

4. Ueber die Organisation der Trilobiten.

VON HERRN OTTO JAEKEL in Berlin.

Theil I.

Hierzu Tafel IV—VI.

Veranlassung zu vorliegender Schrift gab mir die Auffindung von Beingliedern bei cambrischen Trilobiten, deren Studium mich dann zu weiteren Betrachtungen über die Organisation dieses uralten Arthropodentypus anregte. Es scheint mir zweckmässig, zunächst an der Hand der neuen Funde den Beinbau der Trilobiten zusammenfassend zu erläutern und daran Betrachtungen über die Beurtheilung des sonstigen Körperbaues anzuknüpfen. Für letztere muss der Rückenpanzer und dessen Gliederung den naturgemässen Ausgangspunkt bilden.

I. Der Beinbau der Trilobiten.

Eine zufällige Beobachtung eigenthümlicher Zersetzungserscheinungen an einem Steinkern einer *Ptychoparia striata* EMMR. aus dem Cambrium von Podtrnım bei Tejrovic in Böhmen veranlasste mich, den daselbst hervortretenden Linien mit der Präparationsnadel nachzugehen — der Erfolg war ein sehr überraschender, es kamen allmählich die proximalen Beinglieder der 6 vorderen Rumpfsegmente und theilweise auch die der Mundregion einzeln und in deutlicher Umgrenzung zum Vorschein.

Da das Gestein, in dem sich der genannte Trilobit befindet, ein ziemlich grobkörniger Sandstein ist, so bedarf diese — bisher an Tausenden weicher eingebetteter Exemplare vergeblich gesuchte — Erhaltungsart der Beine besonderer Erläuterung. Der ganze Trilobitenkörper ist nach dem Tode auf dem Meeresgrunde im Sand ausgebreitet, der in alle offenen Körpertheile eindrang und geschlossene Skelettheile umhüllte. In den Innenraum der letzteren drang später der feinere Bodensatz ein, der nun seinerseits einen Steinkern derselben herstellte. Der mit kohlenurem Kalk imprägnirte Chitinpanzer ist, wie meist in Sandsteinen, später durch kalklösende Sickerwässer aufgelöst, bezw. in ein

eisenhaltiges Staubpulver umgewandelt. Von diesem Auslaugungsprocess wurden aber nicht nur die Theile des Rückenpanzers, sondern auch die Beine und das Hypostoma betroffen.

Die erste Etappe der Präparation ergab das Taf. IV, wiedergegebene Bild. Dasselbe zeigt nach Entfernung des Rückenpanzers dessen Innenfläche und darunter die Glieder der Beine von der Rückenfläche, d. h. der Innenseite des Körpers aus. Ihre Schalen waren, wie gesagt, bereits zerstört, ihre letzten Reste wurden als schwammiger Staub durch Präparation künstlich von mir entfernt, so dass die sichtbaren Glieder als Steinkerne, d. h. als Ausfüllung ihres Skeletlumens erhalten sind. Von solchen sind nun in jedem Segment jederseits zwischen der Mittellinie der Spindel und deren Grenzfurche gegen die Pleuren 3 kurze Glieder vorhanden, die nach den Seiten an Dicke abnehmen. Diese Theile sind in Tafel V stärker vergrössert.

Die ersten Glieder liegen an der Symphyse mit breiter Fläche an einander und zeigen eine der Mittellinie nahezu parallele Einkerbung, deren Verlauf bei den verschiedenen Beinpaaren etwas wechselt. Es scheint, wenn man die einzelnen kleinen Lageverschiebungen in den Segmenten abrechnet, dass diese „inneren Mittelrandfurchen“ sich nach den hinteren Beinpaaren zu etwas mehr von einander entfernten und sich stärker vertieften. Der übrige Theil dieser ersten Glieder, die wir als „Basalglieder“ betrachten müssen, hat die ungefähre Form eines Rhombus, dessen längere Diagonale die Mittellinie des Körpers nach vorn in einem Winkel von etwa 40° schneidet. Die dorsale Oberfläche dieser Stücke gleicht im Uebrigen einem Polster.

Die weiteren nach rechts bzw. links folgenden Stücke sind wesentlich dünner, das zweite derselben auch erheblich kürzer als das erste Basalglied, von oblongem Umriss und der längeren, nach vorn und innen gewendeten Seite des letzteren angelagert.

Die dritten Glieder sind nach vorn und seitwärts gerichtet, etwa um $\frac{1}{3}$ schmaler als die vorher genannten, aber etwas länger als dick. Im Ganzen haben sie eine walzenförmige Gestalt und machen dadurch im Gegensatz zu den vorher genannten den Eindruck stärker beweglicher Beinglieder.

Die dorsale Oberfläche der hier besprochenen Glieder, die also in Wirklichkeit den Abdruck ihrer Skeletinnenseite darstellt, ist polygonal gefeldert (Taf. V). Diese Liniirung kommt nicht etwa durch dichte Anlagerung von Sandkörnern zu Stande, denn solche groben Körner sind in's Innere der Glieder gar nicht eingedrungen, sondern muss organischen Ursprungs sein. Die nach dem Innern der Glieder vortretenden netzartigen Leisten sind also offenbar Seitenwände grosser cuticularer Zellen, wie sie sich

auch sonst bei Arthropoden als Unterlage des verkalkenden Panzers finden. Sie erreichen hier allerdings eine besonders stattliche Grösse. Allem Anschein nach waren sie nur in einer einzigen Zelllage angeordnet, da sonst die Ausfüllungen äusserer Zellen sich von den tiefer gelegenen hätten ablösen lassen; das war aber nirgends der Fall.

Da sich einzelne der beschriebenen Beinglieder als Steinkerne von ihrer Unterlage ablösten, so lag die Möglichkeit vor, durch Entfernung derselben die ventrale Unterseite der proximalen Beinglieder freizulegen. Dieser Versuch, den ich auf die linke Seite des Objectes beschränkte, führte leider nicht zu der erwünschten Klarstellung, da es sich als unmöglich erwies, die Substanz der Beinglieder an ihrer Ventralseite vollständig zu entfernen. Entweder war dieselbe durch Leisten oder ansitzende Borsten so rauh sculpturirt, dass sie sich deshalb aus dem groben Sandstein nicht mehr klar abhob, oder die Differenzirung der chemischen Erhaltung der Panzersubstanz gegenüber dem umgebenden Gestein war hier nicht mehr ausreichend, um eine nachträgliche Abtragung der organischen Gewebe zu ermöglichen. So ist leider das Tafel VI restaurirte Bild der Unterseite insofern nur schematisch und nicht im Detail controllirt, als nur der Umriss und die Lage der proximalen Beinglieder, nicht aber die Sculptur ihrer Ventralseite beobachtet und dargestellt werden konnte.

Von den Beinpaaren des Kopfes habe ich kein klares Bild erhalten können. Ihre Heranziehung zu den specialisirteren Kaufunctionen bedingte offenbar eine feinere Differenzirung ihrer Form und erschwerte dadurch ihre Erhaltung und Freilegung. Immerhin liessen sich folgende Thatsachen feststellen.

Unter dem sog. Occipital- oder Nackenring des Kopfschildes lag als letztes des Kopfes ein Beinpaar, dessen erhaltene Theile nicht wesentlich von den folgenden Beinpaaren des Rumpfes abweichen. Seine hier sichtbaren 3 proximalen Glieder sind zwar von der Mittellinie etwas aus einander gerückt, aber im Uebrigen den Rumpfbeinen doch ganz ähnlich, und das ist insofern nicht überraschend, als der sog. Nackenring des Kopfschildes in der Regel den Eindruck eines Rumpfsegmentes macht. Die formale Annäherung an die letzteren würde also auch in der Form der Beine zum Ausdruck gekommen sein. Allerdings ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass deren distale Theile nicht zur Lokomotion, sondern zur Nahrungszufuhr verwendet wurden, denn der diesbezüglichen Cooperation ist doch wohl in erster Linie die Verschmelzung der vorderen Rumpfsegmente zu einem Kopf zuzuschreiben. Was nun die Zahl dieser Kopfsegmente betrifft, so

ies das vorliegende Exemplar nicht im Zweifel darüber, dass ausser dem Beinpaare des genannten Occipitalsegmentes nur drei vordere, im Ganzen also vier Kopfbeinpaare vorhanden waren. Die drei vorderen lagen in die drei Seitenloben der Glabella eingebettet. Sie waren im Einzelnen zwar nicht gut erhalten, aber doch insoweit, dass ihre Oberseite in den Gruben freigelegt werden konnte. Theilweise habe ich ihre Reste dann aus den Gruben entfernt und mich überzeugt, dass deren Form wesentlich durch die proximalen Glieder bestimmt war. Die des zweiten und dritten Beinpaares waren mit kräftigen, rückwärts gewendeten Borsten versehen und ihre Basalglieder anscheinend stark ausgebreitet.

Dieses scharf ausgeprägte Lageverhältniss zwischen den Kopfbeinen und den Loben des Kopfschildes giebt uns die Möglichkeit an die Hand, aus der Lage und Form der Loben auf die Beine zu schliessen und damit für die Beurtheilung dieser letzteren zuverlässige Anhaltspunkte zu gewinnen.

Es ist nicht ganz leicht, die vorliegenden Thatsachen mit den in neuester Zeit von BEECHER¹⁾ auf Grund breit angelegter Studien hergestellten Reconstructions der Trilobitenbeine in Einklang zu bringen. Diese Schwierigkeiten sind um so überraschender, als *Ptychoparia* und der von BEECHER untersuchte *Triarthrus* sehr nahe verwandt sind, also wesentliche Verschiedenheiten in ihren wichtigsten Organisationsverhältnissen kaum darbieten können.

Die besprochenen Beobachtungen scheinen auf den ersten Blick kaum vereinbar mit denen von BEECHER, wenigstens soweit dieselben in dessen bekannten Reconstructionsbildern zum Ausdruck gebracht sind. Die wichtigsten Differenzpunkte sind folgende: BEECHER giebt nur je ein Basalglied im Bereich der Rhachis an und verlegt dieselben an die Grenze von Rhachis und Pleuren. Nach meinen Beobachtungen liegen aber jederseits je drei Beinglieder im Bereiche der Rhachis, und die innersten derselben stossen in der Mittellinie der Unterseite zusammen.

¹⁾ W. D. MATTHEW, On Antennae and other appendages of *Triarthrus Becki*. (Am. Journ. Science, XLVI, S. 121. 1893.)

C. E. BEECHER, On the thoracic legs of *Triarthrus*. (Ebendort S. 467.) — The appendages of the pygidium of *Triarthrus*. (Ebendort XLVII, S. 298, 1894.) — FURTHER Observations on the ventral structure of *Triarthrus*. (Am. Geol., XV, S. 91, 1895.) — Structure and appendages of *Trinucleus*. (Am. Journ. Science, XLIX, S. 307. 1895.) — The morphology of *Triarthrus*. (Ebendort, (4), I, 1896.) — „Trilobita“ in Textbook of Palaeontology by K. A. v. ZITTEL, Translated and edited by CHARL. R. EASTMAN, S. 680, London u. New York 1900.

C. D. WALCOTT, The Trilobite: new and old evidence relating to its organisation. (Bull. Mus. Comp. Zool. VIII, 10, 1881.) — Note on some appendages of the Trilobites. (Proc. Biol. Soc., Washington 1894, S. 89.)

Solche Differenzen können nun unmöglich existirt haben, zumal der von BEECHER untersuchte *Triarthrus* und die oben beschriebene *Ptychoparia* derselben Familie angehören. Da sich nun gegen die Thatsächlichkeit der Form und Stellung der hier beschriebenen 3 proximalen Beinglieder von *Ptychoparia* keinerlei Einwände erheben lassen, so muss BEECHER durch den ungünstigen Erhaltungszustand seiner Stücke von *Triarthrus* über diese Organisationsverhältnisse getäuscht worden sein. Er sagt hierüber¹⁾: „The form of the coxopodite, or basal portion, was at that time unknown. With the present material it is possible to add several details. The most important are the inward prolongation of the coxopodite of each limb towards the axial line, forming a gnathobase, and the progressive development of this member. First it has a slender cylindrical form in the posterior half of the series, then becomes flattened and denticulate, and finally widens, until on the head it forms the triangular plate-like coxopodite, with masticatory ridge and functioning as a gnathite.“ Ich meine, dass man durch das Unbestimmte dieser Angaben schon die Lücken der Beobachtung und thatsächlichen Erhaltungsform durchschimmern sieht. Das scheint mir auch ganz verständlich, wenn man erwägt, dass die Erhaltung der Beine von *Triarthrus* durch eine feine Verkiesung, d. h. einen zarten Ueberzug von Schwefeleisen, bezw. Schwefelarseneisen zu Stande gekommen ist. Dabei sind die frei am Körper vorragenden Theile am vollständigsten überkrustet, wie ich mich auch an derartigen Exemplaren von *Triarthrus* in der Berliner Sammlung überzeugen konnte. Da die Verkiesung sich auf die Oberfläche beschränkte, mochten wohl die inneren Wände der proximalen Beinglieder davon nicht betroffen werden, und mussten diese letzteren also für eine plastische Erhaltung ungeeignet machen. So erklärt sich meines Erachtens der Umstand, dass die drei proximalen Beinglieder von *Triarthrus* so erhalten wurden, wie sie BEECHER sah, dass ihre Form nach innen zu undeutlich wird, und ihre Gliederung durch Zusammensinken verschwimmt. Entgegen der Auffassung von BEECHER wird man nun auch für *Triarthrus* die ursprüngliche Existenz dreier proximaler Beinglieder annehmen dürfen, deren Basalglieder innerhalb des Thorax und Schwanzes in der Mittellinie der Rhachis zusammenstiessen. In der Kopfgregion dürfte der Mund dieselben entsprechend der Darstellung BEECHER's auseingedrängt haben.

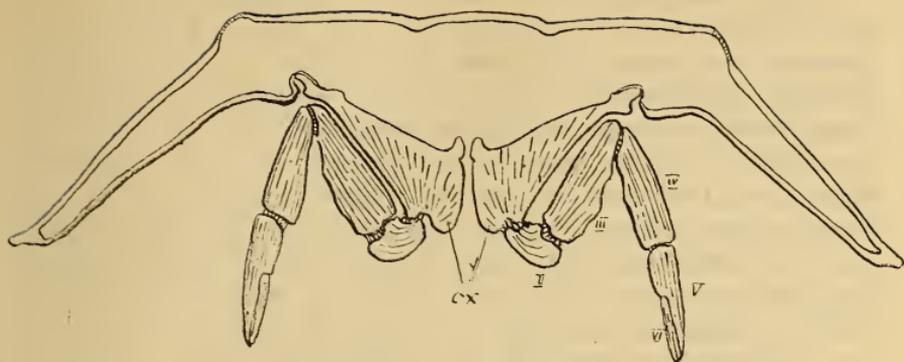
BEECHER giebt ferner an, dass die Beine der vier hinteren

¹⁾ C. E. BEECHER, Further Observations on the ventral structure of *Triarthrus*. (Am. Geologist, Februar 1895, S. 95.)

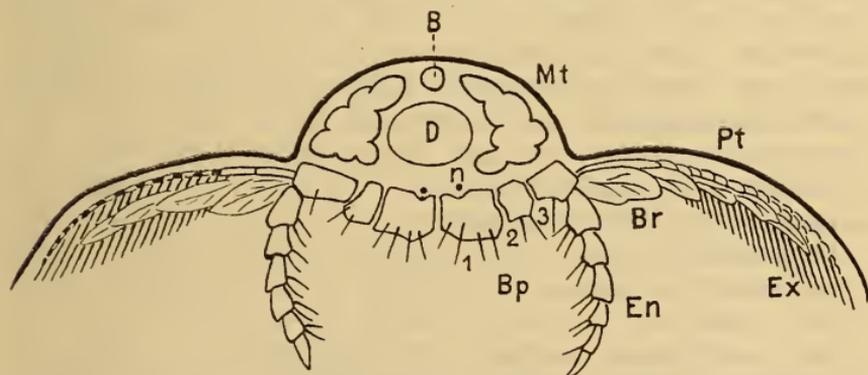
Kopfsegmente denen des Rumpfes sehr ähnlich gebaut waren, dass dagegen das vorderste Beinpaar einstrahlig war, indem es jederseits nur aus einer einfachen Antenne bestand. Demgegenüber konnte ich feststellen, dass zwar das hinterste occipitale Beinpaar denen des Rumpfes durchaus ähnlich gebildet war, dass dagegen die drei nach vorn folgenden Beinpaare schon in ihren proximalen Gliedern unterhalb der Glabella wesentlich abweichend ausgebildet waren. Aus diesen Verschiedenheiten lässt sich folgern, dass auch die distalen Theile dieser, der Kaubewegung dienenden Beine für diesen Zweck stärker specialisirt waren.

Nach den Reconstructionen BEECHER's könnte als Normallage der Füße erscheinen, dass diese seitlich weit über den Rand des Rückenpanzers hinaus ragten; ich möchte aber für sicher halten, dass dies nur bei solchen, sich nicht einrollenden Formen wie *Triarthrus* der Fall war, dass dagegen bei allen anderen die Beine vollständig durch die Seitentheile des Rückenpanzers, die Pleurotergiten, bedeckt wurden, die jene bei der Einrollung vollkommen umschliessen mussten und auch ihrer ganzen Form nach zu ihrer stetigen Ueberdachung geschaffen und unmittelbar veranlasst waren. Ich habe daher auch in der schematischen Figur Taf. VI die Grösse der Exopoditen unter Berücksichtigung dieses Gesichtspunktes entsprechend kürzer dargestellt.

Die besprochenen Beobachtungen an *Ptychoparia* scheinen mir nach Klarstellung obiger Differenzpunkte die ungemein wichtigen Entdeckungen der amerikanischen Forscher in erfreulichster Weise zu ergänzen und einige Lücken und Unsicherheiten der bisherigen Auffassung zu beseitigen. Wenn ich hiernach auf's Neue auf Taf. VI eine Reconstruction der Beine eines Trilobiten versuche, so bin ich natürlich überzeugt, dass derselben noch mancherlei Unsicherheiten anhaften. Vor Allem ist die Form der Mundbeine noch nicht genau klarzustellen, ferner ist zu beachten, dass die drei Proximalglieder der Rumpfbeine nur von ihrer Innenseite klar beobachtet werden konnten, und daher weder ihre ventrale Sculptur, noch auch die Art der Abgliederung von Endopodit und Exopodit sicher zu stellen war. Ich glaube indess bei gleichmässiger Bewerthung der verschiedenen einschlägigen Beobachtungen, dass die Theilung am dritten Fussglied erfolgte, dass sich der Exopodit in die ventrale Hauptrinne der Pleuren legte, und die Endopoditen als Lauffüsse nach unten gerichtet waren, wobei sie an der ventralen Vorwölbung der longitudinalen Einstülpungen des Rückenpanzers, wie bei *Limulus*, ein Widerlager als Stützpunkt fanden.



Figur 1. Die Stellung der Kopfbeine am Rückenschild von *Limulus*. $\frac{1}{2}$ nat. Gr. — Die innersten (Cx) dienen als Kauladen und sind demgemäss als Coxopodite bezeichnet, sie sind infolge dieser Function sehr vergrössert und namentlich stark nach der Seite verbreitert, so dass sie die folgenden zwei Basalglieder (II u. III) seitlich überragen und von der Unterfläche des mittleren Kopftheiles abdrängen. Wenn wir von dieser Specialisirung absehen, ist die Stellung der drei Basipoditen dieselbe wie bei *Ptychoparia* (Taf. V, Fig. 2). Namentlich lehnen sich auch hier die dritten Glieder knieförmig an die Grenze zwischen mittlerem und seitlichem Panzer an. Die folgenden Glieder (IV—VI) sind als Endopodit aufzufassen. Exopoditen fehlen den Beinen des Kopfschildes, sind aber an denen des Schwanzschildes vorhanden, wo sie mit den Endopoditen zu Kiemenfüssen specialisirt sind.



Figur 2. Schematischer Querschnitt durch ein Rumpsegment eines Trilobiten, um zunächst die Stellung und Form der Beine zu erläutern. Die Stücke 1—3 sind die Basipoditen, deren drittes Stück sich an die ventral vorspringende und meist verdickte Ecke von Meso- Pleurotergit (Mt, Pt) anlehnt. Vom dritten Gliede sondert sich 1) der Endopodit (En), der nach den Beobachtungen von WALCOTT und BEECHER und einer eigenen Wahrnehmung bei einem anderen Exemplar von *Pod. trim* restaurirt ist, 2) der borstenbesetzte Exopodit (Ex) in der bei *Triarthrus* beobachteten Form und wahrscheinlich 3) eine Kieme (Br), welcher wohl im Zustande der Einrollung durch ein bei *Asaphus* von VOLBORTH beobachtetes Loch in dem Pleurotergiten Wasser zuströmte. In die oben erwähnten inneren Furchen der ersten Basipoditen verlege ich die beiden ventralen, schwarz gezeichneten Nervenstämmen. D der Darm, daneben wahrscheinlich Drüsen, darüber die Längsmuskeln und ein ringförmig gezeichnetes Blutgefäss (B).

Seit BURMEISTER's und BARRANDE's classischen Studien über den Beinbau der Trilobiten hat sich unsere Kenntniss der Arthropoden-Formen sehr wesentlich bereichert. Für die Beurtheilung ausgestorbener, nur in ihren Skelettheilen erhaltener Typen kommen dabei naturgemäss wesentlich nur die stark hervortretenden Differenzirungen der äusseren Form in Betracht. Wenn eine Beziehung fossiler und lebender Formen damit nur einseitig gestützt wird, so kann man doch dem gegenüber wieder nicht im Zweifel sein, dass wir in der Beurtheilung der Umbildungs-Möglichkeiten und damit in der Beurtheilung der Unterschiede lebender Formen auch noch sehr im Dunklen tasten.

Ein Punkt scheint mir von grosser Bedeutung, die Zweispaltigkeit der Füsse. Wir wissen jetzt, dass eine solche sehr primitiven Arthropoden-Typen dauernd zukommt (*Cirripedia*, *Ostracoda*, *Schizopoda*, *Copepoda*) und bei anderen (*Decapoda*) ontogenetisch der definitiven Einheitlichkeit der Füsse vorangeht. Dass sie auch stammesgeschichtlich alt ist, beweist der paläozoische *Gamponyx* aus dem Perm von Lebach, der¹⁾ diese Schizopodie in einer ausgezeichnet einfachen Ausbildung zeigt.

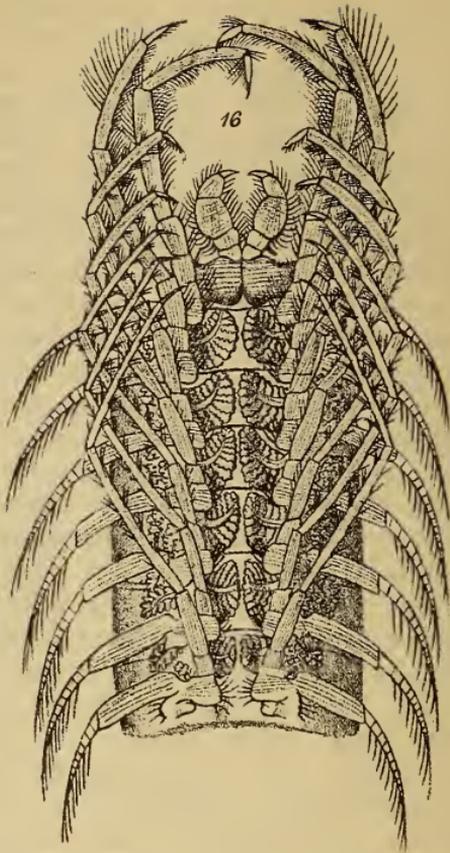
Wenn demnach der Besitz von Spaltfüssen bei den Trilobiten primitiv erscheint, so gewinnt die Ausbildung der Theiläste noch ein besonderes Interesse. Es kann nach den Beobachtungen BEECHER's an *Triarthrus* nicht dem geringsten Zweifel mehr unterliegen, dass die Exopoditen des Rumpfes mit kräftigen, starren, in einer Ebene rückwärts ausgebreiteten Borsten versehen waren und demgemäss zum Schwimmen dienten (Taf. VI). Andererseits sprechen verschiedene Beobachtungen dafür, dass die Trilobiten auch Laufbeine besaßen. WALCOTT hat Endkrallen an gegliederten Beinen beschrieben. Gewisse Kriechspuren, wie z. B. *Protichnites* OWEN, mit parallelen Reihen rundlicher Einstiche neben der medianen Schlepplspur eines zugespitzten Pygidiums werden wohl mit einem gewissen Recht auf Trilobiten bezogen²⁾, und könnten ebenfalls nur als Eindrücke von Laufbeinen, nicht aber von borstenbesetzten Schwimmfüssen gedeutet werden.

¹⁾ ANT. FRITSCH, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, hat allerdings soeben eine abweichende Darstellung von *Gamponyx* gegeben, in der er namentlich die Existenz von Spaltfüssen auf Grund der Exemplare des Berliner Museums bestreitet. Ich kann auf Grund derselben Exemplare nur die Richtigkeit von H. v. MEYER's Darstellung voll bestätigen, da ich mich und andere Collegen von der Theilung der Füsse klar überzeugen konnte. Auch die Zahl der Körpersegmente dürfte in der Darstellung FRITSCH's nicht richtig angegeben sein.

²⁾ Journal. Geol. Soc., VIII, 1852.

In Betracht kommt ferner die äussere Aehnlichkeit in der Körperform mit den Limuliden, zumal dieselben durch silurische Zwischenformen mit den Trilobiten eng verknüpft zu sein scheinen. Für Ausschlag gebend in dieser Frage möchte ich aber den Gesamthabitus des Trilobitenkörpers halten, der für eine ausgiebigere Schwimmleistung viel zu breit, zu schwer skeletirt und mit seinem ausgeprägten Einrollungsvermögen viel zu sehr dem Bodenleben angepasst war. Aus diesen Gründen würde auch, wenn gar keine directen Anhaltspunkte dafür vorlägen, auf eine Kriechfähigkeit, also den Besitz von Laufbeinen zu schliessen sein. Wenn wir jetzt nach den Darstellungen BEECHER's die Exopoditen als Schwimmorgane ausgebildet sehen, müssen die ebenfalls sichergestellten Endopoditen im Allgemeinen bei den Trilobiten als Laufbeine entwickelt gewesen sein.

In einer der supponirten ähnlichen Form finde ich die Beine bei *Gnathophausia*, einem weit verbreiteten marinen Schizopoden, (Textfig. 3.) Bei einem Urtheil über die Existenz oder gar die Form von Kiemenanhängen bei Trilobiten wird eine möglichste Zurückhaltung am Platze sein, da wir hierin bei den lebenden Arthropoden eine ausserordentlich grosse Mannigfaltigkeit antreffen. Dass die Trilobiten an ihren Extremitäten Kiemen besaßen, ist aber sehr wahrscheinlich, und dass diese dann bei der Einrollung unter dem Rückenpanzer Platz finden mussten, ist zweifellos. Eine Localisation derselben unter dem starren Pygidium würde ich nach der Gesamtförm für möglich halten, wenn nicht die uniforme Ausbildung der Beinpaare einen gleichmässigen Besatz aller Beinpaare wenigstens des Rumpfes mit Kiemenanhängen wahrscheinlicher machte. Wahrscheinlich waren die Athmungs- oder Geschlechtsorgane unter dem Pygidium accumulirt; dafür spricht der Umstand, dass Laufthiere eine zu wenig schematische Bewegungsform haben, als dass die sie tragenden Segmente sonst so einheitlich verschmolzen wären, wie dies im Pygidium der Fall ist. Wenn ihre Beine aber wenig oder gar nicht zum Laufen dienten, also einer Hauptfunction enthoben waren, so liegt es wohl nahe, ihnen die stärkere Ausbildung einer dorthin passenden Nebenfunction zuzuschreiben. Als Vergleichsobject kommt hier *Limulus* sehr in Betracht, dessen Beine bekanntlich unter einem dem Pygidium der Trilobiten ganz ähnlichen Schilde ausschliesslich als Kiemenblätter ausgebildet sind.



Figur 3. Ventralseite des Rumpfes von *Gnathophausia longispina* Sars (Chall. Rep., XIII, t. 8, f. 16) mit den Maxillarfüssen und 7 Rumpfbeinen. An letzteren die kammförmigen Exopoditen an der Seite, die langgliedrigen Endopoditen in der Mitte und an deren Basis die Kiemenblätter.

II. Die Gliederung des Trilobitenkörpers.

Die Metamerie, d. h. die axiale Aufeinanderfolge gleichwerthiger Theilstücke (Metameren oder Segmente) tritt bei dem Körper der Trilobiten in der Regel sehr deutlich hervor, indem die Theilstücke meist so deutlich von einander gesondert sind, dass man die Zahl der Metameren schon an der äusseren Form ohne Schwierigkeit abzählen kann. Einige principielle Streitpunkte der Zählweise, auf die ich später zurückkommen werde, beeinträchtigen die Thatsache nicht; dagegen wird der Process der Metamerie, der ich die seriale Sprossung gleichförmiger Com-

ponenten zu Grunde lege¹⁾, dadurch modificirt, dass sich mit absoluter Constanz eine bestimmte Anzahl vorderer Segmente (7 oder 8 einschliesslich des vordersten Acron) von vornherein als Theile eines einheitlichen Kopfes anlegen, während eine wechselnde Zahl (4—30 einschliesslich des hintersten Telson) innerhalb der Ontogenie — hier später; dort früher — zu einem einheitlichen Abdomen verschmelzen. Man ersieht aus den graduellen Unterschieden in der Anlage des Abdomens, dass auch die einheitliche Anlage des Kopfes eine secundäre Erscheinung gegenüber einer primitiven Metamerie sein muss. Ontogenetisch erscheint aber bei den Trilobiten der Kopf immer als Einheit, der Schwanz nur bei den specialisirtesten Formen (Trinucleiden, Ampyciden).

Während sich die Segmente des Kopfes zeitlich und räumlich hintereinander anlegen konnten, bedingte die Schwanzbildung eine Verschiebung der Knospungszone neuer Segmente an ihren Vorderrand. Aeusserlich scheinen sich in der Ontogenie der Trilobiten die Rumpfsegmente vom Kopfschild abzusondern, tatsächlich erfolgt aber bei allen derartigen Formen die Bildung neuer Segmente an dem Vorderrand der dahinter combinirten Segmente, also in diesem Falle des ganzen relativ umfangreichen

¹⁾ In der Zoologie ist die ältere Auffassung, dass die Metamerie auf einen Sprossungsprocess der Theilstücke zurückzuführen sei, neuerlich vielfach verdrängt worden durch die Vorstellung, dass die Segmentirung der „Episomata“, wie ich diesen Thiertypus kurz benannte (Die Stammform der Wirbelthiere. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1896) in derselben Weise zustande gekommen sei, wie in quergegliederten Organen, z. B. den Antennen, d. h. also, dass ein ursprünglich einheitlicher Körper secundär in Segmente zerfallen sei. So nahe diese Idee liegt, so wenig scheint sie mir gerade mit den embryologischen Daten in Einklang zu stehen. Denn danach müsste sich die Ontogenie der Episomata in der Weise vollziehen, dass sich ihr Körper einheitlich anlegte und erst nachträglich sich in Theilstücke zerlegte. Thatsächlich legen sich aber und zwar successiv wie bei der Sprossung die Theilstücke selbständig an, um sich bei energisch thätigen Formen secundär dem Ganzen mehr und mehr unterzuordnen und damit ihre primäre Selbständigkeit und morphologische Gleichberechtigung aufzugeben. Ich bekenne mich also rückhaltslos zu der älteren Sprossungstheorie und stelle mir vor, dass die axiale Sprossung bei monopolar beweglichen Thieren im Grunde auf einer secundären Zerlegung eines zu lang auswachsenden Körpers beruht, dass die Heranziehung der so producirten Tochterindividuen in den Differenzirungsbereich des Mutterthieres einen wesentlichen Fortschritt der Organisation desselben ermöglichte, und dass eben diese auf Arbeitstheilung beruhende Differenzirung der einzelnen Körperregionen deren Theilstücke so zusammenfassen kann, dass gelegentlich, wie z. B. bei der Bildung des Kopfes, auch die ontogenetische Einzelanlage der cooperirenden Metameren-Complexé stark zurücktreten kann.

Abdomens. Wenn wir also in einer Entwicklungsreihe eines Trilobiten ein Exemplar mit fünf und ein anderes mit sechs Rumpsegmenten sehen, so ist nicht das vordere derselben, sondern das hintere als das neuere zu betrachten.

Die Zahl der Segmente, die auf diesem Wege bei Trilobiten producirt werden, unterliegt viel grösseren Schwankungen als in irgend einer anderen Abtheilung der Arthropoden. Das ist jedenfalls ein Kennzeichen ihrer primitiven Indifferenz im Punkte der Segmentirung, die bei den uns bekannten jüngeren Typen an viel engere Grenzen oder sogar an ganz bestimmte Zahlen gebunden ist. Folgende Beispiele mögen eine Uebersicht über diese Verschiedenheit bei Trilobiten geben, wobei ich für den Kopf einschliesslich des Acron aus später erörterten Gründen 8 Segmente rechne.

	Kopf.	Rumpf.	Schwanz.	Zusammen.
Agnostiden	8	2	? 3—4	? 13—14
<i>Aeglina</i>	8	6	5	19
<i>Microdiscus</i>	8	3—4	10—11	ca. 22
<i>Trinucleus</i>	8	6	10	24
<i>Bronteus</i>	8	10	7	25
<i>Proetus</i>	8	10	ca. 8	26
<i>Sao</i>	8	17	2	27
<i>Arionellus</i>	8	16	3—4	28—29
<i>Conocephalites</i>	8	14	6—7	28—29
<i>Calymmene</i>	8	13	8	29
<i>Cyphaspis</i>	8	15	7	30
<i>Asaphus (nobilis)</i>	8	8	15?	31?
<i>Chasmops</i>	8	11	14	33
<i>Paradoxides</i>	8	20	5—10	ca. 35
<i>Arethusina</i>	8	22	5—6	35—36
<i>Dalmanites</i>	8	11	19 ca.	38
<i>Harpes</i>	8	29 ca.	4 ca.	41
<i>Dionide</i>	8	6	30	44

Aus dieser Uebersicht ergibt sich, dass die Zahl der Segmente keinen Maassstab bilden kann weder für die Verwandtschaft, noch für die phylogenetische Entwicklungshöhe, da sich aus obiger Anordnung weder eine Gruppierung von Formenkreisen ergibt, noch aus der Zahlenfolge irgend eine Beziehung zu der historischen Aufeinanderfolge der Typen erkennen lässt. Nur ganz im Allgemeinen lässt sich bei den jüngeren Typen eine Zunahme constatiren; umgekehrt scheint dagegen die Entfaltung einer ge-

ringen Segmentzahl vielfach auf Hemmungen des ontogenetischen Ausreifens der Formen zu beruhen. Dafür, dass plötzliche Hemmungen der Ontogenie in grösserem Individuenkreise festgehalten und morphologisch bedeutsam werden können, werde ich an anderer Stelle auf breiterer Grundlage Material zusammenstellen, das mir namentlich aus der Stammesgeschichte der Echinodermen in grossem Umfange und überraschender Deutlichkeit vorliegt.

Eins lässt sich dagegen aus vorstehender Tabelle klar ersehen, dass bei den Formen mit höherer Segmentzahl die des Rumpfes und Schwanzes vikariiren. Man beachte z. B. *Harpes* mit 29 Rumpf- und 4 Schwanzsegmenten und *Dionide formosa* mit 6 Rumpf- und ca. 30 Schwanzsegmenten oder vergleiche Formen wie *Paradoxides*, *Arionellus* mit Formen wie *Proetus* und *Dalmanites*. Es scheint also, dass sich die Organismen durch Bildung eines grossen Schwanzes morphogenetisch verausgabten, so dass die Entwicklung der Rumpfsegmente dann in bescheidenen Grenzen zurückblieb, und dass andererseits bei den älteren Formen, bei denen die Bildung des Abdomens sich noch in engen Grenzen hält (*Paradoxidae*, *Olenidae*), der Entfaltung einer grösseren Zahl von Rumpfsegmenten nichts im Wege stand.

Auf die heterodyname Differenzirung der Metameren werde ich erst später bei Besprechung der einzelnen Abschnitte des Körpers eingehen, erinnere aber schon hier daran, dass sicher die Beinpaare des Kopfes und wahrscheinlich auch die des Schwanzes in ihrer Function und demgemäss auch in ihrem Bau nicht unerheblich von den normalen des Rumpfes abwichen.

III. Der Rückenpanzer.

Im Gegensatz zu den Beinen ist der Rückenpanzer der Trilobiten uns in allen Einzelheiten bekannt. Es will mir aber doch scheinen, als wenn seiner Beurtheilung durch Bezugnahme auf den Beinbau und die neueren Studien der Zoologen über die Organisation und Ontogenie anderer Crustaceen¹⁾ noch manche

¹⁾ Als Handbücher zu meiner diesbezüglichen Information benutzte ich namentlich:

E. KORSCHLET u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, II. Jena 1892.

ARNOLD LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Jena 1894.

Ausserdem erhielt ich werthvolle Auskunft und Hinweise von meinem Collegen Herrn Privatdocent Dr. HEYMONS in Berlin, dem ich für diese Freundlichkeit und für die Benutzung der Correcturbogen seines demnächst erscheinenden Werkes über die Entwicklungsgeschichte des Scolopenders (Zoologica Heft 33) zu sehr grossem Danke verpflichtet bin.

neue Seite abzugewinnen sei. BEECHER's Restauration der Beine hatte für mich immer das Unnatürliche, dass darin die Organisation und Stellung der Beine nicht genügend in Correlation mit den Eigenheiten des Rückenpanzers gebracht war.

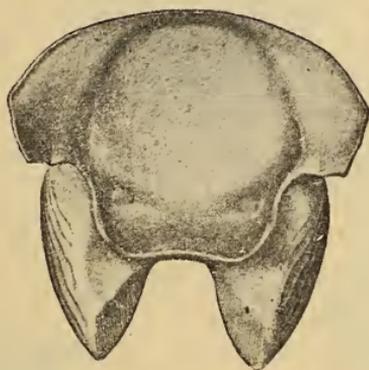
A. Die ventral gelegenen Stücke.

Die lineare Aufeinanderfolge der Segmente ist bei den Trilobiten ebenso wie bei den meisten Arthropoden dadurch modificirt, dass der vordere Körperpol ventral umgebogen ist, sodass der Mund nicht mehr am vorderen Körperende, sondern ventral hinter demselben gelegen ist. Die Veranlassung zu dieser Umbiegung, die sich ja in ganz analoger Weise bei den tetrapoden Wirbelthieren wiederfindet, ist wohl darin zu suchen, dass bei einer Lebensweise auf dem Boden die Nahrung wesentlich von unten aufgenommen wird. Auf den Gang dieser Umbildung dürfte ferner bei den Arthropoden bestimmend eingewirkt haben der Umstand, dass diese Einbiegung eine grössere Anzahl von Beinpaaren am Mund zusammenschaarte, wo sie zur Heranführung und Zerkleinerung der Nahrung vortheilhafte und vielseitige Verwendung fanden.

In welcher Weise sich die Ursegmente des Körpers und das Acron mit dem Munde an dieser Umbiegung beteiligten, ist bei Trilobiten natürlich nicht mehr festzustellen; wir müssen uns hier auf die vergleichende Beurtheilung der erhaltenen Skelettheile beschränken. Von diesen nehmen zwei bezw. eines an der Umbiegung Theil, erstens das Hypostoma, zweitens das Rostrale oder Rostrum. Wir wollen zunächst diese Theile betrachten und danach das eigentliche dorsal gelegenen Kopfschild, um daran allgemeinere Betrachtung über den Kopfbau der Trilobiten anzuschliessen.

Das Hypostoma dürfte, wie dies auch BEECHER und HEYMONS annehmen, unbedenklich der Oberlippe anderer Crustaceen gleichzusetzen sein. Da nun aber die Deutung der letzteren noch nicht ganz sicher gestellt ist, so unterliegt natürlich das Hypostoma derselben Unsicherheit. In den Kreisen der Embryologen nimmt man an, dass die Oberlippe aus dem Acron hervorgehe; demgemäss wäre sonach das Hypostoma nur ein Auswuchs dieses letzteren. Dagegen liegen wohl kaum Bedenken vor; unsicher bleibt aber die Auffassung des Acron. Ich meine, entweder sind Acron und Telson selbständige Segmente oder sie gehören zum ersten bezw. letzten Nachbarsegment. Für die letztere Möglichkeit sind wohl keine thatsächlichen Gründe geltend zu machen, da sich beide gesondert entwickeln, und beispielsweise das vorletzte Segment bei primitiven Arthropoden seine

normalen Elemente noch in solcher Deutlichkeit enthält, dass im Rahmen desselben für das Telson gar kein Platz ausfindig zu machen wäre. Man kann sich auch vorstellen, dass die physiologische Bedeutung des Acron und Telson eine so bedeutsame war, dass diese schon von den Würmern her auch ontogenetisch jede andere Bedeutung verloren hätten. Wenn man sonach die meines Erachtens berechnete Annahme machen will, dass das Acron ein selbständiges vorderstes Metamer war, kann man doch andererseits die Oberlippe, das Epilabrum bezw. das Hypostoma als verschmolzene, rudimentäre Anlage der Extremitäten dieses Acronsegmentes ansehen. In diesem Sinne liesse sich vielleicht geltend machen, dass das Hypostoma einiger alten Trilobitenformen Spuren einer zweiseitigen Anlage erkennen lässt (vergl. Fig. 4—6).



Figur 4. Hypostoma mit Mundausschnitt von *Asaphus fallax* (DALM.), von innen gesehen. — Unter-Silur. Oeland.
Copie nach LINDSTRÖM.

Allerdings hat eine solche symmetrische Vorwölbung einzelner Theile eines bilateral gelegenen Organes nichts Auffallendes. Im Uebrigen möchte ich nach der ausgezeichneten Darstellung, welche G. LINDSTRÖM von dem Bau des Hypostoma veröffentlichte, nur auf einige wenige Differenzierungsprocesse dieses Hypostoma hinweisen. Die mediane Einbiegung des Hinterrandes lässt offenbar den Zugang zu dem Munde frei, so dass ich sie als Mundausschnitt bezeichnen möchte; die vortretenden Flügel bieten vielleicht gleichzeitig paarig darunter gelegenen Theilen der Mundbeine oder der Antennen Schutz. Letztere Deutung scheint mir besonders bei der Ausbildung in Fig. 5 näher zu liegen. Die beiden „Maculae“, die LILJEVAL, der verdienstvolle Präparator und Zeichner der Akademie in Stockholm entdeckte und G. LIND-

STRÖM soeben¹⁾ eingehend als ventrale Augenflecke beschrieb (Fig. 10, 11), scheinen mir nur eine äussere Aehnlichkeit mit den Facettenaugen des Rückenpanzers zu haben. Solche Anhäufungen polyedrisch abgegrenzter, in der Mitte vorgewölbter Schalen-elemente können auch als Ansatzstellen auf die Bündel von Schliessmuskeln zurückgeführt werden. Gegen ihre Deutung als rudimentäre Augen spricht meines Erachtens die aus verschiedenen Figuren LINDSTRÖM's hervorgehende Thatsache, dass die als Linsen gedeuteten Vorragungen unregelmässig gewölbt sind. Eine solche Abweichung von der Linsenform würde ihr Brechungsvermögen illusorisch machen, und so scheint es mir ausgeschlossen, dass sie überhaupt etwas mit lichtbrechenden Organen zu thun hatten. Spricht man sie aber als Schliessmuskeln an, dann hat diese Irregularität nichts Befremdliches, ebensowenig wie die Verzerrung der Prismengruppen aus einem geschlossenen Umriss (Fig. 11).

Vergleicht man die gegebenen Bilder dieser Maculae mit den Abbildungen der Muskelansatzflächen von Ostracoden, z. B. mit der von *Isochilina grandis*, die R. JONES²⁾ gab (vergl. hier Fig. 12), so kann man wohl kaum Bedenken tragen, die genannten Maculae ebenfalls als Ansatzstellen von Muskeln zu deuten, die dann ihrer Lage nach offenbar als Attractoren des Hypostoma functioniren mussten. Eine solche Muskulirung liesse darauf schliessen, dass das Hypostoma selbständig bewegt, also etwa als Schaufel zum Aufwühlen des Bodens oder als Klappe beim Festhalten von Beute benutzt wurde.

Zu bemerken sind ferner an den Hypostomen die seitlichen Einbuchtungen, an denen der Seitenrand in der Regel nicht nur nach hinten, sondern zugleich nach unten ausbiegt. Diese Einbiegung des Seitenrandes diene offenbar, wie schon WALCOTT annahm und in Tafel VI zum Ausdruck gebracht ist, dazu, die Antennen seitlich unter dem Hypostoma vortreten zu lassen.

Von den formalen Differenzirungen des Hypostoma geben die beistehenden Figuren 5—9, die G. LINDSTRÖM's Arbeit entnommen sind, eine Uebersicht. Es scheint, dass die Form innerhalb der einzelnen Verwandtschaftskreise nicht unerheblich schwanken konnte, wenigstens ist z. B. innerhalb der Asaphiden das Hypostoma bald in zwei rückwärtige Flügel ausgezogen, bald wieder ganzrandig. Um hier die Typen auch systematisch verwenden zu können, müssten wir noch mehr Kenntnisse sammeln. Die aus-

¹⁾ Researches of the visual organs of the Trilobites (Svenska Vet. Acad. Handb. 34). Stockholm 1901.

²⁾ Contributions to Canadian Micropalaeontology, III (Geol. a. Natur. History Surv. of Canada, Montreal 1891), t. 10, f. 3.

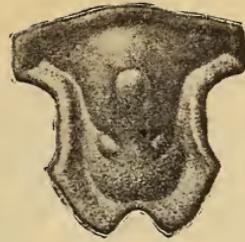
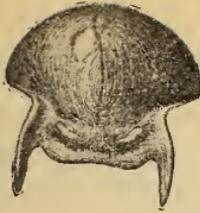
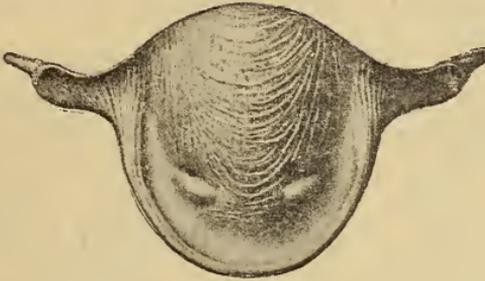
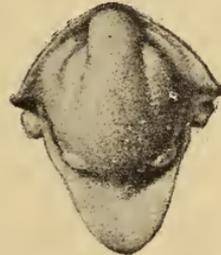


Fig. 5. *Paradoxides oelandicus* ANG. Fig. 6. *Calymmene intermedia* LDSTR.
Mittel-Cambrium. Oeland. Ober-Silur. Gotland.



Figur 7. *Dysplanus ladogensis* HOLM.
Unter-Silur. Ostergotland.



Figur 8. *Phacops macrophthalmus* BURM. Mitt.-Devon. Gerolstein, Eifel. Fig. 9. *Encrinurus punctatus* WAHB. sp. Ob.-Silur. Gotland.

Figur 5—9. Hypostome verschiedener Trilobitentypen.
Copieen nach G. LINDSTRÖM.

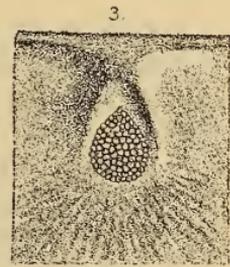
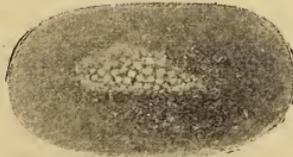
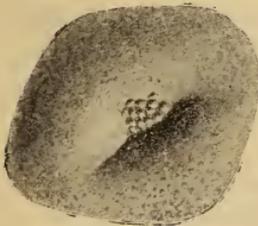


Fig. 10. *Lichas* sp. Ober-Silur. Wisby

Fig. 11. *Illænus Roemeri* VOLB. — Mittl. Silur. Dalekarlien.

Fig. 12. „Muskelfleck“ von *Isochilina grandis*. Copie nach R. JONES.

Figur 10, 11. Maculae zweier Hypostome.
Copieen nach G. LINDSTRÖM.

gewählten Beispiele lassen die Formen des Hypostoma in den bekanntesten Familien überblicken. Man ersieht daraus, dass sich bei den jüngeren Familien eine mediane Vorstreckung des Hypostoma einstellt, wonach vielleicht dessen Bedeutung als Schaufel allmählich zunahm, während bei den älteren Typen der Mundausschnitt auf eine geringere Leistungsfähigkeit in dieser Richtung hinweist. Da die Bildung des Hypostoma von vornherein auf einer starken Specialisirung der Oberlippe beruht, so ist die Fortsetzung dieses Processes innerhalb der Formenreihen sehr wohl verständlich.

Als Rostrale wird das schmale, mit seiner Längsaxe quer-
gelagerte Schild bezeichnet, welches bei verschiedenen Formen vollständig abgegrenzt zwischen dem Hypostoma und dem Vorder-
rand des dorsalen Kopfschildes gelegen ist (z. B. *Conocephalites*, *Calymmene*, *Proetus*, *Cyphaspis*, *Iliaenus*, *Lichas* div. spec.). Bei anderen könnte es mit dem Hypostoma verschmolzen sein; dafür spricht wohl das Verhalten von *Paradoxides*, bei dem das Hypostoma am Vorderrande einen durch eine Furche und die
Oberflächensculptur scharf abgesetzten Abschnitt zeigt, der die gleiche Stellung und Form wie das Rostrale anderer Formen gegenüber dem Hypostoma einnimmt. Dass an dieser Stelle überhaupt ein besonderes Stück vorkommen kann, scheint mir jedenfalls darauf hinzuweisen, dass zwischen dem Segment, dem das Hypostoma angehört, wahrscheinlich also dem Acron und den im Kopfschild vereinigten Segmenten ein bei Trilobiten noch schwach entwickeltes Segment vorhanden war. Wir werden auf die Gründe, die seitens der Embryologie lebender Arthropoden hierfür sprechen, später zurückkommen. Im Uebrigen verweise ich bezüglich der Lage des Rostrale und Hypostoma auf die Abbildungen Figur 22 und 23 und die Besprechung S. 159.

B. Die dorsalen Stücke.

Obwohl die bisher besprochenen Skeletstücke den dorsalen Skeletelementen morphologisch gleichzusetzen sind, erscheinen doch nur die letzteren ihrer Lage nach als das eigentliche Rückenskelet. Dasselbe zerfällt:

- a. in das Kopfschild oder Cranium,
- b. eine wechselnde Zahl von Rumpfschildern und
- c. das Pygidium als Deckschild des Abdomens.

Alle diese Theile werden gemeinsam durch laterale Längsfurchen quer gegliedert

- a. in eine Spindel oder Rachis, deren segmentale Stücke ich im Folgenden als „Mesotergite“ bezeichnet habe und
- b. in Seiten oder Pleuren, für deren Schilder ich den Namen „Pleurotergite“ in Vorschlag bringen will.

1. Die lateralen Längsfurchen.

Nachdem HEYMONS den Nachweis erbrachte, dass die ontogenetische Anlage des Rückenpanzers verschiedener Arthropoden durch zwei Längsfurchen in eine mittlere und zwei seitliche Abschnitte zerlegt wird, und sich auch bei paläozoischen Crustaceen (ich untersuchte darauf *Gamponyx* und *Acanthotelson*) in jedem Segment Seitentheile von dem mittleren Theile des Rückenpanzers absondern, so wird man die seitliche Dreitheilung des Rückenpanzers der Trilobiten als primäre Erscheinung des Arthropodenkörpers betrachten müssen. Die mittleren dieser „Tergiten“ nenne ich „Mesotergite“, die seitlichen „Pleurotergite“. Der letztere Name soll die Bezeichnung „Pleuren“ für die Seitentheile der Rückenschilder ersetzen; das wird zwar den Paläontologen unbequem erscheinen, aber doch kaum von der Hand zu weisen sein, da die Zoologen mit dem Namen Pleuren ganz andere Theile von Crustaceen bezeichnen und dabei ihrerseits dem Worte wieder verschiedene Begriffe unterlegen. Zugleich wird auch seitens der Paläontologen der Name Pleuren nicht nur für die genannten Seitentheile der Rumpftergite, sondern auch für diese gesammten Thoracalsegmente benutzt. Da nun in solchen Fällen Prioritätsrechte wenig respectirt werden, und andererseits innerhalb eines Thiertypus dieselbe Bezeichnung nur homologe Theile umfassen soll, so wird man gut thun, den Namen Pleuren überhaupt aufzugeben, und für die Thoracalsegmente eben diese Bezeichnung, für deren Rückenschienen, mit denen es die Paläontologie meist allein zu thun hat, aber den Ausdruck Thoracalergite zu wählen. Dieser Name ist zwar länger, aber wesentlich correcter als „Pleuren“.

Die dreitheilige Quergliederung ist für den Trilobitenkörper das auffallendste äussere Kennzeichen und wohl für die Wahl ihres Namens eher in Betracht gekommen als ihre Dreitheilung in der Längsaxe. Durch die sehr tiefe Einfurchung zwischen den Meso- und den Pleurotergiten werden die letzteren in einer Weise von dem eigentlichen Rückenskelet abgesondert, wie dies sonst nirgends zu sehen ist. Die tiefe Ausprägung dieser Erscheinung, noch mehr aber deren absolute Constanz innerhalb des vielfachen Wechsels sonstiger Ausbildungsformen, lassen dieselbe in der Organisation des Trilobitenkörpers tief begründet erscheinen. Thatsächlich ergab sich nun aus der Stellung der proximalen Beinabschnitte, dass sich die dritten Glieder jedes Segmentes an die ventralen Vorsprünge anlehnten, die durch jene dorsale Einkerbung gebildet wurden. Der Trilobitenkörper bestand also eigentlich aus der cylindrischen Rhachis, welcher seitlich die Pleu-

rotergiten zum Schutz der Beine unbeweglich angesetzt waren. Die letzteren entsprechen also etwa den Theilen eines Daches, die über die Längswände eines Hauses überragen. Da nun solche Seitentheile, wie gesagt, verschiedentlich bei primitiven Crustaceen deutlich gesondert vorkommen, so liegt die Eigenheit der Pleurotergiten eigentlich nicht in ihrer Existenz überhaupt, sondern darin, dass sie trotz der dorsalen Einfurchung mit dem mittleren Theile des Rückenpanzers unbeweglich verbunden waren. Ich kann hierin nur eine Specialisirung des Trilobitenkörpers erblicken, die ich theils auf die Energie der Einrollung, theils auf die Anlehnung der Beine an den Rückenpanzer zurückführen möchte.

a. Die Rumpftergite.

Die Rumpfssegmente zeigen insofern die primitivsten Verhältnisse, als sie nicht durch Verschmelzungsprocesse modificirt werden und mit ihren Extremitäten die primitivsten Functionen ausübten. Ihre Tergiten können also als Typus der dorsalen Panzerung des Trilobitenkörpers gelten. Ihre Organisation und Zahl ist namentlich von BARRANDE sehr eingehend besprochen worden, so dass ich mich hier auf den Hinweis beschränken möchte, dass jede Rumpfschiene über die nächstfolgende herübergreift, und jede mit einem nach vorn vorgeschobenen Stück des Mesotergiten jenen übergreifenden Abschnitt unterlagert (Fig. 22). Dadurch wird eine regelmässige Gelenkverbindung zwischen den Rumpftergiten hergestellt, die durch Bildung entgegen wirkender Vorsprünge an den Pleurotergiten specialisirt werden kann. Durch die verschiedenartige Erhaltung, bei der bald ein überlagerndes, bald ein unterlagerndes Stück zum Vorschein kommt, leiden die Abbildungen häufig an bedauerlicher Unklarheit. Durch seitliche Fortsätze werden die Pleurotergite namentlich bei den Paradoxiden, Lichaden und Acidaspiden in auffälliger Weise modificirt. Bei den Agnostiden sind die beiden Rumpftergite übrigens stark von einander verschieden. Die Zahl der Rumpfssegmente unterliegt bekanntlich bei den Trilobiten sehr weitgehenden Schwankungen zwischen den Zahlen 2 (Agnostiden) und 29 (*Harpes*), ist aber für die einzelnen Gruppen und namentlich Gattungen ziemlich constant, so dass QUENSTEDT darauf sogar ein System der Trilobiten gründete.¹⁾ Zwei Momente verdienen hierbei besonderes Interesse, einerseits der Wechsel der Segmentzahl, andererseits deren ontogenetische Ausbildungsfolge. Durch den regellosen Wechsel der Zahl erweisen sich die Trilobiten als äusserst primitiv, denn es ist ein charakteristisches Kennzeichen fast aller

¹⁾ Handbuch der Petrefactenkunde, Tübingen 1852, 1862, S. 187.

und vor Allem der höheren Arthropodentypen, dass ihre Segmentzahl sich consolidirt hat. Nur bei den Myriapoden und *Peripatus* finden sich grosse Schwankungen, wenn auch längst nicht in den weiten Grenzen wie bei Trilobiten, und überdies dürften die hohen Zahlen bei diesen Tracheaten kaum primitiv, sondern durch Anpassung an die schlangenartige Bewegung secundär veranlasst sein. Bei den Trilobiten begegnet uns hierin offenbar noch die ganze Regellosigkeit einer primären Indifferenz, bei der die Körperform durch jeden äusseren oder inneren Anlass stark beeinflusst wird.

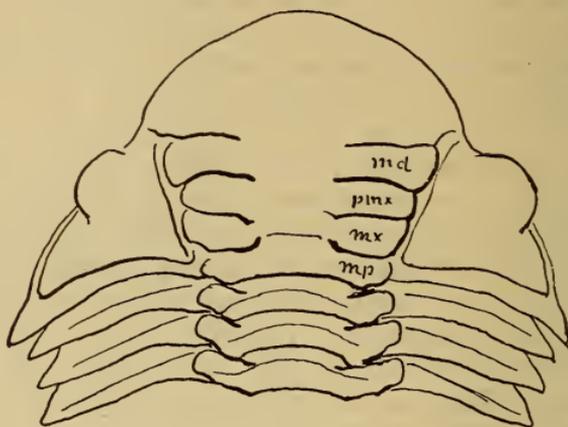
In ontogenetischer Hinsicht verdient die Entwicklung der Rumpsegmente insofern besonderes Interesse, als durch die Bildung des Pygidiums die Knospungszone neuer Segmente an den Vorderrand des Abdomens und damit in die Rumpfregeion verlegt ist. Jede durch äussere oder innere Momente veranlasste Hemmung der Segment-Sprossung ruft also Formen mit verminderter Rumpf-Segmentzahl hervor. Da eine Hemmung in einem Organisationsverhältniss gewöhnlich mit stärkeren Specialisirungen in anderen Richtungen Hand in Hand geht, so sind solche Formen mit geringer Zahl von Rumpsegmenten in der Regel weder als primitiv noch als besonders tiefstehend zu betrachten.

b. Das Cranium oder Kopfschild.

Am Kopfschild verschmelzen die Pleurotergiten so vollständig, dass man darin im erwachsenen Zustande keine Spuren einer Segmentirung nachweisen kann, zu einheitlichen „Wangen“ oder „genae“, dagegen bleiben die einzelnen Mesotergitanlagen, die als „Glabella“ zusammengefasst werden, meist mehr oder weniger markirt durch „Furchen“ oder „Sulci“, deren Correlation mit den Kieferbeinen für deren Beurtheilung von Bedeutung ist (vergl. S. 135). Das hinterste der so markirten Kopfsegmente bezeichnet man als „Nacken“- oder „Occipitalring“, die zunächst davor liegenden als „Gesichtsloben“ oder „Seitenloben der Glabella“, da sie meist auf die Seiten der letzteren beschränkt sind. Den vordersten, vorn meist gerundeten Theil der Glabella bezeichnet man entweder als Glabella in engerem Sinne oder als „Stirn“ oder „Frontral-Lobus“. Auf die letzte Bezeichnung werde ich später eingehen, da ihre Klarstellung für die Beurtheilung des Trilobitenkörpers besonders wichtig erscheint. Mit der physiologischen Bedeutung dieser Theile hat man sich bisher noch auffallend wenig beschäftigt, und doch scheint es mir das erste Erforderniss, über die morphologische Bedeutung dieser einzelnen

Theile und der mit ihnen in Beziehung stehenden Organe Klarheit zu erlangen, um danach an eine morphogenetische und systematische Gliederung der Trilobiten herantreten zu können.

Was zunächst die sogenannten Seiten- oder Gesichtsloben betrifft, so bilden dieselben keine Besonderheit des Trilobitenkopfes, sondern sind in dessen normalen Rumpsegmenten durchaus ähnlich entwickelt, wie ein Blick auf beistehenden Abdruck



Figur 13. Steinkern von *Dalmanites socialis* aus dem Untersilur von Böhmen zeigt die Homologie der sog. Kopfloben (mp, mx, pmx, md) mit den Seitenloben der Rumpfglieder, die zur Anlehnung der Beine an den Rückenpanzer dienen.

der Innenfläche des vorderen Rückenpanzers von *Dalmanites* zeigt. Es scheint mir keinem Zweifel mehr zu unterliegen, dass sich die Beinpaare des Kopfes ebenso wie die des Rumpfes mit ihren dritten Basipoditen in diese Gruben einlegten, und dass diese somit die Lage und Zahl der Kopfbeinpaare im Rückenpanzer zum Ausdruck bringen. Ich erinnere hierbei daran, dass bei *Ptychoparia* die Reste der proximalen Kieferfussglieder in diesen Loben eingebettet lagen und ihrerseits ventral von dem Hypostoma unterlagert wurden (S. 135). Wenn sonach die Gesichts- oder Seitenloben des Kopfschildes auf die Mundgliedmaassen zurückzuführen sind, dann eröffnet sich die Möglichkeit, dieselben durch Vergleich mit denen anderer Arthropoden einzeln zu deuten. So nahe auch bei dieser Gelegenheit der Versuch liegt, die Terminologie der Mundgliedmaassen der Arthropoden, in der bekanntlich die der Wirbelthiermundtheile verkehrt angewendet ist, abzuändern, so glaubte ich doch bei dieser Specialarbeit davon Abstand nehmen zu müssen, um den Vergleich mit den übrigen Arthropoden nicht dadurch zu erschweren. Ich möchte aber we-

nigstens den Wunsch zum Ausdruck bringen, dass eine allgemeine Darstellung dieser Verhältnisse doch das Odium einer solchen Umwälzung nicht scheuen möchte, zumal meines Erachtens die Möglichkeit in greifbare Nähe rückt, den Kopfbau der Arthropoden und Wirbelthiere und sonach auch deren primäre Zusammensetzung in nähere Beziehung zu einander zu bringen.

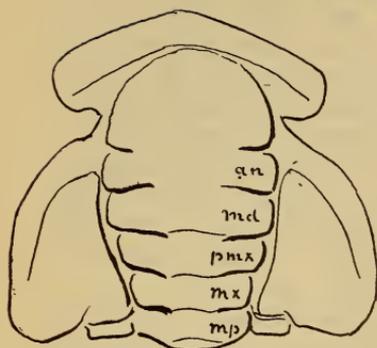
Wie ein Blick auf die Figur 14—21 zusammengestellten Abbildungen zeigt, markiren sich die einzelnen Loben bei den verschiedenen Formen in sehr verschiedener Weise, und diese Mannigfaltigkeit ist durch die beistehenden Beispiele keineswegs erschöpft. Dieselben lassen aber erkennen, dass sich

1. die Loben des hintersten, sog Nackenringes in der Regel deutlich ausprägen. Das erklärt sich aus der oben besprochenen Thatsache, dass dessen Beinpaar sich von denen der Rumpfsegmente wenig unterschied. Eine wesentliche Umgestaltung erfährt es allerdings bei den Agnostiden, wo diese Loben einerseits stark nach der Seite verdrängt werden und andererseits durch eine Vorwärtsbiegung der Gliedmaassen sogar in zwei hintereinander gelegene Eindrücke zerfallen können.

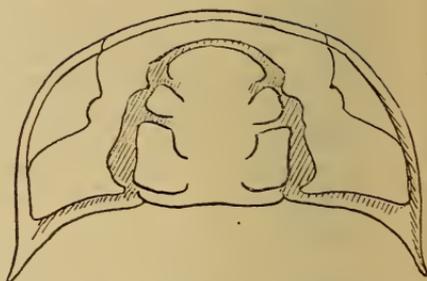
2. Vor dem Nackenring treten in der Regel 3 Lobenpaare mehr oder weniger specialisirt hervor. Ziemlich indifferent erscheinen sie in den Fig. 14 und 15, wenig differenzirt in Fig. 16 und 20. Bei Fig. 19 schnürt sich das hinterste dieser drei Lobenpaare ab, während die beiden vorderen in ganzer Breite der Glabella abgesondert sind. In Fig. 17 ist der hinterste derselben sehr vergrössert, während in den Fig. 20 und 21 der vorderste derselben die anderen an Grösse erheblich übertrifft.

3. Vor diesen drei Lobenpaaren und dem erstgenannten des Nackenringes erscheinen nur vereinzelt noch deutliche Loben. Bei *Paradoxides* (Fig. 14), bei *Anomocare*, bei *Cromus* (Fig. 15) beobachtet man noch zwei vordere Lobenpaare, von denen sich das vorderste vorn halbkugelig zusammenschliesst. Bei *Elyx laticeps* ANG. und *Conocephalites coronatus* BARR., die vielleicht in dieselbe Gattung zu stellen sind, erhebt sich über der Glabella noch ein besonderer Höcker, der mit den folgenden nicht in innerem Zusammenhange steht und demnach wohl anderen Verhältnissen seine Entstehung verdankt als die oben besprochenen Seitenloben. In diesen Fällen sind also 6 Kopfsegmente durch Gliedmaassenloben markirt. In anderen Fällen ist an Stelle dieser zwei nur ein vorderes Paar vorhanden wie bei Fig. 16—21. Schwache Andeutung zweier vorderer Lobenpaare findet man noch z. B. bei *Calymmene pulchra*, *Ptychoparia*, *Ogygia*, *Zethus* und *Sao hirsuta* auch äusserlich. Bei einigen anderen Typen bemerkt man an Jugendformen oder an der Innenfläche des Kopf-

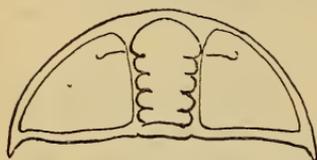
Die Bildung der Kieferloben im Cranium.



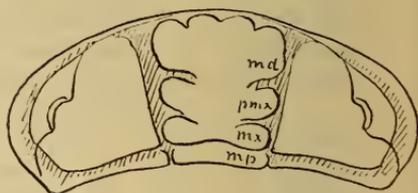
Figur 14 *Paradoxides rugulosus*.
Mittl. Cambrium; Skrey, Böhmen.



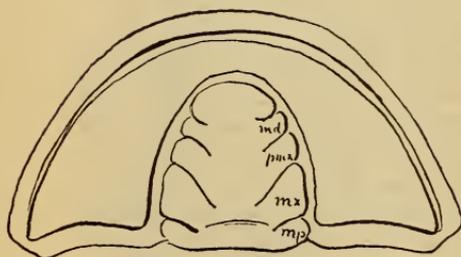
Figur 17. *Calymene pulchra*.
Unter-Silur; Wesela, Böhmen.



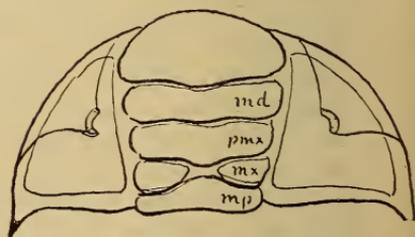
Figur 15. *Cromus intercostatus*.



Figur 18. *Amphion Fischeri*.
Untersilur bei St. Petersburg.

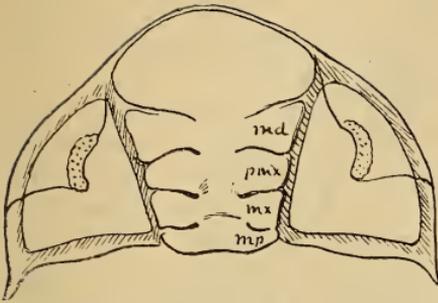


Figur 16. *Conocephalites Sulzeri*.
Mittl. Cambrium; Ginetz, Böhmen.



Figur 19. *Cheirurus Sternbergi*.
Ober-Silur, Böhmen.

- mp Maxillipedenlobus.
mx Maxillenlobus (der sog. zweiten Maxille).
pmx Praemaxillenlobus (der ersten Maxille).
md Mandibularlobus.
an Antennenlobus.



Figur 20. *Dalmanites socialis*.
Unter-Silur; Wessela, Böhmen.



Figur 21. *Chasmops cf. marginata*.
Unter-Silur; Esthland.
(Diluvium bei Berlin.)

schildes noch gelegentlich Spuren einer Quertheilung, so bei *Harpes* und *Phacops*.

Aus obigen Darstellungen ergibt sich unter allen Umständen, dass im Cranium der Trilobiten die Tergite von mindestens 6 Segmenten verschmolzen sind, dass das hinterste derselben seine Selbständigkeit in der Regel bewahrte, dass die drei vorhergehenden eine grosse Mannigfaltigkeit der Ausbildung zeigen und die zwei vordersten zur Verschmelzung geneigt sind.

Die Deutung der Kopfsegmente.

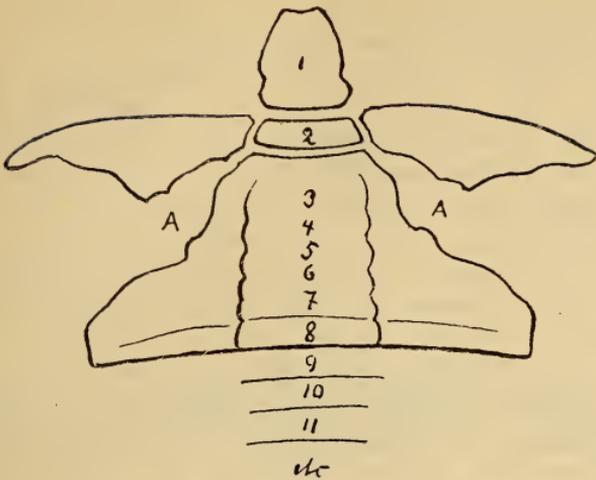
Vor den in der Glabella hervorgewölbten Theilen des Kopfschildes liegen, wie gesagt, bei Trilobiten 1 bzw. 2 Stücke nach unten umgeschlagen. Das eine derselben, das Hypostoma, ist stets vorhanden, das andere, das als Rostrale bezeichnet wird, ist nur bei einigen Familien selbständig. Die Oberlippe, der das Hypostoma angehörte, wird von den Embryologen als secundäre Ausstülpung des vordersten Abschnittes des Arthropodenkörpers betrachtet, für das neuerdings der sehr zweckmässige Name Acron vorgeschlagen wurde. Dasselbe umschliesst die Mundöffnung und stellt also, wenn es auch nach unten und hinten umgeschlagen ist, den vorderen Körperpol dar. Da in seiner ontogenetischen Anlage bisher keine Coelomsäckchen beobachtet sind, und ihm der Besitz von Extremitäten abgesprochen werden muss, so wird es von den Embryologen nicht als Segment oder Metamer, sondern nur als Pol betrachtet. Zu dieser Auffassung sehe ich aber keinen ausreichenden Grund, denn wenn man die Arthropoden von fusslosen Würmern ableitet, so liegt in dem Mangel an Extremitäten doch wohl kein Grund, das Acron nicht als Segment

zu betrachten. Seine Function als Träger der Mundöffnung ist auch bedeutend genug, dass es auf andere Leistungen und daher auch auf eine Anlage von Füßen von vornherein verzichten konnte.¹⁾ In dieser Auffassung werde ich dadurch bestärkt, dass dem Acron das vorderste Hirnsegment zugehört.

Zwischen dem Acron und dem Antennulasegment ist nach HEYMONS ein Segment vorhanden gewesen, aber in erwachsenem Zustande verkümmert. Er wies in der Ontogenie von *Scolopendra* eine selbständige Anlage von Extremitäten dieses Segmentes nach, die er als Praeantennulae bezeichnet. Bei Trilobiten kennen wir nichts von derartigen Extremitäten, wohl aber findet sich das Rostrale bei Calymmeniden und anderen Formen als selbständiges Stück zwischen dem Hypostoma und dem eigentlichen Kopfschild. Für die Deutung dieses Elementes sind drei Möglichkeiten gegeben: es kann ebenso wie das Hypostoma dem Acron angehören oder es kann das Rückenstück des rudimentären „Praeantennula-Segmentes“ repräsentiren, oder es kann schliesslich secundär durch die Ablösung der Seitenstücke des Kopfschildes vom Vorderrande des letzteren abgelöst sein. Eine Entscheidung hierüber halte ich zur Zeit noch für ausgeschlossen; doch möchte ich seiner ganzen serialen Lage nach (Fig. 22) bis zum Gegenbeweis für wahrscheinlich halten, dass es dem von HEYMONS entdeckten Praeantennular-Segment angehört. Viel wissen wir allerdings von diesem zweiten Segment nicht. Es scheint mir aber aus seiner Lage an dem scharfen Knick der Körperaxe am Vorderrande des Kopfschildes verständlich, dass es zur Entfaltung an der Ventralseite keinen Raum hatte und deshalb obliterirte. Wenn ich die Tabelle der Gehirngliederung bei HEYMONS l. c. S. 94 zu Rathe ziehe, so würde diesem zweiten Segment das Protocerebrum der Myriopoden und das zweite Hirnsegment der Arachnoideen, ihm und dem ersten zusammen das Procerebrum der Crustaceen zuzurechnen sein. Diese beiden Segmente 1 und 2 würden nach HEYMONS' Tabelle der Arthropoden-Segmentirung das Protocephalon der *Crustacea*, *Gigantostraca*, *Arachnoidea* und *Insecta* umfassen.

Vielleicht dürften dem Rostral-Segmente die paarigen Augen des Kopfschildes zuzurechnen sein. Dass sie erst secundär auf letzterem erscheinen, ergibt sich aus der Ontogenie der meisten und vor Allem der weniger specialisirten Trilobiten, da die Augen zunächst durch das Cranidium verdeckt werden, und erst später von dessen Vorderrand her auf dasselbe herauf rücken. Das

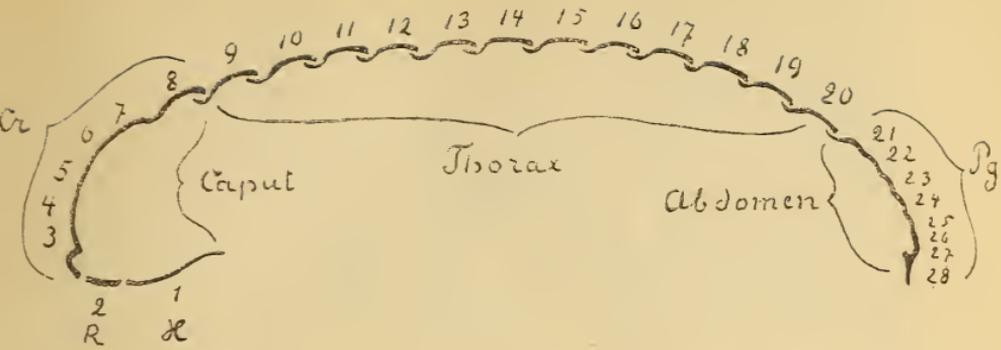
¹⁾ Der gleichen Beurtheilung scheint mir das Schwanzendglied oder Telson zu unterliegen.



Figur 22. Die dorsalen Skeletstücke des Trilobitenkopfes in eine Ebene ausgebreitet. — 1 Hypostoma, 2 Rostrale, daneben die genae liberae mit den Augen (A), 3—8 Mesotergite des Cranidiums, 9, 10, 11 etc. die des Thorax.

spricht wohl dafür, dass sie ursprünglich einem nach unten umgeschlagenen Segment angehörten. Ich werde hierauf später bei Besprechung der Augen zurückkommen. Ist vorstehende Auffassung des Rostrale als Mesotergit eines besonderen Segmentes richtig und gehören diesem die Augen an, so würden deren Träger, die sogen. freien Wangen, als Pleurotergite dieses vor dem Cranidium gelegenen Segmentes gedeutet werden können. Dazu möchte ich schon hier darauf hinweisen, dass das Kopfschild schon deshalb das gesammte Rückenskelet der 6 Kopfsegmente umfassen muss, da es zunächst dessen Meso- und Pleurotergite in vollem Umriss zeigt, in Stadien, wo die Augenplatten (genae liberae) bei primitiven Formen noch nicht an dessen Bildung betheilig sind. Die folgenden Segmente sind in dem Rückenschild des Kopfes zu suchen und würden sich zu diesem nach obigen Betrachtungen wie folgt vertheilen. Ich möchte dabei zunächst auf den Umstand aufmerksam machen, dass der oft aufgewulstete Vorderrand nicht dieselbe Bedeutung im Kopfschild hat, wie der oft gleichförmig ausgebildete Nackenwulst. Letzterer repräsentirt unzweifelhaft das hinterste Segment des Kopfes, während der Stirnwulst nur eine secundäre Verdickung des Vorderrandes darstellt. Dieselbe correspondirt mit der Verdickung des Hinterrandes des Pygidiums und dürfte wie dieser durch die Einrollung veranlasst sein,

Das dritte Segment würde der vorderste Abschnitt der Glabella sechsgliedriger Kopfschilder, wie bei *Paradoxides*, *Ptychoparia*, *Acerocare*, *Ogygia*, *Zethus*, *Cromus* (Fig. 14 u. 15) repräsentiren. Bei anderen Formen, bei denen sich nur 5 oder noch weniger Abschnitte markiren, bezw. die beiden vordersten der Glabella verschmolzen sind (Fig. 16—20), würde nur deren vorderer Theil diesem Segmente zuzurechnen sein. Ob demselben ein Extremitätenpaar zukam, ist nicht ohne Weiteres zu entscheiden. Bei *Limulus*, *Eurypterus* und den Arachniden gehört diesem dritten Segment das sog. Chelicerenfusspaar an, dessen Scheerenfüsse vor dem Munde und den normalen 5 Kopfbeinpaaren stehen. Bei Crustaceen entsprechen diesen nach HEYMONS die sog. vorderen Antennen oder Antennulae. Die Frage nach ihrem Aequivalent bei den Trilobiten ist von der Beurtheilung der Antennen der letzteren abhängig, die BEECHER und auch HEYMONS zwar als Antennen bezeichnet, aber den Antennulae der Crustaceen homolog erachtet haben. BEECHER stützt diese Auffassung allerdings dadurch, dass er den Antennen der Trilobiten im Gegensatz zu den übrigen Kopfbeinpaaren den Besitz eines Coxalgliedes und eines Exopoditen abspricht. Nachdem ich mich aber selbst durch sorgfältige Präparation von dem undeutlichen Erhaltungszustand dieser Theile bei jenen Exemplaren von *Triarthrus Becki* überzeugt habe, und gerade die Erhaltung der proximalen Fussglieder selbst bei den besser erhaltenen Rumpfbeinen die Auffassungen BEECHERS' nicht bestätigt hat, scheint mir die bisherige Annahme, dass die Antennen der Trilobiten bis zum Basalglied einfach waren und also den Antennulae der Crustaceen homolog zu setzen wären, noch nicht einwandfrei bewiesen. Jedenfalls scheinen mir die Schwierigkeiten, den Kopf der Trilobiten mit denen der übrigen Arthropoden in Beziehung zu bringen, viel geringer, wenn die Antennen der Trilobiten den Antennen (d. h. den zweiten Antennen, nicht den vorderen — den Antennulae) gleichgesetzt werden. Dann würden wir allerdings innerhalb des bisher besprochenen dritten Segmentes als Homologon der Antennulae der Crustaceen und der Cheliceren der Limuliden den Trilobiten Antennulae zusprechen müssen, die aber entweder noch nicht beobachtet sind oder verkümmert waren. Die erstere Möglichkeit würde dadurch verständlich, dass diese Theile zwischen dem Kopfschild und dem Hypostoma einer günstigen Erhaltung und deutlichen Freilegung nahezu unzugänglich sind, für die zweite spräche der Umstand, dass die Knickung der Kopfxaxe dieses Segment nebst ihren supponirten Anhängen am stärksten zusammendrängt und an ihrer



Figur 23. Die Gliederung des Rückenpanzers schematisch, im Längsschnitt. — H Hypostoma (1), R Rostrale (2) 3—8, Cr Cranium, 9—20 Tergite der Thoracalsegmente, 21—28 Segmente des Pygidiums (Pg).

Function hinderte. Ob also überhaupt die Existenz von Antennulis bei Trilobiten jemals nachweisbar sein wird, erscheint mir sehr zweifelhaft, dafür aber, dass ein Antennularsegment vor dem Antennensegment vorhanden war, dafür spricht eben erstens die einwandfreie Feststellung von 6 Lobenpaaren im Kopfschild verschiedener Gattungen, zweitens die enge morphologische Vereinigung der ersten beiden sogen. Antennenloben bei den übrigen Gattungen (zu dem sog. Frontallobus) und die selbständige Ausbildung dieser Lobenpaare gegenüber den nachfolgenden Kieferlobenpaaren wenigstens bei den meisten Trilobiten.

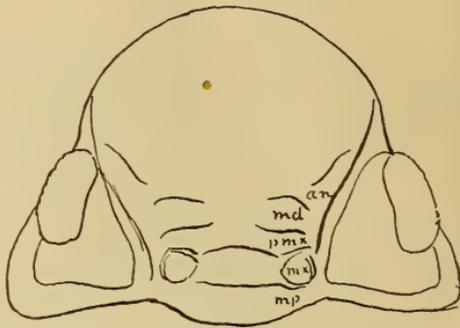


Figur 24. Stück einer Antennengeißel von *Triarthrus*, etwa 8 mal vergrößert. Original Mus. Berlin.

Die Antennulae haben übrigens bei den meisten Arthropoden eine mehr frontale Stellung am Kopf; sie treten ursprünglich unmittelbar aus dessen gewölbter Stirnfläche empor, während die Antennen der Trilobiten, wie schon die Seitenausschnitte des Hypstoma beweisen, unter demselben dem Munde so nahe standen, dass schon deshalb darauf zu schliessen ist, dass sie ausser der freien Geißel und einem als Gnathopoden fungirenden Basipoditen auch einen selbständigen Endopoditen besaßen.

Dem vierten Segment würden danach die Antennen als Extremitäten und die zweiten der sechs in der Glabella unterscheidbaren Loben zuzurechnen sein. Wir würden uns — die Berechtigung vorste-

hender Ausführungen vorausgesetzt — die Antennen, von denen ich beistehend (Fig. 24) ein mittleres Stück der Geißel von *Triarthrus Becki* vergrößert habe, mit Basipoditen und einem tasterartigen Endopoditen vorzustellen haben. Bei einigen Formen, bei denen der vordere Theil der Glabella stark angeschwollen ist, bemerkt man noch schwache Eindrücke oder Nähte auf den hinteren Seitentheilen dieses sog. Frontallobus. Dieselben verlaufen breit auseinander gerückt, medial zunächst quer zur Axe des Thieres wie die folgenden Lobenfurchen, dann biegen sie sich aber seitwärts stark nach vorn, in demselben Sinne wie wir uns den Verlauf der Antennengeißel unterhalb des Kopfschildes zu denken haben. In Fig. 25 habe ich diesen Verlauf veranschaulicht und erinnere im Besonderen daran, dass die Antennen an der Unter-



Figur 25. Linien auf der Glabella bei *Phacops intermedius* BARR.

seite eine entsprechende Biegung machen mussten, um sich von dem seitlichen Querschnitt des Hypostoma nach vorn zu wenden.

Das fünfte bis siebente Segment würde die Extremitäten der Mundregion, also die eigentlichen Kieferfüsse, umfassen, die in der Regel durch besondere Loben (die sog. Seiten- oder Gesichtsloben) gekennzeichnet sind, die ich demgemäss auch als „Kieferloben“ bezeichnen möchte. Ihre Ausbildung ist nach diesen letzteren zu urtheilen eine sehr verschiedene, wie schon aus den S. 156 zusammengestellten Typen erhellt. Sie sind mit ihren Axen ungefähr radial gruppiert um einen medianen Punkt — offenbar den Mund, zu dessen Nahrungszufuhr sie cooperiren. Die vorderen convergiren also nach hinten, die hinteren nach vorn, während die mittleren ungefähr quer zur Längsaxe des Thieres gerichtet sind. Nur bei wenigen Formen dauernd, wie bei *Sao*, *Placoparia*, *Cromus* (Fig. 15, S. 156), bei allen aber vorübergehend sind diese Loben ungefähr gleichförmig, bei *Para-*

doxides (Fig. 14) noch in ziemlich späten Jugendstadien, während diese Gleichförmigkeit bei anderen schon in früheren Entwicklungsphasen modificirt wird. In diesen Fällen wird dann entweder der hinterste dieser 3 Loben stärker ausgebildet wie z. B. bei *Calymmene* (Fig. 17), während bei anderen, wie *Amphion* (Fig. 18) und *Chasmops* (Fig. 21) gerade der vorderste derselben stärker hervortritt. Das mittlere Lobenpaar kann dabei auch an Grösse eine vermittelnde Stellung zwischen dem vorderen und hinteren Kieferlobus einnehmen wie bei *Conocephalites* (Fig. 16); bisweilen geschieht es aber, dass es zwischen jenen unterdrückt erscheint, wie bei den Phacopiden (Fig. 21) und Calymmeniden (Fig. 17).

Ueber die Bedeutung der einzelnen Kieferfüsse, die diese Loben unterlagerten, ein abschliessendes Urtheil abzugeben, ist unmöglich, vor Allem deshalb, weil die Meinungen über die Homologie der Mundgliedmaassen lebender Arthropoden noch in wesentlichen Punkten differiren. Da dieselben aller Wahrscheinlichkeit nach nicht zum Laufen dienten, sondern als Kieferfüsse functionirten, so ist es meines Erachtens nicht angebracht, sie mit BEECHER wie bei *Limulus* durchweg nur als Gnathopoden zu bezeichnen. Gerade die Einförmigkeit der entsprechenden Beinpaare von *Limulus* kann wohl kaum den Anspruch auf Primitivität erheben, zumal die Eurypteren, die ihrer Gesamtförmigkeit nach noch eine Zwischenstellung zwischen ihnen und den Trilobiten einnehmen, darin viel weniger gleichförmig organisirt sind (z. B. *Eurypterus*, *Stylonurus*, *Pterygotus*). Es ist wohl also richtiger, wenn wir versuchen, die Kieferfusspaare der Trilobiten dem weiter verbreiteten und anscheinend normaleren Typus der Arthropoden unterzuordnen, wie er durch die Crustaceen, Myriopoden und Insecten repräsentirt wird. Bei diesen wirken hinter dem Antennensegment 3 — 4 Segmente mit ihren Fusspaaren zur Kaufunction zusammen. Bei den Myriopoden und Insecten hat HEYMONS ein bisher unbekanntes Segment entdeckt, welches zwischen dem Antennen- und den drei folgenden Kiefersegmenten obliterirt ist, und hat es als Intercalarsegment bezeichnet; wenn sich dasselbe auch bei Crustaceen fände, so würde es das diesen Gruppen beim Vergleich mit den Trilobiten, Gigantostraken und Arachnoideen noch fehlende Segment repräsentiren, dessen Mangel nach der Zählweise von HEYMONS am Ende des Kopfes in Rechnung gebracht ist. Natürlich würde sich dadurch die Bezeichnung der Mundgliedmaassen bei den genannten Classen im Sinne der Trilobiten zu ändern haben. Während hierfür aus der Paläontologie zunächst noch keine thatsächlichen Belege vorhanden

R. HEYMONS' (Entwicklungsgeschichte des Scolopenders) Uebersichts-Tabelle über die Segmentirung des Cephalons bei den Arthropoden.

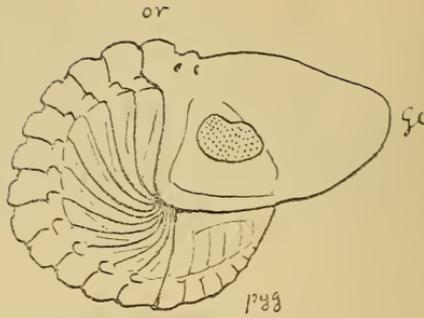
	<i>Atelocerata</i>		<i>Chelicerata</i>		<i>Telioocerata</i>	
	<i>Myriopoda</i> (<i>Scolopendra</i>)	<i>Insecta</i> (<i>Forficula</i>)	<i>Arachnoiden</i> (<i>Scorpio</i>)	<i>Gigantostomata</i> (<i>Limulus</i>)	<i>Trilobita</i> (<i>Trianturus</i>)	<i>Crustacea</i> (<i>Branchipus</i>)
	Acron					
1. Metamer	Präantennensgm. } Antennensgm.	<i>Protocephalon</i> }	<i>Protocephalon</i> }	<i>Protocephalon</i> }		<i>Protocephalon</i> }
2. Metamer	Antennensgm.	Antennensgm.	Chelicerensgm.	Chelicerensgm.	Antennensgm.	Antennulasgm.
3. Metamer	(Intercalarsgm.) (Intercalarsgm.)	(Intercalarsgm.)	Pedipalpengsm.	1. Gnathopodensgm.	1. Gnathopodensgm.	Antennensgm.
4. Metamer	Mandibelsegm.	Mandibelsegm.	1. Beinsegm.	2. Gnathopodensgm.	2. Gnathopodensgm.	Mandibelsegm.
5. Metamer	1. Maxillarsgm.	1. Maxillensegm.	2. Beinsegm.	3. Gnathopodensgm.	3. Gnathopodensgm.	1. Maxillensgm.
6. Metamer	2. Maxillensgm.	2. Maxillensegm.	3. Beinsegm.	4. Gnathopodensgm.	4. Gnathopodensgm.	2. Maxillensgm.
7. Metamer			4. Beinsegm.	5. Gnathopodensgm.		

sind, scheint mir die auf ontogenetische Beobachtungen basirte Annahme eines rudimentären Segmentes hinter dem Acron durch die oben angenommene Deutung des Rostrale und der freien Genae als Meso- und Pleurotergite eines solchen Segmentes eine directe und jedenfalls durchaus selbständige Bestätigung zu erfahren. Die Resultate der Segmentirung des Trilobitenkopfes und dessen Beziehungen zu dem anderer Arthropoden stelle ich der Uebersichtlichkeit halber in der zweiten der folgenden Tabellen zusammen, in der, wie oben erläutert, das Acron als Segment mitgezählt wurde.

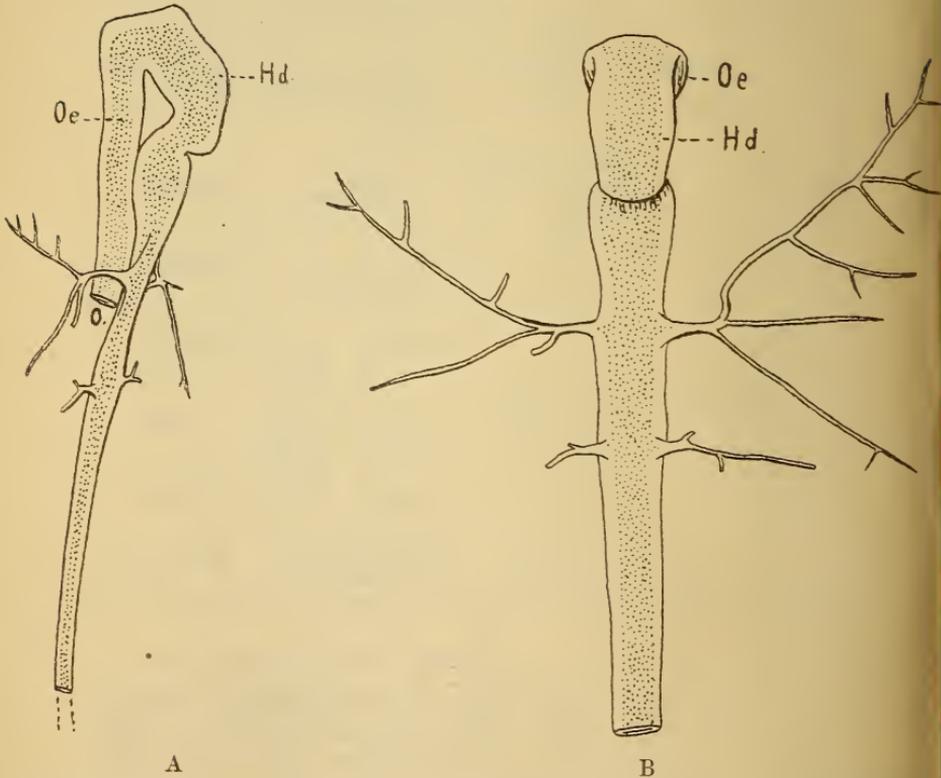
	<i>Limulus.</i>	<i>Eurypteridae.</i>	Trilobiten.	Schizopoden u. Larvenstadien höherer Crustaceen.
1	Acron } Proto- cephalon.	Acron } Proto- cephalon.	Acron mit Hypostoma	Acron mit Epilabrum } cephalon
2			Rostrale und die paarigen Augenplatten.	
3	Cheliceren.	Cheliceren, die sog. Scheerenfüsse.	? Antennulae. 1 Frontallobus.	Antennulae.
4	1	1	Antennen. 2 Frontallobus.	Antennen.
5	2	2	Mandibel.	Mandibel.
6	3 } Kieferfuss od. Gnathopod.	3 } Kieferfuss od. Gnathopod.	1 od. Praemaxille.	1 Maxille.
7	4	4	2 Maxille.	
8	5	Grosser Schwimmfuss.	Maxillenfuss des Occipitalringes.	Maxillenfuss.

Das Verhältniss des Darmes zum Kopfskelet.*

Es läge wohl bei oberflächlicher Betrachtung des Trilobitenkopfes nahe, die mediane Auftreibung der Glabella auf unterlagernde Kopfganglienmassen zurückzuführen, aber diese Vorstellung liesse sich doch unmöglich für eine so riesige Grössenfaltung anwenden, wie sie beispielsweise die Glabella von *Phacops* zeigt (vergl. Fig. 26). Aber auch die viel schwächere Vorwölbung



Figur 26. Ein eingerolltes Exemplar von *Placops Sternbergi* mit stark vorgewölbter Glabella in seitlicher Ansicht. Nat. Grösse.



Figur 27. Der cephalische Abschnitt des Darmtractus von *Limulus* mit den Stämmen der beiderseitigen Leberschläuche. — A in Seitenansicht, B in Dorsalansicht. — O Mund, Oe Oesophagus, Hd Hauptdarm.

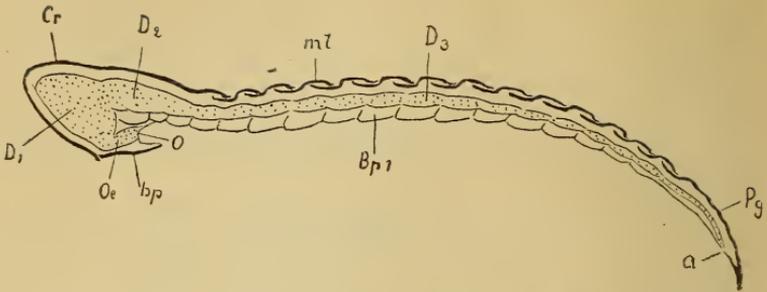
des vorderen Theiles der Glabella, wie sie andere Trilobiten aufweisen, könnte nur dann mit einer Anreicherung von Gehirnmasse in Beziehung gebracht werden, wenn man den Trilobiten ein beispielloses intellectuelles Uebergewicht über alle anderen Crustaceen zuschreiben wollte; dazu liegt doch aber, zumal in Anbetracht ihres hohen Alters und der zurückgezogenen Lebensweise wahrlich kein Grund vor.

Indem ich mir nun die Frage vorlegte, welches Organ median unter der Glabella der Trilobiten gelegen haben könnte, und die Organisation lebender Crustaceen zu einem Vergleiche heranzog, traten mir in der Sammlung des geologischen Institutes Präparate von *Limulus* entgegen, die mir die ganze Frage unmittelbar zu lösen scheinen. Die Freundlichkeit des Herrn Prof. FR. EILH. SCHULTZE setzte mich in den Stand, eines dieser Präparate zum Vergleich hier abzubilden. Fig. 27A zeigt in Seitenansicht die Biegungen, die der vordere Theil des Darmtractus unterhalb des Kopfschildes von *Limulus* macht. Vom Munde (O), der etwa unter der Mitte des Kopfschildes liegt, biegt der Oesophagus (Oe) zunächst nach vorn, schwillt am Stirnrand des Thieres unter scharfer Biegung nach oben an („Kaumagen“), um sich nach Bildung eines verdickten Magens (Hd) in geradem Verlauf nach hinten zu wenden. Noch innerhalb des Kopfschildes zweigen sich jederseits vom Darm zwei Gefässtämme ab, die in die reich verzweigten Leberschläuche übergehen, die ihrerseits die breiten Seitentheile des Kopfschildes unterlagerten.

Nachdem ich dieses Bild gesehen habe, trage ich nicht das geringste Bedenken mehr, das Kopfschild der Trilobiten in ähnlicher Weise zu beurtheilen. Die Lage des Hypostoma und der Kieferfüsse nöthigt uns, eine ziemlich weit zurückliegende Position des Trilobitenmundes anzunehmen. Wenn dieselbe aber, wie es doch durchaus den Anschein hat, auf einer secundären, ventralen Einkrümmung der Mundregion beruht, dann ist es schon a priori wahrscheinlich, dass sich auch der vordere Theil des Darmes an dieser ventralen Umbiegung betheiligt hat.

Der hintere Abschnitt des Darmes im Bereich des segmentirten Rumpfes und des Pygidiums ist, wie BEYRICH¹⁾ schon früher an *Trinuclaus* nachwies, ziemlich eng; er stellt nur eine dünne Röhre dar, die keinerlei Ausbuchtungen zeigt, wie solche auch den Arthropoden zu fehlen pflegen. Diese Schlankheit des Hinterdarmes wird auch, zumal im Vergleich mit *Limulus*, verständlich, wenn, wie hier, der erweiterte Hauptdarm der Trilobiten unter deren Kopfschild lag.

¹⁾ Untersuchungen über Trilobiten. Berlin 1846, S. 30, t. 4, f. 1 c.

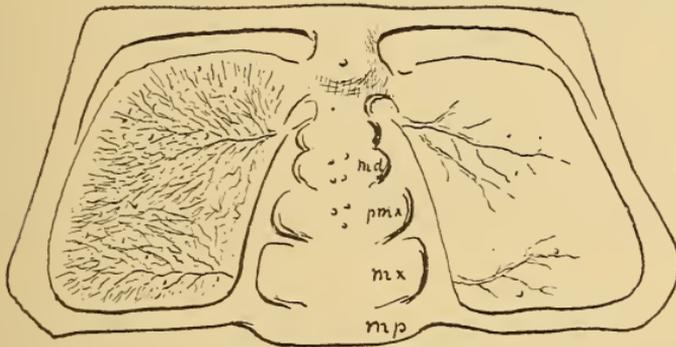


Figur 28. Restauration des [punktirten] Darmtractus eines Trilobiten (*Phacops*). — O Mund, Oe Oesophagus, D₁ Vor- oder Kaumagen, D₂ Hauptdarm oder Magen, D₃ Enddarm, a After, hp Hypostoma, Cr Cranidium, Mt Mesotergite, Pg Pygidium, Bp₁ Basipodite.

Da die Glabella der meisten Trilobiten in der Mittellinie gleichmässig vorgewölbt ist, so musste sie von einem median von vorn nach hinten verlaufenden Organ unterlagert werden, welches die Ansätze der Kopffüße auseinander und vom Rückenschild abdrängte. Als ein so umfangreiches, unpaares, von vorn nach hinten verlaufendes Organ kann aber bei Arthropoden nur der Darm in Betracht kommen, da die etwa noch zu berücksichtigenden Anschwellungen der Kopfganglien und das Herz bei Weitem nicht den Umfang erreichen, dass sie so bedeutende Ausbuchtungen der Glabella nach vorn und oben hätten herbeiführen können. Dabei dürfte derselbe auch hier in einem dem Oesophagus zuzurechnenden „Kaumagen“ (D₁) und den eigentlichen Magen oder Hauptdarm (D₂) zerfallen sein.

Den Rest von etwaigen Bedenken, ob die diesbezügliche Organisation der Trilobiten in der That der von *Limulus* so nahe stand, wird meines Erachtens beseitigt durch den Umstand, dass sich bei den Trilobiten zwei Paare von Canalstämmen zu beiden Seiten der Glabella finden, die genau dieselbe Position zu dem supponirten Darmverlauf einnehmen, wie die Stammkanäle der Leberschläuche bei *Limulus* (Fig. 27 B). Man bemerkt bei zahlreichen Trilobitenformen, wenn auch in verschiedenem Grade von Deutlichkeit und verschiedenen Modificationen, eine dendritische Zeichnung an der Innenfläche der Genae, die ihren Ausgangspunkt von den Seitenrändern der Glabella nimmt und sich von dort strauchförmig unter der ganzen Fläche der Genae verbreitert. Genau dieselbe Lage nehmen unter den Seitenflächen des Kopfschildes von *Limulus* die reich verzweigten Leberschläuche ein; was aber für ihre beiderseitige Homologie und gleichsinnige Deutung noch besonders in's Gewicht fällt, ist der Umstand, dass

auch bei den Trilobiten jederseits zwei Haupt-Drüsenstämme nach den Seiten abgehen, ein vorderer stärkerer, ein hinterer kleinerer. Die frappante Aehnlichkeit beider Ausbildungsformen ist aus einem Vergleich der Fig. 27 B mit der beistehenden Zeichnung (Fig. 29) des Kopfschildes einer *Eurycare* aus dem schwedischen Cambrium (Original Mus. Berlin) ersichtlich, bei der man den Verlauf der Stämme mit auffallender Deutlichkeit erkennen kann. Ich überzeugte mich übrigens, dass die Existenz je zweier Stämme jederseits, auch für andere Gattungen die Regel ist, wenn auch das hintere Paar oft schwach ausgebildet ist und durch das vordere vollkommen überflügelt wird. Bei *Dionide formosa* sehe ich z. B. nur den vorderen Stamm, der sehr gross und in zwei Hauptäste zerlegt ist.

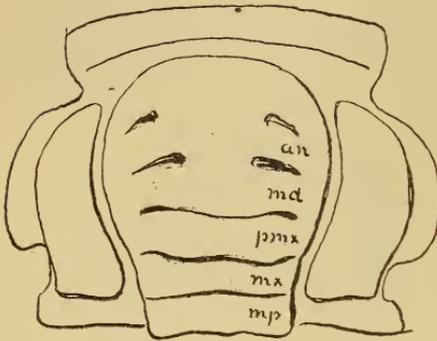


Figur 29. Kopfschild von *Eurycare*. Oberes Cambrium von Andrarum in Schonen. Abdruck der Innenfläche vergrößert. Auf den Genae die verästelten Leberschläuche, rechts nur deren Hauptstämme.

Nach alledem scheint es mir nicht mehr zweifelhaft, dass die mediane Auftreibung der Glabella durch den Haupt- und Kaumagen verursacht wurde, und dass die Genae wesentlich zur Bergung der Leberanhänge des Darmes gedient haben. Hiernach glaube ich eine Reconstruction des Darmverlaufes der Trilobiten verantworten zu können, wie sie Fig. 28 darstellt.

Die Ursache der mangelhaften Ausprägung der sog. Gesichtsloben liegt sonach in der Eindrängung des Hauptdarmes, die sich natürlich da am meisten geltend macht, wo der Kaumagen sich ausdehnt und in den Magen umbiegt. Diese Stelle liegt (vergl. Fig. 28) hinter dem sog. Frontallobus, der dadurch in dem Maasse vergrößert wird, wie der Magen an Ausdehnung zunimmt. Hierdurch werden aber nicht nur die vordersten Segmente der Glabella verdickt, sondern auch die folgenden mehr oder

weniger bei Seite gedrängt. Dieser Process lässt sich phylogenetisch und ontogenetisch leicht verfolgen. In letzterer Beziehung sehr instructiv ist die Entwicklung von *Paradoxides*. Bei 2,5 mm langen Kopfschildern (Fig. 30) ist der vordere Theil der Glabella zwar in toto verbreitert, aber die 5 Paare seitlicher Einschnitte sind doch deutlich markirt und die durch sie begrenzten 6 Segmente des Kopfschildes fast gleich gross ausgebildet. Bei einer Länge des Kopfschildes von ca. 13 mm (Fig. 31) ist das vor-



Figur 30.



Figur 31.

Zwei Entwicklungsstadien des Kopfschildes (ausschliesslich der Genae liberae) von *Paradoxides rugulosus* CORDA. Mittl. Cambrium, Skrej. (Orig. Mus. Berlin.)

derste Segment schon sehr vergrössert, die Kieferloben noch mehr auseinander gedrängt; bei erwachsenen Formen sind in diese vordere Auftreibung der Glabella die beiden vorderen Segmente einbezogen. In anderen Formenreihen schreitet dieser Process phylogenetisch aber weiter fort, sodass bei den Phacopiden und *Trinucleus* hinter der frontalen Auftreibung der Glabella nur die letzten Kopfsegmente noch eine gewisse Selbständigkeit im Rückenpanzer zum Ausdruck bringen. Der „Frontallobus“ ist sonach kein fest bestimmter Theil, obwohl er sich in der Regel aus den Mesotergiten der zwei vordersten Cranium-Segmente zusammensetzt. Dem Grade und der besonderen Art der Verdrängung der Kieferloben durch den Magen scheint mir aber eine morphogenetische Bedeutung zuzukommen, die, wie ich hoffe, noch ein natürliches System der Trilobiten ermöglichen wird. Die Grösse der „Frontalbildung“ — der Name Lobus ist dafür wenig zutreffend — ist zunächst ein Maassstab für die Entwicklungshöhe einer Form und lässt

dadurch Formenkreise wie die Phacopiden, Lichaden, Trinucleiden, Cheiruriden und unter den Agnostiden die neue Gattung *Batticulus* als hoch specialisirt erscheinen.

Die besondere Specialisirung der Gesichtsloben, die sich trotz jener Eindrängung des Darmes erhält, bringt dagegen besondere Ausbildungsformen der Mundgliedmaassen zum Ausdruck und giebt bei der Wichtigkeit, die diesen Organen bei Crustaceen zukommt, Anhaltspunkte zur Sonderung der einzelnen Entwicklungsreihen unter den Trilobiten.

Der zweite Theil dieser Arbeit soll die Besprechung der Augen und einiger anderer Organisations-Verhältnisse, die Ontogenie, die Phylogenie und die systematische Gliederung der Trilobiten enthalten.

Erklärung der Tafel IV.

Ptychoparia striata EMMR. sp. aus dem mittleren Cambrium von
Pod trnim bei Tejrovic, Böhmen.

Abbildung des am besten erhaltenen Exemplars des Berliner Mu-
seums für Naturkunde in $\frac{2}{2}$ nat. Grösse, nach einer von Herrn Dr.
F. SOLGER freundlichst angefertigten Photographie.



Erklärung der Tafel V.

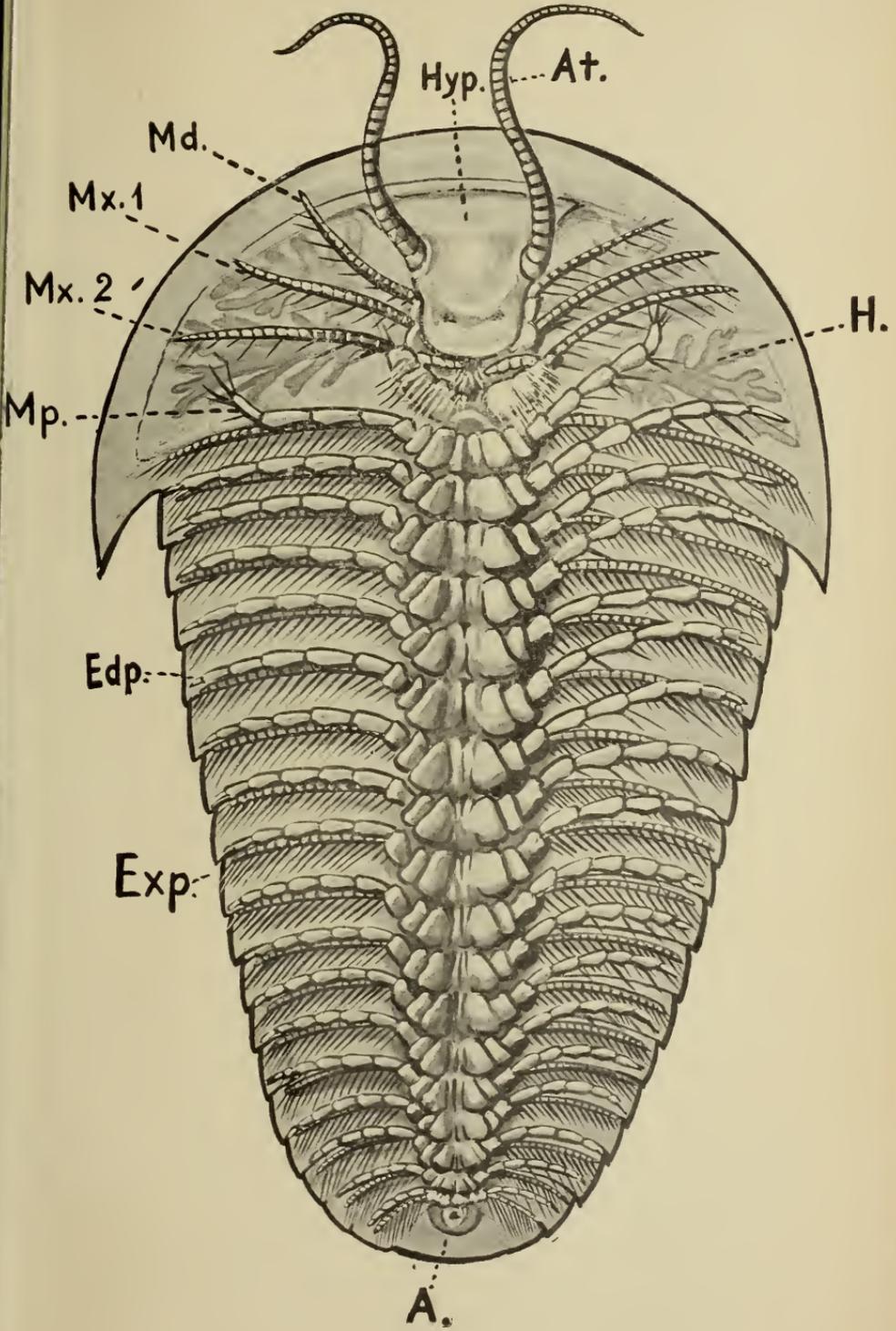
Stärkere Vergrößerung der die Beinglieder zeigenden Partie des Taf. IV abgebildeten Exemplares. Oben in der Mitte ist das Hypostoma, daneben rechts die Augenleiste sichtbar. Auf der unteren Hälfte des Hypostoma sind undeutliche Reste der Kieferfüsse besonders an der linken Seite erhalten. Darunter markiren sich seitwärts die Grenzen und Sculpturlinien des Occipital- und der Rumpfsegment-schienen (Pleurotergite des Thorax), nur in der Mitte derselben unterhalb der Rhachis die proximalen Beinglieder des Occipitalringes und der ersten 6 Rumpfsegmente mit abnehmender Deutlichkeit; die folgenden waren anscheinend zu schwach inkrustirt, um erhalten zu bleiben. Die Mittellinie ist besonders an den drei vordersten Rumpfsegmenten deutlich zu sehen. An derselben stossen die grossen, ungefähr dreiseitigen ersten Basalglieder (vergl. Fig. 2, S. 139, Bp. 1.) zusammen; seitlich — besonders an der rechten Seite deutlich — folgen auf diese kleine, kurze Glieder (Bp. 2. der Fig. 2), dann allerdings nur hier und da erhalten die dünneren, länglichen, dritten Glieder (Bp. 3. der Fig. 2), die sich an die nach unten einspringende Grenze zwischen Mesotergiten und Pleurotergiten anlehnen. Auf der Oberfläche der Beinglieder, besonders an denen der drei ersten Rumpfsegmente, bemerkt man — leider infolge des sehr mangelhaften Reproductionsverfahrens nicht sehr deutlich — die S. 134 besprochenen polygonalen Umriss cuticularer Zellen, die am Object durchaus nicht zu verwechseln sind mit den auf der übrigen Gesteinsplatte hervortretenden Abdrücken von Sandkörnern des ziemlich groben Sandsteines. Vor den mittelsten Basipoditengliedern (Bp. 1) des Occipitalsegmentes bemerkt man noch einen bogigen, quergestellten Eindruck, den man nach seiner medianen Lage unmittelbar hinter dem Mund wohl auf die Bildung einer Unterlippe beziehen muss (vergl. auch Taf. VI).



Erklärung der Tafel VI.

Reconstruirtes Bild der Unterseite eines Trilobiten. Die Basipoditen sind auf Grund vorliegender Untersuchungen, die der Endo- und Exopoditen wesentlich auf Grund der Arbeiten von C. E. BEECHER restaurirt. Die in Fig. 2, S. 139 noch eingezeichneten Kiemen sind als hypothetisch hier nicht berücksichtigt worden.

Hyp = Hypostoma, At = Antennengeißel, Md = Mandibular-exopodit, Mx₁ = erster oder Praemaxillarexopodit, Mx₂ = zweiter Maxillarexopodit; Mp = Maxillipedenfuß. H = Hepal- oder Leberschläuche, Edp = Endopodite, Exp = Exopodite der Thoracal- und Abdominalfüsse; A = After.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [53](#)

Autor(en)/Author(s): Jaekel Otto

Artikel/Article: [4. Ueber die Organisation der Trilobiten. 133-171](#)