

Über Muskelhaftstellen der Glabella von *Pseudasaphus
tecticaudatus* Steinh. (*Crust.*, *Trilobita*) und über
die Funktion der Fazialsutur.

Von

A. Öpik.

Tartu 1929.

Über Muskelhaftstellen der Glabella von *Pseudasaphus tecticaudatus* Steinh. (*Crust., Trilobita*) und über die Funktion der Fazialsutur.

Von

A. Öpik.

Tartu 1929.

Über Muskelstellen der Glabella von Pseudoschelus
lechnerus Steinl. (Crust., Trilobita) und über
die Funktion der Paxillae.

A. Öpik.

Est. A

Tartu Riikliku Ülikooli
Raamatukogu
31935

Es sind nur wenige Fälle über Muskelhaftstellen von Trilobiten in der Literatur beschrieben worden, und was wir kennen, bezieht sich hauptsächlich auf die Gruppe der *Proparia*. Am besten ist in dieser Hinsicht *Chasmops Odini* Eichw. aus dem estnischen Ordovizium von Born erforscht worden (1), wobei R. Richter (2) später mit einleuchtenden Ergänzungen hervortrat. Es wird von ihm darauf hingewiesen, dass die Stirneindrücke — die Muskelhaftstellen — in ziemlich ähnlicher Weise bei den übrigen Phacopiden wiederkehren und dass ihre Anordnung auf der Stirn der übrigen *Proparia* von ähnlicher Gestalt ist.

Die Stirneindrücke wurden von Born (1) als Hypostomträger-Ansatzstellen gedeutet. Doch zweifellos müssen wir uns der Richter'schen Deutung anschliessen, nach welcher die Glabella-Eindrücke Haftstellen der Oesophagus-Erweiterer sind, dass also diese Muskeln nicht unmittelbar mit dem Hypostom verbunden waren. Im Raum zwischen dem Hypostom und der Glabella befand sich der räumige Kaumagen, der auch mit dem Hypostom durch Muskeln (ebenfalls Erweiterer) in Verbindung stand.

In derselben Abhandlung (2) werden auch alle anderen Fälle von Glabella-Eindrücken besprochen, auch die Literatur wird vollständig angegeben.

Das vorliegende Exemplar von *Pseudasaphus tecticaudatus* Steinh. gehört zur *var. Laurssoni* A. Ö. (3) und ist von der Hauptform durch abgerundete Wangenecken unterschieden. Das Indivi-

dum stammt aus dem staatlichen Schieferbruch (Brandschiefer, „Kukersit“) Kohtla-Estland, aus der Kukruse-Zone (C₂ „Kuckersche Schicht“) des Ordoviziums, — aus denselben Schichten, aus welchen auch das Born'sche *Chasmops odini*-Material stammt.

Der Trilobit ist ein Geschenk des Herrn Alexander Schmidt, eines Beamten der Staatlichen Werke und wird aufbewahrt im Geol. Museum der Universität Tartu (Dorpat).

Vom Trilobiten sind erhalten: der Kopf, — die Glabella ohne Panzer, 5 vordere Rumpfglieder und das Pygidium, — ebenfalls ohne Schale. Zwischen dem Pygidium und dem fünften Rumpfglied ist noch gerade Platz für die drei fehlenden Glieder, die wahrscheinlich noch vor der Verschüttung des Kadavers durch Sediment von einem Aasfresser verschleppt wurden. Die Unterseite und das Hypostom sind nicht auspräpariert worden.

Es ist ein stattliches Tier gewesen. Seine Breite beträgt 14,5 cm, die Länge muss 28 bis 30 cm erreicht haben. Es ist das grösste Exemplar seiner Art, und der grösste Trilobit, den man im ostbaltischen Kambro-Silur gefunden hat.

Auf der Glabella gleich vor den Augen (Textabb. 1 und Taf.) beginnen zwei zur Mittellinie symmetrische Reihen von dunklen Flecken. Zwei Flecke liegen in der Mittellinie; ausserdem sind noch einige am rechten Saum der Glabella und an der Basis des rechten Palpebrallobus vorhanden. Diesen dunklen Flecken des Steinkernes der Glabella entsprachen Muskelhaufflecke auf der Innenseite des Kopfpanzers. Dieses ist die einzige passende Erklärung dieser Flecke und es sind dafür auch Beweise vorzulegen.

Die Gestalt einzelner Flecke ist ganz regellos, was aber auch bei *Chasmops odini* die Regel ist, also eine Erscheinung, die wie den *Opistoparia* so auch den *Proparia* eigen zu sein scheint.

Die dunkle Färbung wird durch fein verteilten Schwefelkies erzeugt. Das Vorhandensein des Schwefelkieses erklärt sich von selbst, indem er auf die Verwesung der Weichteile in situ hinweist. Die verwesenden Muskeln lösten sich von den Ligamenten ab, diese aber hafteten noch lange an den Insertionsstellen. Durch den bei der Verwesung entstandenen Schwefelwasserstoff wurde auf diesen Stellen Schwefeleisen abgeschieden. Die Flecke sind nicht gleichmässig gefärbt. In der Mitte sind sie mehr oder weniger grau, die Ränder aber sind schwarz, und dieses hängt mit der Anreiche-

nung des FeS_2 an den Rändern zusammen. Es sind offenbar Reaktionsringe, welche dem Kontakt der verwesenden Ligamente mit dem Wasser entsprechen.

Der Steinkern des Kopfpanzers, also der kalkerfüllte Raum zwischen dem Panzer und der Duplikatur ist grauschwarz von feinverteiltem Schwefelkies; auf durch Gebirgsdruck entstandenen Rissen und Sprüngen hat sich Pyrit sekundär abgesetzt. Es ist hier mehr von Schwefelkies vorhanden, als es die Weichteile eines einzigen, sei es auch so grossen Trilobiten liefern konnten. Aber ein verwesender Trilobit ist nicht nur eine Beute der Aasfresser. Er konnte auch als Futter oder eine Unterlage für H_2S -erzeugende Organismen (Bakterien) dienen, welche die hohe FeS_2 -Konzentration durch ihre Lebenstätigkeit zustande brachten.

Es ist bis jetzt das einzige Asaphidenindividuum aus Estland, bei dem Insertionsstellen nachweisbar sind und der einzige Trilobit, bei dem diese als durch FeS_2 gefärbte Flecke des Steinkernes vorliegen.

Es ist kein Grund vorhanden, diese Flecke als Zufall zu betrachten, — die Symmetrie der Fleckreihen zueinander und zur Mittellinie wäre dann ebenso unbegreiflich, wie ihre Färbung. Es ist aber auch der grösste Trilobit des Landes und selten gut erhalten — also in jeder Hinsicht ein Sonderfall, wodurch sein Wert und der Wert seiner Muskelflecke besonders erhöht wird.

Betrachten wir näher die Flecken der Glabella. Die symmetrische Lage der Fleckenbögen ist ein auffallender Gegensatz zur asymmetrischen Form einzelner Flecke und zur Asymmetrie eines jeden Paares von Muskelstellen. Der rechte Fleckenhalbmund führt 12, der linke nur 9 Haftstellen. Die grossen lappigen Flecke scheinen durch Verschmelzung mehrerer kleinerer entstanden zu sein, wobei die kleinere Zahl der linken Reihe durch die Grösse einzelner Flecke kompensiert wird. Die Flächensummen der Flecke beider Reihen sind einander annähernd gleich. Auf Papier gezeichnet, ausgeschnitten und gewogen — jede Reihe für sich, erhält man fast denselben Wert. Abweichungen hängen zum Teil mit der Ungenauigkeit der Zeichnung zusammen.

Mit gleichen Buchstaben sind paarige Flecke bezeichnet. „A — links“ ist nur ein runder, „A — rechts“ — ein kleiner und ein grosser Fleck: „B—B“ ist ebenfalls sicherlich ein Fleckenpaar. Dann folgt

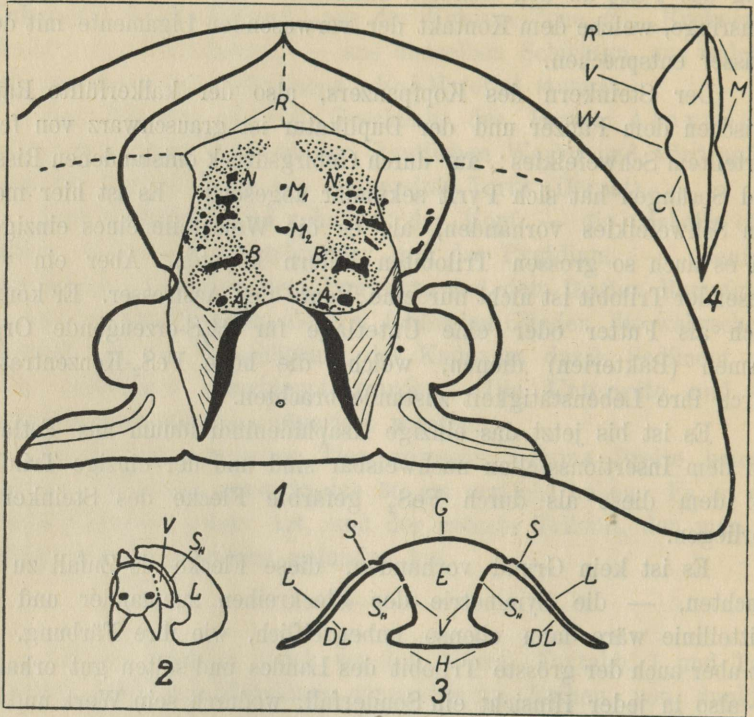


Abb. 1—4. 1. Schematisches Bild des Kopfes von *Pseudasaphus tecticaudatus*, gezeichnet nach der Photographie (Taf.) und der Natur. Das Hypostom ist nach anderen Exemplaren berechnet und eingezeichnet worden. Mit „A—A“, „B—B“ und „N—N“ sind nachweisbar paarige Muskelflecke bezeichnet; M_1 und M_2 sind mediane Muskelstellen. (Näheres im Text).

2. Gezeichnet nach Fr. Schmidt, „Revision“, Abt. V, *Asaphiden*, Lieferung II, *Asaphus* sensu str., St.-Petersburg 1901, Taf. V, Fig. 12. (Die Originalbeschreibung lautet: „Fig. 12 Kopflumschlag und Hypostoma von innen von *Pseudasaphus tecticaudatus* Steinh. Volborth'sche Sammlung von Pawlowsk. Aus Versehen auf diese Tafel geraten“) V — Vorderflügel des Hypostoms; L — Duplicatur (Umschlag) der freien Wange. SH — Hypostomnaht, — die Verbandlinie des Hypostoms und der Duplicatur.

3. Schematischer Durchschnitt durch den Kopf des *Pseudasaphus tecticaudatus* Steinh, gleich vor den Augen. G — Glabella; S — Gesichtsnah, Sutura; L — Oberseite der freien Wange; DL — Duplicatur der freien Wange. NB: sie reicht unter die Glabella; SH — die Brögger'sche Hypostomsutura; H — Hypostom; V — Vorderflügel des Hypostoms; E — Oesophagus-Raum.

4. Seitenansicht eines *Pseudasaphus*-Hypostoms. R — Vorderrand (wie Fig. 1); V — Vorder- und W — Hinterflügel des Hypostoms; M — Mittelkörper. C — das rechte Horn am Hinterrande des Hypostoms.

eine Schar, deren einzelne Glieder untereinander nicht zu verbinden sind. „N—N“ ist wieder ein Paar für sich. „A—A“ und „N—N“ sind extreme Flecke der Muskelbögen, indem sie mit dem Vorder- und Hinterrande des Hypostom-Mittelkörpers zusammenfallen. Zu dieser Tatsache kommen wir nochmals zurück. Ausser den beiden lateralen Reihen sehen wir noch zwei Insertionsstellen in der Mittellinie (M_1 und M_2), einige Flecke am Saume der Glabella vor dem rechten Auge und einen Fleck am rechten Palpebrallobus. Die ersten, da sie keine Gegenstücke auf der linken Seite besitzen, sind von zweifelhafter Natur und ihre Deutung ist vorläufig unklar.

Ausser den dunklen Flecken sieht man am Steinkern der Glabella eingedrückte feine Punkte. Auf der Tafel sieht man deutlich Punkte am linken Saum der Glabella — am rechten ist die Reproduktion nicht gelungen. Ähnliches sehen wir auf den Palpebralloben. Es sind Verzierungen des Panzers gewesen, wie man es deutlich an der linken freien Wange in der Augenregion ähnlich ausgebildet erblickt. Diese Verzierungspunkte sind in der Textabb. 1 unbeachtet geblieben.

Im Seitenlicht treten auch im Gebiete der Insertionsstellen punktartige Eindrücke des Steinkernes hervor und bilden genau die sichelförmigen Punktfelder der Glabella auf Abb. 1. Dieses sind nicht mehr die runden eingestochenen Verzierungspunkte des Panzers. Es sind mehr rillenförmige kurze sehr feine flache wellige Eindrücke, von verschiedener Länge, Richtung und Form. Sie bedecken dicht den Steinkern in den Zwischenräumen der Flecke, auf den Flecken selbst aber fehlen sie ganz. Diese Eindrücke fehlen auch ganz in den zwei Buchten des hinteren Abschnittes der Punktbögen, wodurch die „A—A“ und „B—B“ Lappen entstehen. Ganz glatt ist auch das weisse elliptische Feld zwischen den Punktsicheln, mit den M_1 - und M_2 -Flecken.

Vorne und hinten treten die Spitzen der Bögen einander sehr nahe, doch in Berührung kommen sie nicht. Die Mittellinie ist also von den Eindrücken ganz frei. Vorne ist die Glabella bis zu den Bögen gekielt (vergl. Taf.).

Die feingerunzelten Bögen der Glabella erheben sich aus der übrigen Fläche etwas hervor, wobei die schwarzen Flecke, — die Insertionsstellen ihrerseits spezielle Erhöhungen bilden. Die „A—A“- und „B—B“-Lappen sind besonders ausgeprägt, man kann sie durch Betasten erkennen.

Es ist greiflich, dass die Erhöhungen des Steinkernes als

Depressionen der Innenseite des Panzers erscheinen müssen, denen auf der Panzeroberfläche wieder Buckeln entsprechen. Es sind also nach oben gerichtete Teile des Panzers gewesen, an denen die Insertionsstellen liegen. Die Wölbung war der Zugrichtung der Muskeln entgegen gerichtet, wodurch die Panzerfestigkeit erhöht wurde. Sehr möglich, dass die Buckel der Panzeroberfläche stärker waren, als jene des Steinkernes, dass also der Panzer ebenfalls dicker war. Tatsächlich, bei anderen Exemplaren heben sich die Buckel durch dunkle Färbung hervor, und dieses weist nach Richter, auf eine Schalenverdickung hin*).

Die Insertionsstellen „A—A“ und „B—B“ fallen mit den Seitenloben der Glabella zusammen, — ein Gegensatz zu verschiedenen älteren Meinungen, nach denen gerade die Querfurchen der Glabella Insertionsstellen sein sollten [vergl. Brögger (5), S. 21].

In unserem Falle erscheinen die „A“- und „B“- Loben als Spuren von Segmentation, daher können auch die beiden hinteren Fleckenpaare ursprünglichen Muskeln der betreffenden Segmente entsprechen. Von Wert ist es, dass diese Segmentierung der Muskelflecke kaudalwärts deutlich wird, in einer Richtung, wo am Kopfe der Trilobiten die Segmentierung im Allgemeinen an Deutlichkeit zunimmt. Es ist daher zu erwarten, dass die Rumpfsegmente auf der Rhachis wenigstens je ein paar von Insertionen besitzen. Beispiele finden wir bei verschiedenen Arten und Gattungen der ostbaltischen Asaphiden.

Bei demselben *Pseudasaphus tecticaudatus* zeigen mehrere Exemplare auf jedem Segment des Rumpfes auf der Rhachis je ein paar von erhabenen runden Knötchen, Knöpfchen, oder wie sie Schmidt bezeichnet, runde flache Tuberkeln. Sie finden sich wieder bei *Pseudasaphus globifrons*; besonders deutlich sind sie bei *Ptychopyge angustifrons* var. *gladiifera* („Revision“ V, 3, Taf. V, Fig. 6). Wir finden sie wieder bei *Nileus armadillo* (ibid. Taf. VIII, Fig. 16) als „Farbflecke“ ausgebildet.

Weitere Beispiele werden von Fr. Schmidt („Revision“ V, 2, 1901, S. 14) selbst genannt: „Auf der Oberfläche namentlich der

*) Da an freigelegten Schalensplittern zu erkennen ist, dass die „dunklen Flecke“ durchsichtig sind, so ist auch die folgende Erklärung möglich: wegen ihrer Durchsichtigkeit dringt das auffallende Licht auf diesen stellen in die Schale hinein und wird bei wiederholter innerer Reflexion zum Teil abgeschwächt; von den anderen Schalentteilen aber wird das Licht zurückgeworfen. Es ist dasselbe, wie bei Fettflecken auf weissem Papier.

flacheren Rhachisglieder finden sich häufig paarige Knötchen oder an ihrer Stelle durchscheinende kleine Flecken, so namentlich bei *Asaphus laelvissimus* und *ornatus*. (bei diesem noch bis 4 Knötchen Taf. VI, Fig. 8), aber auch bei *platyurus*, *latus*, *lepidurus*, *raniceps*, *Lamanskyi*, *cornutus*, *Eichwaldi*. Diese Knötchen, die auch bei *Ptychopyge* vorkommen, lassen sich wohl passend mit Muskelansätzen in Verbindung bringen.“ Besonders überzeugend wirkt die Beobachtung, dass die Knötchen besonders bei Arten mit flachen Rhachisgliedern auftreten. Durch die Wölbung des Knötchens wird die Festigkeit der Schale an der Insertionsstelle eines flachen Segments erhöht, während ein gewölbtes Segment keine spezielle Verfestigungseinrichtungen braucht.

Als Arten- und Gattungsmerkmale sind diese Knötchen von geringem Wert, weil sie so allgemeiner Natur sind, wie es die Muskeln selbst sein müssen, welche gleiche Funktionen in gleichen Bedingungen bei verschiedenen aber nahe verwandten Tiergruppen zu erfüllen haben. Es waren offenbar Herz- resp. Darmerweiterer.

Es soll noch die Deutung der feingerunzelten halbmondförmigen Felder der Glabella gesucht werden. Unter die Muskelhaftstellen sind diese nicht zu rechnen, aber mit diesen zusammen auftretend mussten sie eine Bedeutung für die Muskeltätigkeit haben. Da diese Felder als Erhöhungen des Steinkernes erscheinen, so sind sie vielleicht als eine Verfestigungseinrichtung der Glabella zu betrachten. Als Gewölbe sind sie zu flach und breit aber in Kombination mit der Runzelung könnten diese Felder zur grösseren Elastizität des Panzers beitragen. Diese Deutung ist aber wenig befriedigend, weil dadurch die bemerkenswerte Kongruenz der äusseren Begrenzung der Felder mit dem Mittelkörper des Hypostoms in keiner Weise erklärt wird. Aus dieser Kongruenz kann geschlossen werden, dass hier vielleicht die Umrisse des *Oesophagus* wiedergegeben sind.

Die beste Erklärung ist aber schon früher gegeben worden. Wir haben nur die Fussnote bei R. Richter (1) Seite 81, bezüglich der Befestigung des Herzens, auf den Oesophagus und die feingerunzelten Felder unseres Steinkernes zu übertragen: „...z. B. bei *Branchipus* (Claus 1873 S. 111; 1996 S. 72, Taf. 3, Fig. 11, 12) statt sich mit einem so starken Muskel an einer einzelnen Stelle aufzuhängen, klebt es (das Herz) sich auf seiner ganzen Länge mit feiner „bindegewebiger Umkleidung“ oder höchstens „zarten Muskelfäden“ derart an den Rückenpanzer an, dass dieser davon

kaum kenntliche Eindrücke empfangen haben kann.“ Die Abänderung in unserem Fall besteht nur darin, dass der Oesophagus durch beides — also durch starke Muskeln und zartes Bindegewebe — an der Glabella angeheftet war. Die „kaum kenntlichen“ sichel-förmigen Punktbögen sind die Anhaftstellen des Bindegewebes, welches die Muskeln umgab. Daher sind auch die Muskelinsertionsstellen glatt geblieben, denn die Insertionsstellen schliessen das „Bindegewebe“ ganz aus.

Da es bereits angenommen wurde, dass zwischen der Glabella und dem Hypostom der Kaumagen eingelagert war, so, dass er diesen Panzerteilen durch Muskeln anhaftete, so war es ebenfalls nötig die Lage der Insertionsstellen dem Hypostom gegenüber festzustellen. Wie gesagt, müssten die Dimensionen und die Form des Hypostoms rechnerisch auf Grund anderer Exemplare ermittelt werden. Beim Einzeichnen musste die Breite der Duplikatur vor dem Hypostom berücksichtigt werden, um die richtige Stellung zu treffen. Tatsächlich liegt das Hypostom bei dieser Art so, dass die Gabelung in der Höhe des Vorderrandes der Palpebralloben beginnt. Es ergab sich (Abb. 1), dass das ganze von Muskeleindrücken eingenommene Feld der Glabella dem Mittelkörper der Glabella entspricht, wie der Breite, so auch der Länge nach.

Dieser Mittelkörper, nach unten angeschwollen, besteht aus einer breiten ovalen Schale, die sozusagen geschaffen wurde um der Behälter des Oesophagus zu sein. Gewiss nicht der ganze Kaumagen war im Hypostom eingebettet, — der grösste Teil befand sich im Raume zwischen dem Hypostom und der Glabella.

Im Hypostom sind nur die Maculae vorhanden, welche für Muskelflecke erklärt sein können und es scheint, dass auch an der inneren scharfen Kante und innen am Vorderrande Spuren von Haftstellen bei einigen Exemplaren vorhanden sind. Bezüglich der Maculae ist zu beachten, dass Lindström (4) diese für Sehorgane erklärte. Die Aussenseite der Maculae könnte ja wirklich lichtempfindlich gewesen sein, aber die Innenseite passt so gut nach Bau und Gestalt unter die Insertionsstellen, dass es unmöglich ist, sich von dieser Vorstellung loszureissen. Die Innenseite der dreikantigen hohlen Hörner des Hypostoms konnte ebenfalls als Anhaftstelle dienen.

Es ist nicht unbedingt nötig zwischen Hypostom und Oesophagus kontraktive Muskeln zu verlegen. Die Haftstellen des Hypostoms:

1) die Innenseite der Hörner, 2) die Maculae und 3) vermutliche Haftstellen am Vorderrand sind vielleicht Insertionen von Ligamenten gewesen, welche den Kaumagen an das Hypostom starr befestigten. Zwischen dem Kaumagen und der Glabella aber zogen sich jene Muskeln hin, deren zahlreiche Insertionen wir an der Glabella

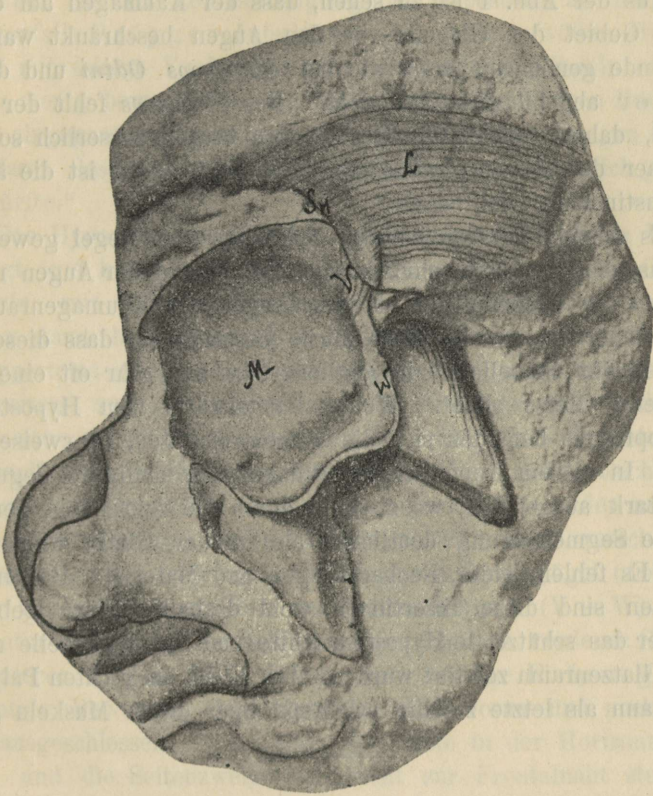


Abb. 5. Aus Fr. Schmidt, „Revision“ V, Lief. 3, 1904. Taf. III, Fig. 5: „Innenansicht eines Hypostoma aus der Umgebung von Pawlowsk wahrscheinlich Katlino (C_{1a}), enthalten in der Volborth'schen Sammlung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.“ L — Innenseite der Duplikatur; V — Vorderflügel, W — Hinterflügel des Hypostoms (abgebrochen); S_H — die Hypostomnaht; M — „Mittelkörper“ des Hypostoms. (Das Hypostom ist um eine Augenlänge nach hinten und etwas nach rechts verschoben. Aus der relativen Breite der Wangenduplikatur gegenüber dem Hypostoma geht hervor, dass die Glabella sich über den Innenrand der Duplikatur ausbreitete, dass also die Gesichtsnaht von der Mittellinie weiter entfernt war, als die Bröggersche Hypostomnaht. Zu beachten ist auch die Form des hohlen Mittelkörpers).

studierten und deren Aufgabe die Erweiterung des Oesophagus war. Diese Vermutung gilt nur bezüglich des *Pseudasaphus* und der *Asaphilen*. So scheint die Richter'sche Rekonstruktion des Kopfes von *Chasmops odini* mit Muskeln zwischen dem Hypostom und dem Kaumagen ganz überzeugend zu sein.

Aus der Abb. 1 ist zu sehen, dass der Kaumagen auf das gewölbte Gebiet der Glabella vor den Augen beschränkt war, also im Grunde genommen ganz wie bei *Chasmops Odini* und den bei Richter abgebildeten *Proparia*. Bei *Chasmops* fehlt der breite Limbus, daher weicht die Gestalt der Glatze äusserlich so stark von jener des *Pseudasaphus* ab. Bei *Dalmanites* ist die äussere Übereinstimmung viel besser.

Es scheint bei den meisten Trilobiten die Regel gewesen zu sein, dass das Hypostom nur bis zum Vorderrand der Augen reichte, dass also die Glabella nur vor den Augen den Kaumagenraum bildete. Daher ist es die gewöhnliche Erscheinung, dass dieser vordere Teil der Glabella wenig gegliedert ist und sehr oft eine angeschwollene Glatze bildet. Weiter kaudalwärts vom Hypostom bis zum Kopfrande befanden sich die Kauextremitäten, paarweise angeordnet. In diesem Kopfabschnitt ist daher sehr häufig die Segmentierung stark ausgeprägt, wobei hier durch die Anordnung der Muskeln die Segmentierung deutlicher als auf der Glatze wiedergeben wird. Es fehlen, leider, Beobachtungen und Material. Bei unserem Trilobiten sind diese Insertionen wohl deshalb farblos geblieben, weil hier das schützende Hypostom fehlte und die Weichteile rascher als im Glatzenraum zerstört wurden. Der Fleck am rechten Palpebrallobus kann als letzte zufällig erhaltene Spur dieser Muskeln gelten.

Die Kontraktionen der Oesophaguserweiterer konnten nur dann zur vollen Geltung kommen, falls das Hypostom gegenüber der Glabella bewegungslos blieb oder die Bewegung des Hypostoms den Muskelkontraktionen gegenüber von niedriger Grössenordnung war. Tatsächlich ist es auch der Fall, wie es von Brögger (5) nachgewiesen wurde.

Beim Betrachten der meisten von unten abgebildeten Trilobiten entsteht immer der Eindruck, als sei das Hypostom nur mit dem Vorderrande mit der Duplikatur verbunden gewesen und als habe es sich bei der Kontraktion der inneren Muskeln dorsalwärts bewegen müssen. Dies war aber nicht der Fall.

„Da das Hypostom frei hervorgeragt und selbst eine Duplikatur gehabt hat, muss die Ventralmembran, welche hinter dem Hinterrand des Hypostomes für die Mundöffnung durchbohrt gewesen sein musste, sich an diese hypostomale Duplikatur (mit ihrem hinteren Flügelpaar) angeschlossen haben“ (Brögger).

Über die Art der Befestigung des Hypostoms an den Panzer gibt ebenfalls Brögger Aufschluss: „das stark gewölbte Hypostom scheint mit seinem Vorderrand und den vorderen Flügeln so genau und so wenig beweglich in die Einbuchtung des inneren Duplikaturrandes eingepasst und gleichsam von einem halbkreisförmigen Rahmen so umfasst, dass eine grössere Beweglichkeit kaum möglich gewesen sein dürfte.“

Das Hypostom war nur an die Duplikatur der freien Wangen befestigt und hatte keine gemeinschaftliche Naht mit der Glabella. Die Naht, mit welcher das Hypostom mit der Duplikatur in Verbindung stand, bestand aus drei Zweigen. Erstens, am Vorderrande des Hypostoms (Abb. 14, R) ein horizontaler quergestellter Bogen, und zweitens, zwei parallele entlang der Mittellinie verlaufende Nähte (S_H), welche durch den Kontakt der Seitenflügel des Hypostoms mit der Duplikatur gebildet werden. Abb. 4 — Seitenansicht eines *Pseudasaphus*-Hypostoms — zeigt, dass diese Nähte in der medianen Vertikalebene liegende wellige Linien waren. Nach verschiedenen Stücken zu urteilen, war vielleicht der ganze Vorderflügel (Abb. 4, V) bis zur Einbuchtung zwischen den beiden Flügeln (V — W) an die Duplikatur angepasst, — vielleicht sogar bis zum vorderen Schenkel des hinteren Flügels (W). Durch diese wellige Einfassung ist die horizontale Bewegung des Hypostoms nach vorne und nach hinten ganz ausgeschlossen. Weil aber die Nähte in der Horizontalebene liegen und die Seitenzweige senkrecht zur Frontalnaht stehn (R), so ist auch eine Bewegung dorsalwärts ausgeschlossen. Wir sehn, in der Abb. 3, dass die Duplikatur vor den Augen nach unten herabbiegt, so dass die Ränder der Vorderflügel und der Duplikatur aneinander gepresst werden. In Abb. 2 ist schematisch die Innenansicht gegeben. Das Bild ist nicht ganz genau: der Vorderflügel zu gross, der Hinterflügel nicht eingezeichnet usw. Es ist ausserdem ein zerdrücktes Exemplar gewesen, doch der Verlauf der Nähte ist ziemlich klar. Der Frontalzweig (R) und der Seitenzweig sind im Bilde als ein einheitlicher Bogen dargestellt, aber nur deshalb, weil der Flügel nach rechts herabgebogen ist und nicht senkrecht zur Bildebene steht. In Abb. 5 sind wieder dieselben Verhältnisse

sichtbar. Das Hypostom ist von der Stelle gerückt, die Hinterflügel z. T. abgebrochen. Doch es ist ganz deutlich zu sehen, dass der Innenrand der Duplikatur bis zum Hinterrand des Mittelkörpers reichte, dass also der ganz durch Muskeln und Oesophagus eingenommene Teil vollständig starr eingefasst war, wodurch keine Drehung des Hypostoms um eine horizontale Querachse stattfinden konnte.

Da die Muskeln zwischen der Glabella und dem Hypostom Bewegungen nur in vertikaler Richtung ausführen konnten und da das Hypostom fast allseitig eingefasst war, so konnte es nur dorsalwärts bewegt werden. Den Kontakt (S_H) zwischen der Duplikatur und dem Hypostom auf Abb. 3 beachtend, sehen wir, dass bei Bewegung des Hypostoms nach oben auch die freien Wangen unbedingt mitbewegt wurden. Die absolute Grösse der Bewegung ist aber sehr klein. Weil die Duplikatur der freien Wange unter die Glabella (Abb. 3) sich fortsetzt, so musste sie bald diese berühren, wodurch die ganze Bewegung zum Stillstande kam. Brögger hat diese Verhältnisse genau verfolgt und gezeigt, dass die Grösse der Bewegung dem geringen Abstand zwischen den Innenwänden der freien Wangen gleich ist, wobei damit auch die äusserst geringe Beweglichkeit der freien Wangen gegeben ist. Nach Brögger bestand diese Bewegung der freien Wangen „höchstens in einer ganz kleinen Drehung nach unten und schräg nach vorn“, — womit man im allgemeinen einverstanden sein muss.

Beim Betrachten der Abb. 3 entsteht nämlich der Eindruck, dass bei der Kontraktion der in „E“ befindlichen Muskeln das Hypostom sich etwas dorsalwärts bewegen muss, wobei 1) eine geringe Verschiebung der freien Wangen nach oben der Gesichtsnaht entlang und 2) die von Brögger nachgewiesene Drehung entstehen muss. Die Drehungsachse ist eine Tangente der Gesichtsnaht, die den Hinterrand des Kopfes am Schnittpunkt derselben Naht schneidet. Die Bewegungsmöglichkeit, wie gesagt, ist sehr gering, doch nach dem Verlauf der Nähte musste sie unbedingt stattfinden. Es muss noch beachtet werden, dass der Innenraum der freien Wangen nicht leer, sondern von Weichteilen ausgefüllt war, was die Bewegungsgrösse noch verringern musste. Betrachten wir die Taf., so sehen wir dicht vor den Augen in den Dorsalfurchen je eine längliche Vertiefung, im Steinkern, — es war ein Buckel auf der Innenseite und eine Vertiefung auf der Aussenseite des Panzers. Ein Muskelansatz ist es nicht gewesen, da das Gewölbe nach der Zugrichtung gerichtet ist. Auf der Text-

abb. 3 ist dieses Grübchen neben der Gesichtsnaht (s) eingezeichnet. Bei der Bewegung des Systems (Hypostom + freie Wange) nach oben, traf die innere Seite der Wangenduplikatur diesen Buckel in der Richtung seines grössten Widerstandes. Dadurch wurde die freie Wange zu einem Hebel umgewandelt, dessen grösster Balken die nach aussen abfallenden Teile der freien Wange darstellen, den kurzen aber die Duplikatur unter der Glabella bildet. Der Abstand zwischen dem Grübchen und der Innenwand der Duplikatur ist selbstverständlich noch geringer als der übrige Innenraum der freien Wange, — doch die Hebelbewegung wird damit nicht gestört. Es bleibt die Brögger'sche Drehung auch jetzt bestehen. Der bogige dreidimensionelle Verlauf der Gesichtsnaht und die Duplikatur unter der Glabella stellten dieser Bewegung bestimmte Grenzen, wie in der Grösse, so auch der Richtung. Die Grösse haben wir bereits besprochen, die Richtung ist ebenfalls von Brögger gegeben, — die Drehung um die Achse nach unten.

Wir können uns ganz gut vorstellen, dass die freien Wangen, die Glabella und das Hypostom untereinander durch elastische Ligamente verbunden waren, so dass die Gefahr, die einzelnen Teile könnten sich voneinander ablösen, ausgeschlossen war. Durch diese Ligamente wurden die freien Wangen, nachdem die Muskelkontraktion nachgab, in ihre ursprüngliche Stellung zurückgeführt. Die Bewegung wurde ausserdem durch die Elastizität des Panzers gefördert.

Da im Kukuruse-Meere es immer was zu fressen gab, so kaute der Trilobit fast unausgesetzt. Die Kontraktionen der Magenerweiterer folgten sehr schnell nacheinander, die Bewegung wurde den freien Wangen weitergegeben, diese zitterten, vibrierten unaufhörlich und, da es eine Dreh- (Hebel-) Bewegung war, so war die Schwingungsgrösse bei gleicher Dauer an den Enden, d. h. am Rande am stärksten.

Diese zitternde Bewegung der freien Wangen entstand aber nicht nur beim Kauen, sondern auch beim Schwimmen. Da die Wangen einseitig nach oben gewölbt sind, so musste der beim Schwimmen von vorne kommende Wasserdruck die Wangenränder herabbiegen. Da das Schwimmen durch rudern geschah, so bestand es in einer Reihe von Impulsen, wobei der Wasserdruck am Kopf und an den Wangen sehr schnell stossartig zu- und abnehmen musste. Dadurch kam auch das ganze System in eine Vibration, die von ähnlicher Richtung und Grösse war, wie jene beim Kauen.

Dass dieses Zittern der freien Wangen das Kauen förderte,

scheint nicht der Fall zu sein. Aber störend war es ebenfalls nicht, weil die Bewegung an sich so klein war.

Das Vorhandensein der Gesichtsnaht ist der Hauptfaktor dieser Mechanik; die bewegten Teile waren die freien Wangen; die Glabella verhielt sich im System als starrer, unbewegter Körper.

Es ist dabei ganz sicher, dass der Sinn und Zweck der Gesichtsnaht nicht das Verwickeltmachen oder die Erleichterung der Trilobitensystematik war, sondern sie hing mit der Lebenstätigkeit des Tieres zusammen.

Das einzige uns bekannte Organ auf den zitternden freien Wangen waren die Augen.

Asaphidenaugen sind sehr fazettenreich und das Gesichtsfeld eines jeden zusammengesetzten Auges ist mehr als ein Halbkreis. Die Einzelaugen aber sind prismatisch und relativ sehr lang, wodurch das Gesichtsfeld eines Einzelauges sehr beschränkt ist. Es ist ausserdem anzunehmen, dass die einzelnen Ocelli wie zahlreich sie auch nicht waren, kein einheitliches Bild, sondern nur einzelne Punkte des Sehfeldes wiedergeben konnten. Die Augen waren unbeweglich, — die Trilobiten konnten nicht, wie wir es tun, durch Augenbewegung die Gegenstände beschauen. Es half hier die Vibration der freien Wangen. Obwohl die lineare Grösse der Bewegung gering war, so war die Winkelbewegung doch genügend, um das Sehfeld einzelner Ocelli zu vergrössern und aus der schnellen Reihenfolge einzelner Punkte ein mehr oder weniger kontinuierliches Bild zu schaffen.

Falls es bei einer grösseren Anzahl von Trilobitengattungen nachgewiesen werden sollte, dass die freien Wangen sich tatsächlich bewegt haben, so wäre für diese Hypothese ein weiteres Beweismaterial geschaffen.

Jedenfalls ist damit gewissermassen erklärt, weshalb fast alle Trilobiten, die Augen haben, auch eine Gesichtsnaht führen. Doch der umgekehrte Fall stimmt nicht gut: viele blinde, augenlose Trilobiten haben eine Kopfsutur. Wir wollen aber in diesem Falle glauben, dass, wo eine Sutur vorliegt, die Augen aber fehlen, — dieses Fehlen letzterer eine sekundäre Erscheinung ist. Es ist aber auch mit der Möglichkeit einer Suturrückbildung zu rechnen.

Interessant ist das Erscheinen der Sutur bei den älteren Mesonaciden. Fast alle sind suturlos, nur bei wenigen ist die Andeutung einer solchen vorhanden. Bei *Kjerulfia lata* Kiaer erscheint der hintere Zweig der Naht, welcher offenbar noch den

Palpebrallobus umläuft. Diese Einrichtung ist sehr unvollkommen, aber bei einem biegsamen Wangenpanzer konnte hier schon eine Vibration stattfinden.

Es ist anzunehmen, dass Trilobiten, die keine Sutura haben aber mit Augen versehen sind, gegen Schwankungen der Lichtstärke empfindlich waren, aber keine deutlichen Bilder sehen konnten.

Unsere Deutung erweckt Misstrauen gegen die Klassifikation der Trilobiten in die drei Ordnungen der *Hypo.*; *Opisto-* und *Proparia*. Der Begriff *Hypoparia* ist nicht gleichwertig den anderen, denn die randliche Naht der ursprünglich-blinden Trilobiten musste auf einem anderen Wege entstehen und andere Aufgaben erfüllen, als die Gesichtssutura der beiden anderen Ordnungen. Der Verlauf der Naht vor oder hinter der Wangenecke ist ein besseres Gruppierungsmerkmal, — aber es scheint immer noch unwahrscheinlich zu sein, dass alle preporen Trilobiten einen Ursprung sind.

Erklärung der Tafel

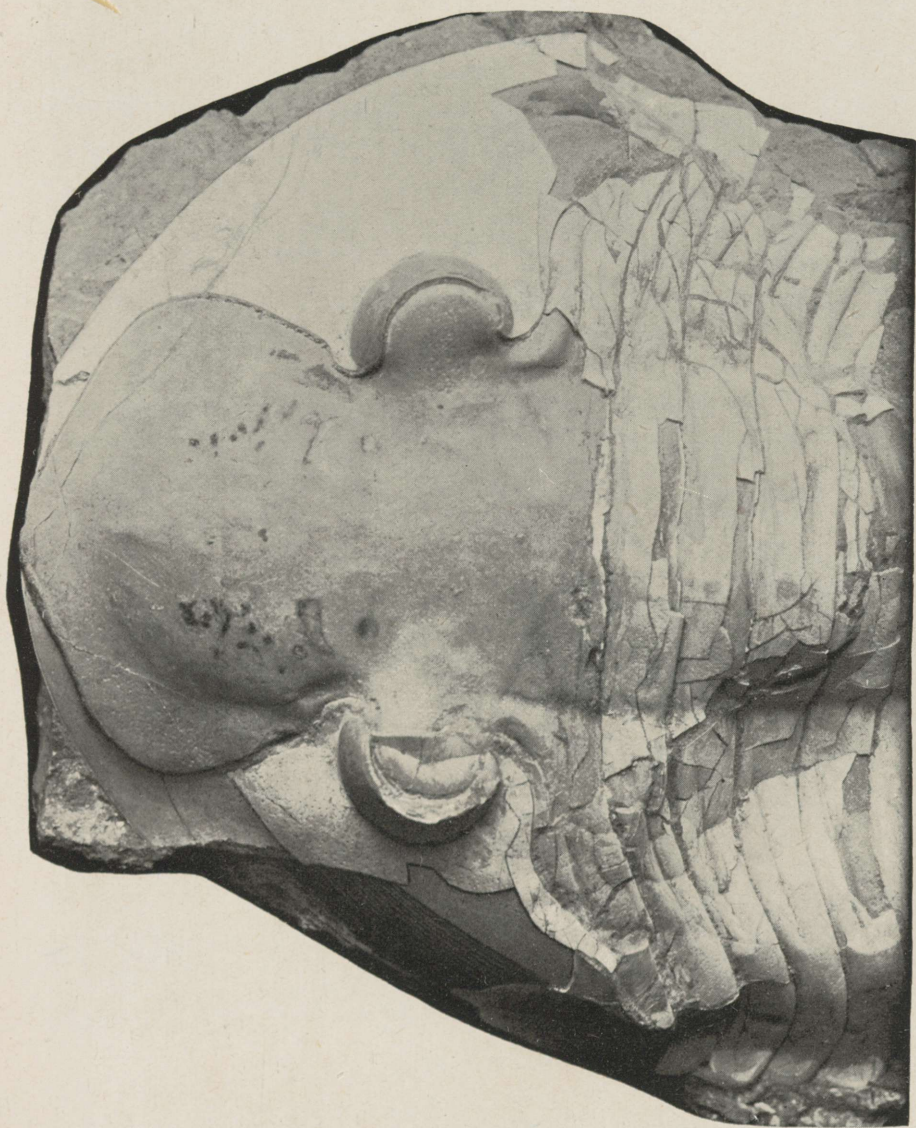
Pseudasaphus tecticaudatus Steinhardt, aus Estland, Kohtla (C₂ Schicht V), mit Insertionsstellen auf der Glabella. Nat. Grösse.

Literaturverzeichnis.

1. A. Born „Zur Organisation der Trilobiten 1. Das Kopfschild von *Chasmops Odini* Eichw“, *Senckenbergiana* Bd. 1, № 5, 1919.
2. Rud. Richter „Vom Bau und Leben der Trilobiten III. Die Beziehung von Glatze und Magen.“ *Paläontologia Hungarica*, Vol. I, Budapest 1923.
3. A. Öpik „Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C₂-)Stufe in Eesti II“ *Acta et Comm. Universitatis Tartuensis* A XII. 3, 1927 und dasselbe „III“ A XIII. 11 1928. Dieselben: *Publications of the Geological Institution of the University of Tartu*, № 10, 1927 und № 12, 1928.
4. Lindström, G. „Researches on the visual organs of the Trilobites.“ *Kongliga Svenska Vetenskaps — Akademiens Handlingar* B. 34, Stockholm 1901.
5. W. C. Brögger „Über die Ausbildung des Hypostomes bei einigen skandinavischen Asaphiden“, *Svenska Vet.-Akad. Bihang till Handlingar* Band 11 № 3, dasselbe in *Sveriges Geol. Undersökning Ser. C*, № 82, Stockholm, 1886.

Sonderabdruck aus der Zeitschrift „Sitzungsberichte der Naturforschergesellschaft bei der Universität Tartu“, Band XXXV, Heft 3—4.

K. Mattiesen, Tartu (Dorpat) 1929.



Est
A-3551
16. 31935

Tartu Ülikooli Geoloogia-Instituudi Toimetuse
Publications of the Geological Institution of the
University of Tartu.

- № 1*. H. Bekker, Ph. D., D. I. C., Mõned uued andmed Kukruse lademe stratigraafiast ja faunast. — Stratigraphical and paleontological supplements on the Kukruse stage of the Ordovician Rocks of Eesti (Estonia). With 2 plates, 1 map and 6 fig. in text. — Märts 1924.
- № 2*. — Devon Irboska ümbruses, stratigraafia, fauna ja paleogeograafia. — The Devonian Rocks of the Irboska district (S. E. Estonia) with the description of a new cemented brachiopod. With 1 map, 6 plates and 15 fig. in text, — Okt. 1924.
- № 3. A. Öpik, Beitrag zur Stratigraphie und Fauna des estnischen Unterkambriums (Eophyton-Sandstein). Mit 10 Textfiguren und 3 Tafeln. — Veebr. 1925.
- № 4*. A. Luha, Professor Hendrik Bekker, Ph. D. Sc. Nekroloog, pildiga. With English Summary.
A. Öpik, Beiträge zur Kenntnis der Kukruse- (C₂-) Stufe in Eesti. I. — Über die Kalksandsteinfacies des Vaginatenkalkes auf der Halbinsel Baltischport und über ein *Acidaspis*-Pygidium aus denselben Schichten. — Dets. 1925.
- № 5. K. Jaansoon-Orviku — Beiträge zur Kenntnis der Aseri- und der Tallinna-Stufe in Eesti. I. — Veebr. 1927.
- № 6*. A. Öpik, Über den estländischen Blauen Ton. — Juuli, 1926.
- № 7. K. Jaansoon-Orviku, Rändpangaseid Eestis (Über die Glazialschollen in Eesti). Mit deutschem Referat. — Juuli, 1926.
- № 8. K. Orviku. — Die Rautenvariationen bei *Echinospaerites aurantium* Gyll. und ihre stratigraphische Verbreitung im estnischen Ordoviciem. — Märts, 1927.
- № 9. A. Öpik, Die Inseln Odensholm und Rogö. Ein Beitrag zur Geologie von NW-Estland. — Sept. 1927.
- № 10. A. Öpik, Beiträge zur Kenntnis der Kukruse- (C₂) Stufe in Eesti II. — Sept. 1927.
- № 11. I. Reinvaldt, Bericht über geologische Untersuchungen am Kaalijärv (Krater von Sall) auf Ösel. Mit Beiträgen von A. Luha. — Sept. 1928.
- № 12. A. Öpik, Beiträge zur Kenntnis der Kukruse- (C₂- C₃-) Stufe in Eesti Okt. 1928.
- № 13. A. Öpik, Über Trockenrisse und Regenspuren im Monograptas-Schiefer von Hodkovičky (Böhmen), und über die Entstehung der Graptolithenschiefer überhaupt. Märts, 1929.
- № 14. K. Orviku, Uhaku. Kirde-Eesti karstiaala stratigraafiast ja geomorfoloogiast. Deutsches Referat: U h a k u. Zur Stratigraphie und Geomorphologie des NO-estnischen Karstgebietes. Mai, 1929.
- № 15. A. Öpik, Studien über das estnische Unterkambrium (Estonium). I—IV. Juuli 1929.
- № 16. A. Öpik, Über Muskelhaftstellen der Glabella von *Pseudasaphus tecticaudatus* Steinh. (*Crust.*, *Trilobita*) und über die Funktion der Fazialsutur. Juuli 1929.
-