

К МОРФОЛОГИИ ТРИЛОБИТОВ

Е. А. БАЛАШОВА

Отдельные палеонтологи при описании *Asaphus expansus* Dalm. отмечали, что на своде толстого перегиба, вблизи щечного угла, заметна плоская удлинненная ямка, в которой при свертывании трилобита помещается передний угол хвостового щита и концы плевр туловища. Такую деталь в строении головного щита наблюдал Шмидт (1898) у *As. pachyophthalmus* Schm.

Зигфрид (Siegfried, 1936) подобного рода приспособление у *As. expansus* Dalm. рассматривает как указание на очень прочное замыкание трилобита при свертывании.

Такое приспособление — своего рода „замок“ — мы наблюдаем у многих видов рода *Asaphus*, например у *As. cornutus* Pand., *As. lepidurus* Niesz., *As. eichwaldi* Schm., *As. kowalewskii* Lawr. и др.

Наиболее сильно развито это приспособление у *As. cornutus* Pand. (см. табл., фиг. 1), у которого на своде толстого перегиба головного щита, около щечного угла, имеется короткая, но глубокая замочная ямка, на завороте переднего угла хвостового щита — большой замочный бугорок, плотно входящий в соответствующую ямку головного щита при свертывании трилобита. Это обеспечивало прочное замыкание панцыря при свертывании, так как при этом было невозможно боковое смещение одного щита относительно другого.

У некоторых видов (*As. pachyophthalmus* Schm., *As. cornutus* Pand., *As. delphinus* Lawr., *As. expansus* Dalm.) передний край ямки головного щита даже нависает над ней (табл., фиг. 10). Поэтому при полном свертывании трилобита бугорок заворота переднего угла хвостового щита не только входит в ямку головного щита, но он вдвигается под нависающий передний край ямки. У такого свернувшегося трилобита невозможно было не только боковое смещение одного щита относительно другого, но и насильственное раскрытие его. Однако мы установили, что у некоторых форм замочные ямки и замочные бугорки очень слабо развиты или совершенно отсутствуют (*As. raniceps* Dalm., *As. kowalewskii* Lawr., *As. laevissimus* Schm., *As. latus* Pand. и др.).

Слабое развитие „замка“ у *As. kowalewskii* Lawr., повидимому, объясняется тем, что этот трилобит, обладающий высокими стебельчатыми глазами, глубоко зарывался в ил, чем и спасался от своих преследователей.

Почти все остальные виды со слабо развитыми „замками“ в отличие от видов с хорошо развитыми „замками“ имеют более обтекаемый панцырь (заостренный спереди головной щит с очень слабо выпуклой глабеллей, слабые глазные ямки, небольшие глаза, едва заметный

затылочный бугорок, плоские сегменты туловища, хвостовой щит без колец (на рахисе), не имеют затылочной борозды и затылочного кольца, что также указывает на то, что они, повидимому, спасались от врагов не столько при помощи свертывания, сколько при помощи бегства.

Изучение некоторых родов семейства *Illepididae* показало, что у них замок имеет очень своеобразное устройство (рис. 1). На внутреннем краю заворота щечного угла у *Ill. sinuatus* Schm. имеется своеобразный валик серповидной формы (*b* — рис. 1, *B*, *C*), обращенный выпуклой стороной к внешнему краю заворота и ограниченный здесь желобком (*c* — рис. 1, *B*). У свернутого *Ill. sinuatus* Schm. концы плевр (*1-5-10* — рис. 1, *A*, *C*) и передний угол хвостового щита заходят далеко под округлый щечный плевра (*1* — рис. 1, *A*, *C*) ложится в желобок (*c* — рис. 1, *B*) и передним краем упирается в валик (*b* — рис. 1, *B*, *C*). Каждая последующая плевра заходит под впереди расположенную плевру и входит своим передним краем под загнутый назад бугорок пандерова органа (*p* — рис. 1, *C*), а концом входит в желобок (*c* — рис. 1, *B*) и упирается в валик (*b* — рис. 1, *C*). Передний угол хвостового щита заходит под десятую плевру и передним краем упирается в бугорок пандерова органа этой плевры, а боковым краем — в валик (*b* — рис. 1, *C*).

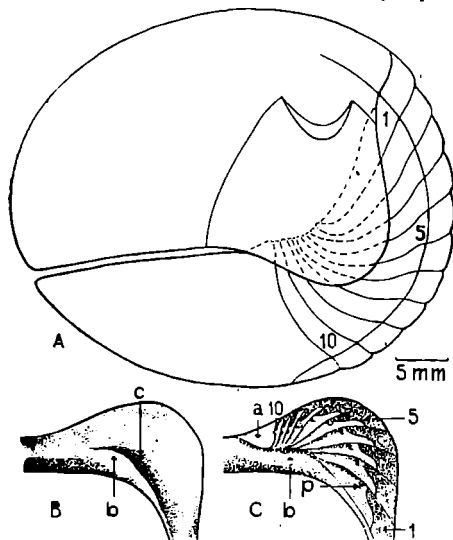


Рис. 1. Замок *Ill. sinuatus* Schm. *A* — свернутый *Illepidus sinuatus* Schm. (пунктиром показано положение плевр под щечным углом); *B* — заворот щечного угла (вид щечного угла снизу); *C* — положение плевр и переднего угла хвостового щита под щечным углом свернутого панциря. 1—10 плевры; *a* — передний угол хвостового щита; *b* — валик заворота щечного угла; *c* — желобок заворота щечного угла; *p* — пандеровы органы.

в валик (*b* — рис. 1, *B*, *C*) на завороте ясно, что при таком положении невозможно не только движение плевр дальше вперед, поскольку каждая последующая плевра своим передним краем входит под загнутый назад бугорок пандерова органа предыдущей плевры, но и боковое смещение головного и хвостового щитов, так как концы плевр и передний угол хвостового щита упираются в валик (*b* — рис. 1, *B*, *C*) на завороте щечного угла.

У *Ill. tauricornis* Kut., обладающего шипом, замок устроен так же, как у *Ill. sinuatus* Schm., с той лишь разницей, что заворот щечного угла у первого уже, а валик и желобок короче, валик более круто переходит в желобок вблизи заднего края заворота, где желобок

глубже и более отчетливо выражен, чем с внешней, выпуклой стороны валика.

Нам удалось изучить строение замка и у некоторых *Phacoridae*.

У *Phacops cephalotes* Cord. на завороте головного щита по боковым сторонам тянутся желобки (*d* — рис. 2, *A*), на дне которых имеются овальные ямки (*a* — рис. 2, *B*), отделенные друг от друга перемычками (*b* — рис. 2, *B*), причем размер ямок постепенно уменьшается в направлении к щечным углам (рис. 2, *B*). Для выяснения назначения устроенных таким образом желобков нами была пришлифована боковая сторона вполне и правильно свернутого *Phacops* параллельно плоскости симметрии панцыря (рис. 3, *A*, *B*).

При этом выяснилось следующее (рис. 3). На завороте головного щита виден вертикальный продольный разрез желобка (*d* — рис. 2, *A*) с ямками (*a* — рис. 3, *B*). На пришлифовке отчетливо видно, что ямки отделены друг от друга перемычками (*b* — рис. 3, *B*), у которых передний склон довольно крут. В каждую из этих ямок входит конец соответственной плевры (*d* — рис. 3, *B*). У свернувшегося трилобита задние плевры лежат сравнительно полого, передние — круче. Поэтому задние плевры имеют более широкую поверхность соприкосновения с желобком головного щита, в силу чего ямки желобка в направлении к переднему краю головного щита постепенно удлиняются. При этом концы плевр (*d* — рис. 3, *A*, *B*) располагаются ступенчато и плотно входят в соответственные ямки. В переднюю и самую крупную ямку входит замочный бугорок заворота переднего угла хвостового щита (*c* — рис. 3, *B*).

Бугорок этот довольно крупный, задний край его примыкает к крутому склону передней ямки желобка. При попытке сместить в сторону головной щит по отношению к хвостовому или наоборот замочный бугорок заворота переднего угла хвостового щита и концы плевр должны были бы упереться в крутые склоны замочных ямок, что делает такое смещение невозможным. Следовательно, можно утверждать, что у *Phacoridae* имеется замок, способствующий прочному замыканию панцыря при свертывании трилобита. Известно, что у некоторых *Phacoridae* есть субкранидиальный желоб (*e* — рис. 2, *A*). Наши наблюдения показали, что он является продолжением желобка с ямками и при свертывании животного в него ложится гладкий задний конец хвостового щита, который не может сдвинуться вперед дальше этого желобка. Следовательно, субкранидиальный желоб является элементом замка и назначение его как приспособления для прочного замыкания панцыря трилобита при свертывании очевидно.

Из семейства *Cheiruridae* мы рассмотрим строение замка у *Pliomeria fischeri* (Eichw.).

На не вполне свернутом панцыре (см. табл., фиг. 2) видно, что на завороте свободной щеки имеется желобок, постепенно расширяю-

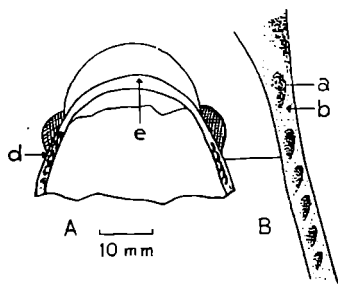


Рис. 2. Замок *Phacops cephalotes* Cord. *A* — вид снизу; *a* — желобок с ямками на завороте головного щита; *e* — субкранидиальный желобок. *B* — желобок (*d*) с ямками на завороте головного щита; $\times 4,5$; *a* — ямки для концов плевр; *b* — перемычки между ямками.

щийся вперед и сливающийся здесь с бороздкой, расположенной перед глабеллой. Бороздка эта отделяет от глабеллы усаженный бугорками

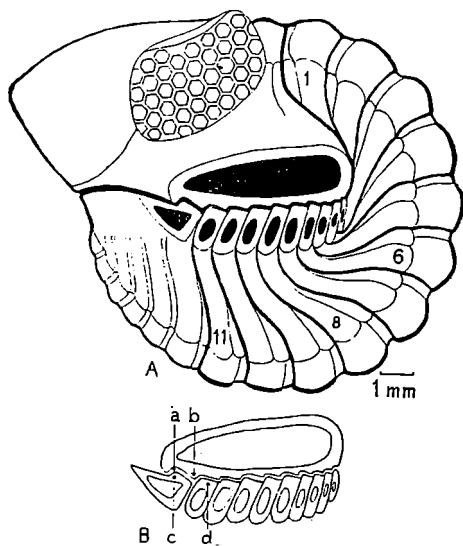


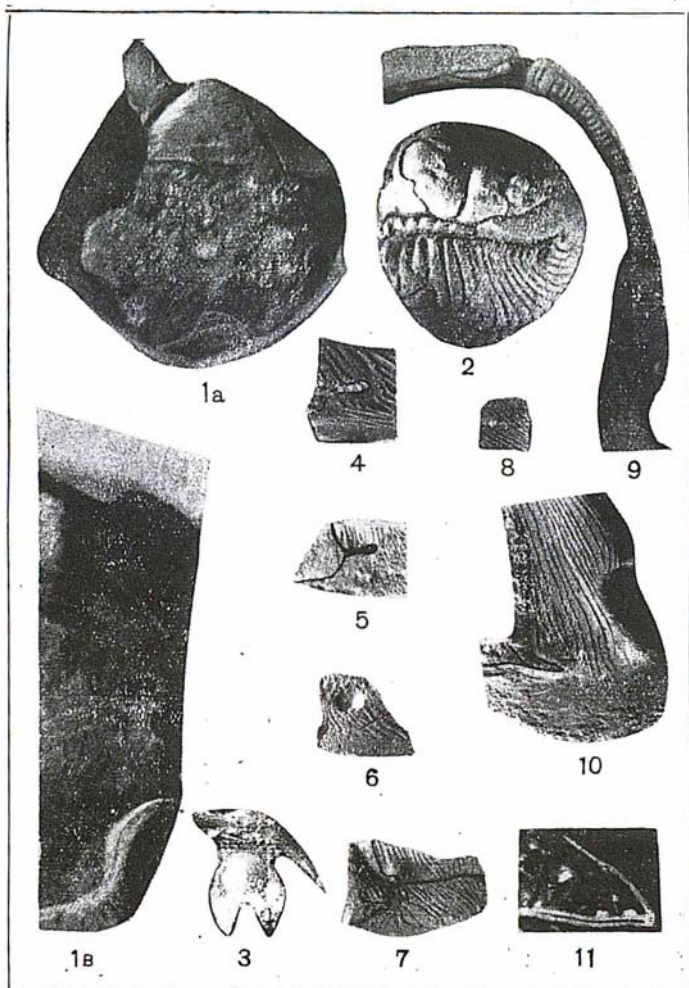
Рис. 3. Замок Phasops. А — свернутый Phasops с пришлифованной боковой частью, где видно положение концов плевр в ямках на завороте головного щита: 1—11 — плевры; В — контур пришлифованного участка: а — замочная ямка на завороте головного щита, б — перемычки между ямками, с — замочный бугорок на завороте переднего угла хвостового щита, d — концы плевр.

валик, тянувшийся вдоль переднего края головного щита. При полном свертывании трилобита концы его туловищных плевр, плотно прилегая друг к другу, входят в желобок заворота свободных щек, а концы плевр хвостового щита — в бороздку перед глабеллой, примыкая к последней. При этом каждая плевра хвоста ложится в один из соответственных ей промежутков между бугорками переднего валика головного щита, который при полном свертывании трилобита оказывается внутри, под концами сегментов хвостового щита и снаружи совершенно не виден.

Сравним строение замка у *Pl. fischeri* (Eichw.) со строением замка у Phasopidae. В том и другом случае имеется желобок на завороте свободной щеки, в который входят концы плевр. Но у *Ph. cephalotes* Cord. в этом желобке имеются отдельные ямки для конца

ТАБЛИЦА

- Фиг. 1. Замок *As. cornutus* Pander. 1a — справа видна ямка на головном и бугорок на хвостовом щитах; $\times 1$. 1b — правый участок (с ямкой и бугорком) того же панциря; $\times 4, 5$.
- Фиг. 2. Свернутый панцирь *Pliomera fischeri* (Eichwald). Спереди виден замок.
- Фиг. 3. Гипостома *As. lepidurus* Niesz. Справа хорошо видна макуля.
- Фиг. 4. Пандеров орган в виде широкой вырезки на внутреннем краю заворота левой плевры туловища *As. lepidurus* Niesz; $\times 3$.
- Фиг. 5. Пандеров орган в виде вырезки, сужающейся к внутреннему краю заворота левой плевры туловища *As. acuminatus* Boeck.
- Фиг. 6. Пандеров орган в виде замкнутого отверстия (с бугорком с передней его стороны) на завороте плевры туловища *As. cornutus* Pander; $\times 3$.
- Фиг. 7. Две плевры туловища *As. expansus* Dalm. с органами Пандера в виде вырезок на внутреннем краю их заворота; $\times 3$.
- Фиг. 8. Пандеров орган плевры туловища *As. platyrus* Ang.; $\times 2$.
- Фиг. 9. Вертикальный разрез (шлиф) глаза *As. lepidurus* Niesz; $\times 18$. Вверху виден лицевой шов, справа — линза (в продольном сечении) зрительной поверхности глаза.
- Фиг. 10. Заворот щечного угла головного щита *As. expansus* Dalm.; $\times 4$. Слева виден пандеров орган, справа — ямка замка.
- Фиг. 11. Вертикальный разрез (шлиф) края гипостомы *As. lepidurus* Niesz.; $\times 6$. На брюшной стороне (снизу) видна полость резорбции.



каждой плевры, препятствующие боковому смещению головного и хвостового щитов по отношению друг к другу. При этом несегментированный край хвоста ложится в субкранидальный желоб, который препятствует смещению щита дальше него, но является слабым препятствием боковому смещению.

У *Pl. fischeri* (Eichw.) (табл., фиг. 2), у которого плевральные ребра доходят до края хвостового щита, наоборот, боковому смещению препятствуют бугорки, лежащие впереди глABELЛИ, в каждый промежуток между которыми входит конец одного, соответственного сегмента хвостового щита, а в желобке на завороте боковой стороны головного щита ямок нет, хотя в этот желобок, как у *Ph. cephalotes* Cord., при свертывании трилобита входят концы плевры.

Своеобразное строение замка имеется у *Cyrtometopus clavifrons* Dalm. Передний край головного щита извилист. По бокам средней, выдающейся его части имеется по 2 бугорка, затем на переднем краю образуется выемка, переходящая в выступы боковых краев головного щита. При свертывании трилобита средний конечный сегмент хвостового щита ложится на среднюю, выдающуюся вперед часть головного щита между двумя передними бугорками, концы второго сегмента ложатся между передним и следующим бугорками, конец первой длинной плевры помещается в выемку переднего края головного щита, а концы плевры уходят под выступ свободных щек. Наличие бугорков и выемок на переднем краю головного щита препятствует его смещению в сторону по отношению к хвостовому щиту. Почти так же устроен замок у *C. affinis* Ang.

Приведенных примеров достаточно, чтобы утверждать, что у свертывающихся трилобитов постепенно выработались особые приспособления, играющие роль замков, способствующих прочному замыканию панцыря при свертывании животных. Эти приспособления возникли как защитное средство от врагов.

Уже по приведенному здесь материалу видно, что в строении замков у разных родов наблюдается большое разнообразие. Дальнейшее изучение, возможно, укажет, что эта деталь в строении панцыря трилобитов имеет систематическое значение. Не исключена также возможность конвергентного развития одинаково устроенных замков у неродственных форм. Изучение замков делает понятными многие особенности в строении панцырей трилобитов, на первый взгляд трудно объяснимые.

В самом деле, пока мы не знали о существовании замков у трилобитов, нам трудно было объяснить, например, назначение субкранидального желобка у некоторых *Phacopidae*, валика с бугорками впереди глABELЛИ у *Pl. fischeri* (Eichw.), извилины переднего края головного щита у *C. clavifrons* Dalm. и *C. affinis* Ang., а также сегментации их хвостовых щитов. Но назначение всех этих образований становится понятным, если мы будем рассматривать их как элементы замка, дающего возможность трилобиту осуществить плотное закрытие панцыря при свертывании. Повидимому, этим объясняются многие из причудливых форм и „украшений“ головного и хвостового щитов различных родов трилобитов. Обращает на себя внимание удивительное соответствие в строении головного и хвостового щитов у каждой формы, что обеспечивает возможность плотного смыкания их краев при свертывании животного.

Однако такие стройные комбинации возникли не сразу, а в процессе длительного естественного отбора. Выживали, очевидно те формы, строение хвостового и головного щитов которых обеспечивало плотное и прочное замыкание панциря трилобитов. Таким образом постепенно возникли удивительно рациональные и разнообразные конструкции замков.

Существенную роль в прочном замыкании панциря трилобитов при свертывании играют пандеровы органы.

Как известно, в 1855 г. Пандер впервые обнаружил у *As. expansus* Dalm. по одному щелевидному овальному отверстию на завороте каждой плевры туловища и одно отверстие на завороте щечного угла.

В 1857 г. Фольборг (Volborth, 1857) в сообщении на заседании С.-Петербургского минералогического общества назвал открытые Пандером образования пандеровыми органами, а в 1863 г. в добавлении к одной из своих работ указал, что эти органы представляют собой овальные щели на завороте плевр; на переднем краю этих щелей имеются бугорки, не позволяющие плеврам двигаться дальше при свертывании трилобитов.

Фольборг не сомневался, что щели пандеровых органов являются местом прикрепления каких-то придатков.

Эйхвальд (1861) описал и изобразил (табл. XXXI, фиг. 24) пандеровы органы у *As. Schlotheimii* (*As. lepidurus* Niesr.). Эйхвальд и некоторые другие палеонтологи, согласно с Фольборгом, считали их местами прикрепления ног. Бреггер (Brögger, 1882) наблюдал эти органы у *Niobe*, а в 1866 г. — у *Ptychopyge angustifrons* Dalm., у которого на завороте плевр он нашел лишь непродырявленные бугорки и поэтому считал пандеровы органы местами прикрепления мускулов. Шмидт (1901) дал описание пандеровых органов у отдельных родов *Asaphidae*. По его мнению, частично правы Фольборг и Бреггер. Представление Фольборта (пандеровы органы — место прикрепления придатков) имеет значение для *Asaphus sens. str.* Назначение пандеровых органов Шмидт не объясняет, бугорок же не позволял плеврам надвигаться друг на друга при свертывании трилобита. Мнение Бреггера, что пандеровы органы — отпечатки мускулов, справедливо для группы *Ptychopyge*, *Isotelus*, *Megalaspis*, у которых пандеровы органы представлены непродырявленными бугорками.

Рэймонд (Raymond, 1920) нашел пандеровы органы только у *Asaphidae*. Он рассматривает отверстия этих органов, по аналогии с насекомыми, как отверстия для внутренних жабр. Поэтому, по его мнению, *Asaphidae* имели тенденцию к земноводному существованию. Однако Рэймонд признает, что этот вопрос требует дальнейших исследований.

По данным П. П. Иванова (1933), пандеровым органам соответствуют боковые органы зародыша мечехвоста.

В 1936 г. Зигфрид указал, что бугорки пандеровых органов были особыми приспособлениями, которые при свертывании трилобита препятствовали передвижению плевр и способствовали прочному замыканию. Отверстия этих органов, по его мнению, являлись экскреторными органами. В дальнейшем (1938) он установил, что у некоторых трилобитов на завороте плевр нет замкнутых отверстий, а есть более или менее глубокая вырезка, передний край которой утолщен и приподнят или несет бугорок (рис. 1, С).

Таким образом, после работ указанных авторов строение пандеровых органов у некоторых родов трилобитов было в общих чертах выяснено. но о значении их существуют различные мнения.

Изучая трилобитов Прибалтики, мы получили некоторые новые данные о строении пандеровых органов. Выяснилось, например, что на завороте щеки у *As. expansus* Dalm. имеется не замкнутое отверстие, как это отмечал Пандер и изобразил Фольборг (табл., фиг. 1), а сравнительно широкая щелевидная незамкнутая выемка на внутреннем краю заворота щеки (табл., фиг. 10). Передний край этой незамкнутой щели утолщен и приподнят. Нам удалось также убедиться в том, что пандеров орган на завороте щеки есть у всех видов рода *Asaphus* и что у всех их он имеет вид незамкнутых щелей, отличающихся у разных видов лишь размерами. Пандеровы же органы плевр туловища устроены неодинаково у различных видов рода *Asaphus*. У ранних нижнеордовикских видов — *As. bröggeri*, *As. lepidurus*, *As. expansus*, *As. lamanskii*, *As. acuminatus*, *As. ganiceps* — пандеровы органы плевр туловища представляют собой более или менее широкие (табл., фиг. 4) незамкнутые щели или вырезки на внутреннем краю заворота, причем передний край этих щелей также приподнят и утолщен. Все виды с таким строением пандеровых органов плевр мы выделили в новый подрод *Schizophorus*. У всех остальных видов рода *Asaphus* Прибалтики пандеровы органы на плеврах туловища представлены замкнутыми щелями, передний край которых приподнят в виде бугорка (табл., фиг. 6, 8). Все эти виды мы выделяем в новый подрод — *Trematorphorus*. Мы проследили последовательный переход от более древних форм с незамкнутыми, сравнительно широкими щелями на внутреннем краю заворота плевр *As. bröggeri*, *As. lepidurus*, *As. expansus* (табл., фиг. 4) через формы *As. lamanskii*, *As. acuminatus*, *As. ganiceps*, *As. major* из B_{IIIa} — B_{III} , у которых происходит постепенное сужение незамкнутого края щели (табл., фиг. 5), объединенных нами в новый подрод *Schizophorus*, к более молодым *As. pachyophthalmus* из B_{III} — C_1^1 (и все средне- и верхнеордовикские виды рода *Asaphus* Прибалтики), у которых пандеровы органы на завороте плевр туловища являются замкнутыми отверстиями (табл., фиг. 6, 8). Это произошло, несомненно, путем постепенного сужения щелей.

При изучении имеющегося в нашем распоряжении материала мы изготовили тонкие шлифы и пришлифовки по линии расположения пандеровых органов. Мы выбирали для этой цели вполне и правильно свернутых трилобитов, так как в противном случае мы получили бы неполную или искаженную картину. Таким путем нам удалось выяснить положение плевр и пандеровых органов у некоторых вполне свернутых трилобитов.

У *As. lepidurus* Niesz. (табл., фиг. 4), как и у *As. expansus* Dalm. (табл., фиг. 7), внутренний край заворота каждой плевры туловища и заворота щечного угла несет вырезку (a — рис. 4, B), передний край которой утолщен и образует бугорок (b — рис. 4). Плевры (1—4—8 — рис. 4, A, B) при свернутом положении заходят одна под другую, причем первая плевра туловища (1 — рис. 4, A, B) заходит под щечный угол и своим передним краем (c — рис. 4, A, B) заходит под утолщенный край его вырезки (b — рис. 4, A, B); передний край каждой последующей плевры (c — рис. 4, A, B) заходит под передний утолщенный край вырезки предыдущей плевры. Передний угол хвостового щита своим передним краем (d — рис. 4, A, B) заходит под утолщенный край восьмой плевры туловища, а замочный бугорок заворота (e — рис. 4, A, B) входит в ямку (f — рис. 4, A, B) заворота головного щита.

чертой, свойственной только этому роду. Мы отчетливо наблюдаем поровые каналцы в вертикальных разрезах в любых отделах панцыря у многих родов (*Asaphus*, *Priacops*, *Placenus* и др.).

Кроме трех участков — *a*, *b*, *c* (рис. 5, *B*), о которых говорил Линдстрем, мы обратили внимание на участки *d* и *f* (рис. 5, *B*), разделенные лицевым швом *e* (рис. 5, *B*). Участок *d* является частью панцыря, граничащей с лицевым швом и непосредственно примыкающей к зрительному отделу глаза, а участок *f* представляет собой вертикальный разрез глазных крышек. Вертикальные разрезы (в тонких шлифах) глазных стебельков свидетельствуют об одинаковом строении панцыря на участках *b*, *d*, *f*: всюду в них видны чередующиеся вертикальные темные и светлые полосы и тончайшие поровые каналцы. Темные полосы по направлению к внутренней поверхности панцыря слегка расширяются. На участке *f* можно отметить следующую особенность: чем дальше от лицевого шва, тем реже становятся здесь темные вертикальные полосы.

Линдстрем (1901) назвал участок *b* „краевой зоной глаза“ и на основании того, что в его микроструктуре он видел „намеки“ (*tendency*) на призматическое строение, рассматривал этот отдел глазного стебелька как рудиментарный зрительный орган.

С такой трактовкой микроскопического строения панцыря в участке *b* мы согласиться не могли. Если бы это действительно было так, то участки *d* и *f* (рис. 5, *B*), имеющие точно такую же микроструктуру, как участок *b*, нужно было бы рассматривать так же, как участки, в которых у трилобитов имелись рудиментарные зрительные органы. Следует отметить, что и Линдстрем, повидимому, не считал эти участки зрительными. Особенности микроструктуры глазной крышки или участка *f*, отделенного лицевым швом от зрительной поверхности глаза, несомненно, не объясняются наличием здесь рудиментарных призм. Своеобразное строение панцыря в этом участке вызывается, по нашему мнению, теми же причинами, с которыми связана такая же микроструктура панцыря в участках *b*, *d* (рис. 5, *B*). Чтобы выяснить эту морфологическую особенность в строении панцыря, мы провели параллельное изучение наружной скульптуры и микроструктуры в соответственных участках у многих форм трилобитов (*Asaphus*, *Megalaspis*, *Ptychopyge* и др. родов семейства *Asaphidae*), имеющих описанное выше (рис. 5, *B*) строение глазного стебелька. При этом оказалось, что вся поверхность панцыря, примыкающая непосредственно к зрительному участку глаза сбоку, сверху (*d* — рис. 5, *B*) и снизу и таким образом окружающая как бы кольцом фасеточную зону (*a* — рис. 5, *B*), густо покрыта тончайшими порами и мелкими углублениями, которые в одних участках были редко, в других участках тесно расположенными среди тонких пор. Особенно тесно расположены мелкие углубления в нижней части, сбоку и сверху зрительной зоны глаза. На поверхности глазных крышек (*f* — рис. 5, *B*), несмотря на то, что в вертикальных разрезах здесь отчетливо видны поровые каналцы, даже при больших увеличениях наблюдать поры не удается. Это объясняется, повидимому, тем, что здесь поверхность панцыря морщиниста и шероховата. Однако мелкие, не связанные с поровыми каналами углубления рассмотреть можно.

По направлению от лицевых швов к середине головного щита количество этих мелких углублений постепенно уменьшается. С этим связано и уменьшение числа темных вертикальных полос в вертикальных разрезах глазных крышек (*f* — рис. 5, *B*). На некоторых уча-

стках панцыря не удается наблюдать ни тонких пор, ни мелких углублений, но в вертикальных разрезах видно, что панцырь пронизан поровыми каналцами.

В тех случаях, когда у основания глазного стебелька имеется желобок (*c* — рис. 5, *B*), поверхность его не несет мелких углублений, а усеяна лишь тонкими порами, и на вертикальных разрезах (*c* — рис. 5, *B*) видно, что панцырь здесь пронизан только тончайшими поровыми каналцами. Анализ микроструктуры и наружной скульптуры панцыря в соответственных участках убеждает нас в том, что, независимо от того, удастся ли обнаружить на поверхности панцыря поры или нет, — в вертикальных разрезах панцырь во всех участках оказывается пронизанным поровыми каналцами, а микроструктура всех отделов панцыря, аналогичная микроструктуре участков *b*, *d*, *f* (рис. 5, *B*), связана с тем, что панцырь в этих участках, кроме тончайших поровых каналцев, пронизан каналами большего диаметра, которые слегка расширяются в глубину и на вертикальных разрезах представляют темными вертикальными полосами. На поверхности они открываются отверстиями, устьями, которые, однако, значительно крупнее указанных пор. Нам удалось наблюдать такие отверстия, расположенные вдоль переднего края головного щита у *As. expansus* Dalm., *As. lepidurus* Niesz., *Niobe frontalis* Dalm. и др. Характер этих отверстий на всех участках панцыря одинаков. Но в основании глазного стебелька (*b* — рис. 5, *B*) они расположены густо, на свободных щеках — значительно реже, а на переднем краю головного щита у некоторых родов трилобитов они образуют правильный ряд маленьких ямок.

Таким образом, в некоторых участках панцырь оказывается пронизанным только тончайшими поровыми каналцами, и на поверхности таких участков видны одни поры. В других участках, кроме поровых каналцев, имеются более широкие каналы, которые на наружной поверхности образуют более крупные устья, чем выходы поровых каналцев (пор). Следовательно, надо различать на панцыре трилобитов поры и более крупные устья.

В работах различных авторов (Schmidt и др.) можно встретить описание и изображение наружной скульптуры панцыря разных видов трилобитов, представленной мелкими устьями, разбросанными среди еще более мелких и многочисленных пор. При этом авторы считают эти два рода отверстий образованиями, имеющими одинаковое морфологическое значение. В „Основах палеонтологии“ (Циттель, 1934, стр. 918) говорится: „При хорошей сохранности в толще панцыря наблюдаются более или менее тонкие поры (поровые каналцы), благодаря присутствию которых поверхность панцыря представляется усеяной мельчайшими точками; иногда, как, например, у *Homalopolus* и других родственных ему форм, поры достигают крупных размеров“.

Судя по нашим наблюдениям, поровые каналцы (поры) у трилобитов, как и у современных членистоногих, никогда не достигают больших размеров. Углубления, „достигающие крупных размеров“, о которых говорится в „Основах палеонтологии“, повидимому, не являются выходами поровых каналцев, а представляют собой выходы более широких каналов, которые, очевидно, имели иное значение, чем поровые.

Известно, что панцырь речного рака, *Limulus*, насекомых и других членистоногих пронизан тесно расположенными поровыми каналцами (рис. 6) и более редкими и широкими каналами, подходящими к осно-

Такую же картину мы наблюдали у некоторых других видов родов *Asaphus*, *Ptychopryge*, *Shaenus*.

У форм с замкнутыми отверстиями на завороте плевр при свертывании передний край плевры заходит под бугорок предыдущей плевры и потому в разрезе наблюдается то же самое, что и на рис. 4. Это показывает, что бугорки пандеровых органов и передние края вырезок заворота плевр являются своеобразными замками на плеврах и вместе

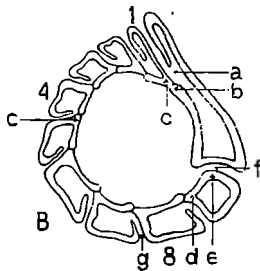
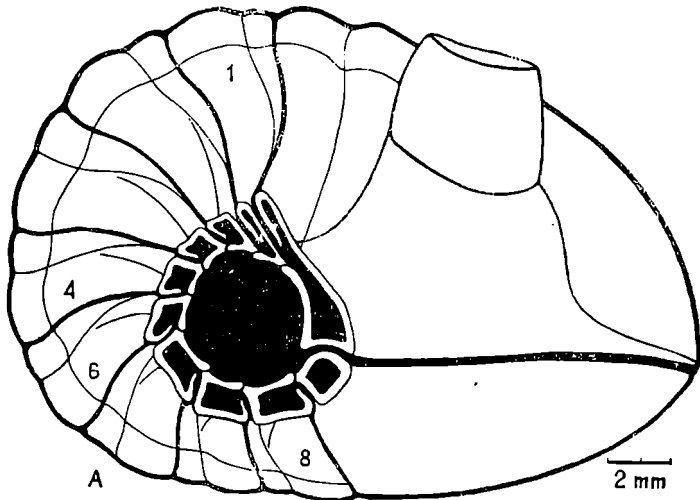


Рис. 4. Пандеровы органы *As. lepidus* Niesz. *A* — свернутый панцирь с пришлифованной боковой частью. Видно положение бугорков и отверстий пандеровых органов: 1—8 — плевры. *B* — контур пришлифованного участка: *a* — отверстия пандеровых органов; *b* — бугорки пандеровых органов; *c* — передние края плевр; *d* — край переднего угла хвостового щита; *e* — замочный бугорок заворота переднего угла хвостового щита; *f* — замочная ямка заворота головного щита.

с замками головного и хвостового щитов обеспечивают достаточно прочное замыкание панциря трилобитов при свертывании.

Раздавить свернутого трилобита при таком устройстве плевр было, повидимому, нелегко. Очевидно замки были достаточно хорошим средством защиты от хищников, например головоногих, которые вряд ли могли целиком проглотить свернутого трилобита.

Как указывалось выше, пандеровы органы снабжены замкнутыми или незамкнутыми отверстиями. Наши наблюдения показали, что эти отверстия не закрываются краями плевр и при свернутом состоянии трилобита; при этом они сообщаются с промежутком (*g* — рис. 4, *A, B*) между двумя соседними плеврами.

Возможно, между плеврами просачивалась вода и проникала через отверстия пандеровых органов в свернутый пандырь, непрерывно принося с собой кислород к жабрам конечностей, благодаря чему трилобит мог длительное время находиться в свернутом состоянии.

Как известно, к внутреннему краю заворота головного щита трилобитов причленяется гипостома (табл., фиг. 3). Часто на заднем краю гипостомы имеется два бугорка или пятнышка тасулае (*a*, рис. 5, А).

Линдстрем (Lindström, 1901) первым изучил строение глаз и макулей у трилобитов. Сравнивая вертикальные и горизонтальные разрезы глаза и макули, он заметил сходство микроструктуры макули с микроструктурой панцыря в основании зрительной поверхности глаза и пришел к заключению, что пятнышки, или макули, гипостомы есть зрительные органы.

Ганстрем (Hanström, 1926) считает, что данные Линдстрема доказывают наличие ventрального парного глаза у личинки *Limulus* на трилобитной фазе ее развития и присутствие рудиментарного зрительного органа на ventральной стороне у взрослого *Limulus*.

Мы сочли необходимым проверить эти литературные данные собственными исследованиями строения глаз у некоторых *Asaphidae* и провели их при помощи изготовления тонких шлифов. В шлифах, представляющих собой вертикальные разрезы глаз *As. expansus* Dalm., *As. lepidurus* Niesz. (табл., фиг. 9), нам удалось наблюдать те же три типа микроструктуры панцыря, какие обнаружил и Линдстрем, а также подметить ряд деталей, опущенных им.

1. Зрительная поверхность глаза состояла из типичных для трилобитов зрительных призм (участок *a* — рис. 5, В; табл., фиг. 9).

2. Та часть глазного стебелька, которая непосредственно примыкала к зрительной поверхности глаза, состояла из слоя покрова, в котором были видны чередующиеся темные, слегка расширяющиеся в глубину, и светлые полосы; этот участок панцыря был пронизан тончайшими поровыми каналцами (участок *b* — рис. 5, В).

3. Все другие части панцыря, примыкающие к глазу, были пронизаны тончайшими поровыми каналцами (участок *c* — рис. 5, В). Эти наблюдения позволили нам установить, что во всех участках глазного стебелька, за исключением зрительной поверхности глаза, построенной из призмочек (*a* — рис. 5, В), панцырь пронизан тончайшими поровыми каналцами, о которых Линдстрем ничего не говорит в своей работе и не изображает их на рисунках вертикальных разрезов глаз трилобитов, за исключением *Encrinurus punctatus* Wahlb. (рис. 7, стр. 56, табл. IV, фиг. 7, 8), для которого наличие „серий параллельных нитевидных пор“, по мнению Линдстрема, является

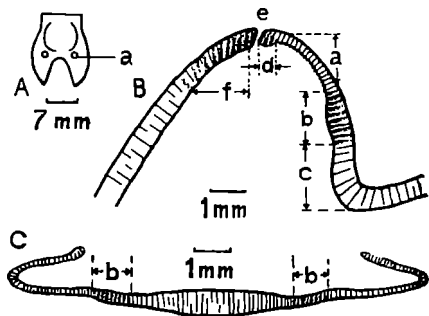


Рис. 5. А — гипостома *Asaphus lepidurus* Niesz: *a* — макуля; В — вертикальный разрез глаза *Asaphus lepidurus* Niesz.; С — вертикальный разрез той же гипостомы через макулю.

ванию чувствительных щетинок (H — рис. 6). О природе и значении поровых канальцев членистоногих еще нет единого мнения.

По мнению одних авторов, поровые канальцы имеют просвет и содержат или выросты протоплазмы или жидкость и, может быть, позволяют гиподермальным клеткам оказывать окислительное ферментативное действие на эпикутикулу, проводя окислительный фермент и отлагая окрашивающее вещество в кутикуле. Другие исследователи считают, что плазматические тяжи внутри канальцев превращаются в вещество кутикулы.

Палеонтологические данные, как нам кажется, доказывают, что поровые канальцы являются именно отверстиями, заполненными, повидимому, плазматическими отростками, которые разрушаются со смертью животного. Затем освободившиеся канальцы в процессе фоссиллизации заполняются минеральными образованиями и благодаря этому прекрасно сохраняются в ископаемом состоянии, как это наблюдается в тонких шлифах панцирей трилобитов. Несомненно, значение подобных канальцев в панцире трилобитов было в общих чертах именно таким, какова бы ни была функция поровых канальцев у современных членистоногих.

Утверждение Лоренца (Logenz, 1906), что среди внешне сходных кембрийских трилобитов встречаются формы, имеющие пористое строение панциря, и формы с плотной скорлупой, по нашему мнению, нуждается в проверке.

Рис. 6. Продольный разрез эпителия и органа обоняния взрослого *Limulus* (по Ганстрему, 1926). Cd — устья поровых каналов; Cu_1 — внешний слой хитина; Cu_{II} — внутренний слой хитина; Ep — эпителий; H — чувствительные волоски; Pz — пигментные клетки; Sz — нервные клетки.

По данным Ганстрема (1926, стр. 33, фиг. 16), рисунок которого мы здесь воспроизводим (рис. 6), у *Limulus* в широкие каналы, в верхней части которых помещается основание щетинок, заходит слой гиподермальных клеток. Эти клетки облекают отросток чувствительной нервной клетки, направляющийся в основание щетинки (H — рис. 6).

Углубления, где сидели щетинки, видны на переднем краю головогруды и на многих других участках панциря у *L. polyphemus*.

При осмотре панциря *Limulus* на музейном экспонате удается обнаружить сидящие в углублениях чувствительные щетинки. В некоторых местах, например около глаза и ануса, эти щетинки располагаются пучками. По данным Гексли (1900), внешняя поверхность кутикулы рака несет более или менее грубые или нежные волосовидные отростки (от пушка до сильных шипов), которые, по его мнению, являются органами осязания.

Уигглсуорс (1937) указывает, что поверхность осязательных восприимчивых у насекомых увеличивается наличием выростов, щетинок, шипов на усиках и прочих частях тела.

Приведенных примеров достаточно, чтобы показать, как богат панцырь членистоногих щетинками, играющими роль органов чувств. Все это дает нам право предполагать, что устья на панцире трилобитов больше, чем поры, они являлись теми местами, в которых помещались основания чувствительных щетинок. Каналы, ведущие к этим углублениям, у трилобитов, как и у современных членистоногих, несомненно, были выстланы слоем гиподермальных клеток. Этим объясняется тот факт, что указанные каналы всегда шире тончайших поровых канальцев. Таким образом, следует признать, что панцырь трилобитов пронизан всюду поровыми канальцами, а на некоторых участках, кроме того, каналами чувствительных щетинок.

Присутствие углублений или ямок вдоль переднего края головного щита у трилобитов свидетельствует о том, что при жизни животного передний край панцыря был снабжен осязательными щетинками.

В тех местах, где углубления были расположены тесно, чувствительных щетинок было особенно много. Учитывая расположение углублений в некоторых участках поверхности глазного стебелька, можно считать, что на головном щите трилобитов щетинки наиболее густо располагались вокруг зрительной зоны глаза. Это находится в полном соответствии с наличием пучков щетинок вокруг глаза речного рака, краба, *Limulus*. У нас нет оснований сомневаться в том, что те участки глазного стебелька (*b* — рис. 5, *B, C*), в микроструктуре которых Линдстрем видел рудиментарные зрительные органы, были густо покрыты осязательными волосками. Мы считаем, что и всякие другие участки (например *d, f* — рис. 5, *B*), имеющие такую же микроструктуру, при жизни трилобита были густо покрыты чувствительными щетинками.

Органами зрения у трилобитов были, очевидно, только те хорошо оформленные призмы, которые образуют зрительные зоны глазных стебельков. Что же касается „рудиментарных“ глаз трилобитов, по Линдстрему, то они, несомненно, представляли собой участки хорошо развитых осязательных зон и были покрыты чувствительными волосками.

Как указывалось выше, в своем детальном описании строения трилобитов Линдстрем (1901) рассматривает так называемые макули (*maculae*) на гипостоме как зрительные зоны, состоящие из некоторого количества зрительных призм. Иекель (*Jaekel, 1901*), возражая Линдстрему, указал, что для линз бугорки на макуле имеют слишком неправильные очертания, и это исключает возможность присутствия здесь светопреломляющих органов. Иекель рассматривает макули как места прикрепления мускулов.

Изучение поверхности гипостомы на нашем материале позволило нам установить, что кроме так называемых „террасовых линий“ на всей поверхности гипостом у различных трилобитов имеются более или менее тесно расположенные ямки и тонкие многочисленные поры, являющиеся отверстиями поровых канальцев.

Все это дает нам право сказать, что скульптура поверхности гипостомы не отличается от скульптуры других участков панцыря. Скульптура имеется и на макулах. Но нам не удалось найти на них правильно оформленных бугорков, которые, по мнению Линдстрема, покрывают поверхность макули и которые он принимал за светопреломляющие тела. Во всех случаях мы видели на поверхности макули только ямки, которые ничем не отличаются от обычных углублений для чувствительных щетинок, наблюдающихся на всей поверхности гипостомы и на некоторых других участках панцыря трилобитов.

У некоторых видов, например у *As. lepidurus* Niesz., частота расположения этих углублений на поверхности макули и других участков гипостомы одинакова. В этих случаях в вертикальных разрезах гипостомы панцырь оказывается прозрачным и пронизанным поровыми канальцами и редкими каналами для чувствительных щетинок. Но чаще поверхность макули бывает покрыта очень тесно расположенными углублениями, в то время как на остальной поверхности гипостомы такие углубления разбросаны значительно реже. В этих случаях при изучении под микроскопом в вертикальных разрезах видно, что микроструктура макули отличается от микроструктуры остальных участков гипостомы. В макуле (*b* — рис. 5, *C*) панцырь состоит из чередующихся неправильных светлых и темных вертикальных полос, а за пределами макули прозрачен и пронизан тонкими поровыми канальцами.

Поровые канальцы есть, конечно, и в области макули, но их трудно заметить среди темных участков панцыря. Сравнение вертикальных разрезов макули с вертикальными разрезами глаза подтверждает мнение Линдстрема о полном сходстве микроструктуры макули (*b* — рис. 5, *C*) с микроструктурой участков панцыря, непосредственно примыкающих к зрительной зоне глаза (*b* — по Линдстрему; *b, d, f* — по нашим данным). Следовательно, микроструктура панцыря на этих участках связана с одной и той же физиологической ролью. Если особенности микроструктуры панцыря вокруг зрительных зон глаз (*b, d, f* — рис. 5, *B, C*) связаны с наличием здесь тесно расположенных чувствительных щетинок, то и углубления на поверхности гипостомы и макули мы должны рассматривать как углубления, в которых помещались основания осозательных щетинок. Эти щетинки у одних видов трилобитов образовали на макуле густые пучки, у других частота их на макуле была не больше, чем на остальной поверхности гипостомы.

Таким образом, на макуле располагались более или менее развитые органы осязания, а не зоны зрительных призм. Трилобиты, повидимому, в основном вели придонный образ жизни, ползали по илистому грунту и при этом часто свертывались; мало вероятно, чтобы при таком образе жизни на вентральной стороне животного могли выработаться органы зрения. Что же касается осозательных щетинок и расположения их пучками на некоторых участках гипостомы, в частности на макуле, то присутствие их в непосредственном соседстве с ртом было, возможно, полезно животному.

Мы считаем, что Ганстрем (1926) ошибся, когда под влиянием работы Линдстрема, по аналогии с ископаемыми членистоногими (трилобитами), описал вентральные глаза у *Limulus*. Повидимому, прав Паттен (Patten, 1894), утверждавший, что этот орган является органом обоняния.

Детальное изучение микроскопического строения панцырей некоторых трилобитов дает нам право считать установленным, что у этих животных вся наружная поверхность тела была покрыта многочисленными тонкими чувствительными щетинками. Осозательные щетинки переднего края головного щита и свободных щек позволяли трилобиту как бы „ощупывать“ грунт. Возможно, что тонкие волоски, разбросанные по всей поверхности панцыря, воспринимали движение воды. Щетинки вокруг глаза, повидимому, играли роль чувствительных органов глаза, подобно тому, как это наблюдается у речного рака, краба, *Limulus*, у которых глаза окружены со всех сторон пучками щетинок. Щетинки на гипостоме и в особенности на ее макуле, по всей вероят-

ности, позволяли трилобиту определять характер пищи, прежде чем она попадала в его рот. Таким образом, можно думать, что здесь пучки осязательных волосков могли в какой-то степени выполнять роль вкусовых рецепторов.

Следует иметь в виду, что чувствительные щетинки имелись и на многих участках панцыря трилобитов. Об этом свидетельствует наличие разбросанных многочисленных углублений, например на головных и хвостовых щитах *Shaenus* и других родов. Все эти щетинки, очевидно, являлись аппаратами, воспринимающими осязательные раздражения.

Выше уже было отмечено, что панцырь трилобитов имеет микроструктуру, сходную с микроструктурой современных членистоногих. Трилобиты Прибалтики отличаются хорошей сохранностью, и в тонких шлифах можно довольно отчетливо наблюдать все детали строения их панцыря (рис. 5, B, C).

Современные членистоногие вследствие наличия твердого наружного скелета не могут увеличивать свои размеры и поэтому они периодически линяют.

Кутикула членистоногих состоит из трех слоев: внутреннего — эндокутикулы, среднего — экзокутикулы и наружного — эпикутикулы. При линьке под старой кутикулой постепенно образуется новая, когда

образование ее закончено, — старая кутикула разрывается и сбрасывается. Процесс этот совершается следующим образом. Перед началом образования новой кутикулы личинные железы (*gl* — рис. 7) выделяют жидкий секрет (*mf* — рис. 7), который проникает в пространство между уже вновь образовавшейся эпикутикулой (*ep₁* — рис. 7, A) и отслаивающейся старой эндокутикулой (*oc* — рис. 7, A). Секрет не действует на эпикутикулу и экзокутикулу, но растворяет эндокутикулу. В то же время под нерастворяющейся новой эпикутикулой (*ep₁* — рис. 7, B) клетки гиподермы выделяют новую эндокутикулу (*end* — рис. 7, B). К моменту, когда она станет достаточно толстой, старая эндокутикула (*oc* — рис. 7, B) оказывается полностью растворенной, а тонкая эпикутикула (*ep* — рис. 7, B) по тем линиям, где экзокутикула отсутствует, разрывается под действием различно осуществляемого давления на нее изнутри и сбрасывается вместе с нижележащей экзокутикулой.

В палеонтологической литературе не раз высказывалось мнение, что панцырь трилобитов также подвергался линьке. Предпринятое нами изучение микроструктуры панцыря трилобитов в тонких шлифах позволило получить некоторые фактические данные, подтверждающие это предположение.

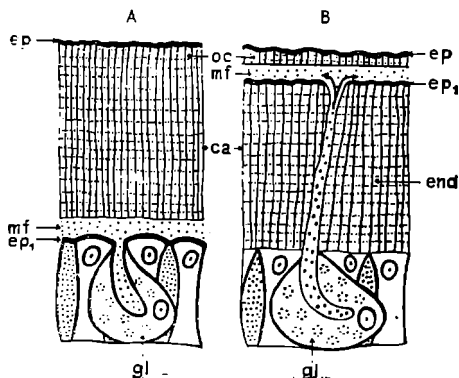


Рис. 7. Линька кутикулы, в которой экзокутикула отсутствует. А — образование новой эпикутикулы: растворение старой эндокутикулы едва началось; В — растворение старой эндокутикулы почти закончено: *ep* — старая эпикутикула; *ep₁* — новая эпикутикула; *oc* — старая эндокутикула; *end* — новая эндокутикула; *gl* — личинная железа; *mf* — личинная жидкость; *ca* — поровые каналцы.

Если панцырь трилобитов подвергался линьке, то она должна была сопровождаться растворением старого панцыря и образованием нового. Трилобиты гибли в разные моменты своей жизни, поэтому среди огромного количества сохранившихся панцырей этих животных мы должны были встретить панцыри таких особей, которые погибли в момент, когда растворение старого панцыря и образование нового началось, но не дошло еще до той стадии, когда старый слой стал тонким и был сброшен. На такой стадии в вертикальных разрезах панцырей мы предполагали увидеть щель между старым и новым слоями, т. е. найти полость резорбции. И нам удалось ее установить.

Иногда в вертикальных разрезах панцырей в разных участках мы наблюдали узкую полость, разделяющую внутренний и внешний слои панцыря. Особенно отчетливо мы видели это на одном вертикальном разрезе гипостомы *lepidurus* Niesz. (табл., фиг. 11, рис. 8), где примерно

в середине толщи панцыря, пронизанного поровыми каналами (*a* — рис. 8), оказалась узкая полость резорбции (*b* — рис. 8), расширяющаяся к боковым краям гипостомы.

Следует отметить, что полость резорбции вентральной пластинки (*c* — рис. 8) на боках (*e* — рис. 8) не сливается с полостью резорбции дорзальной пластинки (*d* — рис. 8). Это обстоятельство заставляет нас предполагать, что растворение старого панцыря не во всех участках тела трилобита начиналось одновременно.

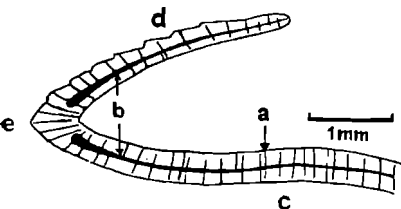


Рис. 8. Линька панцыря у трилобитов. Вертикальный разрез части гипостомы. *a* — поровые каналцы; *b* — полость резорбции, возникающая в процессе линьки панцыря; *c* — вентральная сторона гипостомы; *d* — дорзальная сторона гипостомы; *e* — наружный край гипостомы.

При этом возможно, что скорость растворения панцыря не всюду была одинаковой. Повидимому, необходимо было, чтобы до известного момента старый панцырь в некоторых участках еще продолжал держаться на теле животного. Возможно, таким участком у гипостомы и являлись ее наружные края (*e* — рис. 8).

Дальнейшее растворение наружного слоя панцыря, несомненно, продолжалось до тех пор, пока резорбционные полости на краях гипостомы не сливались друг с другом. После этого слой старого тонкого панцыря сбрасывался с гипостомы в виде очень тонкой пленки. Необходимо заметить, что резорбционные щели в панцыре трилобитов встречаются довольно редко. Возможно, что это служит указанием на то, что рост трилобитов был относительно медленным и линька панцыря происходила сравнительно редко.

Выражаю глубокую благодарность проф. А. П. Быстрову за повседневную помощь, оказанную мне при выполнении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Гёксли Т. Г. 1900. Рак.
 Иванов. П. П. 1933. Die embryone Entwicklung von *Limulus mollucanus*, Zoologische Jahrbücher (Anatomie), Bd. 56, Heft 2. s. 163—348.
 Уингелсуорт В. Б. 1937. Физиология насекомых.
 Эйхвальд Э. 1854. Атлас к палеонтологии России.

- Эйхвальд Э. 1861. Палеонтология России.
- Brögger W. C. 1882. Die Silurischen Etage 2 und 3.
- Hansström B. 1926. Das Nervensystem und die Sinnesorgane von *Limulus polyphemus*. Lunds Universitets Arsskrift, N. F., Adv. 2, Bd. 22, N 5. Kongl. Fysiografiska sällskapetets Handl N. F., Bd. 37, N 5.
- Lindström C. 1901. Researches on visual organs of the Trilobite. Kongl. Svenska Vet. Acad. Handl. Bd. 34, N 1.
- Patten W. 1894. Morphology of brain und sense organs of *Limulus*. Quarterly Journal of Microscopical science, N 137, N. S., p. 1—97.
- Raymond P. 1920. The Appendages, Anatomy and Relationships of Trilobites. Mem. Connekt. Acad. vol. 7.
- Schmidt F. 1898—1906. Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten. Abt. 5.
 Lief. 1. Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersb., Ser. 8, Bd. 6, N 11, 1898,
 Lief. 2. " " " " " " " " 8, Bd. 12, N 8, 1901,
 Lief. 3. " " " " " " " " 8, Bd. 14, N 10, 1904,
 Lief. 4. " " " " " " " " 8, Bd. 19., N 10, 1906.
- Siegfried P. 1936. Über das Pandersche Organ bei den Asaphiden des ostbaltischen Ordoviciums. Publ. of the Geolog. Institution of the University of Tartu, N 49.
- Volborth A. 1857. In Verhandlungen der Russ. Kais. Min. Gesellschaft zu St. Pétersbourg, S. 168.
- Volborth A. 1863. Über die mit glatten Rumpfgliedern versehenen russischen Trilobiten. Mém. de l'Academie Imper. des Sciences de St. Pétersbourg, Ser. 7, t. 6. № 2.
-