

ZOFIA KIELAN

## O nowym trylobicie z rodzaju *Ceraurus* i znaczeniu kolców głowowych w ontogenezie i filogenezie trylobitów

TREŚĆ: Wstęp. — I. Opis *Ceraurus intermedius* n. sp. i jego larw: *Ceraurus intermedius* n. sp.: A. Formy dorosłe, B. Larwy — II. Uwagi o kolcach brzeżnych cefalonu trylobitów; A. Występowanie kolców głowowych u larw; B. Występowanie kolców głowowych u form dorosłych; C. Interpretacje i wnioski — Literatura cytowana

### WSTĘP

Opisany w niniejszej notatce gatunek pochodzi z górnego ordowiku (ashgill, poziom ze *Staurocephalus clavifrons*) z miejscowości Brzezinki pod Mąchocicami (arkusz Kielce) i Wólka pod Nową Słupią (arkusz Bodzentyn) w Górach Świętokrzyskich.

Fauna górnego ordowiku w Górach Świętokrzyskich została odkryta przez J. Czarnockiego (1939, 6)\*. Materiały zebrane przez Czarnockiego w 1938 r. w Wólce, a następnie w 1939 r. w nowoodkrytym punkcie w Brzezinkach, uległy częściowemu zniszczeniu w czasie działań wojennych. W roku 1951 J. Czarnocki przekazał mi ocalałą część materiałów. W latach 1952 i 1953 powtórzyłam w terenie eksploatację skamieniałości w wymienionych miejscowościach. Prace terenowe wymagające zastosowania poważnych robót ziemnych prowadziłam z ramienia Instytutu Geologicznego. Z zebranych skamieniałości wydzieliłam trylobity, które stanowić będą przedmiot opracowania monograficznego.

Niniejsza notatka obejmuje opis jednego tylko gatunku. Ze względu na znaczenie teoretyczne zachowanych stadiów ontogenetycznych opracowanie to wyodrębniłam jako poświęcone zagadnieniu specjalnemu.

Prace kameralne wykonałam w roku 1954 w Zakładzie Paleozoologii Polskiej Akademii Nauk, kierowanym przez Prof. R. Kozłowskiego.

\* Liczby kursywą w nawiasach odsyłają do spisu literatury na końcu artykułu.

W toku opracowywania tematu miałam możność przedyskutowania licznych kwestii dotyczących mej pracy z Profesorem Kozłowskim, któremu w tym miejscu składam wyrazy podziękowania.

Dziękuję też Dyrekcji Instytutu Geologicznego, a w szczególności Dyr. B. Areniowi, za życzliwe ustosunkowanie się do mej pracy w terenie oraz za cenne wskazówki dotyczące punktów występowania fauny. Dr. A. Příbylowi z Pragi dziękuję za przesłanie mi fotokopii dwóch prac, których brak było w bibliotekach polskich. Pani M. Czarnockiej dziękuję za wykonanie zdjęć fotograficznych.

#### I. OPIS *CERAURUS INTERMEDIUS* N. SP. I JEGO LARW

Nadrodzina **Cheiruroidea** Öpik, 1937

Rodzina **Cheiruridae** Corda, 1847

Podrodzina **Cheirurinae** Raymond, 1913, emend. Öpik, 1937

Rodzaj *Ceraurus* Green, 1832

*Ceraurus intermedius* n. sp.

(pl. I, II; fig. 1, 2 w tekście)

1906. *Cheirurus insignis* Beyrich; Olin (15), s. 45, pl. I, fig. 8.

*Holotypus*: cefalon, pl. I, fig. 7.

*Paratypi*: pl. I, fig. 1-6 i 8; pl. II, fig. 1-6.

*Locus typicus*: Polska, Góry Świętokrzyskie, Wólka.

*Stratum typicum*: ordowik, ashgill, poziom ze *Staurocephalus clavifrons*.

*Derivatio nominis*: gatunek o cechach pośrednich między rodzajami *Ceraurus* i *Cheirurus*.

*Materiał*. — Około 30 kranidiów, liczne policzki ruchome. 1 cefalon jako negatyw, liczne fragmenty toraksu, 8 pygidiów. Wszystkie okazy bez pancerza, nieco spłaszczone.

*Diagnoza*. — Zarys cefalonu półkolisty, szerokość glabelli u podstawy mniejsza niż jedna trzecia szerokości cefalonu. Bruzdy boczne przecinające jedną trzecią lub mniej niż jedną trzecią szerokości glabelli. Płaty podstawowe trójkątne. Limbus z przodu glabelli bardzo wąski (sag.)<sup>1</sup>, obecny tylko w młodych stadiach. Długość kolców policzkowych równa 3/4 długości cefalonu. Jedna para kolców pygidialnych w przedłużeniu pierwszej pleury. Kolce 2,4 razy dłuższe niż długość pygidium.

<sup>1</sup> Skróty oznaczają, zgodnie z międzynarodowymi zasadami przyjętymi przy opisywaniu trylobitów, następujące kierunki pomiarów: sag. (sagitalny) — podłużny, przechodzący przez oś; exsag. (ekssagitalny) — podłużny, równoległy do osi; tr. (transwersalny) — poprzeczny, prostopadły do osi.

A. *Formy dorosłe**Opis szczegółowy*

*Cefalon.* — Zarys cefalonu półkolisty, długość waha się od 0,7 mm (stadium meraspis) do 12 mm. Szerokość glabelli u podstawy mniejsza, niż 1/3 szerokości cefalonu. Bruzdy grzbietowe bardzo głębokie, od segmentu potylicznego do trzeciej bruzdy bocznej biegną prawie równolegle odchylając się tylko bardzo nieznacznie na zewnątrz; dokoła płata czołowego uwypuklają się półkoliście, silniej. Stosunek szerokości podstawy glabelli do szerokości płata czołowego wynosi 1 : 1,2. Długość płata czołowego nieco mniejsza, niż połowa długości glabelli (bez pierścienia potylicznego). Pierwsza bruzda boczna skierowana jest skośnie ku tyłowi; przy bruzdach grzbietowych jest bardzo głęboka, po czym spłyca się i zagina silnie ku tyłowi jako płytki rowek dochodzący do bruzdy potylicznej. Płaty podstawowe trójkątne. Bruzda druga i trzecia są równoległe do siebie, poziome, przecinają jedną trzecią lub mniej szerokości glabelli. Bruzda potyliczna jest bardzo głęboko wcięta przy bruzdach grzbietowych, w części środkowej spłyca się i wygina silnie ku przodowi, tak że szerokość pierścienia potylicznego (sag.) wzrasta tu dwukrotnie. Po środku pierścienia, przesunięty nieco ku przodowi, niewielki guz potyliczny. Limbus z przodu glabelli widoczny tylko w młodych stadiach, szerokość jego (sag.) wynosi 0,09 mm przy 2,4 mm długości cefalonu. Limbus na policzkach wypukły, bruzda brzeżna wyraźna, spływająca się przy kącie policzkowym. Bruzda oddzielająca pleurę segmentu potylicznego wąska i głęboka przy bruzdach grzbietowych, ku peryferii poszerza się i spłyca. Kąty policzkowe przedłużają się w kolce podzielone płytką bruzdą podłużną na dwie listwy. Długość kolca równa trzem czwartym długości cefalonu. Szew okrąża płat czołowy, na wysokości trzeciej bruzdy bocznej odchyła się nieco na zewnątrz, otacza mały płat powiekowy, po czym, kierując się ku peryferii policzka, wygina się ku przodowi, dochodzi do bruzdy brzeżnej i przecina limbus skośnie ku tyłowi. Przy 2,7 mm długości cefalonu, płat powiekowy ma długość 0,46 mm i sięga od trzeciej bruzdy bocznej do połowy przedostatniego płata glabelli. W miarę wzrostu cefalonu oko cofa się bardziej ku tyłowi sięgając przy 12 mm długości cefalonu do pierwszej bruzdy bocznej. Płat powiekowy silnie uwypuklony. Przy 12 mm długości cefalonu i 2,2 mm długości płata wzrokowego, pokrywa go ok. 300 sześciokątnych, ściśle przylegających do siebie soczewek, o średnicy 0,07 mm. Policzek ruchomy niewielki, trójkątny. Hypostom, zachowany jedynie w formie niewyraźnego odcisku na dwóch okazach (por. pl. I, fig. 5 i pl. II, fig. 6), dochodził do bruzdy potylicznej.

*Toraks.* — Obejmuje 11 segmentów, pleury wyciągnięte w kolce. Stosunek szerokości osi (tr.) do szerokości pleury (tr.) wraz z kolcem wy-

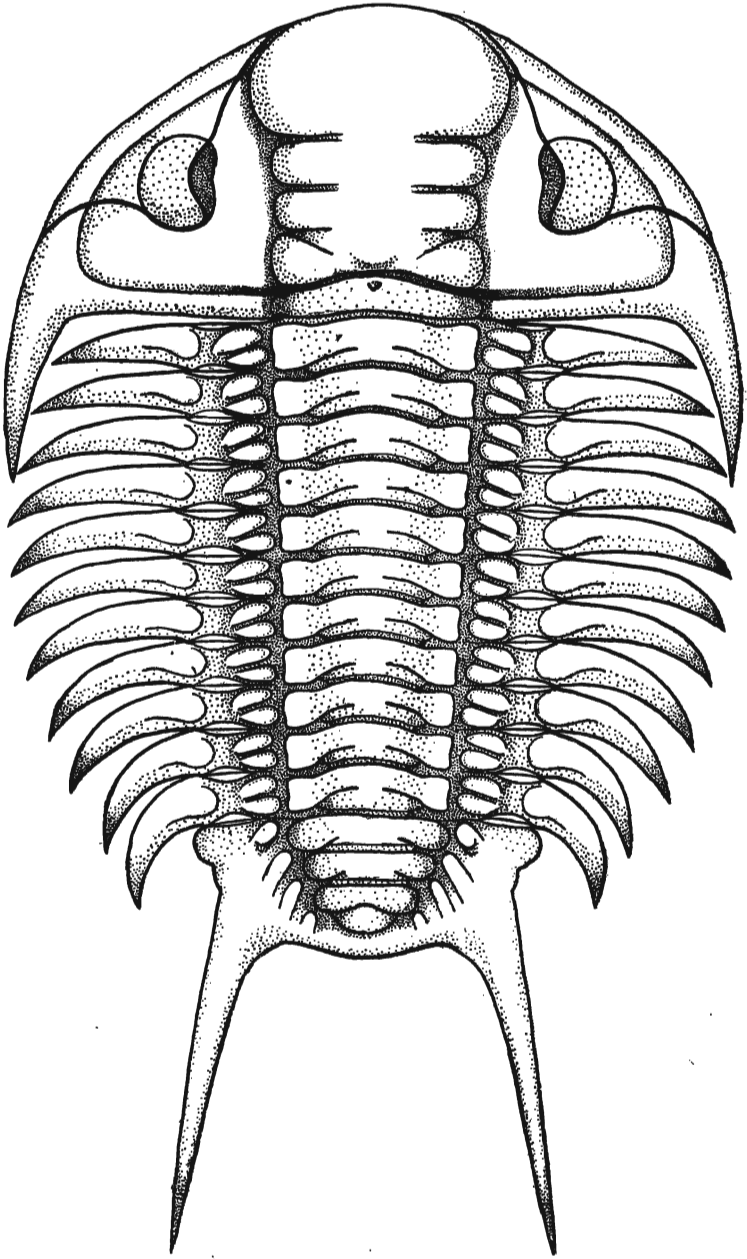


Fig. 1

*Ceraurus intermedius* n. sp. — rekonstrukcja ( $\times 3,5$ )

nosi 1 : 1,36. Pierścienie osi są płaskie w części środkowej, w pobliżu bruzd grzbietowych uwypuklają się i poszerzają wyginając się nieco ku przodowi. Bruzdy oddzielające pierścienie są szerokie w części środkowej, w pobliżu bruzd grzbietowych zwązają się i pogłębiają zaginając się jednocześnie ku przodowi. Każda pleura podzielona jest zwążeniem na część wewnętrzną i część zewnętrzną. W punkcie zwążenia znajduje się na pleurze guz. Stosunek długości (tr.) części wewnętrznej, mierzonej od bruzdy grzbietowej do środka guza, do części zewnętrznej wynosi 1 : 2,8. Część wewnętrzna podzielona jest skośną bruzdą na dwie bardzo wypukłe powierzchnie trójkątne. Brzegi (przedni i tylny) części wewnętrznej opatrzone są listewkami, położonymi we wgłębieniu i przylegającymi do odpowiednich listewek sąsiadującego segmentu. Ku peryferii, w punkcie połączenia z listewką sąsiadującego segmentu, listewki unoszą się nieco ku górze. Część zewnętrzna pleury tworzy lancetowaty kolec pleuralny, przez którego środek przebiega płytka bruzda podłużna (tr.). Kolce te na przednich segmentach odgięte tylko nieznacznie ku tyłowi, na dalszych zaginają się w tym kierunku coraz silniej. Zewnętrzna część pleury zachowana jest na wszystkich okazach tylko jako odcisk duplikatury, która się pod nią rozciągała.

*Pygidium.* — Długość pygidium wynosi 3,7 mm przy 9 mm długości cefalonu. Stosunek długości do szerokości pygidium wynosi 1 : 2,4. Oś jest silnie uwypuklona, szerokość jej mieści się w szerokości pygidium 2,2 razy. Oś obejmuje cztery pierścienie, z których pierwszy jest najbardziej uwypuklony, bruzda zaś oddzielająca go od następnego pierścienia jest bardzo szeroka. Następne pierścienie są bardziej płaskie i bruzdy oddzielające je węższe. Ostatni segment tworzy półkole zakończone oś, która nie dochodzi do końca pygidium. Na płatach bocznych widoczne są trzy pleury. Przed pierwszą pleurą z przodu pygidium znajduje się wklęsła powierzchnia, rozszerzająca się ku peryferii w postaci półokrągłego skrzydełka, poszerzającego w tym miejscu zarys pygidium. Pierwsza pleura jest bardzo duża, zajmuje znaczną część powierzchni płatów bocznych. Odchodzi ona od pierwszego pierścienia, kierując się silnie ku tyłowi, i podzielona jest, podobnie jak część wewnętrzna pleur toraksu, bruzdą skośną na dwie silnie uwypuklone powierzchnie. W przedłużeniu pierwszej pleury znajduje się kolec pygidialny, podzielony bruzdą podłużną na dwie części. Długość kolca wynosi 6,1 mm przy 2,7 mm długości pygidium. Pleury, druga i trzecia, zaznaczone są jedynie w postaci wypukłych wzniesień, skierowanych skośnie ku tyłowi. Oddzielające je bruzdy, głębokie przy bruzdach grzbietowych, spływają się ku peryferii. Czwarta pleura niewidoczna. Kontur tylnej części pygidium, zawartej między kolecami, tworzy płaski łuk.

*Ornamentacja.* — Wszystkie okazy zachowane są w formie wewnętrznych ośródek. Na negatywach zachowały się dołki, świadczące o istnieniu drobnych guzków, które pokrywały równomiernie cały cefalon, toraks i pygidium. Średnica ich wynosi 0,01 do 0,07 mm, przy 12 mm długości cefalonu. Prócz tej granulacji powierzchnia policzków (bez limbusa i pleur segmentu potylicznego) pokryta jest dołkami o średnicy od 0,01 do 0,2 mm, przy 12 mm długości cefalonu. Na pozytywach ośródek zachowały się jedynie dołki na policzkach, powierzchnia zaś pozostałych części robi na pozytywie wrażenie gładkiej.

*Podobieństwa i różnice.* — Kranidium opisane przez Oliną (1906, 15, str. 45, pl. I, fig. 8) jako *Cheirurus insignis* Beyrich, różni się od *Ch. insignis* Beyrich z Czech szerszymi policzkami i dłuższymi kolcami policzkowymi zbliżając się w ten sposób do *Ceraurus intermedius* n. sp. Dlatego też pozycję tę umieszczam w synonimice nowego gatunku. Z drugiej strony, Oliną w synonimice *Cheirurus insignis* umieszcza pozycję: *Cheirurus insignis*, Törnquist, 1884, Siljansområdets ..., str. 12, pl. I, fig. 9. Kranidium opisane przez Törnquista poddała następnie rewizji Warburg (1925, 45, str. 348, pl. IX, fig. 8-9) zaliczając je do nowego gatunku: *Cheirurus törnquisti* Warburg. *Ceraurus intermedius* n. sp. różni się od *Cheirurus törnquisti* Warburg szerszymi policzkami i dłuższymi kolcami policzkowymi. *Cheirurus insignis* Beyrich z Bornholmu, cytowany przez Ravna (1899, 21, str. 56) bez podania ilustracji, należy prawdopodobnie także do *Ceraurus intermedius* n. sp., gdyż autor wspomina o jego długich kolcach policzkowych, przy określeniu zaś stawia znak zapytania. Jest więc prawdopodobne, że *Cheirurus insignis* Beyrich na terenie Polski, Bornholmu i Szwecji w ogóle nie występuje.

Cefalon *Ceraurus intermedius* n. sp. wykazuje cechy pośrednie między cefalonami rodzajów *Ceraurus* i *Cheirurus*, co wykazuje tabela na str. 221.

Do różnic wyszczególnionych w tabeli, opartych na definicji Raymonda i Bartona (1913, 29, str. 526-527), Warburg dodaje (1925, 45, str. 340), że u wszystkich gatunków rodzaju *Ceraurus* z przodu glabelli wykształcony jest brzeg (limbus), którego brak u rodzaju *Cheirurus*. Jednakże Troedsson (1928, 43, str. 65) podaje, że u typowych przedstawicieli rodzaju *Ceraurus* z północno-wschodniej Grenlandii brak jest limbusa z przodu glabelli. Cefalon nowego gatunku ma cechy pośrednie między tymi dwoma rodzajami, jeśli natomiast idzie o pygidium, to jest ono wśród Cheiruroidea niesłychanie zmienne. Jednakże ostatnio Prantl i Příbyl (1947, 18), wyróżniając podrodzaje w obrębie rodzaju *Cheirurus*, opierają się w znacznym stopniu na cechach budowy pygidium. Już w roku 1896 Reed (30, str. 117) wyróżnił w szeroko pojętym rodzaju *Cheirurus* jedną grupę gatunków o pygidium typu *Cheirurus insignis*,

Porównanie cefalonów: *Ceraurus* Green, *Ceraurus intermedius* n. sp. i *Cheirurus* Beyrich

<i>Ceraurus</i> Green	<i>Ceraurus intermedius</i> n. sp.	<i>Cheirurus</i> Beyrich
Glabella zazwyczaj grubo granulowana, szerokość jej mniejsza, niż $\frac{1}{3}$ szerokości cefalonu	Glabella drobno granulowana, szerokość jej nieco tylko mniejsza, niż $\frac{1}{3}$ szerokości cefalonu	Glabella zazwyczaj drobno granulowana, szerokość jej równa lub większa, niż $\frac{1}{3}$ szerokości cefalonu
Bruzdy boczne przecinają mniej niż $\frac{1}{3}$ szerokości glabelli	Bruzdy boczne przecinają $\frac{1}{3}$ lub nieco mniej szerokości glabelli	Bruzdy boczne przecinają $\frac{1}{3}$ lub więcej szerokości glabelli
Pierwsza bruzda boczna zagięta pod kątem prostym	Pierwsza bruzda boczna skośnie skierowana, nieco zagięta	Pierwsza bruzda boczna skośnie skierowana
Płaty podstawowe czworokątne	Płaty podstawowe trójkątne	Płaty podstawowe trójkątne

drugą zaś — o pygidium typu *Cyrtometopus*. Ta ostatnia grupa stała się podstawą dla Raymonda i Bartona (1913, 29, str. 527) do wyróżnienia rodzaju *Cyrtometopus*.

Pygidium nowego naszego gatunku, o typowej dla rodzaju *Ceraurus* budowie, przesądza o zaliczeniu go do tego właśnie rodzaju.

### B. Larwy

*Material.* — Dwa kranidia w stadium meraspis. Okaz Nr 1 nieco spłaszczony, z zachowanymi trzema kolcami z prawej strony; okaz Nr 2 niespłaszczony, z zachowanymi kolcami: przednim i policzkowym z prawej strony, a z ułamanym kolcem środkowym (por. fig. 2).

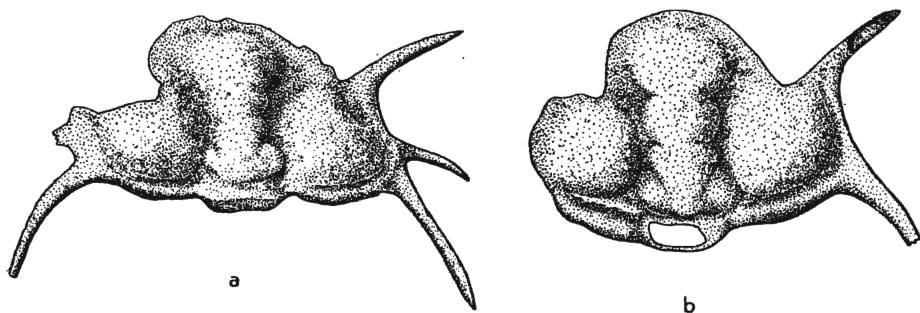


Fig. 2

Larwy trylobita *Ceraurus intermedius* n. sp. — stadium meraspis  
a okaz Nr 1, b okaz Nr 2 (wymiary podane na str. 222)

Wymiary:	Okaz Nr 1 mm	Okaz Nr 2 mm
Długość cefalonu	0,7	1
Szerokość cefalonu	1,4	1,7
Długość glabelli	0,57	0,77
Szerokość limbuse przed glabellą (sag.)		0,06
Szerokość glabelli u podstawy	0,27	0,4
Szerokość płata czołowego	0,34	0,5
Długość pierwszego kolca bocznego	0,46	0,38
Długość drugiego kolca bocznego	0,3	
Długość kolca policzkowego	0,53	0,3

Zarys tarczy jest węższy niż półkole. Bruzdy grzbietowe głęboko wcięte. Glabella w profilu poprzecznym silnie uwypuklona. Pierścień potyliczny szeroki (sag.). Trzy krótkie bruzdy boczne: pierwsza głęboka, skierowana skośnie ku tyłowi i nie dochodząca do bruzdy potylicznej, druga i trzecia — poziome. Z przodu glabelli wyraźny płaski limbus. Szew biegnie wokół glabelli, w połowie długości płata czołowego odchyła się na zewnątrz, na wysokości trzeciej bruzdy bocznej gwałtownie zagina się pod kątem ostrym i kieruje się ku peryferii, skośnie ku przodowi. Nie zachowały się policzki ruchome i oczy. Policzki stałe duże, silnie uwypuklone. Pleura segmentu potylicznego wypukła, bruzda potyliczna głęboka. Limbus słabiej uwypuklony, niż pleura segmentu potylicznego, bruzda brzeżna płytsza, niż bruzda potyliczna. Kolec policzkowy długi, skierowany w bok i ku tyłowi. Przed kolcem policzkowym, na zewnętrznym brzegu policzka stałego, dwa kolce; przedni, umieszczony w przedłużeniu tylnej gałęzi szwu twarzewego, w przednim bocznym kącie cefalonu i skierowany skośnie ku przodowi i w bok; tylny, krótszy, umieszczony z przodu bruzdy potylicznej, skierowany w bok i nieco ku tyłowi. Cała powierzchnia glabelli i policzków pokryta drobnymi guzeczkami.

## II. UWAGI O KOLCACH BRZEŻNYCH CEFALONU TRYLOBITÓW

W części poprzedniej opisano larwy *Ceraurus intermedius* n. sp. w stadium meraspis, opatrzone trzema parami kolców głowowych. Obecnie rozpatrzone będzie zagadnienie, jakie znaczenie należy przypisać kolcom, występującym niekiedy na brzegach cefalonu w rozwoju larwalnym trylobitów.

Kolce występujące w rozwoju larwalnym trylobitów mogą być interpretowane jako cechy bądź palingenetyczne, bądź cenogenetyczne. W pierwszym ujęciu kolce byłyby określonymi jednostkami morfologicznymi, związanymi z pierwotną metamerią cefalonu i reprezentowałyby zakończenia pleuralne segmentów wchodzących w skład głowy,



a więc tworzyłyby elementy o istotnym znaczeniu filogenetycznym. W drugim ujęciu kolce byłyby jednostkami wtórnymi, powstałymi w związku z przystosowaniem larwy do określonego trybu życia, i, co za tym idzie, bez znaczenia filogenetycznego.

Przy rozpatrywaniu tego zagadnienia poruszona będzie również kwestia interpretacji szwu twarzowego. Przy ujmowaniu bowiem kolców twarzowych, jako elementów związanych z pierwotną metamerią cefalonu, szew twarzowy bywa zazwyczaj traktowany jako określona jednostka morfologiczna, mianowicie jako granica między segmentem ocznym a segmentami za nim idącymi, policzki ruchome odpowiadałyby w takim razie pleurom tego segmentu.

Dyskusję nad wyróżnionymi zagadnieniami rozpocznę od przeglądu materiału faktycznego, zgromadzonego dotychczas na temat występowania „dodatkowych“ kolców głowowych u trylobitów, rozpatrując oddzielnie kolce te u larw, oddzielnie u osobników dorosłych.

#### A. Występowanie kolców głowowych u larw

Larwy trylobitów w stadium protaspis są to wypukłe zazwyczaj okrągłe lub owalne tarczki, bądź pozbawione jakichkolwiek wyrostków w postaci kolców, bądź opatrzone jedną parą kolców, która przechodzi do stadium dorosłego jako kolce policzkowe. W kilkunastu jednakże przypadkach stwierdzono, że w rozwoju larwalnym (w stadium protaspis, bądź meraspis) na brzegu cefalonu występuje nie jedna, lecz dwie lub trzy pary kolców. Te „dodatkowe“ kolce (jedna lub dwie pary) w toku dalszego rozwoju osobniczego ulegają redukcji bądź zupełnej, bądź częściowej, pozostała zaś para przechodzi do stadium dorosłego jako kolce policzkowe.

Obecność kolców „dodatkowych“ w rozwoju larwalnym stwierdzono w rozwoju Olenellidae, jak też w rozwoju form tyłopoliczkowych i przodopoliczkowych<sup>2</sup>.

W rozwoju licznych Olenellidae, np. u *Elliptocephala asaphoides* Emmons (Ford 1877, 8 i Walcott 1910, 44; por. także naszą fig. 3f), u *Pseudumias hansenii* Poulsen (Poulsen 1932), u *Holmia kjerulfi* Linnarsson (Størmer 1942, 37) i u licznych innych, z tyłu za kolcami, które przejdą do stadium dorosłego, jako kolce policzkowe, znajduje się druga para kolców.

<sup>2</sup> W nowoczesnych klasyfikacjach trylobitów (Rasetti 1948, 20, Hennigsmoen 1951, 9 i Hupé 1953, 12) zarzuca się na ogół podział na rzędy, jako jednostki sztuczne, zostawiając jako jedyne jednostki naturalne nadrodziny. Zgadzam się z podstawami takiej klasyfikacji, lecz terminów: tyłopoliczkowe — Opisthoparia i przodopoliczkowe — Proparia używać będę dla określenia grup morfologicznych o jednokowym przebiegu szwu twarzowego.

W rozwoju *Olenelloides armatus* (Peach 1894, 16 i Walcott, l. c., p. także naszą fig. 3c) i *Olenellus gilberti* Meek (Walcott, l. c. i nasza fig. 3e) stwierdzono w stadium meraspis obecność trzech par kolców głowowych na bokach cefalonu. U *Olenelloides armatus* kolce są dłuższe, niż u *Olenellus gilberti*.

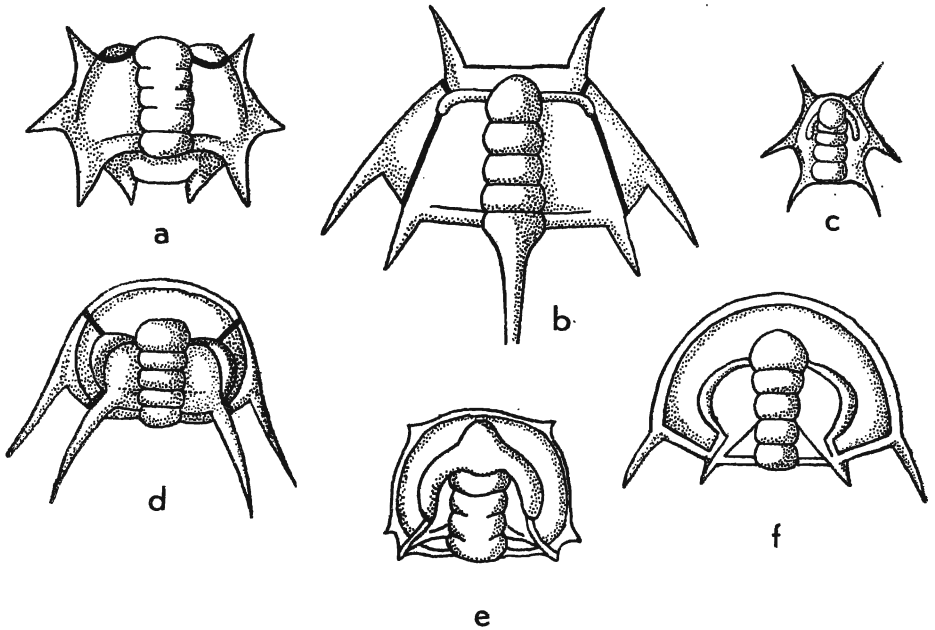


Fig. 3

Przykłady larw trylobitów opatrzonych kolcami głowowymi

a *Acanthoparypha perforata* Whitt. & Evitt (wg Whittingtona i Evitta, 1953), b *Leptoplastus salteri* (Callaway) (wg Rawa, 1926), c *Olenelloides armatus* Peach (wg Walcotta, 1910), d *Paradoxides pinus* Holm (wg Westergårda: 1936), e *Olenellus gilberti* Meek (wg Walcotta, 1910), f *Elliptocephala asaphoides* Emmons (wg Walcotta, 1910)

W dalszym rozwoju *Olenellus gilberti* przedni i tylni kolec ulegają redukcji, środkowy zaś rozrasta się i przechodzi do stadium dorosłego jako kolec policzkowy. Przez analogię można by przypuszczać, że u *Olenelloides armatus*, którego dalszy rozwój nie jest znany, kolec policzkowy powstanie z kolca środkowego.

W rozwoju form tyłopoliczkowych kolce występują u kilku gatunków rodzaju *Paradoxides*, przy czym najlepiej poznane są u *Paradoxides pinus* Holm (Westergård 1936, 46, por. także naszą fig. 3d), gdzie występuje jedna dodatkowa para kolców, umieszczona, w stosunku do kolców policzkowych, z tyłu, tuż za tylną gałęzią szwu twarzowego. W rozwoju *Olenus gibbosus* (Wahlenb.), w stadium protaspis występuje początkowo

tylko para dodatkowych kolców, umieszczona w tylnej części cefalonu (Strand 1927, 38). W miarę dalszego rozwoju kolce te ulegają redukcji, niezależnie zaś, z przodu od nich, rozwijają się na ruchomych policzkach kolce, które przechodzą do stadium dorosłego.

W rozwoju dolno-ordowickich form tyłopoliczkowych stwierdzono obecność trzech par kolców głowowych: u *Leptoplastus salteri* (Callaway), w stadium meraspis (Raw 1925, 22; por. naszą fig. 3b) oraz u *Menoparia genalunata* Ross lub *Scinocephalus solitecti* Ross (Ross 1951, 35), począwszy od stadium protaspis (stadia rozwojowe dwóch ostatnich gatunków poniżej 0,85 mm są nie do odróżnienia). W rozwoju zarówno *Leptoplastus*, jak i *Menoparia* lub *Scinocephalus*<sup>3</sup>, przednia para kolców znajduje się na policzku stałym, przed gałęzią przednią szwu twarzowego, druga — na policzku ruchomym, trzecia — na policzku stałym, za tylną gałęzią szwu twarzowego. W miarę rozwoju osobniczego, pierwsza i trzecia para kolców ulegają redukcji, środkowa zaś przechodzi do stadium dorosłego jako kolce policzkowe.

W rozwoju licznych form przodopoliczkowych stwierdzono obecność trzech par kolców głowowych. U dolno-ordowickich gatunków (Ross 1951, 34 i 35) *Protopliomerops superciliosa* Ross i *Pseudocybele nasuta* Ross<sup>3</sup> znane są one w stadium protaspis. U trylobitów środkowo-ordowickich, opisanych w znakomitym opracowaniu okazów skrzemionkowanych przez Whittingtona i Evitta (1953, 47) kolce występują także u *Acanthoparypha chinopyga* Whitt. & Evitt (w stadium protaspis), *Acanthoparypha perforata* Whitt. & Evitt (protaspis, por. naszą fig. 3a), *Holia cimelia* Whitt. & Evitt (meraspis), *Holia secristi* Whitt. & Evitt (meraspis) i *Sphaeroxochus hapsidotus* Whitt. & Evitt (meraspis). Wreszcie u wyżej opisanego górno-ordowickiego gatunku *Ceraurus intermedius* n. sp. kolce występują w stadium meraspis.

Ponadto Ross (1951, 35, str. 584) w materiale swoim sygnalizuje obecność nie opisanych jeszcze larw, opatrzonych trzema parami kolców, należących do przodopoliczkowego trylobita *Kawina* sp., Whittington zaś i Evitt (1953, 47, str. 27) wspominają o obecności w materiale swoim licznych larw w stadium protaspis, opatrzonych kolcami i należących do gatunków jeszcze nie opisanych.

U wszystkich wymienionych trylobitów przodopoliczkowych kolce umieszczone są na stałych policzkach; zajmują to samo położenie za tylną gałęzią szwu twarzowego. W miarę rozwoju osobniczego dwie przednie pary przesuwają się ku tyłowi i ulegają redukcji częściowej lub zupełnej, trzecia zaś przechodzi do stadium dorosłego jako kolce policzkowe.

<sup>3</sup> Identyfikacja kolców u *Menoparia* lub *Scinocephalus* podana jest zgodnie z interpretacją Raw (1952, 26), który udowadnia, że kolce u tych form rozmieszczone są według tego samego planu, co u *Leptoplastus salteri*.

Nie stwierdzono dotychczas w rozwoju ontogenetycznym trylobitów przodopoliczkowych obecności innych kolców, umieszczonych czy to na policzkach ruchomych, czy też z przodu gałęzi przedniej szwu twarzonego. Należy również zaznaczyć, że wymienione 8 gatunków należą do jednej nadrodziny — Cheiruroidea.

Na fig. 4 podany jest schemat występowania kolców głowowych w rozwoju larwalnym różnych grup trylobitów i zestawienie nazw nadawanych tym kolcom przez różnych autorów. Znakiem *x* oznaczone są te kolce, które, zdaniem danego autora, przechodzą do stadium dorosłego jako kolce policzkowe. Zestawienie to nie podaje wszystkich autorów, którzy poruszali zagadnienie kolców głowowych, lecz zdaje się obejmować wszystkie ważniejsze nazwy nadawane kolcom. Należy dodać, że Hupé (1952, 11) uważa, że kolców fiksigenalnych<sup>4</sup> może być kilka (nie uwzględnionych w niniejszym schemacie) i nadaje im kolejne numery, zależnie od tego, z którym segmentem zaustnym związany jest według niego dany kolec.

#### B. Występowanie kolców głowowych u form dorosłych

Kilkakrotnie stwierdzono występowanie dodatkowych kolców głowowych u trylobitów w stadium holaspis. Ilustrację niektórych takich faktów podaje fig. 5 (p. str. 228).

Kolce intergenalne, występujące w rozwoju Olenellidae, zachowują się niekiedy w stadium dorosłym w postaci krótkich igiełek na tylnym brzegu cefalonu (fig. 5c; por. także Walcott 1910, 44, Poulsen 1932, 17).

Whittington i Evitt (1953, 47) wykazali, że u gatunków: *Acanthoparypha perforata*, *A. chinopyga*, *Holia cimelia* i *H. secristi* dodatkowe kolce głowowe ulegają daleko posuniętej redukcji w porównaniu z rozwojem ich w stadium larwalnym, lecz ślady ich w postaci niewielkich wzgórków, a czasem nawet kolców (największe u *Holia secristi*; por. fig. 5f), można zaobserwować i w stadium dorosłym. Są to jedyne dodatkowe kolce dorosłych przodopoliczkowych, co do których mamy pewność, że są one pozostałością po kolcach występujących w rozwoju larwalnym.

U dorosłych Cheiruroidea dodatkowe kolce głowowe obserwowano u kilku jeszcze innych gatunków. U *Sphaerocoryphe thomsoni* Reed (Reed 1906, 31, pl. XIX, fig. 1, 5-7; Begg 1940, 4, pl. IV, fig. 2) występują dwie pary kolców głowowych, rozmieszczone podobnie jak u *Holia secristi*, i przez porównanie można przypuścić (co sugerują pośrednio także Whittington i Evitt, 1953, 47, str. 27), że są one pochodzenia larwalnego.

<sup>4</sup> Fiksigenalne, tj. znajdujące się na policzkach stałych, w przeciwstawieniu do librigenalnych, związanych z policzkami ruchomymi.

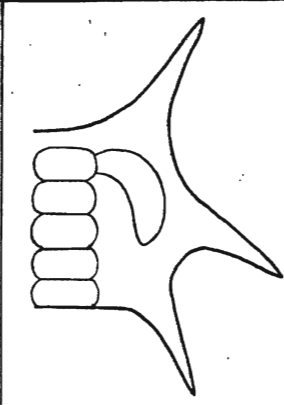
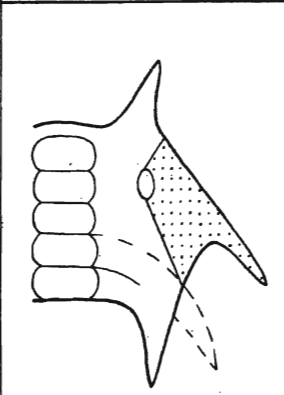
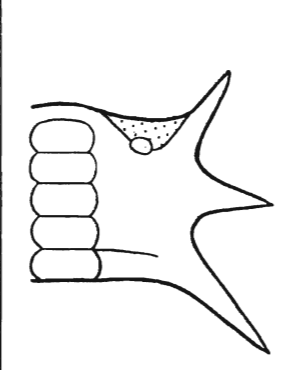
<i>Olenellidae</i>		<i>Walcott 1910</i>	<i>R a w 1925</i>	<i>Hup é 1952</i>
		<i>przednio-boczny</i> <i>antero-lateral</i>	<i>prokranialny</i> <i>procranial</i> x	<i>prokranialny</i> <i>procranial</i> x
		<i>genalny</i> <i>genal</i> x	<i>parialny</i> <i>parial</i> x	<i>librigenalny</i> czy <i>intergenalny?</i> <i>librigenal</i> or <i>intergenal?</i>
		<i>intergenalny</i> <i>intergenal</i>	<i>metakranialny</i> <i>metacranial</i>	<i>intergenalny</i> <i>intergenal</i>
<i>Opisthoparia</i>		<i>Størmer 1942</i>	<i>R a w 1925</i>	<i>Hup é 1952</i>
		<i>prokranialny</i> <i>procranial</i>	<i>prokranialny</i> <i>procranial</i>	<i>prokranialny</i> <i>procranial</i>
		<i>genalny</i> <i>genal</i> x	<i>parialny</i> <i>parial</i> x	<i>librigenalny</i> <i>librigenal</i> x
		<i>intergenalny</i> <i>intergenal</i>	<i>metakranialny</i> <i>metacranial</i>	<i>fixigenalne</i> <i>fixigenals</i>
<i>Proparia</i>		<i>Whittington i Evitt 1953</i>	<i>R a w 1952</i>	<i>Hup é 1953</i>
		<i>pierwszy-brzeźny</i> <i>first lateral</i>	<i>przygodny</i> <i>adventitious</i>	<i>prokranialny</i> <i>procranial</i>
		<i>drugi-brzeźny</i> <i>second lateral</i>	<i>przygodny</i> <i>adventitious</i>	<i>boczny</i> <i>lateral</i>
		<i>genalny</i> <i>genal</i> x	<i>metakranialny</i> <i>metacranial</i> x	<i>genalny</i> <i>genal</i> x

Fig. 4

Schemat ilustrujący występowanie trzech par kolców głowowych u trylobitów oraz nazwy nadawane kolcom przez poszczególnych autorów

Znakiem x oznaczono kolce, które, zdaniem danego autora, przechodzą do stadium dorosłego jako kolce policzkowe

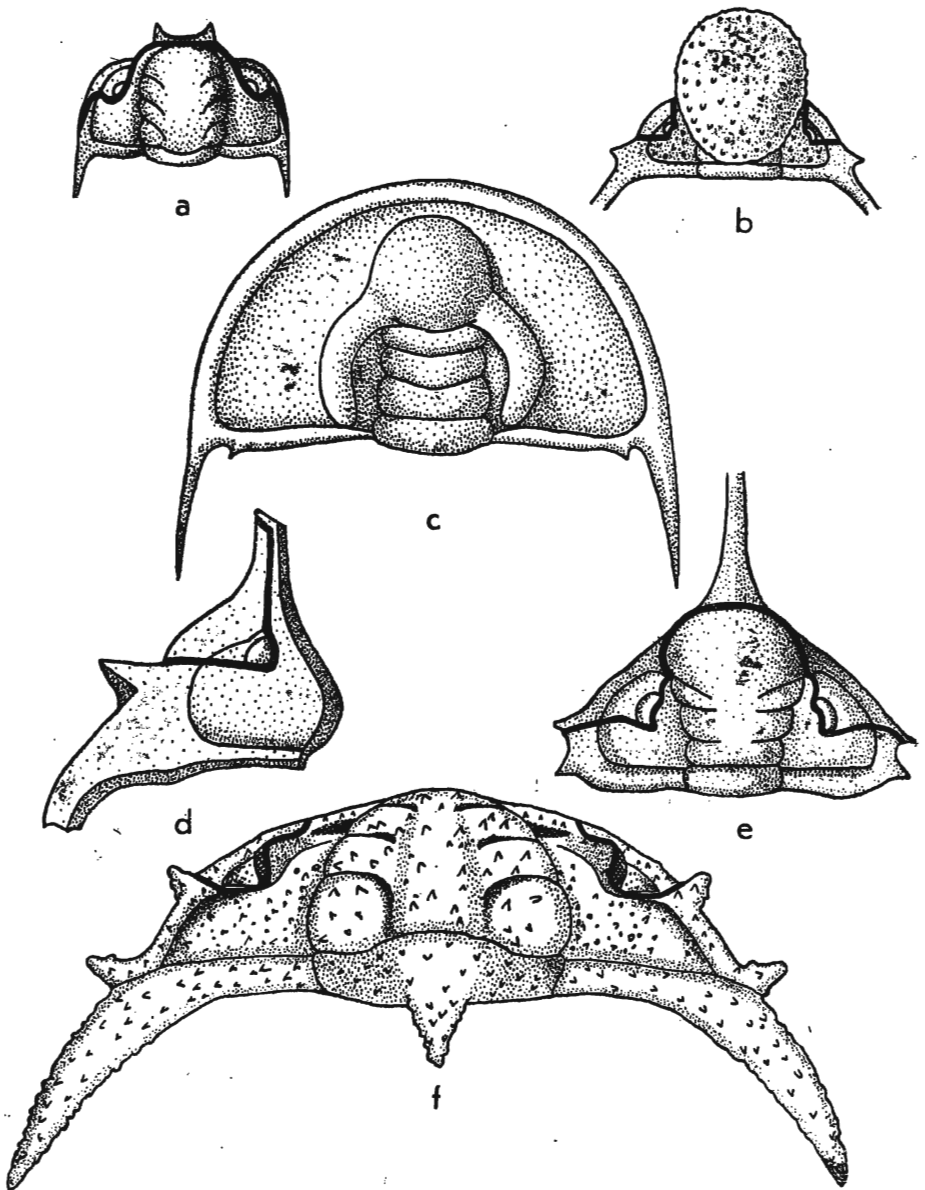


Fig. 5

Przykłady występowania dodatkowych kołców głowowych u dorosłych trylobitów  
 a *Cyrtometopus affinis* Angelin (wg Schmidta, 1881), b *Sphaerocoryphe* cf. *granulatus*  
 Angelin (wg Schmidta, 1881; z Hupégo, 1953), c *Olenellus* cf. *gilberti* Meek (wg Wal-  
 cotta, 1910), d *Sphaerocoryphe hastata* Begg, — policzek (wg Beggia, 1940), e *Probo-  
 loides pessulus* Clarke (wg Clarke, 1913), f *Holia secristi* Whitt. & Evitt (wg Whitting-  
 tona i Evitta, 1953)

U *Sphaerocoryphe hastata* Begg (l. c.; por. także fig. 5d) na stałym policzku przed kolcem policzkowym znajduje się jeden bardzo szeroki kolec z przechodzącym przez środek „grzebieniem“. Szczególna budowa tego kolca nasuwa przypuszczenie, że mógł on powstać przez zrośnięcie dwóch przednich kolców larwalnych.

U *Sphaerocoryphe* cf. *granulatus* Angelin (Schmidt 1881, 36; por. fig. 5b) na policzku stałym z przodu kolca policzkowego znajduje się jeden kolec dodatkowy. Można przypuszczać, że jedna para kolców brzeżnych (choć trudno osądzić — pierwsza czy druga) uległa tu redukcji, pozostała zaś przetrwała do stadium dorosłego. Ale jest również możliwe, że istniała tu zawsze jedna tylko ich para.

U *Cyrtometopus affinis* Angelin (por. fig. 5a) i u *C. clavifrons* Dalm. (Schmidt 1881, 36, tabl. VIII, fig. 1-2) występuje jedna para dodatkowych kolców, umieszczonych na polu preglabellarnym, odciętych od reszty cefalonu szwem twarzowym, który biegnie tu równoległe do brzegu. Kolce, umieszczone po obu bokach glabelli, są krótkie i skierowane ku przodowi. Hupé (1953, 12, str. 104) o tych zapewne kolecach mówi jako o prokranialnych, gdy wspomina, że kolce prokranialne występują w stadium dorosłym u pewnych gatunków rodzaju *Cyrtometopus* i *Telephus*. U *Telephus fractus* Barr. (Barrande 1852, 2, pl. 18, fig. 31, 32) i u *T. bispicis* Ang. (Angelin 1878, 1, pl. XLI, fig. 22a) występują podobnie rozmieszczone dwie pary krótkich kolców. Jednakże obecność u *T. wagemani* Ang. (Angelin, l. c., pl. XLI, fig. 23) w tym samym położeniu trzech par kolców wskazuje, że byłyby to raczej elementy wtórne, tzn. nie związane z metamerią cefalonu. To samo może odnosić się do kolców u rodzaju *Cyrtometopus*. Podobne elementy z przodu glabelli, wykształcone niejednokrotnie w postaci pojedynczego kolca, bądź rozdwojonego, bądź z kilkoma odgałęzieniami (por. Delo 1940, 7, pl. 9), albo też kilku kolców (por. Schmidt 1881, 36, pl. XIII), występują niejednokrotnie u różnych rodzajów trylobitów.

U dorosłych Phacopoidae stwierdzono także występowanie dodatkowych kolców bocznych u brazylijskich gatunków dewońskich *Proboloides cuspidatus* Clarke (por. fig. 5e) i *Pr. pessulus* Clarke (Clarke 1913, 5, tabl. VII, fig. 13-17). U obu tych gatunków występuje dodatkowa para kolców, umieszczonych na ruchomym policzku, tuż przed tylną gałęzią szwu twarzowego. Na okazy przedstawionym na fig. 5e położenie kolców jest takie, że szew twarzowy wchodzi częściowo w kolec przecinając dolną jego część. Obecności kolców głowowych (poza kolcem policzkowym) w ontogenezie żadnych Phacopoidae dotychczas nie stwierdzono i dlatego istnieje w tym przypadku duże prawdopodobieństwo, że mogą tu one być elementami wtórnymi, tj. powstającymi w stadium holaspis, a nie związanymi z rozwojem larwalnym.

Hupé (1952, 11, fig. 67; 1953, 12, fig. 67a) interpretuje kolce występujące przy zakończeniach płata powiekowego u dolno-dewońskiego *Scutellum paliferum* (Beyrich) — jako kolce intergenalne, będące zakończeniami pleur pierwszego i drugiego segmentu zaustnego. Ponadto, zdaniem tego autora. (1953, 12, fig. 67b), u dolno-dewońskiego *Scutellum rhinoceros* (Barr.) kolce te złąły się zapewne w jeden długi kolec skierowany ku tyłowi. Wreszcie u środkowo-dewońskiego *Scutellum furciferum* (Corda) do kolca tego dołączyć się mogła pleura trzeciego segmentu zaustnego (przedpotylicznego), tak że na budowę kolca składałyby się tu zakończenia pleuralne trzech segmentów (Hupé 1953, 12, fig. 67c). Sugestię podobnej interpretacji tych elementów spotykamy już wcześniej u Walcotta (1910, 44, str. 237), który stwierdza, że u dorosłych przedstawiceli rodzaju „*Bronteus*“ (*Scutellum furciferum* i *Sc. rhinoceros*), a także u *Agnostus granulatus* Barr. i u *A. rex* Barr. znajdujemy w stadium dorosłym ślady kolców intergenalnych.

Zastanawiając się nad powyższą interpretacją należy zwrócić uwagę na to, że kolce występujące przy płacie powiekowym *Scutellum paliferum* mogły również powstać jako przystosowanie do ochrony oka i wtedy w stosunku do metamerii cefalonu byłyby one elementami wtórnymi. Występowanie kolców na płacie powiekowym nie jest u trylobitów zjawiskiem wyjątkowym (występują one np. u rodzaju *Asteropyge*, por. Kozłowski 1923, 14, pl. V, fig. 10). U *Scutellum rhinoceros* kolec znajdujący się przy oczach jest jednym z całej grupy podobnie wykształconych kolców, znajdujących się na cefalonie. Wydaje się, że u gatunku tego istniała tendencja do wykształcania różnych kolców głowowych, powstała prawdopodobnie jako reakcja na określone warunki środowiska. Doszukiwanie się śladów metamerii cefalonu w utworach takich jak kolce, występujące u dorosłych przedstawiceli wysoko wyspecjalizowanych dewońskich trylobitów, jest bardzo mało przekonujące.

### C. Interpretacje i wnioski

Pierwszym autorem, który przypisywał kolcom duże znaczenie filogenetyczne, był F. Raw (1925, 22 i 1927, 23). Autor ten wyróżnił w rozwoju ontogenetycznym *Leptoplastus salteri* kolce prokranialne, parialne i metakranialne (por. fig. 3b) i uznał te kolce oraz związane z nimi gałęzie szwu twarzowego za określone jednostki morfologiczne, które można zidentyfikować także u innych trylobitów. Przeprowadzając porównanie rozwoju *L. salteri* z rozwojem innych trylobitów wypowiedział on pogląd, że przodkiem trylobitów była forma o głowie opatrzonej trzema parami kolców. Każda z tych trzech par może w dalszym rozwoju przetrwać i utworzyć kolce policzkowe dorosłego trylobita, gdy tymczasem pozostałe dwie pary ulegną zanikowi. Rozróżnić więc można u try-



lobitów trzy typy budowy cefalonu, zależnie od tego, z której pary kolców przodka powstają kolce policzkowe. Przetrawanie kolców metakranialnych zachodzi u typu Proparia. Przetrawanie kolców parialnych dotyczy większości rodzin trylobitów, tj. przedstawicieli Opisthoparia. Wreszcie rodzina Olenellidae ma zupełnie szczególny plan budowy cefalonu, charakteryzujący się przetrwaniem kolców prokranialnych, które cofają się ku tyłowi, w związku z czym następuje w tej rodzinie zanik szwu twarzowego.

Drugim autorem, który obszerniej zastanawia się nad znaczeniem kolców głowowych i nadaje tym elementom znaczenie palingenetyczne, jest P. Hupé (1951, 1952, 1953, 10-12). Uważa on (1951, 10, str. 479), że szew twarzowy jest to linia międzysegmentalna, ruchome zaś policzki tworzą pleury segmentu ocznego. Różnica w stosunku do poglądu Rawa polega tu na tym, że o ile w teorii Rawa przodkiem trylobitów jest forma o trzech parach kolców głowowych, gdzie za tylną gałęzią szwu twarzowego występuje jeden kolec metakranialny, tworzący zakończenie pleury segmentu potylicznego, to, zdaniem Hupégo (1953, 12, str. 105), każdy z segmentów wchodzących w skład głowy zdolny jest wytworzyć kolec. Ślady wszystkich tych kolców znaleźć można niekiedy, zdaniem Hupégo, bądź w rozwoju larwalnym, bądź w stadium dorosłym pewnych trylobitów. Størmer (1942, 37, str. 103), opierając się na danych Walcotta (1910, 44), Stranda (1927, 38) i Westergårda (1936, 46), stwierdza, że zarówno u Olenellidae, jak i u tyłopoliczkowych (Paradoxidae i Olenidae) kolce intergenalne związane są z segmentem przedpotylicznym, nie zaś z potylicznym, jak twierdził Raw (1937, 25, str. 580). Według poglądu Hupégo obie interpretacje mogłyby się złożyć w harmonijną całość, gdyż, jego zdaniem, każdy z segmentów głowowych, a więc i każdy z segmentów zaustnych może dać kolec głowowy, który byłby w tym przypadku jednym z segmentów kranialnych tylnych (fiksigenalnych).

W związku z dużym podobieństwem poglądów Rawa i Hupégo ich analizę przeprowadzę częściowo wspólnie.

Poglądy Rawa spotkały się z krytyką licznych autorów, w szczególności Swinnertona (w: Raw, 1925, 41), Raymonda (1928, 28), Stubblefielda (w: Raw, 1936, 39) i Størmera (1942, 37), szersze poparcie zyskały natomiast w wymienionych pracach Hupégo.

Od czasu ukazania się prac Rawa (1925 i 1927) zebrano szereg nowych faktów, dotyczących występowania kolców głowowych w rozwoju larwalnym trylobitów. Ostatnio Raw (1952, 26) interpretuje te fakty jako popierające jego teorię. Istotnie opisanie występowania trzech par kolców głowowych w stadium protaspis (por. rozdział I) obalałoby jeden z zarzutów, postawionych przez Swinnertona (w: Raw, 1925, 41, str. 322) i Størmera (1942, 37, str. 67), że trzy pary kolców głowowych nie występu-

ją u trylobitów w stadium protaspis. Nie wszystkie jednak nowe fakty potwierdzają pogląd Rawa. Ross (1951, 34, 35) opisał trzy pary kolców głowowych w rozwoju larwalnym trylobitów przodopoliczkowych i porównał pierwszą parę kolców występujących u *Pseudocybele nasuta* z kolcami prokranidialnymi u *Leptoplastus* podkreślając jednakże zachodzące między nimi różnice (36, str. 584). Jednakże porównaniu temu Raw (1952, 26, str. 856) kategorycznie się przeciwstawił stwierdzając, że u *Pseudocybele nasuta* zarówno kolce prokranidialne, jak i parialne zanikły (co jest charakterystyczne dla trylobitów przodopoliczkowych), a z przodu kolców metakranidialnych występują tu dwie pary kolców dodatkowych (przygodnych = adventitious), których brak u trylobitów bardziej prymitywnych. Tymczasem, jak wynika z podanych wyżej faktów, obecność trzech par kolców za tylną gałęzią szwu twarzowego stwierdzono dotychczas w tym samym położeniu u co najmniej ośmiu gatunków trylobitów przodopoliczkowych, występujących w różnych częściach świata, w dolnym, środkowym i górnym ordowiku. Pogląd, że dwie z tych par kolców są „przygodne“, nie „przygodne“ zaś są kolce prokranidialne i parialne, których w rozwoju tej grupy nigdy dotychczas nie stwierdzono, nie da się więc dłużej utrzymać.

Hupé (1953, 12, fig. 53) nazywa pierwszą parę kolców u protaspis *Pseudocybele nasuta* kolcami prokranidialnymi (por. fig. 4). Kolce te znajdują się u *Pseudocybele* za tylną gałęzią szwu twarzowego. Jeśli przyjmiemy założenie (jak to czyni Hupé), że szew twarzowy jest szwem międzysegmentalnym, nie mogą być one uznane za homologiczne z kolcami prokranidialnymi *Leptoplastus*, lecz raczej powinny być uznane za jedno z kolców filksigenalnych. Należy tu podkreślić, że w przeciwstawieniu do poglądu Hupégo, opinia Raw (1952, 26, str. 856) jest pod tym względem konsekwentna. Hupé (1953, str. 104) mówi także o kolcach prokranidialnych u pewnych dorosłych przedstawicieli rodzaju *Cyrtometopus*. Jeżeli kolce te nie są, co jest wysoce prawdopodobne, elementami powstałymi wtórnie, właściwymi tylko formom dorosłym (por. wyżej, str. 229), to także nie mogą być one nazwane kolcami prokranidialnymi. Znajdują się one na części odciętej od reszty cefalonu szwem twarzowym, a więc związanej, zgodnie z przyjętym przez Hupégo założeniem, z segmentem ocznym. Z drugiej strony, jeżeli traktować je jako elementy będące śladami metamerii, to mogłyby być uznane za przesunięte ku przodowi cefalonu kolce parialne, nie zaś za kolce prokranidialne.

Z przedstawionych w poprzednim rozdziale faktów wynika, że jedynie w bardzo nielicznych przypadkach (*Olenellus*, *Acanthoparypha*, *Holia*) możemy stwierdzić, że wyrostki na cefalonie dorosłych trylobitów są śladami po kolcach występujących w stadium larwalnym, co zresztą

bynajmniej nie oznacza, że są one pierwotnymi zakończeniami pleuralnymi segmentów wchodzących w skład głowy. W większości natomiast przypadków (wśród rozpatrzonych tu form — *Scutellum*, *Cyrtometopus*, *Proboloides*) jest wysoce prawdopodobne, że kolce form dorosłych nie są wcale związane z rozwojem larwalnym, lecz wytworzyły się jako elementy „ornamentacyjne“, czy też określone przystosowania, właściwe formom dorosłym. Hupé natomiast rozpatruje te właśnie kolce występujące u form dorosłych jako ślady pierwotnej metamerii cefalonu i szuka w nich poparcia dla swojej teorii.

Według poglądu Rawa jak i Hupégo grupa Olenellidae — najstarszych, dolno-kambryjskich, bez wątpienia prymitywnych trylobitów, ma cechy tak wysokiej specjalizacji, jak wtórny zanik szwu twarzowego. Zagadnienie, czy brak szwu twarzowego u Olenellidae jest cechą pierwotną czy wtórną, było obszernie dyskutowane w literaturze dotyczącej tej grupy. Przegląd dyskusji na ten temat można znaleźć u Rawa (1937, 25), a ostatnio u Hupégo (1952, 11).

Pogląd Hupégo opiera się na faktach przedstawionych przez niego w znakomitym opracowaniu dolno-kambryjskich trylobitów Maroka (1952, 11). U opisanych tam przedstawicieli Olenellidae (np. *Fallotaspis tazemourtensis* Hupé; por. naszą fig. 6a) od przedniego kąta oka biegnie

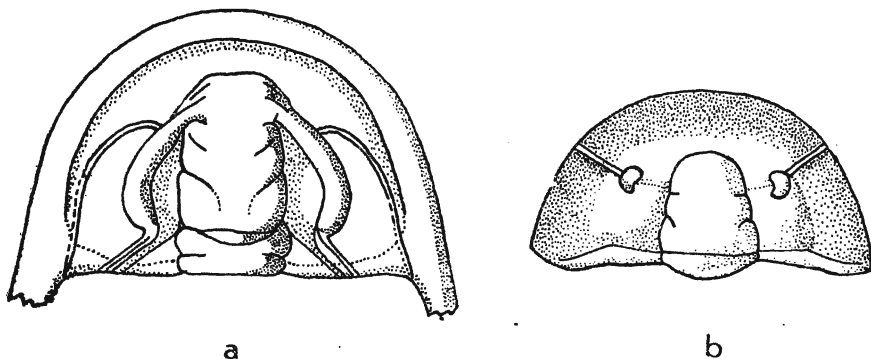


Fig. 6

a *Fallotaspis tazemourtensis* Hupé (wg Hupégo, 1952), b *Loganopeltooides zenkeri* (Billings) (wg Rasetti, 1945)

wypukła listewka skierowana ku tyłowi, dochodząca do tylnego brzegu cefalonu, tuż przed kolcem policzkowym. Podobna listewka, skierowana skośnie ku tyłowi, biegnie i od tylnego końca oka do brzegu cefalonu. Jednak zastrzeżenie, podnoszone już dawniej przez Stubblefielda (1936, 39, str. 421), które można wysunąć w stosunku do tego rozumowania, ująć możemy w formie pytania: dlaczego u wszystkich innych trylobitów ślad po niefunkcjonalnym szwie twarzowym zachowuje się w postaci rowka (*Phacopinae*, *Odontopleuridae*, *Typhloproetus* itd.), jedynie zaś

u Olenellidae tworzy on wzniesienie? Hupé (1952, 11, str. 275) stara się odeprzeć powyższy zarzut Stubblefielda stwierdzając, że ślad po niefunkcjonalnym szwie zachowuje się w formie wzniesienia także u *Kjerulfia lata* Kiaer i u *Loganopeltoides zenkeri* Billings (por. też fig. 6b). Wydaje się, że: 1<sup>o</sup> *Kjerulfia lata*, jako przedstawiciel Olenellidae, gdzie istnienie szwu nie zostało udowodnione, nie może być brana pod uwagę jako przykład odpierający powyższy zarzut; 2<sup>o</sup> „szew“ biegnący na wzniesieniu u *Loganopeltoides zenkeri* powstałby, jak to udowadnia Rasetti (1945, 19, str. 49), drogą zrośnięcia przedniej i tylnej gałęzi szwu twarzowego. Można więc, moim zdaniem, wyobrazić sobie, że przy przesuwaniu się tych gałęzi w stosunku do siebie, ściśniona, zredukowana przestrzeń ruchomego policzka utworzyła wzniesioną listewkę. Natomiast u Olenellidae, według interpretacji Hupégo, każda pojedyncza gałąź szwu twarzowego przebiegałaby na wzniesieniu, czego nie bywa w żadnej innej grupie trylobitów i co, tym samym, nie może być uważane za udowodnione.

Idąc za interpretacją zarówno Rawa jak i Hupégo otrzymalibyśmy na cefalonie Olenellidae mało prawdopodobny układ segmentów, w którym drugi segment znajdowałby się na samym przodzie cefalonu, pierwszy natomiast byłby umieszczony za nim, wtłoczony między segment drugi i trzeci.

Jeżelibyśmy przyjęli założenia tych autorów, że w związku z cofnięciem się kolców prokranidialnych ku tyłowi następuje u Olenellidae wtórny zanik szwu twarzowego, to interpretacja budowy cefalonu *Olenelloides armatus* (por. fig. 3a) byłaby trudna do przeprowadzenia. Raw interpretuje kolce występujące u *Olenelloides* jako prokranidialne, parialne i metakranidialne. Jeżeli jednak *Olenelloides* miałby reprezentować w tej grupie prymitywną budowę cefalonu, tzn. być formą larwalną, bądź neoteniczną, u której kolce głowowe zajmują jeszcze pierwotne położenie, nasuwa się pytanie, co się stało z jego szwem twarzowym, który zanikł, zanim nastąpiło jakiekolwiek przemieszczenie kolców. Jeżeli obecność szwu twarzowego stwierdzamy u przedstawicieli tej rodziny, u których nastąpiło już, zdaniem Rawa i Hupégo, odwrócenie kolców prokranidialnych ku tyłowi, to tym bardziej ślady jego obecności powinny być widoczne u tak prymitywnej formy, jaka jest *Olenelloides*.

Z rozwoju *Olenellus gilberti* (Walcott, 1910, 44) wynika, że u *Olenellidae* druga para kolców larwy przechodzi do stadium dorosłego jako kolce policzkowe, co wskazuje, że powstały one w tej grupie, podobnie, jak u tyłopoliczkowych, nie z kolców prokranidialnych, lecz z parialnych.

Raw i Hupé w swych rozważaniach wychodzą z założenia (z którego jednak Raw w 1953 r. (27, fig. 5) się wycofuje), że szew twarzowy jest szwem międzysegmentalnym. Szew twarzowy jest u trylobitów ce-

chę o określonej funkcji fizjologicznej — wzdłuż tego szwu tarcza głowowa pękała w czasie linienia. Że nie może on być odpowiednikiem szwu międzysegmentalnego, wskazuje na to jego daleko posunięta ruchliwość. Wiadomo, że w związku z zanikiem oczu szew twarzowy może ulegać przesunięciu na brzeg tarczy głowowej (np. znany fakt wędrówki szwu u dewońskich Phacopoidae; R. & E. Richter, 33), czy w innych kierunkach. Trudno przypuścić, by przy takich niewątpliwie wtórnych, związanych z przystosowaniem do środowiska, wędrówkach szwu zmieniał się metameryczny plan budowy cefalonu, by segment oczny ulegał redukcji i przesunięciu, a kosztem jego rozrastały się inne segmenty. Jest raczej wysoce prawdopodobne, że szew twarzowy przebiega u trylobitów niezależnie od segmentacji cefalonu przecinając terytoria należące ongiś do różnych segmentów. Pogląd taki zgadzałby się z interpretacją cefalonu podaną w roku 1953 przez Rawa (27, fig. 5), zaprzeczając jego poglądom poprzednim. Jednakże Raw konsekwencji ostatecznych z nowo przyjętego założenia nie wyciąga i nie daje nowej interpretacji kolców głowowych ignorując nowe fakty i utrzymując nadal, że przodkiem trylobitów była forma o trzech parach kolców głowowych, charakterystycznie rozmieszczonych w stosunku do szwu. Ponadto rozwija on dalej teorię o filogenetycznej roli kolców głowowych i uważa (1953), że trylobity wywodzą się z pierścienic i to prawdopodobnie z rodziny wieloszczetów Polynoidae. Pótwierdzenia dla swego poglądu szuka w budowie głowy przodka trylobitów, zbudowanej według jego modelu z 1925 r., tj. opatrzonej trzema parami kolców. U wieloszczetów występują na pewnych segmentach na notopodium zgrubienia zwane elytra. U Polynoidae elytra występują na pierwszym, trzecim, czwartym i szóstym, a następnie na co drugim segmencie, aż do końca ciała. Tę periodyczność segmentacji określa autor terminem „merocyklizm“. Uważa on, że elytrami wieloszczetów odpowiadają makropleury na toraksie oraz kolce głowowe występujące w rozwoju larwalnym trylobitów. Pierwsza para kolców głowy — kolce prokranialne, odpowiadałaby pierwszemu segmentowi opatrzonemu elytrami, druga para — kolce parialne, powstałyby ze zrośnięcia trzeciego i czwartego segmentu, trzecia para — kolce meta-kranialne, odpowiadałyby szóstemu segmentowi.

Można się zgodzić z ogólnymi podstawami poglądu Rawa, wypowiedzianego w ostatniej jego pracy, że szczepek stawonogów jest monofiletyczny, że trylobity są najprymitywniejszymi stawonogami i że pochodzą od Polychaeta. Szczegóły jednakże tej teorii, tj. doszukiwanie się homologii między trzema parami kolców na głowie *Leptoplastus* a elytrami u dzisiejszych Polynoidae, są zupełnie nieprzekonywające, szczególnie jeżeli wziąć pod uwagę przedstawione wyżej fakty świadczące o tym, że rozmieszczenie kolców głowowych u *Leptoplastus* sta-

nowi tylko szczególny przypadek występowania kolców, które u larw trylobitów w innych grupach są inaczej rozmieszczone.

Størmer (1942, 37, str. 94-95), a następnie Whittington i Evitt (1953, 47, str. 27) podkreślają funkcjonalne, ekologiczne znaczenie kolców głowowych występujących u larw. Podobną myśl znajdujemy u Rossa (1951, 35, str. 581), który zaznacza, że nie ma żadnych dowodów, aby kolce u opisanych przezeń form były w jakikolwiek sposób związane z segmentacją, tym bardziej, że nie ma żadnych danych o segmentacji u nich płatów bocznych cefalonu. Pewnym natomiast wydaje się, zdaniem tego autora, że kolce te są związane z planktonicznym trybem życia. Do wypowiedzi tych należy przywiązywać szczególną wagę. Jak była o tym już mowa (str. 223-226), w rozwoju pewnych przedstawicieli tyłopoliczkowych, podobnie jak i wśród Olenellidae, pojawiają się larwy opatrzone dwoma parami kolców, a u Olenellidae, u form przodopoliczkowych i u tyłopoliczkowych — opatrzone trzema parami kolców. Porównanie układu dwóch par kolców u *Paradoxides* i *Elliptocephala* wskazuje na podobne rozmieszczenie kolców w tych dwóch grupach (por. fig. 3d, f). Podobnie, porównanie układu trzech par kolców występujących u *Leptoplastus*, *Acanthoparypha* i *Olenelloides* (por. fig. 3a, b, c) wskazuje, że u form tych kolce zajmują podobne położenie w stosunku do ogólnego kształtu cefalonu. Czy oznacza to, że kolce w jednym i drugim przypadku są odpowiednio homologiczne, tzn. związane z tymi samymi segmentami jako ich pierwotne zakończenie pleuralne? Najprawdopodobniej nie. Oznaczać to może natomiast, że układ dwóch par kolców skierowanych ku tyłowi cefalonu, czy też układ trzech par kolców symetrycznie otaczających larwę mógł być z funkcjonalnego punktu widzenia korzystny i mógł powstawać w różnych grupach, prawdopodobnie niezależnie od metamerii cefalonu.

Można tu przeprowadzić porównanie z elementami typu przystosowawczego, występującymi u dorosłych trylobitów. Tak np. u środkowo-dewońskiego *Radiaspis radiata* Goldf. (Richter 1919, 32) jako elementy zwiększające powierzchnię ciała i ułatwiające utrzymywanie się w wodzie występują: dziewięć par kolców brzeżnych otaczających cefalon, kolce policzkowe, dwa kolce leżące w przedłużeniu glabelli, kolce pleur toraksu i liczne kolce otaczające pygidium. Niektóre z nich, jak np. kolce pleuralne toraksu, są niewątpliwie pochodzenia metamerycznego, większość jednakże występujących tu kolców powstała niezależnie od metamerii. To samo rozumowanie można by zastosować do kolców występujących na cefalonie w stadium larwalnym.

Dalszym argumentem przemawiającym przeciwko traktowaniu larwalnych kolców głowowych jako cech palingeneetycznych jest fakt, że

pojawiają się one wśród trylobitów sporadycznie. Nie są to bynajmniej elementy charakterystyczne dla prymitywnych szczepów trylobitów. Pojawiają się one stosunkowo często wśród Cheiruroidea, tj. w nadrodziny o cechach wysokiej specjalizacji. U najprymitywniejszych Olenellidae występują często w rozwoju larwalnym dwie pary kolców (genalne i intergenalne), obecność trzech par kolców należy raczej do wyjątków. Na przykład, wśród prymitywnego szczepu Redlichiaea (por. Kobayashi i Kato, 1951, 13) larwy są kuliste, pozbawione we wczesnych stadiach rozwoju jakichkolwiek wyrostków w postaci kolców głowowych.

Jest oczywiste, że skoro cefalon trylobitów powstał drogą zrośnięcia się kilku segmentów, kolce występujące na nim powstają z jakiegoś materiału segmentalnego i są niejednokrotnie związane z określonymi segmentami znajdując się na przykład w ich przedłużeniu, podobnie jak kolce potyliczne związane jest z segmentem potylicznym i znajduje się na jego osi. Co więcej, pewne z kolców występujących w rozwoju larwalnym niektórych trylobitów zdają się być bez wątplenia związane z określonymi segmentami i wyrastać istotnie na ich zakończeniach pleuralnych. Duży stopień prawdopodobieństwa takiej interpretacji istnieje na przykład w stosunku do kolców intergenalnych u pewnych Olenellidae czy u *Paradoxides*, gdzie zachowały się także bruzdy pleuralne segmentu przedpotylicznego. Możliwe jest, że w tych przypadkach kolce intergenalne są pierwotnym zakończeniem tego segmentu, a więc cechą palingenetyczną, lecz w równym stopniu jest prawdopodobne, że kolce te rozwinęły się u larw Olenellidae i *Paradoxides* wtórnie w punkcie odpowiadającym zakończeniu segmentu przedpotylicznego i są cechą cenogenetyczną. Sporadyczność pojawiania się kolców u larw trylobitów i różnorodność ich rozmieszczenia wśród różnych grup zdają się przemawiać za przyjęciem tej drugiej interpretacji.

Rozważania powyższe można zakończyć następującym podsumowaniem. Rozpatrzone powyżej fakty i dyskusja przemawiają za tym, że nie ma dostatecznych danych, aby kolcom głowowym, występującym niekiedy u larw trylobitów, przypisywać znaczenie filogenetyczne, więcej zaś faktów przemawia za interpretacją ich jako przystosowań larwalnych do planktonicznego trybu życia.

Zakład Paleozoologii P. A. N.  
Warszawa, w listopadzie 1954 r.

## LITERATURA CYTOWANA

1. ANGELIN N. P. *Palaeontologia scandinavica*, P. I. Stockholm 1878.
2. BARRANDE J. *Système silurien du centre de la Bohême*, vol. I. Prague et Paris 1852.
3. — *Système silurien du centre de la Bohême*, suppl. au vol. I. Prague et Paris 1872.
4. BEGG J. L. A note on the genera *Staurocephalus* and *Sphaerocoryphe*, with the description of a new species of *Sphaerocoryphe*. — *Geol. Mag.*, vol. 77, No. 4. London 1940.
5. CLARKE J. M. *Fosseis devonianos do Paraná*. Monogr. Serv. Geol. Min. Brasil, vol. I. Rio de Janeiro 1913.
6. CZARNOCKI J. *Sprawozdanie z badań terenowych wykonanych w Górach Świętokrzyskich w 1938 r. Nieznane poziomy ordowiku górnego na obszarze łysogórskim*. — *Biul. P. I. G.*, Nr 15. Warszawa 1939.
7. DELO D. M. *Phacopid Trilobites of North America*. — *Geol. Soc. Amer., Spec. Papers*, No. 29. Baltimore 1940.
8. FORD S. W. *On some embryonic forms of Trilobites from the primordial rocks at Troy, N. Y.* — *Amer. Journ. Sci.*, ser. 3, vol. 13. New Haven 1877.
9. HENNINGSMOEN G. *Remarks on the classification of Trilobites*. — *Norsk Geol. Tidsskr.*, 29. Oslo 1951.
10. HUPÉ P. *Sur les affinités des Trilobites*. — *Bull. Soc. Géol. France*, sér. 6. vol. I. Paris 1951.
11. — *Contribution à l'étude du cambrien inférieur et du précambrien III de l'Anti-Atlas Marocain*. — *Notes et Mém. Serv. Géol.*, No. 103. Maroc 1952.
12. — *Classe des Trilobites*. *Dans: Piveteau P., Traité de Paléontologie*. Paris 1953.
13. KOBAYASHI T. & KATO F. *On the ontogeny and the ventral morphology of Redlichia chinensis with description of Alutella nakamurai new gen. and sp.* — *Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. II*, vol. VIII, pt. 3. Tokyo 1951.
14. KOZŁOWSKI R. *Faune dévonienne de Bolivie*. — *Ann. Paléont.*, vol. XII. Paris 1923.
15. OLIN E. *Om de Chasmopskalken och Trinucleusskiffern motsvarande bildningarna i Skane*. — *Lunds Univ. Arsskr.*, N. F., Afd. 2, Bd. 2, No. 3. — *Kungl. Fys. Sällsk. Hand.*, N. F., Bd. 17, No. 3. Lund 1906.
16. PEACH B. N. *Additions to the fauna of the Olenellus zone of the N. W. Highlands*. — *Quart. Journ. Geol. Soc.*, vol. 50. London 1894.
17. POULSEN CH. *The lower Cambrian faunas of East Greenland*. — *Medd. Grønland.*, vol. 87. København 1932.
18. PRANTL F. & PŘIBYL A. *Classification of some Bohemian Cheiruridae (Trilobitae)*. — *Sborn. Nar. Mus. v. Praze*, vol. III, B, No. 1. Praga 1947.
19. RASETTI F. *Evolution of the facial sutures in the trilobites Loganopeltoides and Loganopeltis*. — *Amer. Journ. Sci.*, vol. 243. New Haven 1945.
20. — *Lower Cambrian Trilobites from the conglomerates of Québec*. — *Journ. Paleont.*, vol. 22, No. 1. Menasha 1948.



21. RAVN J. P. J. Trilobitfaunaen i den bornholmske Trinucleusskiffer. — Danm. Geol. Unders., vol. II, No. 10. København 1899.
22. RAW F. The development of *Leptoplastus salteri* (Callaway) and of other Trilobites. — Quart. Journ. Geol. Soc., vol. 81. London 1925.
23. — The ontogenies of Trilobites and their significance. — Amer. Journ. Sci., ser. 5, vol. 14. New Haven 1927.
24. — Mesonacidae of Comley in Shropshire, with a discussion of classification within the family. — Quart. Journ. Geol. Soc., vol. 92, pt. 3. London 1936.
25. — Systematic position of the Olenellidae (Mesonacidae). — Journ. Paleont., vol. 11, No. 7. Menasha 1937.
26. — A note on Ross „Ontogenies of three Garden City (Early Ordovician) Trilobites“. — Ibid., vol. 26, No. 5. Menasha 1952.
27. — The external morphology of the Trilobite. — Ibid., vol. 27, No. 1, Menasha 1953.
28. RAYMOND P. E. The ontogenies of Trilobites, and their significance. — Amer. Journ. Sci., vol. 15. New Haven 1928.
29. RAYMOND P. E. & BARTON D. C. A revision of the American species of *Ceraurus*. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, vol. LIV, No. 20. Cambridge, Mass. 1913.
30. REED F. R. C. Notes on the evolution of the genus *Cheirurus*. — Woodward. Mus. Notes, Geol. Mag. Dec., IV, vol. III. London 1896.
31. — The Lower Palaeozoic Trilobites of the Girvan District, Ayrshire, Pt. III. — Mon. Palaeontogr. Soc., vol. 60. London 1906.
32. RICHTER R. Vom Bau und Leben der Trilobiten. I. Das Schwimmen. — Senckenbergiana, Bd. I, No. 6. Frankfurt a/M. 1919.
33. RICHTER R. & E. Die Trilobiten des Oberdevons. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten, IV. — Abh. Preuss. Geol. L.-A., N. F., H. 99. Berlin 1926.
34. ROSS R. J. Stratigraphy of the Garden City formation in north-eastern Utah and its trilobite faunas. — Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. Bull., No. 6. New Haven 1951.
35. — Ontogenies of three Garden City (Early Ordovician) Trilobites. — Journ. Paleont., vol. 25, No. 5. Menasha 1951.
36. SCHMIDT FR. Revision der Ostbaltischen Silurischen Trilobiten, I. — Mém Acad. Imp. Sci., Ser. VII, T. XXX, No. 1. St.-Petersbourg 1881.
37. STØRMER L. Studies on Trilobite Morphology. Part II. — Norsk Geol. Tidsskr., 21. Oslo 1942.
38. STRAND T. The ontogeny of *Olenus gibbosus*. — Ibid., Bd. IX, H. 3-4, Oslo 1927.
39. STUBBLEFIELD C. J. in Raw. Quart. Journ. Geol. Soc., vol. 92, pt. 3. London 1936.
40. — Cephalic sutures and their bearing on current classification of Trilobites. — Biol. Rev., vol. 11. Cambridge 1936.
41. SWINNERTON H. H. in Raw. Quart. Journ. Geol. Soc., vol. 81. London 1925.
42. TÖRNQUIST S. L. Undersökningar öfver Siljansområdets Trilobitfauna. — Sver. Geol. Unders., ser. C, No. 66. Stockholm 1885.
43. TROEDSSON T. G. On the Middle and Upper Ordovician faunas of Northern Greenland. — Medd. Grönland, vol. LXXII. Copenhagen 1928.

44. WALCOTT C. D. Cambrian geology and paleontology I, No. 6. Olenellus and other genera of Mesonacidae. — Smith. Misc. Coll., vol. 53. Washington 1910.
45. WARBURG E. The Trilobites of the Leptaena limestone in Dalarne. — Bull. Geol. Inst. Uppsala, vol. XVII. Uppsala 1925.
46. WESTERGÅRD A. H. Paradoxides oelandicus beds of Øland. — Sver. Geol. Unders., ser. C, No. 394. Stockholm 1936.
47. WHITTINGTON H. B. & EVITT W. R. Silicified Middle Ordovician Trilobites. — Geol. Soc. Amer. Mem. 59. Baltimore 1953.

## PL. I

*Ceraurus intermedius* n. sp.

1 — Paratyp, kranidium — Brzezinki	× 3
2 — Paratyp, kranidium — Brzezinki	× 2,5
3 — Paratyp, kranidium — Wólka	× 3
4 — Paratyp, kranidium — Wólka	× 3
5 — Paratyp, część cefalonu i pygidium — Wólka	× 3
6 — Paratyp, negatyw cefalonu przedstawionego na fig. 5 — Wólka	× 3
7 — Holotyp, kranidium — Wólka	× 2,5
8 — Paratyp, kranidium — Brzezinki	× 2

Wszystkie okazy pokrywane chlorkiem amonu

## PL. II

*Ceraurus intermedius* n. sp.

1 — Paratyp, pygidium — Brzezinki	× 3
2 — Paratyp, pygidium i część toraksu — Brzezinki	× 3,5
3 — Paratyp, pygidium — Wólka	× 3,5
4 — Paratyp, toraks — Brzezinki	× 2,5
5 — Paratyp, część toraksu i pygidium — Brzezinki	× 2,5
6 — Paratyp, część cefalonu i toraksu — Brzezinki	× 2,5

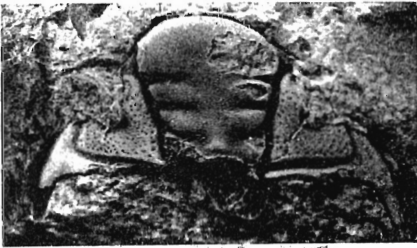
Wszystkie okazy pokrywane chlorkiem amonu



1



2



3



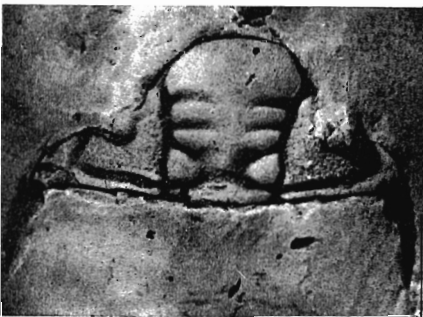
4



5



6



7



8

*(objaśnienia obok)*



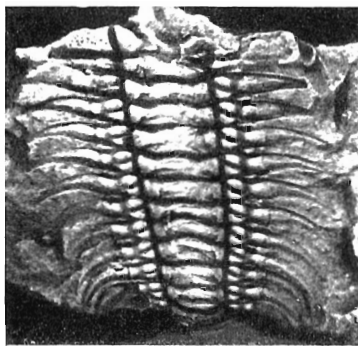
1



2



3



4



5



6

(objaśnienia na str. 240)

## НОВЫЙ ТРИЛОБИТ РОДА *CERAURUS*

и значение головных шипов в онтогенезе и филогенезе трилобитов

(Резюме)

Вид *Ceraurus intermedius* n. sp. происходит из верхнего ордовика Свентокржиских Гор (ашгилль, слой со *Staurocephalus clavifrons*). Строение головного щита (cephalon) этого нового вида обнаруживает переходные признаки между родами *Ceraurus* и *Cheirurus*, однако строение хвостового щита (pygidium), характерное для рода *Ceraurus*, позволяет зачислить его в этот род.

Два описанные автором экземпляра личинок нового вида в стадии метасис имеют длину 0,7 мм и 1 мм. Они характеризуются наличием трех пар шипов на наружном крае неподвижной щеки позади задней ветви лицевого шва. В течение онтогенеза последний шип переходит во взрослом состоянии в щечный шип, — два передних шипы исчезают.

В стадии личинки шипы головного щита у некоторых трилобитов могут быть рассматриваемы как палингенетические или ценогенетические признаки. Если их отнести к первым, можно также считать лицевой шов определенной морфологической чертой, а именно междусегментным швом, а свободные щеки — плеврами глазного сегмента.

Изменения вторичных положений шва позволяют предполагать, что его расположение у трилобитов не связано с сегментацией головного щита. Исследуя образование головных шипов у различных групп трилобитов как в стадии личинок, так и у взрослых особей, можно заключить, что нет достаточных данных, чтобы считать эти явления палингенетическими признаками.

У трилобитов в стадии личинок шипы не представляют признаков характерных для примитивных родов, они образуются спорадически, т. напр. они наблюдаются часто у специализированных в значительной степени *Cheiruroidea*. Расположение шипов у различных групп трилобитов разное и нет основания относить их к плеврам головных сегментов. Весьма возможен факт, что они образовались как приспособления этих животных в стадии личинок к условиям планктонного образа жизни.

Z. KIELAN

**A NEW TRILOBITE OF THE GENUS CERAURUS**

**and the significance of cephalic spines in the ontogeny and phylogeny of trilobites**

**ABSTRACT:** This paper gives a description of a new species of *Ceraurus* from the Upper Ordovician of the Holy Cross Mts., Poland, and of its meraspid stage. The significance of marginal cephalic spines occasionally present in the ontogeny of trilobites is discussed. Conclusions are drawn that these spines should be considered as cenogenetic and not paligenetic characters.

INTRODUCTION

The species described is from the Upper Ordovician (Ashgillian, zone of *Stauropcephalus clavifrons*), localities: Brzezinki near Machocice (Kielce quadrangle) and Wólka near Nowa Słupia (Bodzentyn quadrangle) in the Holy Cross Mts., Poland.

The Upper Ordovician fauna of the Holy Cross Mts. was discovered by the late J. Czarnocki, post-war director of the Polish Geological Institute (1939, 6)\*. A part of the material collected by him from Wólka in the year 1938 and from the newly exposed site at Brzezinki in 1939 was destroyed through war activities. The part that escaped destruction was handed over to me by Director Czarnocki in 1950. In 1952 and 1953 I repeated the prospecting work in the fossil-bearing sites here mentioned. This called for extensive earthwork which I supervised on behalf of the Polish Geological Institute. Out of the fossils collected I have separated the trilobites which are to be monographically elaborated. The present paper gives the description of but one species, picked out for particular theoretical significance of some of its well preserved ontogenetic stages.

Necessary laboratory work was carried out during 1954 in the Palaeozoological Institute of the Polish Academy of Sciences in Warsaw, with Professor Roman Kozłowski at its head. In the course of these studies I had the opportunity of discussing with Professor Kozłowski many problems connected with my work and I wish to convey to him the expression of my best thanks for his valuable comments.

Words of thanks are also due to the Managing Board of the Polish Geological Institute, particularly so to Director B. Areń, for the friendly attitude toward my field researches and for valuable advice as to the sites of faunal occurrence. I also thank Dr A. Piibyl from Prague for having supplied me with photostat copies of two papers not available in the Polish libraries.

---

\* Figures in *italics* in brackets refer to the literature quoted in the Polish text. Pages of drawings, tables and plates refer also to the Polish text.

## CONSPECTUS

### DESCRIPTION OF *CERAURUS INTERMEDIUS* N. SP. AND ITS LARVAL STAGES

Superfamily **Cheiruroidae** Öpik, 1937

Family **Cheiruridae** Corda, 1847

Subfamily **Cheirurinae** Raymond, 1913, emend. Öpik, 1937

Genus *Ceraurus* Green, 1832

*Ceraurus intermedius* n. sp.

(pl. I, II; text-figs. 1 & 2)

1900. *Cheirurus insignis* Beyrich; Olin (15), p. 45, pl. I, fig. 8.

*Holotypus*: cephalon pl. I, fig. 7.

*Paratypi*: pl. I, figs. 1-6 & 8; pl. II, figs. 1-6.

*Locus typicus*: Poland, Holy Cross Mts., Wólka.

*Stratum typicum*: Ordovician, Ashgillian, zone of *Staurocephalus clavifrons*.

*Derivatio nominis*: species with characters intermediate between the genera *Ceraurus* and *Cheirurus*.

*Material*. — Some 30 cranidia, numerous free cheeks, 1 natural cast of cephalon, numerous portions of thorax, 8 pygidia. All specimens, as internal moulds, slightly compressed.

*Diagnosis*. — Cephalon semicircular in outline, width of glabella at base less than one third that of cephalon. Glabellar furrows extending about one third or less the distance across the glabella. Basal lobe triangular. Anterior border of glabella very narrow (sag.), present only in the young stages. Length of genal spines equal to three fourths that of cephalon. One pair of pygidial spines in the extension of the first pleura. Spines 2.4 times as long as pygidium.

#### A. Adult forms

##### *Description*

*Cephalon*. — Semi-circular in outline, length oscillates between 0.7 mm. in meraspid stage up to 12 mm. Glabellar width at base less than one third that of cephalon. Dorsal furrows very deep, running subparallel from occipital segment to third glabellar furrow, slightly curving outward, round the frontal lobe rising in a more arcuate semi-circle. Width ratio at base of glabella to width of frontal lobe as 1:1.2. Length of frontal lobe somewhat less than one half that of glabella (without occipital ring). First glabellar furrow directed inward and backward, very deep at dorsal furrows, becomes shallower and curves strongly backward extending to the occipital furrow as a shallow groove. Basal lobes triangular. Second and third furrows horizontally parallel, extending inward not farther than to about one third of glabellar width. Occipital furrow very deeply notched at dorsal furrows, swings forward and becomes shallower in median part, so that width of occipital

ring (sag.) is doubled. Occipital ring with a rather small median node placed forward. Anterior border visible only on young specimens, its width (sag.) 0.09 mm, against 2.4 mm. of cephalic length. Lateral border convex, border furrow distinct, shallower at genal angles. Posterior furrow narrow and deep at dorsal furrows, widens out and becomes shallower peripherically. Genal angles extending into genal spines bifurcated by a shallow furrow. Length of spines equal to three fourths that of cephalon. Anterior branch of facial suture runs inward and forward around frontal lobe, posterior branch runs outward in curve, convex forward, extends to border furrow and sharply bends obliquely backward. Length of palpebral lobe 0.46 mm. against 2.7 mm. that of cephalon, the latter extending from third glabellar furrow to midlength of pre-occipital glabellar lobe. With increase in size of cephalon, the eye retreats reaching first lateral furrow, with cephalic length at 12 mm. Eye lobe strongly convex, with length of cephalon at 12 mm. and that of eye lobe at 2.2 mm. it is covered by about 300 hexangular facets, closely fitting, with a diameter of 0.07 mm. each. Free cheek small, triangular. Hypostome preserved only as an indistinct imprint on two specimens (pl. I, fig. 5 and pl. II, fig. 6) extending to occipital furrow.

*Thorax* of 11 segments, pleurae extending into spines. Ratio of axial width (tr.) to that of pleura (tr.) together with spine 1:1.36. Axial rings medially flat, become convex near dorsal furrows and widen out swinging forward. Interannular furrows wide in median part, become narrower and deeper near dorsal furrows curving forward. Each pleura consists of an inner and an outer part separated by a narrowing with a node. Length (tr.) ratio of inner part (from dorsal furrow to node) to that of outer part is 1:2.8. Inner part divided by deep diagonal pleural furrow into two strongly convex triangular surfaces. Anterior and posterior margins of inner part bear narrow flanges in sockets, adhering to corresponding flanges of adjacent segments. Peripherically, at point of juncture with flange of adjacent segment, these flanges somewhat elevated. Outer part of pleura forms lanceolate pleural spine with shallow horizontal furrow running in midline (tr.). Progressing posteriorly, spines are directed more strongly backward. Outer part of pleura preserved in all specimens only as imprint of doublure which stretched beneath it.

*Pygidium*. — Length of pygidium 3.7 mm. against 9 mm. that of cephalon. Length to width ratio of pygidium as 1:2.4. Axis strongly convex, axial width 2.2 times less than that of pygidium. Axis with four rings, of which the first most strongly convex with the ring furrow markedly wide. Next rings more flat with narrower ring furrows. Last segment curves semi-circularly in distal part of axis not extending to end of pygidium. Three segments visible on lateral lobes. In front of first anterior segment of pygidium is a convex area extending peripherically into a semi-circular wing thus widening here the outline of pygidium. First segment very large, extending over greater area of lateral lobes. It begins in the first ring, runs strongly backward and is divided, like the inner part of thoracic pleurae,



## CONSPECTUS

by diagonal furrow into two strongly convex parts. First segment bears long spine cut into two parts by horizontal furrow. Length of spine 6.1 mm. against 2.7 mm. that of pygidium. Second and third segment indicated only as narrow elevations directed obliquely backward. Pleural furrows deep near dorsal furrows, shallowing outward. Fourth segment invisible. Distal part of pygidium within the spines is rounded in outline.

*Ornamentation.* — All specimens preserved as internal moulds. Pits on natural casts testify to the presence of granular ornamentation uniformly covering the cephalon, thorax and pygidium. Diameter of pits from 0.01 to 0.07 mm. against 12 mm. cephalic length. In addition to granulation, surface of cheeks (border and pleurae of occipital segment not included) covered with pits, from 0.01 to 0.2 mm. in diameter, as against 12 mm. cephalic length. On internal moulds pits observed only on cheeks while surface of remaining parts of moulds appears to be smooth.

*Discussion.* — Cranidium described by Olin (1906, 15, p. 45, pl. I, fig. 8) as *Cheirurus insignis* Beyrich, differs from *Ch. insignis* Beyrich from Czechoslovakia by wider cheeks and longer cheek spines, thus coming close to *Ceraurus intermedius* n. sp. This consequently has been placed here in the synonymics of the new species. In the synonymics of his *Cheirurus insignis*, Olin includes: *Cheirurus insignis*, Törnquist, 1884, Siljansområdet... p. 12, pl. I, fig. 9. The cranidium described by Törnquist has been revised by Warburg (1925, 45, p. 348, pl. IX, figs. 8-9) being referred to a new species: *Cheirurus törnquisti* Warburg. *Ceraurus intermedius* n. sp. differs from *Cheirurus törnquisti* Warburg by wider cheeks and longer genal spines. *Ch. insignis* Beyrich from Bornholm cited by Ravn (1899, 21, p. 56) without illustrations, and *Ceraurus intermedius* n. sp. are probably conspecific, since this author mentions long genal spines in *Ch. insignis* and places an interrogation mark to its generic name. Therefore, it is probable that *Ch. insignis* Beyrich does not occur in Poland, Bornholm or Sweden.

In *Ceraurus intermedius* n. sp. the cephalon exhibits characters intermediate between the genera *Ceraurus* and *Cheirurus*, as shown in the following table:

<i>Ceraurus</i> Green	<i>Ceraurus intermedius</i> n. sp.	<i>Cheirurus</i> Beyrich
Glabella commonly with coarse granulation, its width less than one third that of cephalon	Glabella with fine granulation, its width only slightly less than one third that of cephalon	Glabella commonly with fine granulation, its width equal to or exceeding one third of cephalic length
Lateral furrows extend across less than one third of glabellar width	Lateral furrows extend across one third or less of glabellar width	Lateral furrows extend across one third or more of glabellar width
First lateral furrow bent at right angle	First lateral furrow directed obliquely, somewhat curved	First lateral furrow directed obliquely
Basal lobes quadrangular	Basal lobes triangular	Basal lobes triangular

To these differences, based on definitions of Raymond & Barton (1913, 29, pp. 526-527) Warburg (1925, 45, p. 340) adds that with all the species of the genus *Ceraurus* „the glabella is surrounded in front by narrower or wider anterior border, throughout distinctly marked off. In *Cheirurus* on the other hand, the anterior border of cranidium is marked off only at the sides“. And yet Troedsson (1928, 43, p. 65) refers to lack of anterior border in type specimens of the genus *Ceraurus* from north-eastern Greenland. The cephalon of the new species shows characters intermediate between these two genera. The pygidium of Cheiruroidae shows strong variations. Recently, however, Prantl & Přibyl (1947, 18) to a considerable extent base their assignment of subgenera within the genus *Cheirurus* on structural characters of pygidium. Reed (1896, 30, p. 117) likewise, from the largely conceived genus *Cheirurus* has separated one group of species with *Ch. insignis* type of pygidium and another one with cyrtometopian pygidium. The latter group was taken as a base by Raymond & Barton (l. c., p. 527) for the erection of genus *Cyrtometopus*. Pygidium of the new species exhibits a *Ceraurus* type of structure thus assigning it to this genus.

B. Larval stages

*Material.* — Two meraspid cranidia. Specimen No. 1 somewhat flattened out, with three spines on right side, specimen No. 2 not flattened out, with anterior and genal spines on right side — second lateral spine broken off (comp. text-fig. 2).

*Dimensions*

	Spec. No. 1	Spec. No. 2
	<i>mm</i>	<i>mm</i>
Length of cephalon	0.7	1.0
Width of cephalon	1.4	1.7
Length of glabella	0.57	0.77
Width of anterior border (sag.)		0.06
Width of glabella at base	0.27	0.4
Width of frontal lobe	0.34	0.5
Length of first lateral spine	0.46	0.38
Length of second lateral spine	0.3	
Length of genal spine	0.53	0.3

Cephalon sub-semicircular in outline. Dorsal furrows deep. Cross section of glabella strongly convex. Occipital ring wide (sag.). Three short glabellar furrows, first deep, directed inward and backward, not reaching occipital furrow; second and third directed inward. Anterior border distinct and flat. Suture runs round glabella curving outward at midlength of frontal lobe; at level of third glabellar furrow it bends at an acute angle and runs forward and outward. Free cheeks and eyes unknown. Fixed cheeks large, strongly convex. Posterior border convex, occipital furrow deep. Lateral border less strongly convex than posterior border, marginal furrow shallower than occipital. Genal spine long, directed backward and

## CONSPECTUS

slightly outward. Two spines, anterior to cheek spine, on exterior border of fixed cheek. First in continuation of the posterior branch of facial suture, directed forward and slightly outward, second shorter, anterior to occipital furrow, directed outward, slightly backward. Surface of glabella and cheeks ornamented by minute granules.

### ON LATERAL CEPHALIC SPINES OF TRILOBITES

In this chapter the author discusses the significance of spines occasionally found on cephalic borders in larval stages of trilobites, such as described hereabove in the case of *Ceraurus intermedius* n. sp.

Spines of larval trilobites appearing in ontogenetic development, of trilobites may be interpreted either as palingenetic or cenogenetic features. The first interpretation assigns to these spines the value of morphological entities connected with primary metamerism of cephalon. They would here be the pleural termination of cephalic segments, thus constituting features of real phylogenetic value. The other interpretation makes of spines secondary entities whose development resulted from adaptation of the larva to its mode of life, and consequently it is without phylogenetic significance. The interpretation of cephalic suture will also be discussed. For, when considering cephalic spines as features connected with primary segmentation of the cephalon, the facial suture is commonly taken as a morphological entity, namely as the intersegmental boundary separating the ocular segment from other segments and in this case the free cheeks are usually interpreted as pleurae of this segment.

The author begins her discussion by reviewing data so far collected in respect to the occurrence of „additional“ cephalic spines in trilobites. Spines of larvae and those of adult specimens will be dealt with independently.

#### *Cephalic spines in larvae*

The protaspids of trilobites are usually convex, circular or discoid bodies, either devoid of any spine-like appendices, or provided with one pair of spines persisting as genal spines in the adult. In a dozen or so cases, however, the presence was detected not of one but of two or three pairs of marginal cephalic spines in the protaspid or meraspid stage of larval development. One or two pairs of these „additional“ spines are subject to total or partial reduction in the course of ontogeny, while the remaining pair persists as genal spines of the adult.

The presence of additional spines in larval development has been ascertained in Olenellidae, as well as in developmental stages of opisthoparians and proparians<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> In modern classification of trilobites (Rasetti 1948, 19, Henningsmoen 1952, 9, and Hupé 1953, 12) the earlier separation into orders is discarded as artificial, superfamilies being retained as the only natural units. Though agreeing with the principles of the new classification, the present author will use the terms Opisthoparia and Proparia for the definition of morphological groups showing the same course of facial suture.

Posterior to that pair of spines which persist as genal spines of the adult, a second pair is found in the protaspids of many Olenellidae, to say in *Elliptocephala asaphoides* Emmons (Ford 1877, 8 and Walcott 1910, 44; comp. also our fig. 3f), in *Paedumias hansenii* Poulsen (Poulsen 1932, 17), in *Holmia kjerulfi* Linnarsson (Størmer 1942, 37) and in many others.

*Olenelloides armatus* Peach (Peach 1894, 16 and Walcott, l. c.; see also our fig. 3c), and *Olenellus gilberti* Meek (Walcott, l. c.; see also our fig. 3e) in meraspid stage have three pairs of lateral cephalic spines. In *Olenelloides armatus* Peach these spines are longer than those in *Olenellus gilberti* Meek.

In the later developmental stage of *Olenellus gilberti*, the anterior and posterior spines are reduced, while the median enlarges and persists as the genal spine of the adult. A comparison leads to the suggestion that in *Olenelloides armatus* whose later ontogeny is unknown, the genal spine will originate from the median.

In the development of opisthoparians spines occur in several species of *Paradoxides*, being best known in *P. pinus* Holm (Westergård 1936, 46; also comp. our fig. 3d) where one additional pair of spines is found posterior to genal spines, immediately behind the posterior branch of facial suture. In the development of *Olenus gibbosus* (Wahlenb.) the protaspid initially has but one pair of additional cephalic spines at the posterior border of the cephalon (Strand 1927, 38). In the course of later development these are reduced, while independently of them, anteriorly, spines arise on free cheeks, and persist in the adult.

The presence of three pairs of cephalic spines has been ascertained in the development of the Lower Ordovician opisthoparians, in *Leptoplastus salteri* (Callaway) — in the meraspid stage (Raw 1925, 22; see also our fig. 3b) — and in *Menoparia genalunata* Ross and/or *Scinocephalus solitecti* Ross (Ross 1951, 35) starting from the protaspid stage<sup>2</sup>. In the development of *Leptoplastus* and *Menoparia* as well as of *Scinocephalus*<sup>3</sup> the anterior pair of spines is on the fixed cheek in front of anterior branch of facial suture, the second pair on the free cheek and the third on the fixed cheek — behind the posterior branch of facial suture. During their ontogeny the first and third pair of spines are reduced, while the median persists as genal spines in the adult.

The presence of three pairs of cephalic spines has been recorded in the development of numerous proparians. The protaspid stage is known in Lower Ordovician species *Protopliomerops superciliosa* Ross and *Pseudocybele nasuta* Ross (Ross 1951, 34, 35). In the Middle-Ordovician trilobites, whose silicified specimens

<sup>2</sup> The developmental stages of the last two species below 0.85 mm. in size are not distinguishable.

<sup>3</sup> Identification of spines in *Menoparia* and/or *Scinocephalus* is given according to Raw's interpretation (26, 1952) who proves that the pattern of spinal distribution in these forms coincides with that in *Leptoplastus salteri* (Callaway).

## CONSPECTUS

have been so excellently described by Whittington and Evitt (1953, 47), spines also occur in the protaspids of *Acanthoparypha chiropyga* Whitt. & Evitt, and in *A. perforata* Whitt. & Evitt (see our fig. 3a), in the meraspids of *Holia cimelia* Whitt. & Evitt, *H. secristi* Whitt. & Evitt and *Sphaeroxochus hapsidotus* Whitt. & Evitt. Finally, spines also occur in the meraspids of the Upper Ordovician *Ceraurus intermedius* n. sp. hereabove described.

It may here be added that these eight species belong to one superfamily: the Cheiruroidea.

Ross (1951, 35, p. 584) announces the presence in his undescribed material of larvae provided with three pairs of spines, belonging to the proparian trilobite *Kawina* sp., while Whittington and Evitt (1953, 47, p. 27) mention the presence in their material of numerous protaspids provided with spines and belonging to undescribed species.

In all proparian trilobites here cited spines are in the same position on fixed cheeks behind the posterior branch of facial suture. During their ontogeny the two anterior pairs retreat backward and are totally or partially reduced, while the third pair persists as genal spines in the adult.

So far, in the ontogeny of proparian trilobites no occurrence has been noted of other spines situated on free cheeks or before the anterior branch of facial suture.

A schematic drawing in fig. 4 of the Polish text shows the patterns of cephalic spines in the larval development of different groups of trilobites as well as a comparative table of the names assigned to these spines by various authors. The table does not cite all the authors dealing with the problem of cephalic spines, but does seem to include all the more important names assigned to spines. It may be added that Hupé (1952, 11) admits the presence of several fixigenal spines (not mentioned in our table), to which he gives consecutive numbers corresponding to numbers of the post-oral segments from which according to him spines arise.

### *Cephalic spines in adults*

The occurrence of additional cephalic spines in trilobites of the holaspid stage has been noted repeatedly. Some of these occurrences are illustrated in fig. 5 of the Polish text.

Intergenal spines recorded in the development of Olenellidae occasionally persist in adults as spicules on the posterior cephalic border (see our fig. 5c and also Walcott 1910, 44 and Poulsen 1932, 17). Whittington & Evitt (l. c.) have shown that in the species: *Acanthoparypha perforata*, *A. chiropyga*, *Holia cimelia* and *H. secristi*, additional cephalic spines are extensively reduced as compared with their larval development, but that their vestiges can be observed as small pustules or even spines in the adult (the largest found in *H. secristi*, see our fig. 5f). They

are the only spines in holaspid proparians, which we know certainly to be vestiges of spines occurring in larval development:

In adult Cheiruroidea, additional cephalic spines have been recorded in a number of other species. In *Sphaerocoryphe thomsoni* Reed (Reed 1906, 31, pl. XIX, figs. 1, 5-7, and Begg 1940, 4, pl. IV, fig. 2) two pairs of cephalic spines are observed in a position like that in *Holia secristi* and it is possible, as suggested by Whittington & Evitt (l. c., p. 27), that they are also of larval origin.

In *Sphaerocoryphe hastata* Begg (Begg 1940, 4: see also our fig. 5d) there is on the fixed cheek, before the genal spine, a markedly broad spine with a ridge running in midline. The peculiar structure of this spine suggests that its origin might be explained by the coalescence of two anterior larval spines.

In *Sph.* cf. *granulatus* Angelin (Schmidt 1881, 36; see also our fig. 5b) on the fixed cheek, before the genal spine, is an additional spine. In this case it might be inferred that one pair of border spines (it being rather difficult to decide whether it was the first or the second pair) has been reduced while the remaining pair persisted in the adult stage. It might, however, as well be suggested that there always existed but one pair of spines.

In *Cyrtometopus affinis* Angelin (see our fig. 5a) and in *C. clavifrons* Dalm. (Schmidt 1881, 36, table VIII, figs. 1, 2) one pair of additional spines occurs in the pre-glabellar field separated from the rest of the cephalon by facial suture running parallel to the border. The spines placed on both glabellar borders are short, directed forward. It is seemingly these spines that Hupé (1953, 12, p. 104) calls procranial when mentioning that procranial spines occur in adults of some species of the genera *Cyrtometopus* and *Telephus*. In *T. fractus* Barr. (Barrande 1852, 2, pl. 18, figs. 31, 32) and in *T. biscopis* Ang. (Angelin 1878, 1, pl. XLI, fig. 22a) two pairs of short spines occur in a similar position. In *T. wagenini* Ang. (Angelin, l. c., pl. XLI, fig. 23), however, the presence of three pairs of spines in this position indicates that they rather are secondary features not connected with cephalic segmentation. This may also apply to spines in genus *Cyrtometopus*. Similar features in the anterior end of glabella, repeatedly developed in the form of a single, bifurcated or multibranching process (see also Delo 1940, 7, pl. 9) or in the form of several processes (see Schmidt 1881, 36, pl. XIII) frequently occur in various trilobitic genera.

The occurrence of additional marginal spines has also been recorded in adult Phacopoidae, *Proboloides cuspidatus* Clarke (see our fig. 5e) and *P. pessulus* Clarke (Clarke 1913, 5, table VII, figs. 13-17). In both these species an additional pair of spines is found on the free cheek, immediately before the posterior branch of facial suture. In the ontogeny of Phacopoidae no cephalic spines, the genal spine excepted, have so far been recorded and it is therefore highly probable that they may here be considered as secondary features, i. e. arising in the holaspid stage and not related to the larval development.

## CONSPECTUS

Hupé (1952, 11, fig. 67 and 1953, 12, fig. 67a) makes the spines at the ends of the palpebral lobe in the Lower Devonian *Scutellum paliferum* (Beyrich) to be intergenal spines terminating the pleurae of the first and second post-oral segment. It is also his opinion (12, fig. 67b) that in the Lower Devonian *Sc. rhinoceros* (Barr.) these spines had merged into one long spine rotated backward. Lastly, in the Middle Devonian *Sc. furciferum* Corda (Hupé 12, fig. 67c) it seems to be united to the pleura of the pre-occipital segment. Thus, terminations of three pleural segments seem to be here responsible for the origin of this spine. A similar interpretation of these features has been suggested at an earlier date by Walcott (1910, 44, p. 237) who claims that vestiges of intergenal spines are observed in adult specimens of the genus „*Bronteus*“ (*Scutellum furciferum* and *Sc. rhinoceros*), as well as in *Agnostus granulatus* Barr. and *A. rex* Barr.

When discussing the above interpretation it needs be stressed that spines occurring at the palpebral lobe in *Scutellum paliferum* might well have developed secondarily, as an adaptation for protecting the eye, in which case they would constitute a secondary feature in relation to cephalic segmentation. In trilobites, spines on the palpebral lobe are not of exceptional occurrence: they are e. g. to be observed in genus *Asteropyge* (see Kozłowski 1923, 14, pl. V, fig. 10). In *Scutellum rhinoceros* the eye-spine is one out of a number of similarly developed spines found on the cephalon. It appears that this species has tended to develop diverse cephalic spines, probably as a response to the existing conditions of life. Attempts to trace cephalic segmentation in characters such as spines of adults in highly specialized Devonian trilobites, are not very convincing.

### Discussion and conclusions

F. Raw (1925 and 1927) was the first to assign to spines considerable phylogenetic significance. In the ontogeny of *Leptoplastus salteri* this author differentiated procranial, parial and metacranial spines (see our fig. 3b) and claims that these, as well as branches of facial sutures connected therewith, are morphological entities recognizable in other trilobites too. In a comparative study on the developmental stages of *L. salteri* and of other trilobites F. Raw has expressed the opinion that a form with three-pair spined cephalon was the ancestor of the trilobite. Either of the three pairs may persist through later stages of ontogeny to form genal spines of an adult trilobite, while the remaining two pairs will be lost. There are therefore three types of cephalic structure in trilobites, according as to which pair of the ancestor's spines had given rise to genal spines. Metacranial spines have survived in the proparians. The persistence of parial spines holds good in the majority of trilobite families, i. e. in representatives of the opisthoparians. Lastly, the family Olenellidae has a quite peculiar plan of cephalon, characterized by the persistence of procranial spines, rotated to the rear, responsible for the disappearance of facial suture in this group.

P. Hupé (1951, 1952 and 1953) is another writer to stress the significance of cephalic spines and to assign paligenetic value to these features. He claims (10, p. 479) that the facial suture corresponds to an intersegmental suture, while free cheeks form pleurae of the ocular segment. The difference of his views from those of Raw lies in that Raw makes a form with three-pair spined cephalon the ancestor of the trilobites, and records the presence of but one metacranial spine behind the posterior branch of facial suture, constituting the pleural termination of the occipital segment, while Hupé (12, p. 105) claims that every one of the cephalic segments may give rise to a spine. Vestiges of all these spines are, according to Hupé, to be found sometimes in larval development, sometimes in the holaspide stage of certain trilobites. Størmer (1942, 37, p. 103), basing his suggestions on data supplied by Walcott (44), Strand (38), and Westergård (46), confirms that, both in Olenellidae and Opisthoparia (Paradoxidae and Olenidae), intergenal spines are related to the pre-occipital and not to the occipital segment, as was claimed by Raw (25, p. 580). According to Hupé, both interpretations may be made to agree, since every one of the cephalic segments, therefore also the post-oral may, in his opinion, give rise to a cephalic spine which would, in this case, correspond to one of the fixigenal segments.

Considering the marked resemblances in the opinions of Raw and Hupé, the present author will discuss them together.

Raw's opinions have met with criticism on the part of many writers, particularly so of Swinnerton (*in* Raw, 22), Raymond (1928, 28), Stubblefield (*in* Raw, 24) and Størmer (1942, 37), while they are strongly supported in Hupé's papers here mentioned.

Since the publication of Raw's works (22, 23) new data have been brought to light concerning the occurrence of cephalic spines in the larval development of trilobites. Recently they have been interpreted by Raw as supporting his own views. It should be pointed out that occurrence of three pairs of spines has been actually recorded by many authors in the protaspide stage (comp. p. 70, 71 of this paper) which would refute one of Swinnerton's objections (*in* Raw, 22, p. 322), also that of Størmer (37, p. 67) claiming that three pairs of cephalic spines do not occur in trilobites in the protaspide stage.

Yet not all new facts confirm Raw's views. Ross (1951, 34, 35) has described three pairs of cephalic spines in the larval development of proparian trilobites and has compared (35, p. 584) the first pair of spines recorded in *Pseudocybele nasuta* with procranial spines in *Leptoplastus*, at the same time stressing their difference. Raw (26, 1952, p. 856), however, strongly opposes this comparison, confirming that in *Pseudocybele nasuta* both the procranials and parials are lost, as is characteristic of proparian trilobites, while, in front of metacranials, two pairs of adventitious spines here occur, absent in more primitive trilobites. On the other hand, the presence of three pairs of spines behind the posterior branch of facial



## CONSPECTUS

suture has been recorded in one and the same position in at least eight species of proparian trilobites occurring in the Lower, Middle and Upper Ordovician from various regions of the globe. The opinion therefore can no longer be maintained claiming that two of these pairs of spines are adventitious, and that non-adventitious are the procranidials and parials, never recorded in the ontogeny of this group of trilobites.

Hupé (12, fig. 53) calls as procranial the first pair of spines behind the posterior branch of facial suture in the protaspid stage of *Pseudocybele nasuta* (comp. our fig. 4). From the standpoint accepted by Hupé that facial suture is intersegmental, these spines cannot be made homologous with the procranidials of *Leptoplastus*, but rather belonging to the fixigenal spines. Hupé (l. c., p. 104) also mentions procranidials in some other specimens of the genus *Cyrtometopus*. If the spines under discussion are not, as is highly probable, features of secondary origin, common to the adult only (see p. 72), neither can they be called procranial. They are found in a portion of the cephalon separated by facial suture and, therefore, in accordance with Hupé's standpoint, related to the ocular segment. If they are to be considered as features bearing vestiges of metamerism, they might be claimed not as procranidials, but as parials rotated to the front of the cephalon. In a number of cases, e. g. in *Scutellum*, *Cyrtometopus*, *Proboloides* here discussed, it is highly probable that short spines or pustules of adults are not connected with larval stages but that they develop as features of ornamentation or as adaptation common to the holaspid stage. Hupé, on the other hand, discusses these spines recorded in adult forms as vestiges of primary cephalic segmentation finding here a support for his theory. According to Raw and Hupé (25 and 11), Olenellidae, a group of the oldest, Lower Cambrian, undisputedly most primitive trilobites, has a feature of such high specialization as the secondary loss of facial suture. The problem as to whether the lack of facial suture of Olenellidae be primary or secondary has been discussed at large in literature concerned with this group.

Hupé's views are supported by evidence published in his excellent monograph on the Lower Cambrian trilobites from Morocco (11). In specimens of Olenellidae, e. g. *Fallotaspis tazemourtensis* Hupé, described there, a raised line directed posteriorly runs from the anterior end of the eye to the posterior cephalic margin immediately before the genal spine (see our fig. 6a). A similar line posteriorly directed diagonally also runs from the posterior end of eye to cephalic margin. Here the objection to be raised against these arguments (also see Stubblefield 1936, 39, p. 421) may be put as a question: why do all other trilobites preserve vestigial facial suture in the form of a groove (Phacopinae, Odontopleuridae, *Typhoproetus* etc.), while it is only in the Olenellidae that these vestiges are in the form of a raised line? Hupé (11, p. 275) endeavours to refute Stubblefield's objection by ascertaining that the vestigial suture has persisted as a raised line also in *Kjerulfia lata* Kiaer and in *Loganopeltoides zenkeri* Billings (see our fig. 6b).

But it would appear that

1° *Kjerulfia lata*, being a representative of Olenellidae, with whom the presence of suture has never been confirmed, cannot be considered as evidence refuting the objection here mentioned.

2° The suture running on the raised line in *Loganopeltoides zenkeri* would appear to derive, as claimed by Rasetti (1945, 19, p. 49), from the merging into one of the anterior and posterior branches of facial sutures.

In the present writer's opinion it might well be assumed that when these branches changed their mutual position, the diminishing compressed area of free cheek formed a raised line. In the Olenellidae, on the contrary, according to Hupé's interpretation, every one branch of facial suture runs on a raised line. This, however, cannot be confirmed not having been observed in any other trilobite group.

Interpretations of both Raw and Hupé suggest a rather unlikely segmentation pattern of the cephalon of Olenellidae, with the second segment in a frontal position of the cephalon, while the first segment is behind it, squeezed in between the second and third segments.

Difficulties will be encountered in interpreting cephalic structure of *Olenelloides armatus* if we start from Raw's and Hupé's standpoint that in Olenellidae we have to do with a secondary loss of facial suture connected with the rearward migration of procranial spines. If *Olenelloides* are to be an illustration of the primitive stage of cephalic structure of this group, i. e. the larval or neotenic form with cephalic spines still in their primary position, the question presents itself as to what has become of the facial suture lost prior to any migration of spines. As we record the presence of facial suture in representatives of this family, with whom, according to Raw and Hupé, the procranial spines have already shifted posteriorly, its vestiges should be discernible in so primitive a form as *Olenelloides*.

From the ontogeny of *Olenellus gilberti* (Walcott 1910, 44) it is seen that in Olenellidae the second pair of larval spines persists as genal spines in the adult stage indicating that in this group, like in the opisthoparians, the genal spines are derived not from the procranial but from the parial spines.

Raw and Hupé base their suggestions on the foundation that the facial suture is intersegmental, though Raw later withdraws this assumption (27, fig. 5). The facial suture in trilobites has a definite physiological function of liberating the head during ecdysis. Its great mobility supplied evidence that it cannot be the equivalent of the intersegmental suture. It is a matter of fact that in connection with the loss of eyes facial suture may retreat to the margin of the cephalic shield, perhaps also in other directions (compare migration of suture in devonian Phacopidae, R. & E. Richter, 33). It is hardly to be supposed that such undoubtedly secondary migration of the suture connected with environmental adaptation is responsible for changes in the metameric pattern of cephalic structure and for reduction and migration of the ocular segment, resulting in an enlargement of other

## CONSPECTUS

segments. Rather it is highly probable that in trilobites the course of the facial suture is independent of cephalic segmentation, running over areas which are occupied by other segments. This view would agree with Raw's recent interpretation of the cephalon (1953, 27, fig. 5) and would oppose that writer's earlier opinion. Ignoring fresh evidence he continues to claim as ancestral to trilobites a form with three pairs of cephalic spines, so characteristically arranged in relation to the suture. He also further pursues the theory of assigning a phylogenetic function to cephalic spines and would derive the trilobites from the annelids, probably from the polychaete family of Polynoidae. He looks for a corroboration of his opinion in the cephalic structure of the trilobite ancestor, as restored according to his 1925 model, i. e. bearing three pairs of spines. Scale-like modifications known as elytra occur on notopodia of some segments of Polychaeta. In Polynoidae the incidence of elytra is on the first, third, fourth and sixth, and thereafter — on alternate segments. The periodicity in segmentation has been given by that author the term of „merocyclism“. He claims that thoracic macroleurae and cephalic spines in the larval stage of trilobites correspond to the elytra of Polychaeta. The first pair of cephalic spines, the procranidials, appear to correspond to the first segment provided with elytra; the second pair, the parials — to be formed through the fusion of the third and fourth segments; the third pair, the metacranidials — to the sixth segment.

One may agree with the general principles of Raw's views expressed in his recent paper that arthropods are monophyletic, and that trilobites are the most primitive of arthropods and are derived from Polychaeta. Some of his more detailed conclusions, however, are not at all convincing, for instance an attempt at tracing the homologies between the three-paired cephalic spines of *Leptoplastus* and the elytra of recent Polynoidae. It is so particularly in view of afore-cited evidence that the arrangement of cephalic spines in *Leptoplastus* is an exceptional example of spinal occurrence in trilobitic larvae, while in other groups this arrangement is of a different pattern.

Størmer (1942, 37, p. 94-95) and later Whittington & Evitt (1953, 47, p. 27) stress the functional, ecological significance of cephalic spines in larvae. A similar conception is to be found in Ross's paper (1951, 35, p. 581) who points to the lack of any evidence that spines described by him „are in any way related to segmentation, especially since there is no evidence of segmentation of lateral lobes at all“. On the other hand, according to him, spines have some relation to a planktonic life. Special value should be attached to these suggestions. As previously discussed, larvae provided with two pairs of spines are recorded among certain opisthoparian forms, as well as among Olenellidae. Larvae with three pairs of spines are recorded in Olenellidae, as well as in proparian and opisthoparian forms. A comparison of the arrangement of two pairs of spines in *Paradoxides* and *Elliptocephala* points to a similarity in the pattern of spines in both these groups (see our fig. 3d, f).

Likewise, a comparison of the arrangement of the three pairs of spines observed in *Leptoplastus*, *Acanthoparypha* and *Olenelloides* (see our fig. 3a, b, c) shows that in these forms spines are placed similarly in relation to the general shape of cephalon. Does this imply that in either case spines are to be homologous, i. e. linked to the same segments as their primary pleural ends? Most probably it is not so. It may, however, mean that the arrangement of the two posterior cephalic spines or of that of the three pairs of spines symmetrically encircling the larva was protective to some definite function, and that its origin in various groups was probably independent from cephalic segmentation.

A comparison might here be drawn with adaptive features observed in adult trilobites. For instance, in the Middle Devonian *Radiaspis radiata* Goldf. (Richter 1919, 32) the following features occur instrumental in enlarging the body surface, thus aiding in a floating mode of life. They are: nine pairs of cephalic marginal spines, genal spines, two occipital spines, pleural spines of thorax and numeral lateral spines of pygidium. Some of these, e. g. pleural spines of thorax, are doubtlessly of metameric origin, the majority, however, are derived independently of segmentation. The same deductions may be applied to cephalic spines in larval development.

A further argument against the assignment of larval cephalic spines to palinogenetic features is their sporadic occurrence in trilobites. They are by no means features characteristic for primitive lines of trilobites. In fact, they are rather frequently observed in Cheiruroidea, a highly specialized superfamily. The presence of two pairs of spines, genal and intergenal, is often recorded in the larval development of the most primitive Olenellidae, while the presence of three pairs of spines is there quite an exception. On the other hand, in the primitive group of Redlichiaacea (comp. Kobayashi & Kato 1951, 13), larvae are discoid, in the early stages of development lacking all processes in the form of cephalic spines.

It is evident that, since the cephalon of trilobites takes its origin from the coalescence of several segments, cephalic spines are derived from some segmental material and are sometimes linked to some definite segments, being e. g. located on their extension, so as the occipital spine is connected with the occipital segment and located in its axis. Moreover, some spines occurring in the larval development of some trilobites appear to be beyond doubt connected with definite segments and to arise from their pleural terminations. This is highly probable as regards intergenal spines in certain Olenellidae or *Paradoxides* where pleural furrows of the pre-occipital segment have also been preserved. In these cases intergenal spines may possibly be claimed as primary terminations of this segment. They are therefore a palinogenetic feature, but it is equally probable that these spines were developed secondarily in larval Olenellidae and *Paradoxides*, in a position corresponding to the end of pre-occipital segment, thus being a cenogenetic

## CONSPECTUS

feature arising sporadically. Spines in trilobite larvae and diversity of their distribution in various groups appear to support the latter interpretation.

The present paper may be closed by a summaric statement that the discussion here presented confirms lack of sufficient evidence to assign a phylogenetic significance to cephalic spines, sometimes present in larvae of trilobites, and that more facts support their interpretation as cenogenetic adaptations to the pelagic life of the larvae.

*Palaeozoological Institute  
of the Polish Academy of Sciences  
Warszawa, November 1954*

### DESCRIPTION OF FIGURES IN THE POLISH TEXT

#### Fig. 1 (p. 218)

*Ceraurus intermedius* n. sp. — reconstruction

#### Fig. 2 (p. 221)

Larvae of trilobite *Ceraurus intermedius* n. sp. in meraspid stage  
*a* specimen No. 1, *b* specimen No. 2 — for dimensions see p. 68

#### Fig. 3 (p. 224)

Specimens of trilobite larvae provided with cephalic spines

*a* *Acanthoparypha perforata* Whitt. & Evitt (after Whittington & Evitt, 1953),  
*b* *Leptoplastus salteri* (Callaway) (after Raw, 1925), *c* *Olenelloides armatus* Peach  
(after Walcott, 1910), *d* *Paradoxides pinus* Holm (after Westergård, 1936), *e* *Olenellus gilberti* Meek (after Walcott, 1910), *f* *Elliptocephala asaphoides* Emmons (after Walcott, 1910)

#### Fig. 4 (p. 227)

Schematic diagram showing occurrence of three pairs of cephalic spines in trilobites and their nomenclature as used by various authors. Those marked „x“ are made by the respective authors to persist in the adult stage as genal spine

#### Fig. 5 (p. 228)

Specimens showing occurrence of adventitious cephalic spines in adult trilobites  
*a* *Cyrtometopus affinis* Angelin (after Schmidt, 1881), *b* *Sphaerocoryphe* cf. *granulatus* Angelin (after Schmidt, 1881; in Hupé, 1953), *c* *Olenellus* cf. *gilberti* Meek (after Walcott, 1910), *d* *Sphaerocoryphe hastata* Begg, cheek (after Begg, 1940), *e* *Proboloides pessulus* Clarke (after Clarke, 1913), *f* *Holia secristi* Whitt. & Evitt (after Whittington & Evitt, 1953)

#### Fig. 6 (p. 233)

*a* *Fallotaspis tazemourtensis* Hupé (after Hupé, 1952), *b* *Loganopeltoides zenkeri* (Billings) (after Rasetti, 1945)

Pl. I

*Ceraurus intermedius* n. sp.

1 — Paratype, cranidium — Brzezinki	× 3
2 — Paratype, cranidium — Brzezinki	× 2.5
3 — Paratype, cranidium — Wólka	× 3
4 — Paratype, cranidium — Wólka	× 3
5 — Paratype, part of cephalon and pygidium — Wólka	× 3
6 — Paratype, natural cast of cephalon shown in fig. 5 — Wólka	× 3
7 — Holotype, cranidium — Wólka	× 2.5
8 — Paratype, cranidium — Brzezinki	× 2

All specimens whitened

Pl. II

*Ceraurus intermedius* n. sp.

1 — Paratype, pygidium — Brzezinki	× 3
2 — Paratype, pygidium and part of thorax — Brzezinki	× 3.5
3 — Paratype, pygidium — Wólka	× 3.5
4 — Paratype, thorax — Brzezinki	× 2.5
5 — Paratype, part of thorax and pygidium — Brzezinki	× 2.5
6 — Paratype, part of cephalon and thorax — Brzezinki	× 2.5

All specimens whitened