

Brigitte Schoenemann

Trilobiten zählen zu den ursprünglichsten Gliedertieren und besaßen schon vor mehr als einer halben Milliarde von Jahren hervorragend ausgerüstete Facettenaugen – ein Sehsystem, das bis heute erfolgreich ist, wie wir z. B. von den eindrucksvollen Augen der räuberischen Libellen oder von Krebstieren wissen. Auch wenn es zunächst unmöglich erscheint, zu erfahren, wie fossile Sinnesorgane funktioniert haben könnten, erweist sich ein näheres Hinsehen durchaus als aufschlussreich, und die modernen technischen Methoden unserer Zeit erlauben tiefere Einsichten.

Sicherlich gehört es zu den bewegenden Erlebnissen beim Präparieren eines Fossils, wenn einen nach mehreren hundert Millionen Jahren ein Trilobitenaugen anschaut, frisch und lebhaft, als habe sich dieses Tier gerade erst eingegraben (Abb. 1). Auch bei näherem Hinsehen gehören Trilobitenaugen sicherlich zu den interessan-

den Ordovizium (vor 491-444 Millionen Jahren) entstanden viele neue Trilobitengruppen (Abb. 2), und neue ökologische Nischen wurden bezogen. In diesem Erdzeitalter erreichten die Trilobiten schließlich den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Die große Hirnantische Vereisung am Ende des Ordoviziums führte dann



*Abb. 1: A: Unpräparierter Kopf von *Geesops schlottheimi* (Bronn, 1825), Maßstab ca. 1 mm. B: Präparierter Kopf derselben Art, Maßstab ca. 2 mm. Unteres Mitteldevon, Ahrdorf-Schichten, Flesten-Member, Pelm-Salmer Weg bei Gees/Gerolstein.*

Beide Sammlung: B. Schoenemann.

testen Phänomenen, die es näher zu betrachten wert sind. Ihre Faszination spiegelt sich schon in den ersten Aufzeichnungen und Beschreibungen von Clarke (1889) und Lindström (1901) wieder, die diesen Augen besondere Aufmerksamkeit schenkten. Die Geschichte der Trilobiten selbst ist gut dokumentiert. Ihre Blütezeit lag im Kambrium (vor etwa 520-492 Millionen Jahren). Gegen Ende des Kambriums jedoch waren auch sie stark von den Ereignissen betroffen, die viele Arten anderer Tiergruppen ebenfalls aussterben ließen. Im darauf folgen-

jedoch zu einer erneuten, immensen Aussterbephase, und für den Rest der Trilobitenevolution erschienen keine neuen Körperbaupläne mehr; keine weiteren ökologischen Nischen wurden erschlossen, und solche, die am Ende des Ordoviziums verloren gingen, wie z.B. das offene Meer, wurden nie wieder besetzt. Im Silur und Devon erblühte die Formenvielfalt der Trilobiten zwar noch einmal, wenn auch nicht in der Reichhaltigkeit wie im Ordovizium. Gegen Ende des Devons verschwanden die Trilobiten jedoch bis auf die Ordnung der Proce-



Abb. 2: A: *Ogygnius corndensis* (Murchison, 1839), ein typischer ordovizischer Trilobit mit nierenförmigen, holochroalen Augen. Ordovizium, Unteres Llanvirn, Builth Wells, Powys, Wales, Maßstab ca. 5 mm B: Kopfausschnitt desselben Trilobiten. Maßstab ca. 2mm (BSPG, Nr. 1990 IX 27). Foto: U. Ryck.

tiden. Diese überdauerte das Karbon und trat bis ins Perm hinein auf, bis auch sie dem größten Massensterben aller Zeiten am Ende des Perms zum Opfer fielen (Clarkson et al. 2006).

Die drei Typen von Trilobitenaugen

Clarke und Lindström fertigten Schlitze an und zeichneten die Morphologie der fossilen Trilobitenaugen sehr genau. Dabei fanden sie heraus, dass es im Wesentlichen zwei Typen von Trilobitenaugen gibt, die holochroalen und die schizochroalen Augen. Da die Trilobiten zu den Euarthropoden zählen, ist der zu erwartende Augentyp derjenige eines Facettenauges, wie wir ihn von Insekten oder Krebstieren her kennen. Bei deren heutigen Vertretern finden wir eine Vielzahl von Abwandlungen und Mechanismen, die Anpassungen an die unterschiedlichsten Lebensbedingungen sind, und auch bei den Trilobiten scheint dies bereits der Fall gewesen zu sein, wie wir noch sehen werden.

Holochroale Augen

Das so genannte holochroale Auge besteht meist aus einer Vielzahl kleinster Einheiten, die nach außen hin mit einer kleinen Linse abschließen. Alle Linsen eines Auges sind von einer gemeinsamen Membran, der Cornea, bedeckt. Lindström (1901) unterschied zwischen bikonvex holochroalen Augen, die kleine bikonvexe Linsen besitzen, und prismatisch holochroalen Augen, die mit lang gestreckten prismatischen Linsen ausgestattet sind. Letzteres tritt zumeist bei Trilobiten auf, die eine dicke Kutikula besitzen und in einer rauen Umwelt lebten, während die mit den kleinen Linsen und dünner Kutikula eher ruhige Gewässer bewohnten. Außerdem fällt auf, dass bei vielen holochroalen Augen, wie bei Augen typischer Proetiden

(Abb. 3) und den Augen kambrischer oder ordovizischer Trilobiten, diese Cornea eine glatte Oberfläche bildet (Abb. 4A), so dass die darunter liegenden Einheiten nicht zu erkennen sind. Bei anderen, wie den Scutelloiden, ist die Cornea durch die Linsen von unten her aufgewölbt (Abb. 4B), und die visuellen Einheiten sind gut von außen sichtbar. Manche dieser



Abb. 3: *Gerastos curvieri* (Steininger, 1831), ein typischer Proetide mit holochroalem Auge. Das Tierchen ist etwa 1,3 cm lang.

Augen bestehen aus tausenden solcher Einheiten, die den Libellenaugen nicht unähnlich sind. Man nimmt an, dass wie bei den heutigen Facettenaugen unter jeder dieser kleinen Linsen eine von den anderen unabhängige visuelle Einheit liegt. Da alle spezielleren Typen von Facettenaugen erst später entstanden sind als Trilobitenaugen (Gaten 1998), geht man davon aus, dass diese holochroalen Augen wie die sehr ursprünglichen und auch heute noch für tagaktive Arthropoden typischen Appositionsaugen funktionierten. Hier wird das Licht im gesamten Blickwinkel einer Facette (Ommatidium)

gesammelt und auf einen zentralen Lichtleiter fokussiert. Dieser Lichtleiter, das Rhabdom, ist Bestandteil der Sinneszellen eines Ommatidiums. Im Rhabdom befinden sich die Sehfärbstoffe, die bei Lichteinfall ihre Struktur verändern, wodurch ein elektrisches Signal erzeugt wird, das durch das Nervensystem verarbeitet werden kann. Da alle Kontrast- und Farbverteilungen innerhalb des Sehfeldes einer Facette auf diese Weise gemittelt werden, ergibt sich für das gesamte Auge eine Art von Mosaiksehen. Die Genauigkeit des Sehens hängt dabei in erster Linie von der Anzahl der Facetten ab, so wie die Qualität einer Computergrafik von der Anzahl der Pixel bestimmt wird. Um möglichst viele Facetten im begrenzten Raum eines

Auges unterzubringen, sollten die Facetten also möglichst klein sein.

Auf der anderen Seite „versuchen“ die Facetten natürlich, soviel Licht wie möglich einzufangen, um gegebenenfalls auch unter schlechteren Lichtbedingungen, in größerer Tiefe oder in der Dämmerung, arbeiten zu können. Hierzu bedarf es aber möglichst großer Linsen. Die Lebensumstände der Tiere führten in der Evolution zu einem Kompromiss, der die Adaptation einer ausreichenden Sehqualität bei den gegebenen Lichtverhältnissen widerspiegelt. Dieser Kompromiss ist formal fassbar, und so lässt sich aus der Morphologie eines Trilobitenauges mit Hilfe des von Snyder (1977, 1979), Snyder et al. (1977) und Horridge (1978) entwickelten Augenparameters im Vergleich mit heutigen Trägern von Facettenaugen erschließen, unter welchen Lichtverhältnissen die untersuchten Trilobiten gelebt haben.

Schizochroale Augen

Der zweite bedeutende Augentyp unter den Trilobiten ist derjenige des schizochroalen Auges, der nur in der Unterordnung Phacopina auftritt (Abb. 5). Hier sind die Linsen in der Regel bedeutend größer als beim holochroalen Auge, weitaus weniger zahlreich und voneinander getrennt angeordnet. Der Durchmesser einer einzigen Linse kann durchaus zwei Millimeter und mehr erreichen. Es konnte nachgewiesen werden, dass das schizochroale Auge durch Pädomorphyse, also durch Beibehalten eines juvenilen Merkmals im Erwachsenenstadium, entstanden ist (Clarkson & Zhang 1991; Clarkson & Taylor 1995). Jede Einheit besteht aus einer großen Linse und einer darunter liegenden membranösen Kapsel (Clarkson 1967, Campbell 1975). Diese Kapsel wird von der Cornea gebildet, die im Unterschied zum holochroalen Auge jede Linse einzeln überzieht. Jede einzelne Scheinheit ist durch eine kutikuläre Wand, die so genannte Sklera, von ihren Nachbarn getrennt. Leider ist zurzeit noch unklar, womit diese Kapsel gefüllt ist. Dies ist Gegenstand unserer gegenwärtigen Forschungsprojekte, und nach unseren Analysen am Röntgentomografen (μ -CT) in Bonn und im Synchrotron in Grenoble (EFRS) werden die inneren Strukturen dieses Systems wohl bald verstanden sein. Die momentane Vorstellung besteht darin, dass diese Kapsel an ihrem Grund mit einer kleinen Netzhaut (Retina) (Campbell 1975; Clarkson 1975) ausgekleidet ist und so in jedem der Kapselsysteme ein eigenes kleines Bild entsteht. Im Englischen werden

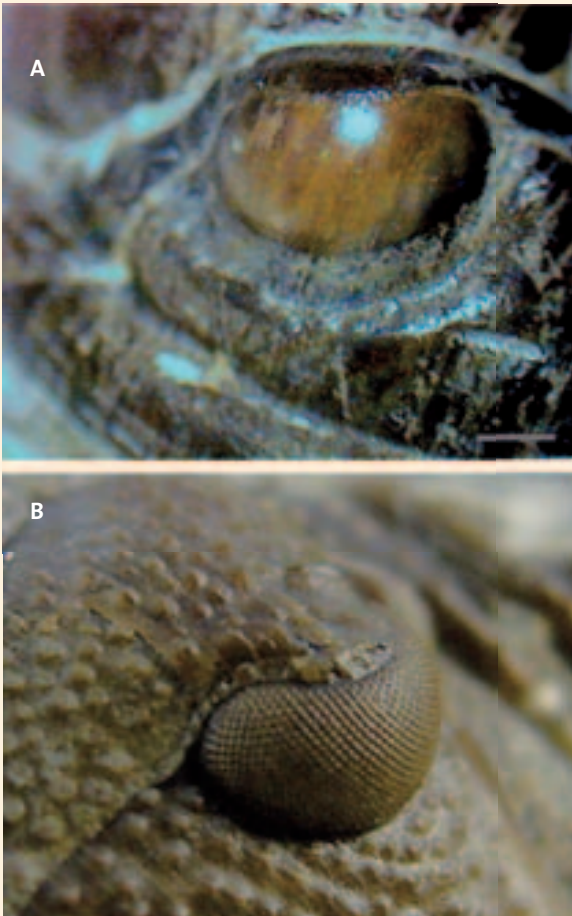


Abb. 4: Holochroale Augen. A: Linkes Auge des *Gerastos cuvieri* (Steininger, 1831) aus Abb. 3. Man beachte die von dem übrigen Tier unterschiedliche Färbung des Auges.

B: Wahrscheinlich *Scutellum geesense* R. & E. Richter, 1956. Unteres Mitteldevon, Ahrdorf-Formation, Flesten-Member. A: Palm-Salmer Weg bei Gees/Gerolstein B: wahrscheinlich von Auberg bei Gerolstein. Sammlung: B. Schoenemann.



Abb. 5, links: *Pedinopariops brongniarti* (Steining, 1831). Das Tier hat aufgerollt einen Durchmesser von ca. 1 cm. Unteres Mitteldevon, Abtdorf-Formation, Flesten-Member, A: Palm-Salmer Weg bei Gees/Gerolstein. Sammlung: B. Schoenemann. Abb. 6, rechts: Holochroale und schizochroale Augen können an derselben Fundstelle auftreten. Hier *Geesops schlotheimi* Bronn, 1825 und *Cyphaspis balanops* (Erben, 1953) in einem Stück. Der Kopf des *Geesops* ist etwa 0,9 mm breit. Unteres Mitteldevon, Abtdorf-Formation, Flesten-Member, Palm-Salmer Weg bei Gees/Gerolstein. Sammlung: B. Schoenemann.

diese Einheiten deshalb als „Eyelett“, Äuglein, bezeichnet. Um einen einheitlichen Eindruck der optischen Umgebung herzustellen, könnte die Vielzahl dieser einzelnen Bildchen innerhalb eines Einzelauges auf eine neuronale Matrix verschaltet werden, um ein einzelnes, qualitativ hochwertiges Gesamtbild herzustellen (Schoenemann 2007). Dieser Vorgang wird als Pooling bezeichnet. Trilobiten mit holochroalen und schizochroalen Augen können an derselben Lokalität vorkommen (Abb. 6).

Abathochroale Augen und blinde Trilobiten

Ein dritter Typ von Trilobitenaugen tritt bei der kleinen Gruppe der im Unter- bis Mittelkambrium vorkommenden Unterordnung Eodiscina auf, sehr kleinen Trilobiten mit nur zwei bis drei Thorakalsegmenten (Zhang & Clarkson 1990). Oberflächlich ähneln diese winzigen Augen ungeordneten schizochroalen Augen. Auch sie besitzen in jeder Einheit eine eigene Cornea. Allerdings setzt sich diese offensichtlich nicht zu einer Kapsel unterhalb der Linse fort. Auch Blindheit kommt bei Trilobiten vor, allerdings wird dies als sekundär angesehen, was sich in vielen interessanten Reduktionsreihen verfolgen lässt (vgl. Clarkson et al 2006).

Bau und Leistungsfähigkeit holochroaler Augen

Die holochroalen Augen sind seit dem Beginn der überlieferten Geschichte der Trilobiten vor ca. 520 Millionen Jahren vertreten und

sind auch die letzten, mit denen noch die Trilobiten des Perms ausgerüstet sind. 270 Millionen Jahre „erfolgreicher Arbeit“ liegen dann hinter ihnen. Wie bei den heutigen Insekten gibt es sehr einfache Augen mit nur wenigen Facetten, aber auch solche mit mehreren tausend pro Einzelaug. Wie bei den Libellen unserer Tage ist somit z.B. bei *Pricyclopyge* (Abb. 7) die Auflösung und damit die Sehgenauigkeit der Augen relativ hoch, die Einzelfacetten dagegen recht klein, was eine Tagesaktivität erzwingt. Die Trilobiten, die mit diesen Augen ausgestattet waren, sind vergleichsweise groß (mehrere Zentimeter lang). Ihre Augen beherrschen die Morphologie des Kopfes und schaffen sozusagen ein Panorama-Sehfeld. Bei einigen Formen der Cyclopygiden, wie z.B. *Ellipsotrabus*, sind beide Augen sogar zu einem einzigen verschmolzen, so dass der ganze Kopf fast ausschließlich zu einem Sehorgan umgeformt ist. All diese Eigenschaften weisen auf eine pelagische, räuberische Lebensweise hin; auch hier ist wieder ein Vergleich mit den Libellen augenfällig. McCormick und Fortey (1998) konnten mit Hilfe des oben erwähnten Augenparameters feststellen, dass der Trilobit *Carolinites* epipelagisch, der an derselben Lokalität vorkommende *Pricyclopyge* hingegen mesopelagisch gelebt hat, sich beide Formen also die ökologischen Nischen aufteilten.

Was genau konnten diese holochroalen Augen nun sehen? Wie bereits gesagt, bestimmt die Anzahl der Einzelfacetten die Genauigkeit des Bildes, das die Trilobiten von ihrer

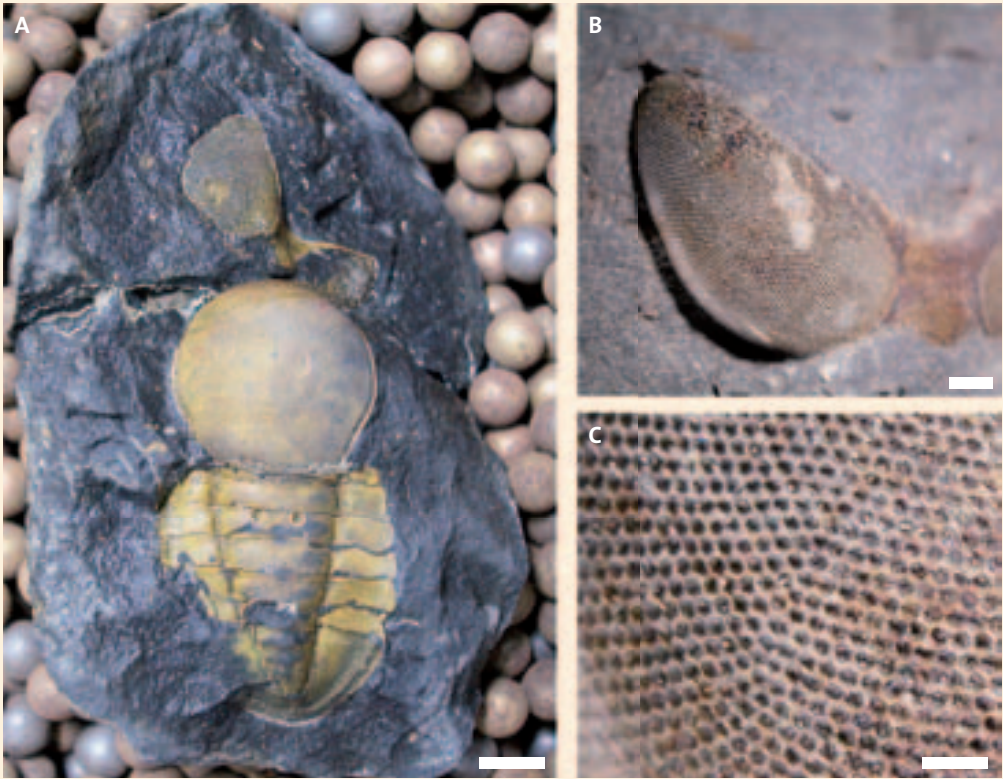


Abb. 7, rechts: A: *Pricyclopyge bindosa* (Salter, 1859), Maßstab 1 cm. Ordovizium, Llandeilo, Šárka-Formation, Rokycany Osek, Barrandium, Tschechien. Foto: P. Budil, Geological Survey Prag. B und C: Das Bauprinzip dieses Auges erinnert durchaus an das von Libellen und erreicht auch deren Sehgenauigkeit. Häutungshemd eines Auges derselben Art wie in Abb. 6A. Maßstab B: ca. 1 mm, C: ca. 500 µm, wahrscheinlich derselbe Fundort. Sammlung: B. u. C. Schoenemann.

Umwelt gehabt haben. Auf der vorletzten Trilobitentagung in Berlin 2009 warf Professor Seilacher die Frage auf, ob die bizarre geformten Trilobiten Marokkos, wie z.B. *Dicranurus monstrosus* (Abb. 8), vielleicht nur deshalb solche Hörner besessen haben, um optisch für ihre Geschlechtspartner attraktiv zu sein, da solch gebogenen Hörner weder für die Verteidigung noch als Fraßschutz einen Sinn gehabt hätten. Das setzt aber voraus, dass ein *Dicranurus* seinen Partner auch erkennen kann. Die Augen von *Dicranurus* sitzen auf kurzen Stielchen und garantieren durch die weit um diese Stielchen herumgezogene Sehfläche ein großes Blickfeld. Jedes Einzelauge enthält mehr als tausend Facetten, also wohl mehr als tausend Pixel, um ein Bild zu formen. Abgesehen davon, dass jedes Tierchen zwei Augen hat, lässt sich anhand der Simulation in Abb. 8 zeigen, dass sie mit diesem ursprünglichsten, ein mosaikartiges Bild entwerfenden Augentyp, zumindest aufgrund ihrer Augenleistung ihre Partner und auch deren Hörner gut erkennen

konnten. Es ist also nicht auszuschließen, dass diese Hörner wie bei Gämsen, Hirschen und vielen anderen Tieren eine Art Schmuck darstellen, um die Fortpflanzungschancen zu erhöhen. Dies ist eine Fragestellung, die von uns weiter untersucht werden wird.

Das kleinste holochroale Trilobitenauge

Das kleinste bekannte holochroale Auge wurde kürzlich von Schoenemann et al. (2009) von dem oberkambrischen oleniden Trilobiten *Ctenopyge ceciliae* Clarkson & Ahlberg, 2003 beschrieben (Abb. 9). Wie alle juvenilen holochroalen Augen erscheint auch dieses zunächst als schizochroal, da die Linsen voneinander getrennt liegen. Das winzige larvale Auge misst insgesamt weniger als 100 µm und hat eine Tiefe von nicht mehr als 80 µm (Abb. 8B). Das Grundbauprinzip (Linsendurchmesser, Anordnung der Linsen, etc.) bleibt auch bei den adulten Augen dieser Art erhalten (Abb. 8C), so dass man davon ausgehen kann, dass auch das larvale Auge bereits

funktionsfähig war. Das Auge des erwachsenen Tiers beinhaltet mehr als 150 Facetten. Das Problem für ein so kleines Auge wie das des Larvalstadiums besteht darin, genug Licht einfangen zu können, um effizient zu arbeiten, da das Rhabdom, die oben erwähnte lichtabsorbierende Struktur innerhalb jeder Facette, nicht lang genug werden kann. Land (1981) hat errechnet, das ein „normales“ Rhabdom, das 80 % des einfallenden Lichtes aufnimmt, eine Länge von 240 μm besitzen muss. Ein Auge, das nur etwa 90 μm lang ist, kann dies schwerlich erreichen. Dass es trotzdem gearbeitet hat, zeigt die Linsengröße, die mit einem Durchmesser von ca. 20 μm weitaus größer ist als sie sein könnte. Die Anwendung einer weiteren Strategie, um effizient arbeiten zu können, wird für dieses Tierchen sehr wahrscheinlich. Es eroberte nämlich diejenige ökologische Nische, in der es am meisten Licht gibt – die Wasseroberfläche. Die Gesamtgröße von nur etwa 2 mm beim erwachsenen Tier, die Schwefebfortsätze des Thorax

und die relativ großen Linsen verraten, dass wir es hier mit einem planktischen Organismus zu tun haben, und zwar mit dem wohl ältesten planktischen Trilobiten überhaupt.

Bau und Leistungsfähigkeit schizochroaler Augen

Wie bei allen Trilobitenaugen besteht die große Linse der schizochroalen Augen aus reinem Calcit. Dies ist in aquatischen Systemen besonders günstig, da bei Calcit der Brechungs-

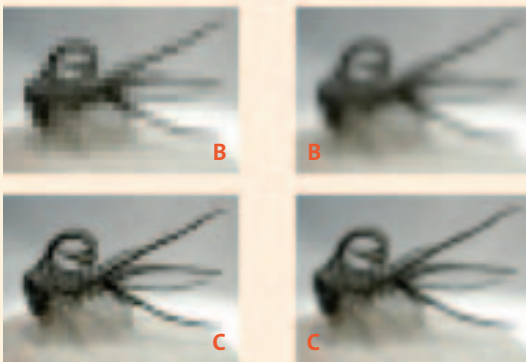
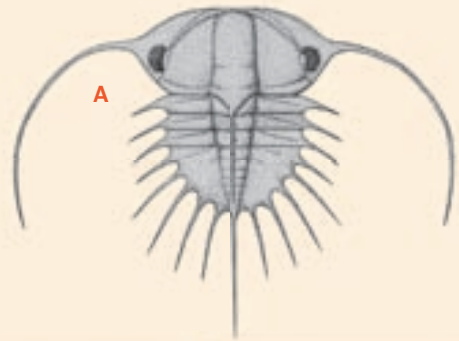


Abb. 8: A: *Dicranurus monstrosus* (Barrande, 1852), Länge des Trilobiten ca. 5,5 cm, Unterdevon, Laatchana-Formation, nahe Alnif, Marokko. B: Simulation der Bildauflösung mit 630 (geradeaus gerichteten) Facetten, C: Simulation der Bildauflösung mit 1666 (geradeaus gerichteten) Facetten. Foto m. frdl. Genehmigung v. J. Adamek (fossilmall.com).

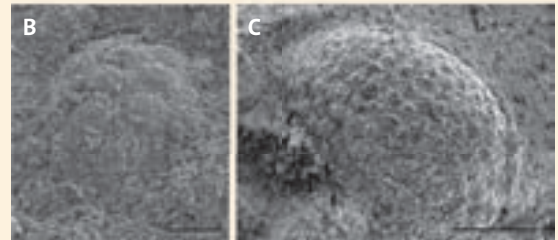


Abb. 9: A: Rekonstruktion von *Ctenopyge ceciliae* Clarkson & Ahlberg, 2002 (aus Clarkson & Ahlberg 2002). Der planktische Trilobit ist etwa 2 mm groß. B: Juveniles Auge C: Auge eines älteren Tiers. Die Maßstäbe in Abb. 9B und 9C betragen jeweils 20 μm .

index sehr hoch ist und mit anderen Materialien ein Fokussieren unter Wasser nur schwer möglich ist. Zudem ist die Linse nahezu kugelförmig, was ebenfalls eine Linse mit höchster Brechkraft garantiert. Bei frühen, z.B. ordovizischen Phacopiden ist diese Linse kugelig und innerlich homogen. Ein Nachteil solcher dicken Linsen besteht allerdings darin, dass Lichtstrahlen, die nahe der optischen Achse der Linse (also quasi mittig) einfallen, auf der Bildseite weiter entfernt von der Linse gebündelt werden als diejenigen, die in der Peripherie einfallen. Dies führt zu einem unscharfen Bild. Der Linsenfehler wird als sphärische Aberration bezeichnet (Abb. 10). Auch für die Farbübermittlung treten bei dicken Linsen Fehler auf (chromatische Aberration). Da unter Wasser die meisten Wellenlängen des Lichtes aber

schnell absorbiert werden, lebten die Trilobiten in einer Umgebung aus grünblauem Licht, und diese chromatische Aberration spielte keine große Rolle. In seinen Aufzeichnungen beschrieb Lindström (1901), dass die Linsen der Phacopiden nicht homogen seien. Er hielt dies aber für erhaltungsbedingte Artefakte. Clarkson & Levi-Setti (1975) konnten zeigen, dass dem nicht so war, und dass die Linse, zumindest bei manchen Phacopiden, tatsächlich aus

sich aus winzigen Mikrokristallen zusammen, die normalerweise so eng miteinander verbunden sind, dass sie einen optisch einheitlichen Kristall bilden. Bei einigen Phacopiden scheint es aber so zu sein, dass diese Mikrokristalle bei der während der Entwicklung vom holochoralen zum schizochoralen Auge stattfindenden Vergrößerung des Einzelsystems etwas auseinander weichen und Zwischenräume entstehen. Da diese Zwischenräume sicherlich gefüllt wa-

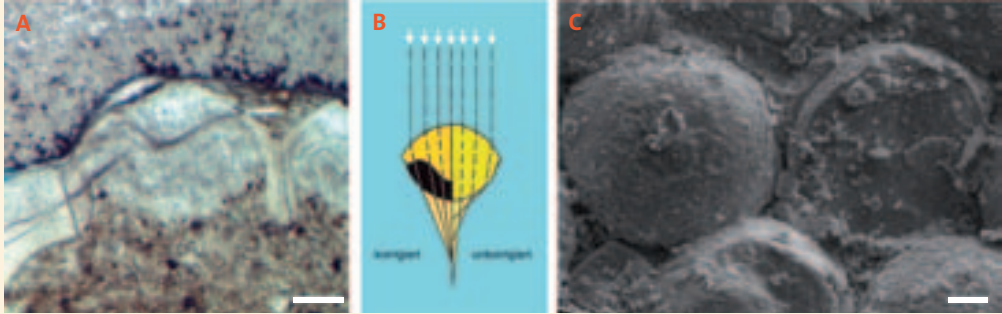


Abb. 10: A: Dünnschliff einer Linse von *Geesops schlottheimi* (Bronn, 1825), Fundort wie Abb. 1. Maßstab ca. 100 μm . B: Erläuterung der Korrektur der sphärischen Aberration durch ein aplanisches Huygensches Interface. Linke Seite: Alle einfallenden Strahlen werden in einem Punkt gebündelt \rightarrow scharfes Bild. rechte Seite: unkorrigiert, periphere Strahlen treffen mittig näher zusammen als die zentralen Strahlen \rightarrow unscharfes Bild. C: homogene kugelförmige Linse ohne Interface von *Zeliszella (Mytocephala) mytoensis* (Klouček, 1916). Ordovizium, Dobrotivské-Formation, Střední, Dobrotiv, Maßstab ca. 200 μm Foto: P. Budil (C).

mehreren Teilen bestand. Diese Linsen sind in Wirklichkeit Doppellinsensysteme. Zwischen den Untereinheiten befindet sich eine gewölbte Fläche, die nach einem von Huygens (1629-1695) beobachteten Prinzip so genannte aplane Eigenschaften hat. Dies bedeutet, dass sie die sphärische Aberration aufhebt. Die von solchen Linsen entworfenen Bilder sind scharf. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die zuvor von Towe (1973) veröffentlichte Arbeit, in der er durch die fossilen Linsen hindurch Fotografien erstellte, die noch heute das FBI Building oder einen Smiley Button recht scharf abbilden. Er konnte auch zeigen, dass dieser Calcit tatsächlich das ursprüngliche Linsenmaterial darstellt und nicht erst sekundär während der Fossilisation entstand.

Innerhalb der Phacopiden-Linsen gibt es noch eine dritte innere Struktur, den so genannten Core (Miller & Clarkson 1980). Dies ist eine tropfenförmige Struktur im Zentrum des Doppellinsens mit unklarer Funktion. Lee et al. (2007) konnten zeigen, dass dieser Teil der Linse einen höheren Magnesium- und Eisengehalt aufweist als der untere, und speziell der obere Teil des Linsensystems, was uns einen Ansatzpunkt für weitere funktionale Analysen gibt. Die calcitischen Linsen der Trilobiten setzen

ren und die ausfüllende Substanz wohl optisch weniger dicht war als die calcitischen Mikrokristalle, wird innerhalb eines bestimmten Einfallswinkelbereichs der Mikrokristall durch Totalreflexion zu einem Lichtleiter. Die „Linse“, die nun nicht mehr als solche fungiert, wird so zu einem Lichtleiterbündel (Schoenemann & Clarkson 2010). Dies wäre ein einzigartiges Prinzip im Tierreich. Die Auflösung bei diesem System wäre dann in erster Linie durch die Anzahl der Mikrokristall(bündel) bestimmt; außerdem gäbe diese Struktur der „Linse“ eine Art Richtcharakteristik.

Der sensorische Teil

Je mehr man über den optischen Apparat der Phacopiden-Augen weiß, desto wichtiger wird die Frage nach den sensorischen Strukturen, die darunter liegen. Betrachtet man einen Phacopiden, wird die Dominanz der Augen in der Gesamtmorphologie deutlich, so dass man es hier zweifellos mit Augen zu tun hat, die wirklich etwas sehen sollten. Bemerkenswert ist, dass sich diese Augen parallel zur Einrollungsfähigkeit dieser Tiere entwickelt haben. Auch die Komplexität des optischen Apparats spricht für eine leistungsfähige sensorische Ausstattung. Es gibt drei Alternativen, wie dies aussehen

könnte. Eine Möglichkeit besteht darin, dass das Einzelsystem aus mehreren Sinneszellen um ein zentrales Rhabdom besteht und zu einem mosaikartigen Bild führt. Eine zweite Möglichkeit ist, dass eine kleine Retina am Grund der Kapsel existiert, die wie beim Menschen ein Bild vermittelt, dessen Qualität von der Zahl der Sinneszellen abhängt. Die prinzipiell letzte Möglichkeit wäre die eines so genannten Ocellums, bei dem die Sinneszellen innerhalb der Kapsel in direktem Kontakt zur Linse stehen. Solche Ocelli sind heutzutage bei vielen Wirbellosen, wie z.B. Würmern, Mollusken oder Tausendfüßern, zu finden. Sie entwerfen kein scharfes Bild, da die Linse tiefer fokussiert als die Netzhaut liegt. Sie vermitteln aber einen Eindruck über die Einfallsrichtung des Lichts und je nach Anzahl der Sehzellen mitunter wohl auch ein unscharfes Bild. Das Problem für eine Aufklärung dieser Fra-

ren oder zumindest deren Reste noch erhalten sind. Auffällig ist auch, dass in manchen Fällen die Richtungen der optischen Achsen der einzelnen Trilobitenlinsen gleich sind, nicht aber die der Sehoberfläche. Die leicht flockige Struktur an den Seiten der Kapsel ähnelt sehr stark denen von Muskelsystemen bei devonischen Fischen, die mit derselben Technik untersucht wurden (Trijanistic et al. 2010). Auffällig ist auch, dass diese Strukturen zum einen an der Linse selbst inserieren, aber auch an der Sklera, der festen Zwischenwand zwischen den Systemen. Sollte es sich bei diesen Strukturen tatsächlich um Muskeln handeln, so hieße dies, dass Linsen aller mitunter über hundert „Äuglein“ eines Phacopiden-Auges beweglich waren. Muskeln innerhalb der Augen sind bei Arthropoden zum Beispiel von manchen Spinnen bekannt, dienen dort allerdings zum Bewegen der Retina (Land 1985).

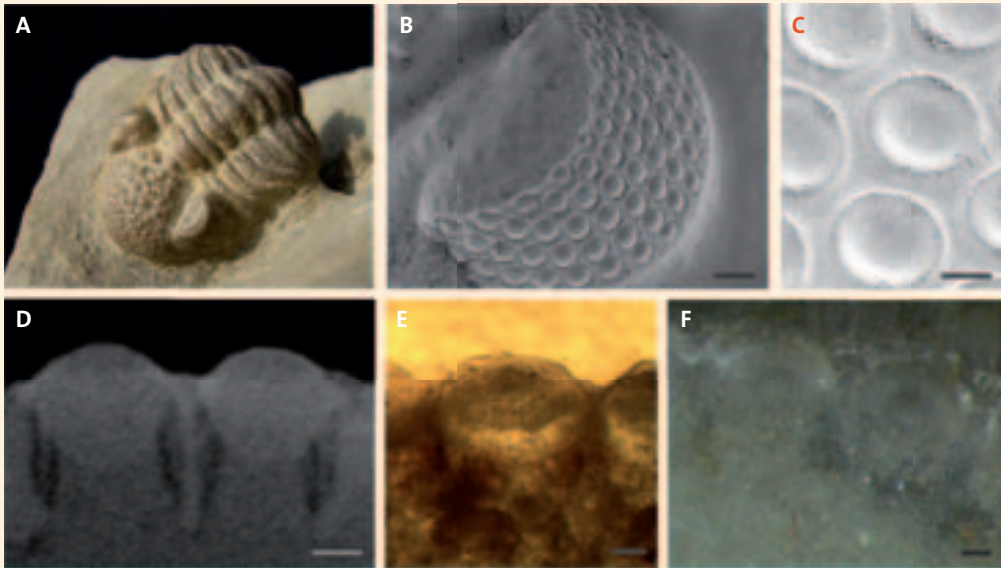


Abb. 11: *Geesops schlotheimi* Bronn, 1825, Fundort und Formation wie oben. A: Komplettes Individuum, Kopf etwa 0,8 cm breit. B: Elektronenmikroskopisches Bild eines Auges von *Geesops schlotheimi*. Maßstab 1 mm, C: Ausschnitt von B Maßstab ca. 250 μ m, D: Röntgentomographische Aufnahme einer Linse von *Barrandeops* sp., Oberes Emsium, Hamar Laghdad, „Red Cliffs“ (aus Slg. Klug & DeBaets 2010). Deutlich ist unter der Linse eine Struktur zu erkennen, die die Sinneszellen repräsentieren dürfte; seitlich davon sind innerhalb der Kapsel, mit der Linse verbunden, wahrscheinlich kleine Muskeln zu erkennen, Maßstab ca. 200 μ m. E: Dünnschliff einer Linse und Kapsel, Maßstab ca. 100 μ m. F: Aufgebrochene Sehsysteme: Deutlich ist im Zentrum der Linse der so genannte Core sichtbar. Maßstab 100 μ m. A- C, E-F Sammlung: B. Schoenemann.

ge besteht nun darin, dass bei Fossilien nur in den seltensten Fällen mehr als die kutikulären Strukturen zur Verfügung stehen. Trotzdem haben wir versucht, röntgenanalytische Verfahren heranzuziehen. Das Ergebnis zeigt Abb. 11. Hier wird deutlich, dass die Kapsel tatsächlich gefüllt ist und die sensorischen Struktu-

Womit die Kapsel nun gefüllt ist, werden sehr bald die Ergebnisse zeigen, die wir am Röntgentomografen (μ -CT) in Bonn und mit Unterstützung der European Synchrotron Radiation Facility (ESRF, Grenoble) durchführen konnten. Dass diese erfolgreich waren, wissen wir bereits. Wie die sensorische Struktur im

Detail aussieht und die zentrale Frage „Was haben die Trilobiten gesehen?“ werden wir in Kürze beantworten können.

Dank: Für die Unterstützung bei der Bereitstellung von Bild- und Fossilienmaterial möchte ich mich sehr herzlich bedanken bei J. Adamek, P. Budil (Geological Survey, Prag), der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München (BSPG), sowie C. Klug, H. Preischer und U. Rycik.

Dieser Beitrag ist meinem guten Freund und Lehrer Euan N. K. Clarkson gewidmet.

Literatur

- Budil, P. & F. Hörbinger (2007): Exoskeletal structures and ultrastructures in Lower Devonian dalmanitid trilobites of the Prague Basin. *Bull. Geosci.* 82: 27-36.
- Campbell, K. S. W. (1975): The functional anatomy of phacopid trilobites: musculature and eyes. *J. Proc. Roy. Soc. New South Wales* 108: 168-188.
- Clarke, J. M. (1889): The structure and development of the visual area in the trilobite, *Phacops rana*, Green. *J. Morphol.* 2: 253-70.
- Clarkson, E. N. K. (1967): Fine structure of the eye in two species of *Phacops* (Trilobita). *Palaeontology* 10: 6603-6616.
- Clarkson, E. N. K. (1975): The evolution of the eye in trilobites. *Fossils & Strata* 4: 7-31.
- Clarkson, E. N. K. & P. Ahlberg (2002): Ontogeny and structure of a new, miniaturised and spiny olenid trilobite from Southern Sweden. *Palaeontology* 45: 1-22.
- Clarkson, E. N. K. & R. Levi-Setti (1975): Trilobite eyes and the optics of Des Cartes and Huygens. *Nature* 254: 663-667.
- Clarkson, E. N. K. & C. M. Taylor (1995): Ontogeny of the trilobite *Onlenus waahlenbergi* Westergaard 1922 from the upper Cambrian Alum Shales of Adrarum, Skane, Sweden. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci.* 86: 13-34.
- Clarkson, E. N. K. & X.-G. Zhang (1991): Ontogeny of the trilobite *Paladin eichwaldi shunnerensis* (King 1914). *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci.* 82: 277-296.
- Clarkson, E. N. K., R. Levi-Setti & G. Horváth (2006): The eyes of trilobites: the oldest preserved visual system. *Arthropod. Struct. Develop.* 35: 247-259.
- Gaten, E. (1998): Optics and phylogeny: is there an insight? The evolution of superposition eyes in the Decapoda (Crustacea). *Contr. Zool.* 67: 223-236.

- Horridge, G. A. (1977): Insects which turn and look. *Endeavour* N.S. 1: 7-17.
- Land, M. F. (1981): Optics and vision in invertebrates. In: Autrum H. (Hrsg.): *Handbook of Sensory Physiology*, Band VII/6B, 472-592. Springer-Verlag, Berlin.
- Land, M. F. (1985): The morphology and optics of spider eyes. In: Barth, F. G. (Hrsg.): *Neurobiology of Arachnids*, 53-78. Springer-Verlag, Berlin.
- Lee, M. R., C. Torney & A. W. Owen (2007): Magnesium-rich intralensar structures in schizochroal trilobite eyes. *Palaeontology* 50: 1031-1037.
- Lindström, G. (1901): Researches on the visual organs of the trilobites. *Kongl. Sven. Vetens.-Akad. Handl.* 34: 1-86.
- McCormick, T. & R. A. Fortey (1998): Independent testing of a paleobiological hypothesis; the optical design of two Ordovician pelagic trilobites reveals their relative paleobathymetry. *Paleobiology* 24: 235-253.
- Miller, J. & E. N. K. Clarkson (1980): The post-ecdysial development of the cuticle and the eye of the Devonian trilobite *Phacops rana milleri* Steward 1927. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* B288: 461-480.
- Schoenemann, B. (2007): Trilobite eyes and a new type of neural superposition eye in an ancient system. *Palaeontographica* A281: 63-91.
- Schoenemann, B. & E. N. K. Clarkson (2010): Light guide lenses in trilobites? *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci.*, in press.
- Schoenemann B., E. N. K. Clarkson, P. Ahlberg & M. E. Dies Álvarez (2010): A tiny eye indicating a planktonic trilobite. *Palaeontology* 53: 695-701.
- Snyder, A. W. (1977): The acuity of compound eyes: physical limitations and design. *J. comp. Physiol.* 116: 161-182.
- Snyder, A. W. (1979): Physics of vision in compound eyes. In: Autrum, H. (Hrsg.): *Handbook of sensory physiology*, Band VII/6A, 225-313. Springer-Verlag, Berlin.
- Snyder, A. W., D. G. Stavenga & S. B. Laughlin (1977): Spatial information capacity of compound eyes. *J. Compar. Physiol.* 116: 183-207.
- Towe, K. M. (1973): Trilobite eyes: calcified lenses in vivo. *Science* 179: 1007-1009.
- Trinajstić, K. M., K. Grice, P. E. Ahlberg, S. Sanchez & J. A. Long (2010): Soft tissue preservation in Devonian vertebrate fossils from Western Australia. *International Palaeontological Congress 2010, London, Abstract Volume*, S. 380.
- Zhang, X.-G. & E. N. K. Clarkson (1990): The eyes of lower Cambrian eodiscid trilobites. *Palaeontology* 33: 911-933.

Schoenemann, B.: Trilobite eyes

Trilobite eyes belong to the oldest sensory systems revealed by the fossil record, and of these the oldest faceted eyes come from the lower Cambrian. Trilobite compound eyes persisted successfully more than 270 mio years, and this visual system became extinct together with their owners in Permian times. Consisting of primary calcite these compound eyes take advantage of the huge refractive index in an aqueous environment, and there exist three types of trilobite compound eyes. The most basal is the so called holochroal eye, which often is compared to modern (apposition) compound eyes as of dragonflies or bees. Up to several thousand facets may be present and suggest quite a high acuity of these systems, assuming that they formed a mosaic-like vision comparable to that of modern arthropods. Eyes of such a structure, comparable just to those of dragonflies, sometimes may have belonged to predatory trilobites such as in

pricyclopogids. Compound eyes mirror their light environment, and so conversely it is possible to predict, from the design of a compound eye, the circumstances to which it was adapted. The necessity to capture enough light to function, even in the tiny eyes of *Ctenopyge ceciliae*, indicates that this trilobite invaded the planktonic realm, perhaps even as the first ever trilobite to do so. From the holochroal eye derived the so-called abathochroal eye, which is less regular and showing separate lenses, and occurs just in the small group of eodiscid trilobites. The famous schizochroal eyes of phacopid trilobites developed, as did the abathochroal by paedomorphosis from the holochroal type. They show a sophisticated internal structure of the lenses, and it seems to be possible, by modern techniques as x-ray and synchrotron radiation, even to discover the sensory cells and as such the sensory system, which will be highly relevant to understand the evolution of arthropod vision of today.



Paläontologische Gesellschaft

Mitglieder der Paläontologischen Gesellschaft berichten aus Forschung und Wissenschaft. Der 1912 in Greifswald gegründeten Paläontologischen Gesellschaft gehören heute mehr als 1000 Paläontologen, Geologen, Biologen, Ur- und Frühgeschichtler, aber auch zahlreiche Hobbypaläontologen an. Seit 1984 wurde bereits 22-mal die Karl-Alfred-von-Zittel-Medaille der Gesellschaft an verdiente Hobbypaläontologen verliehen.

www.palaeontologische-gesellschaft.de • www.palges.de

Spezielle Fragen zu Fossilien, regionaler Geologie und Paläontologie werden von kompetenten Ansprechpartnern aus der Paläontologischen Gesellschaft beantwortet unter:

www.palges.de/kontakt.html

Impressum

Fossilien – Zeitschrift für Hobbypaläontologen – www.fossilien-journal.de

ISSN 0175-5021, Erscheinungsweise: zweimonatlich (6 Hefte im Jahr)

Redaktionsbüro im Verlag: edition Goldschneck im Quelle & Meyer Verlag GmbH & Co, Industriepark 3, 56291 Wiebelsheim, Tel. 067 66 / 903-140; Fax 067 66 / 903-320; E-Mail: fossilien@quelle-meyer.de

Herausgeber und Redaktion (verantwortliche Redakteure):

Dr. Günter Schweigert, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart. Tel 0711/8936-147, Fax 0711/8936100, E-Mail: guenter.schweigert@smns-bw.de

Dr. Michael Maisch, Hartmeyerstr. 6, 72071 Tübingen, Tel. 07071/687134, E-Mail: maisch@uni-tuebingen.de

Redaktionsassistentz/Anzeigen: Susanne Müller M.A., Redaktionsbüro Wiebelsheim, E-Mail: mueller@quelle-meyer.de

Gestaltung/Satz: Quelle und Meyer Verlag: Jörg Renfordt

Mitarbeiter: T. Balle, Prof. C. Brauckmann, Prof. W. Meyer, Dr. W. Riegraf, Dr. M. Reich, A. Scholz, W. K. Weidert

Vertrieb und Abonnementverwaltung: Quelle & Meyer Verlag GmbH & Co, Industriepark 3, 56291 Wiebelsheim,

Tel. 067 66 / 903-140; Fax 067 66 / 903-320; E-Mail: vertrieb@quelle-meyer.de

Bankverbindung: Wiesbadener Volksbank, BLZ 51090000, Konto Nr. 190640

Druck: Strube Druck & Medien OHG, Felsberg

Pressevertrieb: UMS, Am Waldessaum 4a, 51545 Waldbröl, Tel. 02291/912420

Bezugsbedingungen: Jahresbezugspreis € 49,00; Einzelheft € 8,90, Preise jeweils zuzügl. Porto.

Die Mindestbestelldauer des Abonnements beträgt ein Jahr und verlängert sich automatisch um ein weiteres Jahr, wenn nicht schriftlich bis spätestens zwei Monate vor Ende des Bezugszeitraums (Datum des Poststempels) gekündigt wird. Bestellungen für FOS-SILIEN nehmen jede Buchhandlung und der Verlag entgegen.

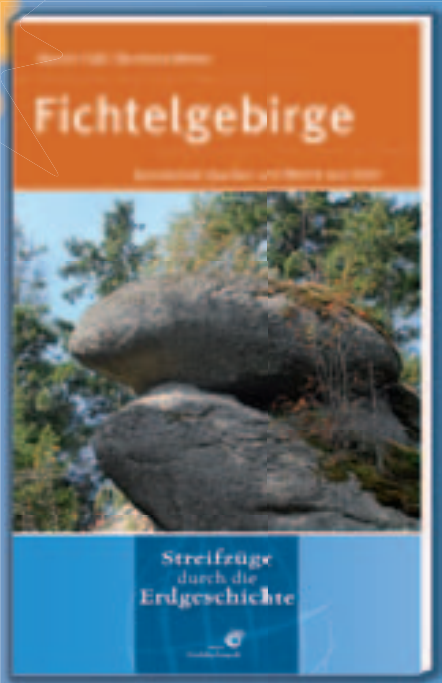
Manuskripte: Die Redaktion behält sich das Recht auf Kürzung und die Bearbeitung von Beiträgen vor. Zum Abdruck angenommene Arbeiten und Abbildungen gehen in das ausschließliche Nutzungsrecht des Verlages über. Der Verlag behält sich vor, zum Abdruck angenommene Arbeiten in elektronischer Form weiter zu verwerfen, sofern nichts anderes schriftlich vereinbart wurde. Originaldias, Fotos und Zeichnungen werden regelmäßig, sonstige Abbildungen und digitale Datenträger jeder Art werden nicht zurückgeschickt. Für unverlangt eingesandte Manuskripte wird keine Gewähr übernommen, die Annahme bleibt vorbehalten.

Die veröffentlichten Beiträge sind urheberrechtlich geschützt. Alle Rechte, auch das der Übersetzung in fremde Sprachen, sind vorbehalten. Eine eventuelle Nachdruckgenehmigung muss schriftlich erteilt werden. Kein Teil dieser Zeitschrift darf ohne ausdrückliche schriftliche Genehmigung des Verlages vervielfältigt werden, sei es als Kopie, Mikrofilm oder anderes Verfahren oder in eine von Maschinen lesbare Sprache übertragen werden. Briefe an die Verfasser werden gerne weitergeleitet.

Die ersten Titel
zum Einführungspreis!

Streifzüge durch die Erdgeschichte

NEU



Martin Füßl / Berthold Weber

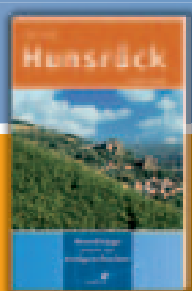
Fichtelgebirge

Sprudelnde Quellen und Meere aus Stein

Das Fichtelgebirge gehört nicht nur zu den attraktivsten Ferienregionen in Deutschland, sondern bietet auf einer vergleichbar kleinen Fläche derart viele erdgeschichtliche Besonderheiten, wie kaum sonst wo in Europa! In bewährter Weise führt Sie dieser „Streifzüge“-Band zu den Zeugnissen aller Erdzeitalter.

2011. 128 S., zahlr. farb. Abb., kart.
Best.-Nr. 494-01478

nur je
€ 14,95



Kneidl:

Hunsrück

Insel der Tropen
152 S., zahlr. Abb., Kt.
Best.-Nr. 494-01480



Flick:

Lahn-Dill-Gebiet

Riffe, Erz und edler Marmor
128 S., zahlr. Abb., Kt.,
Bestell.Nr 494-01479



Langenscheidt:

Nationalpark Berchtesgaden

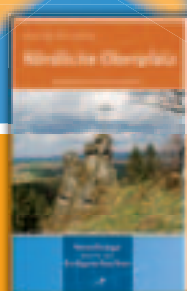
Tiefe Seen und schroffe Höhen
112 S., zahlr. Abb., Kt.
Best.-Nr. 494-01476



Kaeselitz:

Nördliche Rhön

Steile Wände und offene Fernen
128 S., zahlr. Abb., Kt.
Best.-Nr. 494-01464



Füßl/Weber:

Nördliche Oberpfalz

Weißes Gold und schwarzer Basalt
128 S., zahlr. Abb., Kt.
Best.-Nr. 494-01463

Jeder Führer begleitet Sie auf gut beschriebenen Wegen zu sämtlichen wichtigen Zeugnissen der Erdzeitalter in geologisch bedeutsamen Regionen! Die Abschnitte sind dabei so gewählt, daß sie bequem zu Fuß erkundbar sind. Gehen Sie also gut vorbereitet auf „Ihre“ erdgeschichtliche Entdeckungstour.

Demnächst erscheinen unter anderem: Südlicher Schwarzwald, Mecklenburgische Eiszeitlandschaft, Harz, Sächsische Schweiz, Erzgebirge, Salzburger Land, Ruhrgebiet, Eifel, Rügen, Altmühltal

Natürlich bei:



edition
Goldschneck

im Quelle & Meyer Verlag · Industriepark 3 · D-56291 Wiebelsheim
Telefon 06766 / 903-140 · Fax 06766 / 903-320 · E-Mail: vertrieb@quelle-meyer.de