

Trilobietenogen nader bekeken

door drs. P.J. Hille
Balsemkruid 83, 3068 DB Rotterdam, megalodon@planet.nl

Trilobieten ontwikkelden één van de eerste hoog ontwikkelde visuele systemen in het dierenrijk. De oudst bekende vormen hadden reeds ogen waarmee de dieren goed hebben moeten kunnen zien. Het aantal ogen was twee, net zoals bij de huidige geleedpotigen en het waren samengestelde ogen; ogen met vele lenzen.

Ooglenzen van calciet

De ogen van trilobieten waren een belangrijk hulpmiddel voor het zoeken naar voedsel, tevens voor het zien van vijanden (en die hebben ze sinds hun ontstaan waarschijnlijk al gehad) en daarnaast ook om soortgenoten te kunnen waarnemen, wat natuurlijk cruciaal is voor de voortplanting.

De ogen van trilobieten waren, evenals hun exoskelet, van stevig materiaal. Het exoskelet was van chitine, de ooglenzen waren van calciet (kalkspaat = CaCO_3), hetzelfde materiaal waar de kliffen van Dover uit bestaan.

De ogen van trilobieten bevonden zich op de buitenste zijde van de vrije wangen (*fixigena*) aan de linker- en rechterzijde van de glabella, grenzend aan de sutuurlijnen (*facial sutures*).

Wanneer de trilobiet vervelde, wat noodzakelijk was omdat het dier groeide (de ogen groeiden mee), en uit zijn oude exoskelet kroop, waren ook de ogen bij dit proces betrokken en nam het aantal lenzen per oog vanaf de bovenkant in aantal toe, behalve bij die trilobieten die slechts één lens per oog bezaten.

Niet alle trilobieten hadden ogen. Eén suborde, de Agnostina, heeft waarschijnlijk nooit ogen ontwikkeld.

Andere trilobieten evolueerden dusdanig dat de ogen sterk in grootte afnamen en uiteindelijk verdwenen. De levenswijze van bepaalde soorten trilobieten zal ogen overbodig hebben gemaakt. Dit is het geval geweest bij trilobieten die permanent in de zeebodem leefden. Hier zijn weer uitzonderingen op, zoals *Neoasaphus kowalewskii* (Ordovicium, Rusland), een trilobiet met ogen op lange steeltjes. Hiervan wordt aangenomen dat het dier in de bodem leefde, waarbij de ogen boven het oppervlak uitstaken. Zie fig. 7 a bij het artikel over Naturalis.

De voordelen van goede ogen

De ogen van de huidige geleedpotigen zijn erg gevoelig voor beweging. Er is geen reden om aan te nemen dat dit bij trilobieten, die ook geleedpotigen (Arthropoda) waren, niet het geval was. Dit was dus van nut bij het waarnemen van de vijanden die zij reeds vanaf het Cambrium hadden.

De meeste trilobieten hadden een gezichtsvermogen van (bijna) 360° , dus stereoscopische visie. Dit betrof echter wel zicht in een horizontaal vlak. Trilobieten konden vaak niet zien wat zich direct onder hen of boven hen bevond. Hiervoor moesten ze van positie veranderen of hun kop bewegen.

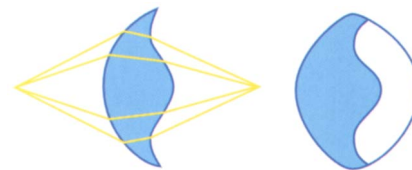
Opbouw

In tegenstelling tot de lenzen van gewervelden, die zacht zijn en van vorm kunnen veranderen om naar objecten op verschillende afstand te kijken, waren de trilobietenogen hard door hun kristallijne calcietlenzen en hadden dus niet de mogelijkheid om van vorm te veranderen. Trilobieten zijn de enige dieren die ooit calcietlenzen hebben ontwikkeld. De tegenwoordige arthropoden hebben lenzen van relatief zacht, niet gemineraliseerd weefsel.

Trilobieten hadden een interne dubbele structuur in hun lenzen; twee verschillende lenslagen met een verschillende refractie-index.

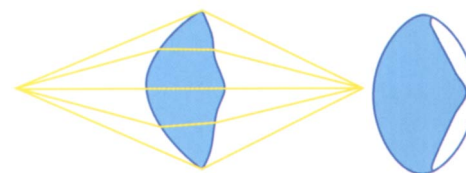
De twee lagen werkten in combinatie met elkaar om een optimaal beeld te vormen. De lenzen van calciet fossiliseerden gemakkelijk, waardoor de interne structuur ervan is teruggevonden. Opvallend is dat de lenzen hetzelfde probleem oplosten waarmee Descartes (1596-1650) en Huygens (1629-1695) zich in de 17^e eeuw bezighielden: het verkrijgen van een scherp beeld door lenzen.

De harde dubbele lenzen verschaften de trilobieten een goed zicht, zowel van dichtbij als veraf, alsook een zicht met een minimale sferische aberratie (verstoring van het beeld). Dit laatste was voor de trilobieten ook van belang, aangezien ze zich in het water ophielden. Daar kon het beeld verstoord worden door beweging van en licht (reflectie) in het water.



Afb. 1. Descartes' lensontwerp gericht op minimale aberratie (linksboven) werd ook teruggevonden in de lens van de trilobiet *Crozonaspis* (rechtsboven). Lichtstralen (geel) die de lens aan de linkerkant binnenkomen convergeren (komen in focus) weer op een korte afstand rechts van de lens. In het oog van *Crozonaspis* corrigeert het binnenste onderdeel van de lens de focus nadat het licht door de buitenste laag van de lens is binnengedrongen. Dankzij dunne slijpplaatjes van de ogen is deze interne lensstructuur aan het licht gekomen.

Afb. 2. Huygens' lens voor minimale aberratie (linksboven) wordt gevonden in de



lens van de trilobiet *Dalmanitina* (rechts). Beide lenzen losten hetzelfde probleem op: het reduceren van aberratie.

Afb. 1 en 2: ©1999, 2000 door S. M. Gon III, aangepast naar Clarkson en Levi-Setti 1975.

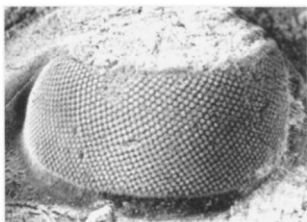
In 1972 is het Kenneth M. Towe (Smithsonian Institution in Washington, D.C.) gelukt om foto's te maken door de lenzen van een *Phacops*-trilobiet uit het Devoon. Later ontdekten Euan Clarkson en Ricardo Levi-Setti, dat in het onderste gedeelte van iedere lens van een *Phacops*-trilobiet magnesiumatomen aanwezig waren in precies de juiste verhouding om voor sferische aberratie te corrigeren. De *Phacops*-trilobieten met hun bolle lenzen hadden een beter gezichtsvermogen dan de meeste andere trilobieten die hexagonale lenzen hadden.

De drie typen trilobietenogen

Er zijn drie typen trilobietenogen bekend: **holochroaal**, **schizochroaal** en **abatochroaal**.

De holochroale en schizochroale ogen zijn de hoofdtypen. De meeste trilobieten hadden holochroale ogen. De schizochroale ogen ontstonden bij de Phacopida.

Holochroale ogen kenmerken zich door een dichte opeenpakking van kleine biconvexe lenzen onder één enkele hoornvlieslaag, die alle lenzen bedekt. Deze lenzen hebben over het algemeen een hexagonale vorm en variëren in aantal tussen de één en ongeveer 15.000 per oog!



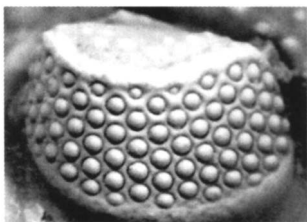
Afb. 3. **Holochroaal oog** (uit Clarkson 1975). Afgebeeld is het oog van *Paralejurus brongniarti*



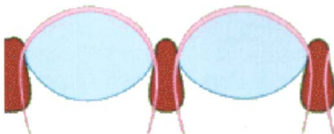
Afb. 4. Doorsnede van een holochroaal oog. Er zijn geen sclera tussen de lenzen (blauw). Eén enkel netvlies (roze) bedekt alle lenzen.

Het netvliesmembraan bevindt zich alleen op het oppervlak van de lenzen. Afbeelding ©1999 door S. M. Gon III.

Schizochroale ogen zijn opgebouwd uit een aantal relatief grote, dikke lenzen variërend van een paar tot meer dan 700, waarbij iedere lens bedekt is door een afzonderlijk hoornvlies. Iedere lens bevindt zich binnen een conische of cilindrische wand en wordt gescheiden van aangrenzende lenzen door *sclera* (hetzelfde materiaal waarvan het exoskelet opgebouwd is). Dit zijn ronde 'oogrokken', die als het ware een anker vormen voor het netvliesmembraan, dat per lens omlaag buigt in de sclera, waar het *intrascleraal membraan* genoemd wordt (zie Afb. 6).

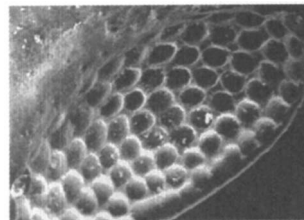


Afb. 5. **Schizochroaal oog** (uit Levi-Setti 1993). Afgebeeld is het oog van *Phacops latifrons*.



Afb. 6. De sclera (bruin) tussen de lenzen zijn diep. Er is een netvlies (roze) per lens (blauw). Het netvliesmembraan buigt door tot in de omliggende sclera. Afbeelding ©1999 door S. M. Gon III.

Abatochroale ogen kwamen alleen voor bij enkele Cambrische trilobieten en lijken op het eerste gezicht op schizochroale ogen. Er zijn echter belangrijke verschillen. De sclera zijn niet dik en het netvliesmembraan buigt niet omlaag in de sclera, maar eindigt aan het einde van de lens (zie Afb. 8).



Afb. 7. **Abatochroaal oog** (uit Zhang & Clarkson 1990). Afgebeeld is het oog van *Neocobboldia chinlinica*.



Afb. 8. De sclera (bruin) zijn niet dieper dan de lenzen. Er is een netvlies (roze) per lens (blauw). Het netvliesmembraan eindigt aan het einde van de lens. Afbeelding ©1999 door S. M. Gon III.

Het ontstaan van het schizochroale oogtype

Alle vroege (Cambrische) trilobieten hadden holochroale ogen, behalve de Eodiscina, waarbij de ogen van het abatochroale type waren. Het vermoeden bestaat dat de schizochroale ogen van de Phacopida zijn ontstaan door ontogenetische ontwikkelingen in een evolutionair proces. Paedomorfose zou de verklaring hiervoor kunnen geven. Paedomorfose is het behoud van voorouderlijke juveniele karakteristieken in het volwassen stadium bij afstammelingen. Het kan op drie verschillende manieren plaatsvinden.

1. Progenese: dit is vroege seksuele rijping in een juveniel lichaam;
2. Neotenie: dit is een verminderde snelheid van morfologische ontwikkeling;
3. Post-ervanging: dit is een vertraagde groei van bepaalde lichaamsstructuren t.o.v. andere lichaamsstructuren.

De ontwikkeling van schizochroale ogen bij de Phacopida wordt gezien als laatstgenoemde vorm van paedomorfose: post-ervanging.

De ogen van juveniele holochroale Cambrische trilobieten waren in principe miniatuurvarianten van schizochroale ogen. Bij de Phacopida is dit oogtype behouden gebleven bij het volwassen exemplaar via een vertraagde groei van deze 'onvolwassen' ogen bij het volwassen individu.

Diversiteit bij trilobieten-ogen

Er was een enorme variatie aan trilobietenogen, zoals er ook een enorme variatie was aan andere uiterlijke kenmerken bij de trilobieten (groot/klein, langgerekt/gedrongen, met of zonder stekels/tuberkels {de bobbels op het trilobietenpantser}). Dit zal onmiskenbaar te maken gehad hebben met de leefstijl van de desbetreffende trilobiet.

De ogen van trilobieten waren vanaf het Cambrium meestal halve-maan-vormig en gaven vaak een groot gezichtsveld. Sommige trilobieten hadden extreem grote ogen. Deze ogen namen een groot deel van de lichaamsgrootte en daarmee het grootste deel van het cephalon in beslag. Dit is het geval bij de Cyclopygidae. Ze hadden een gezichtsveld van 360° en hadden dit waarschijnlijk nodig omdat het vrij-zwemmende, pelagische trilobieten waren die aan alle kanten tegelijk roofdieren in de gaten moesten kunnen houden. De ogen van deze trilobieten bevatten ook het grootste aantal lenzen, tot wel 15.000. Binnen deze familie bestond één soort, *Ellipsotaphrus monophthalmus* (*monophthalmus* betekent éénogig) waarbij de ogen vergroeid waren tot één oog, dat de gehele voorzijde van het cephalon omvatte.

Er waren ook trilobieten die ogen op lange stelen hadden. Dit was het geval bij de in Rusland gevonden Ordovicische *Neosaphus kowalewskii*. (Zie fig. 7 a van het artikel van Naturalis). Deze soort leefde waarschijnlijk in de bovenste laag van de zeebodem, waarbij de ogen daar net bovenuit staken. Een andere mogelijkheid is dat deze soort leefde temidden van algenpopulaties en de ogen op stelen nodig had om vijanden waar te kunnen nemen.

Planktonische trilobieten, zoals de kleine *Agnostus pisiformis*, waren volledig blind. De van beurzen bekende Phacopidae hadden grote conische schizochroale ogen, die hen een zeer goed gezichtsvermogen moeten hebben gegeven. Zij hebben volgens onderzoek naar hun lenzen het beste gezichtsvermogen van de trilobieten gehad. Trilobieten die in zeer diep water leefden, waar geen licht meer doordrong, of die in de bodem leefden, hadden geen ogen nodig (met uitzonderingen, zoals bovengenoemde *Neosaphus kowalewskii*). Zij hadden of sterk gereduceerde ogen of helemaal geen ogen meer. De reductie van de ogen was een aanpassing aan de blijkbaar veranderende levenswijze, die geen goed gezichtsvermogen meer vereiste. Deze trilobieten zullen andere zintuigen gebruikt hebben om zich op hun omgeving te oriënteren. Er zijn trilobieten bekend die zelfs stekels en tuberkels op de bovenkant van de ogen (op de zgn. *palpebrale lob*) ontwikkelden, zoals de Devonische *Drotops megalomanicus* uit Marokko (vroeger *Phacops africanus* genoemd) en *Drotops armatus* van dezelfde locatie en ouderdom.

De ogen van trilobieten verschaffen een goed inzicht in de levenswijze van de trilobiet. Het is frappant dat tijdens de zogenaamde "Cambriëse explosie" tijdens het Onder-Cambrium, waarbij het meerdelig leven zich explosief ontwikkelde en alle huidige hoofdgroepen van het dierenrijk ontstonden, ook de ogen zeer snel zeer complex ontwikkeld waren om de trilobieten een goed gezichtsvermogen te verschaffen. Dit alles onder invloed van het gen *Pax6*, dat de vorming van het oog 'dirigeert'.

De trilobieten hebben niet zo goed kunnen zien als wij. Ze zagen de wereld via samengestelde beelden, maar ze hadden een opmerkelijk goed gezichtsvermogen ontwikkeld via een systeem, dat tot op heden nooit meer in de fauna is teruggekeerd: calcielenzen.

Geraadpleegde literatuur/websites

- Böhmecke, E.D., 1995. Unterschiedlich konstruiert: Trilobietenaugen, Fossilien, Heft 1 Jan./Feb., pp. 46-49.
- Clarkson, E.N.K., 1975. The evolution of the eye in trilobites. *Fossils and Strata* 4, 7-31.
- Clarkson, E.N.K., 1983. Trilobietenogen. *Gea*, vol. 16 nr. 2, p. 49-55.
- Erwin, D., Valentine, J. en Jablonski, D., 1997. The origin of animal body plans, *American Scientist*, vol 85, No. 2 march-april, pp. 126-137.
- 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., Knopf, A.A., 2000. *Trilobite! Eyewitness to Evolution*.
- Koch, L., 1997. Trilobiten aus dem sauerländischen und bergischen Ordovizium, *Fossilien Heft* 4 Juli/Aug., pp. 248-253.
- Kowalski, H. (1992) *Trilobiten: Verwandlungskünstler des Paläozoikums*, Goldschneck-Verlag Korb.
- Levi-Setti, R., 1995. *Trilobites*, University of Chicago Press.
- Marek, L., 1961. The trilobite family Cyclopygidae Raymond in the Ordovician of Bohemia, Praag, *Rozpravy, Svazek* 28, Nakladatelství Československé akademie věd.
- 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., 1992. *Fossils illustrated*, volume 2 Trilobites, The Boydell-Press.

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