

Několik poznámek k funkční morfologii trinukleoidních trilobitů

Several notes to the functional morphology of trinucleoid trilobites

PETR BUDIL¹ – MICHAL MERGL² – OLDŘICH FATKA³ –
MARTIN LISEC⁴

¹ Česká geologická služba, Klárov 3, 118 21 Praha 1;
petr.budil@geology.cz

² Fakulta pedagogická, Západočeská univerzita v Plzni, Klatovská 51,
306 19 Plzeň; mmergl@kbi.zcu.cz

³ Geologický a paleontologický ústav, Přírodovědecká fakulta Univerzity
Karlových v Praze, Albertov 6, 128 43 Praha 2; fatka@natur.cuni.cz

⁴ RED CREW LIMITED, 6 Bexley Square, Salford Manchester M3 6BZ,
England; martin@redcrew.co.uk

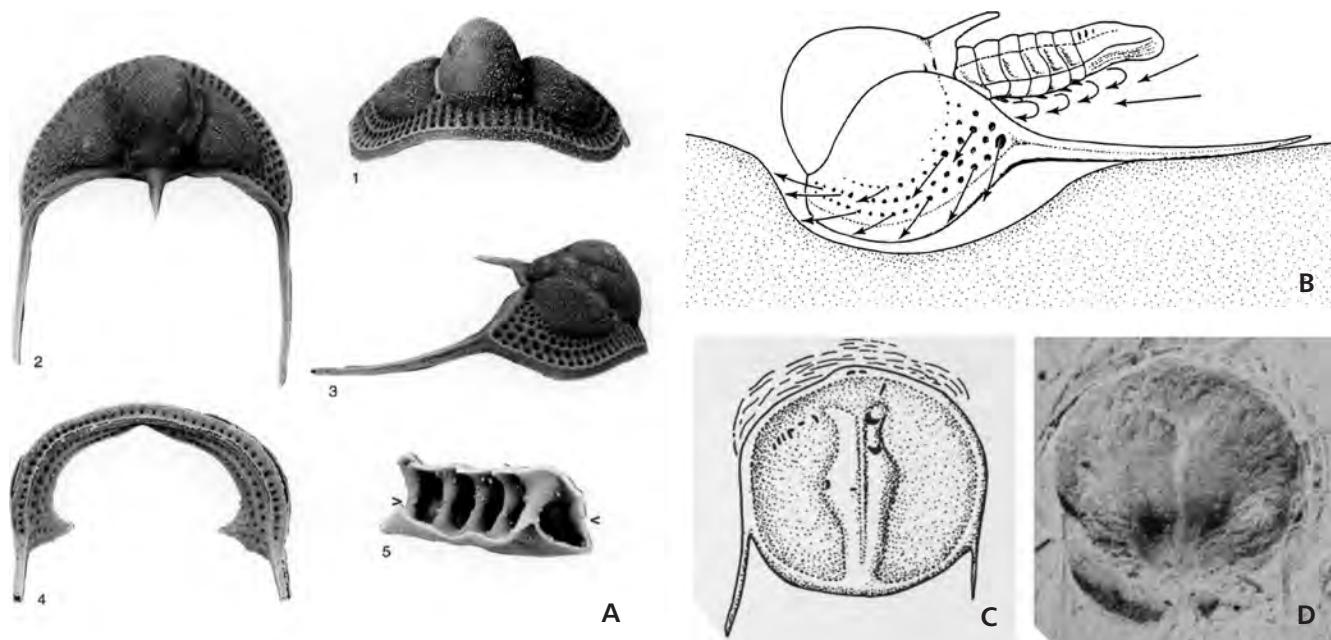
Key words: trinucleoid trilobites, genal spines, functional
morphology, 3-D computer reconstructions

Abstract: The long genal spines, together with the wide perforated
and bilaminar fringe, convex cephalon and rather stout remaining
body represent the major morphology typical of trinucleoid trilobites
habitat. Traditionally, the stabilization of the trinucleoid body on the

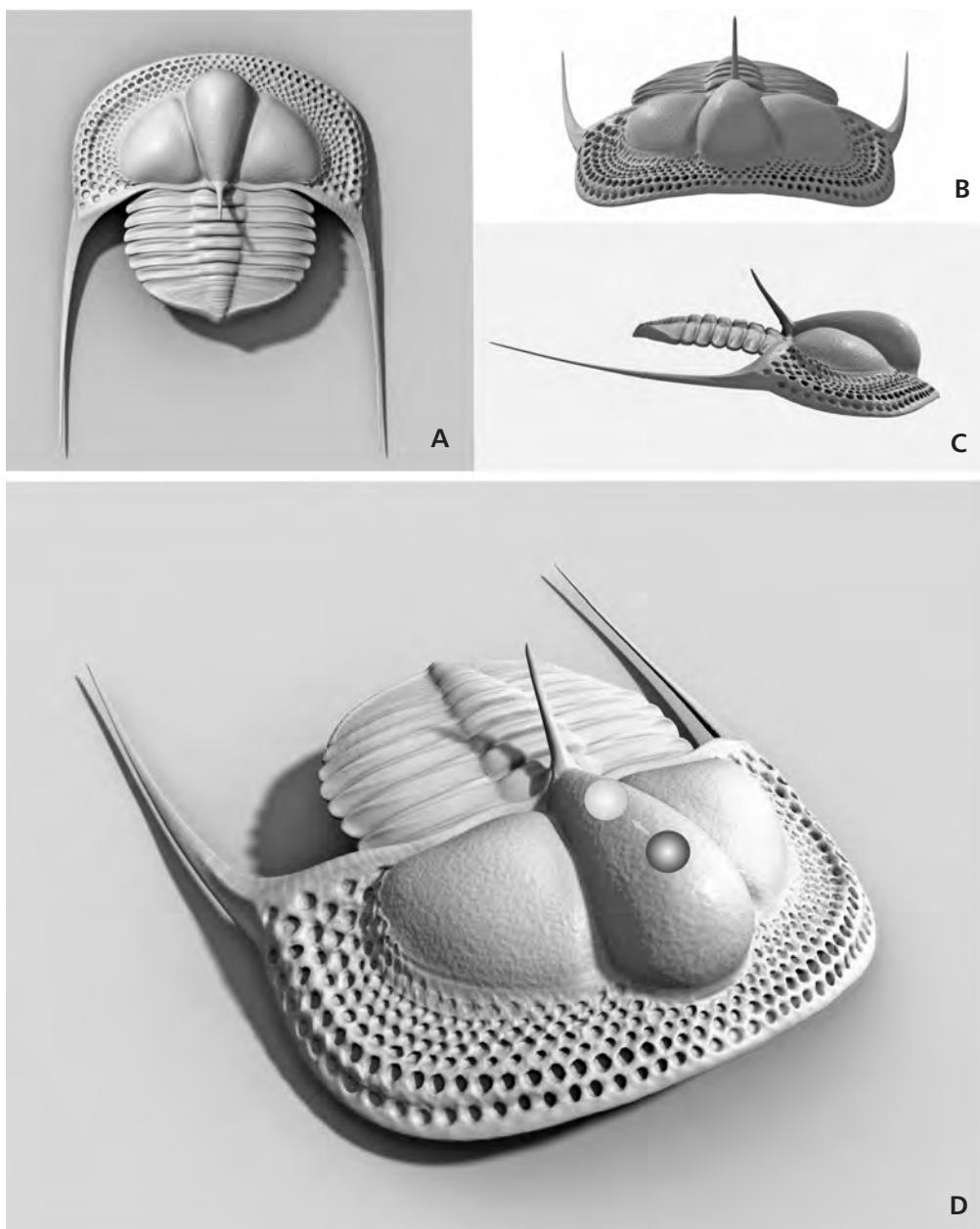
sea floor has been considered to be the chief function of genal spines
(especially during the filter-feeding activity, which is considered as
the principal feeding strategy of this group). This concept is well sup-
ported also by findings of associated specific traces (= ichnofossils),
which is followed here. The genal spines probably also played a pro-
tective role against predators (so called "full mouth effect"). Another
possible function, however, may be a balancing of the relatively large
and heavy cephalon, to relocate the gravity centre relatively posteri-
orly. Without such balancing, the dorsoventral movements of
cephalon (necessary for the digging in mud) could present a serious
problem, namely in combination with the relatively weak thoracic
muscles (attached to the flat and relatively minute thoracic seg-
ments). Thanks to the long spines, the center of gravity of trinucleoid
cephalon could be shifted quite far back, probably close up to the oc-
cipital ring. The traditionally considered function of genal spines –
e.g. stabilization of body on the sea floor is not in direct contradic-
tion with this interpretation and may be considered as their primary
function. The occurrence of wide perforated fringe and the long
genal spines with robust base is considered as correlated features.

Trinukleoidní trilobiti již od počátku 19. století upoutávají
badatele nápadně vyvinutým širokým a perforovaným hla-
vovým lemem (angl. fringe), který vybíhá v dlouhé, distálně

ostře zašpičatělé lícní trny. Glabela trinukleoidů je velmi vý-
razně klenutá, podobně jako líce. Trinukleoidi jsou obvykle
sekundárně slepí. Trup je plochý, složený z pěti či více velmi



Obr. 1. A – *Cryptolithus tessellatus* Green, střední ordovik, Virginia, USA. Příklad nedeformovaného zachování trinukleoidních trilobitů ukazující příkry sklon lemu céphalonu. Převzato z Whittingtona et al. (1997); B – rekonstrukce způsobu získávání potravy u rodu *Cryptolithus* (převzato z Forteyho a Owense 1999); C a D – ichnofosílie *Rusophycus cryptolithi* Osgood bývá interpretována jako stopa po získávání potravy trinukleoidních trilobitů. Převzato z Forteyho a Owense (1999), podle Campbella (1975).



Obr. 2. A–C – pohled na rekonstruovaný 3D model druhu *Deanaspis goldfussii* (Barrande). Navzdory „oddeformování“ je patrné plošší klenutí lemu (srovnej např. Shaw 1995, diskuse Fortey a Owens 1999); D – vliv přítomnosti a nepřítomnosti lícních trnů na těžiště cephalonu u rodu *Deanaspis*: tmavý bod znázorňuje předpokládanou pozici těžiště cephalonu bez lícních trnů, světlejší bod pozici těžiště cephalonu s lícními trny. 3D modely byly zhotoveny za pomoci softwaru 3D studio Max a Z-Brush firmou Red Crew Limited.

mírně vyklenutých segmentů, pygidium ploché, většinou drobné, trojúhelníkovitého tvaru. Trup a pygidium (= thorakopygon) jsou k cephalonu připojeny poměrně vysoko nad spodní úrovní lemu. Toto základní uspořádání může mít různé varianty; hlavový lem může být více či méně klenutý a může vzhledem k povrchu sedimentu zaujmít spíše šikmé (např. rod *Cryptolithus*, viz obr. 1A, B), jindy spíše subparallelní postavení a může být méně klenutý než líce, pak leží spíše plošeji na sedimentu (*Protolloydolithus*, některé druhy rodu *Trinucleus* či v oblasti Barrandienu hojní *Deanaspis* či *Marrolithus* – viz obr. 2; diskuse viz také Fortey a Owens 1999, str. 449). Tato zvláštní, tzv. „trinukleoidní morfologie“ byla již Bergström (1969, 1972), Cisnem (1970), Čechem (1975) a zejména Forteym a Owensem (1997, 1999) interpretována převážně jako adaptace k tzv. „filter chambre feeding“ – tedy k filtrování povrchové vrstvy sedimentu

a jemného organického detritu v tzv. filtrační komoře, vytvořené výrazně klenutou glabelou a lícemi. Dlouhé a úzké lícní trny trilobita plnily při sběru potravy rytmus a s ním spojeným filtrováním sedimentu pravděpodobně především stabilizační funkci – umožňovaly jedinci pevněji se zakotvit na dně, jak ostatně indikují i nalezené ichnofosilie. U ichnodrodu *Rusophycus cryptolithi* Osgood jsou zachovány stopy po lícních trnech v místech za předpokládanou dutinou po filtrační komoře (obr. 1C, D).

Diskuse

Rozšířená funkčně-morfologická interpretace lícních trnů u trinukleoidních trilobitů doplňuje dosud existující model ještě o jejich využití jako vahadel, umožňujících nalezení

Obr. 3. Rekonstrukce jedinců druhu *Deanaspis goldfussii* (Barrande) v přirozeném prostředí (křemenné písky, jejichž usazením vznikly písokovce letenského souvrství, svrchní ordovik, stupeň sandbian). © Red Crew Limited.



optimálního těžiště poměrně těžkého a ve srovnání s plochým a celkově subtilním thorakopygonem, i velmi robustního cephalonu. Z celkové morfologie je zřejmé, že svalstvo trupu bylo u těchto trilobitů silně redukováno (viz Bergström 1969, 1972, Cisne 1970 a Campbell 1975). Umožňovalo efektivní stáčení, jak je patrné z množství nalezených stočených jedinců. Celkově však patrně převažoval spíše relativní pohyb thorakopygonu vůči cephalonu.

Při vyhledání a následnému vybírání potravy však živočích nejspíše nevystačil jen s pasivní polohou cephalonu vůči sedimentu, ale musel jej aktivně používat i k rytí a prohrabávání. V tomto případě – při dorzoventrálních pohybech thorakopygonu vůči cephalonu – mohly dlouhé lícní trny účinně vyvažovat a stabilizovat cephalon a posunout jeho těžiště poněkud vzad, tedy až k okcipitálnímu prstenci (viz obr. 2D). Ke změnám pozice cephalonu vůči trupu by pak postačovala podstatně menší síla, kterou mohlo poskytnout i poměrně redukované svalstvo. Je pozoruhodné, že u trinukleoidních trilobitů jsou lícní trny vždy dlouhé a úzké (ačkoli pro stabilizaci živočicha na dně by postačovaly i trny podstatně kratší) a jejich délku lze do značné míry považovat za znak korelovatelný s přítomností perforovaného okraje cephalonu. Vždy jde o znak patřící k trinukleimorfnímu designu (robustní, výrazně klenutý cephalon, redukovaný thorakopygon).

U tvarově podobných harpetidních trilobitů je situace výrazně jiná. Není především zcela jisté, jestli jejich perforovaný hlavový lem plnil totožnou funkci jakou předpokládáme u trinukleoidních trilobitů. Mohl totiž sloužit i k dýchání (např. Mc Namara et al. 2009). V každém případě, u harpetid jsou lícní trny ploché a tvoří pokračování okraje či hlavového lemu, respektive samy jsou jeho součástí. Ani redukce

trupu u harpetidů nepokročila tak daleko. Podrobnější diskuse této problematiky je ovšem již mimo rámec tohoto krátkého sdělení.

Poděkování. Výzkum byl podpořen prostředky grantu GAAV IAA301110908 a projektem VaVMKČR DE08P040MG002. Děkujeme také Dr. J. Kvačkovi z Národního muzea v Praze za laskavé poskytnutí práv zveřejnit dílčí výsledky rozsáhlého projektu digitální expozice Národního muzea.

Literatura

- BERGSTRÖM, M. J. (1969): Remarks on the appendages of trilobites. – *Lethaia* 2, 395–414.
 BERGSTRÖM, J. (1972): Appendage morphology of the trilobite Cryptolithus and its implications. – *Lethaia* 5, 85–94.
 CAMPBELL, K. S. W. (1975): The functional morphology of Cryptolithus. – *Foss. and Strata* 4, 65–86.
 CISNE, J. L. (1970): Beecher's trilobite bed revisited: ecology of an Ordovician deep water fauna. – *Postilla* 160, 1–25.
 ČECH, S. (1975): Cranidial reticulation and functional morphology of the cephalic fringe in Trinucleidae (Trilobita). – *Věst. Ústř. Úst. geol.* 50, 3, 173–177.
 FORTEY, R. A. – OWENS, R. (1999): Feeding habits in trilobites. – *Palaeontology* 42, 3, 429–465.
 McNAMARA, K. J. – FEIST, R. – EBACH, M. C. (2009): Patterns of evolution and extinction in the last harpetid trilobites during the Late Devonian (Frasnian). – *Palaeontology* 52, 1, 11–33.
 SHAW, F. C. (1995): Ordovician Trinucleid Trilobites of the Prague Basin, Czech Republic. – *Paleont. Soc. Mem.* 40, 1–23.
 WHITTINGTON, H. B. – CHANG, W. T. – DEAN, W. T. – FORTEY, R. A. – JELL, P. A. – LAURIE, J. R. – PALMER, A. R. – REPINA, L. N. – RUSHTON, A. W. A. – SHERGOLD, J. H. (1997): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1, Trilobita Revised, O331–O383. – *Geol. Soc. Amer. – Univ. Kansas Press.*