

# Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten.

Von

Rudolf Richter.

---

Dritter Beitrag\*)

## Über die Organisation von Harpes, einen Sonderfall unter Crustaceen.

---

Mit 2 Tafeln (16 u. 17) und 3 Textfiguren.

---

Frankfurt a. M.

1920.

\*) Erster und zweiter Beitrag: Diese Zeitschr. Bd. XXXI.

## Inhalt.

	Seite
Vorwort . . . . .	179
A. Der Bau des Kopfschildes (Durchlöcherung, Doppelschale, Weichkörper) . . . . .	181
1. Die bisherigen Vorstellungen . . . . .	181
2. Die tatsächlichen Verhältnisse . . . . .	184
3. Die Entstehung der Siebhaube und entsprechende Bildungen in der Tierwelt von heute . . . . .	188
B. Die Nähte des Kopfschildes . . . . .	191
1. Die „Hypostomnaht“ . . . . .	191
2. Die „Anomalnaht“ . . . . .	191
3. Die Randnaht . . . . .	192
4. Weitere Nähte des Kopfschildes . . . . .	193
C. Die Augen . . . . .	194
D. Die formengeschichtliche Deutung von Auge und Naht . . . . .	195
E. Die Aufgabe der Randnaht. Die Häutung . . . . .	200
F. Der Bau der Rumpfschienen und die Einrollung . . . . .	203
G. Die Dienstleistung der Siebhaube (Lebensbezirk und Bewegung) . . . . .	206
1. Die bisherigen Erklärungsversuche . . . . .	206
2. Erörterung der Erklärungsversuche . . . . .	207
3. Die im <i>Harpes</i> -Bau gegebenen Lebensvorteile . . . . .	209
H. Der stammesgeschichtliche Rang von <i>Harpes</i> . Die Ordnung der „Hypoparia“ . . . . .	212
Zusammenfassung . . . . .	215
Schriften . . . . .	216

Zum siebenzigsten Geburtstag,  
dem 26. März 1915,

EMANUEL KAYSER

als Beitrag zu einer von seinen Schülern  
geplanten aber durch den Krieg ver-  
eitelten Festschrift gewidmet.

## Über die Organisation von *Harpes*, einen Sonderfall unter Crustaceen.

### Vorwort.

Die Gattung *Harpes* — in ihrem Schalenbau unter den Trilobiten, ja u. E. unter allen Crustaceen der Vorzeit und Gegenwart die seltsamste und selbst unter Arthropoden insgesamt ohne Beispiel — hat durch die Absonderlichkeiten ihrer Organisation mehr als jede andere die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich gezogen, und dennoch besteht über keine Gattung soviel Zweifel und Meinungsverschiedenheit.

Zunächst war schon die sachliche Kenntnis ihres Baues lücken- und fehlerhaft geblieben, ja es war darin im Laufe der Zeit eher eine Verdunkelung eingetreten. Denn manche gute Beobachtung aus älterer Zeit war in der Folge wieder vergessen und in Abrede gestellt worden, während neue, irrtümliche Angaben an ihre Stelle traten. Hierzu kommt, daß man den Eigentümlichkeiten des *Harpes*-Baues zweifelhafte oder gar unhaltbare entstehungsgeschichtliche Deutungen gab und darauf Schlüsse von allgemeiner Tragweite aufbaute. Und als man dann versuchte, gerade die Gattung *Harpes* zu einem Angelpunkt für die Trilobiten-Systematik und für die Beurteilung ihrer phylogenetischen Entwicklung zu machen, rächte sich die ungenügende Kenntnis und anfechtbare Deutung des *Harpes*-Baues durch den entsprechenden Mißerfolg.

In der Tat waren die Untersuchungen über die Gattung *Harpes* durch die verhältnismäßig große — nur örtlich unterbrochene — Seltenheit ihrer meisten Arten von jeher erschwert. Daher stützten sich die Vorstellungen über den Bau dieser Tiere nur auf die Oberfläche der Schale, höchstens einmal auf einen zufälligen natürlichen Querbruch oder auf den Vergleich von Abdruck und Steinkern, wobei die Ergebnisse mehr Schlüsse als Beobachtungen blieben. Dünnschliffe, die eine viel bessere Grundlage für derartige Untersuchungen sein müssen, sind — mit alleiniger Ausnahme eines von LINDSTRÖM durch die Augenlinsen von *H. villatus* BARR. geführten Schliffes (34 Taf. 4 Fig. 19) — bisher noch nicht angefertigt worden. Seitdem mich im Jahre 1908 unter den Trilobitenschliffen, die ich für andere Arbeiten herstellte, einige *Harpes*-Präparate durch ihre Klarheit überraschten, schenkte ich dieser Gattung besondere Beachtung und suchte Beobachtungsstoff von allen zugänglichen Arten zu vereinigen, wobei ich wieder den in Beitrag I genannten Anstalten und Sammlern für ihr Vertrauen, einigen auch für die Erlaubnis zu zerstörender Untersuchung zu danken habe. Leider erwiesen sich gerade die häufigeren Arten wie *H. ungula* STERNB.

aus dem Obersilur des Berauner Langen Berges und namentlich *H. venulosus* CORDA aus dem unterdevonischen Rifkalk von Konjeprus als weniger geeignet zum Schleifen. Sie zeigen zwar alle Feinheiten der Oberfläche, sind aber im Inneren oft so spätig umgewandelt, daß das feinere Gefüge der Schale stark verwischt ist. Günstigere Bedingungen bot dagegen *H. gracilis* SDBG. aus dem nassauischen Oberdevon und in erster Linie *H. macrocephalus* GOLDF. aus dem Mitteldevon der Eifel. So konnte den nachfolgenden Ausführungen neben Aufmeißelungen und Anschliffen für auffallendes Licht schließlich doch auch eine stattliche Reihe von Dünnschliffen zugrunde gelegt werden.

War auf diese Weise der fruchtbarste Beobachtungsstoff schließlich devonisch geworden, so lagen doch hinreichend obersilurische Formen vor, um die Gültigkeit der allgemeinen Ergebnisse auch für diese zu erkennen. Nur von den seltenen untersilurischen Arten, die freilich nach den vorhandenen Abbildungen in keinem wesentlichen Zuge ein anderes Bild als ihre Nachkommen bieten, konnte keine herangezogen werden.

**Frankfurt a. M.**, am Tage des Ansrückens, dem 2. August 1914.

Senckenbergisches Museum.

*Rudolf Richter.*

#### Z u s a t z.

Die Arbeit lag in ihrer heutigen Form schon im Sommer 1914 abgeschlossen vor und wurde bei Kriegsausbruch der Schriftleitung eingereicht. Ein kurzer Auszug erschien am 4. XII. 1914 im Zool. Anzeiger (Schriftenverzeichnis 54 S. 146; vergl. auch 50 S. 36, 37; 52 S. 279). Die Arbeit selbst blieb infolge des Krieges und seiner Vereitelung der Kayser-Festschrift bis heute ungedruckt liegen. Im Inlande wurde der Gegenstand seitdem nicht weiter erörtert, aber im Auslande erschienen inzwischen Arbeiten von RAYMOND, RUEDEMANN und SWINNERTON, die sich von neuem diesen Dingen zuwandten. Da sie zu den Ergebnissen der hiermit vorzulegenden Ausführungen bereits Stellung nehmen, wenn auch nur nach dem erwähnten Auszug, so erschien es nicht angezeigt, sie innerhalb des erst der Begründung jener vorläufig mitgeteilten Ergebnisse gewidmeten Textes zu erörtern. Daher findet in den Fußnoten alles das Berücksichtigung, was nach der Veröffentlichung des Auszugs von 1914 bekannt geworden ist.

**Frankfurt a. M.**, den 2. August 1920.

Senckenbergisches Museum.

*Rudolf Richter.*

## A. Der Bau des Kopfschildes.

(Durchlöcherung, Doppelschale, Weichkörper.)

### 1. Die bisherigen Vorstellungen.

Nachdem es einem Formenkenner wie GOLDFUSS (23 S. 360) unterlaufen war, schuld einer Verwechslung von Schale und Kern, statt von Löchern auf dem äußeren Teile des *Harpes*-Kopfes von erhabenen Körnern zu berichten, war dieser Irrtum von PORTLOCK (46 S. 267) — trotz der Annahme eines durchbrochenen Baues bei *Trinucleus* und gerade als Gegensatz zu diesem — übernommen und von BURMEISTER (13 S. 89, Anm.) und SALTER (57 S. 251, 58 S. 5) nur insofern richtig gestellt worden, daß jene Durchbohrungen nunmehr als Vertiefungen, aber als blinde Grübchen „not piercing, only impressed“ angesprochen wurden. Wie in so vielen anderen Fragen — es sei nur an die Entzifferung des *Agnostus*-Panzers (vergl. 51 S. 174) erinnert — war es dem ausgezeichneten und zuverlässigen Beobachter E. BEYRICH (9 S. 32) auch hier vorbehalten, Feststellungen zu machen, die für unsere heutige Kenntnis hätten grundlegend sein sollen. Er zeigte, daß es sich bei jenen Gebilden wirklich um Löcher handelt, welche die Schale vollständig durchsetzen, und daß nicht nur die Randausbreitung, die Krempe, sondern auch der äußere Teil der Schildwölbung selbst in der gleichen Weise durchlöchert ist. Ja, er konnte ferner schon mitteilen, daß die untere, bisher nur an der Krempe bekannte Schalenlage sich auch noch unter dem gewölbten Teil des Schildes aufwärtsziehe bis zu einer scharf bezeichneten Grenze, „genau so weit wie auf der oberen Seite die Perforationen reichen“.

Seitdem ist trotz der immer wiederholten Behandlung des *Harpes*-Panzers keine neue zutreffende Beobachtung mehr gemacht worden. Im Gegenteil, man entfernte sich wieder von den Erkenntnissen, die in BEYRICH'S Feststellungen bereits vorgezeichnet lagen. Auch BARRANDE, der über den reichsten Beobachtungsstoff verfügte, bildet davon keine Ausnahme; er konnte nichts wesentliches hinzufügen und nicht einmal alles wiederfinden, was BEYRICH schon richtig gesehen hatte. Seine Untersuchungen von 1852 (2), obwohl in viel breiterem Rahmen durchgeführt, schildern nur die Art der Löcher etwas genauer, als geschlossene Röhren, „von zwei Kegelstümpfen gebildet, die mit der kleineren Grundfläche aufeinanderliegen, während die größeren die Öffnungen darstellen“ (S. 235; vergl. auch S. 107, 344, 345, 351 und für *Trinucleus* 245). Von diesem Bau der Durchbrüche gibt er bei der Gelegenheit in Gestalt einer schematischen, aber unklaren Skizze auf Taf. 9 Fig. 15 die erste Abbildung. Leider hat er diese Beobachtung später wieder anders gedeutet. Denn während er 1852 noch von „ouvertures à jour“ (S. 107, auf S. 494 allerdings schon den Wangengrübchen von *Aethusina* gleichgesetzt) sprach, die durch die Vereinigung gegenüberliegender, die Schale völlig durchsetzender Gruben entstanden, betont er 1872 (3 S. 180, entgegen S. 4—7), daß *Harpes* zu den Trilobiten mit durchlöcherter Schale (nämlich: *Dalmanites maccoyi*, *Cryphaeus punctatus*, *Bronteus barrandi*, vergl. unsere S. 183) nicht gehöre. Und die noch wichtigere Beobachtung BEYRICH'S über die Fortsetzung der unteren Schalenlage bis an die Grenze der Durchlöcherung hat er überhaupt übersehen.

An einer einzigen, in anderem Zusammenhang gelegenen Stelle könnte es bei flüchtigem Zusehen scheinen, als ob BARRANDE wenigstens mit der Möglichkeit dieser letzten Tatsache gerechnet habe. Er bedauert, das „Hypostom von *Harpes*, *Trinucleus* und *Dionide* nie an Ort gefunden zu haben, wobei er die GOLDFUSS'SCHE Figur 2c, Taf. 33 ebensowenig würdigt, wie später seinen eigenen Fund (3 Taf. 7 Fig. 13). Die Lage der „suture hypostomale“ entzöge sich dadurch der Beobachtung. „Selon toutes les analogies, elle doit correspondre au contour frontal de la glabella

et suivre le bord interne de la doublure du limbe“. Da diese Angabe sich zugleich auf den gerade hiern weit abweichenden *Trinucleus* bezieht und vor allem *Harpes* nicht als eine Ausnahme der von BARRANDE betonten Regel genannt wird, daß der Umschlag dem Saum an Ausdehnung entspreche, kann aber der Sinn nur der sein: Die „suture hypostomale“ bildet die innere Grenze der Krempe und lediglich in der Form ihres Verlaufs entspricht sie dem Umriß der Glatzenstirn.

Die eingehende Berichtigung des „Système silurien“ hier und im Folgenden soll kein Versuch sein, BARRANDES Verdienste zu schmälern. Sie erwächst im Gegenteil als eine Pflicht aus der Rolle, die das Werk als Nachschlagebuch auch in Fragen des Trilobitenbaues spielt.

In der Tat hat BARRANDE in dem ganzen Text, worin er mit dankenswerter Ausführlichkeit wie jede andere Feststellung so auch die über die doppelte Schalenlage des Saumes mehrmals zusammenfaßt (2 S. 344, 345), stets die Auffassung vertreten, daß das untere Schalenblatt an der Grenze von „Saum“ (Krempe) und Wölbung, an dem maurischen Bogen (s. u. S. 187), endige. Daher werden auch bei der Aufführung der äußersten Grenzfälle der Umschlagsentwicklung (2 S. 153) *Phacops*, *Asaphus*, *Bronteus* und *Illaeus* genannt, nicht aber *Harpes*. Diesen hätte aber BARRANDE hierin an die Spitze aller Trilobiten stellen müssen, wenn er jene Beobachtung BEYRICHS angenommen oder sie bestätigt gefunden hätte. BARRANDE hat vielmehr überhaupt die Gesetzmäßigkeit nicht erkannt, die in der Gebundenheit der Löcher an die Verdoppelung der Schale besteht. Das geht schon aus dem weiter unten zu besprechenden Vergleich von *Harpes* mit *Dalmanites maccoyi* und *Cryphaeus punctatus* hervor.

Nur einmal noch wurden die beiden älteren richtigen Beobachtungen über die Ausdehnung des Umschlags und über den Bau der Löcher wiederholt, aber nur jede für sich von zwei verschiedenen Forschern: FR. SCHMIDT (59 S. 65) machte als einziger die Feststellung BEYRICHS über die Verdoppelung der gewölbten Schale noch einmal, — ohne von seinem Vorgänger zu wissen, in unbestimmter Form und unter Verkennung der Natur der Löcher. Und P. G. KRAUSE (31 S. 144, 145), der dafür wiederum nur für die Krempe Durchbrechungen und Doppelschale gelten läßt, gab an Hand der Abbildung eines natürlichen Querbruchs (31 Taf. 5 Fig. 2c) eine zutreffende Schilderung des Röhrenbaues der Löcher, — unabhängig von der gleichen Erkenntnis BARRANDES von 1852, da er sich nur auf dessen wenig klare Angaben auf S. 351, nicht aber auf S. 235, 107 oder 344 bezieht.

Die Bereitwilligkeit, sich durch das Übergewicht und die eingehende Darstellung BARRANDES überzeugen zu lassen, ließ aber die von FR. SCHMIDT erneuerte Feststellung über den doppelten Schalenbau auch weiterhin völlig übersehen. Und ebenso blieb man über den Siebbau bestenfalls auf dem Stande des älteren Trilobitenbandes von 1852 stehen (z. B. NOVÁK 39 S. 28), soweit man sich nicht von dem späteren von 1872 irreführen ließ. WHIDBORNE (65 S. 32) und OEHLERT (40a S. 311, 315) die diesen Gegenstand noch einmal besonders behandelt haben, behaupten z. B. beide wieder in offenem Rückschritt auch von dieser Erfahrung, die Löcher seien nur blinde, die Schale nicht durchbohrende Gruben (cavités, pas de véritables perforations).

WHIDBORNE glaubte nämlich einen natürlichen Querbruch der Schale so deuten zu müssen, „daß zwei Reihen von kurzen, blinden Röhren genau gegenüberlägen und die Zwischenräume mit anderem Stoff ausgefüllt sein ließen“. Seine Figur 22, Taf. 2, zeigt, daß diese Zwischenräume das Lumen des Kopfraumes darstellen, daß die Röhren nur von diesem aus, also mit ihrer unverletzten Außenwand zu sehen sind, und daß offenbar eine auf dieser beobachtete Ablösungslinie (siehe n. S. 202) als eine die Trichter abschließende Scheidewand gedeutet worden ist.

OEHLERT kam zu seiner Verneinung der *Harpes*-Durchbohrung nicht durch Beobachtungen an *Harpes* selbst, sondern leitete sie aus Beobachtungen an *Trinucleus pongerardi* ab, die ihn zu der Überzeugung führten, *Trinucleus* und damit auch *Dionide* und *Harpes* wären nicht durchbohrt. Ihre Doppeltrichter seien vielmehr in der Mitte durch eine zweischichtige, von beiden Schalenlagen gebildete Scheidewand abgeschlossen. Inwieweit dies für *Trinucleus* tatsächlich gelten mag, kann hier dahingestellt bleiben (vergl. n. S. 190). Denn auch ein *Trinucleus* mit undurchbrochenem Saum berührt die gegenteiligen Beobachtungen an *Harpes* nicht.

Diesem Stande der Quellenschriften entsprechen natürlich auch die Angaben der zusammenfassenden Werke und der Lehrbücher. Sie reden nur von einem „punktierten Saum, blinden Vertiefungen, Grübchenreihen, glabella and limb deeply pitted, cavités non perforantes“ (wenige Beispiele: 23 S. 65, 45 S. 784, 66 S. 245, 68 S. 513), und wo man wenigstens einen „Siebsaum“ anerkennt (29 S. 127), wird die Löcherung auf die Krempe beschränkt. — ebenso wie die Doppelschale (12 S. 569), die im übrigen ganz vergessen worden ist.

Noch weniger als über den Bau der Schale war über die von deren Lumen bedingte Gestaltung des Weichkörpers, des eigentlichen Tieres, bekannt geworden. BEYRICH, dessen Ansichten über den Bau der durchsiebten Panzerteile durch unsere Beobachtungen im wesentlichen wieder in ihr Recht eingesetzt werden, hat keinerlei morphologische oder „biologische Schlüsse daraus abgeleitet. Die niemals bestrittene und auch heute allgemein als selbstverständlich angenommene Vorstellung ist die, daß das Tier für die Unterbringung der fleischigen Teile den ganzen ansehnlichen Hohlraum des gewölbten Schildes innerhalb des Saumes zur Verfügung hatte und ihn bis an den „maurischen Bogen“ (S. 187, 203 f) mit seinem Weichkörper ausfüllte. Die Bauchdecke denkt man sich in der Auflagefläche des Panzers als Überspannung der ganzen gewölbten Höhlung. Sie hätte sich als Fortsetzung der ebenen Krempe an deren Innenrand angeheftet, die ja in der Tat an seiner Unterseite die „Kämpferleiste“ (siehe S. 185, 187) als einen dafür geeigneten Vorsprung darbieten würde. Natürlich beeinflusste diese Auffassung auch wieder die Vorstellung über die Art des Einrollens (siehe S. 203).

Eine solche Deutung des Tieres kann bei Autoren nicht befremden, die es übersahen oder nicht anerkannten, daß auch der aufgewölbte Teil der Schale ebenso siebartig durchlöchert ist wie die Krempe. Es überrascht aber, daß die wenigen, welche die Tatsache dieser Durchlöcherung zugaben, in den offenen Löchern kein Hindernis sahen, sich unter einem solchen Siebpanzer die fleischigen Teile des Tieres vorzustellen.

Die Schuld daran tragen einige unrichtige Beobachtungen BARRANDES, die dann auch seine Anschauungen über den Bau der Trilobitenschale allgemein beeinflußt haben. Diese müssen hier zunächst in Kürze richtig gestellt werden. BARRANDE 1852 spricht nämlich offene Löcher, blinde Gruben und Riefen als Abänderungen derselben Grundform an, faßt diese drei Gebilde als „ornements en creux“ zusammen und stellt sie als eine einheitliche Gruppe von Verzierungen den „ornements en relief“ gleichwertig gegenüber (2 S. 233). Dementsprechend erblickt er in einem derart durchlöcherten Panzer unmittelbar über Fleischteilen nichts Auffallenderes als in einem mit Körnchen verzierten. Ja, er glaubt, offene Durchbohrungen auch in der Schale von *Dalmanites maccoyi* BARR., *Cryphaeus punctatus* STEIN. und *Bronteus barrandei* HÉB. wiederzufinden (2 S. 235 und 3 S. 30, 179), und seit HÉBERT (24) folgte man ihm darin.

Bei diesen drei Trilobiten sitzen die von ihm in Wort und Bild angegebenen Löcher in der Tat mitten auf Spindel und Glatze, also an Stellen, wo allerdings zweifellos das Fleisch unmittelbar darunter lag. Aber es handelt sich bei diesen „Durchbohrungen“ um ganz abweichende Gebilde, die mit denen von *Harpes* und *Trinucleus* nicht das Geringste gemeinsam haben. Es konnte bereits früher durch Präparation gezeigt werden (50 S. 79)<sup>1</sup>, daß die für *Cryphaeus punctatus* STEIN. stets als Kennzeichen angegebene Durchlöcherung nur scheinbar, d. h. nur eine Folge der gewöhnlichen Erhaltung ist. Die Schale war vielmehr zu dünnen Bläschen aufgetrieben, die bei Schlagstücken im Abdruck hängen geblieben und bei Lesestücken abgerieben sind und daher in den Sammlungen die

<sup>1</sup> Abgebildet in 70 Taf. 27, Fig. 10.

Bergmasse aus regelmäßig gerundeten Fenstern hervorsehen lassen. Dasselbe war offenbar auch bei dem verwandten *Dalmanites maccogi* der Fall. Dafür spricht schon, daß BARRANDE die „perforations“ nur auf den erhabenen Teilen der Schale, wie Spindelringen und Rippenbändern, nicht aber in den Furchen fand. Es handelt sich also bei dieser „Durchlöcherung“ der (hier immer einfachen!) Schale überhaupt nicht um „ornements en creux“, die — wie z. B. die „cavités non perforantes le test“ bei *Dalmanites fletcheri* BARR. (2 S. 235) — stets in den Furchen der Schale stehen, sondern im Gegenteil um irreführend erhaltene „ornements en relief“. Damit fällt auch die von BARRANDE später für die zuerst genannten drei Trilobiten gegebene Erklärung, die „perforations“ seien die Ansatzstellen von „Haaren oder starken Borsten“ gewesen (3 S. 179, 180). Derartige Haargänge sind ebenso wie die Porenkanäle (63 Taf. 23, 24, 28 und 10 S. 129, 131) bei lebenden Krustern allgemein und sind auch bei Trilobiten bekannt geworden. Sie sehen aber wesentlich anders aus und haben nichts mit den wirklichen Löchern zu tun, von denen hier die Rede ist. Für *Harpes* hat BARRANDE übrigens auch an diese Möglichkeit nicht gedacht, auch nicht an eine zu Lebzeiten des Tieres vorhandene, nicht erhaltungsfähige Membran; er stellte sich ja bis zuletzt den Trilobitenweichkörper auch unter einer durchlöcherten Schale als möglich vor und hat damit nirgends Widerspruch gefunden.

## 2. Die tatsächlichen Verhältnisse.

Die äußerliche Betrachtung der Oberfläche des Kopfpanzers, die BARRANDE ja im Anfang richtig erkannt hatte, hätte aber für sich allein schon zu einer anderen Vorstellung führen müssen. Denn was nützte es dem Tier, den von der Schildwölbung gebildeten Hohlraum durch Rückenpanzer und Bauchdecke abzuschließen, wenn offene Löcher in der Schale klafften und den Weichkörper dem Meerwasser bloßlegten? Nach aller Wahrscheinlichkeit kann bei solcher Überlegung der eigentliche Körper von *Harpes* erst da begonnen haben, wo die Schale dicht wird. Der eigentliche Kopf wird dann im Verhältnis zur Größe des ganzen Schildes recht klein. Auf den Bezirk der dichten Schale beschränkt, kommt ihm nur noch der innerste, bei vielen Arten unserer Gattung die Glatze schmal umgebende Teil der Wölbung zu (schraffiert in Fig. 1, Taf. 16). Und die Grenzlinie zwischen dem dichten und dem durchlöcherten Schalenfeld muß bei dieser Betrachtung mit der Linie zusammenfallen, an der auf der Unterseite die Ventralmembran ansetzte.

Zu demselben Ergebnis, und zwar noch zwingender, muß aber auch die nicht anerkannte und dennoch richtige Beobachtung BEYRICHS führen, daß bei *H. macrocephalus* die Verdoppelung der Schale nach innen genau ebenso weit reicht wie ihre Durchlöcherung. Dieses Zusammenfallen beider Elemente ließ sich bei allen hier untersuchten Arten erweisen, es gilt aber offenbar gesetzmäßig für sämtliche Arten der Gattung, denn es ist im inneren Bau des Tieres notwendig begründet. Der im übrigen einschichtige Panzer besteht also auf der ganzen Ausdehnung des durchlöcherten Schalenfeldes aus zwei Blättern. Der Crustaceen-Panzer setzt nun als cuticulare Bildung für jede Schalenlage eine Hypodermissschicht voraus.<sup>1</sup> Eine solche Hypodermissschicht kann aber eine doppelte, von einem Zwischenraum in zwei Blätter getrennte Schale nicht aufbauen, wenn sie unter der Doppelschale, sondern nur wenn sie zwischen beiden Blättern liegt und als eine herungeschlagene Falte die Wände des Lumens von innen auskleidet. Also kommt man von der Tatsache der Schalen-

<sup>1</sup> Der lichte Raum innerhalb des Hohlraums konnte schon deshalb nicht „vollkommen leer“ sein, wie ROUAUL (55 S. 312, Taf. I Fig. 1c) für *Trinuclaus* annahm; vergl. auch S. 207.

verdoppelung und von der gleichzeitigen Erwägung des cuticularen Aufbaus der Crustaceen-Schale her zu dem Schluß, daß der eigentliche Kopf nicht größer sein konnte als das einfach beschaltete Feld des Panzers. — Da das einfach beschaltete Feld mit dem dichten, undurchlöcherten Bezirk immer zusammenfällt, ist das zuletzt gewonnene Ergebnis also dasselbe wie das der vorangegangenen Betrachtung.

An den so begrenzten Kopf muß sich ein äußerst dünnes, umgeschlagenes Hautblatt wie eine große, frei überstehende Haube angesetzt haben, die beiderseits, nach oben und nach unten, je eine Schalenlage absonderte. Diese Haube bestand ihrerseits aus zwei übereinstimmend gebauten und nur in ihrer räumlichen Lage verschiedenen Gürteln; der innere setzte die Wölbung des eigentlichen Kopfes mit leichter Eigenschwellung glockenförmig fort, während der äußere Gürtel scharf vom inneren abknickte und sich zu einer oft ebenen, flachaufliegenden Krempe ausbreitete. An der Innengrenze der gesamten Haube, also ihres inneren Gürtels, mußte die untere Schalenlage in die Bauchdecke übergehen.

Die Eigenschwellung des inneren Gürtels der Haube hat die englische Literatur zur Einführung von BATHERS Ausdruck „cheek-roll“ veranlaßt (4 S. 3); in Anbetracht der Mißverständlichkeit der deutschen Übersetzung sei nach der Gestalt der Ausdruck „Glocke“ vorgezogen. Für den äußeren Gürtel henützen wir in Anlehnung an BATHERS „hat-brim“ die Bezeichnung „Krempe“. Denn die bisher gebrauchten Benennungen „Saum (Siehsaum), limbus, limbe“ usw. sind nicht mehr berechtigt, seitdem diese Krempe sich nur noch als ein Teil des nach seiner Schalenverdopplung als „Saum“ zu bezeichnenden Schalenfeldes darstellt.

Unsere Dünnschliffe haben nun in der Tat diesen auf doppeltem Wege abgeleiteten Schluß durch den mikroskopischen Befund bewiesen. Der in Fig. 4, Taf. 16 abgebildete Schliff von *H. macrocephalus*, der einen durch das Auge laufenden ungefähren Längsschnitt getroffen hat, gibt in schematisch anmutender Klarheit das theoretisch vorausgesagte Bild: Die Krempe sowohl wie der äußere Teil der Wölbung, (die „Glocke“), ist aus zwei Schalenlagen aufgebaut, die durch einen Zwischenraum getrennt bleiben. In diesen senken sich von beiden Lagen her trichterförmige Einstülpungen hinein, die sich paarweise gegenüberstehen und mit ihren Mündungen zu völlig einheitlichen Röhren von Sanduhrgestalt verschmelzen. Beide Blätter des Panzers werden durch diese Doppeltrichter vollständig durchbohrt. Auch keine Membran (vergl. u. S. 190, 207 und 40a S. 317; 31 S. 145) verhinderte den Durchtritt des Meerwassers durch diese Löcher, wie jene zahlreichen Schnitte vortäuschen, welche die mittlere enge Öffnung der Sanduhren nicht getroffen haben (Fig. 4 e, f, Schnitt b und c). Abgesehen davon, daß eine solche Membran trotz der schonenden Einbettung in so feiner Ablagerung nie erhalten ist oder durch eine Materialsonderung innerhalb der einhüllenden Bergmasse Spuren hinterlassen hat, ist sie ja bei der Unterbringung der Hypodermis in dem abgeschlossenen Lumen genetisch gar nicht vorstellbar. Die Wandung der Doppeltrichter bildet nämlich eine dichte Röhre und schließt den von der Hautlamelle zwischen beiden Schalenlagen eingenommenen Innenraum völlig gegen die Außenwelt ab; dieser Innenraum ist daher nicht wie die Trichter mit sedimentierter Bergmasse, sondern mit klarem, aus eingedrungenen Lösungen ausgeschiedenem Kalkspat angefüllt. Dieses um die Trichter herumgreifende Lumen ist ein einheitlicher, zusammenhängender Hohlraum. eine Säulenhalle mit hohlen Säulen, und steht auch mit dem für die Fleischteile bestimmten Lumen des Kopfes in offener Verbindung (siehe u. S. 186). Der lichte Raum innerhalb der Doppelschale erweitert sich zweimal: in der zu einer Röhre aufgeblasenen und dadurch verstärkten Leiste am Außenrande des Kopfschildes und in einer an der Unterseite als scharfe Nase vorspringenden Leiste (Kämpferleiste; K7, Fig. 1 u. 4, Taf. 16; vergl. S. 187), welche den knickartigen

Übergang zwischen Krempe und Wölbung bezeichnet. Am Saum besitzen beide Schalenlagen die gleiche Stärke; hinter der Kämpferleiste wird aber die Oberschale erheblich dicker als die Unterschale, wodurch auch die bis dahin aus gleichen Kegeln gebildeten Sanduhrpfeiler längere Außenkegel bekommen. Im übrigen bleibt der Aufbau der Schale aus zwei durch hohle Säulen verbundenen Lagen genau der gleiche vom Außenrand bis dahin, wo hart vor dem Auge die Durchlöcherungen überhaupt aufhören. Diese wichtige Stelle beansprucht besondere Aufmerksamkeit. Das etwas voneinander abweichende Feingefüge der beiden Schalenlagen erlaubt die Feststellung, daß — wie die Theorie es verlangt — nur das obere Blatt sich in die dichte Schale der mittleren Kopfgegend (und damit die des ganzen übrigen Panzers) fortsetzt und ihr für sich allein gleichwertig ist; diese Schale ist überall einheitlich und besitzt nur die für jede Chitinbildung bezeichnende Schichtung. Dagegen hört das untere Blatt an der erwähnten Stelle auf und ist in der dichten Schale der mittleren Kopfgegend nicht mehr mitgehalten. Die Verdoppelung kann also auch schon deshalb nicht das Spaltungsergebnis einer ursprünglich einheitlichen Schale sein, sondern nur durch einen ungewöhnlich breiten Umschlag zustandekommen, der mit der Ausdehnung des durchlöcherten Feldes zusammenfällt.

Wichtig ist ferner die Art, wie das untere Blatt aufhört. Es schwingt nämlich von dem oberen ab und verdünnt sich zu einem einwärts gerichteten Häkchen (*H*, Fig. 1 u. 4). Dieses ist an der gleichen Stelle, unter der inneren Grenze der Durchsiebung, bei allen Schliften vorhanden und stellt den Ansatz der Bauchdecke dar. Damit allein schon ist das Vorhandensein von Weichteilen unter der durchlöcherten Doppelschale widerlegt, auch wenn man diese bisherige Auffassung etwa in der Form noch retten wollte: die Doppelschale sei wohl von einer besonderen Hautfalte abgeschieden, aber diese habe dem eigentlichen Weichkörper selbst wieder kragenförmig aufgelegt (wie es bei *Cassida* teilweise der Fall ist — Taf. 17 Fig. 8 b). Die Siebschale an Krempe und Glocke ist damit bei *Harpes* sicher als dünne Duplikatur von Haubengestalt bewiesen, die frei über den eigentlichen Kopf übersprang; dieser war auf den mittelsten, die Glatze oft nur unwesentlich an Größe übertreffenden Teil des Kopfschildes beschränkt, und die Grenze der Durchlöcherung ist zugleich seine Begrenzung.

Bei dem in Fig. 4 a u. b abgebildeten Schliff durch *H. macrocephalus* ist zufällig an dieser Übergangsstelle vom eigentlichen Kopf in die Siebhaube ein Trichter (und zwar schief; vergl. Fig. 4 e und f, Schnitte b u. c) getroffen, sodaß durch dessen Wandung der Zusammenhang des Lumens der Haube mit dem des eigentlichen Tieres verdeckt wird: Denn dieser offene Zusammenhang ist auf die engen Hohlräume beschränkt, welche zwischen den einzelnen Trichtern der innersten Trichterreihe hindurchführen; er ist also nur unter den schmalen Schalenbrücken vorhanden, welche die Panzeroberfläche zwischen jenen Trichtern bildet. Andere Schliffe, die durch eine solche Brücke hindurchgehen, zeigen diesen offenen Zusammenhang deutlich. So z. B. der in Fig. 4 c abgebildete Schliff und besonders einer, den *Harpes gracilis* geliefert hat (Fig. 5, Taf. 16). Diese Art, die für unsere Zwecke nicht ganz so günstig erhalten ist, gibt überhaupt in allem wesentlichen dasselbe Bild wie die Eifer Form. Bei ihr schwingt jedoch das untere Blatt an der Siebgrenze noch viel lebhafter vom oberen ab und zeigt statt eines kurzen, kräftigen Hakens ein allmähliches und auf große Erstreckung zu verfolgendes Verschwächen in die Ventralmembran, die selber leider nie erhalten ist.

Aus diesem inneren Bau erklären sich noch einige weitere, als zufällig erschienene Eigenheiten des äußeren Bildes als Gesetzmäßigkeiten. Erstens die Tatsache, daß die Durchlöcherung sich

nach innen nie allmählich verliert, sondern daß die Grenze zwischen dem durchsiebten und dem dichten Teil der Schale stets eine so scharf bestimmte Linie darstellt, und zwar von einfachem, dem Umriß von Schild und Glatze annähernd gleichziehendem Verlauf. Das war ja vielen Systematikern bei den Artenbeschreibungen immer wieder aufgefallen, ist aber nach obigen Ausführungen kein Artmerkmal, sondern der Gattung gemeinsam. Zweitens leuchtet nun ein, weshalb die Augen nie von den Durchlöcherungen eingeschlossen werden, obwohl sie bei manchen Arten ganz nahe an diese heranrücken. Sie liegen stets auf dem glatten Teile, wenn auch noch so hart an seinem Rand. Und wenn für *H. crassifrons* die Abbildung BARRANDES auf Taf. 8 (2) das Gegenteil glauben machen könnte, so lehrt der Text S. 354, 355, daß auch diese Art keine Ausnahme bildet. Schließlich bietet sich hier vielleicht auch eine Erklärung für die starke Entwicklung der Augenleiste, welche die meisten Arten der Gattung auszeichnet. Das Auge liegt ja nach dem Vorgegangenen so hart am Außenrand des eigentlichen Kopfes, wie es bei Trilobiten sehr selten ist. Da an dieser randlichen Stelle nur noch ein schmales Lumen zwischen der Oberschale und der Bauchmembran vorhanden ist, so könnte damit die Unterbringung des Augennervs in einer Auftreibung der Oberschale, eben der Augenleiste, zusammenhängen. Ist aber die altertümliche Augenleiste als eine durch Lumenverkleinerung vorteilhaft gewordene Einrichtung denkbar, dann kann ihre bis zum letzten oberdevonischen *Harpes* gattungsbeständige Beibehaltung nicht als Zeichen von Primitivität bewertet werden.

Kämpferleiste und Randleiste. Das bei der Beschreibung der Schiffe hervorgehobene hohle und zugeschärfte Gesims, welches auf der Unterseite des Kopfschildes vorspringt, verbindet als ein richtiger „Kämpfer“ im technischen Sinne die gegeneinander gerichteten Flächen des Saumes und der Wölbung, weshalb wir diese bedeutungsvolle Leiste als „Kämpferleiste“ (*Kl*, Fig. 1, Taf. 16; vergl. S. 185) bezeichnen. Sie bildet vor der Stirn einen dreiteiligen Bogen, den „maurischen“, der auf der Unterseite den inneren Umriß des „Hufeisens“ (Fig. 14, Taf. 17; S. 192) und ebenso den äußeren Umriß der Glocke bestimmt. Dann läuft diese Leiste, immer dem Fuß der Wölbung auf der Unterseite des Schildes folgend, bis in die Gegend der Nackenfurche (Fig. 1). Hier, wo der Knick zwischen Wölbung und Krempe sein Ende findet, indem jene überhaupt aufhört, und dieser sich selber in Gestalt des Wangenhornes zur Steilstellung aufrichtet, ist die Aufgabe der Kämpferleiste erledigt (vergl. S. 190, 210). Sie biegt in rascher S-förmiger Krümmung nach innen um und mündet in einiger Entfernung hinter der Nackengegend in den Innenrand des Hornes ein (*Vp*, Fig. 1). Dieser Verlauf spiegelt sich auch auf der Oberseite des Panzers wieder, indem eine die Kämpferleiste begleitende Reihe übergroßer Poren den S-Bogen zum Innenrande mitmacht (Fig. 3c, Taf. 16); zum mindesten aber ist eine scharfe Grenze von entsprechendem Verlauf zwischen der feinen Durchporung eines äußeren und der groben eines inneren Feldes zu beobachten. Die Kämpferleiste verschmilzt an jener Stelle (*Vp*) mit der inneren Randleiste (*iRl*), welche das Horn an der Innenseite einsäumt und die sich ihrerseits mit der äußeren Randleiste (*aRl*) in der Hornspitze vereinigt. Man könnte geradeso gut sagen, die Kämpferleiste bildet selber von jener Stelle an die innere Randleiste und nimmt hier die schon von der Durchporungsgrenze her am Innensaum entlang ziehende Randnaht (s. u. S. 192) auf.

Kämpferleiste und Randleiste gehen also untrennbar ineinander über und bilden ein einziges zusammenhängendes System von Leisten, welche die durchsiebte, ebene Krempe und ihre Hörner nach innen und außen lückenlos umfassen.

### 3. Die Entstehung der Siebhaube und entsprechende Bildungen in der Tierwelt von heute.

Für die durch Hohlpfeiler gestützte Hautfalte, die Siebhaube von *Harpes* und die gleich oder ähnlich gebauten Säume der beiden weiteren Trilobitengattungen *Trinucleus* und *Dionide*, findet sich in der übrigen Tierwelt aller Zeiten nirgends eine Wiederholung. Die Pfeilerduplikatur dieser drei Trilobiten scheint vielmehr als eine unvermittelte, schwerverständliche Seltsamkeit dazustehen, wie sie nur ein einziges Mal aus der Hand der Natur hervorgegangen sein mochte und die daher ihre wenigen Träger zu einer engeren Verwandtschaftseinheit innerhalb der Trilobiten zusammenschließen müßte.

Bei näherem Zusehen lassen sich aber dennoch auch in der Tierwelt von heute, gerade bei den Arthropoden und nicht einmal selten, Bildungen beobachten, die auf die Entstehung der *Harpes*-Siebhaube Licht werfen, indem sie sich als Anläufe zu solchem und ähnlichem Bau darstellen.

Überall, wo bei den lebenden Crustaceen die Haut Falten (Duplikaturen) bildet, zeigt sich das Bestreben, zwischen den beiden Epithellagen, mittelbar also auch zwischen den beiden von jenen auf ihrer Außenseite erzeugten Chitinschichten, aus Zellen bestehende Verbindungsstränge, „Stützbalken“, auszubilden. Diese dienen dazu, die beiden Wandungen der Falte auseinander- und zugleich zusammenzuhalten, also gegen Veränderung ihres Abstandes, aber auch gegen seitliche Verschiebung Widerstand zu leisten.

So ist bei *Apus* festgestellt (20 S. 886), daß sich die beiden Chitinlamellen der Rückenschale — die ebenfalls nur eine chitinisierte, taschenförmig ausgestülpte Kopfkappe darstellt (38 S. 25) — bei jungen Tieren leicht trennen lassen, während sie bei alten fester miteinander verwachsen. Und zwar geschieht das durch die Anlage „besonderer, senkrecht gegen die beiden Chitinblätter verlaufender Verbindungsstränge“.

Auch bei dem zweischaligen Mantel von Cladoceren (*Bosmina*, *Sida*, *Simocephalus*, *Ceriodaphnia*) zeigte LEYDIG, daß die beiden zarten, glasartigen Chitinlamellen außer durch die zwischenliegende Matrix noch durch besondere Stützbalken verbunden werden, „deren Ansatzstellen den Schalen ein punktiertes Ansehen verleihen (33 S. 18 und 20 S. 886).

Noch deutlicher ist diese Erscheinung bei zweiklappigen Phyllopoden, z. B. *Estheria*. Auch hier erscheint die Schale in der Flächenansicht regelmäßig getüpfelt. Der Schnitt (Taf. 17, Fig. 9a) zeigt, daß dieser Eindruck durch die Stützbalken zustande kommt, die „durch maschenförmige Hohlräume von einander getrennt, die zwischen den beiden Chitinblättern liegende zellige Matrix in senkrechter Richtung durchsetzen“ (20 S. 886).

Ein ähnliches Bild zeigen unter den höheren Krebsen Schnitte durch ein Kiemenblatt oder einen Kiemendeckel der Assel *Porcellio* (Fig. 9b-c, Taf. 17). Und besonders gut erforscht sind solche Verhältnisse bei den Decapoden, wo die Haut zur Bildung der Schwanzflosse, der Epimeren und des die Kiemen überwölbenden Panzerdaches ausgedehnte Falten entwickelt. In diesen dünnen Umschlägen (Taf. 17, Fig. 9d) zeigt die Hypodermis „eine eigentümliche Modifikation“. Hier alterieren auf dem Schnitt in ziemlich regelmäßiger Anordnung 5–6 Chitinogenzellen von der gewöhnlichen zylindrischen Form mit ebenso vielen von auffallender Längsstreckung, welche durch Zusammenfluß mit den gleichgebildeten der gegenüberliegenden Hautdecke die Herstellung von sanduhrförmigen Stützbalken zu Wege bringen. Während BRAUN diese Balken dem Bindegewebe zurechnet, hat VITZOU den Nachweis geliefert, daß es sich bei der Bildung derselben lediglich um Verschmelzung

stark verlängerter und an ihrer Berührungsstelle sehr verschmälertes Chitinogenzellen handelt (21 S. 901; 10 S. 133, Taf. VIII; 63 S. 478, 494, 495, 498, Taf. 24, 26).

Für eine Chitinisierung dieser zelligen Querstränge ist unter den Crustaceen kein einziges Beispiel bekannt, geschweige ein Fall von Röhrenbildung. Dagegen läßt sich unter den Insekten, deren Flügel ja auch Duplikaturen mit allerhand Versteifung durch Flächenform und Gerüste darstellen, eine auffallende Parallelerscheinung erkennen: chitinerne Querpfeiler, die freilich solid sind und deren Besitz bei Tieren, die sich nicht mehr häuten, an Merkwürdigkeit viel verliert (s. S. 202), die aber doch für uns von hohem Interesse sind. Es ist die Familie der Schildkäfer, der Cassiden, bei denen das Kopfschild und die Flügeldecken in einer Weise über den eigentlichen und viel kleineren Körper vorgestülpt sind, die ganz an die Verbreiterung des Kopfschildes von *Harpes* erinnert. Auch hier sind es Duplikaturen, und diese werden durch solide, mit den Chitinlamellen durchaus einheitlich gebildete Chitinsäulen gestützt. Herr Professor J. MEISENHEIMER in Leipzig hat auf meine Bitte mit großer Liebenswürdigkeit verschiedene, durch die Chitinbehandlung technisch schwierige Schnittreihen von unserem einheimischen Schildkäfer *Cassida viridis* L. angefertigt und mir zur Verfügung gestellt. Diese Schnitte (Fig. 8 Taf. 17) zeigen ein Bild, das dem unserer *Harpes*-Schliffe außerordentlich ähnlich wird. Bei der Betrachtung der Schildkäfer mit bloßem Auge wiederholen manche von ihnen täuschend sogar die Durchsiebung des *Harpes*-Panzers, aber eben nur täuschend, da sie lediglich infolge der größeren Durchsichtigkeit der Chitinsäulen siebartig durchlöchert aussehen (ähnlich wie ein *Hypericum*-Blatt). Jedoch kann man sich dadurch gut vorstellen, wie die Pfeilerbildung zur Röhrenbildung weitergehen könnte. Und in der Tat ist es bei dieser Familie wenigstens in einem Falle zu einer Durchbrechung der Doppelschale gekommen, bei *Selenis spinifex* L., wenn hier allerdings auch nicht mehr als ein einzelnes großes Loch zustande gebracht worden ist.

Für die Bildungsweise von Chitinröhren lassen sich zwei Möglichkeiten denken. Da die erwähnten Zellstränge von der Chitinogenschicht geliefert werden, wären sie ihrer Natur nach in der Lage, selber Chitin zu bilden, in ihrem Inneren eine Chitinsäule auszuscheiden, die dann durch Erweiterung des umhüllenden Chitinogenschlauchs auch zur Röhre werden könnte. Bei der Sanduhrgestalt mancher jener Zellstränge (Fig. 9 d) könnte die Röhre auch bei solcher Entstehung die Form eines Doppeltrichters erhalten. Anderwegs aber können solche Doppeltrichter auch aus Einstülpungen der beiden Hypodermisplatten hervorgehen, aus blinden Einzeltrichtern, die sich paarweise entgegensenken, zusammenstoßen und schließlich ineinander öffnen, — bei Trilobiten das Wahrscheinliche. Jedoch auch bei dieser Bildungsweise spielen derartige, vorher vorhandene Zellstränge vermutlich eine entscheidende Rolle, indem sie Reiz und Führung bei der achsengeraden Einstellung der Gegenrichter übernehmen.

Verschiedene Stufen, wie sie zur Erwerbung der Hohlpfeilerduplikatur der Trilobiten durchlaufen werden mußten, kann ein Vergleich folgender Formen veranschaulichen: schon normale Trilobiten wie *Euloma* und *Apatokephalus* (11 S. 175, 168, 183 Fig. 5—7), *Microdiscus bellimarginatus* (19 Taf. 1a), „*Harpides*“ *breviceps* (1 Taf. 41) besitzen Grübchen, die sich in der Furche längs des Stirnsaumes zu einer regelmäßigen Reihe nebeneinander legen. Offenbar nur blinde, gewöhnliche Grübchen der Oberschale; es wäre aber nicht so erstaunlich, wenn sich einmal auch bei irgend einem „normalen“ Trilobiten schon gegenpaarige Anlage der Grübchen auf Schale und Umschlag, also beginnende Pfeilerbildung finden sollte. Diese Pfeilerbildung ist bereits eingetreten bei *Trinucleus bucculentus* ANGELIN (1 Taf. 41), bei dem — äußerlich daher kaum einen Schritt weiter — der Siebsaum eben-

falls erst aus einer einzigen Reihe von Trichtern besteht. Die Gattung *Trinucleus* zeigt dann weiter, wie sich — sowohl in der Ontogenie der Einzelart (BARRANDE 2 Taf. 30) wie beim Vergleich verschiedener Arten — die Reihen der Trichter mit der Verbreiterung des Saumes vermehren, bis der breite Siebsaum des *Trinucleus*-Typus entsteht. Ja bei vielen Arten, wie *Tr. bucklandi* BARR. (siehe C. REED 48 Taf. 1 Fig. 10—12; 49 S. 393). teilt eine Gurtleiste der Unterschale den Saum bereits in ein flaches Außen- und ein gewölbtes Innenband, und die Bildung einer Trichterhaube mit Krempe und Glocke hat damit auch bei *Trinucleus* begonnen.

Wie im äußeren Bild so würden sich auch im inneren Bau bei der Gattung *Trinucleus* Vorstufen einer entstehenden Pfeileranlage verfolgen lassen, wenn die Angaben über das Vorkommen blinder Trichter durch überzeugende Abbildungen belegt werden können. Blinde und dabei doch schon zusammenhängende Doppeltrichter sind freilich von vornherein ausgeschlossen. Denn wie OEHLERT (40a) richtig schloß, können blinde Chitintrichter nur entstehen, wenn sie durch Hypodermis getrennt bleiben; sie dürften also nur Einzeltrichter mit fleischiger Zwischenlage sein, die sich von beiden Außenschalen her paarweise entgegenstreben, ohne sich zu erreichen. Das wäre genetisch die Vorstufe einer Pfeilerbildung durch Einstülpung, wie wir sie soeben theoretisch ins Auge gefaßt haben, und würde auch funktionell eine unvollkommenere Stufe in der Versteifung der Duplikatur darstellen.

Blindheit und Getrenntheit nun hat OEHLERT 1895 (40a) wieder allgemein für die Trichter sämtlicher Trilobiten angegeben, und C. REED 49<sup>1)</sup>, der dementgegen bei *Trinucleus* die alte Vorstellung hohler Doppeltrichter für die Mehrzahl der Trichter wiederherstellte, läßt Blindheit für viele Trichter auf dem inneren Teil des Saumes, innerhalb der Gurtleiste, gelten. OEHLERTS Verallgemeinerung auf *Harpes* brauchten wir oben S. 182, 185 nur unseren Befund von 1909 entgegenzuhalten. Aber auch für seine eigene Beispielart, *Tr. pongerardi*, können uns seine Schemazeichnungen (S. 317 Fig. k, l) die Vermutung nicht benehmen — nur Dünnschliffe könnten es —, daß auch da schon richtige Hohl Pfeiler vorliegen. Denn tatsächlich fand OEHLERT (S. 317 Fig. k, l) nicht getrennte Einzeltrichter, sondern zusammenstoßende Doppeltrichter, die er nur nachträglich aufeinandergepreßt glaubte. Sie unterscheiden sich von den *Harpes*-Hohl Pfeilern nur durch den Besitz einer mittleren Scheidewand. Diese Blindheit kann aber leicht scheinbar sein, da ja auch hohle Doppeltrichter in allen Schnitten geschlossen erscheinen, die nicht die verengte Durchgangsöffnung treffen (vergl. Taf. 16 Fig. 4 e, f; Schnitt c). Und ebenso ist es anfällig, daß die immer innige Berührung der Gegenrichter durch nachträgliche Einflüsse hervorgebracht sein soll.

Man gewänne so eine Vorstellung, wie das in seiner Endform so abwegig erscheinende Gebilde der Siebhaube auch von verschiedenen Trilobiten auf selbständigen, in deren Allgemeinanlage schon übereinstimmend vorgezeichneten Wegen hätte erworben werden können: als eine unabhängige Parallelerscheinung, die als Verwandtschaftsmerkmal an sich noch keine Beweiskraft hat. Denn was zunächst den Anbau einer doppelschaligen Randausbreitung anlangt, so ist das ein bei Arthropoden gewöhnlicher Vorgang, der sich auch innerhalb der Trilobiten bei ganz entfernten Familien mit allerlei Konvergenzen wiederholt. Dabei werden für die vergrößerte Duplikatur Versteifungsgebilde jeder Art in besonderem Maße herangezogen (73 S. 46): radiale Leisten (*Harpides*-Kopf, Oberschale des *Bronteus*-Schwanzes) und konzentrische Leisten, sei es eine einzelne (die häufige Randleiste, die *Tropidia* von *Tropidocoryphe*, die Gurtleiste = „girdler“ REED am Kopf von *Trinucleus* und die Kämpferleiste an dem von *Harpes*) oder sei es ein System von Stufenleisten (Unterschale der Schwänze von *Bronteus* und *Asaphiden*, wo sie sich wie Trajektorien mit den radialen Leisten der Oberschale kreuzen). Nichts anderes als eine dieser für die sich ausdehnende Duplikatur nötig werdenden Stützbildungen ist nun auch der Hohl Pfeilerbau, der funktionell wie genetisch nicht befremden kann. So abenteuerlich ihre Gestaltung, ist die Siebhaube doch nur die Auswirkung einer bei Arthropoden allgemein verbreiteten Anlage, der zelligen Querstränge. Dennoch scheint eine Siebhaube nur einmal daraus hervorgegangen zu sein, bei der Entstehung der dann als verwandt (S. 214) zu deutenden Gattungen *Harpes*, *Trinucleus* und *Dionide*.

<sup>1)</sup> Die Fortsetzungen von C. REEDS *Trinucleus*-Studien im Geol. Mag. 1914, Dec. 6, 1, S. 349 und 1916, 3, S. 118, 169 (angeführt bei RAYMOND 69 S. 201) sind mir leider bis jetzt unzugänglich geblieben.

Die Zurückführung des Siebbaues auf gleichgerichtete Strukturansätze in der heutigen Tierwelt erlaubt es, die überholten Ansichten der älteren Literatur kurz zu behandeln. SALTER (57 p. 252) hatte durch seine Zeichnungen einleuchtend zu machen gesucht, daß die Durchlöcherung aus einer vorher vorhandenen Randausbreitung dadurch entstehe, daß diese in regelmäßigen Abständen zusammenfalle; zunächst in radialen Linien, wodurch sie gefaltet erscheine, darauf auch in konzentrischen Linien und sich so in ein Maschenwerk auflöse: dem *Trinucleus*-Stadium, das aber nur der Übergang zur Auflösung in *Acidaspis*-Stacheln sei. Dieser Ansicht setzte H. WOODWARD (67 p. 218) die ganz unhaltbare eines umgekehrten Weges entgegen, daß der *Trinucleus*-Saum durch schrittweise Verwachsung eines Strahlenkranzes entstanden sei und seinerseits die völlige Verwachsung des Saumes vorbereite. Es war ein Verdienst OEHLERTS (40 a p. 313), daß er diesen Gedankengang ablehnte, obwohl er selbst eine Beispielreihe von Trilobiten zusammenstellte, die in verführerischer Weise für WOODWARD zu sprechen schien. — Auf SALTERS Gedankengang hinaus kommt wieder WALCOTTS Anschauung (64 S. 243) über den Zusammenhang von Löchern und Zacken am Mesonaciden-Hypostom.

## B. Die Nähte des Kopfschildes.

### 1. Die „Hypostomnaht“.

Die oben angestellten Betrachtungen haben bereits die Lage der inneren Grenze des Umschlages, welche BARRANDE (2 S. 115, 123, 129, 130) wegen ihres für Trilobiten allgemein angenommenen Dienstes als Anheftungsrand des Hypostoms als eine „Naht“ angesprochen und dafür die besser zu vermeidende Bezeichnung Hypostomnaht, „suture hypostomale“, gewählt hatte, auch für *Harpes* geklärt. Sie muß unter dem dichten Schalenfeld des Kopfes, innerhalb der Grenze gegen die Durchsiebung liegen. Es hat also das Hypostom auch bei *Harpes* unter der Glatze gesessen, nicht anders als bei Trilobiten sonst. Vorzügliche Situspräparate von *H. macrocephalus* erlauben jetzt, die Lage in der das Hypostom ja ungefähr auch auf den Abbildungen von GOLDFUSS (22 Taf. 33, Fig. 2 a) und BARRANDE (3 Taf. 7, Fig. 13) sichtbar ist, als den natürlichen Ort anzusprechen, während für BARRANDE selber bei seiner Deutung des Kopfbaues die erhebliche Entfernung von der Innengrenze des Saumes (= Krempe) unwahrscheinlich sein mußte (vergl. oben S. 181 und 2 S. 121).

### 2. Die „Anomalnaht“.

Als Anomalnaht bezeichnete BARRANDE eine von LOVÉN (35 S. 104) auf Grund von — anscheinend mißverstandenen — Abbildungen PORTLOCKS (46 Taf. 5) angegebene Naht, „welche nur bei der Gattung *Harpes* zu bestehen scheint und welche dem einspringenden Winkel oder der Grenzlinie zwischen dem Fuß der Kopfwölbung und der umgebenden Siebkrempe folgt“ (2 S. 116). Obwohl er die Vorläufigkeit und Dürftigkeit der Kenntnis von dieser Naht und die Auffälligkeit ihres vereinzelt Dastehens wiederholt betont (2 S. 130 a, 130 d), rechnet er doch mit ihrem Vorhandensein, weil an dieser Stelle die Schale mit Vorliebe auseinanderfalle (2 S. 121, 344), und sie erscheint ihm wichtig genug, um eigenartige formengeschichtliche Betrachtungen daran zu knüpfen. — Auch FR. SCHMIDT (59 S. 65) fiel es auf, daß an dieser Stelle die Krempe leicht abbricht und der oft allein erhaltene gewölbte Kopf „außen einen regelmäßigen Bruchrand zeigt, den man gut für eine Nahtstelle halten kann, daher wir im Folgenden auch geradezu von einer Nahtlinie sprechen werden“. Diese Naht, die demnach weder von BARRANDE noch von FR. SCHMIDT jemals beobachtet, sondern nur aus dem auffallenden, an einer bestimmten Linie vorgezeichneten und glattrandigen Zerfall des Panzers abgeleitet worden ist, wurde dann in der Literatur übernommen und mitunter als bewiesene Tatsache behandelt.

Unser Beobachtungsstoff hat nun gelehrt, daß eine solche Naht in Wirklichkeit nicht vorhanden ist. Weder die äußere Untersuchung einer großen Zahl von Panzern noch quer angeschliffene Stücke, vor allem aber auch keiner der Dünnschliffe, ließ an dieser Stelle irgend eine Spur von einer natürlichen Trennungslinie erkennen. Im Gegenteil, der Panzer besitzt an dieser Stelle

sogar eine besondere Verfestigungseinrichtung, die Kämpferleiste (Fig. 1 u. 4, Taf. 16, S. 187). Die Annahme der Anomalnaht muß also, und zwar in der gesamten Formenlehre der Trilobiten, endgültig fallen.

Gleichwohl ist die Ausgangstatsache richtig, daß an dieser Stelle der Saum mit Vorliebe abbricht und daß der Bruch durch Glätte und regelmäßigen Verlauf den täuschenden Eindruck macht, als sei er durch eine Naht vorgezeichnet worden. Das kann aber nicht überraschen: die Häufigkeit dieses Bruches erklärt sich aus der Gefährdung und Beanspruchung der betreffenden Linie, in der die Wölbung mit scharfem Winkel in die ebene Krempe mknickt. (Beachte an Fig. 2, Taf. 16, den tiefeinschneidenden Abdruck der Kämpferleiste.) Die Glätte aber und die Regelmäßigkeit des Verlaufs kommen dadurch zustande, daß die Krempe längs des nasenartigen Gesimses abspringt, das die Kämpferleiste auf der Unterseite des Panzers bildet. Was als ein durch eine Naht vorgezeichneter Bruch angesehen wurde, war die in Wirklichkeit unverletzte und daher glatte Wand dieser Leiste, von deren Vorhandensein man eben noch nichts wußte (vergl. S. 185 u. 187).

Es scheint, daß diese Brüche — im Gegensatz zu der Schalentrennung an der Randnaht (S. 193) — allgemein erst nach der Einbettung und Gesteinsverfestigung entstanden sind. Denn die Dünnschliffe haben häufig das Ober- und Unterblatt der Schale getrennt im Gestein liegend und von ihm rings umschlossen angeschnitten, aber niemals waren diese — offenbar bei der Häutung abgeworfenen — Schalenstücke an der fraglichen Stelle begrenzt (Fig. 12 c, 13 a, Taf. 17). Die Schale ist demnach weder bei dem Zerfall des verwesenden Tieres noch bei der Häutung an einer hier gelegenen Naht geplatzt. Man kann also das Vorhandensein einer Anomalnaht auch nicht in der abgeschwächten Form verteidigen, daß man ihr Fehlen am zusammenhängenden Panzer zugäbe und ihr nur bei der Häutung zeitweise Dasein und Rolle zuweisen wollte.

Die zahlreichen losen Kremen, die „Hufeisen, horse-shoes“ (Fig. 14, Taf. 17), die in allen Sammlungen zahlreicher als andere Panzerreste vertreten sind und deren Häufigkeit seit PORTLOCK immer wieder das Befremden der Schriftsteller erregt hat, sind fast immer erst bei der Aufspaltung des Gesteins durch die Verwitterung oder durch Menschenhand vom übrigen Fossil losgelöst worden. Je nach der Art der Spaltung kann ein solches Hufeisen die Oberschale, den Steinkern, die Unterschale oder nur den Abdruck einer der beiden Außenseiten darstellen. Die Hufeisen sind, besonders in den ersten Fällen, auffälliger als der im Gestein steckengebliebene und nur mit dem schmalen Schalenquerbruch sichtbare gewölbte Kopf. Die so überraschende verhältnismäßige Häufigkeit der Hufeisen ist demnach nur die Folge unaufmerksamen, spaltenden statt freilegenden Sammelns, aber nicht die Wirkung einer Anomalnaht.

### 3. Die Randnaht.

Das Vorhandensein einer Randnaht. „*quae partem inferiorem a superiore separat*“, also die Oberschale vom Umschlag trennen soll, wurde von EMMRICH (17 S. 8) allen Trilobiten als gemeinsames Merkmal zugeschrieben und von BURMEISTER (19 S. 24) ebenso durchweg abgesprochen. (Denn was BURMEISTER S. 24 bei *Calymmene* und *Illaenus* als „Randnaht“ gelten läßt, ist dasselbe, was er S. 25 als „Schnauzennaht“ aufstellt.) So berechtigt dieser Widerspruch im allgemeinen war (Ausnahme: S. 200, 203), so konnte doch LOVÉN (35 S. 105) schon kurz darauf nachweisen, daß sich bei *Trinucleus* und bei *Harpes* eine ausgesprochene Nahtlinie dem Umriß entlang auf der Außenseite der Randleiste verfolgen läßt, welche das Schild einfaßt. BEYRICH (9 S. 29, 32) bestätigte diese Mitteilung, namentlich auch durch die Beobachtung, daß das untere Schalenblatt häufig an dieser Naht abgefallen ist. BARRANDE (2 S. 115, 120, 121) fügte zu den durch diese Naht ausgezeichneten Trilobiten noch die Gattung

*Dionide*, andere Forscher *Ampyx* (s. u. S. 213), die Agnostiden u. a. hinzu. Während die letztgenannten Beispiele angezweifelt wurden, haben in der Folge fast alle Beobachter, die ihr Augenmerk auf den Bau von *Harpes* gerichtet haben, FR. SCHMIDT (59 S. 65) an der Spitze, das Vorhandensein einer Randnaht bei dieser Gattung betont.

Diese Naht ist in der Tat vorhanden, und zwar beginnt sie am Hinterrande des Kopfschildes dort, wo die Durchporung — und damit auch der Umschlag — beginnt. Sie umzieht von hier den ganzen Umriß der Hörner und des Saumes. Meist ist die Randnaht so ausgeprägt, daß sie schon bei der äußeren Untersuchung auffällt. Ja, was bei einer Verwachsungslinie des Panzers durchaus nicht nötig und z. B. bei der Gesichtsnaht von Trilobiten sehr häufig nicht der Fall ist: Die Randnaht von *Harpes* zeigt sich auch auf den Anschliffen und Dünnschliffen als ein scharfer, geradliniger Spalt. Da zu beiden Seiten dieses Spaltes die Substanz der beiden Schalenblätter überdies optisch verschieden orientiert ist, so wird er oft schon dem bloßen Auge als Helligkeits- oder Farbgränze sichtbar. Meistens klappt der Spalt sogar mehr oder weniger weit (von Teilen eines mm bis zu mehreren cm!) auseinander, und Gesteinsmasse hat sich dazwischen gelegt (Fig. 12 a - b, 13 b Taf. 17): Es hat sich also schon zur Zeit der Einbettung der Verband des Panzers an dieser Trennungslinie gelöst. Das völlige Auseinanderfallen und die vereinzelt Erhaltung der beiden Schalenblätter ist nur ein Schritt auf diesem Wege weiter. Gerade bei der Anfertigung der Schläffe zeigte es sich, daß an manchen Orten solche völlig abgesonderte und für sich allein eingebettete Schalenblätter zahlreicher anzutreffen sind (Fig. 12 c - d, 13 a, Taf. 17; Fig. 2, Taf. 16) als wirklich doppelschalige Panzer. Die scheinbar vollständigen Köpfe in den Sammlungen bestehen eben oft nur aus der oberen Schalenlage. Immer sind dann solche vereinzelt Blätter von einem die Randleiste etwas schräg abschneidenden Schnitt begrenzt, der diesmal (im Gegensatz zur „Anomalnaht“) seine gesetzmäßige Lage und seinen streng geradlinigen Verlauf keinem geführten Bruch verdankt, sondern eine schon am Tier vorhandene Naht, die Randnaht, vorstellt.

#### 4. Weitere Nähte des Kopfschildes.

Eine Gesichtsnaht ist bekanntlich bei *Harpes* nicht zu beobachten. BURMEISTER (13 S. 88) glaubte freilich bei *H. macrocephalus* eine Gesichtsnaht wahrnehmen zu können, die, wie seine Fig. 11, Taf. 1, zeigt, ganz so verlaufen soll, wie es bei den *Opisthoparia* die Regel ist. Sie zieht vom Hinterrande zu den Augen und trennt hier sogar in üblicher Weise eine Sehfläche und einen Augendeckel. Es liegt aber auf der Hand, daß BURMEISTER sich dabei von dem Bestreben, diese Gesichtsnaht als das „Gemeingut aller Trilobiten“ (13 S. 23) aufzufinden, verleiten ließ, zu viel zu sehen. In der Tat hat er wohl, wie BEYRICH vermutete, die Grenze des durchsiebten Teiles für eine Naht angesehen und diese willkürlich an die Augen verlagert.

Im gleichen Jahre gab auch PORTLOCK (46 S. 267) an, eine der Gesichtsnaht entsprechende Furche bei irischen *Harpes*-Arten entdeckt zu haben. „A furrow corresponding in some respects to the usual eye-line, commences at less than one-third from the front of the glabella, forms part of a small circle, and unites with another curved line which blends into the neck-furrow: the portion of the cheeks within these curved lines is, as it were, sunk or depressed.“ Hier handelt es sich allerdings um ein wirklich vorhandenes Gebilde, wenigstens soweit das eingesenkte Feld beiderseits der Glatze in Frage kommt, welches so beständig ist, daß es von PORTLOCK und BEYRICH (9 S. 33) als Gattungsmerkmal bewertet wurde (BATHER's die „alae“ begrenzende „postero-lateral depressions“, 4 S. 3). Die erhabene Grenzlinie dieses Feldes erinnert sicherlich an eine Naht, namentlich wenn man an

besonders guten Stücken beobachten kann, daß sie „vorn wieder aus der Rückenfurche aufsteigt und nach dem Augenhügel, ihn außen umziehend, verläuft“ (50 S. 38). Und in der Tat spricht neuerdings wieder WOODS (66 S. 226) diese Linie als eine Naht an, und vermutet eine Beziehung zwischen dieser Linie und der Gesichtsnaht der anderen Trilobiten. Die Art des Verlaufs der Linie weicht aber völlig von dem uns sonst bekannten Verhalten der Gesichtsnaht ab. Wir wissen, daß diese sich strecken, krümmen und wandern kann (vgl. z. B. *Pteroparia* RUD. RICHTER 53 Taf. 23, Fig. 6—8), nie aber macht sie den Versuch, derart absonderliche Bahnen einzuschlagen oder gar ihre gesetzmäßige Beziehung zum sehenden Teil des Auges, wo ein solcher vorhanden ist, zu lösen (vgl. S. 195). Jene Deutung ist also abzulehnen.

Über den eigenartigen und bezeichnenden, nur ausnahmsweise abweichenden (9 S. 33 u. 32 S. 145) Verlauf der Seitenfurchen auf der Glatze ist hier nichts hinzuzufügen. Es sei nur auf die frühere Beschreibung (50 S. 37) und vor allem auf unsere Fig. 10, Taf. 17 verwiesen.

### C. Die Augen.

GOLDFUSS (22 S. 359, Taf. 33, Fig. 2d) machte zuerst auf den Augenhügel von *H. macrocephalus* aufmerksam, auf welchem man „eine größere runde Warze im Mittelpunkt und zwei ovale von gleicher Größe zu beiden Seiten“ beobachten könne. Obwohl er dieser Beschreibung zufolge nicht zu unterscheiden vermochte, welche Teile dieses Augenhügels wirklich dem Sehen dienten, war die begleitende Abbildung so treffend, daß BURMEISTER (13 S. 89 Anm.) lediglich auf sie gestützt, die richtige Vermutung aussprechen konnte: Nur die beiden ovalen Körper sind lichtbrechende Werkzeuge, alles andere ist nur Schalenschmuck; die Gattung hat nur vier Augen, zwei an jeder Seite. LOVÉN (35 S. 105) leugnete die Augennatur dieser Gebilde. Aber BEYRICH (9 S. 32) erhob die Vermutung zur Gewißheit und wies aus entsprechenden Gruben des Steinkerns nach, daß es sich um zwei voll-linsenförmige Körper handelt. BARRANDE gab merkwürdigerweise nur für *H. vittatus* (2 S. 349) das Vorhandensein von zwei Linsen zu. Bei *H. ungula*, *H. d'orbignyana* und gerade bei *H. macrocephalus* (S. 141, 348, 355, Taf. 3, 8, 9) glaubte er drei Linsen zu erkennen: Er sah also auch die mittlere Warze für ein Sehwerkzeug an (und ebenso NOVÁK 39 S. 28 bei *H. kayseri*). Darauf gehen die von PACKARD (41 S. 504), BEECHER (6 S. 308), WOODS (66 S. 231) u. a. wiederholten Angaben von drei Linsen als Besonderheit von *H. macrocephalus* zurück. Wenn WOODS hervorhebt, daß diese Art außer „drei Haupttuberkeln noch andere kleinere Tuberkeln in regelmäßigen Reihen“ besitzt, und diese auch als Linsen deutet, so beruht das auf einer Verkennung der GOLDFUSSSchen Figur.

Mikroskopisch die Augen einer *Harpes*-Art zu untersuchen, ist nur von LINDSTRÖM (34 Taf. 4, Fig. 18, 19, S. 31) einmal der Versuch gemacht worden. Die Ergebnisse, die er an einem Schliff durch die Linsen des — schon von BARRANDE als zweilinsig erkannten — *H. vittatus* gewann, stimmen jedoch nicht mit dem Bilde überein, das unsere Schliffe von *H. macrocephalus* zeigen. Diese bestätigen, daß auch die Eifler Art, ebenso *H. gracilis* (und wahrscheinlich alle übrigen Arten) nur zwei Linsen besitzt, die sich ja schon von außen durch ihre glänzende Hornhaut leicht als solche erkennen lassen. Der überragende Knopf in der Mitte besteht nur aus gewöhnlicher Schalenmasse, ebenso wie die kleinen Körnchen auf dem inneren Abhang des Hügel (Fig. 10, Taf. 17). Die Linsen lassen im Schliff (Fig. 4 Taf. 16) feine braune Linien erkennen und verraten dadurch ein äußerst feines strahlfasriges Gefüge, das offenbar erst nachträglich durch die Umwandlung in gesetzmäßig

verwachsene Kalkspatkryställchen entstanden ist. Am deutlichsten erkennt man die Gestalt der Linse, wenn man den Schliif gegen das Licht hält und halb abblendet: sie erscheint dann innerhalb des trüben Plättchens entweder als glashell oder als verdunkelt, also als ein optisch einheitliches Gebilde. Auch das polarisierte Licht (Fig. 4h) hilft dazu, ihren Umriß von der umgebenden Bergmasse, wie von der umfassenden Körperschale scharf abzuheben. Entsprechend ihrem Feingefüge zieht dann eine von der inneren bis zur Außenwand einheitlich durchgehende Auslöschung wellenförmig über die Linse hinweg und setzt an ihrer Begrenzung scharf ab.

Auf jede Weise betrachtet, erscheinen die Linsen von *H. macrocephalus* als deutlich bikonvex, wie sie ja schon BEYRICH nach ihren Abdrücken angesprochen hatte, und zwar ist ihre innere Seite erheblich stärker gekrümmt als die äußere. Im Gegensatz zu diesem Befund beschreibt LINDSTRÖM die Linsen von *H. vittatus* als konkav-konvex und zeichnet auf seiner Figur gerade die innere Seite als leicht ausgehöhlt. Nun zeigt unser in Fig. 4g—h abgebildeter Schliif von *H. macrocephalus* in der Mitte der Linse einen Fleck, der von dem Linsenkörper einen äußeren Teil abtrennt, den man mit dem, was LINDSTRÖM als vollständige Linse abbildet, vergleichen könnte. Die scharfe äußere Begrenzung der Linse und das optisch einheitliche Verhalten ihrer Masse zu beiden Seiten des Fleckes läßt diesen aber als ein zufälliges Gebilde oder höchstens als eine Modifikation innerhalb des Linsenkörpers erkennen. Wir vermuten, daß auch die Linsen von *H. vittatus* und überhaupt von allen Arten der Gattung bikonvex sind und daß LINDSTRÖMS Schliif nur einen beschädigten Panzer angetroffen hat.

Die Leistungsfähigkeit des Auges möchte man bei der geringen Linsenzahl und allen Anzeichen der Rückbildung nicht besonders hoch veranschlagen. Doch mit Bestimmtheit läßt sich darüber nicht urteilen. Denn der starke Astigmatismus der Linse beeinträchtigt das Sehen im Wasser nicht, und über die Sehleistung des einzelnen Auges entscheidet nur die Anzahl und die Anordnung der Sehzellen, über die wir nichts wissen (S. 197; vergl. 25 S. 768, 691 f.).

## D. Die formengeschichtliche Deutung von Auge und Naht.

Zwischen dem Auge und der Gesichtsnaht der Trilobiten besteht die bekannte gesetzmäßige Beziehung, daß die Naht das Auge aufsucht und an diesem die Grenze zwischen dem eigentlichen Sehwerkzeug, der Sehfläche, und dem Augendeckel bildet. Mit anderen Worten, der sehende Teil des Auges wird stets von dem gleichen Leibsglied geliefert, demselben, dem die Freien Wangen als Seitenschiene zuzurechnen sind.

Es ist wohl möglich, wenn auch nur in wenigen Fällen beobachtet, daß von den beiden Elementen Auge und Naht das eine für sich allein vorkommt. Es kann die Naht fehlen und können dennoch die Augen am gewohnten Platz vorhanden sein (*Acidaspis (Ceratocéphala) verneuili* u. A. (*C. vesiculosa* BARR. 2 S. 125), oder es kann die Naht erhalten und die Augen verloren sein (*Conocoryphe sulzeri* u. *C. (Ctenocephalus) coronata*, *Ampyx. Pteroparia*, *Drevermannia*, *Typhloproetus* — 2 S. 148, 149; 53 S. 356 Taf. 22, 23). Niemals aber kommt es vor, daß Auge und Naht gleichzeitig vorhanden sind und doch jener gesetzmäßigen Verknüpfung entbehren, daß also der sehende Teil des Auges anders als an der Außenseite der Naht läge. Einzig die Gattung *Harpes* (nebst einigen ungenügend bekannten Arten von *Trinucleus*) soll hiervon eine Ausnahme bilden.

Bei *Harpes* sind die Augen und eine Naht deutlich zu beobachten. Aber die Naht läuft außen am Rande des Schildes und läßt sich durch die weitab im Inneren liegenden Augen zu keiner Ab-

biegung beeinflussen. Eine andere Naht ist aber, wie oben ausgeführt, nicht wahrzunehmen, und namentlich die von BURMEISTER in gewohnter Weise über die Augen gezeichnete Nahtlinie beruht auf einem Irrtum. Demnach können diese Elemente des *Harpes*-Kopfes nicht beide nebeneinander den entsprechenden Bildungen der übrigen Trilobiten homolog sein. Entweder die Randnaht ist die normale Gesichtsnaht — dann sind die Augen Gebilde besonderer Art, oder die Augen stellen das normale Trilobitenauge dar — dann kann die Naht nicht mit der Gesichtsnaht wesensgleich sein. (Vorausgesetzt, daß nicht Auge und Naht beide zugleich selbständige Gebilde sind: Diese Gewalt wird niemand verüben wollen.)

In der Tat sind beide Schlüsse gezogen worden, aber fast ausnahmslos neigte man dazu, die Randnaht als echte Gesichtsnaht zu bewerten und demzuleb die Homologie des Auges mit dem normalen Trilobitenauge anzuzweifeln. Schon PORTLOCK (46 S. 267) ließ die Augen, wie sie GOLDFUSS so getreu dargestellt hatte, nicht als echte Augen gelten, da sie nicht an der — irrtümlich weiter innerhalb angenommenen — Gesichtsnaht saßen. Wenn sie überhaupt Sehwerkzeuge sein sollten, so könnten sie nur Hilfsaugen (supplementary, false eyes, pseudo-eyes) neben den Homologen der Trilobitenaugen sein, die man am *Harpes*-Kopfe noch weiter zu suchen hätte. Darüber hinaus ging LOVÉN, der ja die Augennatur der von GOLDFUSS abgebildeten Organe überhaupt in Abrede stellte. Dadurch hatte er freie Hand, die Randnaht — als erster — mit der Gesichtsnaht gleichzusetzen, welche durch ihre Verlagerung an den Rand die Freien Wangen ganz auf die Unterseite gedrängt hätte. Dieser Deutung widersprach BEYRICH (9 S. 29, 30). Er zeigte, daß bei *Harpes* sicher Augen vorhanden seien, die aber nicht an einer Naht hervorbrächen. Die Gesichtsnaht fehle vollständig und die am Umriß laufende Naht sei „nur als eine Randnaht“ zu bewerten. Zwischen diese beiden Auffassungen stellte sich BARRANDE, indem er die Randnaht mit LOVÉN als die Gesichtsnaht ansah (2 S. 120, 121, 124; beachte Taf. 2 B, Fig. 12 nebst Erklärung), die Augen aber für Gebilde erklärte, die den übrigen Augen nicht zu vergleichen und daher auch nicht wie diese an die Gesichtsnaht gebunden seien. In der Tat geht bei den Augen von *Harpes* — ähnlichliegende Knötchen bei Larven und einigen Arten von *Trinucleus* (*Pretaspis*) werden ihnen einstweilen nur auf Grund ihrer Lage ohne Kenntnis des Baues gleichgestellt — mit dem abweichenden Verhalten zur Naht ein von den Augen aller übrigen Trilobiten abweichender Bau Hand in Hand. Sie bestehen ja (siehe S. 194) nicht aus Sehfläche und Augendeckel, sondern tragen auf einem einheitlichen Hügel zwei einzelne Linsen. Daraufhin stellte sie BARRANDE den normalen, zusammengesetzten Trilobitenaugen als Einzelaugen, Stemmata oder Ozellen, gegenüber, und zwar als völlig selbständige und andersartige Gebilde, die mit jenen nichts zu tun hätten (2 S. 120, 141, 147, 149, 344, 351, 353). An dieser Auffassung hielt er auch in der Folge fest und sprach sie schließlich (3 S. 155, 163) als schlechthin gesichert aus. Noch schärfer wurde die gleiche Ansicht von BEECHER (6 S. 309 u. 7) ausgesprochen, der — in unbewußtem Verfolg LOVÉNScher Vorstellungen — *Harpes* mit *Trinucleus*, *Dionide*, *Ampyx* und einigen anderen Formen als eine eigene Ordnung „Hypoparia“ der Gesamtheit aller übrigen Trilobiten gegenüberstellt. Als gemeinsames Merkmal dieser Ordnung solle gelten, daß die Gesichtsnaht am Rande des Schildes verlaufe und dadurch die Freien Wangen völlig auf die Unterseite des Kopfes dränge und daß die auf der Oberseite vorhandenen Augen hier nicht den Augen der andern Trilobiten homolog seien. Ihm schließt sich C. REED<sup>1</sup> an und erklärt ebenfalls

<sup>1</sup> In neuesten, mir unzugänglichen Arbeiten scheint REED sich der vorliegenden Auffassung zu nähern (siehe S. 198 Anmerkung).

die *Harpes*-Augen für eine ganz andere Klasse von Sehorganen, völlig verschiedenen Ursprungs und Charakters (47 S. 440, 443, 444, 503). Sie hätten nur aus Gründen der Symmetrie und der Leistungsaufgabe die gleiche Lage wie diese angenommen. Er stellt an den Anfang der Trilobitenentwicklung die kambrischen Formen als Primitiv-Blinde, die im Gegensatz zu den Angepaßt-Blinden späterer Zeiten nie Augen besessen hätten. Aus dem Kreise dieser Primitiv-Blinden heraus hätten sich unabhängig voneinander einerseits die zusammengesetzten Augen der Hauptmasse der Trilobiten, anderseits als besondere Erzeugnisse der extrem abirrenden Sonderentwicklung dieser Gattungen die Ozellen von *Harpes* entwickelt. Zu ähnlichen Vorstellungen kam LINDSTRÖM bei seinen Augenforschungen. Auch für ihn verdanken ja die kambrischen Trilobiten den angeblichen Augenmangel — dafür erkannte er ihnen in den Maculae des Hypostoms Werkzeuge zu — keiner äußeren Anpassung, sondern lediglich ihrer tiefen Entwicklungsstufe (34 S. 23). Die *Harpes*-Augen sind wiederum Ozellen und stellen die erste Erwerbung einiger altertümlicher Formen dar, die sich hierin und auch sonst Züge des Larvencharakters erhalten hätten. Erst später im Stammbaum seien bei höher entwickelten Formen die normalen Augen entstanden. Ob LINDSTRÖM an eine genetische Beziehung beider Typen dachte oder sie für unabhängig entstanden ansah, bleibt dunkel (vergl. 34 S. 17 Anm. u. S. 33).

Ein Kennmal, welches die Frage nach der Natur des *Harpes*-Auges — und damit ja zugleich die der Randnaht — für sich allein entscheiden könnte, gibt es nicht. Denn die Unterschiede von Stemma und Ommatidium (dem Teilauge aus einem zusammengesetzten Auge) liegen in der fossil nicht erhaltenen Lichtaufnehmenden Einrichtung, während der allein noch zu beobachtende lichtbrechende Teil bei beiden Augenarten denselben Bau besitzt. Man muß sich also mit Erwägungen begnügen.

Wenn die *Harpes*-Augen nun wirklich Organe selbständigen Ursprungs sein sollen, dann erschienen eine Reihe von Tatsachen sehr auffallend:

1. Unter der großen Zahl von Trilobitengattungen wäre *Harpes* die einzige (abgesehen von *Trimcleus* mit seinen rudimentären, strukturell unbekanntem Seitenknötchen<sup>1)</sup>, welche diese besondere Augenart besäße. Den vielen Tausenden von Arten mit normalen Augen ständen nur wenige Dutzend mit Stemmata gegenüber.

2. Diese angeblichen Stemmata finden sich nie in Gesellschaft mit den normalen Augen, sondern stets für sich allein. Von jenen theoretisch notwendigen Trilobitenformen, bei denen die Stemmata im Verschwinden und gleichzeitig die normalen Augen im Erscheinen begriffen sind, ist nichts bekannt.

3. Gerade die ältesten Trilobiten, die kambrischen, besitzen keine Stemmata. Wohl aber hat WALCOTT (64 S. 239) echte Netzaugen bei einer unterkambrischen Form bekannt gegeben und für andere von gleichem Alter wahrscheinlich zu machen versucht.

4. In der durch BARRANDE, WALCOTT, MATTHEW und BEECHER selber erforschten Ontogenie treten bei keinem Trilobiten derartige Stemmata als Larvenaugen auf. Es erscheinen vielmehr schon auf frühen Stufen die normalen Augen.

5. Besonders beachtenswert ist es, daß die *Harpes*-Augen trotz ihrer behaupteten genetischen Unabhängigkeit genau die gleiche Lage einnehmen wie die normalen Augen. Auch werden sie durch eine Augenleiste von normalem Verlauf und Bau mit der Glatze verbunden.

<sup>1)</sup> Und auch diese führte schon LAKE 32 S. 45 auf die normalen Augen zurück.

Diese Erwägungen müssen zu der Überzeugung führen, daß die Augen von *Harpes* mit den Augen der anderen Trilobiten homolog sind<sup>1</sup>.

Gegenüber dieser Homologie ist es von untergeordneter Bedeutung, ob man die Augen von *Harpes* als Stemmata bezeichnen will oder nicht. Denn wir wissen, daß gewisse Ozellen den zusammengesetzten Seitenaugen durchaus homolog sein können, wie das Beispiel von *Scutigera* lehrt. Welche abweichenden Formen unter homologen Augen möglich sind, zeigen nun gerade die Isopoden, denen ja LINDSTRÖM selber die größte Übereinstimmung mit dem Augenbau der Trilobiten zugestehen mußte. Diese Ordnung vereinigt bei ihren Angehörigen Augentypen, die in der Trilobitenterminologie ohne Weiteres als holochroale, schizochroale (= aggregierte) und Stemmata (= „Ozellen“) bezeichnet werden müßten. Wir sehen hier das insektenartige Netzauge, dessen Linsen geradseitig aneinandergrenzen und fast ein halbes Tausend (80–450) an der Zahl erreichen. Es findet sich, und zwar bei unseren Landasseln, das typische *Phacops*-Auge, indem die Linsen an Zahl (10–80) ab- und an Größe zunehmen, gerundeten Umriß bekommen und sich durch dazwischen eindringende gewöhnliche Körperschale voneinander trennen. Und es gibt Augen bei den Isopoden, die nur aus vier oder gar nur aus einem einzigen Einzelauge bestehen. Und alle diese Augenformen werden durchaus als homolog angesehen (20 S. 80, 81, 354, 907 u. 21 S. 55–58). Dieser Befund führt uns wieder in die Nähe von PACKARD zurück (41 S. 504), der die verschiedenen Typen der Trilobitenaugen von den 15000 Linsen bei *Remopleurides* bis zu den beiden einzigen bei *Harpes* nur für Abänderungen derselben Grundform ansah. Die Unterscheidung dieser Typen kann in mancher Hinsicht wichtig sein, sie ist aber nicht wesentlich und ist oft sehr überschätzt worden. Wenn man z. B. bei GERSTÄCKER (20 S. 355) die anschauliche Schilderung findet, wie aus den zusammengesetzten Augen gewisser Isopoden durch Auseinanderrücken der Linsen das schizochroale „*Phacops*-Auge“ von *Oniscus* und *Porcellio* entstehen kann, so könnte man diese Ausführungen ohne weiteres in eine Studie über das Trilobitenauge übernehmen. Dieser Parallelvorgang bei den sicher nachträglich (aus den marinen) hervorgegangenen Landasseln gibt auch eine gute Bestätigung für die bisher nur stratigraphisch gefolgerte Vorstellung von der nachträglichen und im Verhältnis jugendlichen Ableitung des Auges der Phacopiden aus dem älteren Netzauge.

Nun könnte man, auch vom Standpunkt der Homologie aller Trilobitenaugen aus, die LINDSTRÖMSche Auffassung allenfalls noch in der Form verteidigen: das *Harpes*-Auge sei das ursprüngliche der Vorfahren, das nur bei dieser Gattung die Vervielfältigung und Zusammenordnung nicht mitgemacht hätte, die bei den übrigen Trilobiten aus dem gleichen Ursprung zur Bildung der normalen zusammengesetzten Seitenaugen geführt hätte.

Aber auch hiervon ist das Gegenteil wahrscheinlich. Zunächst finden wir, wie erwähnt, weder unter den geologisch ältesten Trilobiten noch unter den Larven eine Form, bei der wenige, lose und ungeordnete Linsen vorhanden und in der Vorbereitung eines Netzauges begriffen wären. Und

<sup>1</sup> Nach Erscheinen des Auszugs aus dieser Arbeit (54) und übereinstimmend damit haben sich, ex- oder implicite, für die Homologie des *Harpes*-Auges mit dem aller Trilobiten ausgesprochen: SWINNERTON 76<sup>1</sup> S. 490 und 77 S. 107, REED nach einer daselbst angeführten, mir unzugänglichen Arbeit und RUEDEMANN 74 S. 128 und 75 S. 144. Demgegenüber hat sich RAYMOND 69-S. 200, 205, 209 erneut für das Gegenteil eingesetzt.

Um in Köpfen die homologen Segmente wiederzuerkennen, muß man die Zählung vom Nackenrand aus beginnen und bei Schwänzen vom Vorderrand: denn da von den Körperpolen her Segmente spurlos eingeschmolzen werden können, ist die Entzifferung terminaler Segmente oft sehr unsicher (vergl. diese Beitr. I, 1912, S. 248, 269). Mit Recht betont in diesem Sinne auch SWINNERTON 77 S. 109: „the ocular segment is the sixth from the posterior margin in all trilobites“, gleichgültig, ob und wieviel Spuren weiterer Segmente davor noch sichtbar werden sollten.

überhaupt suchen wir unter allen Crustaceen vergebens nach einem Anhalt für die Annahme, daß ein Tier von der Entwicklungsstufe eines *Harpes* noch einen so primitiven Zustand der Seitenaugen aufweisen könne. Jener Werdevorgang in der Augengeschichte muß sich auf viel früheren Staffeln des Stammes abgespielt haben. Dagegen haben wir für die Entwicklung in umgekehrter Richtung bei Krustern gleicher Organisationshöhe sehr überzeugende Analogien. Hier sei nur auf zwei davon hingewiesen. Bei den Phacopiden, deren Auge man sich ja nach obigem durch Trennung und Verringerung der Linsen aus einem dichtgenetzten Auge entstanden zu denken hat, geht dieses Bestreben mitunter außerordentlich weit. So bildet sich die Zahl der Linsen bei *Ph. kayseri* HERRMANN bis auf 12, bei *Ph. lotzi* DREVERMANN auf meist 6 (4 große und 2 kleine!) und bei *Ph. pentops* IVOR THOMAS (62: vergl. unsere Fig. 11, Taf. 17) bis auf fünf zurück, und im Übergang zu den Erblindeten sind noch geringere Zahlen zu erwarten. Aber schon zwischen jenem Häuflein von fünf lose vereinigten Einzellinsen eines *Phacops* und den beiden Linsen von *Harpes* ist physiologisch sicher kein Unterschied mehr, und man kommt zu der Vorstellung, daß auch im morphologischen Sinne keiner besteht. Denn auch bei den Isopoden — und das ist zugleich die zweite Analogie — bildet sich das lose gehäufte Auge, das wir soeben selbst als eine nachträgliche Umformung kennen gelernt haben, bei einer Form, *Itea mengei* ZADD., bis auf ein einziges Einzelauge zurück, während ihre Verwandten ansehnlich entwickelte Augen mit 20 Fazetten besitzen. Sekundär, denn „es handelt sich offenbar um ein durch äußere Verhältnisse bedingtes Schwinden sonst konstant vorhandener Organe“ (21 S. 55). Hier wird also der für *Harpes* angenommene Vorgang zoologisch bestätigt und wird sogar noch übertroffen.

Schon PACKARD (41) nannte das *Harpes*-Auge „really aggregated“ (= schizochroal) und J. M. CLARKE (15 S. 254, 256) ließ das gelten, nach der Auslegung von WOODS (66 S. 231) in dem Sinne, daß es den noch wenig entwickelten Anlauf zu einem echten schizochroalen Auge bezeichne. „Eine Variante der schizochroalen Augen“ erblickte auch POMPECKJ (45 S. 775) bei *Harpes*, aber nur eine zufällige Ähnlichkeit, keinen genetischen Zusammenhang mit dem schizochroalen Auge der Phacopiden. Denn die Bewertung der Randnaht als Gesichtsnaht (S. 782) nimmt den Sehwerkzeugen von *Harpes* die Homologie mit den Augen der übrigen Trilobiten und macht sie zu Gebilden der Festen Wangen, also eines anderen Segments.

Dieser und der vorigen Auffassung gegenüber möchten wir uns so bestimmt, wie es in solchen Dingen möglich ist, dafür aussprechen, daß das *Harpes*-Auge das normale Seitenauge der Trilobiten darstellt, und zwar nicht im entstehenden, sondern in einem weit abgelaufenen Zustande seiner Entwicklung. Es ist der Rest eines schizochroalen Auges, das sich selbst erst aus einem ursprünglich linsenreicheren, etwa einem holochroalen, Auge zurückgebildet hat, in ähnlicher Weise, wie es später die Phacopiden und noch später die Landasseln getan haben.

Der warzenartige Knopf, der bei *H. macrocephalus* in der Mitte des Augenhügels liegt und so oft als dritte Linse gedeutet wurde, ist nach dem Befund (S. 194) kein Sehwerkzeug mehr. Es ist aber nicht unmöglich, daß er den arbeitslos gewordenen Rest einer weiteren, untergegangenen Linse bildet. Das würde dann auch für unsere Deutung des Auges durch Rückbildung sprechen, und zwar wäre diese noch in letzter Zeit im Vorschreiten gewesen.

Beweisend aber für die Differenziertheit des *Harpes*-Auges — vom Standpunkt seiner Homologie mit dem gewöhnlichen Trilobitenauge aus — ist das Fehlen der Gesichtsnaht. Einem ursprünglichen zustande des Auges müßte doch eine ebensolche Ursprünglichkeit des augenliefernden Segments

entsprechen; es müßte also die von der Naht dargestellte Segmentgrenze nicht schwächer, sondern eher schärfer ausgeprägt sein als bei den übrigen, angeblich weiter abgeleiteten Trilobiten. Das Umgekehrte ist aber der Fall, sie fehlt ganz. Denn sobald man auf den Standpunkt tritt, daß die freien Augen von *Harpes* denen aller übrigen Trilobiten homolog sind, so folgt daraus notwendig, daß die freien Wangen in regelhafter Weise in der Oberseite des Kopfschildes enthalten sind und daß die Gesichtsnaht an der durch die Augen bezeichneten Stelle zu suchen ist. Da sie hier nicht zu finden ist, ist sie an Ort und Stelle untergegangen, offenbar vollständig, denn es will nicht gelingen, die verschiedenen auf den Wangen auftretenden Linien und Wülste auf sie zurückzuführen. Feste und freie Wangen sind zu einem einheitlichen Schilde verschmolzen. Ein solcher Vorgang ist ja auch bei ebenfalls augentragenden *Acidaspis*-Arten (s. S. 195) bekannt und bei erblindeten Trilobiten vollends in allen Übergängen zu beobachten (vergl. z. B. *Typhloproetus* 53 Taf. 23). Vor kurzem wurde auch JAEKEL (27 S. 387) für die Agnostiden zu einer ganz entsprechenden Vorstellung geführt.

Wie ist aber dann die Randnaht von *Harpes* und seinen Genossen *Trinuclens* und *Dionide* aufzufassen, wenn sie nun keine Gesichtsnaht mehr sein kann? BEYRICH konnte sie noch mit der Bemerkung „nur eine Randnaht“ abtun, da man damals mit EMMRICH eine den Umriß begleitende und den Umschlag von der Oberschale trennende Naht für eine dem Trilobitenpanzer von vornherein zukommende Tatsache ansah. Heute wissen wir, daß wohl die Gesichtsnaht bei blinden Trilobiten dem Rande zuzuwandern strebt, wenn kein Auge sie mehr in ihrer Lage festhält (*Conocoryphe*, *Ampyx*, *Drevermannia*), daß aber eine vom Auge unabhängig auftretende Randnaht nur bei den Mesonaciden beobachtet oder vielmehr aus einem randlich verlaufenden Häutungsriß erschlossen wurde. Außerhalb dieser einen unterkambrischen Familie gibt es eine selbständige Randnaht nicht.

Es bietet also jene Bemerkung BEYRICHs heute keine Erklärung mehr. Man kann die Naht von *Harpes* und Genossen auf kein bei Trilobiten allgemeines Element beziehen, und es bleibt keine andere Möglichkeit, als in dieser Randnaht eine Neubildung zu sehen, die eine bestimmte Aufgabe zu erfüllen hatte.

## E. Die Aufgabe der Randnaht. Die Häutung.

Eine derartige Randnaht ist, abgesehen von jenen Mesonaciden, eine Eigentümlichkeit der drei Gattungen *Harpes*, *Trinuclens* und *Dionide*. Das sind zugleich jene Gattungen, die auch in dem Besitz eines entwickelten oder vorbereiteten Siebsaumes noch eine andere, merkwürdige Übereinstimmung zeigen. Es liegt daher die Annahme nahe, das Auftreten der Randnaht mit der Anbildung des Siebsaumes in Verbindung zu bringen.

Ein Vorgang, der durch den Besitz des Siebsaumes erschwert werden mußte und besonderer Hilfsmittel bedurfte, war offenbar die Häutung. Bei den meisten Trilobiten können wir nicht mit Bestimmtheit sagen, wie die Häutung vor sich ging. Wir wissen nicht, ob nicht manche wie die höheren Krebse (aber ohne Längsspaltung) auf dem Rücken, an einer Segmentgrenze, aufplatzten. Das Beispiel der niederen Krebse macht es jedoch wahrscheinlicher, daß die Tiere nach vorn herauskrochen, indem die Schale zwischen Umschlag und Bauchhaut platzte. Allerdings nicht längs des Randes; denn an den losen Mittelschildern und Wangen ist der Umschlag vorhanden. Einzig bei der Familie der Mesonaciden ist nach WALCOTTs Beobachtungen solch randliches Aufspalten der Fall; der vom Kopfschild abspaltende, aber am Hypostom hängenbleibende Umschlag zeigt, daß ihre Schale am Rande aufriß. Bei Tieren mit pfeilergestützten Duplikaturen war jedoch eine andere Art der Häutung

überhaupt nicht möglich, und nur eine genau dem Umriß der Duplikatur folgende Naht konnte ihnen zum Abwerfen der alten Haut verhelfen. Denn nur, wenn das obere und das untere Schalenblatt sich am Rande vollständig voneinander trennten, konnte die Hypodermisfalte herausgehoben werden. Ein Herausziehen dieser durch die Trichterröhren festgehaltenen Falte aus einem nicht genau längs des ganzen Randes geplatzten Panzer war unmöglich.

In der Tat nuzieht diese Naht bei *Harpes* den Schildumriß rings um die Hörner (vergl. Fig. 12 d. Taf. 17) bis an den Hinterrand — genau ebenso weit, wie die Schale durchsiebt ist. Wo der Hinterrand von dem dichten Schalentheil gebildet wird, ist an seinem Umschlage keine Naht mehr zu beobachten. Sie ist also streng an die Siebeinrichtung gebunden. — Die Gegenprobe für diese Feststellung liefert *Trimucleus*. Bei diesem verläßt die Naht den Umriß, um die Wurzel des Wangenhornes zu überkreuzen. Aber auch hier bildet sie, und zwar dadurch besonders deutlich, die Grenze der Durchsiebung. Bei der Häutung brauchte ja das Horn auch nicht aufzuplatzen, denn da es dicht und ohne Pfeiler war, konnte aus ihm der Weichkörper ohne weiteres herausgezogen werden.

Die Beobachtungen an den Schliften vollends beweisen die aus Überlegung gefolgerte Rolle, welche die Randnaht bei dem Zerfall des Panzers spielte. Denn, wie erwähnt (S. 193), finden sich die beiden Schalenlagen häufig getrennt und immer werden sie dann von der Randnaht begrenzt (Fig. 12—13, Taf. 17). Die zusammengehörigen Blätter desselben Tieres liegen oft mehrere Zentimeter weit von einander entfernt im Gestein. Man gewinnt dadurch die bestimmte Vorstellung, daß bei der Häutung diese Naht platzte und das untere Blatt nur noch durch die dünne Bauchdecke festgehalten wurde, wenn es nicht schließlich auch von dieser und damit von dem übrigen Schalenhemd abfiel. Der Sinn dieser Naht als Häutungsnaht schließt natürlich die Möglichkeit nicht aus, daß auch die Panzer von Leichnamen an dieser Naht auseinanderfallen konnten, wenn Bewegung oder die Kiefer anderer Tiere den Verband lösten.

Unter den leicht zu beobachtenden Tieren, die in der Gegenwart an das Bild der Trilobiten und im besonderen an *Harpes* erinnern, liefert *Apus* das Beispiel eines entsprechenden Vorganges. Dieser Kruster platzt beim Häuten nicht auf dem Rücken, sondern in einem scharfen Schnitt, der genau am Rande des Kopfschildes der ganzen Ausdehnung des äußeren Umrisses entlang läuft. An dieser Naht klafft dann das im übrigen mit der geschlossenen Haut des Körpers im Zusammenhang bleibende Schild, und das Tier schlüpft hinaus. — Ganz ähnlich öffnet sich am Cephalothorax von *Limulus* eine Randnaht, um das Tier aus der klaffenden Schale zu entlassen, „als ob es sich selber ausspeie“.

Übrigens ist ja auch bei *Apus* das so ansehnliche Schild nichts anderes als eine große Hautfalte des kleinen Kopf-Bruststücks. Aber ein wichtiger Unterschied: Die fehlende Durchsiebung macht bei *Apus* die Häutung zu einem viel einfacheren Vorgang. Bei *Harpes* mit seiner durchpfeilerten Duplikatur genügt dagegen die Randnaht allein noch nicht, um das Tier von der abzuwerfenden Schale zu befreien. Wir müssen uns vielmehr vorstellen, daß der trennende Riß auch durch sämtliche Doppeltrichter hindurchging. Und gerade an dieser Stelle ist eine Ablösungsfläche auch leicht zu erklären. Schon die Zellen der Stützbalken stammen ja, wie bei den lebenden Dekapoden nachgewiesen (S. 188: Fig. 9 d. Taf. 17), von beiden Chitinblättern her; und noch offensichtlicher wird die Zugehörigkeit jedes Chitinpfeilers halb zum oberen, halb zum unteren Schalenblatt, wenn er Einstülpungen seine Entstehung verdankt (S. 189). Die theoretisch verlangte

Ablösungsfläche ist also in Gestalt der Grenzfläche beider Schalenblätter, nämlich der Oberschale und ihres Umschlages, schon irgendwie einmal vorhanden gewesen, und dadurch wurde beim Häuten ihre Trennung an dieser Stelle vorgezeichnet und erleichtert.<sup>1</sup>

Wie verlangt, ist diese Ablösungsfläche auf einigen Schliften in der Tat auch deutlich zu sehen (Fig. 4d, Taf. 16; Fig. 12—13, Taf. 17). Und vollends alle lose eingebetteten Schalenblätter sind stets gesetzmäßig von ihr begrenzt. Niemals sind die Trichter regellos und gewaltsam auseinandergerissen. Wenn dennoch auf manchen Schliften durch zusammenhängende Schalen die Trichterwände einheitlich erscheinen und keine Quernaht erkennen lassen, so kann das nicht befremden. Nicht daß die Umwandlung in Kalkspat die Naht verwischt zu haben braucht, vielleicht war sie schon am lebenden Tier außerhalb der Häutungszeiten nicht immer auffällig. Denn auch bei frischgeschnittenen *Apus*-Körpern ist die Häutungsnaht am Schildrande oft sehr schwer und manchmal gar nicht sichtbar. Davon konnte ich mich an mehreren Schnittreihen überzeugen, für die ich Herrn Dr. L. NICK zu Dank verpflichtet bin, der mich auch bei ihrer Untersuchung unterstützte.

Auch bei *Trinuclerus* muß diese Ablösungsfläche an jedem Pfeiler vorhanden gewesen sein, etwa so wie sie OEHLERT 40a S. 317, freilich ohne Beobachtung und in ganz anderem Sinne, in seine Schemaskizzen k und l einzeichnete (als Grenzlinie der erst nachträglich zu einem scheinbaren Pfeiler aufeinandergepreßten Einzeltrichter; siehe o. S. 190). REED 49 S. 347 betont die Unsichtbarkeit einer plane of fission an der einheitlichen Wand der hohlen Sanduhrpfeiler; diese Unsichtbarkeit erschüttert nicht ihr notwendiges Vorhandensein zurzeit der Häutung. Sie wird sich auch irgendwie einmal beobachten lassen.

Unter den lebenden Crustaceen gibt es keine Siebbildungen, und die mehrfach erwähnten Stützbalken gehören nicht zum Chitinpanzer und werden nicht mitgehäutet. Wir erhalten also von dieser Seite keinen Aufschluß über die Vorgänge bei der Häutung von *Harpes*, auch darüber nicht, wie unser Trilobit die dünne, durchlöchernte und bei ihrer Gestalt besonders hinfällige Hypodermisplatte in der „Butterzeit“ vor Verletzung und Formveränderungen schützte. Kommen doch schon bei der einfachen Häutung von *Estheria* Verletzungen vor (28 S. 336), während bei *Harpes* Mißbildungen (2 Taf. 9, Fig. 19) selten sind. Und bei den Insekten, wo das Spiel der Anpassung noch ähnlichere Tierformen hervorgebracht hat (S. 189), handelt es sich stets nur um Vollkerfe, die bekanntlich nicht mehr wachsen und sich daher auch nicht mehr häuten.

Dafür geben uns aber einige der angezogenen Beispiele einen Beleg zu unserer Auffassung, daß die Naht tatsächlich eine dem Zweck der Häutung dienende, in der Segmentierung nicht vorgebildete Neuerwerbung ist. Wenn schon bei *Limulus* die mit der *Harpes*-Naht ganz übereinstimmende Randnaht kaum auf ein früheres Gebilde zurückgeführt werden kann, so ist die entsprechende Naht bei der *Apus*-Duplikatur sicher keine ursprüngliche Segmentgrenze sondern eine innerhalb der morphogenetisch einheitlichen Falte entstandene spätere Bildung. Ebenso müssen wir auch eine der Häutung dienende Randnaht bei den bivalven Estherien als vorhanden annehmen und können sie nur als nachträglich entstanden denken, wenn es zutrifft, daß diese Tiere nach JOLY und KLUNZINGER (20 S. 888; 28 S. 334; 30 S. 147) nicht beide Chitinlamellen der Duplikatur abwerfen, sondern nur die innere, die äußere aber dauernd beibehalten und schichtweise

<sup>1</sup> Die Trennungsfläche der beiden Schalenblätter ist demnach an den Pfeilern schon in deren ursprünglicher Anlage als Möglichkeit enthalten. Die Naht am Schildrande dagegen, funktionell die notwendige Fortsetzung jener Ablösungsebene der Pfeiler, ist nur als nachträgliche Erwerbung zu erklären, solange man sie nicht als eine Segmentgrenze erweisen kann. Wir stehen hierin also in Gegensatz zu RAYMOND 69 S. 201, der sich die Entstehung einer Ablösungsfläche zwischen beiden Schalenblättern durch das Vorhandensein der Pfeiler erschwert denkt, gerade damit den Charakter des Unterblattes als eines Umschlages widerlegen und diesen Trennungsspalt als eine alte Segmentgrenze erweisen möchte.

verstärken. Kurz, Randnähte, die sich zum Zweck der Häutung neubilden, sind auch bei lebenden Krustern nachzuweisen.

Diese selbständige Entstehung randlicher Häutungsnahte bei so weit entfernten Arthropoden wie *Harpes*, *Apus* und *Limulus* macht auch eine unmittelbare Ableitung der *Harpes*-Randnaht aus der bei Mesonaciden (siehe S. 200) angegebenen randlichen Trennungslinie<sup>1</sup> unzwingend und beweisbedürftig.

## F. Der Bau der Rumpfschienen und die Einrollung.

Für diesen Abschnitt mußte ich mich, da von *H. macrocephalus* nur gestreckte Tiere vorlagen, auf die Beobachtung von böhmischen Arten stützen, im besonderen auf *H. ungula*. Von diesem allein gelang es, gerollte Panzer, die immerhin selten genug sind, in ausreichender Zahl zu beschaffen und der Untersuchung zum Teil zu opfern. Auf diese Art hat offenbar auch BARRANDE seine Vorstellungen über den Einrollungsvorgang bei der Gattung *Harpes* begründet, den er (2 S. 199—210) ausführlich behandelt hat. Dennoch bin ich zu einem abweichenden Ergebnis gekommen.

Bei den Trilobiten folgt im allgemeinen das Schwanzschild in Größe und Umriß dem Kopfschild, sodaß beim Einrollen beide Schilder anfeinanderpassen. Bei *Harpes* besteht dagegen ein bei dem Gedanken an die Einrollung auffällendes Mißverhältnis zwischen Kopf und Schwanz, das schon POMPECKJ (42 S. 97) dadurch zu verringern suchte, daß er es auf das Verhältnis zwischen dem „Hohlraum auf der Unterseite des Kopfschildes“ und dem ganzen Rumpfe zurückführte. Man dachte sich ja allgemein diesen ganzen gewölbten Hohlraum des Schildes bis an die Kämpferleiste von dem Weichkörper des Tieres ausgefüllt und von der schutzbedürftigen Ventralmembran überspannt. Die vorangegangene Untersuchung hat nun aber gezeigt, daß diese empfindlichen und nur von der zarten Ventralmembran bedeckten Teile in Wirklichkeit auf das dichte Feld innerhalb der Durchporungsgrenze beschränkt waren. Nur dieses bleibt also als die des Einrollungsschutzes bedürftige

<sup>1</sup> Inzwischen hat SWINNERTON 1919, 77 S. 106 beide Nähte einander scharf gegenübergestellt: als ein ursprüngliches Gebilde bei den „protoparen“ Mesonaciden und als ein nachträgliches bei *Trinucleus* und (wie wir 1914, 54, aber unabhängig davon) bei *Harpes*.

Man ist übrigens in neuester Zeit sehr bereit geworden, für Trilobitennähte sekundäre Entstehung zu Häutungs-zwecken anzunehmen, wie wir es für die *Harpes*-Randnaht in vorliegender Arbeit und in deren Auszug (54) ja selber, aber mit dem Bestreben taten, gerade hierin nicht weiter zu gehen, als es die Tatsachen unabweisbar zu fordern schienen. Wenn aber nimmeh auch die segmental vorgezeichnete Gesichtsnaht der Trilobiten als eine ihnen ursprünglich nicht zukommende sondern zur Häutung des Auges erst nachträglich erworbene, wenn auch längs einer untergegangenen Segmentgrenze wieder aufgespaltene Trennungslinie gedeutet wird (weil sie bei manchen Mesonaciden unscharf sei (69 S. 208; 77 S. 109; bei manchen ist sie aber doch recht scharf, wenigstens auf WALCOTTS (64) Tafeln 24—27, 34 u. a.), so erheben sich Zweifel. Daß sie beim Häuten mitwirkte, ist ersichtlich, obwohl vielleicht mehr der Wangenstachel als das Auge ihrer Hilfe bedürfte; häutet sich doch das höchstentwickelte *Phacops*-Auge ohne Platzen der Naht. Was immer aber ihre funktionelle Aufgabe gewesen sein mag, — da die ganze Entwicklungsrichtung der Trilobiten vom Einzelsegment zum Segmentkomplex geht, also von scharfen Segmentgrenzen zu verwischten, so findet auch die Unschärfe der Gesichtsnaht jener Mesonaciden in BEECHERS „symphysis“ = Verschmelzung eine natürlichere Erklärung als in SWINNERTONS „synthesis“ = Neuentstehung. Dafür spricht auch, daß gerade der älteste Trilobit und Mesonacide, *Nevadina*, schon die Gesichtsnaht zeigt, die durch WALCOTTS Wort „rudimentary“ (64 S. 256) keineswegs als ein Anfang (ein Oriment im Sinne ABELS = „rudiment“ im Sinne SWINNERTONS) bezeichnet werden soll, sondern als ein Rudiment im allgemeinen Sinne: als ein Ende, als das Überbleibsel einer noch schärferen Gesichtsnaht bei vorkambrischen Trilobiten. WALCOTT läßt S. 242 über seine Auffassung keinen Zweifel. Die Kopfbildung der Mesonaciden scheint uns in der Tat bereits so komplex geworden, daß es gar nicht überraschen kann, wenn einzelne ihrer Vertreter die „Cephalisation“ nach Verwischung so viel anderer Segmentgrenzen auch noch bis zur Verwischung der Naht fortschreiten lassen. Auch die unterkambrischen Mesonaciden — das möchten wir jenen so überaus anregenden und schätzenswerten Arbeiten doch entgegenhalten — haben schon einen langen Entwicklungsweg als Trilobiten hinter sich. Ja, trotz aller primitiven Züge in Rumpf und Schwanz stehen sie den letzten Trilobiten des Perm im ganzen morphologisch und daher wohl auch zeitlich schon näher als der gemeinsamen über-annelidischen Stammform des Trilobitengeschlechts.

Gegend übrig. Damit verschwindet jenes angebliche Mißverhältnis ganz, namentlich bei solchen Arten wie *H. macrocephalus*, wo die Durchbohrungen den größten Teil des gewölbten Schildes einnehmen. Bei diesen Arten paßt das Rumpffende reichlich auf das dichte Schalenfeld, während es zu klein ist, um die auch ohne die Krempe noch übergroße Kopfwölbung bei einem Einklappen in der bei Trilobiten sonst üblichen Weise abschließend zu bedecken. Und dennoch macht von dieser Möglichkeit, mit dem Schwanz und den folgenden Rumpfgliedern lediglich die Ventralmembran zu bedecken, keine *Harpes*-Art Gebrauch. Alle Arten, deren Einrollung bekannt ist, wie *H. flanaganii* Portl., *H. ungula* oder *H. naumanni*, rollen sich tatsächlich so ein, daß das Körperende die ganze Wölbung bis an den manrischen Bogen zu bedecken scheint. Zu bedecken scheint! Denn die Angabe BARRANDES, daß dieses Körperende sich „einfach an die Unterfläche des Kopfschildes anlegt“, trifft nicht zu.

Der Bau des Rumpfes und des Schwanzes erlaubt dem *Harpes*-Panzer vielmehr eine von der Regel abweichende, besondere Art des Einrollens. Die Gestalt dieser Körperteile besitzt nämlich eine bei allen Arten so übereinstimmende Eigentümlichkeit, daß sie als Gattungsmerkmal dem Bau des Kopfes kaum nachsteht. Das Rumpfglied eines *Harpes* ist unter allen Trilobiten sofort daran kenntlich, daß es fast mit seiner ganzen Länge eine vollkommene (auch von der seichten Längsfurche kaum unterbrochene) Ebene bildet: Fig. 6a, Taf. 16. Erst unmittelbar am äußersten Ende fällt die Schiene, nun aber um so plötzlicher, nach unten ab. Der Abfall erfolgt gebrochen, in zwei verschiedenen geneigten, übereinander liegenden Abhängen: der obere Abhang ist der kürzere und bildet mit der Schienenebene einen Winkel von rund  $45^{\circ}$ , der untere ist länger und bildet, wieder unter  $45^{\circ}$  vom oberen abgknickt, mit der Schienenebene einen annähernd rechten Winkel. Der Rumpf wird demnach außen von einem schrägen und einem senkrechten Längsband begleitet (Textfigur 1 u. 3). Dieser Bau des Schienenedendes ist bisher verkannt und falsch dargestellt worden. Selbst BARRANDE (2 Taf. 4 u. 9) läßt die Schienen noch gerade so wie GOLDFUSS (22) in eine nach hinten gerichtete Spitze auslaufen und hat den ganzen äußeren Abhang überhaupt übersehen. Dieser, welcher eine mit den Nachbarschienen federnd übereinandergreifende Platte darstellt (vergl. POMPECKJ 43 S. 94), zeigt in der Seitenansicht aber eine bei Trilobiten ungewohnte stumpfe Zuspitzung nach vorn (Fig. 6b, Taf. 16). — Bei dieser Gelegenheit sei auch auf die besonders feste Verbindung der Spindelringe bei *H. macrocephalus* hingewiesen. Die Gelenkschuppe schmiegt sich nämlich nicht nur wie sonst der Unterseite des vorhergehenden Spindelrings an, sondern auch noch der des übernächsten Ringes und ist dementsprechend nicht einfach gewölbt, sondern mehrfach, wellenförmig gekrümmt (Fig. 6c, Taf. 16).

Die gerollten Panzer von *H. ungula*, die ich untersuchen konnte, zeigen nun alle, daß der eingeschlagene Körper nicht wie sonst nach Trilobitenart mit der Unterkante auf einem entgegenarbeitenden Verschlusrand des Kopfes aufsitzt, wofür doch die Kämpferleiste so gut geeignet wäre (vergl. PORTLOCK 46 Taf. 5, Fig. 7; BARRANDE 2 Taf. 9, Fig. 3). Es verschwinden vielmehr die Schienen mit dem ganzen senkrechten Abhang ihres Außenabfalls innerhalb der Wölbung des Kopfes, und erst die Knicklinie zwischen diesem Abhang und der darüberfolgenden Schrägfläche schneidet mit der Kämpferleiste ab (Fig. 7, Taf. 17 und Textfig. 1). Die Freilegung solcher eingerollter Stücke zeigte, daß sich der steile Außenabhang der Schienen an den durchsiebten Teil der Kopfwölbung eng anschmiegt. Auch der Schwanz und die mit ihm das äußerste Körperende bildenden Rumpfglieder suchen ebenfalls nicht die sich dafür anbietende Kämpferleiste als Verschlusrand und Widerlager auf, sondern folgen in starker Einwärtskrümmung der Wölbung des Schildes und legen

sich ihr von innen an. Mit anderen Worten: Körperende und Kopf schließen nicht wie die beiden Schalen einer Nuß aufeinander, sondern ineinander wie eine Kapsel in ihren übergreifenden Deckel (Textfigur 1 u. 2).

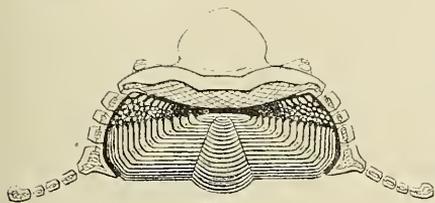


Fig. 1.

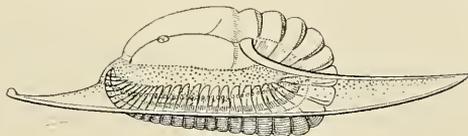


Fig. 2.

Textfigur 1 u. 2. Schema der Einrollung von *Harpes*.

Fig. 1. Querschnitt durch einen gerollten *Harpes macrocephalus* GOLDF.  $2/1$ . Crinoidenzone, Gerolstein. (Der Weichkörper ist kreuzweis schraffiert.)

Fig. 2. Eingerollter *Harpes unguia* STERNB.  $2\frac{1}{2}$ . E. Dlauha hora. (Nach aufgesprengten Stücken eigener Aufsammlung, mit Anlehnung an BARRANDE (2 Taf. 8, Fig. 4. — Rumpf und Schwanz tauchen in Wirklichkeit noch tiefer in die durchsiebte Glocke ein!))

Eine solche Einrollung ist bei Trilobiten sonst nicht bekannt. Für das Verhalten der Rumpfglieder gibt es auch nicht einmal einen Vergleich.

Das Verhalten des Schwanzes steht dabei in der Mitte zwischen der gewöhnlichen „einfachen“ und der „doppelten Einrollung“, wenn er sich regelmäßig so wie in Textfig. 2 senkrecht gegen den Kopf stellt. Bei der Winzigkeit des Schwanzes ist es aber ohne vermehrten Stoff nicht zu entscheiden, ob er sich nicht als Regel doppelt einrollt, d. h. gegen den Rumpf eingeschlagen wird. Da er beim Verschluss kaum noch eine Aufgabe hat, so ist sein Verhalten spielraumfrei und auch von geringem Belang. (Wenn OEHLERT 40 a S. 324 aus BARRANDE herausliest, daß bei *Harpes* die doppelte Einrollung schon beobachtet, ja bereits allgemein festgestellt sei, so ist das ein auf der Verwechslung der Begriffe „enroulement discoide“ und „enroulement double“ beruhender Irrtum. Zu BARRANDES „premier degré de l'enroulement double“ (2 S. 208) hat er sich ein „enroulement discoide du second degré“ gebildet.)

Doppelte Einrollung gibt bei Trilobiten von gewöhnlichem Bau keinen günstigen Verschluss. Bei diesen findet sie sich auch wohl nur gelegentlich (2 S. 208), und wir möchten annehmen, daß dann eine Zufälligkeit der Erhaltung und keine vom lebenden Tier eingenommene Rollstellung vorliegt. Eine solche scheint aber nach den stoffreichen Untersuchungen ROUAULTS (55 S. 313; bestätigt von OEHLERT 40 a S. 323) an *Tr. pongerardi* bei *Trinucleus* üblich gewesen zu sein. Denn hier steckt der Schwanz des gerollten Tieres regelmäßig unsichtbar zwischen Kopf und Rumpf, mit seiner Oberseite der Kopfunterseite angelegt.

Das Vorhandensein einer breiten Krempe, die den Hinterleib des gerollten Tieres vor gewaltsamer Verschiebung schützte und ein Verfalzen oder selbst glattes Auflegen der Schildränder entbehrlich machte, war es offenbar, die solche Abweichungen von der gewöhnlichen Rollart begünstigte; sie erlaubte dem Schwanz von *Trinucleus* die doppelte Einrollung und befreite ihn vollends bei *Harpes*, wo der Rumpf in die glockenförmige Kopphaube hineintauchte, von jeder wesentlichen Mitwirkung beim Verschluss.

Diese besondere Art des Einrollens ist ja auch überhaupt nur bei einem Tiere möglich, dessen Kopfschild in eine von Fleischteilen leere Glocke ausläuft, die Raum für die Aufnahme des Körperendes und der seitlichen Teile der Schienen bietet. (Darin liegt, wenn es nötig wäre, ein weiterer Beweis für die oben vorgetragene Auffassung vom *Harpes*-Kopf.) Für ein derart gebautes Tier ist eine solche Einrollung aber offenbar eine vorteilhafte Einrichtung. Denn die tief, bis nahe an den Beginn des eigentlichen vollen Fleischkörpers — und bei manchen Arten anscheinend bis unmittelbar daran — eintauchenden Panzerteile legten sich der durchsiebten Wand eng an; bei solchen Arten, die häufig eingerollt erhalten sind, vielleicht ebenso federnd, wie die Segmentenden untereinander federten. Auf solche Weise erhöhten Rumpf und Schwanz die Widerstandsfähigkeit der Haubenwandung erheblich, während sie diese bei einem bloßen Zudecken der hohlen Wölbung freistehend und dadurch gefährdet gelassen hätten.

Der Bau der Rumpfglieder (und auch die Ermöglichung eines so kleinen Schwanzes) stellt sich danach als eine von der Eigenart des Kopfes abhängige Folgeerscheinung dar. Die Beständigkeit dieses Baues jener Teile bei allen Formen der Gattung erklärt sich dann als eine für die besondere Art des Einrollens notwendige Anpassung.

## G. Die Dienstleistung der Siebhaube.

(Lebensbezirk und Bewegung.)

### 1. Die bisherigen Erklärungsversuche.

Wenn auch bisher, solange man noch nicht die ganze Siebhaube als freistehende Schalenwand erkannt hatte, sondern nur die Krempe und auch diese nicht als durchlöchert sondern fast allgemein nur als narbig „punktiert“ gelten ließ (S. 181), — wenn also bisher diese Einrichtung des Kopfes bei weitem nicht so abenteuerlich erscheinen konnte, wie sie tatsächlich ist, so gab es doch immerhin auch schon dafür innerhalb der ganzen Crustaceenklasse kein Seitenstück. Es liegt auf der Hand, daß eine so auffällige Bildung zu Erklärungsversuchen herausfordern mußte, und es läßt sich verstehen, daß diese manchmal eigenartig ausfielen.

So sah PORTLOCK (46 S. 249) in der hinten in die Wangenhörner auslaufenden Krempe Anklänge an die Arme der Seesterne, indem er bei den Poren offenbar an die Ambulacralöffnungen dachte. Aus diesem Vergleich leitete er dann Beziehungen für die Trilobiten im allgemeinen mit den Echinodermen her.

Nicht weniger merkwürdig scheint auf den ersten Blick die Deutung als Sinnesorgan, die STEININGER (61 S. 89) der Durchlöcherung des *Harpes*-Saumes gab,

der „in seinem Bau mit dem Baue der Augen der *Pleuracanthus*- und *Phacops*-Arten in einer auffallenden Weise übereinstimmt. Wenn die Schale vollkommen erhalten ist, so sieht man auf der Oberfläche ein Netz mit runden Maschen, welche gegen den vorderen Rand des Kopfschildes an Größe zunehmen und vertiefte Grübchen bilden. Unter der obersten Schichte der Schale liegt eine Netzschichte, deren Maschen denen der obersten Schichte entsprechen, und welche sehr zierlich gebaut ist, indem jede Masche durch einen erhabenen Rand eingeschlossen wird. In den Maschen dieser Netzschichte befinden sich runde Körperchen, welche über die Netzfläche hervorsteheu und den runden Körperchen analog sind, welche die Linsen der Augen in den *Phacops*-Arten bilden. Ist bei einem Exemplar diese zweite Netzschichte zerstört, so sieht man auf der Oberfläche des Kopfschildes nur noch die Warzen, welche die abgeriebenen, eben genannten Körperchen zurücklassen.“ Wenn STEININGER darauf die Ansicht gründete, daß der gesiebte Teil der Schale „das Organ für irgend eine Klasse von Empfindung war, und entweder zum Sehen, oder für das Gefühl und den Tastsinn diente“, so war diese Ansicht schon wegen des Fehlens der angeblich vorhandenen Linsen hinfällig. Es sei aber betont, daß die zugrunde liegende Beobachtung — die „Linsen“ sind die Steinkernchen der Löcher — im Verhältnis zu anderen derselben Zeit recht zutreffend ist und daß auch die irrige Deutung als Sinnesorgan nicht außerhalb der Möglichkeit lag. Denn in *Aeglina ornata* BARR. (3 Taf. 4, Fig. 3) wurde später (!) tatsächlich ein Trilobit gefunden, bei dem die übergroßen Augen unter Verlust ihrer Grenzen und Eigenwölbung zu einer einzigen Linsenfläche verließen, die das Kopfschild wie ein Saum umgibt. BEECHER schrieb ja dann den Freien Wangen allgemein die latente Fähigkeit zu, gelegentlich ihre ganze Fläche in ein Schwerkzeug umzuwandeln. — Eine auffallende, leider ökologisch noch nicht bekannte Konvergenz zu *Aeglina* erblicken wir in dem lebenden Isopoden *Exocorallana*.

Angesichts solcher Schwierigkeiten verzichteten die folgenden Schriftsteller schließlich lange Zeit überhaupt darauf, über die Bedeutung der eigentümlichen Kopfhaube von *Harpes* Vermutungen zu äußern. Nur die nachgeordnete Tatsache der Durchlöcherung der Krempe wird noch gelegentlich mit einem erklärenden Hinweis gestreift (die Pfeiler als solche hatte schon ROUAULT 55 S. 312 für *Trimucleus* als Versteifung angesprochen). So sah WHIDBORNE 65 S. 32 die Bestimmung der — in ihrem Wesen allerdings verkannten — Durchsiebung in einer Gewichtserleichterung des Panzers fürs Schwimmen, dachte dabei aber nur an die mit der Aussparung der Gruben verbundene Stoffver-

minderung (der Pfeilerbau vermehrt den Stoff vielmehr) und nicht an die Widerstandswirkung der großen Haubenfläche (siehe unten S. 211). In der ebenso gebauten Siebkrempe von *Trinucleus* hatte ROUAULT 55 S. 312 ja sogar ein hydrostatisches Organ erblickt, das leer gewesen und von den Röhrenpfeilern gespreizt erhalten wäre, um als „flotteur“, als Schwimmer, zu dienen. — Auf einen anderen Vorteil, den die Durchbrechungen ebenfalls für die Fortbewegung im Wasser gehabt haben könnten, wies P. G. KRAUSE (31 S. 145) hin: „Vorausgesetzt, daß die Löcher am lebenden Tiere nicht durch eine Membran geschlossen waren“ [bei durchgehenden Pfeilern war das morphologisch nicht möglich; vgl. oben S. 185, 190], hoben sie, da sie dem Wasser, den Durchtritt von vorn nach hinten gestatten, die hemmende Wirkung, welche die große Fläche des Kopfschildes mit sich bringen mußte, zum Teil wieder auf.“

Erst in letzter Zeit trat man von neuem mit einer Erklärung an *Harpes* heran, wobei man aber wiederum nur einen Teil der Einrichtung des Kopfes zu deuten suchte. Diesmal hatte man den Zweck der breiten Krempe und ihrer Hörner im Auge, während dafür die Durchlöcherung der Schale und die Bildung der gewölbten Haube außer Betrachtung blieben. Diese Versuche hatten das entgegengesetzte Ergebnis wie die vorangegangenen.

L. DOLLO erblickte nämlich (16 S. 411, Taf. 11, Fig. 5) in der Ausbildung des Kopfes von *Harpes* eine ausgesprochene Anpassung an das Bodenleben und zwar an eine wühlende Lebensweise im weichen Schlick. Er stellte *Harpes* geradezu als den Typus eines Wühlers (fouisseur) den schwimmenden Trilobiten gegenüber.

Diese Erklärung nahmen H. v. STAFF und H. RECK auf und spitzten den darin liegenden Gedanken noch schärfer zu (60 S. 134, 135). *Harpes* würde für sie das Schulbeispiel eines „typischen Kriechtrilobiten“. Innerhalb dieser, den Schwimmtrilobiten scharf gegenübergehaltenen Gruppe stelle er sich als Vertreter des „Asseltyps dar, der mit Hilfe der Beine sich fortbewegt und je nach der Weichheit des Bodens zur Ausbildung von Oberflächenvergrößerungen des Körpers gezwungen ist, um sich vor dem Versinken im Schlamm zu schützen“. Zu diesem Zwecke der Vergrößerung der Auflagefläche hätten sich am Kopfschild der Saum und seine Hörner „als Schlammshuhe, d. h. als nach Analogie der Schneeschuhe funktionierende Apparate“ entwickelt.

## 2. Erörterung der Erklärungsversuche.

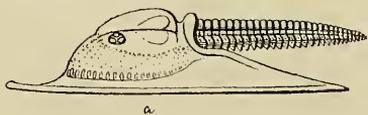
Die zuletzt genannten Erklärungen stimmen darin überein, daß *Harpes* ein kriechendes Leben geführt und sich dabei auf Krempe und Wangenhörner schleifend vorwärts geschoben haben soll; sei es innerhalb des Sediments (DOLLO) oder auf dessen Oberfläche (v. STAFF und RECK). Diese Bewegungsweise habe die Anpassung beherrscht und spreche sich daher in der Körperform unzweideutig aus.

Spricht aber die Körperform von *Harpes* nicht gerade gegen diese Vorstellung?

Nämlich erstens in der Größe und Durchlöcherung der Auflagefläche. Durch beides wird die Reibung außerordentlich vermehrt, wenn die Krempe wirklich auf einer Unterlage entlang gleiten soll. Und es wäre zu erwarten, daß bei den einzelnen Arten mit einer Vergrößerung der Reibungsfläche („Tragfläche“ 60 S. 135) auch eine jeweils verstärkte Entwicklung der Bewegungswerkzeuge, mithin der Rumpfglieder, Schritt halten müßte. Tatsächlich aber besteht, wie das Beispiel von *H. naumanni* BARR. (Fig. 15, Taf. 17), *H. radians* REINH. RICHTER u. a. lehrt, diese Beziehung nicht. Im Gegenteil, solche Arten zeigen ein für jene Bewegungsvorstellungen unwahrscheinliches Mißverhältnis zwischen einem kleinen Rumpf und einer ihn an Fläche sogar übertreffenden Auflage des Kopfes.

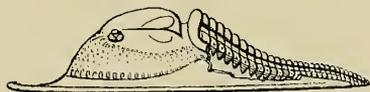
Zweitens in dem gebrochenen Längsschnitt des Kopfschildes. Es besitzt nicht wie *Limulus* und *Apus* die einheitlich-ungebrochene und glatte Schildwölbung sowie den scharfen Rand, womit sich diese in den Schlamm einschneiden können. Ganz abgesehen von der wulstigen Leisteneinfassung des Außenrandes ist bei *Harpes* die Wölbung steiler und keineswegs einheitlich. An die flache Krempe setzt sich vielmehr die hohe Glockenwölbung winklig an. Und sobald sich die Krempe in den Schlamm-hineinsenkte, fand die Bewegung an der unvermittelt aufragenden Wölbung Widerstand. Sind schon *Limulus* und *Apus* nicht als der Typus des „Wühlers“<sup>1</sup> zu bezeichnen — der vielmehr auch bei den Krebsen und anderen Arthropoden der wurmförmige ist —, so ist *Harpes* schon gar nicht an das Wühlen, d. h. an das zwängende Kriechen kreuz und quer durch das Sediment, angepaßt.

Drittens in dem Bau der Beine, die uns zwar nicht erhalten, aber doch nicht ganz ohne Licht geblieben sind. Das Nackengelenk wird nämlich durch die außergewöhnliche Emporwölbung des Kopfes hoch über dessen „Auflagefläche“ (Krempe und Hörner) erhoben, und gleichzeitig sind die Schienen, ebenso außergewöhnlich, eben und wölbungslos ausgebreitet. Aus beiden Gründen schweben die Segmente des gestreckten Rumpfes hoch über dem Boden und können ihm auch mit den nach unten geknickten Außenenden nicht mehr berühren. Dieses merkwürdige Verhalten gilt wohl für alle Arten der Gattung und ist auch an allen bisherigen Seitenansichten unverkennbar; nur ist es, weil man nichts damit anfangen konnte, gemildert und durch willkürliche Biegungen des Rumpfes vertuscht worden und kommt selbst auf GOLDFUSS' Fig. 2 b, Taf. 23 (22) und BARRANDES Fig. 2, Taf. 9 (2) noch nicht genug zur Geltung. Daher ist diese namentlich bei den hochköpfigen Arten so auffällige Erscheinung ganz unbeachtet geblieben. Bei ausgewachsenen Tieren von *H. macrocephalus*



a

a) Gestreckt schwebt der Rumpf, solange er noch am Kopf eingelenkt ist, hoch über der Auflage der Wangenhörner. Diese Stellung (vermutlich die Schwimmstellung und bei gleichmäßig nach hinten geneigtem Rumpf die Kriechstellung) ist fossil fast nie erhalten.



b

b) Selbst durch buckelartige Niederkrümmung kann der Rumpf, solange er noch am Kopf eingelenkt ist, die vorderen Segmente nicht in die Nähe des Bodens bringen. Nur in dieser, dafür unwahrscheinlichen Stellung wäre ein Kriechen unter Bedingungen vorzustellen, die Schlammstöße erforderten, also Stelzfüße verboten.



c

c) Gestreckt kann sich der Rumpf nicht am lebenden Tier, sondern erst nach der Lösung vom Nackengelenk auf den Boden aufliegen: Die übliche Erhaltung gestreckter Tiere bei Gerolstein. (An Kopfexemplaren der Sammlungen kann daher oft noch der niedergesunkene Rumpf durch Präparation aufgedeckt werden.)

Textfigur 3. Der *Harpes*-Rumpf in verschiedenen Lagen: *H. macrocephalus* GOLDF.<sup>1</sup>, Crinoidenzone (RAUFFS „Auburgschichten“) der Auburg und des Heiligensteins bei Gerolstein.

lag die Ebene des gestreckten, am Nacken eingelenkten Rumpfes mehr als 1½ cm über der Auflageebene des Kopfes (Textfig. 3a). So, mit ungelöstem Nackenverband ist aber unter vielen Dutzenden gestreckter Panzer nur ganz selten einmal einer erhalten. Fast ohne Ausnahme hat sich vielmehr, auch bei tadellosester Erhaltung im übrigen, der Rumpf im Nackengelenk vom Kopfschild abgelöst

<sup>1</sup> Vgl. RUD. RICHTER 72 S. 28.

und ist schon bei der Einbettung bis auf die Auflagefläche der Krempe, also den damaligen Meeresboden, niedergesunken (Fig. 16, Taf. 17, Textfig. 3 c; Belege in fast allen Sammlungen). Denn springt der Kopf von dem so erhaltenen Fossil ab, dann liegt der Abdruck der Krempe und der gestreckte Rumpf tatsächlich in derselben Ebene. Also nur nach Trennung der Gelenkverbindung mit dem Kopfe, also erst an der Leiche oder an der abgeworfenen Haut, konnte sich der Rumpf auf der Auflageebene des Kopfes ausstrecken, wie es anderen Trilobiten ein niedrigerer Nacken und stärker quergewölbte Schienen bei Lebzeiten möglich machen.

Solange das Nackengelenk unverletzt war, hatten die Beine nur zwei Möglichkeiten den Boden zu erreichen. Entweder sie waren stelzenartig lang und steilgestellt (bei *H. macrocephalus* schon deshalb, weil die steilgestellten Hörner ein seitliches Ausgreifen hinderten). Das befremdet den zwar wenig, der sich mit uns die Trilobiten wie andere Arthropoden mit vom Boden abgehobenem Körper kriechend (vielleicht besser gesagt: laufend), nicht rutschend denkt; und läßt man den Rumpf allmählich nach hinten absinken (nicht abgebildet) und die Füße nach hinten allmählich kürzer werden, so erscheint eben dies als die natürlichste Kriechstellung. Gefahr des Versinkens brachte sie einem *Harpes* nicht. Man denkt sich die Trilobiten im Wasser nicht leicht genug. Sehen wir doch heutige Kruster auf vier bis sieben Beinpaaren über den weichsten Grund schreiten, und *Harpes* hatte bis neunundzwanzig Paare. Aber in unversöhnlichem Widerspruch steht die Annahme von Stelzfüßen zu einer durch Versinkungsgefahr angeblich vorgeschriebenen Auflagefläche, zur Anpassung an ein „Schlammschuhfahren“.

Oder aber durch eine unwahrscheinliche Buckelkrümmung des Rumpfes. Nur so hätten die Schreitäste breitbeinig auftreten können, wie es zu „Schlammshuhen“ allein paßte, aber auch so nur die hinteren (Textfig. 3 b). Die vorderen Beine hätten den Boden auch dann nur als Stelzen erreichen können — und die gleichmäßige Ausbildung aller Rumpfglieder spricht gegen solche unvermittelte Verschiedenheit der vorderen und hinteren Gliedmaßen. Aber lassen wir *Harpes* mit diesem Buckel einmal „Schlammschuhfahren“! Ein hilfloses Vorwärtsschieben der ungefügen Reibungsfläche, das der Trilobit bei dem geringsten anderweitigen Kriechvermögen oder bei Schwimffähigkeit vermeiden mußte. Von selbst wären die Schwimmaeste, die BEECHER (6) ja gerade bei dem so ähnlich gebauten *Trinuclcus* hochentwickelt nachgewiesen hat, unterstützend in Tätigkeit getreten und hätten leichteres Spiel gehabt: Der Rumpf streckte sich und schwebte in Nackenhöhe frei über dem Boden (Textfig. 3 a): dann löste sich auch der Kopf vom Grunde ab und das Tier schwamm. Gerade dann also, wenn man es mit Schlammshuhen versucht und ihre Rolle zu Ende denkt, erkennt man die Gunst der schwimmenden Bewegung für einen wie *Harpes* gebauten Trilobiten.

### 3. Die im *Harpes*-Bau gegebenen Lebensvorteile.

Am verständlichsten in seiner funktionellen Bedeutung zeigt sich unter den Besonderheiten von *Harpes* der Hohlpfilerbau der Kopfhaube, der bereits mehrfach als eine Versteifungsvorrichtung angesprochen worden ist (für *Trinuclcus* schon 1847 von ROUAULT 55 S. 312; vergl. oben S. 190). Wo ein Körperteil so flach wird, daß seine Außenwände sich nähern, sehen wir überall im Tierreich besondere Versteifungen auftreten, und auch Querstützen kehren dann bei den verschiedensten Tiergruppen wieder: Vollendete Strebepfeiler finden wir so bei flachen Seeigeln wie *Clypeaster* und *Enope* (25 S. 130, 131, Fig. 80), und bei den Arthropoden haben wir die entsprechenden Bildungen ja von den zarten Zellsträngen bei *Apus* bis zu den soliden Stützpfählern

bei den Cassiden verfolgt. Die Umgestaltung der soliden Pfeiler zu Röhren bei *Harpes*, der dadurch seinen Panzer durchlöchert, ist eine weitere mechanische Verbesserung, und als eine solche ist auch ihre Doppelkegelform (Sanduhr) zu verstehen.

Auch die hohlen Leisten oder Längsröhren, welche die Ränder des Kopfschildes und die Grenze Krempe/Wölbung umsäumen und quer über die Wurzel der Hörner ziehen (Randleisten und Kämpferleisten: siehe S. 187, 190), dienen der Erhaltung der Form. Und gerade längs derselben gefährdeten und leistenverstärkten Linien vergrößern sich auch die Querpfeiler zu den aus den Artenbeschreibungen bekannten „Reihen großer Löcher“, von denen zwei die beiden Spannleisten (Rand- und Kämpferleiste) begleiten und eine dritte die Grenze von Siebhaube und eigentlichem Kopf einhält (eine dieser entsprechende findet sich auch bei *Cassida*).

So erklärt sich der äußerlich als „Durchsiebung“ sichtbare innere Aufbau der *Harpes*-Haube aus einer Säulenhalle von Hohlfeilern samt den Gurtungen ihrer Wände lediglich als mechanische Stützbildung, dazu bestimmt, die Entstehung einer so ausgedehnten und kühn vorgebauten Falte überhaupt zu ermöglichen.

Welche Vorteile, welche Folgen (die Ursachen entziehen sich uns auch hier) hatte aber überhaupt diese ganze Vergrößerung durch eine haubenförmige Falte? Diese Frage, welche die Lebensweise<sup>1</sup> von *Harpes* aufrollt, ist weit weniger zuverlässig zu beantworten. Die Vielheit der Ansprüche der Außenwelt und der Reichtum der Natur an Lösungen macht den Schluß von der Körperform auf ihren Gebrauch so oft nicht zwingend.

Der allgemeinste Vorteil, der bei jeder Vergrößerung eines Tieres eintritt, ist eine Verringerung der Zahl seiner Feinde, indem sie die Kleinmäuligen unter ihnen ausschließt. Diesen Schutz erfuhr gewiß auch *Harpes* von seiner großen Kopffalte, die nach Art eines „Schangiebels“ das darunter sitzende Tier viel größer erscheinen ließ, als es in Wirklichkeit war. Aber gegen das Verschlucktwerden wirken auch allerlei andere Einrichtungen der Tiere; damit ist die Ausbildung einer Haube und einer platten Auflagefläche nicht erklärt.

Platte Auflageflächen bei heutigen Arthropoden dienen dem Anpressen auf eine ebene Unterlage, nämlich Blätter. So ist es nicht nur bei den Schildläusen, sondern gerade auch bei den Cassiden, die von ihrer der *Harpes*-Haube so ähnlich gebauten Duplikatur (siehe o. S. 189) keinen anderen Gebrauch machen, als sich damit der Unterlage so fest anzuschmiegen, daß sie mit ihr zu einem, auch durch keinen Schatten unterbrochenen Ganzen verschmelzen (18 S. 221, 223, 225). Auch ein *H. naumannii* (Fig. 15, Taf. 17), auf Tangflächen haftend, könnte beim ersten Blick ein befriedigendes Bild geben, bis man das hohe Nackengelenk in Rechnung stellt, das dem Rumpf das Anschmiegen und den Beinen das Festklammern erschwert. Also besteht auch zwischen der *Harpes*-Haube und ihrem vollkommensten Gegenstück, der *Cassida*-Haube, wohl nur die Beziehung einer „Zufallskonvergenz“, einer zufälligen, irreführenden Formwiederholung, die man wegen ihrer verschiedenen Funktion nicht als Konvergenz bewerten kann. Solche Zufallskonvergenzen — die Larven derselben Cassiden zeigen in bemerkenswertem Maße eine solche mit den Acidaspiden<sup>2</sup> — muß der Paläobiologe als einer Fehlerquelle immer gewärtig sein.

Kam dafür die Auflagefläche dem *Harpes*-Tier vielleicht auf weichem Schlickgrund zustatten, und zwar, da sie ja das Bewegungswerkzeug eines „Schlammshuhs“ nicht war (S. 209), wenigstens

<sup>1</sup> Hierüber war inzwischen die Rede bei RUD. RICHTER 71 S. 226, 231 und 72 S. 25–28, 30–31, 33–35.

<sup>2</sup> Vergl. RUD. RICHTER 71 S. 215, Fig. 1 u. 2.

in der Ruhe? Auf weichem Grund scheint *Harpes* in der Tat gelebt zu haben, denn kein Rest ist uns aus sandigem oder größerem Gestein bekannt, alle sind an Schiefer (untersilurische Schiefer mit *Eoharpes* und Wissenbacher Schiefer) oder Kalk gebunden (E<sub>3</sub>, F<sub>3</sub>, Mitteldevon böhmischer Fazies und das der „Auburgschichten“ in Mitteldeutschland, oberdevonische Knollenkalke). Und daß sich das Tier zur Ruhe im Schlamm versteckte, wohl nur mit den Augen hervorsah, scheint das Berechtigte in DOLLOS Vorstellung der „wühlenden“ Lebensweise. Dafür spricht die hohe Lage der Augen, die übrigens mit gleichmäßig verteilten Linsen das größtmögliche Gesichtsfeld beherrschen, nicht nur „nach vorn blicken“ (60 S. 135); und dafür spricht auch ihre Rückbildungstendenz, die zwar noch nicht aus der geringen Linsenzahl (siehe o. S. 195), aber aus der Erblindung von *H. benignensis* BARR. (3 S. 4, 155, Taf. 2) und aus der mit so ähnlichem Kopfbau geradezu verbundenen Erblindung von *Trinucleus* und *Dionide* hervorgeht. Ob diese Ruhelage die gestreckte — im unterstützenden Schlamm war dabei die Stellung a wie b der Textfig. 3 möglich — oder die eingeklappte war, wissen wir nicht. Alle ganzen Panzer von *H. macrocephalus* werden in der Eifel<sup>1</sup> gestreckt gefunden (S. 208), aber diese Tiere sind ja überhaupt nicht im Sediment gestorben, wie der niedergesunkene Rumpf beweist (Textfig. 3c). Andere Arten finden sich öfters eingeklappt, und bei dem bestimmenden Einfluß der Einrollung, dem sich Rumpf und Schwanz in ihrer Gestaltung so ganz unterordnen (S. 206), ist der geschlossene Zustand als anhaltende Ruhestellung wohl denkbar. Führt die Durchsiebung den nach Crustaceen-Art ruhelosen Strudelfüßen ja auch dann ständig frisches Atemwasser zu.

Aber ein Vorteil der riesigen Haube ist auch bei der Ruhe im Schlamm nicht ersichtlich. Einer Tragfläche bedurfte es dabei nicht (S. 209). Krempe, Hörner und Glocke mußten ja im Sediment versenkt werden, und wenn dies auch auf manche Weise erleichtert war (Zuspitzung und häufig Steilstellung der Hörner), wozu dann erst die ganze Vergrößerung? Gerade das Bedürfnis, diesen hohen Aufbau zu verbergen, ist ja ein Argument für das Verstecken im Schlamm.

Auf dem Meeresgrund war *Harpes* wohl ein träges Tier, das häufig still im Schlamm lag, und wenn es kroch, wohl nur kleine Strecken langsam zurücklegte. Aber wir waren schon vorhin zu der Überzeugung gekommen (S. 209), daß er schwimmen konnte. Vielleicht nachts kam er hervor und wechselte seinen Aufenthalt durch Schwimmen, die einzige Bewegungsart, die ihn bei seinem Körperbau rasch vom Fleck brachte. Weit vom Grund entfernte er sich wohl nicht, aber das Maß von Gewandtheit, das der auch als Schwimmer recht geschickte *Apus* besitzt, dürfen wir auch *Harpes* nicht absprechen. Dabei kann man sich auch vorstellen, daß der bei seiner Vielgliedrigkeit sehr bewegliche Rumpf durch leichtschlingelnde Wellenbewegungen die Ruderarbeit der Beine unterstützte, namentlich beim Aufwärtsschwimmen.

Beim Schwimmen erst werden Vorteile sichtbar, die dem Tier aus der Vergrößerung des Kopfes erwachsen. Dann wirkte die Haube in der Tat als Tragfläche und entlastete die rudernden Beine, wie es die breiten Schilder von *Bronteus* und *Tropidocoryphe* und die Stacheln von *Acidaspis* taten. Die Ausdauer des Schwimmens wuchs dadurch, wenn auch auf Kosten von Schnelligkeit und Wendigkeit. Auch eine Drachenwirkung mußte bei Schrägstellung des Kopfes eintreten: Die vergrößerte Fläche am Vorderende bot die Möglichkeit, sich durch eigenes Vorwärtsrudern, wenn nicht schon von einer entgegenkommenden Strömung in die Höhe heben zu lassen und andererseits durch steiles Abgleiten rascher nach unten zu kommen. Dahingestellt bleibe, ob die Durchlöcherung (bei der

<sup>1</sup> Die Auffindung eines gerollten Panzers in Belgien (calschistes couviniens de Petigny) hielt MALAISE einer Mitteilung (Ann. Soc. géol. Belgique 24 S. LX) für wert.

mittleren Verengung der Sanduhren) grob genug war, um durch den Wasserdurchtritt den Widerstand und die Bildung von Wirbeln abzuschwächen (vergl. oben S. 207) — ähnlich wie sich ein durchlöcherter Fallschirm in ruhigerem Fluge erhalten soll.<sup>1</sup> Genug, die Begünstigung des Schwimmens durch die Verbreiterung des Kopfes leuchtet ein.

In diesem Licht erhalten nun auch die Hörner eine wichtige Aufgabe beim Schwimmen, insofern sie — nach hinten gerichtet und den Rumpf begleitend oder überflügelnd — den Schwerpunkt nach hinten verlegen und dadurch dem Übergewicht des Kopfes entgegenwirken. Der Umriß des Kopfschildes wiederholt geradezu jene Papierfiguren von Vogelgestalt mit rückwärtsgerichteten Flügeln, an denen man Verlagerungen des Schwerpunktes nach dem Rande und über ihn hinaus veranschaulicht. Die Hörner übernehmen dadurch die Rolle eines Gegengewichts für den Kopf, die bei anderen Trilobiten ein dem Kopfe gleichwertiger Schwanz auszuüben hat; bei *Harpes* treten sie für den aus Einrollungsgründen klein gehaltenen Schwanz ein. Die Verlängerung der Hörner, die uns als ein lähmender Nachteil bei der Annahme des Kriechens erscheinen mußte, stellt sich so für die schwimmende Bewegung als eine vorteilbringende Einrichtung dar.

## H. Der stammesgeschichtliche Rang von *Harpes*. Die Ordnung der „Hypoparia“.

BEECHER (7 S. 100, 105, 183; 6 S. 307) stellte *Harpes* mit den Agnostiden, *Trinucleus*, *Dionide* und *Ampyx* zu einer eigenen Ordnung „Hypoparia“ zusammen, die als eine „natürliche Gruppe“ nahe verwandter Formen isoliert unter den übrigen Trilobiten dastehen soll, in deren Kreis sie als der letzte überlebende Rest einer älteren, unvollkommeneren und vergangenen Trilobitenwelt hineinrage. Diese Gruppe von Urtrilobiten sei daran kenntlich, daß sie noch nicht in den Besitz zusammengesetzter Seitenaugen gelangt seien, sondern sich — soweit sie nicht erblindet — mit dem larvalen Sehwerkzeug seitlicher Stemmata begnügen müßten; und ferner daran, daß die Gesichtsnaht am Rande des Kopfschildes verlaufe, daß also die Freien Wangen noch nicht über dessen Unterseite hinübergreifen könnten, um sich an der Zusammensetzung der Oberseite mit den Festen Wangen zu beteiligen. Es wurde bereits S. 196 erwähnt, daß beide Merkmale schon 1845 in gleicher Weise von LOVÉN betont und systematisch gewertet, 1846 auch schon von BEYRICH (9 S. 29, 30) angefochten wurden, sodaß der Begriff der Hypoparia eigentlich auf den schwedischen Forscher zurückgeht.

Während sich die englisch geschriebene Literatur fast ausnahmslos<sup>2</sup> an BEECHER anschloß, erhob POMPECKJ (44 S. 188, Anm.; 68 S. 502) gegen die Natürlichkeit dieses Systems Einspruch, da wie die Proparia so auch die Hypoparia nicht durch Verwandtschaftsbande unter sich verknüpft seien, sondern nur „gleiche Stadien in der Umwandlung eines Merkmals, der Freien Wangen, bei verschiedenen Ästen des Trilobitenstammes“ darstellten. Jedem Hypoparier wurde eine „opisthopare besondere Ahnform“ zugeschrieben (45 S. 782). Andere Forscher gingen in ihrem Widerspruch noch weiter als POMPECKJ und bestritten nicht nur den systematischen Wert, sondern überhaupt das Vorhandensein des „hypoparen Charakters“: ventraler Freier Wangen, randlicher Gesichtsnaht und (wenn vorhanden) von dieser unabhängiger Augen (Stemmata). So erklärten sich betreffs der Agno-

<sup>1</sup> Die Trag- und Segelwirkung von Flächen soll ja durch Löcherbildung nach Angabe von Technikern vorteilhaft beeinflußt werden: H. BOURQUIN in „Prometheus“ Bd. 26. Beiblatt S. 111, Leipzig 1915.

<sup>2</sup> Widerspruch erhoben LAKE 32 S. 45, neuerdings RUEDEMANN 75 S. 144, 147 und SWINNERTON 76 und 77.

stiden LINDSTRÖM und HOLM gegen den von BEECHER behaupteten Besitz einer Randnaht, und JAEKEL (27) sonderte aus weiteren Gesichtspunkten diese Familie von den übrigen Hypoparia völlig ab.<sup>1</sup>

Sodann *Ampyx*, der ebenfalls keine Randnaht, wohl aber eine Gesichtsnaht in randlicher Lage hat, die im Einwärtswandern nach der Glatze hin begriffen sein soll. Aber dasselbe Bild finden wir bei Proetiden wieder, die im Oberdevon erblinden (*Drevermannia* 53 Taf. 22), wo die Naht nachweislich im umgekehrten Sinne wandert: im Rückzuge von der Stelle untergegangener, zusammengesetzter (!) Augen nach außen. So können wir auch bei *Ampyx* nichts Primitives<sup>2</sup>, sondern nur eine nachträgliche Erscheinung erblicken: die zentrifugale Nahtverlagerung eines erblindeten Opisthopariers.

Die Randständigkeit von Auge und Naht bei den meisten Trilobitenlarven und ihre Einwärtswanderung in der Ontogenie braucht keine Wiederholung der Phylogenie zu sein. Vielleicht war die Randlage nur eine sekundäre Anpassung, etwa im Sinne DOLLOS<sup>3</sup> an das ausschließlich „freischwimmende“ Larvenleben, wie es BEECHER (5 S. 185) für die Protaspis annimmt. Die spätere Einwärtswanderung (5 S. 178) wäre dann eine Folge zugleich kriechender und schwimmender Lebensweise der fertigen Tiere. Wenn BEECHER 5 S. 187 mit CLAUS den Nauplius als eine nachträgliche und selbständig umgewandelte Larvenform der Crustaceen anfaßt, so könnte dasselbe auch schon bei der Protaspis des aus der Tiefe des Vorkambriums heraufkommenden Trilobitenstammes der Fall gewesen sein.

Vorhanden ist eine randliche Naht nur bei *Harpes*, *Trinucleus* und *Dionide*, sowie nach der Literatur bei den Mesonaciden. Aber hier ist die Randnaht eben keine Gesichtsnaht, sondern eine Naht für sich, und die Freien Wangen sind nicht unterständig, sondern am gewohnten Ort auf der Oberseite des Kopfschildes zu suchen (S. 200). Bei den Mesonaciden ist die wahre Gesichtsnaht zwar geneigt zu verwachsen, wird aber dennoch in ihrer normalen opisthoparen Lage in vielen Figuren und Beschreibungen angegeben.<sup>4</sup> Bei *Harpes*, *Trinucleus* und *Dionide* ist die Gesichtsnaht schwerer festzulegen. Bei *Harpes* ist nichts mehr von ihr zu beobachten, wenn auch aus anderen Gründen (S. 200) ihre normale opisthopare Lage hervorgeht. Dagegen wurde sie in solcher Lage bei *Dionide* von REED (Geol. Mag. 1912, S. 200) angegeben und bei *Trinucleus* (*Tretaspis*) wurden von den augenartigen Seitenknötchen ausgehende Leisten mehrfach als Nähte angesprochen.<sup>5</sup>

<sup>1</sup> SWINNERTON (76 S. 491, 542) erklärte inzwischen die Agnostiden für hochdifferenzierte Proparia und ließ sich darin auch nicht beirren (77 S. 107), als RAYMOND (69 S. 198) bei *Agnostus nudus* an dem seit BEYRICH als Pygidium geltenden Schilde eine ventrale Naht abbildete und als Gesichtsnaht deutete, also den hypoparen Charakter der Agnostiden erneut zu erweisen versuchte. Auch für *Harpes*, *Trinucleus*, *Dionide* und *Ampyx* möchte RAYMOND die Gruppe der Hypoparia im vollen Sinne BEECHERS wiederherstellen, worin wir nach allem Vorstehenden nicht folgen können.

<sup>2</sup> SWINNERTON (77 S. 110) möchte lieber eine primitive Randnaht darin sehen als eine Gesichtsnaht, hält aber die Frage für unentschieden. Ich hoffe, das Beispiel von *Drevermannia* führt ihn zu unserer Auffassung.

<sup>3</sup> Der gleiche Gedanke bei SWINNERTON 77 S. 108. Regel und Indizium ist diese Beziehung zwischen randlicher Augenlage und Schwimmleben aber nicht: RUD. RICHTER 71 S. 227.

<sup>4</sup> SWINNERTON, für den ebenfalls Randnaht und Gesichtsnaht unabhängige Gebilde sind, und mit dem wir mehr übereinstimmen, als diese Fußnoten erkennen lassen, gibt bei den Mesonaciden keine Rückbildung der Gesichtsnaht zu (76 S. 493; 77 S. 110), wie er es bei den Trinucleiden tut. Er glaubt vielmehr, daß die Gesichtsnaht bei den Mesonaciden noch gar nicht vorhanden sei, oder doch von ihnen erst für die übrigen Trilobiten neu erworben werde. Für solche Trilobiten mit primär fehlender Naht schafft er die Ordnung „Protoparia“. Wie schon gesagt (S. 203 Anm.), möchten wir auch in den Mesonaciden nur Opisthoparier mit den verschiedenen Stufen einer nachträglich verwachsenen Gesichtsnaht erblicken. Dem das sekundäre Auftreten einer Randnaht zeigt uns *Harpes* und *Trinucleus*, während die Gesichtsnaht entsprechend ihrem Charakter einer Segmentgrenze als „primär anzusehen ist.“

<sup>5</sup> Über den hinteren Ast der Naht, zwischen Augenknötchen und Wangeneck, scheint Übereinstimmung zu bestehen. Den vorderen dagegen richtet SALTER 57 S. 251, MACCOY (Brit. Pal. Foss. 1855, Taf. I E) und LAKE („no improbable“ 32 S. 44) vom Augenknötchen zum Vorderende der Glatze, während ihn RÜDEMANN (75 Taf. 35) fast wagrecht nach außen laufen läßt. „Nervures“ von letzterem Verlauf hatte auch OEHLERT (40 a S. 303, 312, Anm. Taf. 1, Fig. 7) schon abgebildet, aber nach Aussehen und Unbeständigkeit der Richtung nicht als Nähte gelten lassen wollen.

Die opisthopare Ableitung dieser drei Gattungen scheint uns nach allem gegeben. Für *Trinuclaus* glaubt LAKE (32 S. 44, 45) die opisthopare Stammform sogar bereits gefunden zu haben: in *Orometopus*.

Gibt es somit keine Trilobiten mit „hypoparen“ Freien Wangen mehr und muß die ganze Gruppe „Hypoparia“ auseinanderfallen, so bleibt doch zwischen den Gattungen *Harpes*, *Trinuclaus* und *Dionide* eine merkwürdige Übereinstimmung bestehen. Vier Besonderheiten sind ihnen gemeinsam: der Besitz eines Siebsaumgebildes, das Vorhandensein einer Randnaht, die Rückbildung der Augen und das Fehlen der Gesichtsnaht. Und es erhebt sich die Frage, ob sich darin Verwandtschaft ausspricht. Das abweichende, ja fast entgegengesetzte Verhalten des übrigen Körperbaues (viele Rumpfglieder, kleiner Schwanz bei *Harpes*, wenige Rumpfglieder, großer Schwanz bei *Dionide*) würde wenig gegen eine solche Verwandtschaft besagen. Die Schwanzgröße scheint uns kein entscheidendes Klassifikationsmerkmal zu sein, wozu es GÜRICH (23) erhoben hat, sondern „höchstens ein Gattungs- oder Familienmerkmal“, wie schon BEECHER (7) wollte. Bedenklicher ist vielmehr, daß jene vier Merkmale der Übereinstimmung bei näherer Betrachtung zusammenschmelzen. Zunächst auf zwei, denn die Randnaht ist nur die notwendige Folge des Siebsaumes mit seinem Pfeilerbau, und das Fehlen der Gesichtsnaht ist eine auch sonst bekannte Begleiterscheinung der Augenrückbildung. Und wenn zwischen diesen beiden Eigenschaften, Siebsaum und Augenverkümmern, auch wieder eine rein funktionelle Verknüpfung bestanden hätte, dann könnte alle Ähnlichkeit des Baues sich schließlich als eine Konvergenz herausstellen. Eine ähnliche Lebensweise haben sie wohl alle geführt, denn wie für *Harpes* (siehe S. 211) so möchten wir auch für *Dionide* und *Trinuclaus*<sup>1</sup> ein Bodenleben gelten lassen. Ja, die ähnlich gerichtete aber zufallskonvergente Baugestaltung des Käfers *Cassida* (S. 189, Taf. 17, Fig. 8) zeigt sogar, daß so einzigartig erscheinende Bildungen auch ganz unabhängig, auch unter den verschiedensten ökologischen Bedingungen entstehen können.

Nach Würdigung dieser Bedenken halten wir dennoch einstweilen die Annahme für näherliegend (S. 190), daß der Siebsaum der drei Gattungen gewissermaßen eine gemeinsame und einmalige Entstehung gehabt habe, d. h. bei demselben Trilobitenzweig in derselben Mutationsperiode, im Untersilur, hier und da aufgetreten sei, daß also Verwandtschaft bestehe. Mit dem Untersilur verschwanden diese aberranten Formen auch wieder, nur *Harpes* — vermutlich, weil er Augen behalten hatte — lebte bis ins Oberdevon weiter.

Abzulehnen aber ist, daß *Harpes*, *Trinuclaus* und *Dionide* eine primitive Gruppe von Trilobiten darstellen, die im Stammbaum womöglich unter allen übrigen einzureihen sei (BEECHER, REED, LINDSTRÖM). Ihr Kopfbau, wird behauptet, erhebe sich nicht einmal über die Protaspis (7 S. 184), und was man sonst an Differenzierung bei ihnen nicht leugnen kann (verlorene Gliederung der Glatze, Vergrößerung des Kopfes, der segmentreiche *Dionide*-Schwanz) sei nur Einzelspezialisierung, welche die niedrigere Organisationsstufe höchstens etwas verschleiern könne. *Harpes*, *Trinuclaus*, *Dionide* und die anderen Hypoparia seien eben nur die letzten Nachzügler einer im übrigen schon vor dem Kambrium erloschenen Trilobitenwelt und ragten, auf selbständigen Bahnen zur verhältnismäßig höchsten Entwicklung gelangt, in die späteren, paläontologisch bekannten Zeiten hinein (7 S. 105, 183, 186; 47 S. 441). Und unter diesen Nachzüglern solle wieder *Harpes* der altertümlichste sein, da er noch im Besitze von arbeitenden Stemmata sei, jene aber diese larvale Augenart bereits aufgegeben hätten, ohne freilich die zusammengesetzten der übrigen Trilobiten erworben zu haben.

<sup>1</sup> RUD. RICHTER 72 S. 28, 39; aber bei weitem nicht in dem Maße wie DOLLO 16 und RUEDEMANN 75 S. 144—147.

Es genügt darauf zu sagen: Wenn *Harpes*, *Trinucleus* und *Dionide* aus Opisthopariern hervorgegangen sind, dann sind sie auch nicht primitiver, sondern abgeleiteter als diese. Was man sonst noch als Kennzeichen von Primitivität anführen könnte, die Augenleiste (6 S. 309) und der kleine Schwanz, kommt auch bei echten Opisthopariern vor und könnte *Harpes* nicht tiefer herabdrücken als höchstens auf die Stufe der Oleniden (einschließlich *Arethusina*) und der Cyphaspiden. In der Tat haben gerade die Verfechter der „Hypoparia“ und deren tiefer Stellung beide Merkmale gering bewertet. So hat sich REED (47 S. 445) bezüglich der Augenleiste und BEECHER (7) bezüglich der Kleinheit des Schwanzes gegen die Beweiskraft für eine niedrigere Entwicklungsstufe ausgesprochen. Gewiß ist ein gliederreicher Segmentkomplex abgeleiteter als ein gliederarmer. Es können aber auch besondere Aufgaben oder Korrelationen zu anderen Körperteilen (S. 206) die Beibehaltung eines gliederarmen Komplexes verlangen, dessen gewissermaßen gewollter Besitz dann kein Beweis für eine überhaupt zum Stillstand gekommene Entwicklung des ganzen Tieres sein kann. Die weitgehende Verschmelzung der Kopfsegmente zeigt zur Genüge, daß bei *Harpes* Primitivität nicht der Grund für die Kleinheit des Schwanzes ist. Auch die Beibehaltung der Augenleiste wurde schon (S. 187) funktionell verständlich.

*Harpes* besitzt demnach weder ein positives noch ein negatives Merkmal, das die Gattung als den Vertreter eines von den übrigen Trilobiten grundsätzlich abweichenden, auf einem Vorfahren- oder Larvenzustand stehen gebliebenen Entwicklungsgrades<sup>1</sup> erscheinen läßt. Seine Besonderheiten, wie sie sich uns darstellen, namentlich die Siebhaube und die dazugehörige Neuerwerbung der Randnaht, die Verschmelzung der Gesichtснаht, die ihm eigentümliche und den ganzen Körperbau beeinflussende Art der Einrollung und der vermutliche Entwicklungsgang seines Auges, der sich so nur bei den letzten Vertretern der Familie der Phacopiden wiederholt, die doch gerade im Augenbau als die höchstentwickelte überhaupt anerkannt wird, — alles das sind Eigenschaften, die *Harpes* als eine Form kennzeichnen, die von den andern Trilobiten selbständig und weit genug abgeleitet ist, aber mit ihnen durchaus auf der gleichen Organisationsstufe steht.

### Zusammenfassung.

1. Der eigentliche Kopf von *Harpes* war nicht größer als ein bestimmt begrenztes inneres Feld des Kopfschildes, dem auch allein einfache und undurchbohrte Schale zukommt. Außerhalb dieses Feldes ist alles, die Krempe sowohl wie der äußere Gürtel der Wölbung, nur eine riesige Duplikatur (Siebhaube), die durch hohle Pfeiler gestützt und zugleich unterbrochen wird. Auch der beobachtete Ansatz der Ventralmembran entspricht diesem Bau.

Neben der queren Pfeilerverstrebung wurde die Duplikatur durch Längsleisten versteift: die Randleiste und die als Kämpfer (Verbindung verschiedengerichteter Flächen) wirkende Kämpferleiste.

2. Die Entstehung dieser seltsamen Hohlpfeilerduplikatur wird durch ähnlich gerichtete Anlagen und Anläufe bei lebenden Krustern und namentlich Insekten theoretisch verständlich. Ein Seitenstück dazu findet sich jedoch bei keinem Arthropoden der Vergangenheit oder Gegenwart und am wenigsten unter den Krustern. Es ist der Gipfel einer Entwicklungslinie.

3. Der Begriff der „Anomalnaht“ muß fallen. Der Verlauf der Gesichtснаht ist nicht zu beobachten. Eine Naht am Rande des Kopfschildes ist sehr ausgeprägt.

4. Das Auge besteht bei den untersuchten Arten aus zwei (nicht drei) einzelnen Linsen von bikonvexer nicht konkav-konvexer Gestalt.

<sup>1</sup> Mitteldevonische *Harpes*-Arten seien nicht geeignet, um die Primitivität der Gattung darzutun, meint RAYMOND (69 S. 200). Aber wie oben S. 186 betont, beziehen sich unsere Untersuchungen auch auf obersilurische Arten, und was die untersilurischen anlangt, so können wir der Literatur nichts entnehmern, was diesen einen niedrigeren Organisationsstand anwies.

5. Das Auge ist nicht als larvales Stemma, sondern als homolog mit dem normalen Seitenauge der übrigen Trilobiten aufzufassen und auch mit diesem nicht als ein Oriment in Verbindung zu bringen, sondern als ein Ergebnis von Differenzierung (Verringerung einer ursprünglich größeren Linsenzahl).

6. Die Gesichtsnaht ist dementsprechend nicht außerhalb der Augen, am Rande des Schildes, zu suchen; sie ist vielmehr in der durch das Auge bezeichneten normalen Dorsallage durch Verlötung von Festen und Freien Wangen untergegangen. Damit verschwindet der angehlich grundsätzliche Unterschied zwischen der Organisation von *Harpes* und der der übrigen Trilobiten.

7. Die Randnaht ist eine von der Gesichtsnaht unabhängige Trennungsfuge, die zum Zweck der Häutung entstanden ist und dabei die entscheidende Rolle spielte, — Hand in Hand mit einer alle Hohlweiler querspaltenden Ahlslungsfläche. Der erschwerte Häutungsvorgang von *Harpes* wird durch kein lebendes Tier anschaulich gemacht, läßt sich aber an seinen Exuvien verfolgen.

8. Die Einrollung geschah anders als bei allen anderen Trilobiten, indem Schwanz und Rumpf die Höhlung der Siehlocke benutzten, um in sie bineinzutauchen. Der Bau der Rumpfschienen ist dafür besonders eingerichtet.

9. Die platte Auflagefläche des Kopfschildes war kein Bewegungsmittel („Schlammshuhe“), auch wurde sie nicht als Haftfläche für ebene Unterlagen benötigt. Funktionelle Vorteile läßt sie erst beim Schwimmen erkennen, wobei sie als Tragfläche und ihre Hörner als Gegengewicht für das vom Schwanz nicht kompensierte Riesenkopfschild wirkten.

*Harpes* war kein Wühler. Er lag wohl oft im Schlamm versteckt, kroch aber auf stelenartigen Schreitbeinen oberhalb des Sediments und schwamm.

10. Der „hypopare“, d. h. wangenunterständige, Bau von *Harpes* wird schon durch Ziffer 5 abgelebt, wonach die Freien Wangen in der Dorsalseite normal enthalten sind. Auch die übrigen Trilobiten der vermeintlichen Ordnung „Hypoparia“ sind nicht „hypopar“ und haben auch sonst miteinander nichts zu tun. Nur *Harpes*, *Trinucleus* und *Dionide* bleiben trotz mancher Gegensätzlichkeit als Verwandte zusammen, solange der gemeinsame Besitz ihrer soht nirgends wiederkehrenden Siehsaumgebilde sich am ungezwungensten als die gemeinsame Erwerbung nahestehender Trilobiten zur gleichen Mutationsperiode darstellt.

## Schriften.

1. Angelin, N. P.: Palaeontologia Scandinavica. P. I. Crustacea formationis transitionis. Lipsiae 1854. (Ausgabe Lindström, Holmiae 1878.)
2. Barrande, J.: Systême silurien du centre de la Bohême. 1. Prag 1852.
3. — — — — — Desgleichen. Supplément au vol. 1. Prag 1872.
4. Bather, F. A.: Harpes bucco, a new silurian trilohite from the Carnic Alps. (Rivista Italiana di Palaeontologia Catania 1910.)
5. Beecher, Ch. E.: The larval stages of Trilobites. (The American Geologist. 16. S. 166, Taf. 8—10. Minneapolis 1895.)
6. — — — — — Structure and appendages of Trinucleus. (The American Journal of Science. 3. ser. 49. S. 307 Taf. 3. New Haven 1895.)
7. — — — — — Outline of a natural classification of the Trilobites. (Ebenda, 4. ser. 3. S. 89 ff und 181 ff. Taf. 3. New Haven 1897.)
8. — — — — — Trilobita (in: Text-Book of Palaeontology by Zittel-Eastman. 1. London 1900.)
9. Beyrich, E.: Untersuchungen über Trilobiten. Zweites Stück. Berlin 1846.
10. Braun, M.: Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*. (Arbeiten a. d. zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. 2. 1875.)
11. Brögger, W. C.: Über die Verbreitung der Euloma-Niobe-Fauna (der Ceratopygekalkfauna) in Europa. (Nit Mag. f. Naturvidenskaberne. 36. 1898; einzeln erschienen 1896.)
12. Bronn, H. G. u. Roemer, F.: Letbaea geognostica. 1. Stuttgart 1851—56.
13. Burmeister, H.: Die Organisation der Trilobiten aus ihren lebenden Verwandten entwickelt. Berlin 1843.
14. Carrière, J.: Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüßigen Crustaceen und der Arachnoiden. (Biol. Zentralblatt. 9, S. 225. 1889.)
15. Clarke, J. M.: The structure and development of the visual area in the Trilobite *Phacops rana* Green. (Journal of Morphology. 2, S. 253—270. Boston 1889.)
16. Dollo, L.: La paléontologie étologique. (Bull. d. l. Société belge de Géologie etc. Mém. 23 S. 377, Taf. 8—11. Brüssel 1909.)

17. Emmrich, H. F.: De trilobitis. Dissertatio. Berlin 1839.
18. Fiebrig, K.: Cassiden und Cryptocephaliden Paraguays. Ihre Eutwicklungsstadien und Schutzvorrichtungen. (Zoolog. Jahrbücher. Suppl. 12, S. 164—264, Taf. 4—9. Jena 1910.)
19. Frech, F.: Letbaea geognostica. 1. Teil. Lethaea palaeozoica. 2. 1. Lief. Stuttgart 1897.
20. Gerstaecker, A.: Die Klassen und Ordnungen der Arthropoden. (Bronn: Die Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5. Erste Abteilung. Leipzig und Heidelberg 1866—1879.)
21. Gerstaecker, A. u. Ortmann, A. E.: Die Klassen und Ordnungen der Arthropoden. (Ebenda 5. Zweite Abteilung. Leipzig 1901.)
22. Goldfuß, A.: Beiträge zur Petrefaktenkunde: Beiträge zur Familie der fossilen Crustaceen. (Nov. Act. Phys. Med. Acad. Caes. Leop. Car. 19. 1839.)
23. Gürich, G.: Leitfossilien. 1. Kambrium und Silur. Berlin 1908.
24. Hébert, E.: Quelques renseignements sur la constitution géologique de l'Ardenne française. (Bull. d. l. Soc. géol. de France. 2. sér. 12, S. 1177. Paris 1855.)
25. Hesse, R.: Der Tierkörper als selbständiger Organismus. (Hesse & Doflein: Tierbau und Tierleben. 1. Leipzig und Berlin 1910.)
26. Jaekel, O.: Beiträge zur Beurteilung der Trilobiten. (Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. 53. Berlin 1901.)
27. — — Über die Agnostiden. (Ebenda 61. 1909.)
28. Joly, N.: Recherches zoologiques, anatomiques et physiologiques sur l'Isaura cycladoïdes etc. (Annales des Sciences nat., 2. sér. 17, S. 293—361. Paris 1842.)
29. Kayser, E.: Lehrbuch der Geologie. II. Teil: Geologische Formationskunde. 5. Aufl. Stuttgart 1913.
30. Klunzinger, C. B.: Beiträge zur Kenntnis der Limnaden. (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. 14, S. 139. Leipzig 1864.)
31. Krause, P. G.: Das geologische Alter des Backsteinkalkes auf Grund seiner Trilobitenfauna. (Jahrb. d. kgl. preuß. geol. Landesanstalt für 1894. Berlin 1895.)
32. Lake, Ph.: A monograph of the British Cambrian Trilobites. Part II. (Palaeontographical Society, vol. 61. London 1907.)
33. Leydig, F.: Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.
34. Lindström, G.: Researches on the visual organs of the Trilobites. (Kgl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar. 34, Nr. 8. Stockholm 1901.)
35. Lovén, S. L.: Svenska Trilobiter. (Översigt af Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandlingar. 2. Stockholm 1845.)
36. Müller, Joh.: Fortgesetzte anatomische Untersuchungen über den Bau der Augen bei den Insekten und Crustaceen. (Archiv f. Anat. u. Physiol., S. 38. Leipzig 1829.)
37. — — Über den Bau der Augen bei Argulus foliaceus mit Bemerkungen über die Einteilung der Crustaceen nach dem Bau der Augen. (Tiedemann, G. R. u. L. C. Treviranus: Untersuch. über die Natur etc. Heidelberg u. Leipzig 1831. 4, S. 97, Taf. 6.)
38. Milne Edwards, M.: Histoire naturelle des Crustacés, etc. Paris 1834—40.
39. Novák, O.: Vergleichende Studien an einigen Trilobiten aus dem Hercyn von Bicken, Wildungen, Greifenstein und Böhmen. (Paläontol. Abhandlungen, N. F. Bd. 1. Jena 1890.)
40. Oehlert, D. P.: Etude sur quelques trilobites du groupe des Proetidae. (Bull. de la Soc. d'Etudes scientifiques d'Angers 1885.)
- 40a. — — Sur les Trinucleus de la Fouest de la France. (Bull. de la Soc. Géol. de France. 3. sér. 23. Paris 1895.)
41. Packard, A. S.: The structure of the eye of Trilobites. (The American Naturalist. 14, S. 503. Philadelphia 1880.)
42. Pompeckj, J. F.: Über das Einrollungsvermögen der Trilobiten. (Schriften der physik.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg. 31. Königsberg 1891.)
43. — — Bemerkungen über das Einrollungsvermögen der Trilobiten. (Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg. S. 93. Stuttgart 1892.)
44. — — Über Calymene Brongniart. (Neues Jahrb. f. Min. etc. 1. Stuttgart 1898.)
45. — — Crustacea. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 2. Jena 1912.
46. Portlock, J. E.: Report on the Geology of the County of Londonderry and of parts of Tyrone and Fermanagh. Dublin 1843.
47. Reed, F. R. Cowper: Blind Trilobites. (Geolog. Magazine n. s. Dec. IV. 5, S. 439, 493, 552. London 1898.)
48. — — The lower palaeozoic trilobites of the Girvan District, Ayrshire. Part I. (Palaeont. Society. 57. London 1903.)
49. — — Notes on the Genus Trinucleus. I. S. 346—353. — II. S. 385—394. (Geol. Mag. Dec. V. 9. 1912.)
50. Richter, Rud.: Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten aus dem Rheinischen Schiefergebirge. Vorbericht zu einer Monographie der Trilobiten der Eifel. Dissertation. Marburg 1909.

51. Richter, Rud.: Referate. (Neues Jahrb. f. Min. 1912 1. S. 162—174.)
52. — — — Referate. (Ebenda 1912. 2, S. 279.)
53. — — — Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. II. Oberdevonische Proetiden. (Abhandl. d. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch. 31. Frankfurt a. M. 1913.)
54. — — — Neue Beobachtungen über den Bau der Trilobitengattung Harpes. (Zoolog. Anzeiger 45, Nr. 4. Leipzig 1914.)
55. Rouault, M.: Extrait du Mémoire sur les Trilobites du département d'Ille-et-Villaine. (Bull. de la Soc. géol. de France, 2. ser. 4. Paris 1847.)
56. — — — Mémoire sur la composition du test des Trilobites. (Ibidem 6. Paris 1849.)
57. Salter, J. W.: On the structure of Trinucleus. (Quarterly Journ. of the Geolog. Society. 3, S. 251. London 1847.)
58. — — — Figures and Descriptions illustrative of British organic remains. Dec. VII. (Memoirs of the Geol. Survey. London 1853.) Plate VII. S. 5.
59. Schmidt, Fr.: Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten. Abt. IV. (Mém. de l'Acad. imp. des Sciences de St.-Petersbourg. 7. ser. 42. Nr. 5. 1894.)
60. Staff, H. v. u. Reck, H.: Über die Lebensweise der Trilobiten. Eine entwicklungsmechanische Studie. (Sitzungsberichte d. Gesellsch. naturforschender Freunde zu Berlin. 1911, S. 130—146.)
61. Steininger, J.: Geognostische Beschreibung der Eifel. Trier 1853.
62. Thomas, Ivor: A new devonian Trilobite and Lamellibranch from Cornwall. (Geolog. Magazine n. s. Dec. V. 6, S. 97. London 1909.)
63. Vitzou, A. N.: Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés Décapodes. (Archive de Zoologie expériment. 10. S. 451. Paris 1882.)
64. Walcott, Ch. D.: Cambrian Geology and Palaeontology. Nr. 6. Olenellus and other genera of the Mesonacidae. (Smiths. Misc. Coll. 53. Washington 1910.)
65. Whidborne, G. F.: A monograph of the devonian fauna of the south of England. Part I: The faunas of the limestones of Lummaton, Wolborough, Chircombe Bridge, and Chudleigh. (Palaeontograph. Society. 13, for 1888. London 1889.)
66. Woods, H.: Trilobita. (Harmer & Shipley: The Cambridge Natural History. 4. London 1909.)
67. Woodward, H.: A monograph of the British fossil Crustacea, belonging to the order Merostomata. (Palaeontographical Society. 32. London 1878.)
68. Zittel, K. A. von: Grundzüge der Paläontologie. I. Invertebrata. 2. Aufl. München und Berlin 1903. (Der Abschnitt über Trilobiten durchgesehen von J. F. Pompeckj.)

Nach Veröffentlichung der Ergebnisse meiner Arbeit in dem Auszug Nr. 54, 1914 sind erschienen und in Fußnoten berücksichtigt:

69. Raymond, P. E.: Beecher's classification of Trilobites, after twenty years. (American Journal of science. 43. 1917.)
70. Richter, Rud.: Die Entstehung der abgerollten „Daleider Versteinerungen“ und das Alter ihrer Mutterschichten. (Jahrbuch d. Kgl. Preuß. Geol. Landesanst. 37, Tl. I, Heft. 2. Berlin 1916.)
71. — — — Von Bau und Leben der Trilobiten I. Das Schwimmen. (Senckenbergiana. 1. Nr. 6. Frankfurt a. M. 1919.)
72. — — — Von Bau und Leben der Trilobiten II. Der Aufenthalt auf dem Boden. Der Schutz. Die Ernährung. (Ibidem, 2. Heft 1. 1920.)
73. Richter, Rud. u. E.: Der Proetidenzweig Astycorypbe-Tropidocorypbe-Pteroparia (Ibidem, 1. Nr. 1 u. 2. 1919.)
74. Ruedemann, Rud.: The presence of a Median Eye in Trilobites. (New York State Museum Bulletin, Nr. 189. Albany 1916.)
75. — — — The Cephalic Suture Lines of Cryptolithus (Trinucleus Auct.) (Ibidem. 1916.)
76. Swinerton, H. H.: Suggestions for a Revised Classification of Trilobites. (Geological Magazine, Dec. 6, Vol. 2. S. 487—496, 538—545. London 1915.)
77. — — — The Facial Suture of Trilobites. (Ibidem. Vol. 6. 1919.)
78. Demoll, R.: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917.

## Tafel 16.

Bau des Kopfschildes (Abschnitt A 2, S. 184).

Fig. 1. Kopf von *Harpes macrocephalus* GOLDF. ( $3/1$ ). Der vordere Teil ist weggeschnitten; die dadurch sichtbar gewordenen Räume sind kreuzweise schraffiert, soweit sie vom Weichkörper eingenommen waren.

äRl = äußere, iRl = innere Randleiste, Kl = Kämpferleiste, Vp = Vereinigungsstelle der Kämpferleiste mit der inneren Randleiste, H = Häkchen, an dem die Ventralmembran Vm ansetzt, deren vermutlicher Verlauf durch die gerissene Linie dargestellt ist, L = eine der beiden Linsen des Auges.

(Die Figur ist nicht schematisch, sondern verbindet nur die unmittelbaren Beobachtungen an den beiden in Fig. 2 und Fig. 4 abgebildeten Stücken.)

Fig. 2. Aufmeißelung ( $13/5$ ). Ein für sich allein (!) im Gestein eingebettetes Unterblatt der Kopfbeschalung von *Harpes macrocephalus* GOLDF. wurde freigelegt und dann selbst entfernt, so daß nur der Abdruck seiner Unterseite zu sehen ist.

(Der Verlauf der Kämpferleiste, d. i. der angeblichen „Anomalnath“ (S. 191) und die Tiefe ihres Abdruckes wird besonders deutlich. — Der Wachsabdruck dieses Stückes zeigt den Anblick, den die Schale von unten bot, und ist für Fig. 1 benützt worden.)

Mitteldevon: Aurburgschichten der Crinoidenzone, Gerolstein. Geologisches Landesmuseum, Berlin (Inv. Nr. 45).

Fig. 3. Kopf von *Harpes macrocephalus* GOLDF. ( $1/1$ ).

(Einige auf einer Seite fehlende Teile sind nach der andern spiegelbildlich ergänzt worden.)

- a) Aufsicht,
- b) von der Stirn.
- c) von der Seite.

Mitteldevon: Aurburgschichten der Crinoidenzone, Gerolstein . . . . . Senckenberg-Museum (Nr. X 142 p).

Fig. 4. Dünnschliff, annähernd als Längsschnitt durch den Kopf von *Harpes macrocephalus* GOLDF. geführt; eine Linse des Auges ist getroffen.

- a) Photographie ( $71/2$ ),
- b) Zeichnung ( $15/1$ ).

Rn = Randnaht, Kl = Kämpferleiste, H = Häkchen. Bei H ist zufällig ein Trichter getroffen, dessen Wandung daher das Lumen der Siebhaube an dieser Stelle abschließt.

- c) Skizze eines dem vorigen gleichlaufenden Schliffes, wo am Häkchen H kein Trichter getroffen ist, sondern der Übergang des Weichkörpers (schraffiert) in das Lumen der Siebhaube sichtbar ist; v—v ist der anzunehmende Verlauf der Ventralmembran.
- d) Skizze, welche die Ablösungsfläche (Abl) zwischen den beiden Schalenblättern zeigt.
- e) u. f) = Schema der Bilder, die ein geschnittener Trichter im Schliff je nach der Lage der Schnittfläche bieten kann. Diese Bilder wurden sämtlich beobachtet.

g) = vergrößerte ( $24/1$ ) Photographie des Überganges des dichten in das durchsichtige Schalenfeld.

(Am Häkchen H ist ein Trichter der innersten Trichterreihe getroffen (s. 4 b), er öffnet sich in der Richtung des Pfeiles.)

h) = derselbe Schliff in polarisiertem Lichte fotografiert.

Mitteldevon: Aurburgschichten der Crinoidenzone, Aurburg bei Gerolstein. Senckenberg-Museum (Slg. Richter Nr. X 142 t).

Fig. 5. Ein ungefährender Längsschnitt durch den Kopf von *Harpes gracilis* SANDB.

(Das untere Schalenblatt geht allmählich in die Ventralmembran über. Der Zusammenhang beider Blätter ist gelockert, der Innenraum ist nicht mit Kalkspat, sondern mit Bergmasse ausgefüllt.)

- a = Photographie des ganzen Schliffes ( $12/1$ ).
- b = vergrößerte ( $32/1$ ) Photographie desselben Schliffes.

(Der Ausschnitt zeigt die Wölbung des Schildes (dichtes und durchsichtiges Schalenfeld) bis zur Kämpferleiste Kl. Bei V schwingt die Ventralmembran ab.)

Oberdevon, Sefacker bei Oberschedl . . . . . Senckenberg-Museum (Slg. Richter, Nr. X 480 c).

### Rumpfschienen und Einrollung (Abschnitt F, S. 203).

Fig. 6 *Harpes macrocephalus* GOLDF.: Rumpfschienen.

- a = Eine einzelne Schiene.
- b = Ein Stück des Rumpfes von der Seite (Das Ende der Schiene richtet sich von hinten h nach vorn v.)
- c = Ein von innen freigelegtes Stück des Rumpfes, welches die Gelenkung der Spindelringe erkennen läßt.

Mitteldevon: Aurburgschichten der Crinoidenzone, Gerolstein . . . . . Universität Bonn (Slg. Dohm).



## Tafel 17.

### Rumpfschienen und Einrollung (Fortsetzung).

Fig. 7. *Harpes unguia* STERNBERG (1<sup>1/2</sup>).

(Die stielgestellten Eudflächen der Rumpfschienen verschwinden in der Wölbung, die abgeschrägten Flächen schließen sich an die Kämpferleiste an)  
Obersilnr E<sub>2</sub>, Langer Berg (dlohua hora) bei Beraun . . . . . Senckenberg-Museum (Nr. X 143 e.).

### Entsprechende Bildungen in der Tierwelt von heute (Abschnitt A3, S. 188).

Fig. 8. *Cassida viridis* L.

a = Kopfschild von unten (7,1).

(Der Kopf ist von einer haubenartigen Chitinfalte umgeben, deren durchsichtige Pfeiler eine Durchlöcherung vortäuschen.)

b = Querschnitt durch das Kopfschild in der Augegegend o—o

(a = Auge, ch = Chitindecke, x = chitinige Stützpfeiler. Da die Haube weiter hinten wurzelt und in der Augegegend frei über dem eigentlichen Kopf liegt, ist zwischen beiden eine doppelte Chitinschicht vorhanden. Bei *Harpes* ist dergleichen nicht der Fall).

c = Querschnitt durch das Kopfschild längs p—p

(Darm und Mundwerkzeuge sind getroffen; die Haube wurzelt hier. Der Zusammenhang der Chitinblätter der Haube mit denen des Kopfes und die an *Harpes* erinnernde Anlage der Falte ist deutlich zu erkennen.)

Lebend, Marburg a. L. . . . . Senckenberg-Museum (Slg. Richter 975).

Fig. 9. Schnitte zur Veranschaulichung von (zelligen!) Pfeilerbildungen bei lebenden Crustaceen.

(a = Cuticula, b = Pigmentschicht. ep = Epithel, d = Blutraum, t = Bindegewebe, x = Stützbalken)

a = Querschnitt durch die Schale von *Estheria dahalacensis* RÜPP. (60<sup>1</sup>).

(Nach GERSTÄCKER (20) Taf. 27, Fig. 14.)

b = Querschnitt durch ein Kiemenblatt von *Porcellio armadilloides* LEBEE.

(c Zellschicht mit großen Kernen. — Nach ORTMANN (21) Taf. 21, Fig. 7.)

c = Querschnitt durch einen Kiemendeckel derselben Art.

(c zelliges Balkenwerk. — Nach ORTMANN (21) Taf. 21, Fig. 8.)

d = Querschnitt durch die Epimeren des Kopfbruststücks von *Potamon fluviatile* ROND.

(x = durch Epithelzellen hergestellte Brücken zwischen den beiden Blättern der Hypodermis. — Nach VITZOU (63) Taf. 26, Fig. 26 und ORTMANN (21) Taf. 84, Fig. 4.)

### Nähte und Augen (Abschnitt B—F, S. 191—203).

Fig. 10. *Harpes macrocephalus* GOLDF. Teilstudie des Kopfes: Krempe und Linsen nach dem Urstück zu Fig. 3 ergänzt (3<sup>1</sup>).

Mitteldevon: Auburgschichten der Crinoidenzone, Gerolstein. Senckenberg-Museum (Slg. Richter Nr. X 142 s.).

Fig. 11. Ein auf fünf Linsen zurückgebildetes schizochroales Auge: *Phacops pentops* IVOR THOMAS aus dem Oberdevon von Cornwall.

(Nach IVOR THOMAS (62) Taf. 3, Fig. 2 und 4.)

Fig. 12. Die Trennung der beiden Schalenblätter an der Randnaht und an der Ablösungsfläche. Dünnschliffe durch *Harpes macrocephalus* GOLDF.

Mitteldevon: Auburgschichten der Crinoidenzone, Hellingenstein bei Gerolstein. Senckenberg-Museum (Slg. Richter Nr. X 142 u.).

a = die Randleiste hat sich schon bei der Einbettung an der klaffenden Randnaht und die Pfeiler haben sich an der Ablösungsfläche geöffnet (1<sup>1</sup>).

b = Zwei zusammengehörige Schalenblätter, die sich schon bei der Einbettung voneinander gelöst und entfernt haben (1<sup>1</sup>).

- c = Ein lose abgefallenes und für sich allein (!) eingebettetes unteres Schalenblatt. Vergleiche das in Fig. 2 dargestellte Stück (<sup>9</sup>/<sub>1</sub>).
- d = Ein für sich eingebettetes Schalenblatt ist in der Gegend eines Wangenhornes angeschnitten. Es wird an der inneren wie an der äußeren Randleiste scharf von der Randnaht begrenzt (<sup>30</sup>/<sub>1</sub>).

Fig. 13. Die gleiche Erscheinung an photographierten Schriffen durch *Harpes gracilis* SANDB.

Oberdevon, Seßacker bei Oberscheld . . . . . Senckenberg-Museum (Slg. Richter, Nr. X 480 a u. b).

a = Ein für sich eingebettetes unteres Schalenblatt (<sup>23</sup>/<sub>1</sub>).

(Während es von der Randnaht (Rn) scharf begrenzt wird, läßt es an der Kämpferleiste (L) keinerlei Naht erkennen.)

b = Die Randnaht (Rn) klappt in der Randleiste (<sup>29</sup>/<sub>1</sub>).

Fig. 14. „Hufeisen“ von *Harpes macrocephalus* GOLDF. Abdruck der Unterseite des ebenen Saumes (<sup>1</sup>/<sub>1</sub>).

(Es wird innen von der Kämpferleiste begrenzt, welche in dieser Ansicht den „maurischen Bogen“ zeigt.) Das steilgestellte Hinterende der Hörner ist hier, wie gewöhnlich, mit der Kopfwölbung abgebrochen.

Mitteldevon: Aurburgschichten der Crinoidenzone, Gerolstein . . . . . Senckenberg-Museum (Nr. X 142 v).

Die Dienstleistung der Siebhaube (Abschnitt G, S. 206).

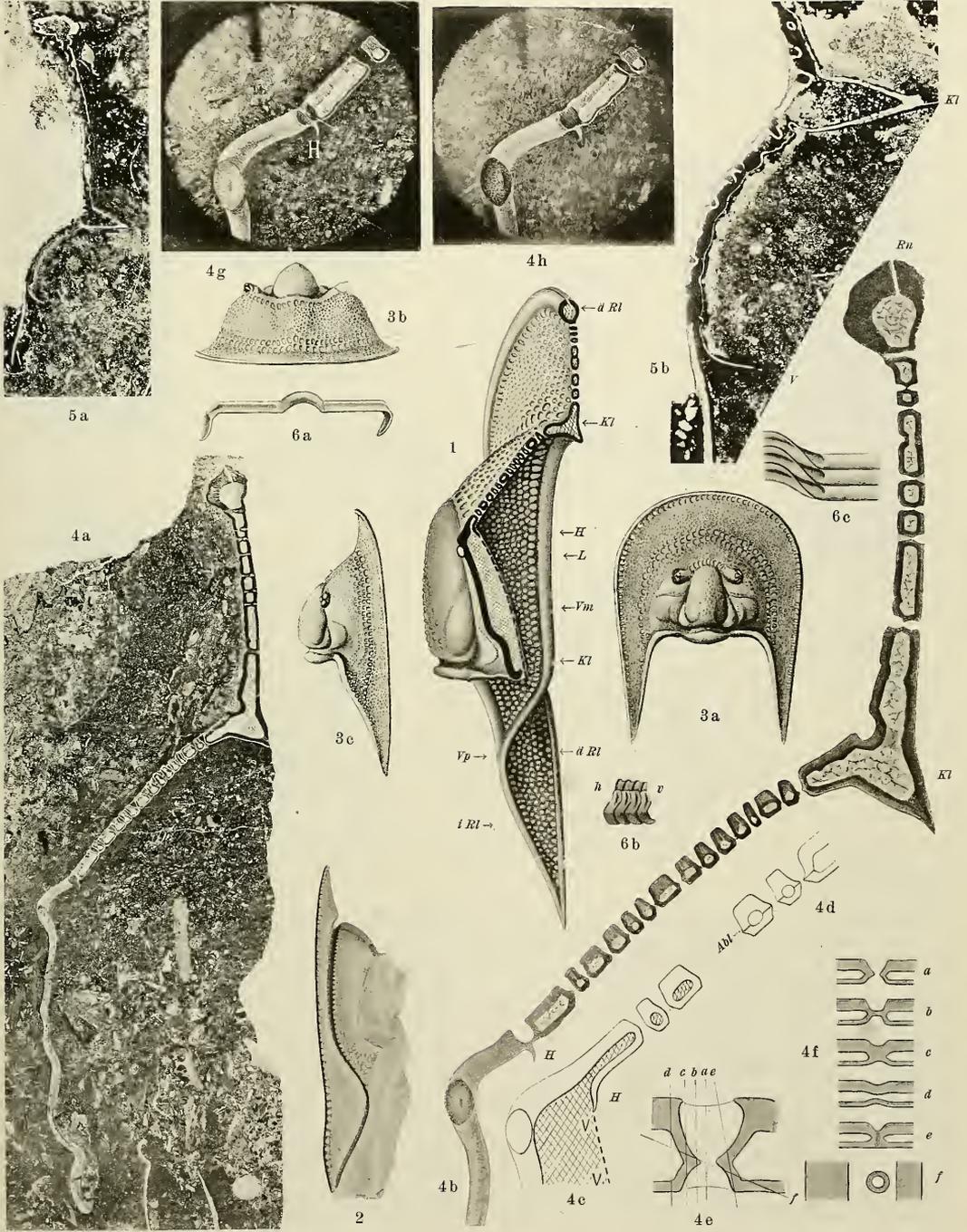
Fig. 15. *Harpes nauwanni* BARRANDE. Photographie der Unterseite des Panzers (<sup>1</sup>/<sub>2</sub>).

(Grenzfall der Entwicklung der angeblich als „Schlammshuhe“ dienenden Wangenhörner.)

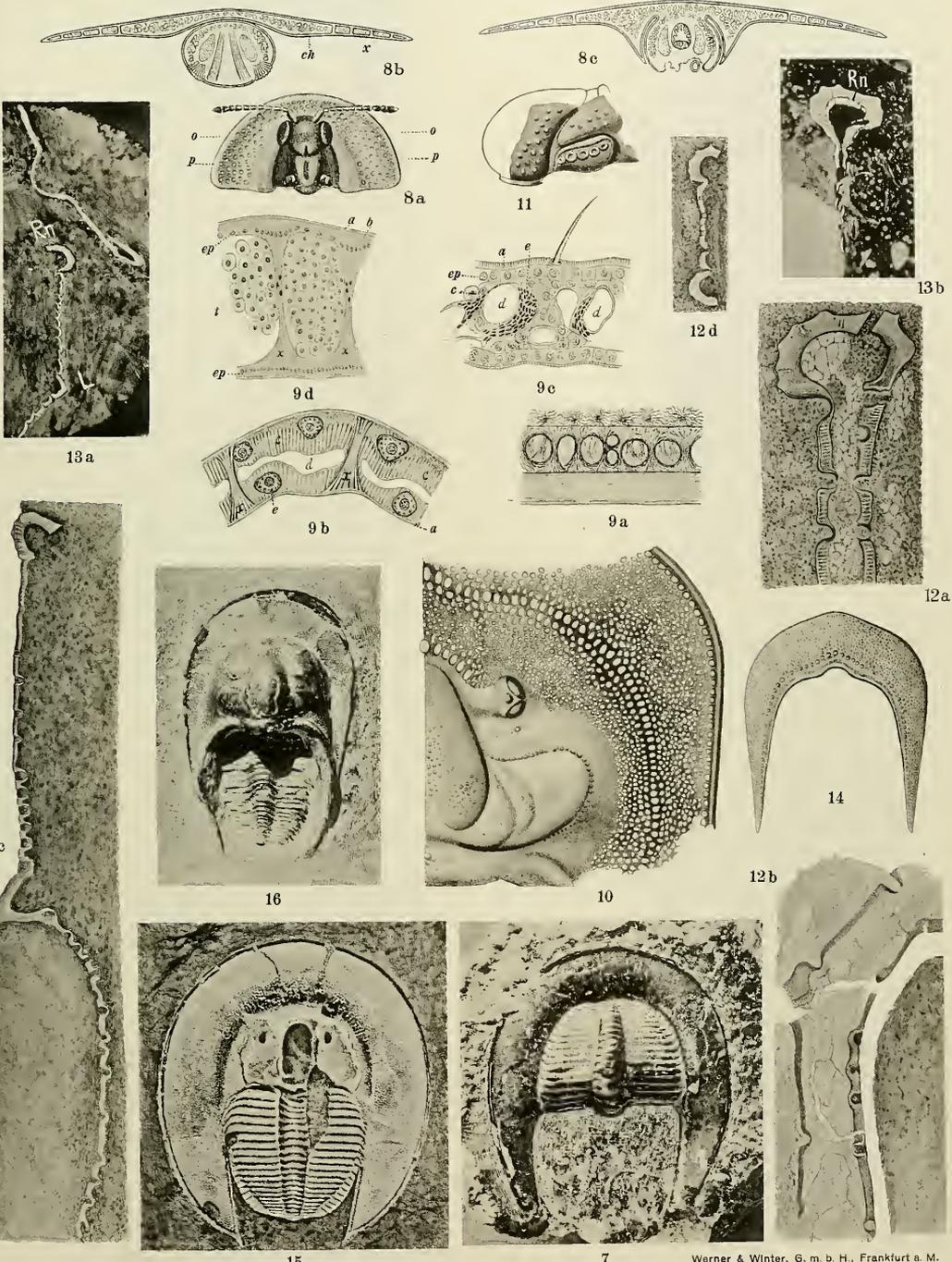
Obersilur E<sub>3</sub>, Lodenitz, Böhmen . . . . . Senckenberg-Museum (Nr. X 286 a).

Fig. 16. *Harpes macrocephalus* GOLDF. (<sup>1</sup>/<sub>1</sub>) in der für die gestreckten Panzer bezeichnenden Erhaltung: Der Rumpf hat sich schon bei der Einbettung am Nackenring vom Kopfe abgelöst und ist auf die Ebene des Saumes niedergesunken (vergl. Textfigur 3c S. 206). — Korff phot.

Mitteldevon: Aurburgschichten der Crinoidenzone, Aurburg bei Gerolstein . . . . . Slg. G. Korff-Hanan.



Werner & Winter, G. m. b. H., Frankfurt a. M.



Werner & Wlnter, G. m. b. H., Frankfurt a. M.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1920-1921

Band/Volume: [37\\_1920-1921](#)

Autor(en)/Author(s): Richter Rudolf

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. 177-218](#)