

Trilobieten en ecologie:

aanpassing aan de leefomgeving

door drs. P.J. Hille

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

Inleiding

Fossielen van trilobieten worden reeds gevonden in lagen die dateren uit het Onder-Cambrium, ongeveer 570 miljoen jaar geleden. Vanaf het begin hebben trilobieten een enorme soortenrijkdom en lijken ze alle niches die er zijn in zee en oceaan in te nemen. Want uitsluitend daar hebben ze tijdens hun meer dan 300 miljoen jarig bestaan op deze planeet geleefd.

Ze leefden dus in zout water. Er zijn geen vormen bekend die in zoet water hebben geleefd.

Dit artikel gaat in op enkele omgevingen waarin de trilobieten leefden en de manieren waarop ze zich aan die leefomgevingen hebben aangepast.

Ecologie

Ecologie is de tak van de biologie die de relatie tussen de organismen en hun leefomgeving bestudeert. Ecologie, ook wel oecologie genoemd, is afgeleid van het Griekse *oikos* (huis, woonplaats) en *logos* (wetenschap). Paleo-ecologie bestudeert de relaties tussen fossielen en de leefomgeving van dat moment.

De verdeling van land en water is aan voortdurende verandering onderhevig, onder andere door de continentverschuiving. Ook het zoutgehalte van het zee- en oceaanwater is niet altijd hetzelfde geweest. Vanaf het Cambrium is de mogelijkheid in ieder geval ontstaan dat dieren harde onderdelen van een skelet konden ontwikkelen, dat diende als bescherming, aanhechtingsplaats voor spieren en steun voor inwendige organen.

De trilobieten zijn hiermee als een van de eerste diergroepen succesvol geworden. Zij ontwikkelden een chitinepantser. Hun voorouders waren waarschijnlijk gelede wormen.

Nu de trilobieten over een beschermend pantser beschikten konden ze zich relatief veilig in een veelheid aan leefomgevingen begeven. Door natuurlijke selectie ontwikkelden trilobieten een uiterlijk, met de daarbij behorende mogelijkheden, dat aangepast was aan de omstandigheden.

Trilobieten met een verschillende habitat ontwikkelden specifieke vormen als aanpassing aan deze habitat. Vaak kwam het voor dat trilobieten van families die niet aan elkaar gerelateerd waren zich op eenzelfde manier aanpasten aan de specifieke omgevingsomstandigheden, door bijvoorbeeld een stekelig pantser of juist een heel glad pantser te ontwikkelen. Zo'n aanpassing van verschillende families aan dezelfde omstandigheden op een gelijksoortige wijze wordt *homeomorfie* genoemd.

Ook kwam het voor dat trilobieten behorend tot dezelfde familie zich zo verspreidden dat ze aparte soorten ontwikkelden. Veel trilobieten die in Marokko en Oklahoma gevonden worden zijn daar een voorbeeld van. Ze vertonen grote overeenkomsten in vorm en grootte, maar er zijn toch kleine verschillen zichtbaar. De kleur van de trilobieten zegt hierbij niets. De Marokkaanse trilobieten zijn in dit geval meestal zwart terwijl de trilobieten uit Oklahoma meestal een caramellekleur hebben. Dit heeft met de chemische eigenschappen van het gesteente/fossiel te maken en heeft niets te maken met de oorspronkelijke kleur van de trilobieten.

In het Cambrium behoorden trilobieten tot de grootste dieren, denk aan de bekende reuzentrilobieten uit Marokko, *Eccaparadoxides* sp.,

die enkele decimeters groot konden worden en dat al in het Onder-Cambrium. Een iets kleinere variant is de Midden-Cambrische *Paradoxides gracilis* (zie fig. 6 a (Naturalis) op pag. 13) uit het huidige Tsjechië.

De meeste trilobieten waren echter tussen de drie en tien cm. lang. In het Cambrium hadden ze in ieder geval al vijanden, getuige enkele vondsten van trilobieten die prooi geworden waren. Zo zijn er in de beroemde Burgess Shale (Midden-Cambrium, Canada) trilobieten gevonden in het spijsverteringskanaal van *Ottoia prolifera*, een Priapulide (vleesetende worm). De slachtoffers behoorden tot de soort *Elrathia kingii* (de meest gevonden trilobietensoort in Noord-Amerika, fig. 8 (Naturalis)).

Tevens is aannemelijk dat het grootste tot nu toe bekende roofdier uit het Cambrium, *Anomalocaris*, trilobieten op zijn menu had staan, evenals de aan *Anomalocaris* verwante *Laggania*. Van *Anomalocaris* zijn behalve in de Burgess Shale ook in de 10 miljoen jaar oudere Chengjiang formatie (ongeveer 540 miljoen jaar oud) in China (delen van) exemplaren gevonden. Dit betreft verschillende soorten. Deze roofdieren, die ruim een halve meter konden worden, zullen zeker trilobieten als prooi gehad hebben. Deze waren immers overvloedig aanwezig.

De vissen uit het Cambrium stelden nog niet veel voor en waren kaakloos en klein, slechts enkele centimeters lang. In de Chengjiang formatie zijn twee soorten vissen gevonden (*Myllokunmingia fengjiao* en *Haikouichthys ercaicunensis*), de enige bekende vissen uit het Cambrium. Hiervan zullen trilobieten waarschijnlijk weinig te duchten hebben gehad.

In het Ordovicium, de periode waarin trilobieten qua aantal families en vormen een maximum bereikten, kregen de oceanen belangrijke nieuwe bewoners, de Orthoceren, koppotigen waaruit later de Ammonieten zich zouden ontwikkelen. Deze Orthoceren konden enkele meters lang worden en zullen zeker trilobieten gegeten hebben. Ook het daarop volgende Siluur bracht concurrentie en vijanden voor de trilobieten: de Eurypteriden (een uitgestorven tak van de geleedpotigen) ontstonden. Hiervan kon de grootste soort ongeveer 3 meter lang worden. Dit waren geduchte en succesvolle rovers. Zij konden met hun krachtige scharen prooien grijpen en breken. Uiteraard ontwikkelden zich ook vele andere groepen, zoals graptolieten, crinoiden, blastoiden; de ene groep was daarbij succesvoller dan de andere. Ook de vissen ontwikkelden zich steeds verder. In het Devoon volgden de eerste primitieve haaien en namen pantservissen een belangrijke plaats in. Ook in zoetwater kwamen deze dieren voor.

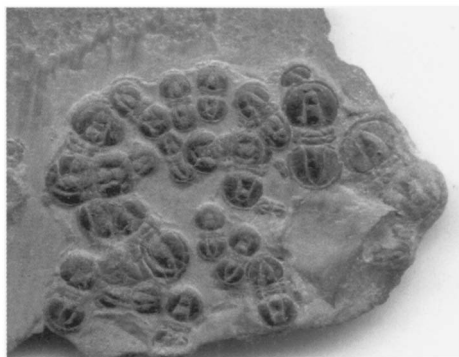
De trilobieten namen inmiddels in aantal families drastisch af, maar hun absolute aantallen waren nog steeds enorm.

Morfologische variatie door aanpassing aan de leefomgeving

De trilobieten bezetten allerlei niches in de oceaan. De meeste soorten hebben zich waarschijnlijk op de bodem opgehouden, waar ze zich voedden met organismen die op of in de bodem leefden, danwel organische voedseldeeltjes uit het sediment filterden. Sommige trilobieten zullen zich gedeeltelijk hebben ingegraven en door hun houding een stroming veroorzaakt hebben die het voedsel naar hun mond bracht. Hierbij hebben ze *Rusophycus*-sporen achtergelaten (zie het artikel "Trilobieten en ichnofossielen" in dit nummer). Andere trilobieten hebben waarschijnlijk in de bodem geleefd.

Een aanpassing die bij trilobieten vaak wordt gevonden, is een glad pantser. Oppervlakedetails gaan hierbij verloren. Een glad pantser kan een aanpassing zijn aan verschillende omstandigheden. Bij pelagische (vrijzwemmende) soorten zal het lichaam gestroomlijnder gemaakt hebben, waardoor die trilobieten gemakkelijker konden zwemmen. Deze trilobieten hebben waarschijnlijk grote ogen gehad, het gevaar kon immers van alle kanten komen. De Cyclopygidae komen hiervoor in aanmerking, want dit zijn trilobieten met zeer grote ogen met vele lenzen. Tevens waren het misschien zelf rovers die prooidieren moesten kunnen localiseren. Ook voor andere soorten die in de bodem leefden zal een glad lichaam een oplossing geweest zijn. De trilobiet met een glad lichaam zonder ogen (of met gereduceerde ogen) zal een bodembewoner geweest zijn (gezichtsvermogen is tenslotte in de bodem niet nodig), terwijl de pelagische trilobiet met een glad lichaam waarschijnlijk grote ogen heeft gehad. Reductie van ogen of zelfs een geheel verlies van ogen zal zich ook voorgedaan hebben in diepe, koude wateren, waar geen licht meer doordringt. In deze biotopen zullen de blinde trilobieten dominant geweest zijn.

De Agnostidae, de kleine blinde trilobieten die oppervlakkig gezien een gelijkvormige kop en staart hebben, hadden waarschijnlijk een vrijzwemmende, planktonische levenswijze. Ze kwamen over de hele wereld voor en waren vooral wijdverbreid in het Cambrium. In de loop van het Ordovicium stierven ze uit. Zie afbeelding 1.



Afb. 1. Een cluster van *Peronopsis interstricta* (Utah, Wheeler Shale, Midden-Cambrium). Dit was een blinde trilobiet, die waarschijnlijk een planktonische levenswijze had.

Een andere aanpassing aan ecologische omstandigheden is stekelvorming op het skelet.

Trilobieten met veel stekels zullen deze waarschijnlijk om verschillende redenen gehad hebben. Stekels boden bescherming tegen predatoren. Verder vergrootten de stekels het drijfvermogen en boden ze een goede stabilisatie op een zachte bodem, zodat de trilobieten daarover konden lopen op zoek naar voedsel zonder erin weg te zakken. Ook kunnen aan de stekels algenkolonies vast hebben gezeten, zodat de trilobiet gecamoufleerd werd, wat gunstig kon zijn ter bescherming maar ook om niet als predator herkend te worden. Soortgelijk gedrag komt tegenwoordig ook wel bij enkele krabben- en kreeftesoorten voor.

Bekende trilobieten met stekels zijn de op beurzen geliefde *Selenopeltis* sp., *Ceratarges* sp. en *Dicranurus monstrosus* (zie fig. 16, 9 d en 9 b bij het artikel van Naturalis).

Van bepaalde trilobieten zoals *Psychopyge elegans* (zie fig. 9 c van Naturalis) is niet duidelijk wat de functie van alle uiterlijke kenmerken is geweest. De shovel-achtige vorkstructuur aan de kop kan bijvoorbeeld gediend hebben als wapen om een territorium te verdedigen. Dit blijft echter giswerk. Deze trilobiet heeft veel stekels, die vrijwel zeker als bescherming gediend zullen hebben.

Een andere aanpassing aan de omgeving c.q. levensstijl is een gestroomlijnde vorm, zoals bijvoorbeeld kan worden waargenomen bij *Dalmanitrus huntonia* (ofwel *Huntonia lingulifera*, zie fig. 10 c bij Naturalis). Dit dier zal een snelle zwemmer geweest zijn en heeft waarschijnlijk een jagende leefwijze gehad.

Ook valt niet uit te sluiten dat onder de trilobieten rovers aanwezig waren die zich te goed deden aan andere trilobietensoorten, danwel de eigen soort (eventueel de jongere exemplaren). De *Gnathobasen* ('kaken') aan de poten waren bij bepaalde soorten in vergelijking tot andere veel krachtiger ontwikkeld en van grotere haken voorzien.

Veel Cambrische trilobieten, waaronder de vroegste vormen, waren relatief plat. Er ontstond een trend naar meer bolle trilobieten (zie fig. 2 bij Naturalis: *Pseudophillipsia breviceps*). De laatste Permische trilobieten, de Phillipsidae, hadden een min of meer bolle vorm. Platte vormen, zoals bijv. *Elrathia kingii* (fig. 8 bij Naturalis) waren toen allang verdwenen.

De functie van tuberkels bij trilobieten is niet duidelijk. Vooral de *Phacops*-familie wordt hierdoor gekenmerkt, zie fig. 9 e bij Naturalis: *Phacops rana crassituberculata*, tegenwoordig: *Eldredgeops rana crassituberculatus*. Opvallend veel Devonische trilobieten hadden tuberkels, al kwam dit verschijnsel ook in andere perioden voor.

Een aparte aanpassing is een tamelijk platte zoom met een gaatjesstructuur aan de buitenkant van het cephalon. Dit kwam voor bij twee ongerelateerde groepen: Trinucleioiden van de Asaphida en exemplaren van de suborde Harpina van de Ptychopariida. Het cephalon was bij deze trilobieten groter dan de thorax en het pygidium. Vermoed wordt dat ze hun voedsel filterden met behulp van de gaatjesstructuur in hun cephalon. Hun lange, achterwaarts gerichte genale stekels, die vaak tot de achterkant van het pygidium of verder reikten, dienden waarschijnlijk als stabilisatie tijdens het filteren van het voedsel uit het water. (Fig. 12 bij Naturalis).

Miniaturisatie kwam bij trilobieten voor als aanpassing aan een bepaalde micro-habitat.

De kleinste volwassen trilobiet ter wereld werd niet groter dan 1 mm. Groot genoeg om weer een niche op te vullen. Vaak ging het bij deze kleine trilobieten om soorten die zeer snel volwassen werden en daarna niet groter meer werden. Een andere reden waardoor trilobieten klein bleven was de reductie van het aantal segmenten. Ook de tegenovergestelde ontwikkeling kwam voor, namelijk een toename van het aantal segmenten.

Een groot aantal segmenten was echter weer niet een voorwaarde om groot te zijn. De grootste trilobiet ter wereld (tot nu toe) is een *Isotelus* sp., die 72 cm meet en slechts acht thorax-segmenten heeft. Ook dit dier heeft weer een specifieke habitat gehad waar natuurlijke selectie leidde tot grote trilobieten. Het dier is gevonden langs een 445 miljoen jaar oude tropische kust in Noord-Manitoba. Afbeelding 2.



Afb. 2. *Isotelus* sp. Image copyright The Manitoba Museum.

Trilobieten hebben zich op veel manieren aan hun leefomgeving aangepast. Ze leefden in de bodem, op de bodem, vrij zwemmend, op koralen, in algenkolonies en misschien ook wel parasitair meeliftend met grotere trilobieten. Veel trilobieten zullen zich tegoed gedaan hebben aan sponzen, koralen, algen en organisch afval, terwijl er ook geweest zullen zijn die andere trilobieten aten. Hun aanpassingsvermogen heeft hun uitsterven echter niet voorkomen. Misschien wel omdat ze bepaalde cruciale stappen niet gezet hebben: die op het land en ook misschien wel omdat ze zich nooit in zoet water gewaagd hebben. Daarvan zijn althans geen bewijzen gevonden, terwijl fossielen van trilobieten toch bepaald niet zeldzaam zijn.

Momenteel zijn het onder andere de krabben en kreeften en niet te vergeten de degenkrab die de niches bezetten die vroeger ongetwijfeld door veel trilobieten zijn ingenomen. Een echte vergelijking is echter niet eerlijk, omdat de flora en fauna nu veel verschillen van die in de tijd toen de trilobieten leefden.

Geraadpleegde literatuur/websites

Briggs, D.E.G., Erwin, D.H. en Collier, F.J., 1994. The Fossils of the Burgess Shale Smithsonian Institution Press.

Fenton, C.L. and 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.

Gore, R., 1993. The Cambrian period: explosion of life, National Geographic, vol. 184, no. 4, pp. 120-136.

Gould, S.J., 1989. Wonderful Life, The Burgess Shale and the Nature of History, W.W. Norton & Company.

Kowalski, H., 1992. Trilobiten. Verwandlungskünstler des Paläozoikums, Goldschneck-Verlag Korb

Levi-Setti, R., 1995. Trilobites, University of Chicago Press.

Morris, S.C., 1998. The Crucible of Creation, Oxford University Press.

Richter, A.E., 1999, Handbuch des Fossiliensammlers: ein Wegweiser für die Sammlerpraxis. Bechtermünz Verlag, Augsburg.

Seilacher, A., 1995. Fossile Kunst. Albumblätter der Erdgeschichte, Goldschneck Verlag, W.K. Weidert, Korb.

Shaw, F.C., 1974. Simpson Group (Middle Ordovician) Trilobites of Oklahoma, Journal of Paleontology Volume 48, Supplement to No. 5 Part II of II, The Paleontological Society Memoir 6.

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>. Dit is de website van Sam Gon III.

<http://www.manitobamuseum.mb.ca/trilobite.htm>