

# Über die Agnostiden.

Von Herrn O. JAEKEL in Greifswald.

(Mit 23 Textfiguren.)

---

Während die größeren Trilobitentypen von Jahr zu Jahr eingehender studiert worden sind und in systematischer Beziehung immer feiner gesondert wurden, haben die kleinen Agnostiden bisher auffallend wenig Beachtung gefunden. Über die gelegentliche Beschreibung einzelner Formen und Vorkommnisse erhebt sich nur die Abhandlung von TULLBERG<sup>1)</sup> über die Agnostiden aus dem Cambrium von Andrarum in Schweden, insofern hier der Versuch unternommen wurde, die dem Verf. vorliegenden und anderwärts genauer beschriebenen Arten in eine Anzahl von Formenkreise zu ordnen. Es fehlt aber bis heute sowohl an ausreichender Darstellung wie an vergleichenden Studien über die Organisation der Agnostiden und namentlich auch über ihr verwandtschaftliches Verhältnis zu den übrigen Trilobiten. Die vorliegende Studie soll nicht mehr als ein Hinweis auf diese Desiderate der Trilobitenforschung sein. Veranlaßt wurde sie durch eine soeben veröffentlichte Notiz von Herrn C. MORDZIOL (Centralbl. Min. 1908, Nr. 17) über die Abbildungen von *Agnostus pisiformis*, der als häufigster Agnostide zum Repräsentanten dieses Formenkreises geworden ist. Herr MORDZIOL weist darauf hin, daß in unseren Lehrbüchern der Paläontologie und Geologie fast allgemein eine unrichtige Abbildung von *Agnostus pisiformis* durch ANGELIN Eingang gefunden habe, während schon lange vorher richtige Abbildungen dieser Form durch HAWLE und CORDA gegeben seien. MORDZIOL kopiert eine dieser Figuren mit dem Wunsche, daß diese nun an die Stelle der bisher verbreiteten Darstellung treten solle. Auf einige mir übrigens nicht ganz klar gewordene Mängel der HAWLE-CORDASchen Figur macht er allerdings im Text aufmerksam, läßt nichts desto weniger jene Figur bestehen, die gegenüber Zeichnungen von *Agnostus pisiformis*, die ich

---

<sup>1)</sup> S. A. TULLBERG: Om *Agnostus*-Arterna i de cambriska Afla-gringarne vid Andrarum. Stockholm 1880, Sveriges Geologiska Undersökning. Serie C, Nr. 42. Dort auch Literaturverzeichnis.

mir gelegentlich hergestellt hatte, doch noch so erhebliche Differenzen bot, daß mir eine eingehende Revision dieser Darstellung angebracht erschien. Die HAWLE-CORDASche Figur zeigt jedenfalls noch so viele Ungenauigkeiten, daß ich davor warnen muß, nunmehr diese in die Lehrbücher aufzunehmen. Unrichtig ist vor allem die Darstellung der beiden Rumpfglieder und des Hinterrandes des Kopfschildes, ungenau sind so ziemlich alle Einzelheiten. *Agnostus pisiformis* kommt bekanntlich im oberen Cambrium Schwedens in ungeheurer Menge, aber nicht im Zusammenhange der vier Teile des Rückenpanzers vor, so daß deren Kombination zur Herstellung einer Gesamtform nötig ist.

### Die Form des Rückenpanzers.

Zur Beurteilung der Gesamtform eines Agnostiden kommt bisher nur der Rückenpanzer in Betracht, da andere Teile wie Beine und Antennen bisher noch nicht bei ihnen beobachtet wurden. Der Rückenpanzer besteht nun bekanntlich aus dem Kopfschild oder Cranidium<sup>1)</sup>, den beiden Tergiten der Rumpfsegmente und dem Schwanzschild oder Pygidium. In der Regel sind diese vier Skelettstücke auseinandergefallen und separiert, so daß ihre ursprüngliche Zusammengehörigkeit nur aus den seltenen bisher im Zusammenhang gefundenen Vorkommnissen erschlossen werden kann. Als solche sind besonders zu erwähnen einerseits die im mittleren Cambrium Böhmens gefundenen Formen und andererseits einige in kalkigen Gesteinen des baltischen Silurs — auch in Geschieben der norddeutschen Ebene — vorkommende Formen. Da die letzteren den bisher noch wenig beobachteten Modus der Einrollung und die darauf zugeschnittene Form der Rumpftergite ganz klar erkennen lassen, möchte ich eines dieser von mir ganz freigelegten Exemplare zum Ausgangspunkt der Betrachtung wählen.

Fig. 1 zeigt den Rückenpanzer in ausgebreitetem Zustande und demnach die vier Skelettstücke hintereinander. Das Cranidium der Agnostiden läßt bei normaler Gliederung drei Teile unterscheiden, einen sichelförmig abgesetzten Rand (limbus) (L), der vorn die größte Breite hat und sich nach dem Hinterrand des Kopfschildes verjüngt, zweiseitige oder hufeisenförmig verwachsene Seitenloben, „genae“ (G), die am hinteren Ende des Kopfschildes anschwellen und einen medialen meistens nach

<sup>1)</sup> Die bisher übliche Bezeichnung Caput für das dorsale Skelettstück der Kopfregion zu verwenden, ist hier wie bei allen übrigen Trilobiten durchaus unberechtigt.

hinten anschwellenden Mittellobus (me), die Glabella, umschließen. Die letztere ist öfters durch Querfurchen gegliedert und am Hinterrand des Kopfschildes, dem sogenannten Occipitalring der Trilobiten, mit zwei seitlichen Loben, den „Nebenloben“ („Paratlobi“) versehen. Seitlich wird die Gelenkung am Hinterrande bewirkt durch zwei auswärts vortretende Lenkwülste des Randes, die ich „postlimbi“ bezeichne, während medial hinter der Glabella ein kleiner Nackenring die Verbindung mit dem Mittelstück des ersten Rumpftergiten vermittelt<sup>1)</sup>.

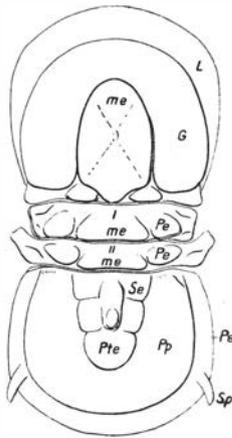


Fig. 1.

Rückenpanzer eines *Metagnostus erraticus* n. sp. aus grauem ? Lituitenkalk des baltischen Untersilur. (Diluvial-Geschiebe im Museum, Berlin.) Rückenansicht. L Limbus, G Genae, me Mittellobus, Mesotergit, Pe Pleurotergit, Pp Pleurotergite und Pte Mesotergite des Schwanzschildes mit zentralem Buckel.

Das erste Rumpftergidium ist in der Längsachse des Tieres länger, in der Querachse desselben kürzer als das zweite. Sein medialer Spindelwulst (Mesotergit, me) ist ziemlich breit. Neben ihm wölbt sich jederseits in den „Pleurotergiten“ ein gerundeter dreiseitiger Buckel (Pe) vor, dessen breitere Basis nach hinten gewendet ist. Der Seitenrand verläuft ziemlich gerade in der Richtung der Seitenränder des Kopfschildes. An seinem Vorderrand befindet sich jederseits eine Aufwölbung zur Artikulation mit den Lenkwülsten des Craniums und am Hinter-

<sup>1)</sup> In den Figuren ist irrtümlich statt des Buchstabens l regelmäßig e gesetzt; so me statt ml, Pe statt Pl.

rand solche zur Verbindung mit entsprechenden Wülsten des zweiten Rumpfgliedes.

Das zweite Rumpftergidium ist kürzer als das erste, aber in der Querachse des Tieres breiter als das erste, dadurch daß es seitlich mit flügelartigen Fortsätzen versehen ist, die, wie wir sehen werden, bei der Einrollung um den Seitenrand des ersten Rumpftergidiums herumgreifen. Diese physiologisch sehr wichtige und sehr konstante Ausbildung der Seiten der Rumpfgite ist bisher nicht beachtet worden, dieselben

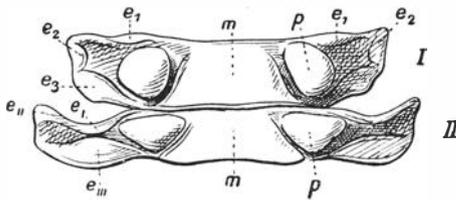


Fig. 2.

Erstes und zweites Rumpftergidium von *Metagnostus erraticus* n. sp.  
*m* Mesotergit, *p* Pleurotergit, *e* 1—3 Lenkwülste.

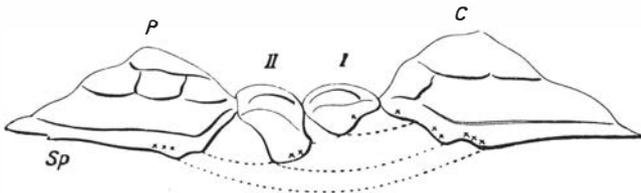


Fig. 3.

Seitenansicht derselben Form. *C* Cranium, *I* erstes Rumpftergidium,  
*II* zweites Rumpftergidium, *P* Pygidium.

sind vielmehr in stachelartiger Zuspitzung wie die Rumpftergite der sonstigen Trilobiten gezeichnet worden. Die Buckel des Mesotergiten und des Pleurotergiten verhalten sich im wesentlichen wie die des ersten Rumpfgliedes, nur daß seine Pleuralbuckel mit der Basis nach vorn gewendet sind.

Das Pygidium zeigt bei normaler Ausbildung den Limbus im Gegensatz zu dem Cranium distal nicht sehr wesentlich verbreitert, dagegen häufig mit zwei seitlichen rückwärts gewendeten Zapfen „Spiculae“ versehen, die etwas über den Rand des Schildes hinausragen. Die Seitenloben sind in der Regel hufeisenförmig verwachsen und im proximalen Teil des Schwanzschildes dicker vorgewölbt als im hinteren distalen.

Die Spindel, Rhachis oder das „Mesopygidium“, ist nach hinten verjüngt, im vorderen Abschnitt meist durch zwei seitliche Einkerbungen gegliedert. Der mittlere Teil des Mesopygidiums

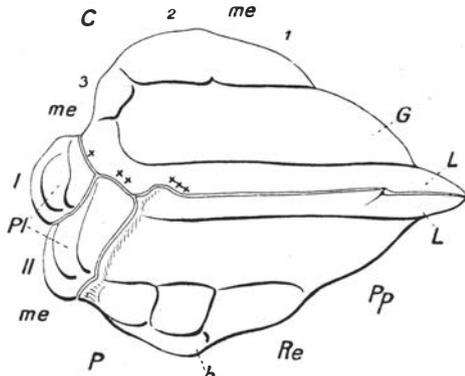


Fig. 4.

Seitenansicht eines eingeklappten *Metagnostus erraticus* n. sp. *me* 1—3 Mesolobi des Cranidium, *Re* irrtümlich statt *Pm* Mesopygidium, *Pp* Pleuropygidium, *b* medialer Buckel des Pygidium (*P*).

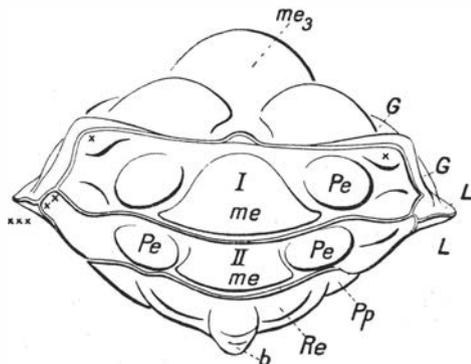


Fig. 5.

Hinteransicht eines eingeklappten Panzers derselben Form.

wölbt sich bisweilen in der Längsachse wallartig vor und ist dann am Ende dieser Vorwölbung zu einer ovalen Erhebung verdickt, die wohl bei einigen Formen in einen Stachel auslief. Die Verbindung mit dem zweiten Rumpftergidium wird medial durch einen sich unterschiebenden „Sublimbus“ und seitlich durch vortretende „Pleurolimben“ bewirkt. Der Außenrand

„Margo“, des Pygidiums deckt sich ganz genau mit dem des Cranidium, nur daß die genannten Zäpfchen (Spiculae) auch über dessen Rand hervortreten.

Die Art der Einrollung bzw. Einklappung ist aus den Figuren 2—6 zu entnehmen.

Fig. 4 zeigt dieselbe Form, eingerollt von der rechten Seite. Die Rückenschilder I—IV tragen dieselben Teilbezeichnungen wie in Fig. 2. Klar zu ersehen ist aus dieser Ansicht vor allem der feste und allseitige Abschluß des Panzers, ferner der Umstand, daß die beiden Rumpftergite und das Pygidium

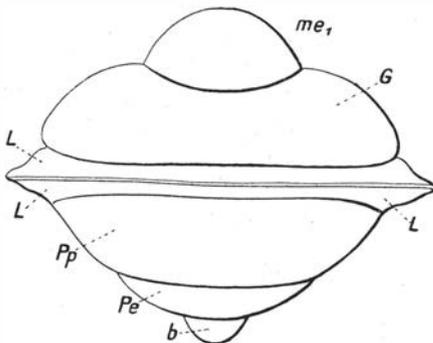


Fig. 6.

Vorderansicht eines eingeklappten *Metagnostus erraticus* n. sp.

an dem Cranidium artikulieren, und zwar das erste Rumpftergit am Hinterrand (\*), das zweite Glied am Außenrand (\*\*\*) der seitlichen Hinterecken des Kopfschildes, während das Schwanzschild an dessen Seiten- und Vorderrand anliegt und bei (\*\*\*) durch eine Biegung noch eine besondere Verzahnung mit dem Kopfschild bildet. Aus dieser Verbindung der vier Schilder ist auch zu entnehmen, daß das Schwanzschild bei allen Agnostiden ebenso lang sein muß als das Kopfschild.

Fig. 5 ist eine Ansicht auf die Fläche der Rumpftergite und die proximalen Teile des Kopf- und Schwanzschildes.

Fig. 6 bietet eine Ansicht von vorn auf das Kopfschild und von hinten auf das Schwanzschild. Auch hier ist der äußerst enge Verschluss beider Hauptschilder deutlich zu sehen.

### Die Lebensweise der Agnostiden.

Die Agnostiden lebten allem Anschein nach auf dem tieferen Meeresboden. Die Einrollung der Trilobiten haben sie in ein Zusammenklappen des Kopf- und Schwanzschildes modifiziert, die dabei wie die Klappen einer Muschel fest aufeinandergepaßt wurden und einen vollkommenen Verschuß des Panzers ermöglichten. Da ihre Schalen aber nicht dauernd wie bei den Muscheln nahe zusammengelegt, sondern in der Normalstellung in der Längsachse ausgebreitet waren, so möchte ich glauben, daß ihnen das Einklappen gleichzeitig noch andere Vorteile brachte.

Das Zusammenklappen des Panzers ist jedenfalls zu einer solchen Vollkommenheit spezialisiert, daß offenbar die ganze Organisation der Agnostiden unter der Einwirkung dieser physiologisch wichtigen Leistung steht. Die Agnostiden finden sich in großer Menge nur in Sedimenten, die ursprünglich tonig waren und allem Anschein nach einen feinen Schlamm und weichen Boden bildeten, auf dem die Bewohner kaum festen Fuß fassen konnten, sondern flottierten, und in den sie wahrscheinlich gern einsanken, besonders wenn ihnen Gefahr drohte. Gegen diese werden sie sich zusammengeklappt haben, und dadurch wird ihr Körper zunächst emporgeschnellt, dann aber wie eine tote Last in den Schlamm eingesunken sein. Vermutlich wird ihnen beides im Kampf ums Dasein als Schutz gegen Feinde sehr große Vorteile gebracht haben. In diesen Verhältnissen dürfte, wie mir scheint, das Geheimnis der Organisation der Agnostiden zu suchen sein. Ihre Beziehung zu einem schlammigem Boden macht sich auch in ihrem Vorkommen geltend. Sie finden sich in großer Menge nur in schiefrigen Sedimenten, die bei ihrer Entstehung einen schlammigen Bodensatz bildeten.

Daß die Agnostiden den Boden, in dem sie sich finden, unmittelbar bevölkerten, also nicht in größerer Höhe darüber flottierten, geht auch daraus hervor, daß die Agnostiden in der Regel die einzigen Fossilien dieser Schichten sind, also andere auf bodenständige Nahrung angewiesene Lebensgenossen anscheinend nicht vorhanden waren. Wovon die Agnostiden lebten, ist nicht mehr festzustellen, da ihr Mageninhalt nicht isoliert erhalten ist. Voraussichtlich werden sehr kleine pflanzliche und tierische Organismen ihre Nahrung gebildet haben. Es ist wohl auch nicht wahrscheinlich, daß ihre Brut schon in ganz frühen Entwicklungsstadien frei flottierte, da sie den Erwachsenen sonst massenhaft zum Opfer gefallen wäre. Viel-

mehr wird anzunehmen sein, daß sie durch Brutpflege geschützt wurden. Hierzu würde die starke Auftreibung des Schwanzschildes wohl einen geeigneten Raum geboten haben. Während im Kopfschild, wie bei den übrigen Trilobiten, die Mundteile, der Magen und die beiderseitigen Leberanhänge Platz finden mochten, wären nach der gleichen Analogie im Schwanzschild von größeren Organen nur die kiementragenden Hinterfüße zu erwarten. Diese allein würden aber den großen Raum des Pygidiums kaum gefüllt haben, so daß hier ein Raum bleiben würde, der sehr wohl zur Aufnahme der Brut gedient haben könnte. Stünden uns eine große Zahl unverdrückter Individuen zur Verfügung, so würde jedenfalls darauf zu achten sein, ob nicht nennenswerte Differenzen in der Wölbung des Schwanzschildes auf sexuelle Unterschiede hinwiesen. Jedenfalls scheint mir auch die Form des Schwanzschildes für eine ausgiebige Brutpflege der Agnostiden zu sprechen. Die uns bisher bekannten Jugendformen stehen ja alle schon in einem ziemlich vorgerückten Entwicklungsstadium, da sie schon einen wohl ausgebildeten Panzer besitzen.

### **Die Morphologie der Agnostiden im Vergleich mit der der übrigen Trilobiten.**

Vergleichen wir nun den Körperbau der Agnostiden mit dem der übrigen Trilobiten, so ergeben sich für jene viele durchgreifende Eigentümlichkeiten.

1. Die Einheitlichkeit des Kopfschildes, das keinerlei Gesichts- und Rostralnähte aufweist. Da solche auch bei anderen Trilobiten mangeln, und damit der Mangel an Augen Hand in Hand geht, wird man beide Faktoren als zusammenhängend ansehen dürfen. Da bei einigen dieser blinden Formen noch Rudimente der Augen bzw. der nach ihnen von der Glabella hinführenden Leisten vorhanden sind, nehme ich an, daß die Augen dieser Typen auf der Mitte der Genae verkümmerten, diese letzteren also wie bei allen anderen Trilobiten die sogenannten *genae liberae* enthielten. Ich stehe mit dieser Auffassung allerdings im Widerspruch mit BEECHER, der annahm, daß bei diesen Formen ohne Gesichtsnaht die *genae liberae* nicht auf die Dorsalseite heraufgeklappt waren, sondern an deren Unterseite zurückbehalten wurden („Hypoparia“ BEECHER). Die von BEECHER bei *Trimucleus* und anderen Formen für diese Annahme angegebenen Gründe kann ich gegenüber obigen Tatsachen nicht für beweiskräftig halten. Was nun

aber meiner Ansicht nach bei den Familien der *Trinucleidae*, *Ampycidae*, *Harpedidae* nicht zutreffen dürfte, könnte sehr wohl bei den Agnostiden Geltung haben. Man könnte also annehmen, daß das Cranidium nur den mittleren Teil des Kopfschildes der übrigen Trilobiten umfaßte, den ich in meiner älteren Arbeit über die Organisation der Trilobiten als Tergite des dritten bis achten Metamers auffaßte, während das Rostrale und die *genae liberae* dem zweiten und die Oberlippe oder Hypostoma dem ersten Kopfsegment oder Acron<sup>1)</sup> zugerechnet wurden.

Wir müßten im Verfolg dieser Auffassung annehmen, daß das Augensegment der Agnostiden mit den *genae liberae* innerhalb der einzuklappenden Schalen blieb. Ich glaube aber, daß man bei dieser Auffassung nicht über das Bedenken hin-

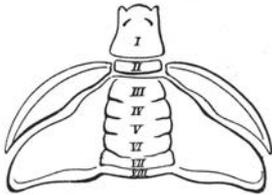


Fig. 7.



Fig. 8.

Schematische Darstellung der Segmente des Cranidium bei normalen Trilobiten (nach JAEKEL). I Hypostoma, II Augensegment, III—VII Kopfsegmente über dem Darm und den Mundgliedmaßen, VIII der „Nackenring“.

wegkommen könnte, daß dadurch eine Vervollkommnung des Zusammenschlusses von Kopf- und Schwanzschild am Vorder- rand des Cranidiums sehr gestört worden wäre, um so mehr als ja auch dieses Segment als eines der ersten ganz besonders früh die Anlagen der dorsalen Skelettbildung entwickeln mochte und also mit dem Randverschluß hätte in Kollision kommen müssen. Dazu kommt, daß überall bei Trilobiten mit vollkommener Einrollung eben gerade die Tergite des Augensegmentes am Cranidium den soliden Anschluß für das Pygidium bilden. Andererseits sehen wir, daß noch andere Momente wie die Bildung der Corona bei den Trinucleiden eine volle Verschmelzung innerhalb des Cranidiums herbeiführt. Hier,

<sup>1)</sup> O. JAEKEL: Beiträge zur Organisation der Trilobiten, I. Teil, S. 157—171. Ich trat dort dafür ein, das Acron als selbständiges und demnach als erstes Segment anzusehen.

wo nun ein viel dringenderer Zwang dazu durch die feste Einklappung gegeben ist, können wir also wohl die Wahrscheinlichkeit des gleichen Resultates kaum bezweifeln. Die von BEECHER für seine Auffassungen als maßgebend angesehenen Beobachtungen an Jugendstadien scheinen mir in dieser Richtung dringend einer Revision zu bedürfen, ganz abgesehen davon, daß bei der Kleinheit der ursprünglichen Wölbung und der schwachen Verkalkung gerade jugendlicher Agnostiden-Schalen die Fehlergrenzen der Beobachtung die Sicherheit solcher Behauptungen auf ein sehr bescheidenes Maß reduzieren. Es scheint mir aber, wie gesagt, aus verschiedenen Gründen viel wahrscheinlicher, daß bei den Agnostiden ebenso wie bei anderen Trilobiten ohne Gesichtsnähte eine Verschmelzung der Tergite des Augensegmentes (Rostrale und genae liberae) mit den folgenden Segmenten des Kopfschildes



Fig. 9.



Fig. 10.

Kopfschilder von . . . . .

eingetreten ist, und daß entweder die Beschleunigung dieses Verschmelzungsprozesses oder die Lebensweise in trübem Schlamm die Verkümmerng der Augen veranlaßte.

Ob die Gesichtsnäht nun ursprünglich über die Seitenloben der Agnostiden verlief oder etwa nur zur Bildung des Verschußrandes (limbus) herangezogen wurde, ist eine Frage, die wir auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse der Agnostiden kaum sicher beantworten könnten. Dagegen möchte ich ohne Diskussion als sicher annehmen, daß der Hinterrand des Cranidium der *Agnosti* dem der übrigen Trilobiten homolog war. Das würde aber nichts anderes bedeuten, als daß die *Agnosti* in ihrem Kopfschild dieselben Segmente enthalten wie alle übrigen Trilobiten. Nun zeigt deren Glabella in der Regel eine häufigere Quergliederung als bei den Agnostiden. Wie ich früher<sup>1)</sup> zeigte, scheinen im Kopfschild der Trilobiten,

<sup>1)</sup> a. a. O. S 159. Vgl. hier Fig. 7.

abgesehen von dem Augensegment, 6 Segmente verschmolzen zu sein. Von diesen sind allerdings die vordersten meist so verwachsen, daß jede Spur ihrer Grenzen verschwindet (Fig. 9). Anlaß zu dieser Verschmelzung scheint aber in der Regel die Auftreibung der vorderen Loben zu bieten, die man als Stirn- oder Frontallobus bezeichnete, die aber, wie ich aus der Analogie von *Limulus* entnehmen konnte, den Vormagen beherbergten.

Bei den Agnostiden sind nun höchstens noch 3 Abteilungen in dem Mittelwulst der Glabella zu bemerken, zu denen wohl die Nebenloben hinzuzurechnen sind, die sich seitlich an der Basis der Glabella finden und gelegentlich auch noch eine Querteilung in sich erkennen lassen.

Wenn man nun bei den Agnostiden, ebenso wie dies auch bei den übrigen Trilobiten zweckmäßig ist, bei der Zählung der gegliederten Abschnitte in der Glabella von deren Vorderrand ausgeht und diesen, wie gesagt, dem der übrigen Trilobiten gleichsetzt, so würde sich die in Fig. 11 schematisierte Gliederung des Kopfschildes ergeben. Wir würden dann also die Nebenloben mit dem VII. Segment identifizieren, das nach Analogie anderer Crustaceen die Maxillipeden tragen würde. Der meist noch gegliederte, bisweilen aber ungeteilte Mittellobus würde danach die Segmente III—VI enthalten müssen. Die Unterbringung von 4 Segmenten in den meist vorhandenen und einander etwa gleich großen Abteilungen der Glabella ist aber schwierig. Es könnten die 3 Fächer die Segmente III, IV und V repräsentieren und das VI. in dem vorderen Teil der Nebenloben gesucht werden, die gerade bei alten Vertretern der Agnostiden noch von dem Hauptteil der Nebenloben abgeschnürt sind. Eine andere Möglichkeit läge darin, daß der vorderste Teil des Mittellobus, der sogenannte Stirnlobus, zwei Segmente enthielte, wie er ja auch bei anderen Trilobiten oft mehrere Segmente umfaßt. Wenn ich auch die erstere Annahme (links) für näherliegend halte, so läßt sich doch auch die zweite nicht von der Hand weisen. Ich habe sie deshalb beide durch nachstehende Textfigur 11 links und rechts nebeneinander veranschaulicht.

Der Verlust dieser Gliederung bei den lävigaten „Leiaagnostiden“ und einigen kleineren Formenkreisen deutet darauf hin, daß die Kieferfüße ihre Stützpunkte am Kopfpanzer aufgaben und also wohl eine geringe Kraftleistung aufzubringen hatten. Ein solcher Zustand würde mit der Annahme im Einklang stehen, daß sich die Agnostiden von sehr kleinen Organismen ernährten, die an ihren Kieferapparat keine nennenswerten Anforderungen stellten.

2. Die geringe Zahl der Rumpsegmente ist offenbar ausreichend und am zweckmäßigsten für den schnellen und festen Zusammenschluß der Schalen. Ebenso sicher scheint mir, daß die geringe Zahl nicht auf einer primären Indifferenz, sondern auf einer Hemmung der ontogenetischen Anlage von Segmenten beruhte. Dieser letztere Prozeß einer Epistase, für die ich an anderer Stelle<sup>1)</sup> zahlreiche Belege zusammenstellte, rechnet mit der Wahrscheinlichkeit, daß die Vorfahren der Agnostiden eine größere Segmentzahl besaßen. Diese Wahrscheinlichkeit ergibt sich vor allem aus der morphologischen

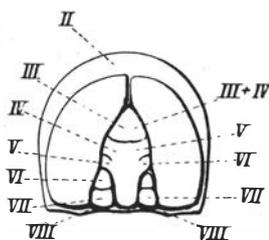


Fig. 11.

Die nächstliegenden Möglichkeiten einer segmentalen Zusammensetzung des Kopfschildes der Agnostiden.

3. Ausbildung des Pygidiums, das in der Spezialisierung dem aller anderen Trilobiten überlegen ist. Dieselbe macht sich vor allem geltend in seiner Größe, seiner Anpassung an die Form des Kopfschildes und in der Unabhängigkeit der Pleuren von der Gliederung der Rhachis. Die relative Größe des Schwanzschildes kann nicht primitiv sein, denn sie ist eine Errungenschaft der Trilobiten, die erst innerhalb ihres Entwicklungsganges zu höherer Ausbildung gelangte. Das gleiche gilt von der extremen Anpassung des Schwanzschildes an die Einrollung. Seine Ähnlichkeit mit dem Kopfschilde geht offenbar von dem unmittelbar kooperierenden Rande aus und schreitet von dort nach dem Zentrum der Rhachis fort, so daß diese bei den primitiveren Agnostiden noch recht verschieden von der Glabella des Kopfschildes geformt ist, bei den spezialisierteren Typen aber auch in diesen Teilen eine volle Ähnlichkeit mit dem Cranium erfährt (cf. *Leiaagnostus*, Fig. 22); auch die Selbständigkeit der Pleuren des Schwanz-

<sup>1)</sup> Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. GUST. FISCHER, Jena 1902. S. 22.

schildes von der Gliederung der Rhachis ist entschieden als sekundär aufzufassen. Kein anderer Trilobit erreicht ein derartiges Ausbildungsstadium, welches sich von dem als primitiv anzunehmenden Urzustand in der Segmentation der Tergite des Schwanzschildes so weit als möglich entfernt. Daß bei Illaeniden jede Gliederung im Schwanzschild verloren geht, ist nicht so auffallend, als daß die Pleuren jede Spur davon verlieren, trotzdem die Spindel eine solche deutlich aufweist. Zur Aufklärung dieses Verhältnisses müßte zunächst entschieden werden, ob die Gliederung als unabhängig von der Segmentation anzusehen, ist. Entsprechen, wie es den Anschein hat, die etwa gleich langen Glieder in der Spindel eines *Metagnostus erraticus* drei Segmenten, dann müßte man folgern, daß bei verschiedenen Agnostiden eine verschiedene Zahl von Segmenten in die Bildung des Schwanzes eingegangen sind, da z. B. bei *A. granulatus* deren vier erkennbar sind. Dazu kommt in diesem Falle (Fig. 12), daß das vierte Glied viel größer ist als die vorderen, also wahrscheinlich mehrere Segmente umschließt. Alles das macht es wahrscheinlich, daß das hinterste Ende der Spindel eine größere Zahl von Segmenten umfaßt. Es ist ja auch viel wahrscheinlicher, daß zur Bildung eines so extrem großen Schwanzes zahlreiche Segmente verschmolzen wurden, als daß nur wenige die ausgeprägte Kooperation mit dem von vornherein großen Kopfschild einleiteten. Wenn man hiernach annähme, daß in dem Pygidium der Agnostiden — ähnlich wie bei *Microdiscus* — eine relativ große Zahl von Mitameren verwachsen sind, dann kann man folgerichtig auch die geringe Zahl von Rumpfsegmenten auf diese starke und wahrscheinlich ziemlich plötzliche Vergrößerung des Pygidiums zurückführen.

Alles in allem kann ich also in den Agnostiden nicht, wie man dies bisher tat, primitiv einfache, sondern äußerst spezialisierte Trilobiten erblicken, die die für die Trilobiten-Entwicklung typische Einrollung durch Kooperation des Schwanzes und Kopfes sehr schnell und deshalb früher als alle anderen zu einer spezialisierten Vollkommenheit gesteigert hatten, die offenbar ihrer Lebensweise auf schlammigem Boden angepaßt war.

### Die Terminologie der Agnostiden.

Zur Klärung der Terminologie dieser Teile bei den Agnostiden erlaube ich mir unter Hinweis auf die vorstehende Vergleichung ihres Körpers mit dem normaler Trilobiten folgende Vorschläge zu machen.

Den Rand, der sich am Kopf- und Schwanzschild meist deutlich absetzt, nenne ich mit TULLBERG *Limbus*, den hufeisenförmigen oder zweiteiligen Kranz im Kopfschild „*Genae*“, im Schwanzschild „*Pygopleuren*“. Die Mittelteile des Kopfschildes lassen sich zusammenfassen als „*Mesoloben*“ und gliedern als „*Praelobus*“ für dessen vordersten medialen, ersten und zweiten „*Interlobus*“ für die folgenden „*Postlobus*“ für den letzten medial vorgewölbten Teil der Glabella und als „*Paralobus*“, eventuell erster und zweiter, für die abgeschnürten Polster an der Seite und Basis der Mesoloben.

In den Rumpfsegmenten wird sich die Bezeichnung „*Mesolobus*“ für den oder die mittleren (vorderer und hinterer) und „*Pleurolobus*“ für die seitlichen Vorwölbungen empfehlen. Im Schwanz kann die „*Rhachis*“ oder Spindel von den „*Pygopleuren*“ und dem „*Pygolibus*“ unterschieden werden und innerhalb der Rhachis die vorderen seitlicheren Buckel als „*Sublobus*“, die mittleren als Mesoloben und die letzte Vorwölbung als „*Postlobus*“ bezeichnet werden (vgl. Fig. 1—6).

### Die Herkunft der Agnostiden.

Als Vorfahren der Agnostiden können unter diesen Voraussetzungen nur untercambrische Trilobiten von normalerer Ausbildung in Betracht kommen. Unter den älteren Typen würden am ehesten als ihr Ausgangspunkt Formen mit einem großen Schwanzschild und wenig Rumpfsegmenten in Erwägung zu ziehen sein. Diesen Voraussetzungen würde wenigstens von jüngeren cambrischen Trilobitentypen *Dicellosephalus* entsprechen. Bei dieser Form finden sich auch die beiden Spiculae am Schwanzschild, die für sehr viele Agnostiden ein auffallendes Kennzeichen bleiben. Zum Vergleich wären aber ältere Typen wie *Conocephalus*, *Anomocare* und andere Oleniden heranzuziehen, obwohl deren Schwanzschild noch nicht so groß ist wie bei *Dicellosephalus*, und auch die Zahl ihrer Rumpfsegmente viel größer ist als bei diesem, der die kleinste Segmentzahl der Trilobiten außerhalb der Agnostiden aufweist.

*Microdiscus* nimmt, rein formal betrachtet, unverkennbar eine Zwischenstellung zwischen den normaleren Trilobiten und den Agnostiden ein. Ob der Übergang von den ersteren zu den letzteren aber das Stadium von *Microdiscus* durchlaufen hat, ist natürlich kaum wahrscheinlich zu machen, zumal *Microdiscus* und die Agnostiden zu gleicher Zeit im mittleren Cambrium erscheinen. *Microdiscus* könnte sehr wohl einen selbständigen Paralleltypus neben den Agnostiden gebildet haben, der dann

als Konvergenz eine phyletische Annäherung beider im System nicht ohne weiteres rechtfertigen würde. Da diese Schwierigkeiten aber nicht leicht zu beheben sein und vermutlich noch längere Zeit bestehen werden, so scheint es mir für das System doch zweckmäßig, *Microdiscus* wie bisher neben den Agnostiden in einer Einheit unterzubringen und beide den übrigen Trilobiten gegenüberzustellen. Als auffälligster Unterschied beider Abteilungen ergäbe sich dann die Differenz in der Zahl der Rumpsegmente, die zu einer Aufstellung zweier Unterordnungen innerhalb der Trilobiten unter den Bezeichnungen *Polymera* für die Trilobiten mit 6 und mehr Rumpsegmenten und *Miomera* für die Trilobiten mit 2—3 Rumpsegmenten rechtfertigen dürfte.

Stammesgeschichtlich würden die „*Miomera*“ einen spezialisierten Seitenzweig der Trilobiten darstellen und also den normalen Vertretern derselben, den „*Polymera*“, anzureihen sein. Sie kämen damit nicht mehr wie bisher an den Anfang der Familienaufzählung der Trilobiten, sondern rückten an deren Ende.

### **Die systematische Gliederung der Agnostiden.**

Die Modifikationen der Agnostiden erscheinen einförmiger als die der übrigen Trilobiten, weil der Modus ihrer enggeschlossenen Einrollung die gleichen Umrisse des Kopf- und Schwanzschildes und die gleiche Zahl und Stellung der Rumpfglieder bedingt. Innerhalb dieses feststehenden Rahmens ist aber ihre Mannigfaltigkeit erstaunlich groß, und es ist wohl nur ihrer geringen Größe zuzuschreiben, daß sie bisher alle in einer Gattung zusammengehalten wurden. TULLBERG<sup>1)</sup>, der sich bisher allein eingehender mit dieser Gattung beschäftigt hat, unterschied allerdings innerhalb derselben mehrere Formenkreise, die er als *longifrontes*, *laevigati*, *limbati* und *parvifrontes* bezeichnete, erhob diese Formenkreise aber nicht einmal zum Range von Untergattungen. Vielleicht hat dann der Umstand, daß diese Monographie schwedisch geschrieben ist, andere Autoren von einem weiteren Ausbau des Studiums dieser interessanten Formen abgehalten. Da ich auch meinerseits des Schwedischen nicht kundig bin und mich nur auf Übersetzungen von Laien stützen konnte, bitte ich, mir Mißverständnisse der TULLBERGSchen Schrift nicht gar zu schwer anrechnen zu wollen. An dem Wunsche, seinen Ergebnissen gerecht zu werden, hat es jedenfalls nicht gefehlt.

<sup>1)</sup> S. A. TULLBERG: Om *Agnostus*-Arterna i de cambriska Aflagringarne vid Andrarum. Sveriges Geol. Undersökning, Serie C, Nr. 42. Stockholm 1880.

Maßgebend scheint mir für generische Trennungen innerhalb unseres Typus vor allem die verschiedene Gliederung des Cranidium, da hierin nicht nur die Formung der Eingeweide in ähnlicher Weise zum Ausdruck kommt wie etwa in dem Cephalothorax der Krabben, sondern auch die Stellung der Mundteile dadurch markiert wird. Die Differenzen der Organisation in letzterer Hinsicht stehen hinter denjenigen verschiedener Familien der übrigen Trilobiten keineswegs zurück.

Formenkreise wie die des *A. laevigatus* sind von den übrigen wesentlich weiter entfernt als etwa die Illaeniden von den Asaphiden. Die Existenz von Zwischenformen beweist wie überall auch hier zunächst nur, daß wir zufällig die phylogenetische Entwicklung der Formenkreise etwas genauer kennen als anderwärts. Voraussetzen müssen wir sie überall, abgesehen von einschneidenden metakinetischen<sup>1)</sup> Änderungen, bei denen sich durchgreifende Umformungen in Jugendstadien vollzogen. Gegen systematische Trennungen können Zwischenformen nicht ins Feld geführt werden. Für diese kommt wesentlich nur die Divergenz der Entwicklungsrichtungen in Betracht. In dieser Hinsicht zeigen die Agnostiden auffallende Unterschiede in der Formung der Mittelloben des Kopfschildes, die bei der ersten Gruppe anscheinend noch nicht auf einen bestimmten Typus festgelegt ist (*Paragnostidae*), während bei den übrigen entweder eine schlanke Zuspitzung derselben nach vorn eintritt (*Agnostidae* s. str.), oder eine Konzentration der Mittelloben zu einem einfachen Buckel (*Metagnostidae*) entsteht, oder ihre Abgrenzung gegenüber den übrigen Teilen des Kopfschildes verschwindet (*Leiaagnostidae*). Innerhalb der hieraufbasierten Formenkreise machen sich dann kleinere Divergenzen geltend, die zur Aufstellung von Gattungen benutzt wurden, so namentlich in der Gliederung der Mittelloben, der Existenz und Zahl von Nebenloben und der Gliederung des Schwanzschildes.

Innerhalb der *Miomera* als Ordnung können wir nun zwei Unterabteilungen unterscheiden.

I. *Microdisci* mit drei Rumpfgliedern und stark segmentiertem Pygidium, die Familie *Microdiscidae* und in dieser die Gattung *Microdiscus* enthaltend.

II. *Agnosti* mit zwei Rumpsegmenten und breitem, zum vollen Verschuß mit dem Kopfschild geeigneten Schwanzschild. Innerhalb dieser Unterordnung möchte ich nun zunächst folgende Formenkreise voneinander sondern und systematisch fixieren.

<sup>1)</sup> O. JAEKEL: Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Sitz.-Ber. d. V. internat. Zool.-Kongresses in Berlin 1902, S. 34.

1. Fam.: *Paragnostidae* m.

Rückenschilder reich gegliedert. Vorderer Mittellobus des Kopfschildes breit. Genalloben vorn vereinigt. Limbus ringsum breit ausgebildet. Rhachis des Schwanzschildes breit, die Pleuren hinten einengend. Spiculae bisweilen vorhanden.

Die Paragnostiden zeigen noch einen breiten Frontallobus wie die übrigen Trilobiten, eine wenigstens vierteilige Gliederung im Schwanzschilde und einen Mangel an spezialisierten Merkmalen, wie z. B. der medialen Teilung der Genae, der Rückbildung des Limbus oder der Furchen der Rückenschilder. Sie treten zumeist im mittleren Cambrium auf und zeichnen sich wie alte noch wenig konsolidierte Gruppen durch weitgehende Divergenz mancher Charaktere aus, die bei den jüngeren Formenkreisen konstant geworden sind. Einige Vertreter dieser Familie scheinen dem Ausgangspunkt anderer nahezustehen.

Die *Paragnostidae* umfassen die „*Limbati*“ und die „*Fallaces*“ TULLBERGS.

*Paragnostus* n. g.

Vorderer Mittellobus des Kopfschildes sehr breit oval, die Genalloben vorn sehr verschmälernd. Nebenloben fehlen. Schwanzschild mit drei Mittelloben jederseits und einem breiten, die Pygopleuren teilenden Endlobus.

Typus: *A. rex* BARRANDE. Mittleres Cambrium Böhmens. (Fig. 12.)

*Dichagnostus* n. g.

Vorderer Mittellobus des Kopfschildes flach ausgebreitet und fächerförmig gefurcht. Schwanzschild mit drei paarigen Mittelloben, breitem Endlobus und hufeisenförmigen Pygopleuren. Spiculae sehr groß. Spinae an den hinteren Winkeln des Kopfschildes.

Typus: *A. granulatus* BARR. Mittleres Cambrium Böhmens. (Fig. 13.)

*Diplagnostus* n. g.

Vorderer Mittellobus geteilt, aber zusammen nicht breiter als die übrigen Mittelloben des Kopfschildes. Nebenloben sind vorhanden. Die Mittelloben des Schwanzschildes hinten zugespitzt, die Pygopleuren teilend.

Typus: *A. planicauda* ANG. Mittleres Cambrium. Andrarum, Schweden. (Fig. 14.)

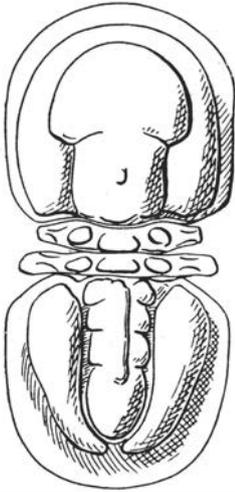


Fig. 12.  
*Paragnostus rex* BARR sp.

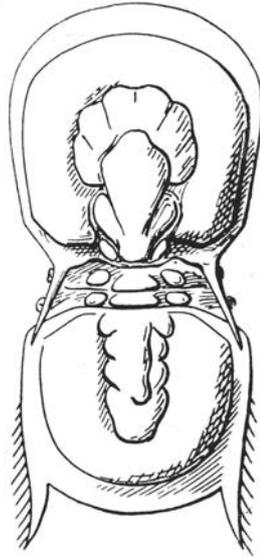


Fig. 13.  
*Dichagnostus granulatus* BARR sp.

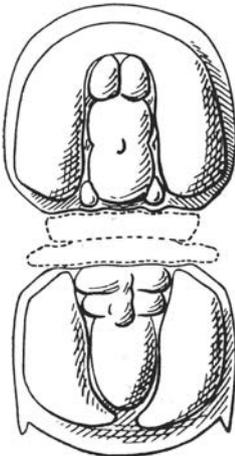


Fig. 14.  
*Diplagnostus planicauda* ANG. sp.  
nach TULLBERG.

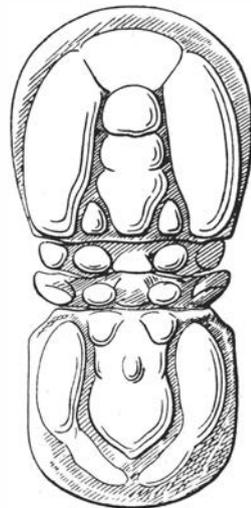


Fig. 15.  
*Mesagnostus integer* BARR sp.

*Mesagnostus* n. g.

„*Fallaces*“ TULLBERGS. Vorderer Mittellobus des Kopfschildes einfach, oval, nicht breiter als die folgenden. Nebenloben ausgebildet. Am Schwanzschild Spindel mit drei paarigen Loben und einem rundlichen Endlobus. Pygopleuren vorn oval, hinten sehr verjüngt, medial geteilt.

Typus: *A. integer* BARRANDE aus dem mittleren Cambrium von Ginetz, Böhmen. (Fig. 15.) Außerdem hierher *A. fallax* LINNARSSON, mittleres Cambrium Schwedens (cf. TULLBERG, Taf. II, Fig. 22 und 23) und *A. quadratus*, TULLB. II, Fig. 26 ff.

## 2. Fam.: *Metagnostidae*.

Mittelloben des Kopfschildes in der Längsachse ungeteilt, einen kleinen ovalen Buckel bildend. Kleine Nebenloben sind vorhanden. Genae vorn breit zusammenhängend. Rumpfglieder mit Höckern, Rhachis des Schwanzschildes schwach gegliedert, nach hinten verjüngt, bisweilen die Pygopleuren teilend. Limbus sonst breit ausgebildet.



Fig. 16.

*Metagnostus Sidonbladhi* LINNS. sp.  
Unterstes Silur, *Ceratopyge*-Kalk,  
Henneberg, Schweden.

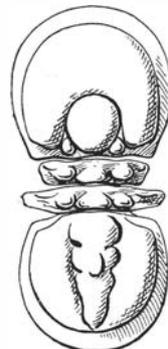


Fig. 17.

*Hypagnostus parvifrons* LINNARS. sp.  
Cambrium, Kinnekulle, Henneberg,  
Schweden.

Diese die „*Parvifrontes*“ TULLBERGS und eine Form *incertae sedis* bei TULLBERG umfassende Familie erscheint durch die Konzentration der Mittelloben ihres Kopfschildes spezialisiert und dürfte sich wohl von Paragnostiden wie *Mesagnostus quadratus* TULLBERG abgezweigt haben.

*Metagnostus* n. g.

Limbus am Kopfschild vorn breit, seitwärts schmal, am Schwanzschild gleichmäßig breit. Genae am Kopf-, Pleuroloben am

Schwanzschild ungeteilt hufeisenförmig. Mittellobus des Kopfschildes ungeteilt mit niedrigen Nebenloben. Rumpfglieder mit einem Seitenhöcker. Schwanzschild mit mäßiggroßer Rhachis, die drei nach hinten verschmälerte Loben und einen Mittelwulst aufweist.

Typus: *Metagnostus erraticus* n. sp. aus einem Kalkgeschiebe des Mittleren Untersilur<sup>1</sup>). (Orig. Mus. Berlin. Siehe die Textfiguren 1—5 und Fig. 16.)

Außerdem gehört hierher wohl auch *Agnostus brevifrons* ANG. aus dem Mittleren Cambrium von Adrarum in Schweden und *A. glabratus* ANGELIN sp. aus dem Untersilur Skandinaviens.

*Hypagnostus* n. g.

Wie vorige, aber Rhachis des Schwanzschildes verlängert, zugespitzt und die Pygopleuren teilend.

Typus: *Agnostus parvifrons* LINNARSON. (Fig. 17.) Mittleres Cambrium Schwedens.

### 3. Fam.: *Agnostidae* sensu stricto m.

Rückenschilder stark skulpturiert. Mittelloben des Kopfschildes schmal, lang, vorn zugespitzt und die Genae vorn teilend. Nebenloben stets vorhanden. Spindel des Schwanzschildes vorn breit mit Seitenloben, hinten in der Regel zugespitzt, die Pygopleuren dann häufig in der Mitte teilend. Limbus schmal, ringsum ausgebildet.

Diese den *Longifrontes* TULLBERGS entsprechende Familie umfaßt die häufigsten, besonders im Cambrium Skandinaviens verbreiteten Formen, die sich um *A. pisiformis* L. gruppieren, aber zweckmäßig in mehrere Gattungen zerlegt werden.

*Agnostus* L. sensu stricto.

Mit einfachen Nebenloben und glatter Oberfläche der Genae und Pleuren.

Typus: *A. pisiformis* L. im Oberen Cambrium Schwedens (Fig. 18).

Hierher viele Arten, unter anderen *A. gibbus* LINNARS., *incertus* BRÖGG., *elegans* TULLB., *Lundgreni* TULLB., *Nathorsti* BRÖGG., aus dem Cambrium Skandinaviens.

<sup>1</sup>) Diese neue Art steht den *A. glabratus* ANG. sehr nahe, unterscheidet sich aber meistens von der Abbildung ANGELINS durch die Verbreiterung des Limbus am Vorderrand, die Verbreiterung des Mesolobus nach hinten und die Existenz von Nebenloben.

Ein isolierter Formenkreis, der sich nicht erheblich von *Agnostus* entfernt, aber eine Reihe von charakteristischen Arten umfaßt, die eine selbständige Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben.

Typus: *A. punctuosus* ANGELIN (cf. TULLBERG, a. a. O., Taf. I, Fig. 5), außerdem hierher *A. atavus* TULLB., *intermedius* TULLB., *exsculptus* ANG., *aculeatus* ANG., *reticulatus* ANG., *trisectus* SALT. (Fig. 19.)

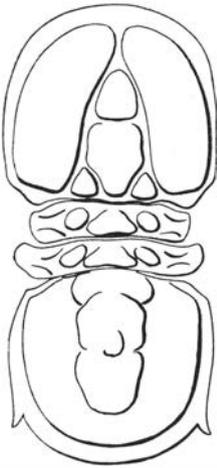


Fig. 18.

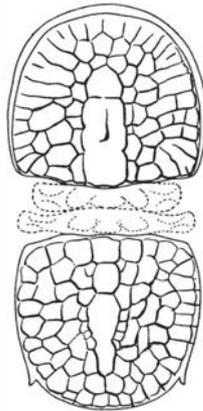
*Agnostos pisiformis* L.

Fig. 19.

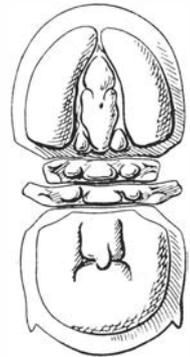
*Ptychagnostus reticulatus* ANG.  
nach TULLBERG.

Fig. 20.

*Pseudagnostus cyclopyge* TULLB.

*Pseudagnostus* n. g.

Kopfschild wie bei *Agnostus*, aber Schwanzschild mit kurzer, breiter Rhachis, die in einen breiten, ovalen, das ganze Schwanzschild bis zum Limbus einnehmenden Endlobus endigt.

Typus: *A. cyclopyge* TULLBERG, (a. a. O., Taf. II, Fig. 15). (Fig. 20.)

#### 4. Fam.: *Leiagnostidae*.

Kopf- und Schwanzschild glatt, oval gewölbt oder mit rudimentären Furchen eines Mittellobus, der vorn und hinten allmählich in den Genallobus übergeht. Schwanzschild mit flachem Limbus. Rumpfglieder ohne Seitenhöcker. Spiculae fehlen. „*Laevigati*“ TULLBERGS.

*Ptychagnostus* n. g.

Mit doppelten Nebenloben des Kopfschildes und radialen Falten oder unregelmäßigen Höckern auf den Genae und meist nach den Pleuren des Schwanzschildes.

1. *Miagnostus* n. g.

Mittelloben am Kopf- und Schwanzschild durch kurze Furchen angedeutet.

Typus: *A. laevigatus* DALMAN. Mittleres Cambrium Skandinavians. (Fig. 21.)

Hierher ferner *A. cicer* TULLBERG, bei dem ich eine Verwechslung von Kopf- und Schwanzschild für wahrscheinlich halte.

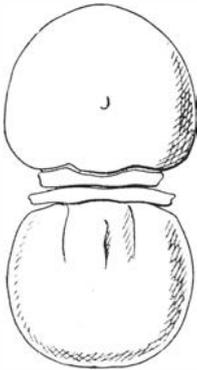


Fig. 21.

*Miagnostus laevigatus*  
DALMANN.

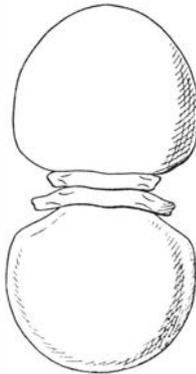


Fig. 22.

*Leiagnostus erraticus* n. sp.

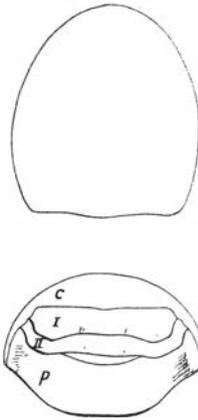


Fig. 23.

*Leiagnostus erraticus* n. sp.  
Oberes Rumpfschild.  
Unteres Hinteransicht  
eines gerollten Tieres.

2. *Leiagnostus* n. g.

Kopf- und Rumpfschild ungegliedert, das Kopfschild ganz oval gewölbt, das Schwanzschild mit flachem Limbus.

Typus: *Leiagnostus erraticus* n. sp. aus untersilurischem Geschiebe, wahrscheinlich Echinosphäritenkalk, von Rixdorf. Orig. in Berlin, Mus. f. Naturkunde. (Fig. 22—23.)

Außerdem hierher *A. nudus* BEYR., mittl. Cambrium Böhmens, *A. nudus* BEYR. var. *scanica* TULLBERG, *A. glandiformis* ANGELIN, Mittleres und oberes Cambrium. Schweden.