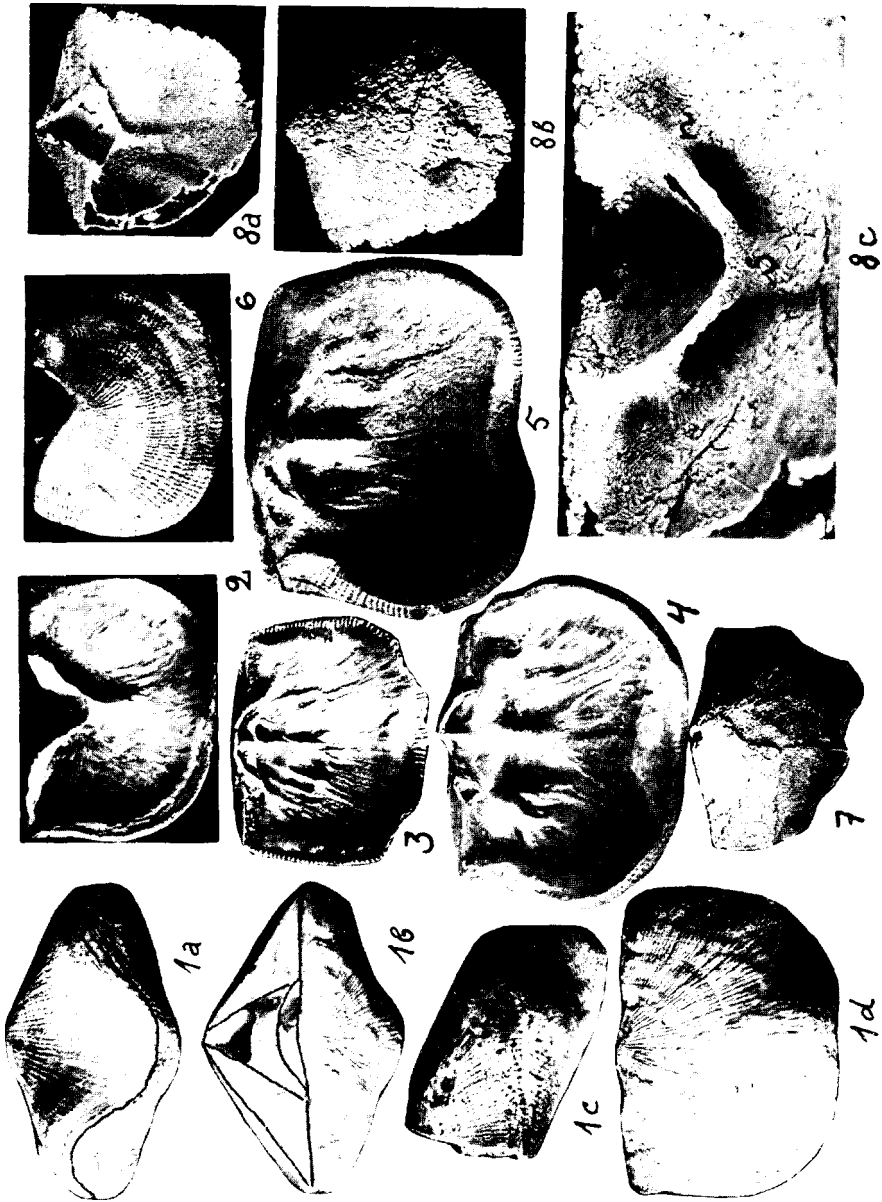
**Tafel XVIII.**

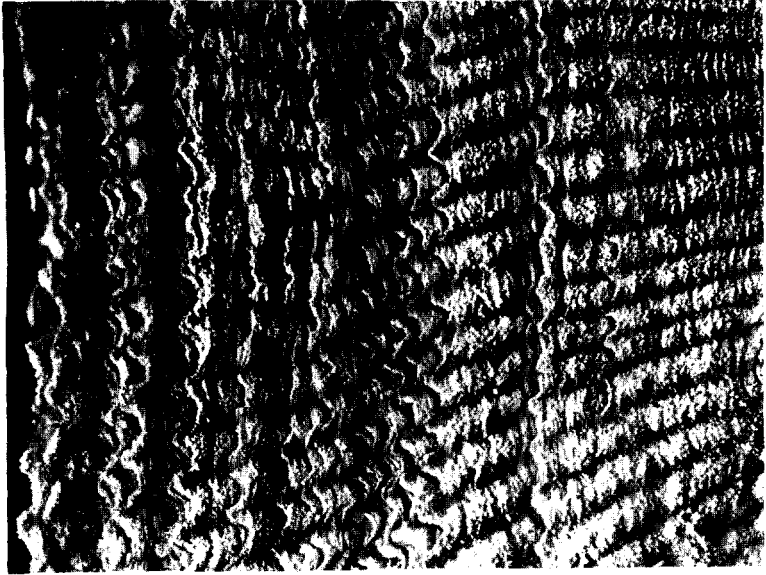
*Ilmarinia dimorpha* n. sp., aus dem Vasalemma-Kalkstein (D<sub>3</sub>) Estlands S. 127

- Fig. 1. Eine Ventralschale von innen mit kräftigen Gefässwülsten,  $\times 3$  der nat. Grösse. Uksnurme, Koll. A. Wahl.
- Fig. 2. Eine dorsale Schale aus Kopelmani,  $\times 3$  der nat. Grösse (vgl. Textabb. 11).
- Fig. 3. Eine Pedikelschale mit stark geneigter, prokliner Area, nat. Grösse. Kopelmani.
- Fig. 4. Eine Pedikelschale mit kräftigen intervaskularen Leisten, nat. Grösse. Kopelmani.  
Vgl. auch Taf. XL und Textabb. 26 VIII.

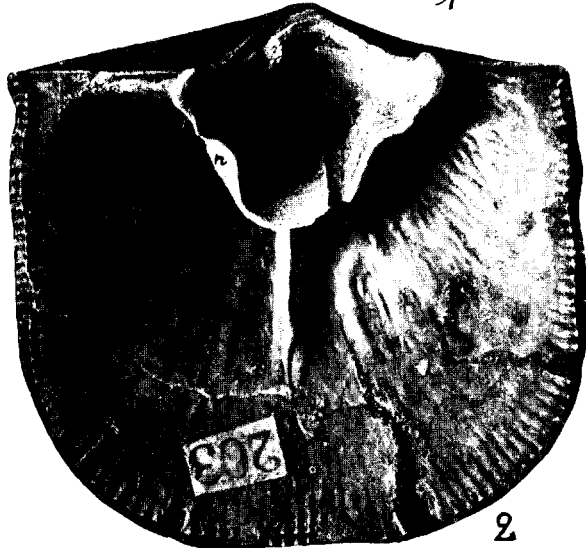
## Tafel XIX.

- Fig. 1 a—4. *Ilmarinia sinuata* (Pahlen), alle Exemplare aus dem Lyckholm-Kalkstein ( $F_1$ ) von Küti. Koll. Fr. Schmidt . . . . S. 125  
 Fig. 1 a — 1 d. Ein ganzes Exemplar in verschiedenen Ansichten, nat. Grösse. (Dasselbe Textabb. 26 IX.) — Fig. 2. Eine isolierte Pedikelschale mit kräftiger Schwelle, nat. Grösse. — Fig. 3. Eine ephebische, relativ flache Brachialschale von innen, nat. Grösse. — Fig. 4. Eine gerontische Brachialschale mit sehr kräftigen Wülsten der *vascula cruralia*, etwas vergrössert.
- Fig. 5—6. *Ilmarinia ponderosa* n. sp., aus der Porkuni-Stufe ( $F_2$ ) von Porkuni. Koll. A. Wahl. Fig. 5 eine gerontische Brachialschale, etwas vergrössert; Fig. 6 eine Pedikelschale von aussen, nat. Grösse . . . . . S. 126
- Fig. 7—8 c. *Vellamo aenigma* n. sp., Geschiebe des Porkuni- oder Lyckholm-Kalksteins, verkieselte Schalen (Koll. ?). Fig. 7, 8 a, 8 b — nat. Grösse; Fig. 8 c —  $\times 3$  der nat. Grösse. S — Mittelseptum; n — kräftige Knoten der *vascula myaria*, resp. *spondyliaria* . . . S. 117





1



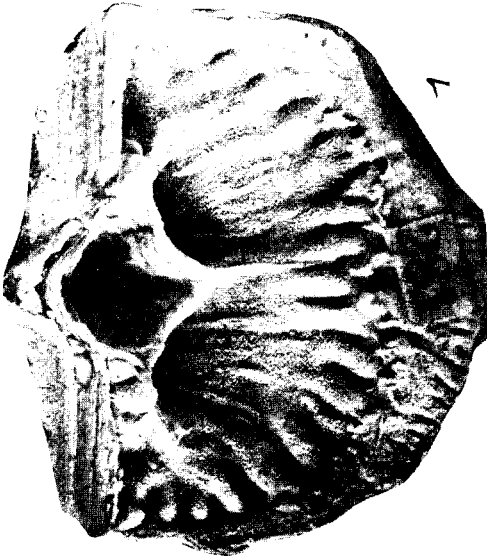
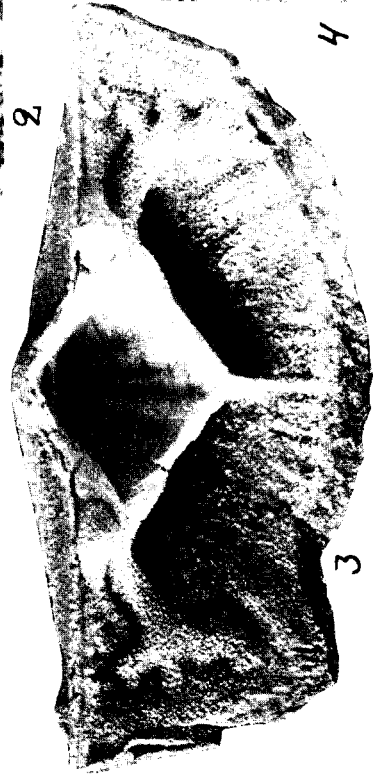
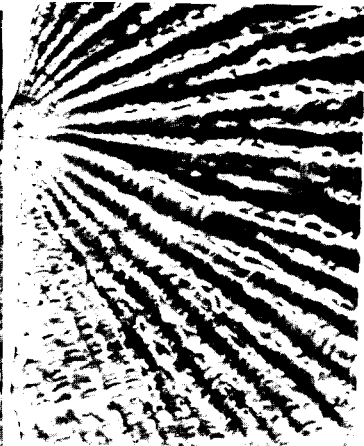
2

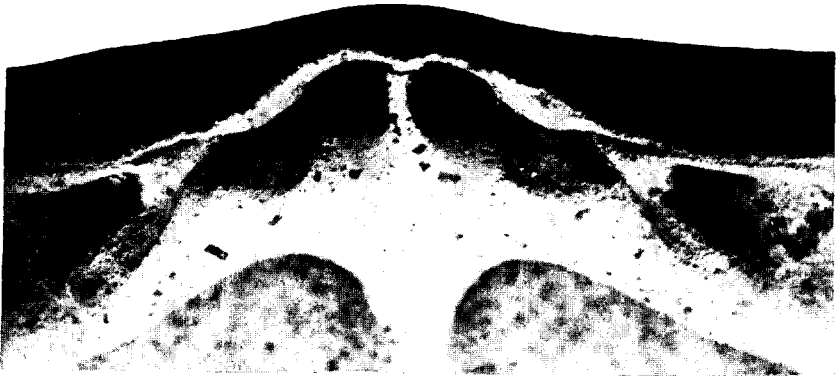
## Tafel XX.

- Fig. 1. Schalenskulptur von *Clinambon anomalus* (Schlotheim),  
 $\times 11$  der nat. Grösse. Keila-Kalkstein ( $D_2$ ) von Rakvere. Rechts  
 oben ist auch die Querriefung sichtbar. Vgl. Tafel XV . . . S. 118
- Fig. 2. *Clitambonites squamatus* (Pahlen), eine Pedikelschale aus  
 Kohtla,  $C_2\beta$ ,  $\times 2, 8$  der nat. Grösse. Aus A. Opik (1) Taf. XVIII,  
 Fig. 203 . . . . . S. 80  
 Die Gefässe sind hier durch Wülste und schwache intervaskulare  
 Septen angedeutet; das Mittelseptum besteht aus zwei durch einen  
 fadenförmigen Streifen getrennten Wülsten; n — Gefässknoten am  
 Spondylium.

## Tafel XXI.

- Fig. 1. *Estlandia marginata aspera*, eine gerontische Pedikelschale aus Kohtla, C<sub>2</sub>,  $\times 3$  der nat. Grösse. Vgl. Textabb. 14, oben . . . S. 52, 132
- Fig. 2. *Estlandia marginata aspera*, Holotyp,  $\times 2,8$  der nat. Grösse. Aus A. Ö pik (1), Taf. XX, Fig. 240 . . . . . S. 132
- Fig. 3. *Estlandia marginata* (Pahlen), Fragment einer Pedikelschale, die Körnung der Innenfläche und die Lage der für die Gattung charakteristischen, fingerartig verzweigten Wülste der *vascula dentalia* zeigend.  $\times 5$  der nat. Grösse . . . . . S. 134
- Fig. 4. *Estlandia marginata*, Schalenskulptur,  $\times 6$  der nat. Grösse. Dasselbe Exemplar bei A. Ö pik (1), Taf. XIX, Fig. 236 . . . . . S. 134  
Vgl. auch Textabb. 14 und Taf. XXII.





## Tafel XXII und Textabb. 48.

*Estlandia marginata* (P a h l e n), der Anker von drei verschiedenen Brachialschalen aus Kohtla,  $\times 18$  der nat. Grösse, die Öffnerinsertionen, Arminsertionen und den Bau des Schlossfortsatzes zeigend. Fig. 1 ist eine neanische, Fig. 2 — eine ephebische und Fig. 3 — eine gerontische Schale . . . . . S. 133

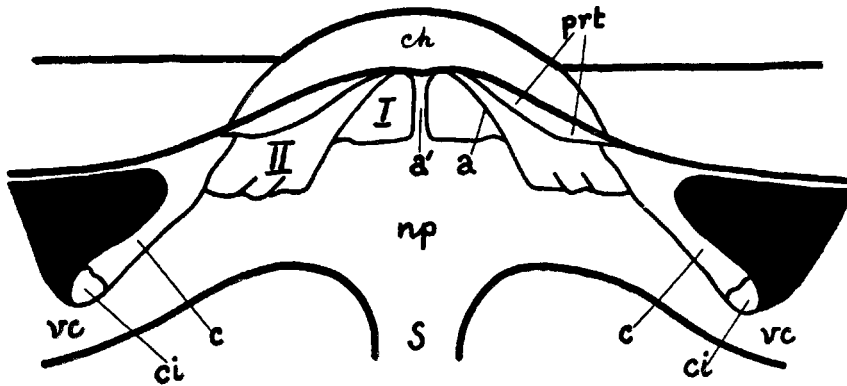


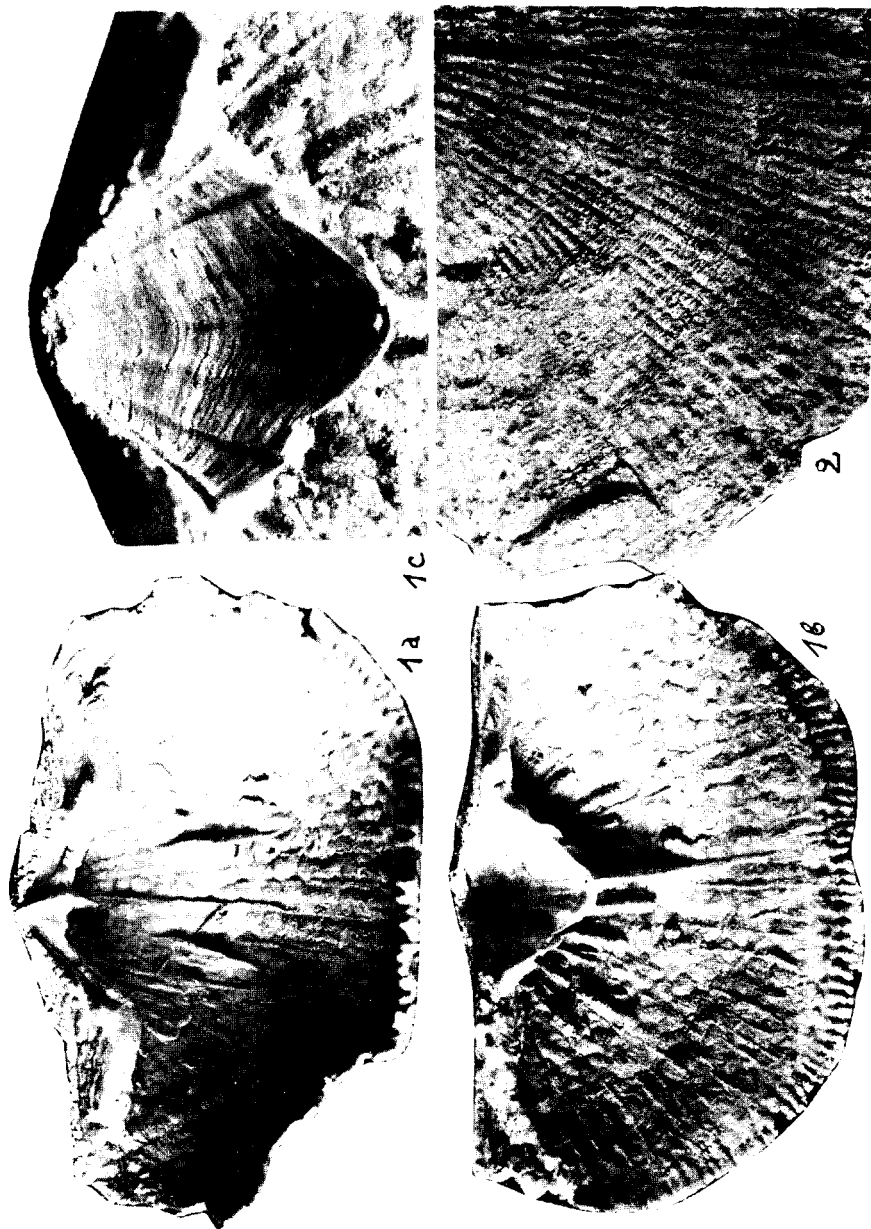
Abb. 48. Schema zum Anker von *Estlandia marginata*. ch — Chilidium; a' — mittlerer (Haupt-) Schlossfortsatz, a — Seitenleiste des Schlossfortsatzes; prt — chilidiale Protuberanz, welche später (Taf. XXII, Fig. 2 und 3) mit dem Seitenschlossfortsatz (a) verwächst; I — innere, II — äussere Öffnernarbe; c — Kruralwulst; vc — Wülste der vasa cruralia; ci — Brachialinsertion (Arminsertion), besonders gut bei Taf. XXII, Fig. 1, links sichtbar; np — nodus principalis; s — Mittelseptum; schwarz — Zahngruben. Vgl. auch Tafel XXI

**Tafel XXIII.**

*Estandia pyron silicificata*, aus dem D<sub>1</sub>-Kalkstein von Aluvere . . . . S. 136

Fig. 1 a — 1 c. Ein vollständiges, allseitig auspräpariertes Exemplar. 1 a — dorsale und 1 b — ventrale Schale von innen, beide  $\times 1,7$  der nat. Grösse; 1 c — das Spondylium,  $\times 3,7$  der nat. Gr.

Fig. 2. Oberfläche einer anderen Schale,  $\times 2,4$  der nat. Grösse, mit teilweise erhaltener Skulptur.



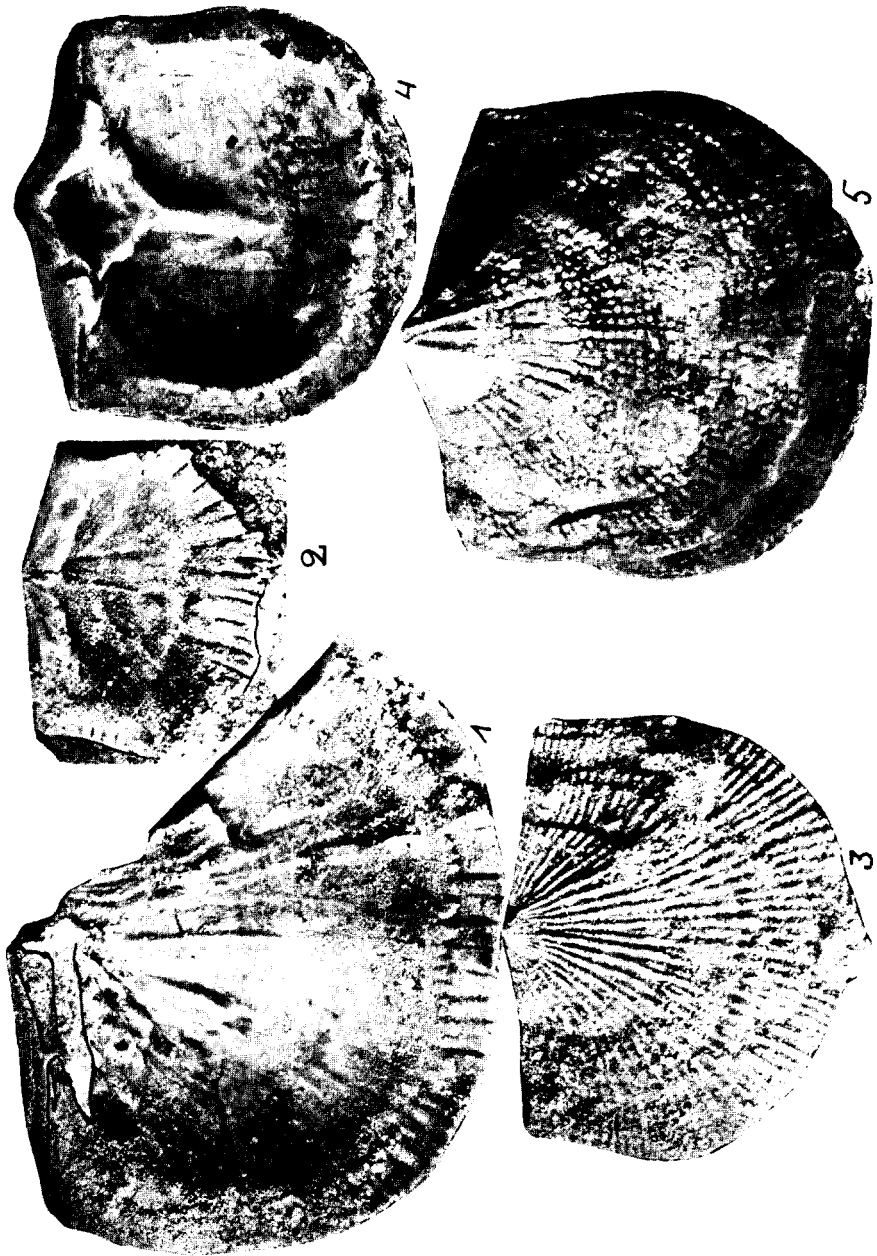


Photo A. Ö.

## Tafel XXIV und Textabb. 49.

Fig. 1—3. *Progonambonites estonus* n. sp., aus dem Rogö-Kalksandstein (BIII) der Insel Klein-Rogö. Fig. 1. Innenfläche einer Brachialschale,  $\times 3$  der nat. Grösse. — Fig. 2. Eine jugendliche Brachialschale,  $\times 3,7$  der nat. Grösse. — Fig. 3. Aussenfläche einer dritten Brachialschale,  $\times 3$  der nat. Grösse . . . . . S. 139

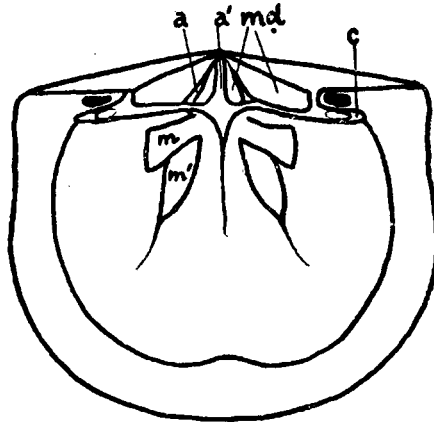


Abb. 49. Schema zur Brachialschale von *Progonambonites estonus*. m — hintere, m' — vordere Schliessmuskelnarben; md — Öffnernarben; a und a' — Schlossfortsätze; c — Armträger.

Fig. 4—5. *Progonambonites catellatus* n. sp., Innenansicht ( $\times 3,7$ ) und Aussenansicht ( $\times 4$ ) einer Pedikelschale. Vgl. Textabb. 6 F. S. 141

## Tafel XXV und Textabbild. 50.

Fig. 1 a — 1 b. *Rauna venusta* nov. sp., eine Brachialschale (Holotyp) aus den B<sub>II</sub>-Schichten von Wassilkowo. Koll. Mickwitz. 1 a (Innenseite) ist  $\times 2,5$ , 1 b (Aussenseite) —  $\times 2$  der nat. Grösse. Dieselbe Schale Taf. XXVI, Fig. 1. Vgl. auch Taf. XXVII, Fig. 1 . . . S. 145

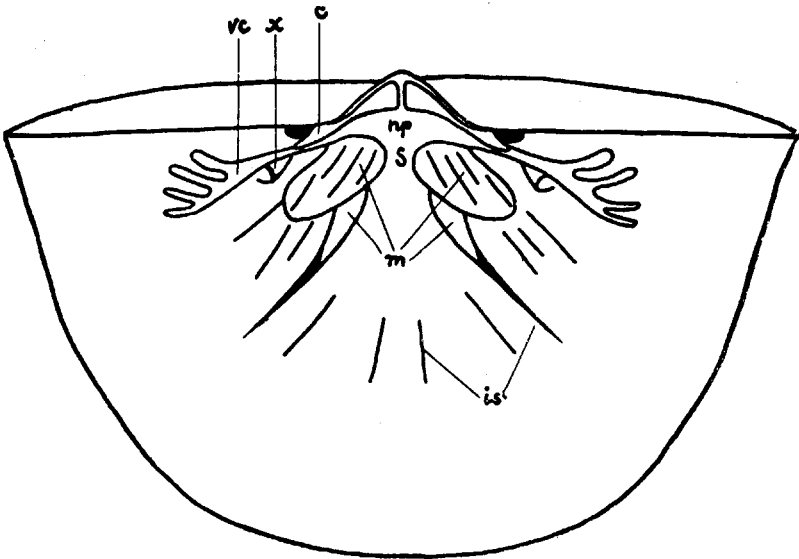
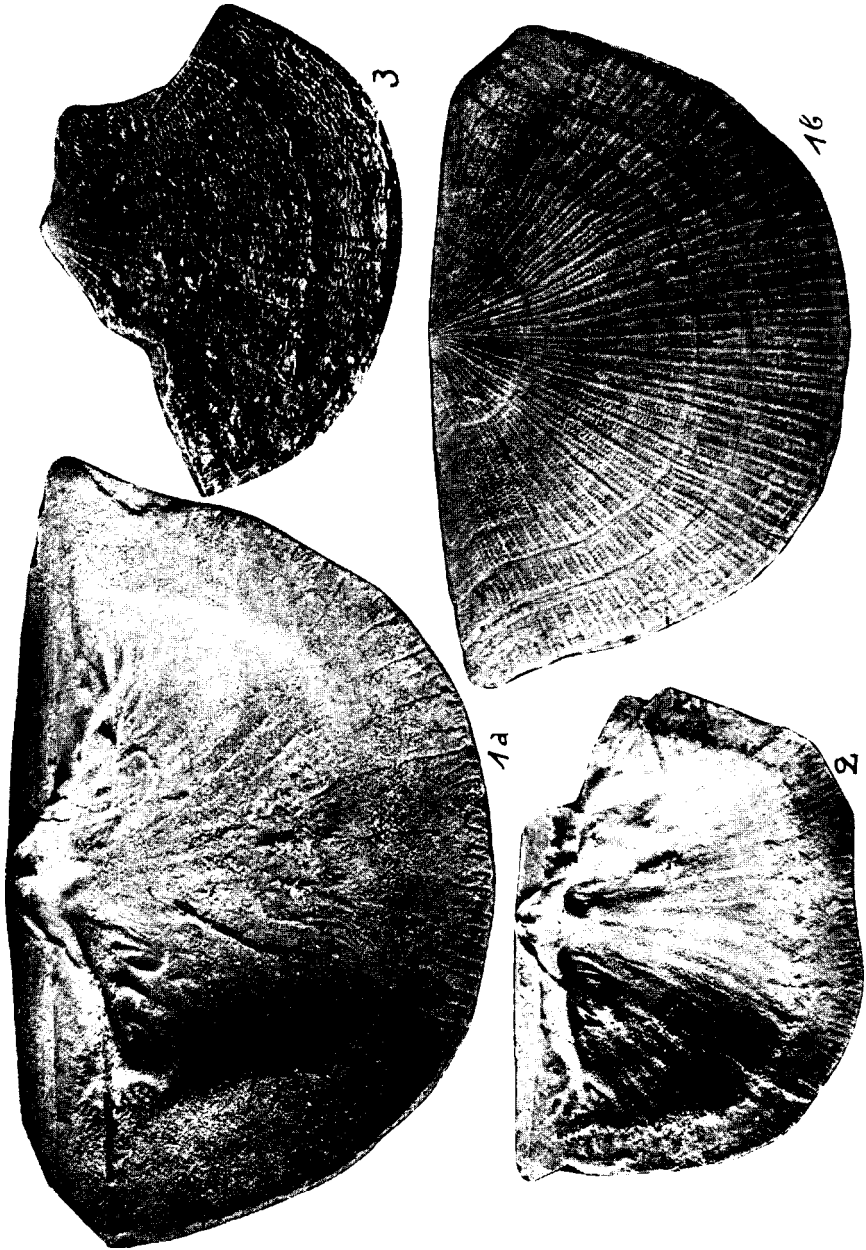
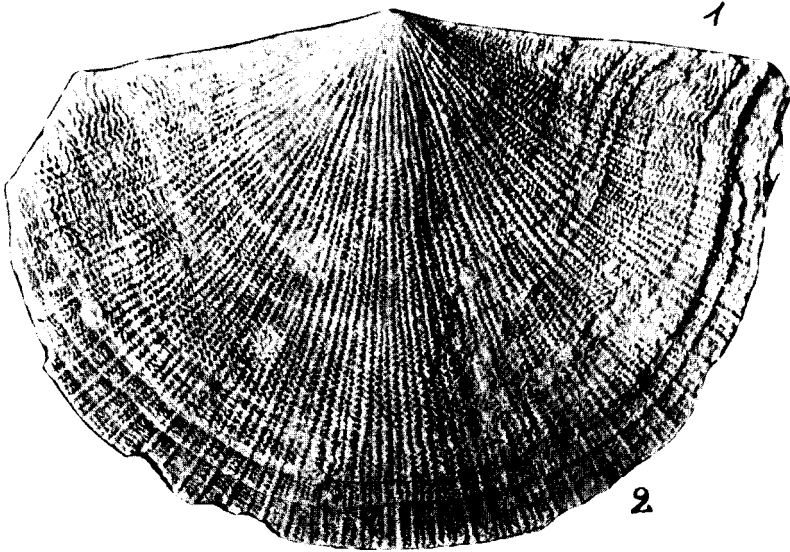
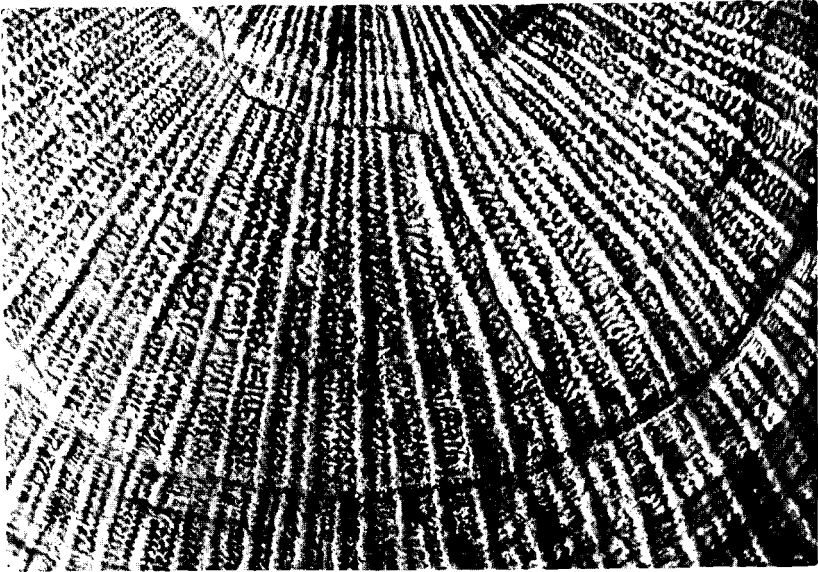


Abb. 50. Schema zur Brachialschale von *Rauna venusta*. vc — vascula cruralia, fingerartig verzweigt (vgl. *Estlandia*, Textabb. 14); c — Crura, resp. Armträger; np — nodus principalis; s — kaum angedeutetes medianes intervaskulares Septum; m — vordere und hintere Schliessmuskelnarben; is — intervaskulare Septen; x — laterale Kammer, wie sie auch bei *Estlandia pyron*, Taf. XLVI, Fig. 2 und manchmal bei *Antigonambonites* vorkommt. Vgl. auch S. 65 unten.

Fig. 2. *Rauna janischewskyi* (Lessnikow), eine Brachialschale aus Wassilkowo, B<sub>II</sub> (Koll.?),  $\times 2$  der nat. Grösse. Vgl. auch Taf. XXVII, Fig. 2 und Textabb. 341 . . . . . S. 143

Fig. 3. *Rauna strophomenoides* n. sp., B<sub>II</sub>γ Estlands,  $\times 2,7$  der nat. Grösse. Original im Paläont. Institut der Univers. Berlin, dem Verfasser von Herrn Dr. W. Quenstedt freundlichst zur Verfügung gestellt. Dasselbe Textabb. 34 . . . . . S. 146



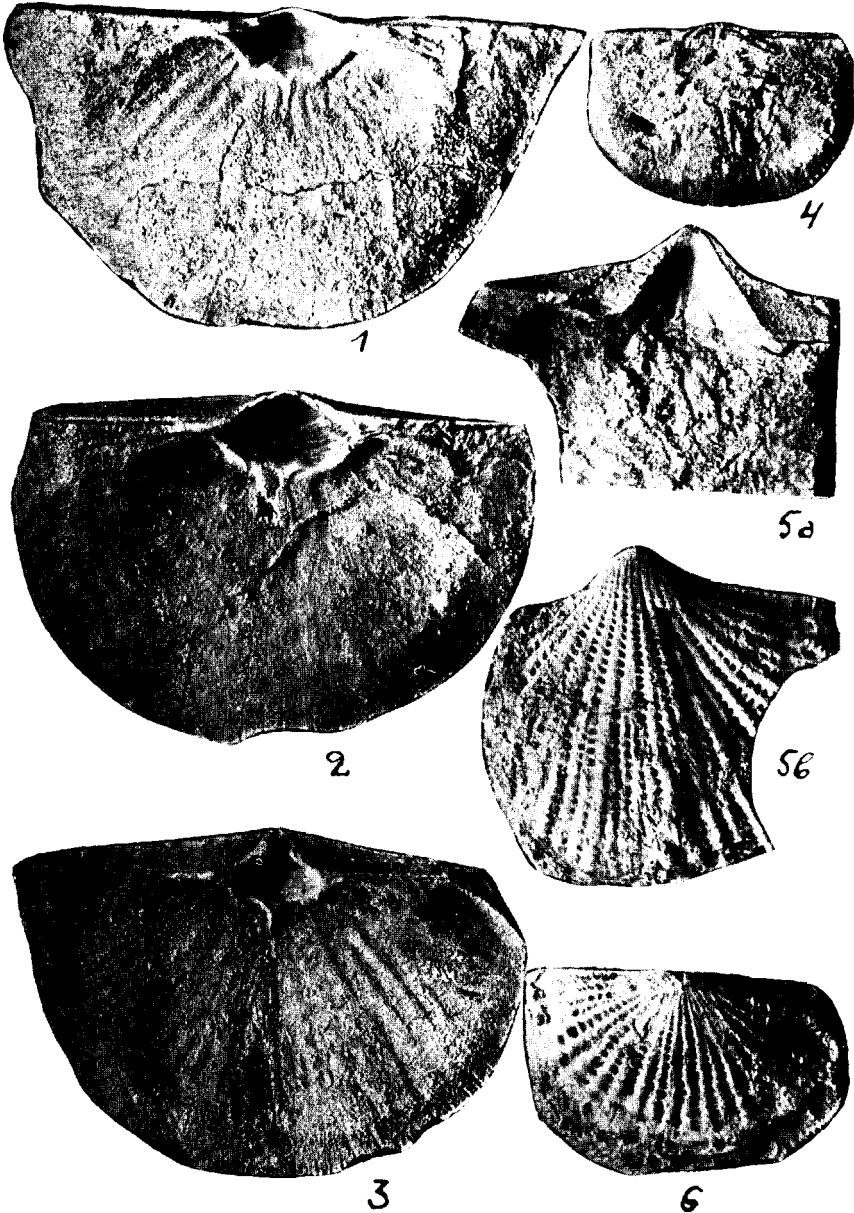


## Tafel XXVI.

- Fig. 1. *Rauna venusta*, Oberfläche der Brachialschale Taf. XXV, Fig. 1,  $\times 5,3$  der nat. Grösse . . . . . S. 145
- Fig. 2. *Rauna wolchowiana* n. sp., Holotyp,  $\times 4,4$  der nat. Grösse. Dieselbe Schale Taf. XXVII, Fig. 3. Megalaspiskalk (B11) von Wasilkowo (Koll.?) . . . . . S. 146

## Tafel XXVII.

- Fig. 1. *Rauna venusta*, Innenfläche einer Pedikelschale,  $\times 2$  der nat. Grösse, B<sub>2</sub> (Megalaspiskalk) von Obuchowo (Koll.?). Vgl. Taf. XXV, Fig. 1 und Taf. XXVI, Fig. 1 . . . . . S. 145
- Fig. 2. *Rauna janischewskyi*, eine Pedikelschale aus dem B<sub>II</sub>-Kalkstein von Wassilkowo, Koll. A. Mickwitz,  $\times 2$  der nat. Grösse. Der Schlossrand ist kreneliert . . . . . S. 143
- Fig. 3. *Rauna wolchowiana*, Innenfläche der Pedikelschale Taf. XXVI, Fig. 2,  $\times 2$  der nat. Grösse . . . . . S. 146
- Fig. 4. *Lacunarites ornatus* (Eichwald), eine schlecht erhaltene Brachialschale,  $\times 3$  der nat. Grösse. Unterordovizium des Ostbaltikums . . . . . S. 176
- Fig. 5 a — 5 b. *Lacunarites ilmatar* nov. gen., n. sp., aus dem Rogö-Kalksandstein (B<sub>III</sub>) der Insel Klein-Rogö, Koll. K. Orviku,  $\times 2,8$  der nat. Grösse . . . . . S. 175
- Fig. 6. *Lacunarites ilmatar*, eine Pedikelschale aus dem Rogö-Kalksandstein der Halbinsel Paldiski, Koll. Fr. Schmidt,  $\times 2,8$  der nat. Grösse . . . . . S. 175  
Vgl. auch Taf. XXXVII, Fig. 3 a — 3 c.



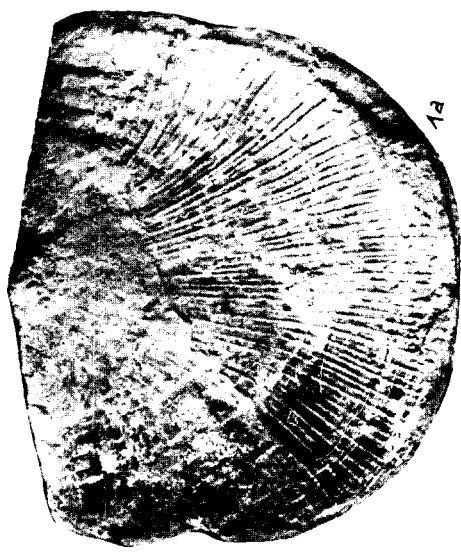


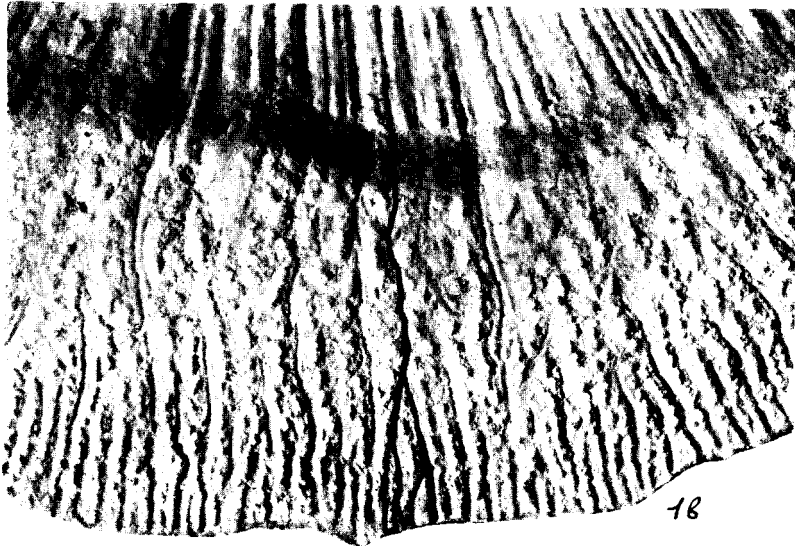
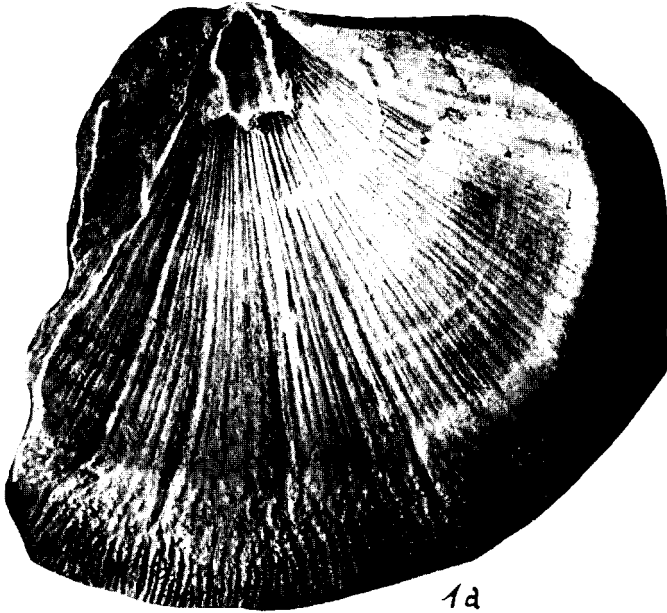
Photo A. Ö.

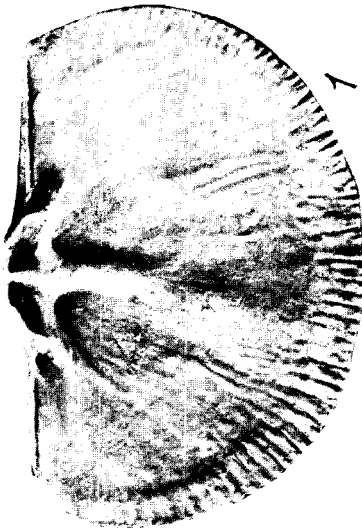
## Tafel XXVIII.

- Antigonambonites aequistriatus* (G a g e l), aus dem Vaginatenkalk (BII) Estlands . . . . . S. 156
- Fig. 1a—1b. Eine grosse Pedikelschale von aussen und innen,  $\times 2$  der nat. Grösse. Glazialgeschiebe von Märjamaa. Koll. Naturforscher-Gesellschaft, Tartu. Vgl. Textabb. 6 G.
- Fig. 2. Steinkern einer Brachialschale,  $\times 2$  der nat. Grösse. Märjamaa, dasselbe Geschiebe wie Fig. 1a—1b.
- Fig. 3. Innenfläche einer Brachialschale aus dem Rogö-Kalksandstein (BII) der Insel Klein-Rogö.  
Vgl. auch Taf. XXIX.

**Tafel XXIX.**

*Antigonambonites aequistriatus* (G a g e l), Fragment einer Pedikelschale aus dem Vaginatenkalk von Tallinn (Koll. ?) . . . . . S. 43, 156  
Fig. 1 a. Totalansicht der Innenfläche,  $\times 2$  der nat. Grösse;  
Fig. 1 b. Schalenrand desselben Exemplars,  $\times 5,5$  der nat. Grösse.  
Ein Gefässkanal ist der Deutlichkeit wegen nachgezeichnet worden. Vgl. hierzu das Blockdiagramm Textabb. 9, sowie die Taf. XXVIII und Taf. XXX, Fig. 4 (*Strophomena*).





## Tafel XXX.

- Fig. 1. *Vellamo oandoensis* n. sp., Innenfläche der Brachialschale Taf. XII, Fig. 14,  $\times 3,2$  der nat. Grösse . . . . . S. 113
- Fig. 2. *Vellamo wesenbergensis*, Aussenfläche der Brachialschale Taf. X, Fig. 9,  $\times 2,7$  der nat. Grösse . . . . . S. 118
- Fig. 3. *Vellamo oandoensis* n. sp., eine abweichende Brachialschale aus den D<sub>3</sub>-Schichten von Rakvere,  $\times 3,3$  der nat. Grösse. . . . S. 113
- Fig. 4. Schalenrand von *Strophomena (Actinomena) assmusi* (Verneuil) aus den D<sub>2</sub>-Schichten von Rakvere,  $\times 5$  der nat. Grösse. Mit *Antigonambonites aequistriatus*, Taf. XXXIX zu vergleichen. Einige der randlichen Gefässkanäle sind der Deutlichkeit halber nachgezeichnet . . . . . S. 158

## Tafel XXXI und Textabb. 51.

- Fig. 1a—1b. *Antigonambonites sulcatus* n. sp., Holotyp, aus dem Megalaspiskalk (BII $\beta$ ) von Mäeküla,  $\times 3$  der nat. Grösse . . . . . S. 155
- Fig. 2. *Antigonambonites planus* (Pander), eine gerontische Brachialschale aus dem Megalaspiskalk (BII $\beta$ ) von Paldiski (Koll. ?),  $\times 2,5$  der nat. Grösse. Das Chilidium ist bis zur chilidialen Protuberanz zerstört. Die Protuberanz ist mit der Nebenleiste des Schlossfortsatzes verwachsen (vgl. *Estlandia*, Taf. XXII). S. 149
- Fig. 3a—3c. *Antigonambonites planus* (Pander), eine Pedikelschale aus dem Megalaspiskalk (BII) von Wassilkowo. Fig. 3a —  $\times 2,5$  der nat. Grösse; Fig. 3b —  $\times 3$  der nat. Grösse; Fig. 3c —  $\times 8,5$  der nat. Grösse. Krenelierter Schlossrand. Vgl. Taf. XXXIV, Fig. 2 a, 2 b und Textabb. 34 III.

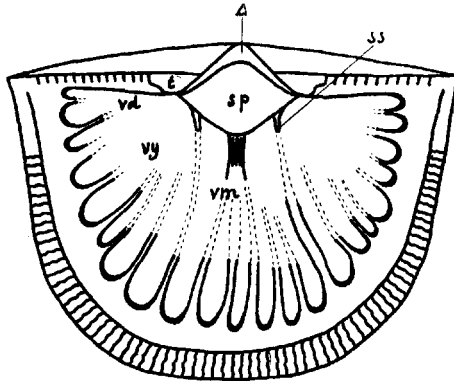
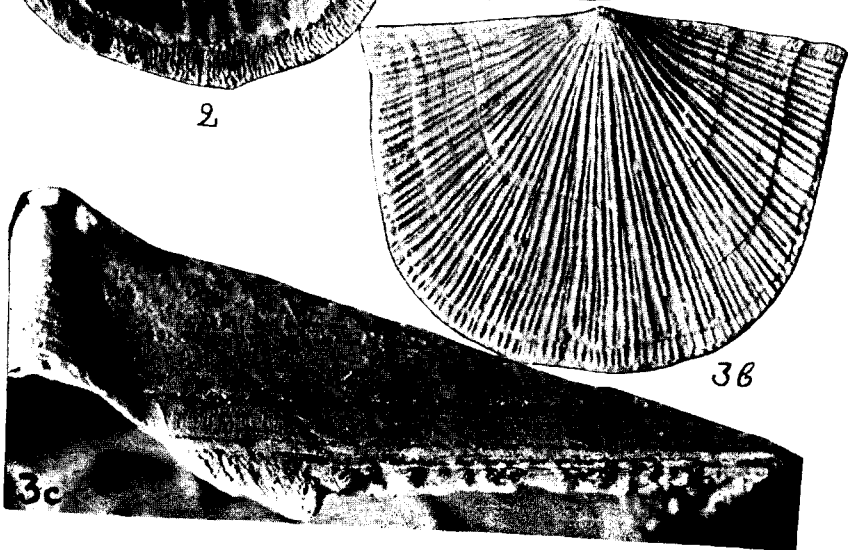
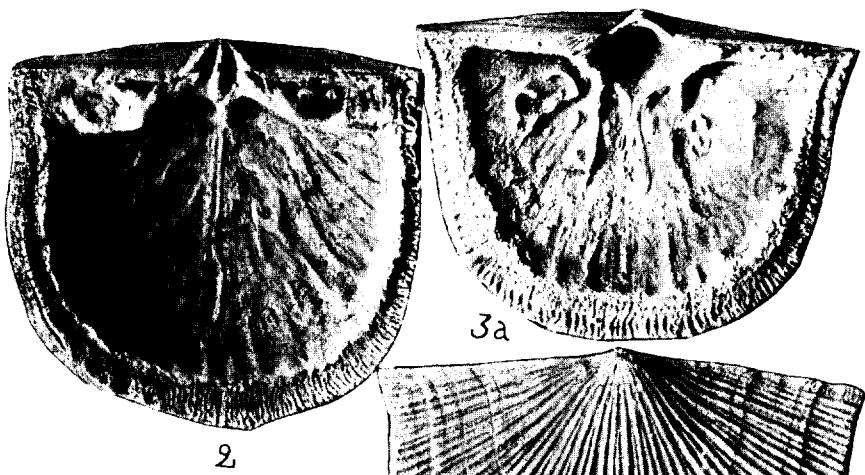
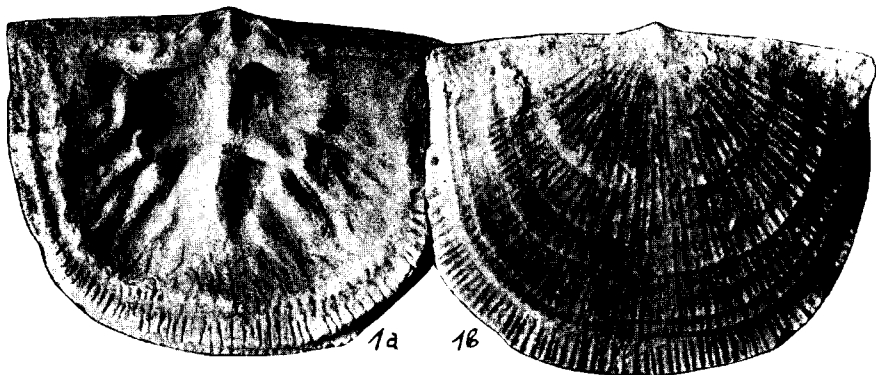


Abb. 51. Schema zur Pedikelschale von *Antigonambonites planus*, Taf. XXXI, Fig. 3 a. A — Deltidialplatte; sp — Spondylium; t — Schlosszahn; ss — Seitensstütze des Spondylium triplex; vd — vascula dentalia; vy — v. myaria (resp. spondyliaria); vm — vascula media.



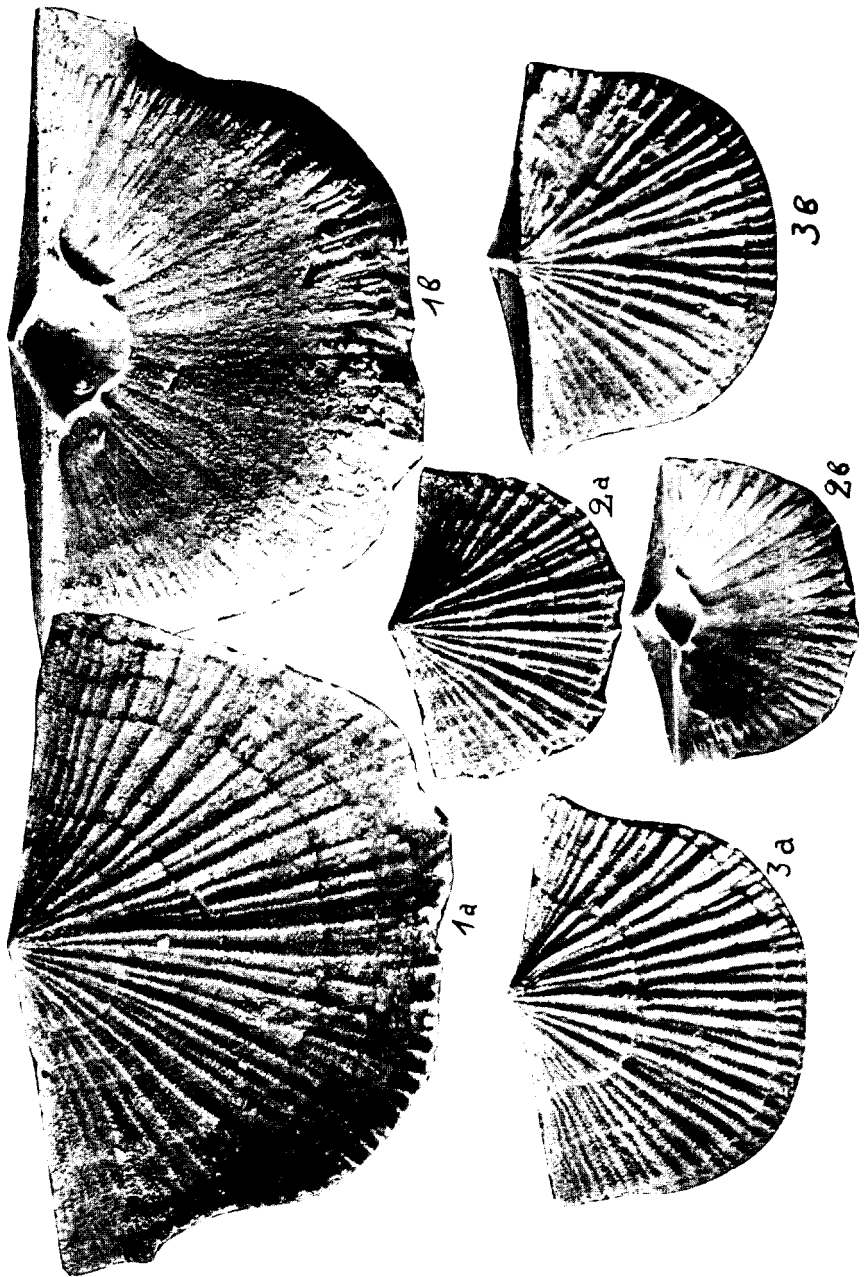


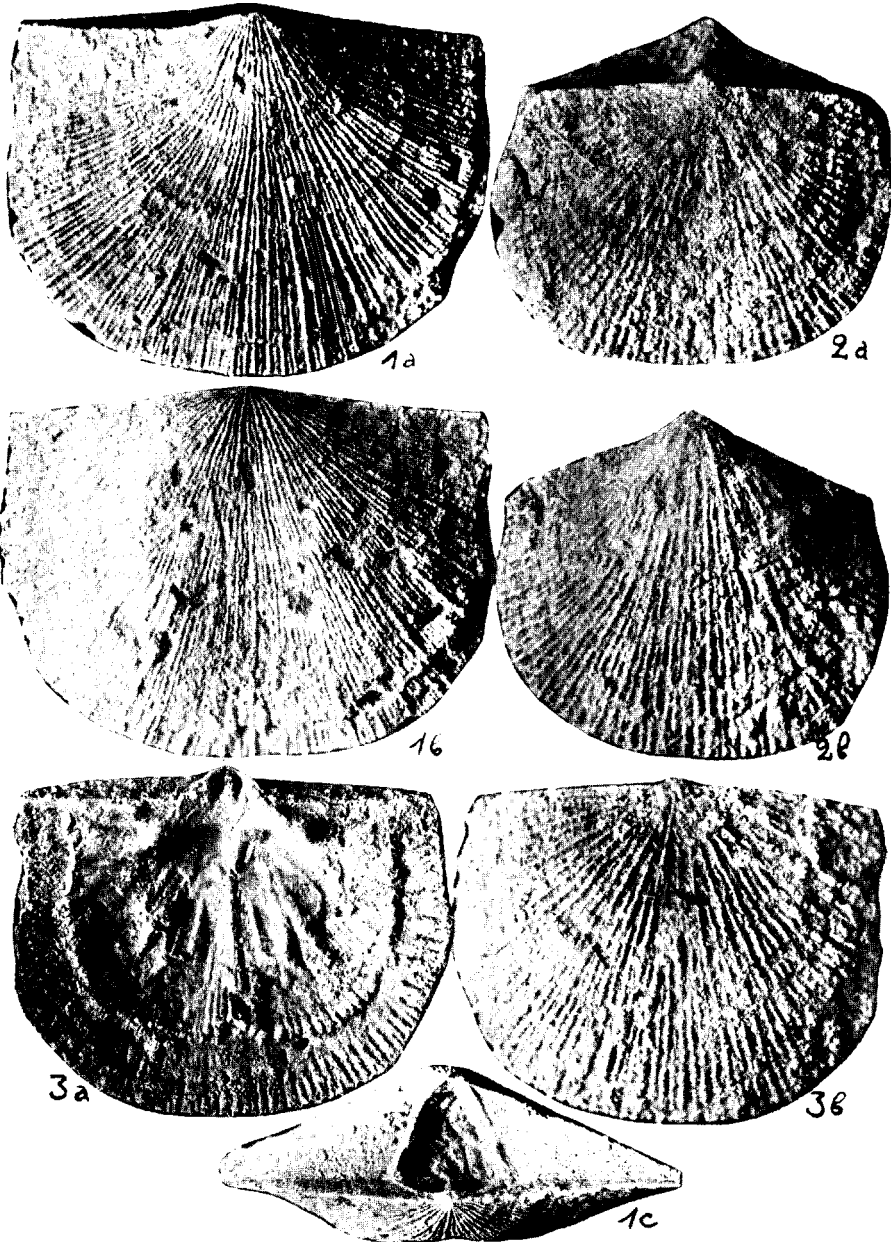
Photo A. Ö.

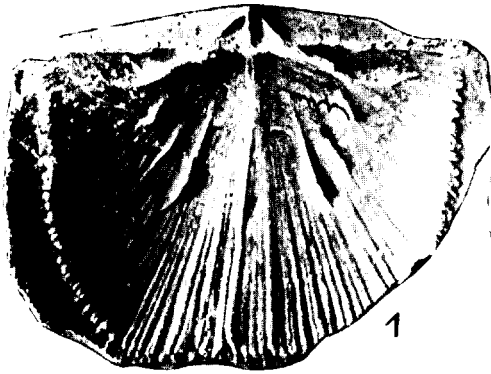
## Tafel XXXII.

- Antigonambonites costatus* n. sp., aus dem Megalaspiskalk (B<sub>11</sub>) des Ostbaltikums . . . . . S. 156
- Fig. 1a—1b. Eine grosse, erwachsene Pedikelschale von Obuchowo (Koll.?),  
× 3 der nat. Grösse. Dieselbe Schale Textabb. 34 IV.
- Fig. 2a—2b. Eine jugendliche Pedikelschale von Obuchowo, × 2,8 der nat.  
Grösse.
- Fig. 3a—3b. Ein jugendliches, ganzes Exemplar von Wassilkowo an der  
Lawa, Koll. A. Mickwitz, × 2,8 der nat. Gr.

**Tafel XXXIII.**

- Fig. 1 a—1 c. *Progonambonites volborthi* (Pahlen), aus dem Megalaspiskalk von Isvos, Koll. A. Mickwitz,  $\times 3$  der nat. Grösse . . S. 141
- Fig. 2 a—3 b. *Antigonambonites soror* n. sp., aus dem Megalaspiskalk (Bn) des Ostbaltikums . . . . . S. 161
- Fig. 2 a—2 b. Ein ganzes Exemplar aus Pawlowsk (Koll. ?),  $\times 3$  der nat. Grösse. — Fig. 3 a—3 b. Eine isolierte Brachialschale aus Pawlowsk,  $\times 3.8$  der nat. Grösse. Vgl. Textabb. 34 VI.

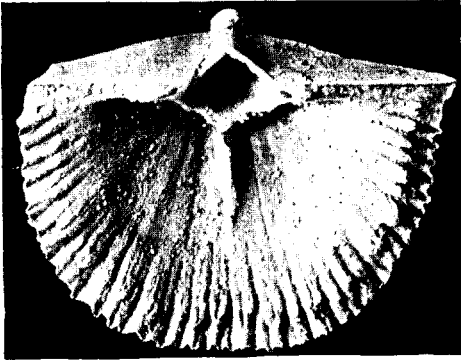




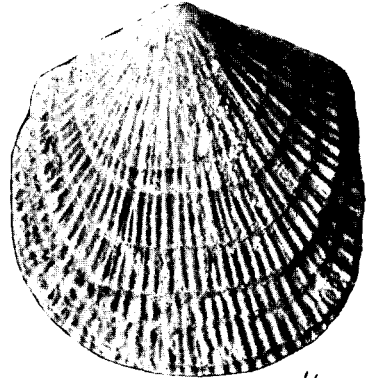
1



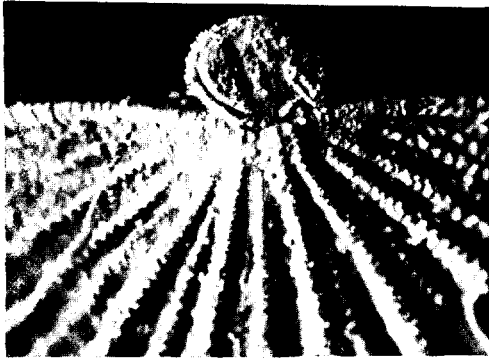
3



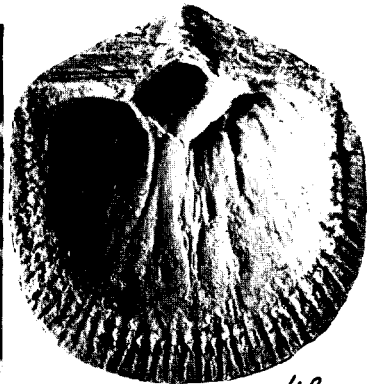
2a



4a



2b



4b

## Tafel XXXIV.

- Fig. 1. *Antigonambonites anna*, eine Brachialschale aus dem Megalaspiskalk von Obuchowo,  $\times 2$  der nat. Grösse. Vgl. Taf. XLI, Fig. 1, 2 und Textabb. 35. Der wellige Hinterrand der Öffnernarben ist nachgezeichnet . . . . . S. 159
- Fig. 2 a—2 b. *Antigonambonites planus* (P a n d e r), eine jugendliche Pedikelschale aus dem Megalaspiskalk von Gadowo (Koll.?). Man beachte bei Fig. 2 das „verkorkte“ und in eine Haftscheibe umgewandelte Foramen. Der „Kork“ trägt noch den rinnenförmigen Abdruck des Substrats. Bei Fig. 2 a ist das Spondylium noch ganz frei vom Boden der Schale. Fig. 2 a ist  $\times 5,8$ , Fig.  $\times 18$  der nat. Grösse . . . . . S. 149  
Vgl. hierzu Taf. III, Fig. 4; Taf. XXXI, Fig. 2—3 c.
- Fig. 3. *Antigonambonites mäekülaënsis* n. sp., eine Brachialschale aus Türisalu, Megalaspiskalk,  $\times 3,5$  der nat. Grösse. Koll. Seidlitz, Naturforscher-Gesellschaft Tartu. Der Schlossrand ist z. T. zerstört . . . . . S. 160
- Fig. 4 a—4 b. *Antigonambonites mäekülaënsis* n. sp., eine Pedikelschale aus dem Megalaspiskalk (B11 $\beta$ ) von Mäeküla,  $\times 3,5$  der nat. Grösse. Vgl. Textabb. 34 V. Bei Fig. 4 b, im Inneren der Pedikelschale, reichen die Seitensepten des Spondyliums über die Schalenmitte hinaus . . . . . S. 160

## Tafel XXXV und Textabb. 51.

Fig. 1—5. *Kullervo panderi*, aus der Kukuruse-Stufe ( $C_3\alpha$ -Schichten) Estlands. Die Fig. 1—3 und 5 stammen aus Kohtla . . . . S. 164  
 Fig. 1. Innenfläche einer Brachialschale,  $\times 4,8$  der nat. Grösse.  
 — Fig. 2. Eine ältere Brachialschale,  $\times 4,8$  der nat. Grösse, mit kräftigem randlichem Gefässnetz (vgl. Textabb. 52). — Fig. 3.

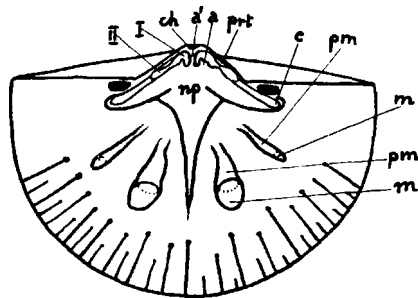
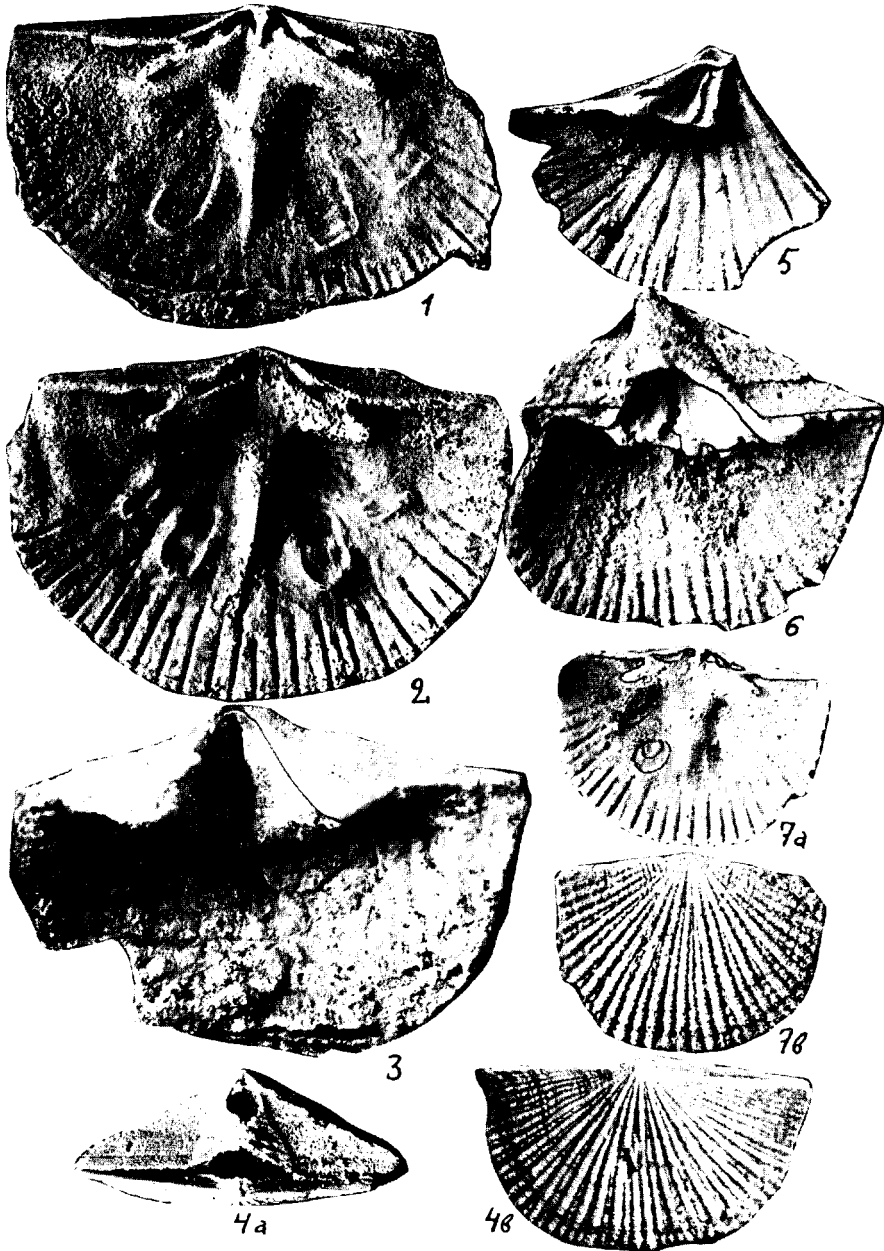


Abb. 52. Schema zur Brachialschale von *Kullervo panderi*, Taf. XXXV, Fig. 2. II — äussere und I — innere Insertion der Öffner (Ankernarben); a' — mittlerer, a — seitlicher Schlossfortsatz; prt — chilidiale Protuberanz; ch — Chilidium; c — Armträger; np — nodus principalis; m' — vordere Schliessernarbe und pm' — deren Positionsspur; m — hintere Schliessernarbe mit der entsprechenden Positionsspur (pm). Vgl. auch Textabb. 38.

Eine Pedikelschale von innen, mit erhaltener Hemisyrinx,  $\times 4,4$  der nat. Grösse. — Fig. 4a — 4b. Ein ganzes Exemplar von Kukuruse, Paläont. Institut Berlin,  $\times 2,6$  der nat. Grösse. Bei 4a ist am Chilidium die vertikale Strophomenidenfurche sichtbar. Dasselbe Exmpl. Te. tabb. 38 I. — Fig. 5. Fragment einer Pedikelschale, die Wurzel des Schlosszahns zeigend,  $\times 4,8$  der nat. Grösse. — Vgl. auch Tafel XXXVIII, Fig. 2 und Textabb. 37—39.

Fig. 6—7b. *Kullervo intacta* n. sp., aus den  $C_3\alpha$ -Schichten der Kukuruse-Stufe, Kohtla, alle Exemplare  $\times 4,5$  der nat. Grösse . . S. 168  
 Fig. 6 — eine Pedikelschale mit Hemisyrinx; 7a — 7b — eine Brachialschale. Vgl. auch Taf. XXXVII, Fig. 2a — 2b.



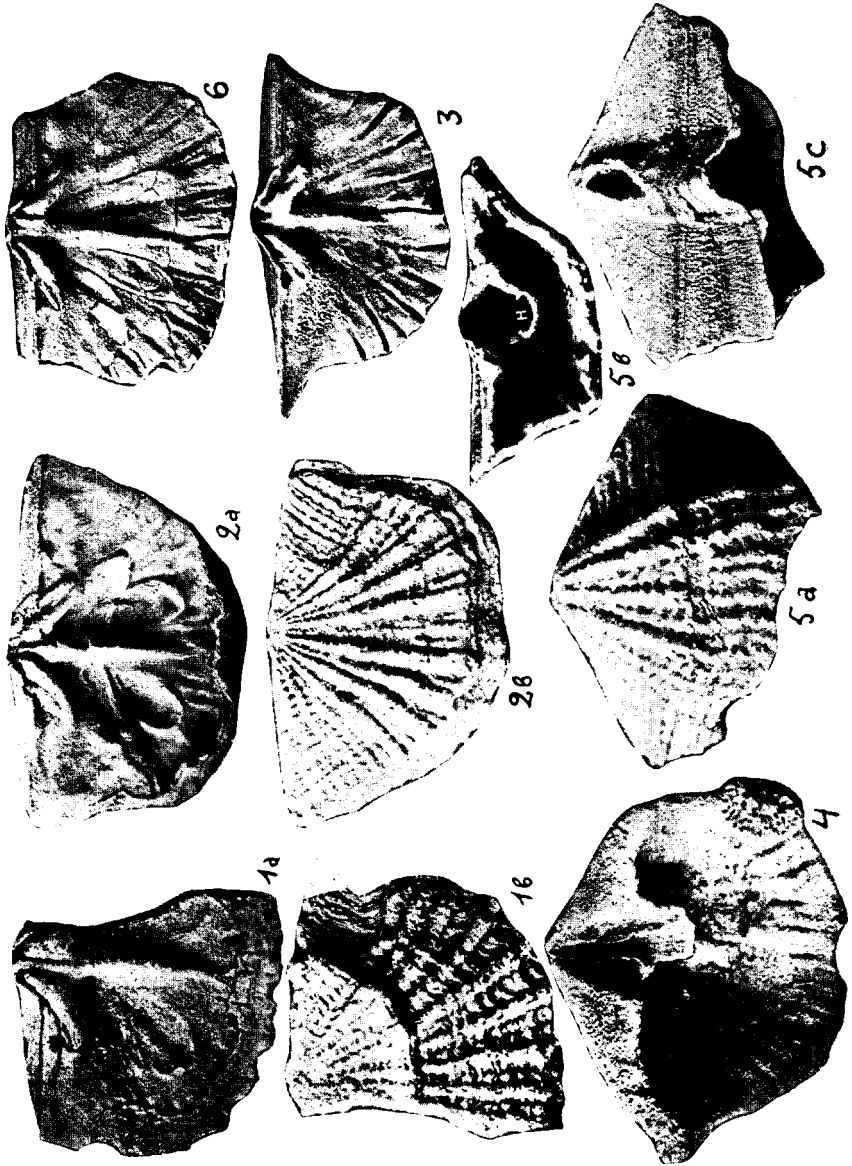


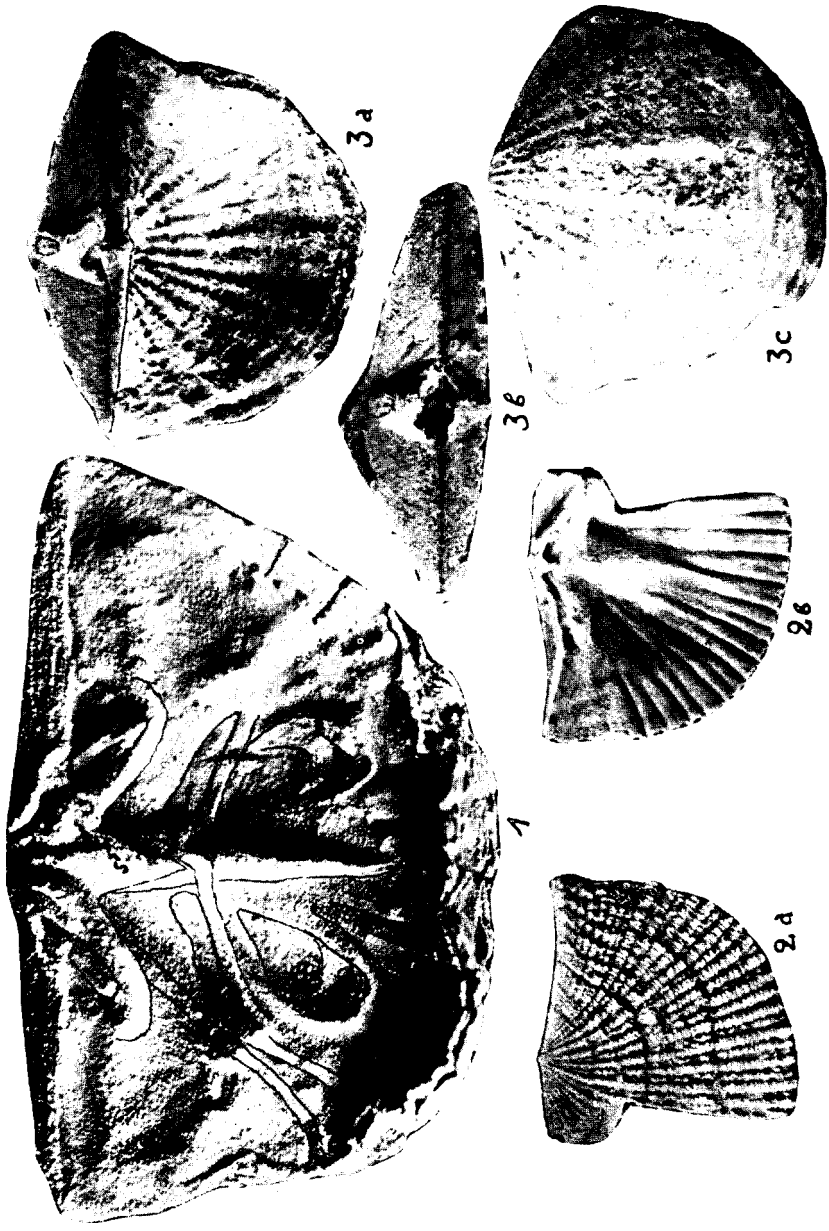
Photo A. Ö.

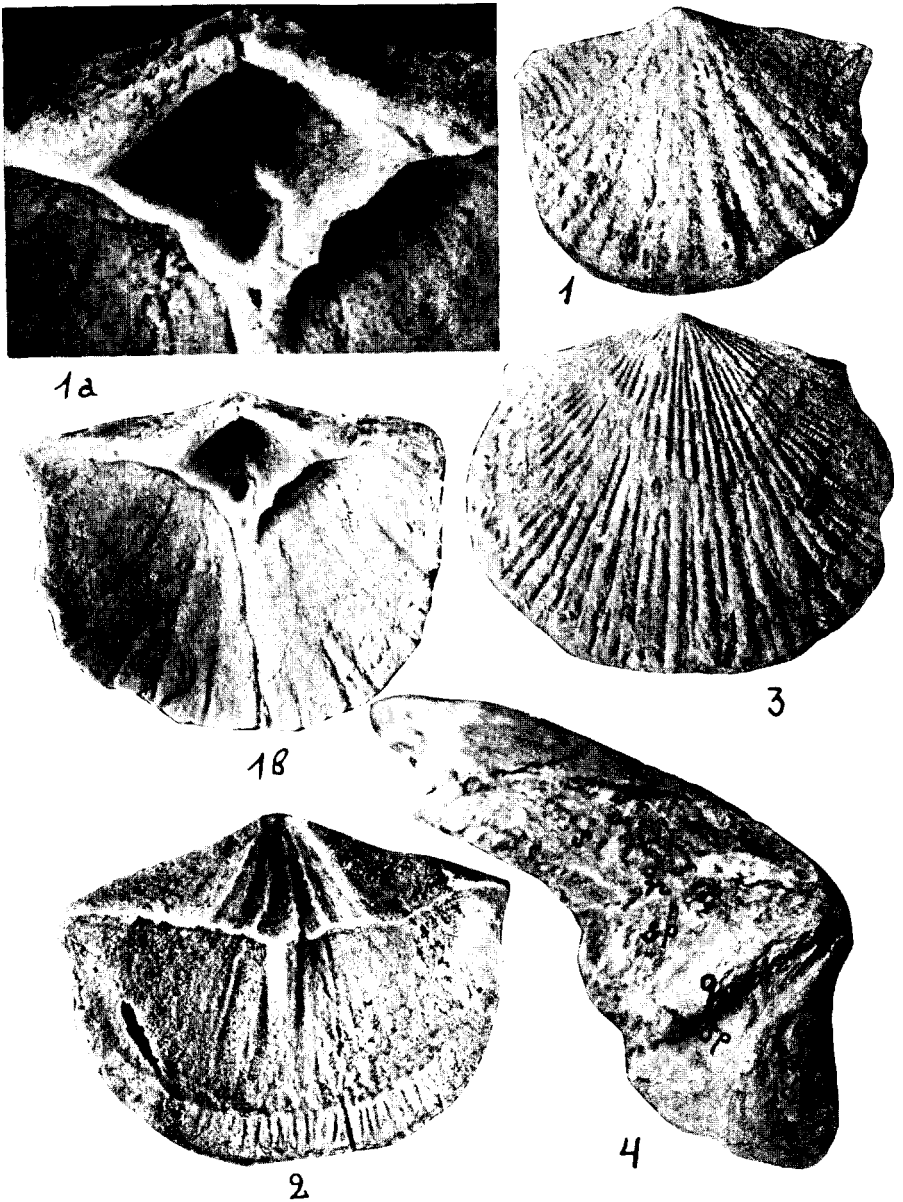
## Tafel XXXVI.

- Kullervo lacunata* n. sp., aus den  $C_3 \alpha$ -Schichten der Kukruse-Stufe, Kohtla.  
 Alles  $\times 4,5$  der nat. Grösse . . . . . S. 169
- Fig. 1 a—1 b. Fragment einer gerontischen Brachialschale. Die Kruralwülste und die Nebenleisten des Schlossfortsatzes sind zu einheitlichen Wülsten verschmolzen. Bei 1 b ist der Flügel rekonstruiert. — Fig. 2 a — 2 b. Eine gerontische Brachialschale mit mächtig entwickelten Muskelnarben. Dieselbe: Taf. XXXVII, Fig. 1. — Fig. 3. Eine ephebische Brachialschale. Dieselbe: Textabb. 40, 41. — Fig. 4. Eine gerontische Pedikelschale mit erhaltener Hemisyrinx. — Fig. 5 a — 5 c. Eine Pedikelschale mit ungewöhnlich hoher Area. Fig. 5 b zeigt das breite distale Ende der Hemisyrinx (H). — Fig. 6. Eine in der Ausbildung der Muskelnarben vom Typus abweichende Brachialschale.

## Tafel XXXVII.

- Fig. 1. *Kullervo lacunata*, die Brachialschale Taf. XXXVI, Fig. 2 a,  $\times 9$  der nat. Grösse. Die Muskelnarben mit den Positionsspuren und einige Gefässabdrücke sind nachgezeichnet. s' — der hintere, unmittelbar mit dem nodus principalis verbundene Teil des Mittelseptums (vas principale). Der vordere, zugespitzte Teil des Septums ist als die mediane intervaskuläre Leiste aufzufassen. Die Innenfläche ist fein gekörnt. (Näheres auf S. 171 und 172 oben.) . . . . . S. 169
- Fig. 2 a — 2 b. *Kullervo intacta* n. sp., eine fragmentäre Brachialschale aus Kohtla, C<sub>3</sub> a,  $\times 4,5$  der nat. Grösse. Vgl. Tafel XXXV . . S. 168
- Fig. 3 a — 3 c. *Lacunarites ilmatar*, ein ganzes Exemplar (Holotyp) aus dem Rogö-Kalksandstein (Bm) von Paldiski,  $\times 2,7$  der nat. Grösse (Koll. F r. S c h m i d t?). Bei 3 b sieht man hinter dem Chilidium den einfachen Schlossfortsatz. Dasselbe Exemplar Textabb. 26 VI. S. 175 Vgl. auch Taf. XXVII.





## Tafel XXXVIII und Textabb. 52.

- Fig. 1—1b. *Kullervo aluverensis* n. sp., aus dem D<sub>1</sub>-Kalkstein von Aluvere, Holotyp . . . . . S. 172  
 Fig. 1. Aussenseite,  $\times 3$  der nat. Grösse. — Fig. 1 b. Innenseite,  $\times 3,8$  der nat. Grösse. — Fig. 1 a. Das Spondylium mit der Hemisyrinx,  $\times 9,3$  der nat. Grösse. — Vgl. Textabb. 39II und 53.

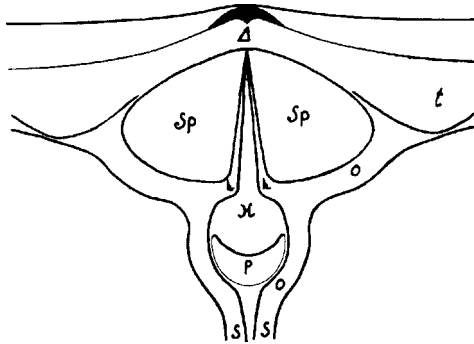
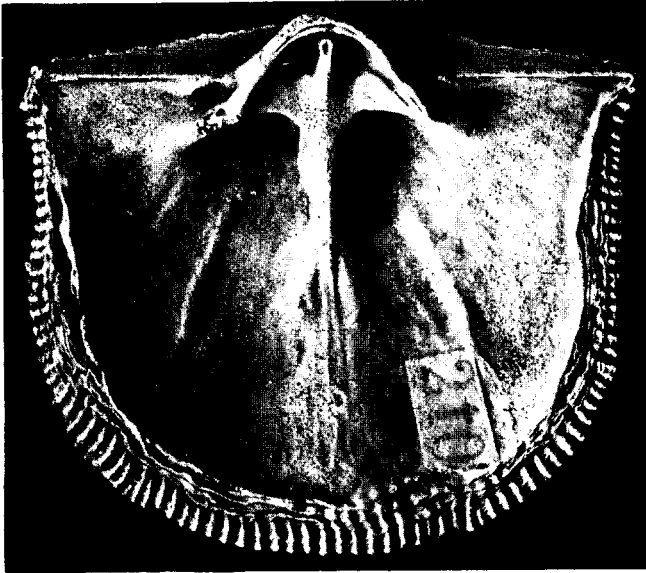


Abb. 53. Schema zum Spondylium von *Kullervo aluverensis*, Taf. XXXVIII, Fig. 1 a. Sp — Spondylium;  $\Delta$  — die Deltidialplatte; t — Schlosszahn; H — Hohlraum der Hemisyrinx; h — Seitenleisten der Hemisyrinx; p — der pulvillusartige Boden der Hemisyrinx; o — Zahnstützen, resp. Seitenplatten des Spondyliums; S — das doppelte Mittelseptum. Vgl. auch Textabb. 5.

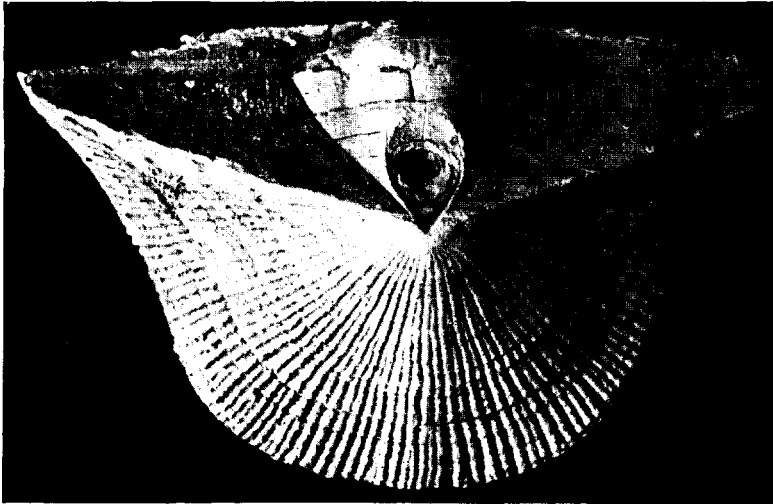
- Fig. 2. *Kullervo panderi*, eine vollständige Pedikelschale mit teilweise zerstörter Hemisyrinx,  $\times 4$  der nat. Grösse. Kohtla, C<sub>3a</sub>. Vgl. Taf. XXXV . . . . . S. 164  
 Fig. 3. *Progonambonites reclinatus* (Pander), ein ganzes Exemplar von Pawlowsk,  $\times 3,3$  der nat. Grösse . . . . . S. 140  
 Fig. 4. *Clinambon anomalus* (Schlothheim), eine der Länge nach gespaltene Pedikelschale aus dem D<sub>2</sub>-Kalkstein von Oando,  $\times 3$  der nat. Grösse. S — Spaltfläche des Septums; n — die Naht des Septums mit dem Spondylium; Sp — Spondylium; q — die Einschnürung zwischen der vorderen und der hinteren Kammer des Spondyliums;  $\Delta$  — die uneben gebrochene Deltidialplatte. Vgl. Taf. XVII . . . . . S. 24, 122

**Tafel XXXIX.**

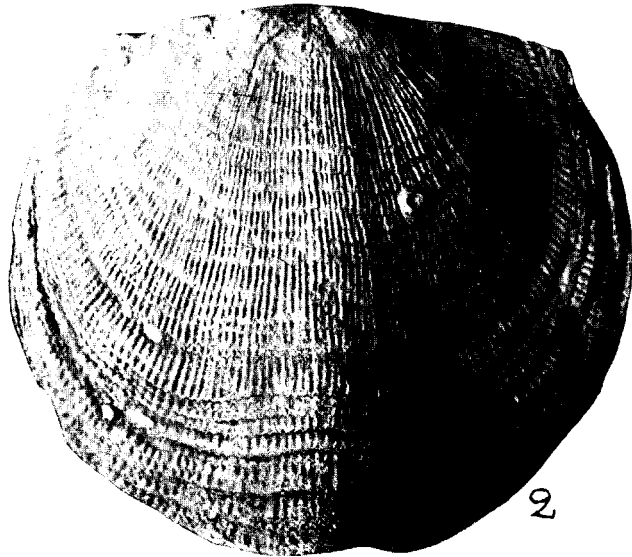
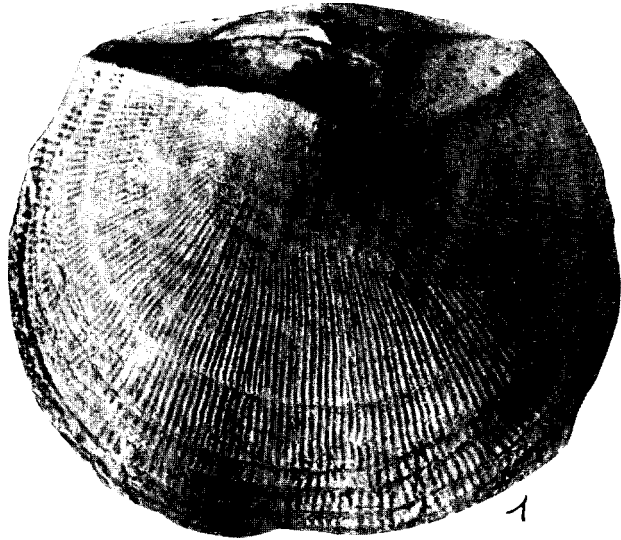
- Fig. 1. *Clitambonites squamatus devius* Ö., Holotyp [aus A. Öpik (1), Taf. XVIII, Fig. 210],  $\times 3,6$  der nat. Grösse. Die Muskelnarben und das viszerale Gefässnetz sind schwach angedeutet; der Schlossfortsatz zeigt ein kleines Grübchen; an den Zahngruben sind die dorsalen Dentikeln [vgl. Schuchert & Cooper (2), S. 8] besonders schön zu sehen; der Schalenrand ist fächerartig entwickelt und zeigt zahlreiche übereinander liegende imbricate Lamellen (vgl. mit *Clitambonites schmidti epigonus*, Taf. VII, Fig. 1)... S. 82
- Fig. 2. *Clitambon anomalus* (Schlotheim), ein jugendliches ganzes Exemplar aus dem Keila-Kalkstein (D<sub>2</sub>) von Rakvere,  $\times 3,3$  der nat. Grösse. Das Foramen ist teilweise vernarbt. Vgl. Taf. XV... S. 14, 118



1



2

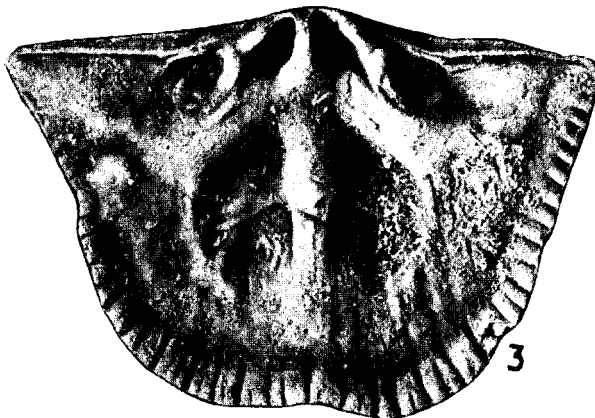
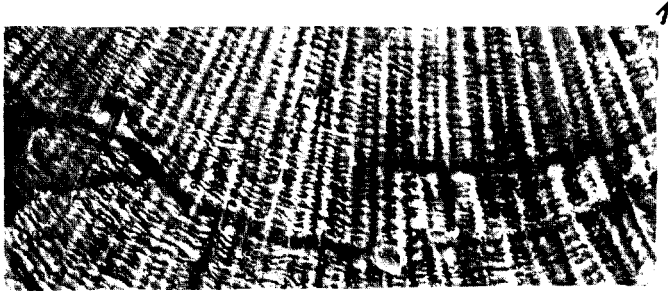
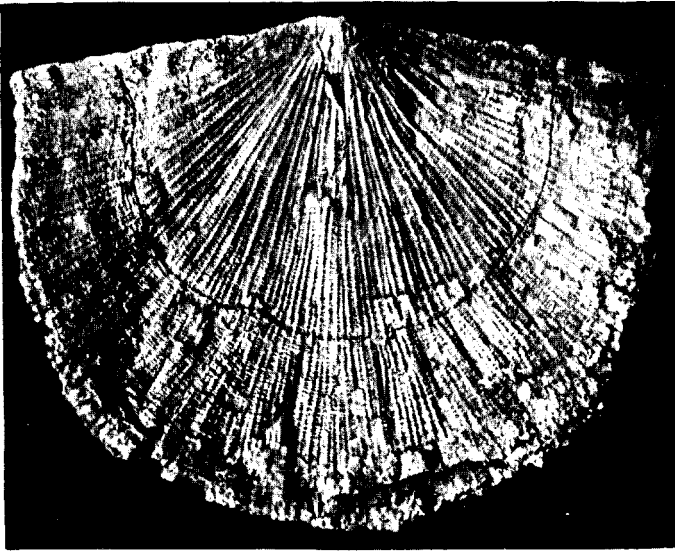


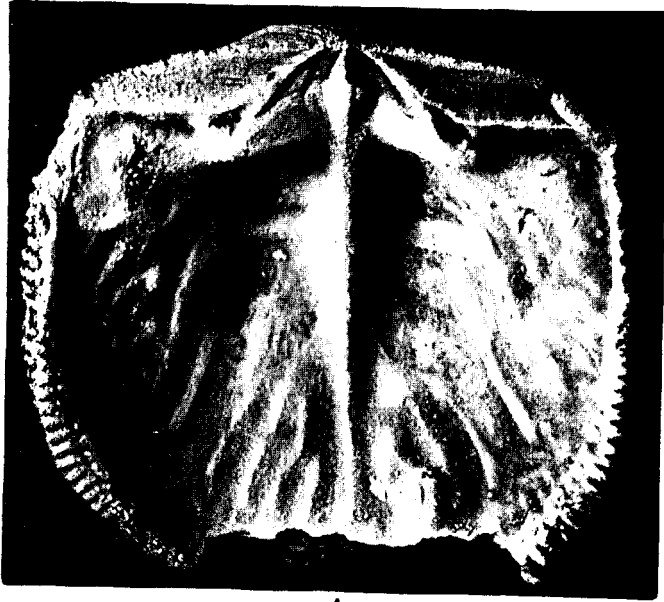
**Tafel XL.**

*Ilmarinia dimorpha* n. sp., ein ganzes Exemplar (Holotyp) aus den D<sub>3</sub>-Schichten von Oando, Koll. K. Orviku,  $\times 2,6$  der nat. Grösse. Bei Fig. 1 ist die gedrehte und daher unsymmetrische Pedikelarea und das grosse, offene Foramen, bei Fig. 2 — die schwachen imbrikaten Zuwachslamellen zu sehen. Dieselbe Schale Textabb. 26 VIII. S. 12 Vgl. auch Taf. XVIII.

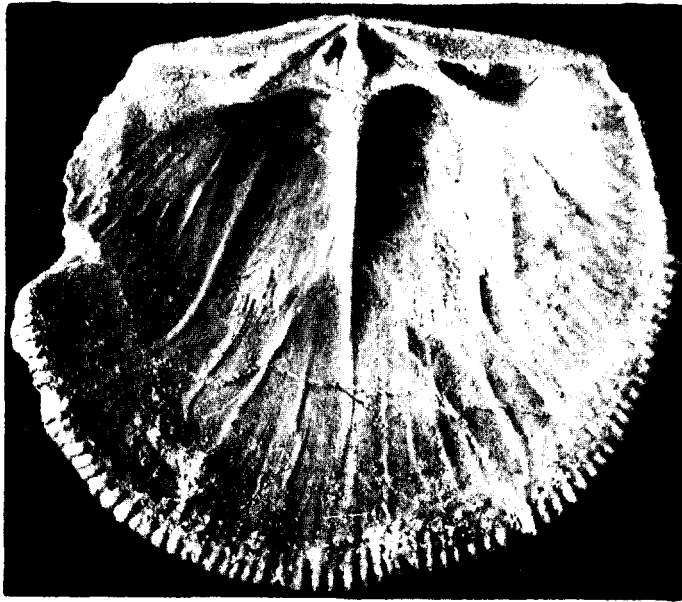
**Tafel XLI.**

- Fig. 1—2. *Antigonambonites anna* n. sp., eine Pedikelschale von Gornaja Scheldicha, Megalaspiskalk. Fig. 1 —  $\times 2$ , Fig. 2 —  $\times 5$  der nat. Grösse. Vgl. Taf. XXXIV, Fig. 1 . . . . . S. 159
- Fig. 3. *Vellamo ambisulcata* n. sp., eine Brachialschale aus dem Keila-Kalkstein (D<sub>2</sub>) von Rakvere,  $\times 5,2$  der nat. Grösse. Vgl. Textabb. 31. . . . . S. 112





1



2

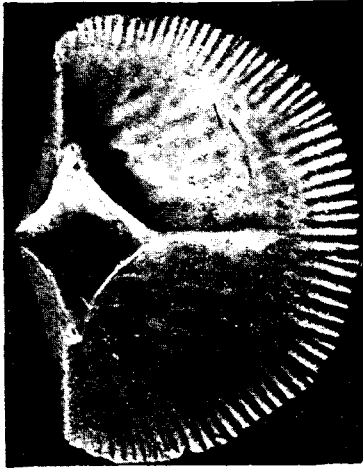
## Tafel XLII.

*Ladogiella imbricata* n. sp. . . . . S. 96

Fig. 1. Eine gerontische Brachialschale von Gornaja Scheldicha, Vaginatenskalk, Holotyp,  $\times 5$  der nat. Grösse. — Fig. 2. Eine ephe-  
bische Brachialschale von Dubowiki,  $\times 4,5$  der nat. Grösse. — Beide  
Schalen zeigen deutlich die Netzzeichnung der Muskelnarben; bei Fig. 1 sind die intervaskularen Räume als Bänder, bei Fig. 2 —  
als Septen ausgebildet. Bei Fig. 1 fallen die tiefen Rinnen der  
Insertionen des Ankers und die fulkralplattenartigen Gebilde auf.  
Vgl. Taf. XLIII und Textabb. 12, 13.

## Tafel XLIII.

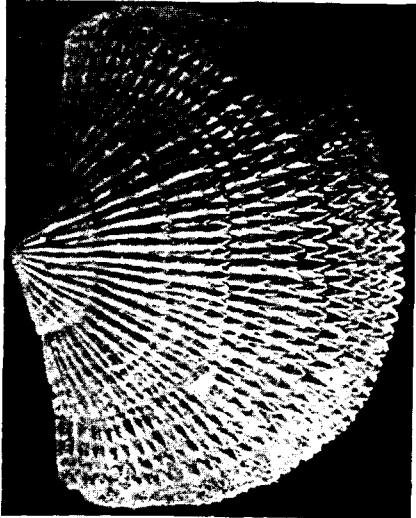
- Fig. 1 a — 1 b. *Ladogiella imbricata* n. sp., eine Pedikelschale von Wasilkowo (Koll.?). Fig. 1 a ist  $\times 5,5$ , Fig. 1 b —  $\times 5$  der nat. Grösse. Vgl. Textabb. 13 und Taf. XLII . . . . . S. 96
- Fig. 2. *Ladogiella imbricata*, eine etwas abgenutzte Brachialschale von Isvos am Wolchow,  $\times 4,8$  der nat. Grösse. (Koll.?) . . . . . S. 96
- Fig. 3. *Hemipronites famulus* n. sp., eine Brachialschale aus dem Rogö-Kalksandstein (B<sub>III</sub>) von Paldiski,  $\times 4,5$  der nat. Grösse. Vgl. Textabb. 28 I. . . . . S. 92



1a 18



2



3



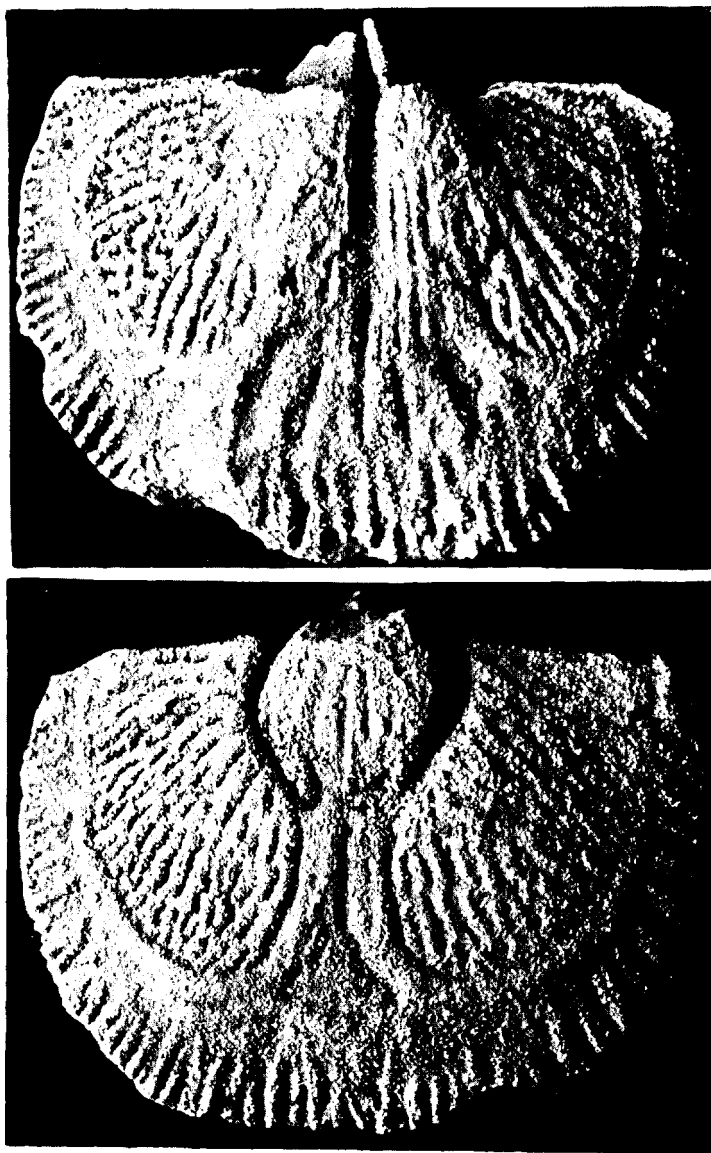


Photo A. Ö.

**Tafel XLIV.**

Ein vollständiger Steinkern von *Dolerorthis rustica osiliensis* (Schrenk),

× 3 der nat. Grösse. Ninasepank, Jaani-Stufe des Silurs von Saaremaa. Es ist dies wohl eins der von Fr. Schmidt (37), S. 213 beschriebenen Exemplare Schrenk's. Unten — ventrale, oben — dorsale Ansicht.

Vgl. Textabb. 17, 18 . . . . . S. 46, 55, 56, 61, 180, 181, 190

## Tafel XLV.

*Cyrtototella kukersiana* (Wysog.) . . . . . S. 58, 181, 183

Fig. 1. Innenfläche einer Brachialschale [dieselbe bei A. Öpik (1), Taf. II, Fig. 15],  $\times 3$  der nat. Grösse. Das erklärende Schema ist Textabb. 19 gegeben. Die *vascula arcuata* haben hier leider nur undeutliche Spuren hinterlassen. Die *vascula media* sind relativ schwach, ebenso die Fulkralplatten. Vgl. Taf. XLVI, Fig. 1 und Taf. XLVII.

Fig. 2. Randlicher, vorderer Teil des ventralen Mittelsektors, die Umbiegungsstelle der *vascula arcuata* (*arc*) und den Übergang der viszeralen Gefässe in das Randnetz zeigend,  $\times 5$  der nat. Grösse. Es ist dies das Exemplar bei A. Öpik (1), Taf. II, Fig. 16. Vgl. auch Textabb. 20. Zur besseren Orientierung dient hier das folgende Schema (Textabb. 54).

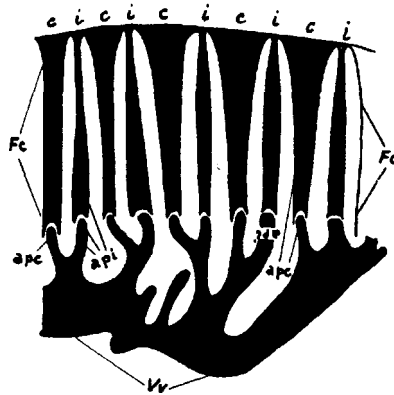


Abb. 54. Schema zum ventralen Gefässnetz von *Cyrtototella kukersiana* (Tafel XLV, Fig. 2). Es entspricht der rechten Seite der Taf. XLV, Fig. 2. Vv — viscerale Gefässe; apc — Rippenapophyse (Kostalapophyse); api — Interkostal-apophyse; Fc — randliches Gefässnetz; c — Rippe (*costa*); i — Rippenzwischenraum (*intercosta*). Vgl. S. 61, oben.

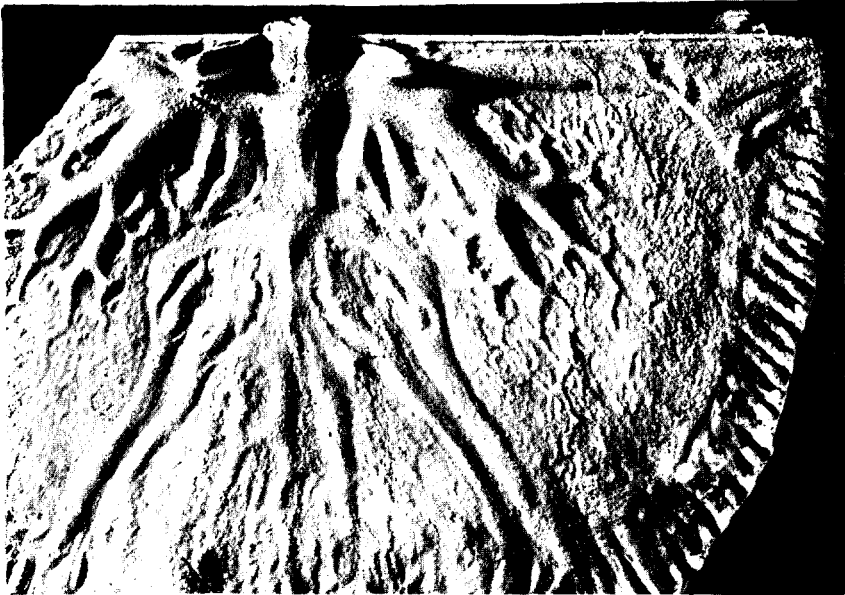
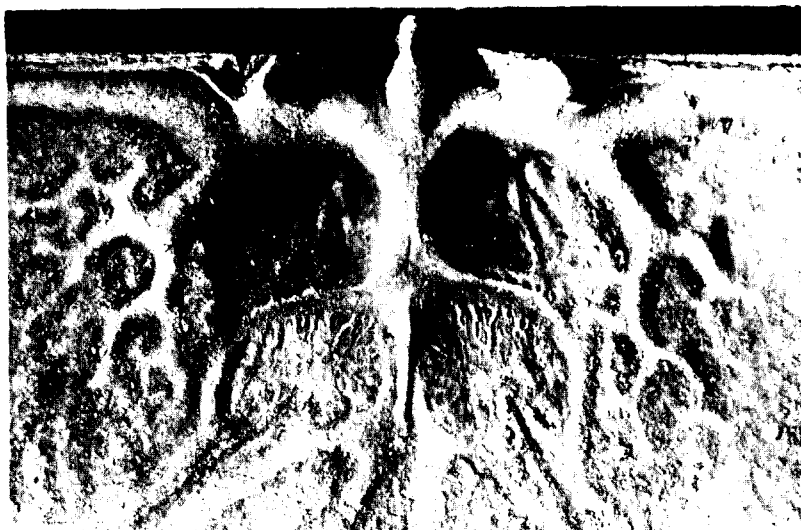


Photo A. Ö.



2

## Tafel XLVI.

- Fig. 1. *Cyrtonotella kukersiana* (W y s o g.), Muskelnarbenfeld einer Brachialschale aus den C<sub>2</sub>-Schichten von Käva [dasselbe Exemplar bei A. Ö p i k (24), Taf. 1, Fig. 6]. Die Muskelnarben sind vertieft und die Fulkrallplatten fein und deutlich entwickelt. Vgl. Taf. XLV und Textabb. 19 . . . . . S. 58, 183
- Fig. 2. *Estlandia pyron* (E i c h w.) . . . . . S. 51, 65, 136  
 Es ist dies das Innere einer grossen Brachialschale mit kräftigen intervaskularen Leisten und den lateralen Kammern, wie diese bei *Rawna* (Taf. XXV) und bei *Clarkella* (vgl. S. 65, unten) zu beobachten sind. Dasselbe Exemplar ist schon früher bei A. Ö p i k (1), Taf. XX, Fig. 246 abgebildet worden. × 2,1 der nat. Grösse.

**Tafel XLVII.**

*Cyrtotonotella kukersiana* (W y s o g.), eine Brachialschale mit gut entwickeltem Netz der viszeralen Gefässe, Kohtla, C<sub>2</sub>. Auch die *vascula arcuata* sind durch deutliche Wülste vertreten. Die Fulkrallplatten, zum Unterschied von den Exemplaren derselben Art Taf. XLV, Fig. 1 und Taf. XLVI, Fig. 1, fehlen fast ganz.  $\times 4,5$  der nat. Grösse. Vgl. Textabb. 19 . . . . . S. 58, 183





Photo A. Ö.

## Tafel XLVIII und Textabb. 55.

Rechte Seite einer Brachialschale von *Cyrtototella kukersiana* aus C<sub>2</sub> von  
Kohltla,  $\times 4,5$  der nat. Grösse . . . . . S. 59

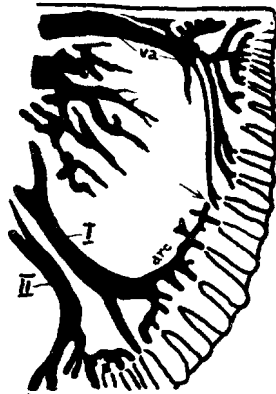


Abb. 55. Schema zur Brachialschale von *Cyrtototella kukersiana*, Taf. XLVIII.  
va — vascula cardinalia; arc — vascula arcuata; I — vascula myaria; II — v.  
antemyaria; der Pfeil zeigt auf die Stelle hin, wo die vascula arcuata und die  
distalen Äste der vascula cruralia voneinander getrennt erscheinen. Das rand-  
liche Netz ist hier nicht eingezeichnet worden, um die kostalen und inter-  
kostalen, auf der Photographie sichtbaren, Apophysen besonders deutlich hervor-  
treten zu lassen. Vgl. auch Taf. XLV—XLV,II und Textabb. 19 und 54.