

Ontogenie van trilobieten:

de ontwikkelingsfasen van larve tot volwassen individu

door drs. P.J. Hille

Balsemkruid 83, 3068 DB Rotterdam, megalodon@planet.nl

Inleiding

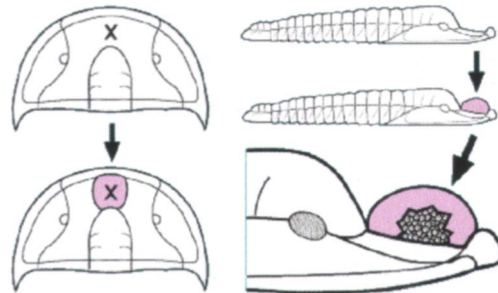
Algemeen wordt aangenomen dat trilobieten zich seksueel voortplantten, wat (bijna alle) huidige geleedpotigen ook doen. Op welke wijze dat geschiedde is niet bekend, daar zijn geen eenduidige fossiele aanwijzingen voor gevonden. Reeds in 1852 beschreef Barrande (1799-1883) verschillende groeistadia van trilobieten (o.a. *Sao hirsuta* en *Arethusiana konincki* {tegenwoordig *Aulacopleura konincki* genaamd}). Hij nam waar dat fossielen van trilobieten met een ongelijke vorm en grootte toch tot dezelfde soort behoorden en herkende groeistadia bij trilobieten.

Dit artikel gaat in op de huidige stand van zaken in het onderzoek naar de ontwikkelingsfasen van trilobietenlarve tot volwassen individu.

Voortplanting van trilobieten en ontwikkeling

Aangenomen wordt dat trilobieten eitjes legden, zoals dit ook gebeurt bij de degenkrab, het dier dat van alle levende wezens het meest verwant is aan de uitgestorven trilobieten. Deze eitjes zijn echter nog nooit gevonden, maar de kans op fossilisatie daarvan is uiteraard extreem klein (er zijn enkele jaren geleden in China eitjes uit het Cambrium gevonden, dit bleek echter niet om trilobieten-eieren te gaan maar om eitjes van kwallen en wormen). Van sommige fossielenclusters van trilobieten, zoals bijvoorbeeld van de soort *Homotelus bromidensis* uit het Ordovicium van Oklahoma, wordt aangenomen dat het zou kunnen gaan om exemplaren die elkaar opzochten voor de voortplanting, maar dit blijft dubieus. De exemplaren in deze clusters liggen dicht tegen elkaar aan en vaak ook op elkaar.

Bepaalde trilobieten (bijvoorbeeld *Staurocephalus susanae*, Onder-Siluur, Engeland) hebben een grote zwelling op het pre-glabellaire veld (zie afbeelding 1), wat volgens Fortey en Hughes beschouwd kan worden als een locatie waar zich eitjes konden bevinden. De trilobieten met zo'n zwelling lijken in alle andere opzichten exact op andere trilobieten van dezelfde soort. Fortey en Hughes waren op het idee gebracht door bestudering van de hierboven reeds genoemde verre verwant van de trilobieten, de degenkrab (een "levend fossiel"). Bij de degenkrab bevinden zich immers ook eitjes en zich ontwikkelende jongen in het cephalon. Factoren die pleiten voor deze aanname is het feit dat een pre-glabellaire zwelling alleen optreedt bij volwassen trilobieten en dat deze zwelling een dimorfisme representeert, waarbij de zwelling het enige morfologische verschil is. Ostracoden (mosselkreeftjes) en enkele andere Crustacea vertonen ook zwellingen, echter niet aan de voorzijde van het dier. De zwellingen blijken alleen voor te komen bij natante trilobieten, dat wil zeggen trilobieten waarbij het hypostoom niet in verbinding staat met de doublure aan de voorzijde van het cephalon (*anterior doublure*) en waarbij de voorzijde van het hypostoom op gelijke hoogte ligt en gelijkvormig is met de voorzijde van de glabella aan de dorsale zijde van het cephalon. Aangezien er ruimte was tussen hypostoom en doublure is het mogelijk dat daar de eitjes of trilobietenlarven vrij konden komen.



Afb. 1. Links tweemaal een cephalon (kopschild) van een trilobiet. Op de plaats waar de X staat kan een zwelling worden aangetroffen. Duidelijk is te zien dat er ruimte is tussen glabella en doublure. De drie afbeeldingen aan de rechterkant tonen de trilobiet eerst zonder zwelling, vervolgens met zwelling, waarbij de onderste afbeelding aangeeft dat er eitjes in de zwelling zitten. ©2000 by S. M. Gon after Fortey & Hughes 1998

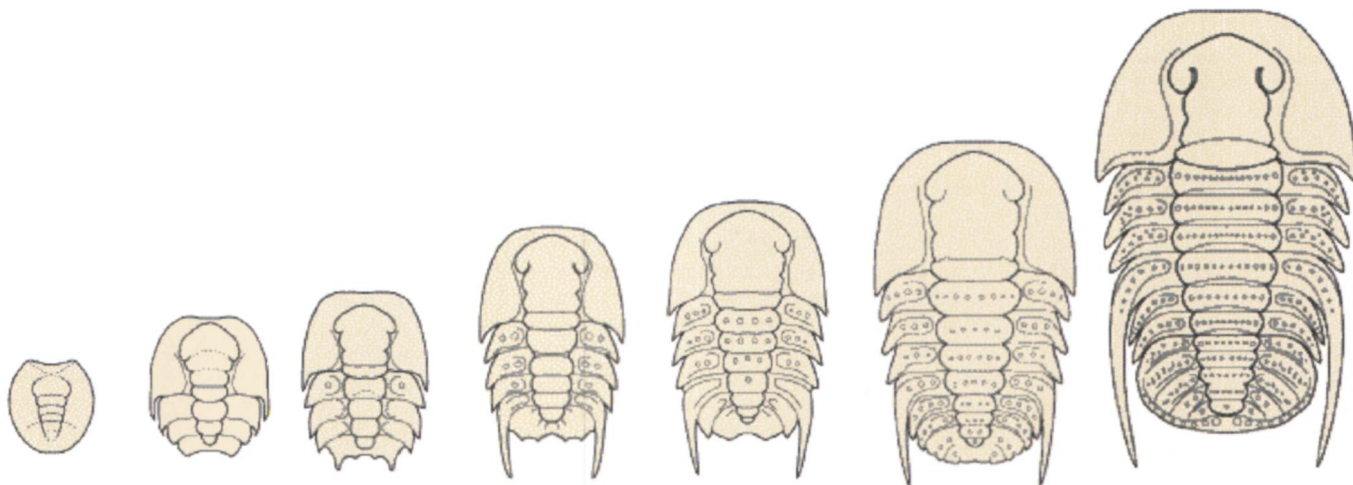
De embryonale fase van trilobieten is voor zover bekend niet vastgelegd in het fossielenbestand, maar vermoed wordt dat vrij snel nadat de eitjes gelegd waren de jonge trilobieten een hard exoskelet van calciet ontwikkelden, zoals alle geleedpotigen tegenwoordig doen. Tijdens het groeiproces moesten ze meerdere malen vervellen om hun oude exoskelet, dat te klein aan het worden was, te vervangen door een nieuw exoskelet. Deze harde skeletten van de verschillende trilobietenstadia zijn in sommige gevallen wel als fossiel bewaard gebleven en verschaffen daardoor inzicht in de ontogenie van trilobieten, dat is de ontwikkeling van het juveniele dier tot het volwassen dier en de groeipatronen die daarvoor kenmerkend zijn. Als er bij dit groeiproces stadia waren waarbij er nog geen exoskelet van calciet werd gevormd dan is deze ontwikkeling door de zeer geringe fossilisatiekans aan het menselijk oog ontsnapt.

De drie stadia: Protaspis, Meraspis en Holaspis

In het algemeen worden er bij trilobieten drie larvale stadia onderkend: het Protaspide stadium, het Meraspide stadium en het Holaspide stadium.

In het Protaspide stadium bestaat de larve, Protaspis genaamd, uit één enkel segment en is de vorm van de larve vaak eenvoudig. Het Meraspide stadium (de trilobiet wordt dan Meraspis genoemd) is het stadium waarin de larve twee of meer segmenten ontwikkelt, maar minder segmenten heeft dan in het volwassen stadium. Iedere vervelling in dit stadium betekent de toevoeging van één of twee, maar zelden meer dan twee, segmenten. Aangezien de trilobieten in het algemeen een groot aantal segmenten hebben, waren er in dit stadium meerdere vervellingen nodig tot het aantal segmenten van het volwassen individu werd bereikt. De morfologie van de trilobiet begint ook steeds meer te lijken op die van het volwassen individu. In het laatste stadium, het Holaspide stadium, is het aantal segmenten bereikt waarover de volwassen exemplaren beschikken. De trilobiet wordt dan een Holaspis genoemd en komt in een ontwikkelingsfase waarin niet de verandering van vorm, maar de groei de belangrijkste factor is. Waarschijnlijk vindt de grootste grootteverandering van de trilobiet plaats in het Holaspide stadium.

Een interessante vraag is aan welke kant in het Meraspide stadium bij de trilobiet de segmenten toegevoegd worden. Dit is eigenlijk niet na te gaan bij trilobieten met gelijke segmenten. Er bestaan echter



Protaspis	Meraspis 0	Meraspis 1	Meraspis 2	Meraspis 3	Vroeg-Holaspis stadium	Volwassen stadium
Geen segmenten	2 thorax-segmenten	3 thorax-segmenten.	4 thorax-segmenten. Er verschijnt een lang achterwaarts gericht referentie-segment.	5 thorax segmenten. Er ontstaat een nieuw segment achter het referentie-segment.	6 thorax-segmenten. Een nieuw segment ontstaat direct vóór het pygidium.	van <i>Shumardia</i>

Afb. 2. Ontogenetische stadia van *Shumardia pusilla* (Ptychopariida: Shumardiidae). ©2000 by S. M. Gon, after Whittington 1959

veel soorten waarbij een segment afwijkt door een andere vorm of grootte. Een extra lang segment wordt *macroleuraal* genoemd. Zo'n segment kan dan als referentiesegment dienen om te bepalen waar de segmenten aangroeien.

Bij de trilobiet *Shumardia pusilla* heeft een van de segmenten lange pleurale stekels. Dit segment ontstaat in het tweede Meraspis-stadium (de telling begint eigenlijk bij Meraspis stadium nul, voorafgegaan door een Protaspis stadium) en is dan het vierde segment gerekend vanaf het cephalon. Terwijl er daarna nog segmenten worden toegevoegd blijft dit het vierde segment achter het cephalon. De richting van segmentgroei bij deze trilobietensoort is dus vanaf het pygidium naar de thorax, dus van staart naar kop. Aannemelijk is dat dit bij alle trilobieten het geval is.

In afbeelding 2 is de ontogenie van *Shumardia pusilla* in beeld gebracht.

De vondsten en hun interpretatie

Veel kennis van de ontogenie is opgedaan na de intrede van preparateertechnieken met zuren. Kalkhoudend gesteente met daarin gesilicificeerde trilobieten (voornamelijk uit Virginia; Midden-Ordovicium) werd met zuur behandeld. De kalk loste op, maar de daarin opgesloten, veelal minuscule overblijfselen van trilobieten losten niet op en bleven driedimensionaal bewaard achter.

In het midden van de jaren '30 van de vorige eeuw paste dr. G. Arthur Cooper van het U.S. National Museum of Natural History, Washington, D.C. deze techniek toe op zoek naar goed bewaarde brachiopoden. Hij ontdekte tevens de perfect bewaarde overblijfselen van juveniele stadia van trilobieten.

Hierdoor kon het onderzoek van Barrande naar de ontogenetische stadia van trilobieten verrijkt worden, aangezien de Tsjechische trilobieten waarnaar Barrande onderzoek had gedaan niet van alle kanten bekeken konden worden. Dit onderzoek werd onder andere uitgevoerd door Harry Whittington, die momenteel als de trilobieten-autoriteit geldt en die al meer dan een halve eeuw baanbrekend onderzoek verricht op het gebied van trilobieten.

Voor de verschillende groeistadia die de trilobiet meemaakte waren meerdere vervellingen nodig. Het aantal vervellingen van een trilobiet

kon oplopen tot meer dan 30. Dit verklaart ook waarom er meer vervellingen van trilobieten gevonden worden dan trilobieten zelf. Het aantal exuviae (vervellingsresten/oude exoskeletten) van trilobieten is vele malen groter dan het oorspronkelijke aantal individuen. Vlak voordat een trilobiet uit zijn oude exoskelet kroop (zgn. *exuviatie*) nam het dier veel water in zich op, waardoor het oude skelet opengescheurde langs de gezichtsnaden. De vrije wangen (librigena) verloor de trilobiet als eerste. Dit is vooral goed te zien bij de bekende *Elrathia kingii* (zie afbeelding 3), die vaak zonder vrije wangen wordt gevonden.

De trilobiet probeerde vervolgens in voorwaartse richting uit het oude skelet te kruipen.

Er zijn aanwijzingen gevonden dat de exuviatie op verschillende manieren kon plaatsvinden. Zo kon het voorkomen dat het cephalon achterstevoren kwam te liggen (inversie) nadat het, uiteraard, los was geraakt van de thorax. Ook wordt het cephalon nogal eens omgeklapt (geroteerd) gevonden ofwel (gedeeltelijk) onder de thorax danwel vóór de thorax, waarbij de voorkant van het cephalon richting pygidium wijst.



Afb. 3. Een exemplaar van *Elrathia kingii* (Utah, Wheeler Shale, Midden-Cambrium), waarbij de vrije wangen bij de vervelling verloren zijn gegaan. Grootte: ongeveer 3,5 cm.

De exuviae zijn vaak gedissarticuleerd, d.w.z. de onderdelen van het skelet zijn verschoven of helemaal los komen te liggen. Vaak worden

vervellingsresten van meerdere trilobieten van één soort bij elkaar gevonden. Dit geeft aanwijzingen dat de dieren bij elkaar leefden en ongeveer tegelijkertijd vervelden. Dat de vervellingsresten vaak gedisarticuleerd zijn kan ontstaan zijn door de waterstroming (de trilobietresten waren relatief groot en licht en konden gemakkelijk door de stroming meegevoerd worden en uiteenvallen) of door de beweging van vervellende trilobieten langs de vervellingsresten van andere exemplaren.

Niet altijd lukte het de trilobiet uit zijn oude pantser te kruipen. Er zijn ook trilobieten tijdens hun vervelling door een plotselinge modderstroom bedekt. Dit geeft weer informatie over de wijze van vervelling, al zijn vaak verschillende interpretaties denkbaar.

Ook zijn er vondsten van trilobieten bekend die vergroeiingen/verwondingen hadden die reeds in een vroeg ontogenetisch stadium moeten zijn ontstaan. Bij verwondingen is dan aan verdikkingen te zien dat de wond (gedeeltelijk) is genezen. Bij vergroeiingen is te zien dat aan de vergroeiing grenzende delen van de trilobiet zich aan de vergroeiing probeerden aan te passen. Meestal betreft het vergroeiingen of verwondingen van de segmenten van de thorax of het pygidium.

Ontogenie en classificatie

Het is bij trilobieten niet altijd eenvoudig om vast te stellen of een individu een juveniel (jong) exemplaar van een bepaalde soort is of een exemplaar van een andere soort. Hoe meer tussenstadia er van een trilobiet bekend zijn, des te makkelijker is na te gaan of het gaat om een juveniel van een bepaalde soort. Goed onderzoeksmateriaal vormen stenen waarin clusters van trilobieten van dezelfde soort in verschillende groeistadia voorkomen.

Enkele bekende trilobietensoorten waarbij de ontogenie bestudeerd kon worden zijn *Agraulos*, *Shumardia*, *Peronopsis interstricta* en *Elrathia kingii*. Laatstgenoemde trilobiet is de meest gevonden trilobiet van Noord-Amerika. Deze soort leefde in het Cambrium en wordt vooral veel gevonden in Utah (Wheeler Shale en Marjum Formation).



Afb. 4



Afb. 5

Afbeelding 4 en 5 tonen *Peronopsis interstricta*. (Utah, Wheeler Shale, Midden-Cambrium). De afbeeldingen geven details van dezelfde steen weer, waarin enkele clusters van deze trilobietensoort zichtbaar zijn. De lengte van het grootste exemplaar op afbeelding 4 is 8 mm, het grootste exemplaar op afbeelding 5 is 7 mm lang. Wat aan de getoonde exemplaren opvalt is dat enkele kleinere exemplaren ook al twee thoraxsegmenten hebben, het aantal van het Holaspide stadium. In dit stadium konden trilobieten dus nog flink in omvang toenemen.

Er is veel variatie in vorm tussen de Protaspide en Meraspide larven van trilobieten van de acht trilobieten-orde. Gerelateerde families en subordes vertonen gelijksoortige larvale vormen. Zo hebben bijvoorbeeld de meeste Asaphiden een consistente Protaspide vorm. Deze ontogenetische gelijkvormigheid legt een link tussen groepen die in het volwassen stadium een totaal ander uiterlijk hebben, zoals bijvoorbeeld de Asaphide superfamilies Trinucleioidea en de Asaphoidea.

Ontogenie geeft inzicht in monofilie, d.i. afstamming van een ge-

meenschappelijke voorouder. Zo blijken de volwassen stadia van de drie subordes van de Phacopida (Calymenina, Cheirurina en Phacopina) in hun Holaspide vorm totaal verschillend te zijn. Ze vertonen echter in hun ontwikkelingsfasen verschillende overeenkomsten, die duiden op een gemeenschappelijke voorouder.

Ontogenie verschaft niet alleen veel inzicht in de ontwikkeling van trilobieten, het is ook een belangrijk hulpmiddel bij de classificatie. Ontogenie krijgt in de classificatie van trilobieten dan ook een steeds zwaarder gewicht. Het is van belang een goed inzicht te hebben in hun ontogenie, om tot een zo goed mogelijke classificatie van trilobieten te komen. Er zijn immers meer dan 15.000 soorten bekend, die gegroepeerd zijn in meer dan 5.000 geslachten. Die meer dan 5.000 geslachten zijn weer gegroepeerd binnen ruim 150 families, die vervolgens vallen binnen de acht orden van de Trilobita, de uitgestorven klasse van de Arthropoda (geleedpotigen).

Geraadpleegde literatuur/websites

- Barrande, J., 1852 (facsimile herdruk 1999). Système Silurien du centre de la Bohême, Première partie: Recherches Paléontologiques. Vol 1. Planches. Crustacés: Trilobites, 128 pp., 51 platen met 1540 tekeningen. Herdruk Goldschneck Verlag.
- Bengtson, S. en Yue Zhao, 1997. Fossilized metazoan embryos from the earliest Cambrian. *Science* 277, pp. 1645-1648.
- Chatterton, B.D.E., en Speyer, S.E., 1990. Applications of the study of trilobite ontogeny. *Short Courses in Paleontology, Paleontological Society* 3: pp. 116-36.
- Chatterton, B.D.E. en Speyer, S.E., 1997. Ontogeny, pp 173-247 in Kaesler, R. L., ed. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1, Trilobita*, revised. Volume 1: Introduction, Order Agnostida, Order Redlichiida. xxiv + 530 pp., 309 figs. The Geological Society of America, Inc. & The University of Kansas. Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas.
- Fenton, C.L. en Fenton, M.A., 1958. *The fossil book; a record of prehistoric life revised and expanded by Rich, P.V., Hewitt Rich, T.H., Fenton, M.A.* (1989), Doubleday.
- Fortey, R.A. en Hughes. N.C., 1998. Brood pouches in trilobites. *J. Paleontology*, pp. 72(4):638-49.
- Fortey, R.A., 1990a. Ontogeny, hypostome attachment, and trilobite classification. *Palaeontology* 33: pp. 529-76, figs. 1-19, pl. 1.
- Levi-Setti, R. 1995. *Trilobites*, University of Chicago Press.
- McNamara, K.J., Kenneth & Rudkin, D.M. 1984. Techniques of trilobite exuviation, *Lethaia*, Vol. 17, pp. 153-173. Oslo.
- Passano, L.M. 1960. Moulting and its control. In Waterman, T.H. (ed.): *The physiology of Crustacea*, 473-536, Academic Press, New York.
- Pocock, K.J., 1974. A unique case of teratology in trilobite segmentation, *Lethaia*, Vol. 7, pp. 63-66. Oslo.
- Richter, A.E., 1999. *Handbuch des Fossilien Sammlers: ein Wegweiser für die Sammlerpraxis*. Bechtermünz Verlag Augsburg.
- Snajdr, M., 1990. *Bohemian trilobites*, Geological Survey, Prague.
- Whittington, H.B. 1959. Ontogeny of Trilobita, pp O127-O145 in Moore, R.C., ed. 1959. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1*. Geological Society of America & University of Kansas Press. Lawrence, Kansas & Boulder, Colorado. xix + 560 pp., 415 figs.
- Whittington, H.B., 1980. Exoskeleton, moult stage, appendage morphology, and habits of the middle Cambrian trilobite *Olenoides serratus*, *Palaeontology*, Vol. 23, Part 1, 1980, pp. 171-204, pls.

Guide to the Orders of Trilobites <http://www.aloha.net/~smgon/ordersoftrilobites.htm> (website van Sam Gon III).