

2. Kleinste Frontalbreite unter 60 mm, kleinste Hinterhauptsbreite unter 45 mm, Gaumenlänge über 67,5 mm, Diastemma über 41 mm . . . . .

***H. hirsutirostris schmitzi.***

Nach dem äußeren Habitus der Stachelschweine eine Bestimmungstabelle zu geben, ist wegen unserer geringen Kenntnis der genauen Zusammensetzung des Stachelkleides vorläufig noch nicht möglich.

**Literatur.**

1. W. T. BLANFORD, East Persia. vol. II. Zoology and Geology. 1876. London. pag. 80.
2. J. F. BRANDT, Mammalium rodentium exotiorum descriptiones. — Mém. de l'acad. de Pétersb. 1835. pag. 375. tab. VIII, fig. 3—6.
3. DANFORD et ALSTON, On the mammals of Asia minor. — Proceed. Zool. Soc. London. 1877. pag. 281.
4. J. E. GRAY, On the Porcupines of the Older or Eastern Continent with descriptions of some new species. — Proceed. Zool. Soc. London. 1847. pag. 97, 99.
5. — On the species of Porcupines in the Gardens of the Society and in the British Museum. — Proceed. Zool. Soc. London. 1866. pag. 308, 311.
6. J. H. DE MEIJERE, Über die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. — Morphol. Jahrb. XXI. 1894. Leipzig. pag. 322, 351, 381.
7. A. NEHRING, Die geographische Verbreitung der Säugetiere in Palästina. — Globus, Bd. 81. No. 20. pag. 309 und Mittlgen. u. Nachr. d. deutsch. Palästina-Vereins. 1903. No. 4.
8. K. SATUNIN, Vorläufige Mitteilgen. über die Säugetierfauna der Kaukasusländer. — Zoolog. Jahrb. Abtlg. f. Systematik. 9. Bn. Jena 1897. pag. 308.
9. — Die Säugetiere des Talyschgebietes und der Mugansteppe. — Mitteilgen des Kaukasus-Museums. II. Bd. Tiflis 1905—1906. pag. 347.
10. D. SCHREBER, Die Säugetiere. 4. Supplementband, herausgeg. v. A. WAGNER. Erlangen 1844. pag. 17. — A. WAGNER, Beschreibung einiger neuer oder minder bekannter Nager. Arch. f. Naturgesch. VIII. Berlin 1842. pag. 29. —
11. P. L. SCLATER, Notes on rare or little-known Animals now or lately living in the Society's Gardens. — Proceed. Zool. Soc. London. 1871. pag. 233.
12. G. R. WATERHOUSE, A Natural History of the Mammalia. vol. II. Rodentia. London. 1848. pag. 454. tab. XX, fig. 2.

**Ueber die Lebensweise der Trilobiten.**

Eine entwicklungsmechanische Studie.

Von HANS V. STAFF und HANS RECK.

Neben der Vervollkommnung der tierischen Organismen innerhalb ihres Artcharakters, wie sie der Kampf ums Dasein in einmal gegebenen Lebensverhältnissen hervorruft, steht die Anpassung an eine langsam eintretende Änderung des Milieus, die zu einer Umprägung der Artcharaktere über die Art hinaus führt.

Jedes Milieu stellt seiner Lebewelt ein besonderes mechanisches Problem, das ohne Rücksicht auf die systematische Stellung seiner Einzelbestandteile auf dem Wege der Anpassung gelöst werden muß.

Dadurch werden genetisch fernstehenden Formen gemeinsame Merkmale aufgeprägt, die ihren Lebensbezirk charakterisieren. Diese Konvergenzen nehmen zu im Verhältnis der für die Anpassung verfügbaren Zeiträume. Folglich müssen wir in jeder Sphäre mehr oder minder adaptierte Formengruppen finden, wobei die fortschreitende Anpassung die unter früheren Bedingungen erworbenen Merkmale anderer Milieus allmählich verwischt. Somit muß jedes Lebewesen in seinem Organismus noch das Gepräge früherer Adaptierungszyklen erkennen lassen, da es in jedem Zeitmoment ja doch eben nur ein vorübergehendes Stadium des Anpassungsweges von einem Milieu zum andern darstellt.

So zeigt der Walfisch, der schon so vorzüglich den Bedingungen des Meereslebens entspricht und darum so weitgehende Konvergenzen mit den Fischen aufweist, dennoch deutlich, daß er phylogenetisch auf dem Lande geboren ist und somit ein Robbenstadium durchlaufen hat. Entsprechend verrät auch der Mensch noch immer in den Kiemenspalten seines Embryonalzustands, daß die Landsäugetiere in weit zurückliegender Vorzeit schon einmal weitgehende Anpassungen an das Wasserleben erreicht hatten. Der Walfisch hat somit einem ursprünglichen Milieu sich wieder angepaßt, ohne aber die Stadien, in denen sich die Landsäuger dem Wasser entfremdet hatten, exakt in umgekehrter Folge zu durchlaufen: Die Entwicklung ist in ihren Einzelzügen irreversibel, wie DOLLO vor 18 Jahren erwiesen hat.

Ein besonders interessantes Problem in dieser Hinsicht bietet die Ordnung der Trilobiten. Da bereits in den ältesten Erdschichten, welche fossil erhaltene Organismenreste einschließen, völlig in sich geschlossen und hochentwickelt in zahlreichen wohl spezialisierten Gattungen ihre Vertreter sich finden, verliert sich ihr Stammbaum im Dunkel der Urzeit. Da die letzten Trilobiten schon am Schluß des Altertums der Erde völlig ausstarben, ohne vor ihrem Ende eine irgendwie höhere Organisationsstufe erreicht zu haben, so fehlt uns auch jedes Mittel, die phylogenetische Richtung ihrer Entwicklung zu verfolgen, und auf diese indirekte Weise ihre unbekanntere Vorgeschichte zu erschließen.

Begreiflicherweise hat die Systematik daher sich auf die Zusammenstellung von Formengruppen nach einzelnen willkürlich herausgegriffenen Merkmalen beschränkt. Die im Lauf der Zeit

entwickelten Systeme sind somit keine natürlichen, d. h. die genetisch zusammengehörigen Formenreihen sind noch nicht erkannt.

Über die Lebensweise der Trilobiten wissen wir so gut wie nichts. So gibt auch die soeben erschienene Neuauflage des ZITTELSCHEN Lehrbuches nur an, daß sie im Meere existiert hätten, daß es aber ungewiß sei, „ob sie in tiefem oder seichtem Wasser, ob im offenen Ozean oder in der Nähe von Küsten sich aufhielten“ und daß sie „wahrscheinlich zu schwimmen und zu kriechen befähigt und darum weder ausschließlich an die Küste noch an den Boden noch an das offene Meer gebunden waren“.

Im gleichen Jahre veröffentlichte DOLLO die ersten Versuche zu einer biologischen Betrachtung der Trilobiten. Er ging von dem einleuchtenden Gesichtspunkte aus, daß ihre Formverschiedenheiten der Anpassung an verschiedene Milieus entsprechen müßten. Der marine Lebenskreis ist in verschiedener Weise eingeteilt worden, und das folgende Schema dürfte die wichtigsten Bezirke veranschaulichen.

DOLLO wies in seinem hochinteressanten, anregungsreichen Vortrag über ethologische Paläontologie als erster auch kurz auf einige Erscheinungen bei gewissen Trilobitenarten hin, die nur als Konvergenzen bzw. als Richtungsänderungen der Adaptierung gedeutet werden können. Limulusähnliche Schwanzstacheln sowie das Verlagern randständiger, oft übermäßig großer Augen gegen die Kopfmitte und umgekehrt geben ihm Anhaltspunkte für die Fixierung von bodenkriechenden und freischwimmenden Typen. DOLLO selbst faßte diese, erst an wenigen Beispielen entwickelten Ideen nur als Anregungen zu zusammenfassenderen Studien auf, die einer natürlichen Systematik als Grundlage dienen könnten. Im Folgenden soll kurz der Versuch gemacht werden, aus einigen der wichtigeren Ergebnisse unserer Untersuchungen ein Gesamtbild des Entwicklungsmechanismus der Trilobiten zu skizzieren.

Als **Urform der Trilobiten** muß ein Typ angesehen werden, der bereits alle die Eigenschaften besessen hat, welche sämtlichen Trilobiten gemeinsam sind. Dieses phylogenetische Prinzip ergibt sich eben aus dieser allgemeinen Verbreitung unter Bewohnern der verschiedensten Milieus, die uns beweist, daß hier keine Konvergenz, sondern eine systematisch wichtige ursprüngliche Anlage vorliegt.

Gemeinsam sind allen Trilobiten der segmentierte Rumpf, dessen einzelne Tergiten beiderseits von der medianen Rachis durch die Dorsalfurchen geschieden je eine Pleura besitzen. Eben-

falls gemeinsam ist sämtlichen Formen schon vom Embryonalstadium an ein Kopfschild, das (nach JAEKEL) aus 8 Segmenten verschmolzen ist und die wichtigsten Organe (Kaumagen, Hautdarm und Leber) enthält und schützt. Entsprechend ist auch stets das Telson mit mindestens einem Tergitsegment zum Pygidium verschmolzen. Die Segmentierung des Körpers (und in noch früheren Stadien auch des Kopfes!) beweist, daß noch keine weitgehende Arbeitsteilung durch Ausbildung spezialisierter Organe eingetreten war, daß vielmehr die Masse der einzelnen Segmente unter sich gleichartige Funktionen verrichtete.

Eine solche Form kann nur entstanden sein in einem Milieu, das keine Differenzierung der einzelnen Leibesabschnitte verlangte. Dieses formgebende Milieu muß allen seinen Bewohnern ohne Rücksicht auf ihre Vorgeschichte und Nachgeschichte den gleichen Habitus aufgeprägt haben. Also gibt uns die Lebensweise der lebenden konvergenten Typen einen Hinweis auf das Milieu des Urtrilobiten, der mithin nach Art von Tausendfuß und Raupe am Boden gekrochen sein muß. Die diesem primitiven Typ bereits gemeinsame Differenzierung des Kopfendes ist eine Folge der Lokalisierung der schutzbedürftigen Sinnes- und Ernährungsorgane an dem in der Bewegungsrichtung gelegenen Pole des Tieres.

Als **primitivste Trilobitenformen** haben wir also diejenigen Arten anzusehen deren fossil erhaltene Panzer diesem deduktiv abgeleiteten Urtyp am nächsten stehen. Ein derartiges Übereinstimmen ist nur unter Beibehaltung der gleichen Lebensweise denkbar. Da es andererseits durchaus im Bereich des Möglichen liegt, daß für einzelne Gruppen das Milieu das gleiche blieb, so spricht es nicht gegen unsere Ansicht, wenn in stratigraphisch jüngere Horizonte derart primitive Formen sich gelegentlich hinüber gerettet haben, vorausgesetzt, daß auch unter den ältesten fossil erhaltenen Typen bereits der Urform weitgehend entsprechende Arten sich finden.

Dies ist tatsächlich der Fall. Die älteste Schicht des Cambriums (des Beginnes des Paläozoikums) wird als Olenellusstufe bezeichnet nach einem Trilobitengenus, welches diese primitiven Merkmale in vorzüglicher Weise zeigt, obwohl es im Übrigen in einer ganzen Reihe von wohl spezialisierten Arten auftritt. Nach ZITTELS Genusdiagnose besteht der Rumpf aus 18—25 Segmenten, während das Pygidium als „klein mit kaum entwickelter Axe“ bezeichnet wird. Daß Olenellus an eine bodenbewohnende Lebensweise angepaßt war, hat für die Spezies *Ol. Tompsoni* HALL bereits DOLLO nachgewiesen, da hier das sonst

winzige Pygidium zu einem limulusartigen Stachel ausgezogen ist. Auch für die andern stachellosen Spezies wäre ein Kriechen anzunehmen, da die zentralgestellten Augen und das „peltiforme“ d. h. limulusartige Kopfschild nach DOLLO gleichfalls Adaptionen an benthische Verhältnisse darstellen.

Wir haben somit **zwei benthische Kriecharten** morphogenetisch zu unterscheiden: Die eine schafft den Limulustyp, der sich mit abdominalen Verlängerungen auf leidlich festem Boden gleichsam fortstachelt, wobei die Füße nur sekundär beteiligt sind.<sup>1)</sup> Die andere führt zum Asseltyp, der mit

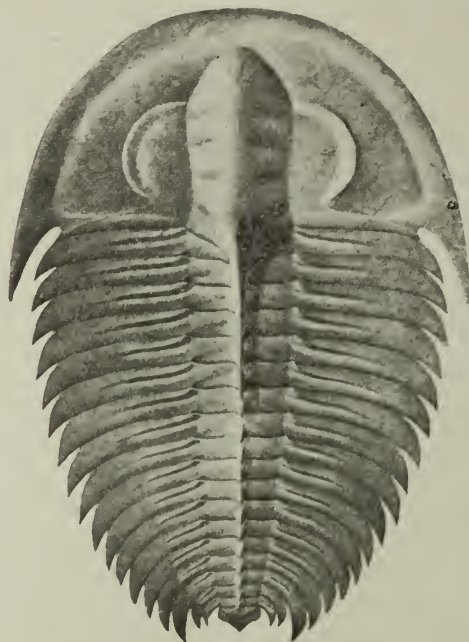


Fig. 1.

*Olenellus (Holmia) Broeggeri* WALC. Vermutlich der Urform der Trilobiten recht nahestehender primitiver bodenkriechender Typ des untersten Cambrium. Die Rumpsegmentierung reicht bis zu dem winzigen Schwanzschild. (Abb. nach WALCOTT l. c. Taf. XCI.)

<sup>1)</sup> Da nach liebenswürdiger mündlicher Mitteilung von Herrn Geheimrat Prof. F. E. SCHULZE in Aquarien etc. des allzu harten Bodens wegen die typische Fortbewegungsart des *Limulus* meist nicht beobachtet werden kann, geben wir hier (übersetzt) die Schilderung von S. LOCKWOOD (l. c. S. 258): „Beim Wühlen wird der Vorderrand des Kopfschildes niedergedrückt und vorwärts geschoben, wobei die beiden Schilde gegeneinander einen Winkel bilden und die Spitze des Schwanzstachels das Widerlager bildet, indem sie in den Schlamm sich einbohrt. Gleichzeitig sind unterhalb die Füße unaufhörlich tätig, den Boden aufzukratzen und beiderseits wegzustoßen. Es liegt darin eine eigenartige Kraftersparnis, denn das Auf- und Abbiegen und abwechselnde Ausstrecken der beiden Schilde im Verein mit der fortschiebenden Wirkung des Schwanzstachels bewirken sowohl ein Wühlen als auch ein unterirdisches Fortbewegen.“

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. Diese nach Analogie der Schneeschuhe funktionierenden Apparate werden sich naturgemäß vorwiegend am Kopfschild ansetzen können, da dieses den einzigen größeren Körperabschnitt darstellt; daneben werden die einzelnen Segmente subventiv gleichfalls durch spitze Verlängerungen der Pleuren zur Basisvergrößerung beitragen können.

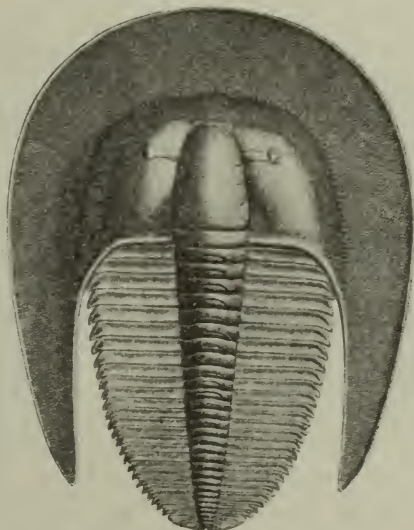


Fig. 2. *Harpes ungula* STERN.



Fig. 3. *Harpes ungula* STERN.

Rücken- und Profilansicht eines typischen „Kriech“-trilobiten. Das zu einer breiten Tragfläche ausgebreitete Kopfschild, die zentralgestellten nach vorn blickenden Augen sowie die gleichmäßig bis zu dem winzigen (am Fehlen der Auszackung erkennbaren) Schwanzschild reichende Segmentierung (25–29 freie Pleuren) sind für das Milieu charakteristisch. (Abb. nach BARRANDE l. c. Taf. IX.)

Diese Ansätze an Kopf und Rippen werden natürlich stets, um nicht der Bewegung hinderlich zu sein, nach hinten gebogen sein müssen. Diese Schlammschuhe sind bei den verschiedenen Formen in allen Größen und Ausbildungsarten vorhanden, sodaß

wir eine lückenlose Reihe vom fortsatzlosen *Sao* über den mäßig ausgezackten *Olenellus* zum breitschildigen *Harpes* erhalten. Dieser schwanzstachellosen *Harpes*reihe steht die starkgestachelte *Limulus*-reihe gegenüber. Diese beiden Reihen entsprechen verschiedenen Bewegungsweisen, die naturgemäß nicht so streng geschieden sind, daß nicht mitunter Formen auftreten können, die an beide Arten angepaßt sind.

Im Gegensatz zu diesen Mischformen können die extremen Vertreter der beiden Bewegungsarten nicht ohne Formänderung die Lebensart wechseln. Da der Schwanzstachel nur auf relativ hartem Boden funktionsfähig ist, mußte *Ol. Thompsoni*, um auch auf sehr weichem Boden vorwärts zu kommen, die Füße brauchen und die Pleuren verlängern.

Der rein funktionelle, d. h. systematisch unverwendbare Charakter der Schwanzstacheln ergibt sich, wie DOLLO bereits betonte, aus dem Umstande, daß er aus den verschiedensten morphologischen Elementen sich entwickeln konnte. Während bei *Ol. Thompsoni* das ganze Pygidium sich zur Spitze auszog, ist bei *Paradoxides Bohemicus* dieses nicht derart entwicklungsfähig gewesen, sodaß dafür die letzten freien Rumpfleuren zu einem langgestreckten Stachelpaar sich verlängerten, als die Bewegungsweise vom Kriechen zum Stacheln sich änderte. Bei noch anderen Formen, wie *Ol. asaphoides* ist ein Rückenstachel auf dem Mittelfeld (Rachis) eines der letzten freien Rumpfsegmente entstanden.

Ein weiterer hierher gehöriger Typ wird u. a. von *Dalmanites* zum Ausdruck gebracht. Hier sind weder Rachis noch Pleuren an der Stachelbildung beteiligt, sondern diese hat ihre Wurzel in einem flossenartigen Saum, der den Außenrand des großen, aus zahlreichen Segmenten verschmolzenen Pygidiums umfaßt. Diese Verschmelzung ist, wie wir gesehen haben, zur fortstachelnden Bewegungsart keineswegs notwendig. Da sie somit nicht als Anpassung an diese aufgefaßt werden kann, so muß sie als Anpassung an ein anderes Milieu erworben worden sein. *Dalmanites* enthält somit die Spuren von drei verschiedenen Adaptationen:

- 1) an die fußkriechende des Urtrilobiten,
- 2) an eine pygidium vergrößernde,
- 3) die stachelausbildende.

Um das Wesen dieses **zweiten Milieus**, dem wir bei den bisher besprochenen Typen noch nicht begegneten, zu verstehen, müssen wir uns nach Fällen umsehen, in denen es als das Endstadium der Entwicklungsreihe uns entgegentritt. Die weitgehendste Differenzierung dieser Art tritt uns bei dem Genus *Agnostus* im Mittel-

cambrium (also über der Olenellusstufe!) entgegen. Bei diesem sind nur mehr zwei freie Rumpsegmente erhalten. Die vorderen 8 sind, wie JAEKEL gezeigt hat, zum Kopf, die hinteren zu einem ebenso großen Pygidium verschmolzen. Diese Verschmelzung ist aus so gleich noch zu besprechenden Gründen offenbar keine ganz jugendliche mehr, denn das Schwanzschild hat bereits alle Andeutungen der früheren Segmentierung des Urtrilobiten verloren. Dieselbe ist auch bereits auf der Rachis bei einem großen Teil der Arten weitgehend verwischt, und Hand in Hand geht hiermit der Rückzug der Rachis aus dem Pygidium.



Fig. 4.

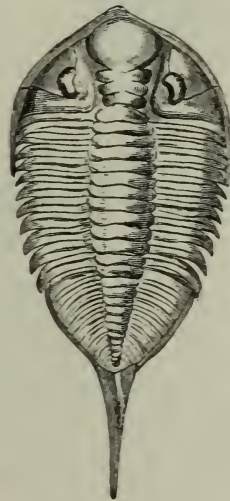


Fig. 5.

*Olenellus Thompsoni* HALL (links) und *Dalmanites (Dalmania) caudatus* EMMR. (rechts). Typen von an eine bodenkriechende Lebensweise angepassten Trilobiten, deren starkentwickelter Schwanzstachel an *Limulus* erinnert. Diese Stacheln sind jedoch aus morphologisch verschiedenartigen Elementen entwickelt, deuten also auf eine Verschiedenheit der Ausgangsbedingungen hin. Bei *Dalmanites* hat ein Randsaum des großen verschmolzenen (aber noch deutlich segmentierten) Schwanzschildes den Stachel gebildet, während bei *Olenellus* ein ursprünglich winziges (vgl. Fig. 1!) Pygidium im Ganzen sich stachelartig verlängerte. (Abb. nach WALCOTT l. c. Taf. LXXXII und ZITTEL Fig. 1315.)

Diese Entwicklungsweise ist innerhalb der einzelnen Spezies des Genus in den verschiedensten Übergangsformen zu beobachten. Diese Labilität läßt die gesamte Entwicklungsreihe als eine noch relativ junge erkennen, und es besteht die Hoffnung, ihren noch weniger differenzierten Vorfahren in der tieferen Olenellusstufe zu begegnen. Tatsächlich finden wir dort den primitiveren Typ des



(Genus *Microdiscus*<sup>1)</sup>). Dieser hat noch drei freie Rumpfssegmente und eine deutlich gegliederte, in Kopf und Pygidium eintretende Rachis, die bis an das Ende des Schwanzschildes reicht und z. B. bei *M. bellimarginatus* elf kürzlich verschmolzenen Rumpfssegmenten entspricht.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.

*Microdiscus, speciosus* FORD. (links), *Agnostus pisimormis* L. (Mitte) u. *Leiagnostus erraticus* JAEK. (rechts). Vom unterst kambrischen *Microdiscus*, der noch drei freie Rumpfssegmente und im verschmolzenen Schwanzschilde noch die Andeutung zahlreicher Tergite besitzt, führt zu den mittelkambrischen Agnostiden eine deutliche Übergangsreihe. (Abb. nach WALCOTT l. c. Taf. LXXXI und JAEKEL l. c. 1909 Fig. 18 u. 22.)

Daß wir es hier tatsächlich mit einer morphologischen Entwicklungsreihe zu tun haben, zeigt der Vergleich mit den unter-silurischen Genera *Aeglina* und *Illacenus*. — *Ae. rediviva* hat 5 bis 6 freie Rumpfssegmente, Andeutungen der Rachis auf dem Kopf, sowie ein vollständig verschmolzenes Schwanzschild mit kaum eintretender, aber noch quergestreifter Rachis. Die Verschmelzung des Pygidiums aus einzelnen Segmenten ist auch noch in den

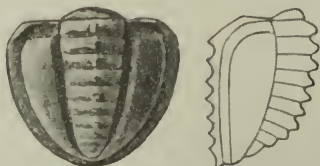


Fig. 9: Schwanzschild von *Microdiscus bellimarginatus* S. u. F. Diese unterkambrische Form zeigt deutlich, daß ihr hochgewölbtes Pygidium aus 10–12 einst freien Rumpfssegmenten verschmolzen ist. Daß der Zeitpunkt dieser Verschmelzung noch nicht allzuweit zurückliegt, zeigt die noch fast bis ans Ende des Schwanzschildes reichende, stark segmentierte Rachis; vgl. Erklärung zu Figur 4, 5 u. 6. (Abb. nach WALCOTT l. c. Taf. LXXXI.)

<sup>1)</sup> JAEKELS entgegenstehende Angabe (Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 1909, S. 393), daß „*Microdiscus* und die Agnostiden zu gleicher Zeit im mittleren Cambrium erscheinen“ dürfte auf einem Irrtum beruhen. Vgl. hierzu u. a. GÜRICH (Centralbl. f. Min. etc. 1907 S. 132), WALCOTT (X Ann. Rept. U. S. Geol. Suro I, 1890, S. 591), ZITTEL (Grundzüge etc. 1910, S. 542).

fächerförmigen Vertiefungen, die den Interpleuralräumen entsprechen, zu erkennen. Besonders interessant hieran ist die Inkonstanz der in Umprägung begriffenen Spezies: BARRANDE bildet Individuen ab mit 5 und 6 freien Rumpffsegmenten, sowie Pygidien mit dreifacher, doppelter und fehlender Querteilung der Rachis. Dergleichen treten 4, 3 oder 2 pygidiale Pleurfurchen auf.



Fig. 10, 11 und 12.

*Aeglina rediviva* BARR. und *Aegl. pachycephala* CORD. (rechts). Das Schwanzschild zeigt deutlich die Verschmelzung aus Rumpffsegmenten. Die Zahl der noch freien Tergiten schwankt zwischen 4 und 6. Obwohl die Augen nicht so abnorm vergrößert sind als bei *Aegl. prisca* (auf die sich DOLLO bezieht) sind sie recht groß und seitlich und ventralwärts verlagert, sodaß sie in der Rückenansicht zu fehlen scheinen. Diese Augenstellung würde einer kriechenden Lebensweise recht hinderlich sein. (Abb. nach BARRANDE l. c. Taf. 34.)

Die morphologische Weiterentwicklung dieser Tendenz führt somit zu einem Typ, der weniger freie Rumpffpleuren, Ausglättung der Rachis im Kopfschild und Fortfall der pygidialen Rachisquerteilung und Pleurenfurchung zeigt. Dieser Typ wird z. B. durch *Ae. pachycephala* vertreten.

Eine parallele Entwicklung zeigen auch die Vertreter des Genus *Illaeus*. Hier schwankt die Zahl der freien Rumpffpleuren nach ZITTEL zwischen 8 und 10. BARRANDE bildet indessen ein junges Exemplar von *Ill. Wahlenbergianus* ab (l. c. Taf. 34, 18 a, b) das nur 4 freie Pleuren zeigt; dafür sind 5 weitere Pleuren mit abdominalwärts abnehmender Deutlichkeit im Pygidium verschmolzen erkennbar. Die erwachsene Form zeigt 9 freie Pleuren und ein großes unsegmentiertes Pygidium.

Wenn wir vorher sahen, daß die Zweizahl der Rumpffsegmente als ein Optimum von den beschriebenen kleinen Typen erstrebt wurde, so sehen wir bei den großen, wie *Illaeus* (8–10), *Bron-teus* (10), *Phillipsia* (9), *Proteus* (8–10), *Phacops* (11), *Asaphus* (8) u. a. eine andere Ziffer so häufig wiederkehren, daß wir sie als ein zweites funktionelles Optimum ansehen müssen. Die ge-

nannten Typen haben neben dieser Rumpfsegmentzahl noch folgende Merkmale gemeinsam:

1) das Pygidium zeigt durchgehend eine starke Verschmelzungstendenz. Eine lückenlose Reihe zieht sich von Formen wie *Phillipsia*, die noch 12–18 Pygidialsegmente deutlich erkennen

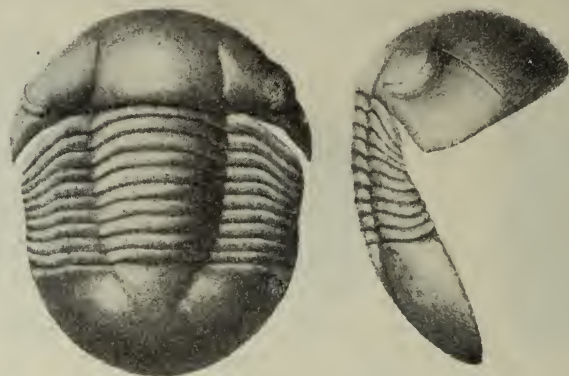


Fig. 13 und 14.

*Illaeus Schmidtii* NIESZK. Rücken- und Profilsansicht eines typischen „Schwimm“-trilobiten. Das zu einem Schlagrunder verschmolzene Schwanzschild, dessen einstige Segmentierung bereits verschwunden ist, die Zahnzahl der freien, fortsatzlosen, gewölbten Rumpfsegmente, die stark nach rückwärts gewendeten Augen auf beweglichen Wangenplatten sind für diesen Typ bezeichnend. (Abb. nach HOLM l. c. Taf. V.)

läßt, wobei die scharf gezeichnete und gleichartig quergegliederte Rachis noch bis fast zum letzten Ende durchgeht, zu solchen wie *Bronteus* und *Illaeus*, deren Rachis sich bereits fast völlig oder sogar gänzlich zurückgezogen hat. Die einzelnen Stadien dieses Rückzuges gehen Hand in Hand mit dem fortschreitenden Verlust der Segmentierungsstreifung erst der Rachis und dann auch der Pleuren. (In einigen Fällen, in denen die Pleuralstreifung länger persistiert, ist dies wohl nicht funktionell, sondern ornamental aufzufassen, wie bei *Bronteus*, bei dem die Interpleuralfurchen fächerförmig von dem nur noch knopfartigen Rachisstummel ausstrahlen.)

2) Ein Kopfschild, das mit dem Pygidium etwa größengleich ist und mehr oder weniger randständige, rückwärts gerichtete oder auf Erhöhungen angebrachte gut entwickelte Augen trägt. Die Wangenstacheln fehlen oder sind kaum entwickelt.

3) Dem Rumpf fehlen gleichfalls alle Pleuralverlängerungen, die für den *Olenellus* sowie den unten zu besprechenden *Acidaspis* so bezeichnend sind. Der Rumpfquerschnitt ist hochgewölbt in starkem Gegensatz zu dem der flachen breiten Kriechformen.

Diese Konvergenzen sind zu auffällig, als daß wir daran zweifeln können, daß sie den Anforderungen einer ganz bestimmten Lebensweise entsprechen. Für *Aeglina prisca* hat DOLLO bereits aus der Augenform auf ein nectisches, also schwimmendes Leben geschlossen, während er für *Asaphus* aus der zentralen Stellung der Augen, ohne freilich ihre erhöhte Position zu berücksichtigen, auf ein benthisches d. h. kriechendes Leben schloß.



Fig. 15.

*Bronteus Brongniarti* BARR. Typus eines „Schwimm“-trilobiten; vgl. Erklärung zu Fig. 13 u. 14. (Abb. nach BARRANDE l. c. Taf. 42.)

Nun aber zeigen *Aeglina* wie *Asaphus* die gleiche Reduktion der Rumpfsegmentzahl und die gleiche Verschmelzung der abdominalen Segmente zu einem sehr großen Pygidium. Dadurch dürfte der Schluß nahe gelegt sein, daß trotz DOLLOS entgegenstehender Annahme die gleiche Funktion hier die Konvergenz erzielt hat. Bezüglich *Aeglina* halten wir DOLLOS Beweisführung für einwandfrei, da die großen am kugelförmigen Kopf seitlich bis weit auf die Unter- und Oberseite übergreifenden Augen ein Kriechen völlig ausschließen mußten. Da, wie später zu besprechen ist, planktonisch treibende Formen (gänzlich andere Anpassungen) zeigen und auch mechanisch zeigen müssen (*Acidaspis*, *Deiphon* bleibt ja auch als einzige Bewegungsmöglichkeit das freie Schwimmen im

Meere übrig. DOLLO hat *Aeglina* als Schwimmform erkannt, da ihre Augen-Anpassung an die dysphotische Region zufällig hier den Beweis besonders erleichterte. Wir werden aber erwarten dürfen, auch euphotische Schwimmer anzutreffen. Diese werden aber alsdann zwar keine Riesenaugen, aber im übrigen den *Aeglinatyp* aufweisen. Dies tun, wie wir sahen, die soeben aufgezählten Formen, deren Konvergenzen so scharf auf ein gleiches Milieu hinwiesen.

Über die **Art des Schwimmens** ist in der Literatur keine irgendwie speziellere Angabe zu finden. Theoretisch sind zwei Arten möglich:

1) Die Füße können zu Ruderapparaten ungebildet worden sein und den Körper mit dem Kopf voran durch das Wasser getrieben haben.

2) Der Schwanz kann nach Art gewisser Krebse den Körper durch den Rückstoß des Wassers mit der als Scharnier funktionierenden Rumpfmitte voran, also nach rückwärts bewegt haben.

Daß die Schwimmtrilobiten<sup>1)</sup> wohl vorwiegend die letztere Möglichkeit verwendeten, zeigt klar die Tatsache der Differenzierung des Pygidiums, die in ersterem Falle überflüssig gewesen wäre. Daß andererseits ein krebstartiges Schlagen mit dem Hinterleib sowohl ein festes, in sich unverbiegbares Schlagruder, als ein festes, aus nicht allzuvielen Gliedern bestehendes Scharnier erzeugen muß, ist aus mechanischen Gründen einleuchtend. Die Reihe *Aeglina-Microdiscus-Agnostus* mit ihrer Tendenz zur Verringerung der Rumpfsegmente auf 2, wie ebenso das Gravitiere der übrigen Formen um die Zahl 9 zeigt, daß im Prinzip bei den Trilobiten zwei Lösungen dieser mechanischen Aufgabe möglich sind.



Fig. 16.  
*Asaphus Kowalewskii* SALT. Ansicht eines „Schwimm“-trilobiten in zusammengeklapptem Zustande. Vergl. Erklärung zu Fig. 17. Besonders bezeichnend sind die auf hohen „Leuchttürmen“ aufgesetzten Augen, die ein weites Gesichtsfeld allseitig überblicken lassen. Die Ansicht ist von der dem Scharnier entgegengesetzten Seite gezeichnet. (Abb. nach SALTER).

Diese über das Schwimmen der Trilobiten gewonnenen Vorstellungen erklären auch die übrigen genannten Konvergenzen. So ist es natürlich, daß der Leib alle entbehrlichen Anhängsel entbehren muß, da sie sowohl durch Vermehrung des „toten Wassers“, wie als direktes Hindernis die Fortbewegung erschweren mußten. Da das Scharnier bei der Bewegung vorangeht, ist die tatsächlich vorhandene starke Wölbung des Querschnitts vorteilhaft nach Analogie von Bug und Kiel. Auch die Augen müssen so gestellt werden, daß sie einen freien Überblick im Bewegungssinne gestatten. Randständigkeit und erhöhte, „Leuchtturm“-artige Stellung erfüllen diesen Zweck. *Aeglina*, *Ulaenus wahlenbergianus*, *Salteri*, *Panderi*, *sphaericus* etc. einerseits, *Asaphus*, *Phacops*, *Chas-*

<sup>1)</sup> Diese Bezeichnung soll in keiner Weise den Trilobiten etwa eine dauernde Schwimmtätigkeit zusprechen, sondern nur andeuten, daß gelegentliche Ruderschläge des Schwanzes nach Art der rezenten Krebse einen formgebenden Einfluß ausübten und sie zum Schwimmen befähigten. Bezüglich der Agnostiden hat JAEKEL 1909 I. c. S. 386 sich in folgender Weise geäußert: „Das Zusammenklappen des Panzers ist jedenfalls zu einer solchen Vollkommenheit spezialisiert, daß offenbar die ganze Organisation unter der Einwirkung dieser physiologisch wichtigen Leistung steht.“ — „besonders wenn ihnen Gefahr droht . . . werden sie sich zusammengeklappt haben, und dadurch wird ihr Körper . . . emporgeschwemmt . . . sein“. Trotzdem „bevölkerten die Agnostiden unmittelbar den Boden, flottierten also nicht in größerer Höhe darüber“. Wenn also auch den anderen hier von uns als „Schwimmformen“ bezeichneten Typen zufolge ihrer Artcharaktere krebstartiges, aktives Fortbewegen durch das Wasser gelegentlich möglich gewesen sein wird, schließen wir uns im Prinzip damit doch völlig an die für eine besonders spezialisierte Art geäußerte Meinung eines der besten Trilobitenkenner an.

*mops*, *Cybele Würthi*, *Iliaenus crassicauda*, *tauricornus* etc. andererseits stellen diese beiden Typen dar, die, wie *Iliaenus* zeigt, sogar innerhalb eines einzigen Genus subventiv auftreten können. Gerade dieses letztgenannte besonders intensiv angepaßte Genus zeigt eine Fülle interessanter Details, wie z. B. schützende Augendeckel, die u. a. bei *Ill. sinuatus* viel mehr nach dem Rumpf und der Seite, als nach vorn hin geöffnet sind, also nur beim krebsartigen Schwimmen nützen können.

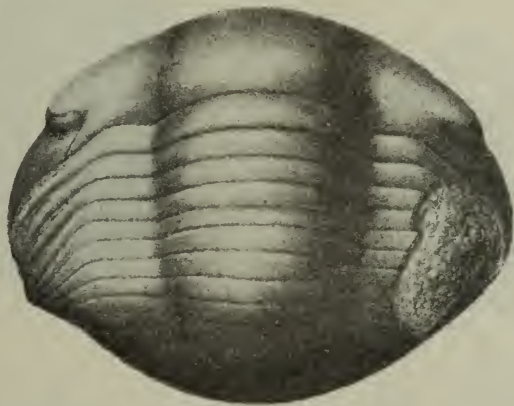


Fig. 17.

*Iliaenus sinuatus* HOLM. Ansicht eines „Schwimm“-trilobiten in zusammengeklapptem Zustande, also in Schwimmstellung: Die Augen überschauen dank ihrer rückwärtigen Stellung das Schwimmfeld, dem das Scharnier des Rumpfes beim Rückstoß zugewendet ist. (Abb. nach HOLM l. c. Taf. IV.)

Somit haben wir für den oben geschilderten *Dalmanites* nachtragend zu bemerken, daß er sein verschmolzenes Pygidium und die Elfzahl seiner nahezu dem einen Schwimmoptimum entsprechenden freien Rumpfsegmente in einem Milieu erworben haben muß, an das er vor Erwerb seines Schwanzstachels angepaßt war. Das Vorhandensein dieses letzteren weist unzweideutig auf einen abermaligen Wechsel der Lebensweise, auf eine Rückkehr zum Kriechen (auf relativ hartem Boden) hin. Wir können sonach in *Dalmanites* die Reste dreier Anpassungszyklen erkennen:

1) den Prototyp des nicht differenzierten, fußkriechenden Urtrilobiten,

2) die Differenzierung zu einer im freien Meere lebenden Schwimmform à la *Phacops*, und

3) die Rückkehr zu der sich auf hartem Boden fortstachelnden Lebensweise des *Limulustyps* (Vgl. Figur.)

Mehrfach ist bereits des *Acidaspis-Deiphon*-Typus gedacht worden. Dieser verrät die Anpassung an **planktonische Verhältnisse** so deutlich in dem Streben nach möglicher Oberflächengrößern, daß der Vergleich mit konvergenten rezenten Formen ohne weiteres seine Lebensweise verrät. Während die Schwimmformen zur Erreichung des Minimalwiderstandes den

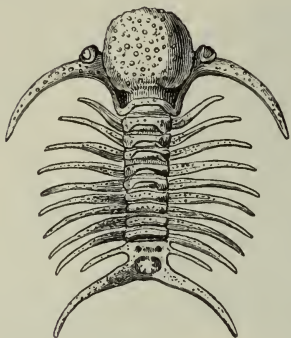


Fig. 18.

*Deiphon Forbesi* BARR. (Abb nach ZITTEL l. c. Fig. 1318.) Ein zu möglichst großer Oberflächenausdehnung spezialisierter Trilobit („Schwebertyp“), dessen stark verschmolzenes Schwanzschild und Neunzahl der freien Rumpsegmente die Rudimente einer früheren Anpassung an ein anderes Milieu („Schwimmertyp“) anzeigen.

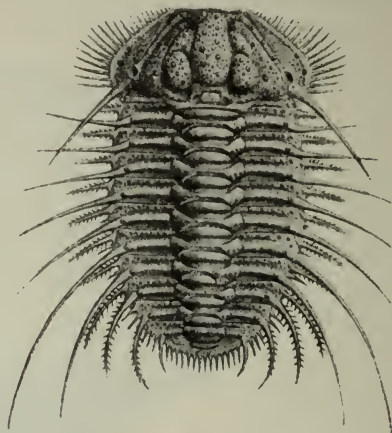


Fig. 19.

*Acidaspis mira* BARR. Extrem ausgebildeter „Schwebertyp“. Die Augen sitzen auf langen Stielen. Die hohlen Stacheln vergrößern die Oberfläche enorm, ohne das Gewicht allzusehr zu vermehren; Vgl. Erklärung zu Fig. 18. (Abb. nach BARRANDE l. c. Taf. 39.)

Körper wölbten und randliche Anhänge verloren, mußte hier im Gegenteil zur Erzielung eines möglichst großen Feldes von „totem Wasser“<sup>1)</sup> und zu rationeller Ausnützung der Oberflächenspannung Zahl und Länge der Anhänge möglichst vermehrt werden. Daß

<sup>1)</sup> Argumente, welche die Dicke und vermutliche Schwere anderer Trilobitenarten gegen diese Schwebmöglichkeit einiger Typen anführen, verlieren an Gewicht, wenn wir erwägen, daß wir über die spezifische Schwere der Trilobitenschale nichts wissen, daß aber eine chitinartige, dünne, in langen Stacheln ausgezogene Schale an der Oberfläche des Wassers erhebliche Tragkraft entwickeln mußte. Es sei hier nur an das bekannte physikalische Experiment des Schwimmenlassens einer (eingefetteten) Nähnadel auf einer Wasserfläche erinnert. — Die Stacheln selbst sind fast niemals massiv, sondern hohl, d. h. vermutlich mit Körpersäften gefüllt; ihr spezifisches Gesamtgewicht ist somit nicht allzuhoch zu veranschlagen. Als tragfähige Fläche kommen bei der eigenartigen Anordnung der Stacheln vor allem die zwischen diesen gespannten Wasserhäute zur Wirkung.

wir hier fast ausschließlich umgewandelte Schwimmtypen vor uns haben, ergibt zunächst deduktiv die Überlegung, daß im allgemeinen nur schwimmende Formen die Wasseroberfläche erreichen und an ihr sich — ehe die Anpassung an bewegungsloses Schweben völlig durchgeführt war — zeitweilig halten konnten. Tatsächlich zeigen u. a. *Deiphon* wie *Acidaspis* die deutlichen Reste des einstigen Schwimmmilieus: *Deiphon* hat 9, der stielläufige *Acidaspis* 9—10 freie Rumpfsegmente; beide haben noch deutliche

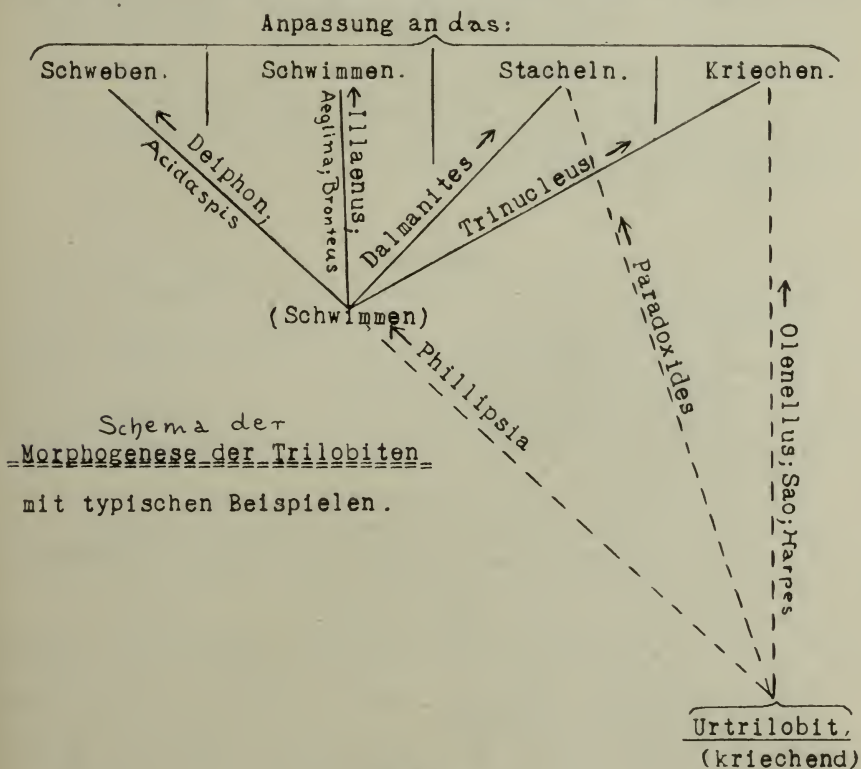


Fig. 20.

Reste eines einst stark entwickelten verschmolzenen Pygidiums u. a. m.

Somit können wir also DOLLOS Ansicht nicht beitreten, daß *Deiphon Forbesi*

erstens aktiv geschwommen habe,

zweitens dieses Schwimmen bei ihm ein vorhergehendes Kriechen direkt abgelöst habe, das seinerseits

drittens auf ein primäres Schwimmen gefolgt wäre. Vielmehr glauben wir die Gründe dargelegt zu haben, die die Ent-



wicklungsreihe des *Deiphontyps* vom Kriechen des Urtrilobiten über das aktive Schwimmen des *Praedeiphon* zum passiven Sichertreibenlassen des *Deiphon* geführt hat. (Vgl. Figur 20.)

Damit sei diese vorläufige Skizzierung beschlossen, nachdem wir die wichtigsten Milieus an einer Reihe von typischen Beispielen<sup>1)</sup> besprochen haben.

Wir hoffen gezeigt zu haben, daß eine von der Lebensweise der rezenten Fauna ausgehende entwicklungsmechanische Betrachtungsweise, die den Organismus nicht als fertig geschaffene Form, sondern als Produkt gleichbleibender oder wechselnder Lebensverhältnisse auffaßt, auch bei den ältesten, längst ausgestorbenen Geschlechtern zu interessanten Erkenntnissen führen kann, die der bisher zumeist üblichen rein systematisch registrierenden Paläontologie verschlossen waren.

#### Literatur.

- J. BARRANDE: Système silurien du centre de la Bohême. Prague, 1852. Vol. I. Supplément 1874.
- L. DOLLO: La Paléontologie étologique. Leçon d'ouverture du Cours de Paléontologie animale à l'Université de Bruxelles (20 octobre 1909). — Bull. Soc. belge de Géol. etc. XXIII pag. 406—417.
- G. HOLM: Illaeniden. Mém. de l'Ac. Imp. Sci. Pétersb. VII. sér. I. XXXIII, 1886.
- O. JAEKEL: Beiträge zur Beurteilung der Trilobiten. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 1901.
- Über die Agnostiden. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. 1909.
- S. LOCKWOOD: The Horse Foot Crab. American Naturalist IV, 1870|71.
- J. F. POMPECKI: Bemerkungen über das Einrollungsvermögen der Trilobiten. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. 1892.
- Über Calymmene. N. Jahrb. f. Min. etc. 1898, I.
- J. W. SALTER: A Monograph of British Trilobites. Palaeont. Soc. London 1864—83, Vol. XVII.
- F. SCHMIDT: Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten. Mém. de l'Ac. Imp. Sci. St. Pétersb. 1881—1907.
- C. D. WALCOTT: The Trilobite. New and old evidence relating to its organisation. Bull. Mus. Comp. Zool. VIII, 1881.
- The Fauna of the Lower Cambrian or Olenellus Zone X Ann. Rept. U. S. Geol. Surv. 1890, I.
- K. v. ZITTEL: Grundzüge der Paläontologie I, 1910.

<sup>1)</sup> Neben diesen findet sich naturgemäß eine ganze Anzahl von besonders spezialisierten seltenen Formen, deren Deutung hier zu weit führen würde. Als solche Beispiele seien *Ampyx tetragonus gigas*, dessen unmäßig langausgezogene Kopfstacheln lebhaft an die auf der Wasseroberfläche laufenden Spinnen erinnern, *Acidaspis* (?) *Buchi*, *Remopleurides*, *Lichas*, *Megalaspis*, *Eurycare* u. a. erwähnt.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [1911](#)

Autor(en)/Author(s): Staff Hans von, Reck Hans

Artikel/Article: [Ueber die Lebensweise der Trilobiten. 130-146](#)