

† ZINAIDA GORIZDRO-KULCZYCKA

Dwudyszne ryby dewońskie Gór Świętokrzyskich *

W S T Ę P

W zbiorach ichtiologicznych J. Czarnockiego, pochodzących z dewonu Gór Świętokrzyskich, znajdujemy szczątki ryb dwudysznych, należących do rodzajów: *Holodus* Pander, *Dipterus* Sedgw. & Murch., *Conchodus* M'Coy. Są to przeważnie płytki zębowe zachowane, niestety, w ułamkach. Jedynie z rodzaju *Holodus* mamy okaz w postaci dobrze zachowanej szczęki dolnej, wykazującej cechy bardzo pierwotnej budowy anatomicznej.

Kolejność występowania poszczególnych zespołów ryb w czasie tworzenia się osadów jest uwarunkowana oddziaływaniem czynników ekologicznych (27, 43, 44). Świat wodny nie ogranicza się do przypadkowego rozmieszczenia gatunków ryb w morzu i wodach słodkich, ale wyznacza różnym gatunkom różne i ściśle wyznaczone miejsca zamieszkania. Różnorodności środowiska odpowiada różnorodność populacji. Przeto występowanie na obszarze Gór Świętokrzyskich, objętych transgresją morską podczas górnego dewonu, takich ryb dwudysznych jak *Dipterus*, mieszkanie prawie wyłącznie wód niegłębokich i stosunkowo słodkich (laguny lub jeziora), oraz towarzyszących mu postaci pokrewnych, jeśli nie identycznych charakteryzujących Old Red, wskazuje na wpływy kontynentalne. Te wpływy powodują wielką zmienność głębokości, a w związku z tym i zmienność facji morza polskiego w dewonie górnym (franie).

* Praca ta była wykonana prywatnymi środkami Autorki przed wybuchem wojny w r. 1939. Ocalona z pożogi wojennej była uzupełniana przez Autorkę, będącą od roku 1946 organizatorką i kierowniczką Pracowni Paleoichtiologicznej Muzeum Ziemi. Tekst tej pracy był przez Autorkę uzupełniany do ostatnich dni przed Jej nieoczekiwanym zgonem, który nastąpił w dniu 5 czerwca 1949 roku. — Tekst francuski (p. str. 82) nie pokrywa się w pełni z tekstem polskim (*Przyp. Red.*).

CZEŚĆ OPISOWA

A. Rodzaj *Holodus* Pander (47)

1. Charakterystyka ogólna rodzaju

Rodzaj *Holodus* należy do najbardziej pierwotnych *Dipnoi* ze słabo wyrażoną redukcją kości szkieletu głowy. Szczęki tych ryb nie wykazują, w związku z tym, wyraźnego skrócenia. Uzębienie składa się z zębów stożkowatych i z płytek zębowych, nie posiadających grzebieni promienistych (zębów wachlarzowatych). W kościach pochodzenia skórniego występują układy kosmoidalne (tzw. Hautzahnparkett, 3), pokryte z zewnątrz szkliwem.

2. Rys historyczny badań

Przedstawiciele rodzaju *Holodus* opisywano pod różnymi nazwami, gdyż poszczególne części szkieletowe uważano za należące do różnych rodzajów.

Pierwsze badania nad nimi zawdzięczamy Ch. H. Panderowi (47), który wyodrębnił nowy rodzaj *Holodus* na podstawie fragmentów kostnych „przedniej części czaszki“, pochodzących z górnego dewonu Rosji. Cechuje go, jak już wyżej była mowa, obecność zębów bocznych kształtu stożkowatego, płytek zębowych, pozbawionych typowych dla dwudysznych grzebieni promienistych, oraz budowa kosmoidalna kości szkieletu zewnętrznego. Autor zaliczył ten rodzaj do rodziny *Ctenodipterini*.

W kilka lat później E. von Eichwald (9) ogłosił spis ryb rosyjskich, w którym przyjął podaną nazwę rodzajową opierając się na klasyfikacji Pandera. Günther (25) i Fritsch (11) umieścili wymieniony rodzaj wśród *Dipteridae* obok rodzaju *Palaedaphus* P. J. Van Beneden & L. G. de Koninck. R. Traquair (65) po uważniejszym zbadaniu anatomicznym stwierdził, że odłamki kostne, opisane przez Pandera jako należące do przedniej części czaszki, są w istocie kośćmi szczęki dolnej i pod względem budowy są bardzo zbliżone do tej samej szczęki u *Palaedaphus insignis*.

W roku 1864 H. Meyer opisał pod nazwą *Archaeotylus ignotus* szczękę dolną, której dokładne pochodzenie nie zostało wyjaśnione (40). Miała ona również zęby stożkowate i płytki zębowe. Podkreślając swoiste cechy budowy *Archaeotylus* Meyer powstrzymuje się od wyznaczenia temu rodzajowi miejsca w systematyce.

A. S. Woodward (70) przypuszcza, że *Archaeotylus*, jak również i *Holodus* zbliżone są raczej do rodzaju *Palaedaphus*. Natomiast J. S. Newberry (41) w pracy o rybie dewońskiej *Ganorhynchus beecheri* przypusz-

cza, że nazwy rodzajowe *Holodus* i *Archaeotylus* są synonimami, i podkreśla ich bliższy związek genetyczny z rodzajem *Ganorhynchus*.

Rodzaj *Ganorhynchus* z gatunkiem *woodwardi* ustanowiony był w roku 1873 przez Traquaira (64) na podstawie budowy rostrum ryby dwudysznej znacznej wielkości, które znajdowało się w kolekcjach British Museum bez podania miejsca znalezienia. Rostrum to było okryte ze strony zewnętrznej błyszczącą warstwą ganoiny, z wewnętrznej zaś — zaopatrzone w zęby.

W roku 1889 J. S. Newberry opisał drugi z kolei gatunek rodzaju *Ganorhynchus* pod nazwą *beecheri* (41) na podstawie szczątków okazu (rostrum) pochodzącego z warstw Chemung Group of Warren (Pensylwania).

Wobec fragmentarycznego stanu znanych dotychczas szczątków, co nie pozwoliło na przeprowadzenie badań szczegółowych, Woodward (70) przyjmuje oznaczenie rodzajowe Traquaira *Ganorhynchus* jako prowizoryczne. Według niego do tego rodzaju należą paleozoiczne ryby dwudyszne, których zewnętrzne kości głowy są okryte grubą warstwą „ganoiny punktowanej“. W późniejszych latach autorzy dodali do tego rodzaju jeszcze kilka nowych gatunków, pochodzących również z dewonu, a mianowicie: *G. oblongus*, opisany przez E. D. Cope'a (4) i podany na ilustracji przez L. Hussakofa (31), pochodzący z pensylwańskiej serii Catskill; *G. sussmilchi* R. Etheridge (10), znaleziony w utworach środkowego dewonu New South Wales (Murrumbidgee River); *G. rigauxi*, opisany przez A. P. Dutertre (7), pochodzący z dewonu Boulonnais (fran). W. Gross (17, 22) odnalazł wśród okazów ryb dwudysznych środkowego dewonu reńskiego również przedstawiciela rodzaju *Ganorhynchus* — *G. splendens*.

Spośród wymienionych gatunków rodzaju *Ganorhynchus* szczególną uwagę autorów zwrócił na siebie *G. sussmilchi* z powodu zachowania w naturalnym zespole kości, tworzących sklepienie czaszki, i dużego rostrum, obejmującego okolice gębową. Opierając się na wielkiej liczbie składników kostnych szkieletu głowy oraz na ich niesymetrycznym rozmieszczeniu O. Jaekel (33) przyszedł do wniosku, iż okaz ten ma bardzo pierwotną budowę. Autor nadał mu nową nazwę rodzajową — *Dipnorhynchus*.

Dokładne badania E. Hillsa (28) stwierdziły u tej ryby dwudysznej cały szereg nowych szczegółów, a mianowicie: występowanie otworu ciemieniowego, o wiele mniejszą redukcję kości szkieletu głowy, niż to jest zazwyczaj widoczne u dwudysznych, i związany z tym brak wybitnego skrócenia szczęki, wreszcie położenie operculum podobne do obserwowanego u *Osteolepis*. Niestety, wobec ułamkowego zachowania kości wewnętrznej powierzchni (ustnej) szkieletu głowy, nie posiadamy

danych dotyczących tej części. Z utworów zębowych jedyna zachowana mała płytką zębowa składa się, według Hillsa, z drobniejszych ząbków elementarnych, nie tworzących grzebieni promienistych, typowych dla dwudysznych, lecz układających się raczej szeregowo. Wszystkie te dane anatomiczne skłaniają Hillsa również do przypuszczeń, że okaz z New South Wales posiada cechy najbardziej pierwotnej ryby dwudysznej. Wobec braku zębów kształtu stożkowatego, mniejszej wielkości okazu w porównaniu z *G. woodwardi*, a szczególnie *G. rigauxi*, uznaje on za słuszne zaliczenie tego okazu do odrębnego rodzaju *Dipnorhynchus* Jaekel.

Woodward w ostatnim wydaniu „Textbook of Palaeontology“ K. v. Zittela (71) przytacza nazwę *Dipnorhynchus* Jaekel jako synonim *Ganorhynchus*.

Ponowny przegląd prymitywnej budowy sklepienia czaszki *Dipnorhynchus sussmilchi*, przeprowadzony przez E. G. Hillsa (29), skłonił autora do stwierdzenia słuszności wyodrębniania okazu z Taemas pod nowym oznaczeniem rodzajowym Jaekela, tym bardziej, że określenie gatunków, należących do rodzaju *Ganorhynchus*, stosowane było (Traquair, Newberry, Dutertre, Gross) jedynie do pokrytych kosminą kości gębowych ryb dwudysznych.

3. Opis *Holodus sanctacrucensis* n. sp.

(por. rys. 1, 2 w tekście; tabl. I, rys. 1, 2; tabl. II, rys. 1, 2, 6; tabl. III, rys. 1, 2; tabl. IV, rys. 1)

a) *Charakterystyka okazu*. — Dolna szczęka okazu *Holodus*, znalezionej przez J. Czarnockiego w Górze Kadzielni w Kielcach, w wapieniu z *Manticoceras intumescens*, jest dość dużych rozmiarów, gruba i raczej wydłużona. Długość jej dochodzi do 10,5 cm, największa szerokość — 10 cm, największa grubość — 3 cm. Z czterech jej płaszczyzn powierzchnia brzuszna (= zewnętrzna) i grzbietowa (= wewnętrzna) są szerokie, boczna zaś i przyśrodkowa — wąskie. Od strony zewnętrznej szczękę okrywa błyszcząca warstwa szkliwa, przez którą przechodzi duża liczba kanalików.

Posiadając na ogół kształty właściwe rodzinie *Dipteridae* szczęka ta ma szereg cech morfologicznych swoistych.

b) *Szkielet wewnętrzny (endoszkielet)*. — Najstarsza część składowa dolnej szczęki *Holodus sanctacrucensis* — chrząstka Meckela (cartilago Meckeli) ciągnęła się wzdłuż całej szczęki w postaci jednolitego twor. Podlegając częściowo skostnieniu wytworzyła ona „kość Meckela“ (Jarvik 36, Gross 24), szczególnie silnie rozwiniętą na obu końcach, gdzie w części tylnej tworzy articulare, w przedniej zaś — mentomandibulare, połączone ze sobą cienką listewką kostną.

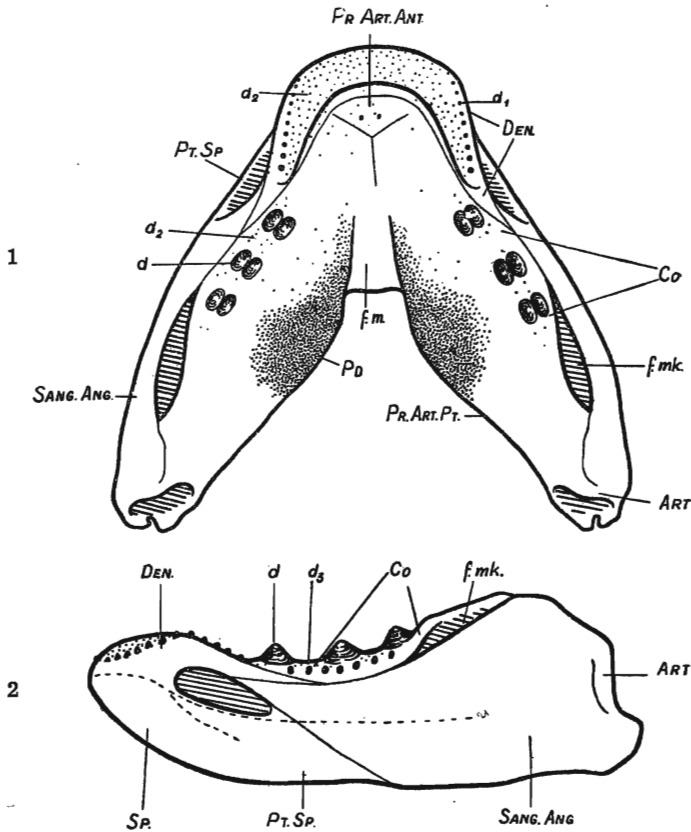


Fig 1

Holodus sanctacrucensis sp. n.

1 Szczeka dolna widziana od strony gębowej; 2 ta sama szczeka z profilu ($\times \frac{3}{4}$)
 1 Mâchoire inférieure vue par sa face orale; 2 Même échantillon vu de profil ($\times \frac{3}{4}$)

Art. — articulare; Co. — praecoronoideum, intercoronoideum i coronoideum; Den. — dentale; Pr. Art. Ant. — praearticulare anterior; Pr. Art. Pt. — praearticulare posterior; Sang. Ang. — supraangulo-angulare; Sp. — spleniale; Pt. Sp. — postspleniale; f. m. zagłębienie środkowe (depression médiane); f. mk. — jama primordialna (fossa de Meckel); Pd. — płytka zębowa (plaque dentaire); d, d₁, d₂, d₃ — zęby (dents)

W pozostałych miejscach, zajętych pierwotnie przez chrząstkę Meckela, znajdujemy kanał primordialny, który, rozpoczynając się głęboką jamą (fossa primordialis = fossa adductoria = fossa mandibulae) w tylnej części szczęki, ciągnie się ku przodowi wypełniony jądrem skalnym.

Znacznie zwężona i spłaszczona w kierunku grzbietobrzusznym przednia część szczęki zagina się do góry ku stronie gębowej. Ułamany jej brzeg przedni ujawnia obecność w tej okolicy mentomandibulare o bardzo słab-

bym skostnieniu, wypełniającego zagłębienie spojeniowe i łączącego na szerokiej przestrzeni obie połowy żuchwy (*Mk* na tabl. I, rys. 1).

Stosunkowo gruba przednia część kości Meckela cienieje stopniowo ku tyłowi i wreszcie zanika w miejscu zetknięcia się kości praearticulare posterior ze spleniale (*M* tabl. I, rys. 2). Kierując się ku powierzchni stawowej żuchwy kość Meckela okrywa cienkim nawarstwieniem kostnym brzusznią ścianę kanału primordialnego. Niestety, nie jest ona zachowana całkowicie i widzimy ją tylko we fragmentach.

Tworzące tylny odcinek kości Meckela articulare okryte jest od zewnątrz przez supraangulo-angulare i praearticulare. Ukazuje się ono w postaci małej płaszczyzny stawowej, skierowanej do góry. Między praearticulare a supraangulo-angulare widoczna jest zniszczona górna powierzchnia articulare, nachylona w kierunku fossa primordialis i łącząca się na przodzie z tylnym końcem środkowej części kości Meckela. Od strony brzusznej, nieco zniszczonej, widzimy articulare na pograniczu między praearticulare i supraangulo-angulare (tabl. I, rys. 2).

Jakkolwiek articulare jest mocniejszą kością niż mentomandibulare, jednak u *Holodus sanctacrucensis* nie posiada jeszcze znaczniejszego stopnia skostnienia i wyraźnie odróżnia się od otaczających ją kości skórnych.

c) *Szkielet zewnętrzny (egzoszkielet)*. — W biegu rozwoju filogenetycznego ryb chrząstka Meckela okrywa się kośćmi pochodzenia skórnego, tworzącymi szkielet zewnętrzny. U prymitywnego przedstawiciela dwudysznych z Gór Świętokrzyskich znajdujemy wszystkie zasadnicze elementy kostne, tworzące szkielet zewnętrzny dolnych szczęk *Crossopterygii* i *Stegocephali*.

Przedni odcinek „kości Meckela“ objęty jest półkolisto przez dentale (*De* rys. 1 w tekście, tabl. I, rys. 1). Tworzy ono od ustnej strony szczęki występ w kształcie podkowy, który w miarę zbliżania się do spojenia opada nieco ku przodowi, ku tyłowi zaś stopniowo cienieje.

Powierzchnia ustna dentale pochyłona jest ku jamie gębowej i posiada wyraźne uzębienie (d_1 , d_2 na tabl. I, rys. 1) składające się z licznych drobnych ząbków, rozrzuconych beładnie na całej powierzchni, oraz z szeregu mniej więcej stożkowatych zębów, położonych na zewnętrznym brzegu gębowym, który graniczy z powierzchnią zewnętrzną, zaopatrzoną w błyszczącą warstwę szkliwa. Z przodu dentale opiera się na spleniale obejmując mentomandibulare. Ku tyłowi ogranicza w części bocznej jamę szczękową tworząc jej górną ściankę (rys. 2 w tekście; tabl. II, rys. 1). Od strony ustnej łączy się dentale z praearticulare anterior oraz z wydłużoną przednią częścią praecoronoideum. Tylny zaostroszony i pozbawiony uzębienia koniec dentale kończy się mniej więcej na wysokości przednich

zębów parzystych. Ku tyłowi od dentale znajdują się praearticularia, które u *Holodus sanctacrucensis* składają się z dwóch niezależnych kości — przedniej i tylnej.

Przednia — praearticulare anterior — leży na grzbietowej stronie mentomandibulare i na powierzchni ustnej zaopatrzona jest w płytkę zębonośną. Płytką ta ma kształt zbliżony do trójkąta, którego przedni, zaokrąglony bok łączy się z dentale, a proste dwa pozostałe zwrócone są do przednich ścianek dużych płytek zębonośnych: praearticulare posterior dextrum et sinistrum. Na powierzchni ustnej płytką zębonośną praearticulare anterior posiada ślady dołków dla zębów stożkowych, analogicznych prawdopodobnie do znajdujących się na dentale. Podobną płytkę na pozabawionym urzeźbienia praearticulare opisał w 1937 r. Jarvik u *Eusthenopteron* (36).

Praearticulare posterior jest znacznej wielkości i wysciela obustronnie prawie całe przyśrodkowe powierzchnie żuchwy na przestrzeni od praearticulare anterior do articulare, którą okrywa od strony gębowej. Ustna powierzchnia praearticulare posterior, leżąc pionowo w części tylnej, ku przodowi pochyla się na zewnątrz układając się poziomo na stronie grzbietowej mentomandibulare i osłaniając je od strony gębowej. Zewnętrzny brzeg tylnej części praearticulare posterior tworzy łagodne esowate wycięcie (incisura mandibulae) i wznosi się ku górze w postaci zgrubiałego, płaskiego wyrostka — processus hamatus, okrywającego górną część przedniej powierzchni articulare.

Mniej więcej w połowie długości szczęki parzyste kości praearticularia posteriora zrastają się ze sobą zamykając od dołu jamę gębową i tworząc obszerne środkowe zagłębienie podłużne, które rozszerza się ku tyłowi w postaci wydłużonego trójkąta (*f. m.* na rys. 1 w tekście; tabl. I, rys. 1). Gładka, pochylona ku tyłowi powierzchnia tego zagłębienia kończy się zaokrąglonym brzegiem tylnym, tworzącym łukowate wycięcie incisura mediana. Brzegi boczne wymienionego zagłębienia wznoszą się w postaci przechodzących ku tyłowi występów zarysowując się w miejscu największego zgrubienia płytek zębowych w kształcie guzowatych wyniosłości.

Praearticulare posterior jest największą kością dolnej szczęki *Holodus sanctacrucensis*. Zajmuje ona grzbietową, przyśrodkową i częściowo brzusznią jej powierzchnię biorąc udział w połączeniu obu gałęzi żuchwy. Od strony brzusznej widzimy zrośnięte w płaszczyźnie symetrii parzyste kości praearticularia posteriora, ograniczające od tyłu wycięcie środkowe. W obrębie guzowatego wzniesienia każda z nich posiada zagłębienie w kształcie soczewki, nachylonej do wnętrza jamy ustnej.

Grzbietową powierzchnię praearticulare posterior pokrywa płytką zębonośną, ciągnąca się od płaszczyzny stawowej do przedniego końca,

która zwięża się ku przodowi, zgodnie ze zwiężeniem ustnej powierzchni kości. Na płytce tej są rozsiadane beładnie liczne, często starte, bardzo drobne ząbki w postaci słabo zaostrzonych ziarenek. Ząbki te, nagromadzone w wielkiej liczbie i zespolone ze sobą, tworzą potężne uzębienie ryby w postaci zębów złożonych (tzw. płytek zębonośnych). Wewnętrzną (brzuszną) powierzchnią płytka zębonośna zrasta się ściśle z kością, co utrudnia rozpoznanie granic między nimi. Najdalej w tyle położona część płytek zębonośnych pozbawiona jest jakichkolwiek zębów.

Zewnętrzny brzeg grzbietowej powierzchni żuchwy jest dość gruby i ku tyłowi ustawia się bardziej pionowo. Utworzony jest przez uzbrojone w parzyste zęby praecoronoideum, intercoronoideum i coronoideum, na które od strony przysrodkowej nasuwa się praearticulare posterior zacierając granice między koronoidami.

Praecoronoideum leży na kości Meckela i zachodzi swym przednim brzegiem na dentale. Tylny odcinek, szeroki i krótki, zaopatrzony w dwa duże stożkowate zęby, łączy się z intercoronoideum, również zaopatrzonym w podobne dwa zęby. Coronoideum jest dłuższe i posiada parę nieco mniejszych zębów. Jego tylny koniec, pozbawiony uzębienia, jest wydłużony i uniesiony do góry ograniczając od przodu i częściowo od strony przysrodkowej jamę głęboką fossa primordialis.

Poniżej zębów stożkowych już na stronie zewnętrznej koronoidów spostrzegamy delikatne blaszkowate ząbki, rozmieszczone w jednakowych odstępach wzdłuż bocznego brzegu szczęki. Oglądając szczękę od strony zewnętrznej bocznej (tabl. II, rys. 1) widzimy kości infradentale zupełnie zlane, tworzące jakby jedną całość. W spojeniu tym jednak biorą udział jedynie zaopatrzone w szkliwo warstwy zewnętrzne. Bardziej głębokie warstwy zachowują samodzielność i granice ich mogą być mniej więcej oznaczone.

Zgodnie z badaniami Watsona i Gilla (68), Holmgrena & Stensiö (30), Stensiö (62) nad szczęką dolną *Dipterus* kości spleniałe winny zajmować przednią część żuchwy u *Holodus sanctacrucensis*. Skierowany do góry przedni koniec tych kości tworzy szew z dentale, które zachodzi na nie od góry. Z boku przylega postspleniałe, którego górny brzeg bierze udział w budowie dna jamy szczękowej (*pt. sp.* w rys. 2 w tekście; tabl. II, rys. 1). Parzyste spleniała zrastają się, tworząc duże spojenia, i razem z kośćmi postspleniała chronią szkielet wewnętrzny szczęki od strony zewnętrznej. Kości te są znacznie przesunięte na powierzchnię brzuszną. Powierzchnia ta, płaska po środku, posiada nachylone na zewnątrz brzegi zewnętrzne, brzegi zaś wewnętrzne są skierowane ku kościom praearticularia, występującym na brzusznej stronie szczęki.

Z tyłu kość Meckela okryta jest bardzo dużą, wysoką od tyłu i zwężoną z przodu złożoną kością supraangulo-angulare (*Sang. Ang.* w rys. 2 w tekście; tabl. II, rys. 1), która według Stensiö (62) dzieli się w kierunku poprzecznym na dwa składniki. Część przednia supraangulo-angulare jest zakończona w kształcie ostrego kąta, do którego dotyka od góry dolny brzeg zwężonego tylnego końca dentale; w części środkowej górny brzeg graniczy z intercoronoideum i coronoideum, a przedni i dolny brzeg z post-spleniale. Bardzo rozszerzona tylna część kości supraangulo-angulare rozpościera się na zewnętrznej bocznej powierzchni articulare okrywając najbardziej tylny koniec szczęki. Z przodu od articulare grzbietowy brzeg supraangulo-angulare nie przylega do praearticulare posterior, która ma tu położenie pionowe. Obie te kości ograniczają jamę primordialną (fossa primordialis). Również na stronie brzusznej w tylnej części żuchwy praearticulare posterior i supraangulo-angulare zostają rozdzielone cienką warstwą kości Meckela.

d) *Uzębienie*. — W skład uzębienia *Holodus sanctacrucensis* wchodzi zęby stożkowate częściowo chwytne, częściowo tworzące rodzaj uzębienia miążdżącego, oraz płytki zębowe, zaopatrzone w bardzo liczne ząbki pojedyncze oraz złożone zęby płaskie, przystosowane do rozcierania pokarmu. Uzębienie kości dentale składa się z licznych, bardzo drobnych pojedynczych ząbków, rozsianych nieprawidłowo na całej powierzchni ustnej, tworzących rodzaj szagrynu. Na zewnątrz od nich mieści się szereg coraz to mniejszych ząbków o kształcie płaskich lub nieco stożkowatych guzków. Na prawej, lepiej zachowanej części dentale znajduje się 10 podobnych ząbków.

Koronoidy zaopatrzone są w trzy pary dużych stożkowatych zębów, o wierzchołkach nachylonych nieco do wnętrza żuchwy (*d*, tabl. II, rys. 1). Często znajduje się tylko jeden z nich a na miejscu drugiego pozostaje jamka, będąca śladem obu zębów; jeden z nich jest mniejszy. Są to objawy zmiany uzębienia, podobnie jak u *Crossopterygii* (24) i *Stegocephali* (3).

Zęby coronoideum mają nieco mniejsze rozmiary niż zęby praecoronoideum i intercoronoideum. Poniżej zębów stożkowatych, na stronie zewnętrznej koronoidów znajdują się delikatne blaszkowate ząbki, rozmieszczone w jednym szeregu wzdłuż bocznego brzegu szczęki.

Uzębienie praearticulare tworzą płytki zębonośne. Nieparzysta płytka zębowa praearticulare anterior posiada na powierzchni grzbietowej drobne pojedyncze ząbki, widać na niej ponadto ślady dołków dla zębów o większych wymiarach.

Na powierzchni płytek zębonośnych praearticulare posterior znajdujemy również rozrzucone drobne ząbki, odosobnione lub zebrane w grupy. Zgromadzone w wielkiej liczbie i zlane ze sobą tworzą one ząb złożony.

Według Semon (1899) w stadium embrionalnym *Neoceratodus forsteri* zębki elementarne nie są również złączone i ukazują się oddzielnie, a dopiero w późniejszych stadiach zlewają się tworząc zęby złożone — płytki zębowe postaci dojrzałych.

Obecność elementarnych pojedynczych ząbków i przejście ich do zębów złożonych, zaznaczające się u dewońskiego *Holodus*, wskazuje na ten sam przebieg powstawania zębów złożonych, jaki obserwujemy w ontogenii współczesnych ryb dwudysznych.

Powierzchnia żująca płytek zębowych *Holodus sanctacrucensis* jest miejscami starta przez zużycie lub zwietrzała. Grzebieni idących promienisto od środkowego, wewnętrznego brzegu płytki, typowych dla wyspecjalizowanych dwudysznych, tu nie znajdujemy. Istnieją natomiast rysy, choć niewyraźne, skierowane ku brzegom wewnętrznym szczęki. Być może, powstały one wskutek zniszczenia płytki. Fragmentaryczny stan płytek nie pozwala na stwierdzenie właściwej ich liczby. Możliwe, że z każdej strony występowała więcej niż jedna płytka zębowa (ząb złożony).

Kanały czuciowe znajdują się, niestety, w stanie fragmentarycznym. Ogólny zarys ich przebiegu jest bardzo podobny do podanego przez Watsona i Gilla u *Dipterus platycephalus*.

Canalis mandibularis, rozpoczynając się na bocznej powierzchni tylnego końca supraangulo-angulare, przechodzi na brzuszną stronę szczęki, gdzie często gubi się i znika. Na podstawie częściowych śladów należy przypuszczać, że przechodzi on przez kości infradentalia w kierunku spojenia zmierzając dalej do kanału przeciwnej strony.

Oprócz canalis mandibularis na tylnym końcu szczęki znajduje się inny kanał czuciowy, którego początek leży również w obrębie supraangulo-angulare. Niekompletny stan szczęki uniemożliwia dokładne określenie miejsca jego powstania. Kieruje się on wzdłuż górnego brzegu infradentale i jest podobny do poziomej linii jamkowej (pitline) *Rhipidistia*. Ciągąc się na pograniczu dentale i infradentale kanał ten zachodzi dalej ku przodowi. Widzimy go na pograniczu przednich części dentale i infradentale.

Badanie kanałów dało możliwość ujawnienia dość szerokiego i długiego kanału, wychodzącego przez tylny koniec praearticulare i ciągnącego się wzdłuż dolnego brzegu medialnej strony chrząstki Meckela. Na podstawie jego przebiegu należy wnioskować, że zawierał on gałązkę r. mandibularis internus VII (= chorda tympani *Stegocephali*).

Od strony zewnętrznej tylnej części szczęki znajdujemy nieco węższy, słabiej zaznaczony kanał, leżący między supraangulo-angulare i articulare. Umiejscowienie jego nasuwa przypuszczenie, że mógł on mieścić boczne gałązki ramus mandibularis externus.

Na przekroju pionowym przez tylną część szczęki *Holodus* widać prócz tego otwory wielkiej liczby drobniejszych kanalików. Wszystkie one, z wyjątkiem kanałów organów czuciowych, biegną w kości Meckela lub między tą kością a kośćmi skórnymi w ten sposób, że większa część ich ściany utworzona jest przez kość Meckela. Służyły one przeważnie dla naczyń odżywczych.

W obrębie mentomandibulare występują również bardzo liczne kanały, doprowadzające naczynia i nerwy do zębów. Dokładne ich określenie wymagałoby jednak dokonania licznych przekrojów szczęki. Tylna fossa primordialis, oprócz chrząstki Meckela, zawierała również mięśnie: m. adductor mandibulae i gałązki ramus mandibularis V₃, które, idąc wzdłuż chrząstki Meckela, rozgałęziały się unerwiając skórę, błonę śluzową jamy ustnej i zęby szczęki dolnej.

Znaczenie i rola przedniej jamy szczękowej (fossa mandibulae anterior) pozostają niewyjaśnione. Ze względu na umiejscowienie przypomina ona przednią jamę szczękową *Panderichthys rhombolepis*, opisaną przez Grossa (24). Obecność licznych kanałów na dnie jamy u *Holodus sanctacrucensis*, umiejscowienie tej jamy w pobliżu kanałów czuciowych oraz występowanie por na powierzchni dentale nie wykluczają przypuszczenia, że mogła ona zawierać organ czuciowy (flaschenförmige Organe; Goodrich 12, Boeke 1).

e) *Budowa histologiczna.* — Zęby boczne zdradzają w szlifach poprzecznych istnienie środkowego jądra osteoidalnego, złożonego z dentyiny, o licznych rozgałęzionych i wielkich kanałach miazgowych, skierowanych równoległe do długiej osi zęba (*K* na tabl. II, rys. 6). Średnica kanałów, znaczna u podstawy, zmniejsza się ku górze. Od wszystkich tych kanałów odchodzą kanaliki, ułożone mniej lub bardziej prawidłowo dookoła kanałów i występujące w większej ilości na ich zagięciach (*k* na tabl. II, rys. 6) i na końcach.

Jądro osteoidalne otoczone jest dentyną warstwy zewnętrznej, do której idą od położonych bardziej obwodowo kanałów wymienionego jądra osteoidalnego kanały miazgowe cieńsze, skierowane prostopadle do kanałów jądra. Dają one na całej swej długości odgałęzienia boczne, związane ze sobą połączeniami, których prześledzenie nie zawsze jest jednak możliwe. Częściowo tylko leżą one w płaszczyźnie przekroju. Zarysy kanałów przeważnie dają linie łamane lub przerywane idąc na ogół promienisto ku powierzchni zęba (*K* na tabl. III, rys. 1). Od tych kanałów warstwy zewnętrznej odchodzą liczne, nadzwyczaj cienkie, długie delikatne kanaliki, ułożone dookoła kanałów miazgowych i występujące liczniej na ich końcach i na zagięciach, gdzie rozwidlają się na kształt puszystych pędzelków w sposób bardzo złożony (*P*, tabl. III, rys. 1).

W niektórych przekrojach poprzecznych przez część środkową zęba pomiędzy systemem kanałów i kanalików zjawiają się niekiedy jasne wstęgi cementu. Kształty wstęg są dość różnorodne; zawierają one liczne niewielkie osteoplasty o zarysach nieprawidłowo kanciastych. Wymienione utwory cementowe w środkowych częściach zęba są bardzo wąskie, odosobnione i kształtu nieregularnego, ku podstawie zaś zęba liczba ich się zwiększa, łączą się ze sobą i stają się coraz szersze, dentyna natomiast powoli zanika. U podstawy zęba brak warstwy zewnętrznej dentyny, występującej w środkowej i górnej części zęba; znajdujemy tu dentynę jądra osteoidalnego, zawierającą miazgowe kanały szerokie i kanaliki oraz wstawione między układami dentyny bardzo grube warstwy cementu o budowie blaszkowatej koncentrycznie względem kanałów. Cement zawiera tu również bardzo liczne osteoplasty (c, tabl. III, rys. 2).

Dentyna zęba *Holodus sanctacrucensis* jest analogiczna do dentyny opisanej przez Pandera w ząbkach płytki zębowej u *Dipterus verneuili* (por. 47, tabl. V, rys. 8).

W zębach *Holodus sanctacrucensis*, jak zaznaczyliśmy powyżej, znajdują się prawdziwe warstwy cementowe, położone między układami odosobnionymi czy też zespolonymi dentyny. Ułożenie ich nie wykazuje jednolitości. W budowie mikroskopowej kości skórnych naszego *Holodus* zarysowuje się typ kosmoidalny. Od zewnątrz pokryte są one szklivem.

Przekroje poprzeczne kości wykazują doskonale, zwłaszcza w świetle spolaryzowanym, układy uwarstwionych blaszek kostnych lub też systemy blaszek o ułożeniu koncentrycznym. Tkanka kostna posiada tu charakter gąbczastej i obfituje w wielkie, wydłużone jamki kostne (osteoplasty), wysyłające kanaliki, z których poprzeczne są bardzo długie (tabl. IV, rys. 1); osteoplasty skierowane są zawsze odpowiednio do ułożenia blaszek kostnych.

f) *Uwagi ogólne.* — Dolna szczęka *Holodus sanctacrucensis* z uwagi na budowę morfologiczną wykazuje pewne podobieństwo do szczęki odpowiedniej u *Holodus kiprianovi* (47). Różni się jednak od niej znacznie większymi rozmiarami i liczbą zębów. Dentale u *Holodus kiprianovi* posiada tylko trzy pary ząbków w kształcie stożkowatych guzków; jedna położona jest obok symfizy, dwie zaś pozostałe są umieszczone na zewnętrznym brzegu tylnej części dentale. Prócz tego posiada on zęby stożkowate, położone na brzegach szczęk nie w dwóch szeregach, lecz w jednym.

Opisywany gatunek zbliżony jest bardziej do *Holodus (Archaeotylus) ignotus* (40). Ten ostatni różni się od okazu pochodzącego z Gór Świętokrzyskich mniej wydłużonym kształtem płytek zębowych, większą liczbą ich oraz nieregularnym rozkładem zębów stożkowatych.

Co się tyczy stanowiska rodzaju *Holodus* w układzie systematycznym, to zaliczano go powszechnie do *Dipteridae*. Niektóre cechy anatomiczne przemawiają istotnie na korzyść bliskiego pokrewieństwa pomiędzy rodzajami *Holodus* i *Dipterus*: oba te rodzaje posiadają dentale o podobnych kształtach i budowie; spleniale i postspleniale przesunięte są na brzuszną, zewnętrzną powierzchnię szczęki; wygięcie kości uzbrojonych w szerokie zęby na zewnątrz¹, niemal poziome położenie przedniej części żuchwy, dzięki czemu dolna szczęka *Holodus* i *Dipterus* jest płaska i niewysoka, wreszcie obecność jamy bocznej, położenie angulare i jego stosunek do sąsiednich kości, położenie gularia itp.; praecoronoideum oraz przednia część kości intercoronoideo-praearticulare u *Holodus sanctacrucensis*, podobnie jak i przednia część praearticulare (68) u *Dipterus platycephalus*, przybierają położenie prawie poziome.

Z powodu wyżej wymienionych dwóch właściwości szczęka dolna rodzajów *Holodus* i *Dipterus* jest płaska i niewysoka.

Po dokładniejszym porównaniu spostrzegamy jednak, że mimo cech wspólnych rodzaje te mają też cechy odrębne, a mianowicie: dentale jest nieco dłuższe u *Holodus* i posiada uzębienie; seria kości coronoidea rozwinięta jest pełniej, istnieją tu zęby boczne, płytkom zaś zębowym brak typowych dla *Dipteridae* grzebieni, odchodzących promienisto od brzegu wewnętrznego, skierowanych zaś wachlarzowato na zewnątrz.

Różnice w budowie morfologicznej szczęki dolnej rodzajów *Holodus* i *Dipterus* (właściwie wszystkich dwudysznych) polegają na zaniku zębów bocznych. Zanik ten zależny jest ściśle od zmiany rodzaju pożywienia czy też od zmiany warunków życia. Z utratą zębów wiąże się zanik kości szczęki dolnej, która podlega skróceniu. Zjawisko to jest widoczne, gdy porównamy budowę dolnej szczęki (rys. 2 w tekście) *Holodus*, *Dipterus* i *Ceratodus* (*Neoceratodus*). Widzimy, że *Holodus* posiada dość dobrze wykształcone dentale, zaopatrzone w zęby; kości serii koronoidowej są rozwinięte i posiadają stożkowate zęby boczne; płytki zębowe są gładkie.

Dipterus (podobnie jak *Palaedaphus*) posiada krótkie dentale, pozbawione zębów. Seria koronoidów jest zredukowana i brak jest zębów bocznych; płytki zębowe są zaopatrzone w grzebienie.

Ceratodus (*Neoceratodus*) odznacza się dalej posuniętą redukcją dentale i kości serii koronoidów, aż do całkowitego zaniku; zębów bocznych brak; płytki zębowe posiadają promieniste grzebienie.

Co się tyczy płytek zębowych, to ulegają one zmianom u poszczególnych rodzajów ryb dwudysznych, zależnie od specjalizacji. Ponieważ *Holodus* wykazuje mniejszy stopień specjalizacji niż inne *Dipnoi*, charak-

¹ Praearticulare u *Dipterus platycephalus* (68).

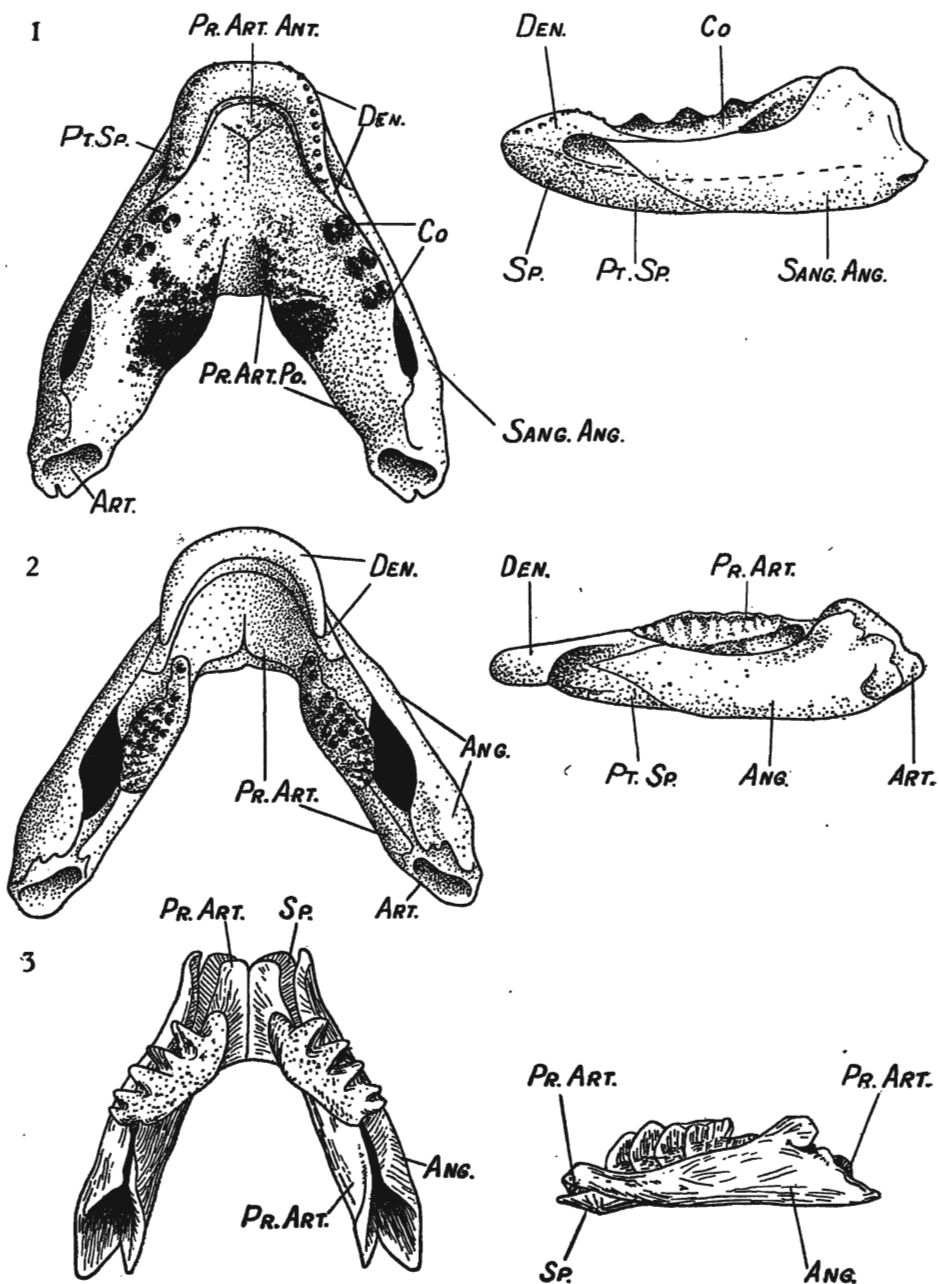


Fig. 2

Dolne szczęki ryb dwudysznych — Mâchoires inférieures des poissons dipneustes
 1. *Holodus sanctacrucensis*; 2. *Dipterus platycephalus*; 3. *Ceratodus forsteri* (*Dipterus*
 i *Ceratodus* wg Watsona i Gilla, 1923, s. 208, rys. 13 — *Dipterus* et *Ceratodus* d'après
 les figures de Watson et Gill, 1923, p. 208, fig. 13)

terystyczne jego cechy podkreślają wyraźniej pokrewieństwo, zachodzące pomiędzy *Crossopterygii*, *Dipnoi* i *Tetrapoda*, ujętymi w większą jednostkę — *Choanata* (52, 53).

Rozpatrując budowę szczęk dolnych u przedstawicieli *Crossopterygii* i porównując je z opisywanym okazem *Holodus* widzimy, że złożone są one z zasadniczych składników kostnych, ściśle sobie odpowiadających, inaczej mówiąc, ściśle homologicznych. Watson i Gill (68) wskazują na istotne różnice budowy dolnych szczęk *Dipterus* i *Osteolepis*, polegające na braku u pierwszego rodzaju serii kości *coronoidea*, zaopatrzonych w zęby boczne, i na słabym rozwoju serii *dentale*, która jest pozbawiona uzębienia. Właściwości te, typowe dla *Osteolepis*, odnajdujemy również u *Holodus*. Ostatni wyróżnia się tylko kształtem nieco skróconej kości *dentale*, występowaniem zagłębienia bocznego² oraz umiejscowieniem spleniale i postspleniale na brzusznej powierzchni szczęki. Ostatnie dwie cechy zbliżają rodzaj *Holodus* do *Labyrinthodontae*.

Watson (66, 67) w pracach swych, poświęconych budowie szczęki dolnej pierwotnych *Labyrinthodontae*, wskazuje na występowanie jamy Meckela u *Bothriceps*. Z drugiej zaś strony Säve-Söderbergh (53), po zbadaniu wyższych *Labyrinthodontae*, przyszedł do wniosku, że cechuje je, między innymi, przesunięcie kości spleniale i postspleniale na powierzchnię zewnętrzną niewysokiej i stosunkowo płaskiej szczęki dolnej. Badania porównawcze zasadniczych składników kostnych szczęki dolnej u *Holodus* i przedstawicieli *Labyrinthodontae* dowodzą istnienia uderzających analogii w układzie kości.

Poruszając wreszcie sprawę synonimiki rodzajów *Holodus*, *Ganorhynchus*, *Dipnorhynchus* musimy stwierdzić, że budowa anatomiczna *Holodus* ma zasadnicze cechy typowe dla obu ostatnich rodzajów. Brak odpowiednich części szkieletowych oraz ułamkowy stan zachowania wewnętrznej (ustnej) powierzchni w sklepieniu czaszki *Ganorhynchus* i *Dipnorhynchus* utrudniają oczywiście głębsze badanie porównawcze. Jednakże ogólny plan budowy, wyrażony w zachowaniu się licznych składników anatomicznych, a więc: słaba redukcja kości szkieletu czaszki, brak wyraźnego skrócenia szczęk — nasuwają myśl o bardzo bliskim ich pokrewieństwie. Przemawia również za tym charakter ich uzębienia: zęby stożkowate u *Holodus*, słabo osadzone i z łatwością wypadające, są podobne do zębów u *Ganorhynchus*, płytki zaś zębowe gatunku świętokrzyskiego mają budowę właściwą płytkom *Dipnorhynchus*.

² Należy tu zaznaczyć, że bardzo podobne zagłębienie boczne występuje w szczęce dolnej u *Laccognathus panderi* (*Dendrodus biporcatus*), opisanego przez Grossa (13, 16) z dewonu bałtyckiego.

W każdym razie, dane badań Hillsa nad *Dipnorhynchus sussmilchi*, jak również szczegóły anatomiczne dostrzegane w wyżej opisanej szczęcie dolnej wskazują w równym stopniu na bardzo pierwotną budowę wymienionych ryb. Mając liczne cechy szczątkowe, których nie spotyka się u *Dipteridae*, rodzaje *Holodus*, *Ganorhynchus* i *Dipnorhynchus* tworzą szczep całkowicie odosobniony i winny zajmować w systematyce miejsce niezależne jako rodzina *Holodontidae* nov. fam. Rodzina ta otrzymałaby następującą charakterystykę:

1. liczniejsze składniki kostne szkieletu głowy, rozmieszczone niekiedy niesymetrycznie,
2. występowanie otworu ciemieniowego,
3. kość operculum leży bardziej ku tyłowi, podobnie jak u *Osteolepis*,
4. brak większego skrócenia szczęk, związany ze słabym stopniem redukcji kości szkieletu głowy,
5. uzębienie składające się z zębów stożkowatych i z płytek zębowych, nie posiadających grzebieni promienistych (zębów wachlarzowatych).

B. Rodzaj *Dipterus* Sedgwick & Murchison

a) *Dipterus* sp. A (p. tabl. II, rys. 3)

W zbiorze znajduje się jedna płytka szczęki dolnej stosunkowo wysoka, ścięta od strony wewnętrznej. Jej zgrubiała część środkowa jest zaokrąglona i gładka, tylna — płaska, przednia zaś i zewnętrzna zaopatrzone są w grzebienie promieniste w liczbie pięciu, pokryte zaokrąglonymi lub wydłużonymi ząbkami o stosunkowo małych rozmiarach. Dwa pierwsze grzebienie (przednie) pozbawione są ząbków.

Występowanie grzebieni wyłącznie w częściach przedniej i zewnętrznej płytki, mała ich liczba oraz charakter ząbków upodabniają tę płytkę do płytki *Dipterus murchisoni*, znalezionej przez Pandera w górnym dewonie Rosji. Rozmiary tej ostatniej są jednak mniejsze i posiada ona grzebienie nieco cieńsze.

Płytką zdaje się należeć do nowego gatunku, niestety, jest ona niekompletna. Pochodzi z góry Wietrznia pod Kielcami, z wapienia z *Rhynchonella coronula* Dreverm.

b) *Dipterus* sp. B (p. tabl. II, rys. 4)

Płytką ma ślady starcia przez zużycie; przedni i zewnętrzny jej brzeg są ułamane. Jest to płytka szczęki górnej, stosunkowo płaska, o kształcie nieprawidłowo trójkątnym. Posiada ona pięć grzebieni, z tych piąty jest słabiej rozwinięty. Grzebienie te na tylnych swych odcinkach są

zlane ze sobą i ząbki występują tylko na odcinkach przednich. Ząbki w liczbie 3—4 na każdym grzebieniu posiadają duże rozmiary i ściśnięte są z boków. Dzięki starciu, niektóre z ząbków są bardzo płaskie i mają zlane ze sobą podstawy.

Wymieniona płytką jest nieco podobna do płytki *Dipterus verneuxi* (47), pochodzącej z górnego dewonu Rosji. Odróżnia się od niej mniej wyraźnymi grzebieniami oraz mniejszą liczbą ząbków, tworzących grzebienie, i gładką powierzchnią części tylnej.

Płytką tego okazu jest również bardzo zbliżona do płytek *Dipterus mordax* Eastm. (8), różni się jednak od nich większymi rozmiarami ząbków. Pochodzi z wapienia z *Rhynchonella (Hypothyris) procuboides* Sow. z Karczówki pod Kielcami.

C. Rodzaj *Conchodus* M'Coy

Conchodus elkneri n. sp. (p. tabl. II, rys. 5; tabl. IV, rys. 2)

Płytki szczęki górnej spłaszczone i stosunkowo dużych rozmiarów. Długość płytki wynosi 36 mm, szerokość 21 mm.

Jej przednia część jest nieco szersza, zaokrąglony zaś brzeg przedni wydłuża się stopniowo w kierunku ku brzegowi wewnętrznemu. Natomiast część tylna jest zwężona i posiada brzeg prostoliniowy. Brzeg wewnętrzny płytki jest również prosty i ponadto mocno zgrubiały; brzeg zewnętrzny tworzy łagodną esowatą krzywiznę. Powierzchnia oralna jest gładka i w środku wklęsła. Na brzegach przednim i zewnętrznym płytki występuje 7 krótkich, płaskich, kolejno w kierunku ku brzegowi tylnemu płytki coraz mniejszych grzebieni. Dwa przednie grzebienie są zaokrąglone, ku tyłowi płytki zlewają się i tworzą wyraźne zgrubienie, ciągnące się wzdłuż brzegu wewnętrznego płytki.

Płytką *Conchodus elkneri* zbudowana jest z sydentyny o stosunkowo cienkich kanałach miazgowych (tabl. IV, rys. 2), skierowanych ku powierzchni żującej. Od kanałów tych odchodzą liczne delikatne kanaliki, ułożone prostopadle dookoła kanałów i występujące liczniej na ich końcach i zagięciach. Ku podstawie płytki kanały i kanaliki stają się szerokie i leżą w tkance o charakterze przejściowym i budowie meandrycznej, wreszcie przechodzą w tkankę kostną o niewielkich osteoplastach.

Znaleziony okaz przypomina z kształtów płytkę *Conchodus jerojewi* Pander (47) z górnego dewonu Rosji. Ostatnia posiada jednak dłuższe i wyraźniej zaznaczone grzebienie, występujące w mniejszej liczbie.

Okaz znaleziony przez J. Czarnockiego we wsi Lipowa, na pn. od Opatowa.

UWAGI STRATYGRAFICZNE I PALEOEKOLOGICZNE

Rodzaj *Holodus* występuje w górnym dewonie Rosji środkowej (obwód orłowski) oraz w Niemczech (pochodzenie nieustalone). W Polsce okaz z rodzaju *Holodus* znaleziony został w dewonie górnym w warstwach zawierających według danych J. Czarnockiego: głowonogi *Manticoceras intumescens* i *Beloceras multilobatum* (fran z Kadzielni).

Rodzaj *Ganorhynchus* zjawia się po raz pierwszy w dewonie środkowym Niemiec (w tzw. poziomie Stringocephalus-Schichten w eifelu). Występowanie jego w górnym dewonie było zanotowane we Francji (fran z Boulonnais) i w Stanach Zjednoczonych (famen serii z Catshill i Chemung z Pensylwanii).

Dipnorhynchus występuje w dewonie środkowym Australii (New South Wales, Murrumbidgee River).

Z danych tych możemy wnioskować, że ryby te posiadają stosunkowo nieduży zasięg pionowy i cechuje je szerokie rozszedlenie geograficzne.

Dipterus jest rodzajem bardzo pospolitym zarówno w dewonie środkowym, jak też i górnym. Znaleziony on został w Australii, Stanach Zjednoczonych, Szkocji, Belgii, na Łotwie, w Rosji itd. Ryby te były mieszkańcami wód ściśle lądowych a niekiedy lagun.

W Polsce przedstawiciele rodzaju *Dipterus* występują w dewonie górnym (Wietrznia) wspólnie z *Holoptychius giganteus* Ag., *Bothriolepis panderi* Lah., *Holonema radiatum* Obr. i innymi.

Rodzaj wreszcie *Conchodus* zjawia się w Niemczech w dewonie środkowym (tzw. Crinoidenschichten w eifelu). W Szkocji (Elgin), na Łotwie, w Rosji (b. obwód orłowski i leningradzki) występuje on w dewonie górnym. W Polsce *Conchodus* znaleziony został w dewonie środkowym na północ od Opatowa (Lipowa).

Z powyższych danych oraz na podstawie badania ogólnego składu ichtiofauny wynika, że fauna ryb Gór Świętokrzyskich nie jest jednolita; są to zarówno postacie właściwe osadom morskim, jak też i słodkowodnym. Znajdujemy je w warstwach odpowiadających tym samym warunkom życiowym na wschodzie — w Rosji, niektóre zaś na zachodzie — w Niemczech. Charakter mieszany fauny ryb utworów górnego dewonu Polski ma znaczenie tym większe, że różnice pomiędzy ogólnym składem górno-dewońskiej fauny ryb na wschód i na zachód od Polski są tak duże, że trudno je ze sobą zestawić.

Z powyższych powodów dla celów synchronizacji i określenia panujących wówczas czynników ekologicznych, które wpływały na skład ichtiofauny i jej rozszedlenie, niezbędna jest analiza zespołów ichtiofaunistycz-

nych, występujących w różnych warunkach życiowych w utworach górnego dewonu Rosji, Estonii, Łotwy i Niemiec.

Badania D. Obruczewa (43, 44) oraz Heckera (26, 27) pozwoliły na rozróżnienie w dolnych ogniwach piętra frańskiego tzw. głównego pola dewońskiego Rosji (pn.-zach. część) dwu poziomów: 1° dolnego — gliniasto-piaszczystego, zawierającego nieliczne szczątki ryb: *Bothriolepis cellulosa* Pander, *Asterolepis radiata* Rohon, *Holoptychius*, oraz 2° górnego — wapiennego z fauną: *Bothriolepis cellulosa* Pander, *Chelyophorus*, *Rhynchonella livonica* Buch, *Spirifer muralis* Vern., *Estheria* sp.

Cechą charakterystyczną dla warstw pierwszego poziomu, wyodrębnionego przez Obruczewa pod nazwą „podśnietogórskiego“ jest zjawienie się po raz pierwszy składników fauny górnego dewonu (*Bothriolepis*, *Holoptychius*) wśród elementów fauny środkowo-dewońskiej. Wymieniony autor zalicza warstwy podśnietogórskie do facji platformy brzegowej. Natomiast warstwy poziomu górnego — śnietogórskiego cechuje obecność przedstawicieli wyłącznie górnodewońskich i warstwy te należy traktować jako warstwy facji brzeżnej, lecz podwodnej. Według Heckera (27) skały wapienne tego poziomu cechuje obecność *MgO*, charakterystycznego dla warstw morskich i lagunowych, które powstają w wodach stojących, mocno aż do dna przegrzanych.

Dobrze odsłonięte warstwy śnietogórskie i podśnietogórskie dają się prześledzić nad rzeką Wielikaja poniżej Pskowa, koło jeziora Pskowskiego, wreszcie nad rzekami Ługa i Oriedież³. Wszędzie tam w skład warstw śnietogórskich wchodzi dolomity i margle. Ku wschodowi jednak zmienia się charakter litologiczny tych warstw i utwory wapienne przechodzą w piaskowce i gliny (rzeka Siaś). Ku zachodowi natomiast warstwy śnietogórskie ciągną się w postaci utworów wapiennych, sięgających Łotwy i Estonii.

Na warstwach śnietogórskich obszaru głównego pola dewońskiego leżą pskowskie warstwy wapienno-gliniaste o faunie: *Spirifer muralis* Vern., *Ladogia* (= *Rhynchonella*) *meyendorfi* Vern., *Psammosteus maeandrinus* Ag., *Bothriolepis panderi* Lah., *Coccosteus mironovi* Obr., *Ptyctodus obliquus* Pand., *Holoptychius* sp. (26).

Hecker zaznacza przy tym, że szczątki ryb w tych warstwach napotymane są rzadko. Związane to jest oczywiście ze spotęgowaniem trans-

³ Późniejszych prac D. Obruczewa, poświęconych dokładnym opisom tych profilów i ich fauny, nie można było, niestety, dostać.

Hecker, Philippowa, Barkhatowa (26) w pracy nad osadami głównego pola dewońskiego podają faunę ryb warstw śnietogórskich w sposób następujący: *Psammosteus maeandrinus* Ag., *Bothriolepis panderi* Lah., *Coccosteus*, *Ptyctodus obliquus* Pander, *Osteolepis*, *Glytolepis*, *Dipterus*.

gresji morza, nie sprzyjającej rozwojowi fauny wymienionych rodzajów ryb.

Powyżej leżą warstwy: czudowskie, szelońskie, świniordskie, ilmeńskie i bureskie. Zawierają one obfitą faunę brachiopodów. Badania Heckera ustaliły, że morze w wieku pskowsko-czudowskim oraz w świniordskim i bureskim miało zasięg najszerszy, w wieku zaś szelońskim (utwory lagunowe) i ilmeńskim morze ustępuje. W odsłonięciach nad rzeką Sias brak nawet ponad warstwami czudowskimi warstw pochodzenia morskiego. Odsłaniają się tu potężne serie pstrych warstw lądowych oraz lagunowych. Ujawnia się tu wyraźnie charakter ściśle kontynentalny, podobnie jak i lagunowy. Populacja wykazuje w swym składzie wyraźną przewagę form kontynentalnych. Z dolnej części tych serii pochodzi ichtiofauna: *Psammosteus megalopteryx* Trautsch., *Bothriolepis panderi* Lah., *Cocosteus trautscholdi* East., *Cocosteus* sp., *Holonema radiatum* Obr., *Gyroplacosteus panderi* Obr., *Holoptychius giganteus* Ag., *Eusthenopteron wenjukovi* Rohon, *Osteolepis* (?) sp., *Dipterus verneuili* Pander (26, 43, 44).

Zupełnie odmienny charakter mają osady tzw. środkowego pola dewońskiego (Woroneż, obwód orłowski), które jednocześnie z tzw. polem głównym objęte było transgresją (rozciągnęła się ona również i na część pośrednią — obszar moskiewski). Głębokie morze obszaru środkowego zostawiło osady o charakterze bardzo jednostajnym, nie zdradzającym różnorodności facji⁴. Wśród osadów dolnej połowy dewonu górnego (fran) wyróżniono tu dwa poziomy: warstwy szczygrowskie, zawierające według Naliwkina *Spirifer fimbriatus* Conr., *Camarothoechia aldoga* Nal. oraz warstwy semiłuckie ze *Spirifer disjunctus* Sow. Na podstawie zestawień faunistycznych Hecker i inni autorzy synchronizują warstwy szczygrowskie z warstwami pskowsko-czudowskimi pola głównego. Warstwy natomiast wyżej położone w przekroju pola środkowego — semiłuckie uważają oni za odpowiadające pod względem stratygraficznym warstwom szelońskim, świniordskim, ilmeńskim i bureskim. Podkreślając zarówno obfitość fauny bezkręgowców w warstwach semiłuckich i odpowiadających im świniordskich, jak też występowanie trylobitów i głowonogów w warstwach semiłuckich, Hecker dochodzi do wniosku, że w tym właśnie okresie istniał pomiędzy morzem dewonu rosyjskiego a morzem otwartym związek najściślejszy.

Jak już wspomniałam wyżej, warstwy śnietogórskie, wykształcone litologicznie w części zachodniej obwodu leningradzkiego w postaci utwo-

⁴ Dane dotyczące się rozsiedlenia ichtiofauny w tych utworach są bardzo nieliczne.

rów wapiennych, ciągną się dalej ku zachodowi, gdzie wychodnie ich występują w Estonii i na Łotwie. Botriolepisowe margle z Kokenhusen (Łotwa) Gross (16, 21) uważa za odpowiadające warstwom śnietogórskim i podśnietogórskim Rosji. Fauna odsłonięcia w Inflanctach zawiera formy: *Bothriolepis cellulosa* Pander, *Psammosteus maeandrinus* Ag., *Eusthenopteron säve-söderberghi* Jarvik, *Chelyophorus verneuli* Ag., *Glyptopomus rolandi* Gross, *Cocosteus* sp., (? *mironovi*), *Dipterus secans* Gross, *D. tuberculatus* Pander, *Glyptolepis* sp., *Gl. baltica* (?) Gross, *Latvius* (*Osteolepis*) *grewingki* Gross, *Rhadinichthys* cf. *devonicus* Clarke (16, 21, 36).

Warstwy tego obszaru, zawierające również resztki roślin, skorupy *Estheria membranacea* Pacht, oraz *Lingula* sp. tworzyły się według Krausa (1930) i Grossa (16, 18) w warunkach lagunowych, natomiast wyżej położone warstwy z *Ptyctodus obliquus* Pander mają charakter utworów morskich. Górny wreszcie zespół utworów dolomitowych Gross synchronizuje z warstwami dolnymi serii pstrych utworów rzeki Siaś, leżących na warstwach czudowskich. W licznych odsłonięciach występują gatunki wspólne: *Psammosteus falcatus* Obr., *Onchus laevis* Gross, *O. tenuispinus* Gross, *Cocosteus* (*trautscholdi*?) Eastm., *Bothriolepis panderi* Lah., *B. ornata* (?) Eichw., *B. maxima* Gross, *Taeniolepis speciosa* Gross, *Dipterus* cf. *marginalis* Ag., *Holoptychius nobilissimus* Ag., *H. giganteus* Ag., *H. cf. flemingi* (?) Ag., *Polyplocodus wenzjukovi* Rohon.

W Estonii i na Łotwie skład fauny ryb i charakter osadów w utworach wieku frańskiego świadczą więc o różnorodności facji, co jest typowe dla płytkiego morza obszaru głównego pola dewońskiego Rosji.

Odpowiednie utwory Niemiec w związku z większą głębokością basenu mają całkiem odmienny zespół ichtiofauny. Warstwy mantiocerazowe (*Manticoceras intumescens*, *M. cordatum*, *M. carinatum*, *Beloceras multilobatum*) w Wildungen i Bicken zawierają następującą faunę: *Ceratolepis stensiöi* Gross, *Pholidosteus bidorsatus* v. Koenen, *Ph. pygmaeus* Gross, *Ph. laevior* Gross, *Pachyosteus bulla* Jkl., *Rhinosteus traquairi* Jkl., *Leiosteus concavus* Gross, *Leptosteus bickensis* v. Koenen, *Belosteus major* Gross, *B. pusillus* Gross, *Brachyosteus dietrichi* Gross, *Brachydirus carinatus* v. Koenen, *B. scaber* v. Koenen, *B. grandis* Gross, *Oxyosteus magnus* Gross, *O. rostratus* Gross, *Aspidichthys ingens* v. Koenen, *Epipetalichthys wildungensis* Jkl., *Rhynchodus tetradon* Jkl., *Jagorina pandora* Jkl., *Cladodus wildungensis* Jkl., *Onychodus jaekeli* Gross, *Diplocercides kayseri* v. Koenen, *D. jaekeli* Stensiö, *Devonosteus proteus* Jkl., *Chirodipterus wildungensis* Gross, *Rhadinichthys* cf. *devonicus* Clarke, *R. cf. antiquus* Williams (17, 22). Są to formy typowo morskie; nie mamy tu ani jednego przedstawiciela wód słodkich.

W wymienionym zespole brak typowych dwudysznych — *Dipteridae* oraz takich rodzajów jak *Bothriolepis*, *Holoptychius*, *Psammosteus*, występujących w górnym Old Redzie. Najbardziej znanymi w nim są endemiczne postacie o swoistej budowie morfologicznej i histologicznej: *Brachydirus*, *Oxyosteus*, *Pholidosteus*, *Leptosteus*, *Leiosteus*, olbrzymie *Aspidichthys ingens* i in.

Różnice, zachodzące pomiędzy składem ichtiofauny górnego dewonu na zachodzie i odpowiednich utworów na wschodzie, powstałe wskutek odmiennej warunków fizyczno-geograficznych, ulegają na obszarze Gór Świętokrzyskich zanikowi, gdyż występują tu postacie typowe dla obu powyższych zespołów.

Utwory, należące do górnego dewonu Gór Świętokrzyskich, składają się według J. Czarnockiego z wapieni, z którymi podrzędnie związane są łupki bitumiczne (Wietrznia). W całej serii dewonu górnego J. Czarnocki wyróżnia trzy poziomy⁵:

I. Najniższe warstwy z *Rhynchonella* (*Hypothyris*) *procuboides* Kayser. Są to wapienie koralowe, z wkładkami margli, zawierających faunę ryb.

II. Wapienie płytowe i masywne z „*Rhynchonella*“ *coronula* Drew., z wkładkami łupków bitumicznych.

III. Wapienie z fauną mieszaną z *Rhynchonella* (*Hypothyris*) *cuboides* Sow. i głowonogowe z *Manticoceras intumescens* Beyr.

Trzy wymienione poziomy z odsłoneń gór Wietrznia i Kadzielnia (pod Kielcami), a szczególnie dwa ostatnie, zawierają, jak tego dowodzą zbiory J. Czarnockiego, dość bogatą faunę ryb. Resztki ryb z łupków dolnego poziomu są w zbiorach mniej liczne. Uległy one mocnemu zwietrzeniu, rozsypują się, bądź też są one dobrze zachowane, lecz, niestety, w ułamkach.

Stwierdziłam występowanie w warstwach dolnego poziomu: *Onychodus* cf. *jaekeli* Gross, *Onychodus* sp., *Glyptolepis* sp., *Osteolepis* sp., *Dipterus* sp., *Rhynchodus* sp.

Fauna powyższa, złożona z przedstawicieli morskiego dewonu Niemiec (*Onychodus jaekeli*, O. sp., *Rhynchodus* sp.) zawiera również w dużej ilości szczątki *Osteolepis* i *Glyptolepis*. Obfite występowanie tych przedstawicieli *Choanata* jest typowe dla warstw średniodewońskich, powstających w zbiornikach lądowych i niekiedy w płytkich wodach morskich. W górnym dewonie są one mniej liczne i dostosowują się przeważnie do warunków lagunowych.

⁵ G. Gürich utwory te dzielił na dwa poziomy: dolny — z *Rh. cuboides* oraz górny z *Manticoceras intumescens* (25a). — J. Samsonowicz dzieli je również w ten sam sposób (49).

Rodzaj *Onychodus* według Stensiö (61) znany jest zarówno w środkowym, jak i w górnym dewonie. Co się tyczy *O. jaekeli*, jest to gatunek górnodewoński, opisany niedość wyczerpująco. Ma on cechy zbliżone do środkowo-dewońskiego gatunku *O. radicosus*.

Z wymienionych danych faunistycznych wynika, że warstwy, występujące bezpośrednio w spągu utworów dewonu górnego, posiadają ichtiofaunę o charakterze górno-dewońskim, niezbyt jasno wyrażonym. Ichtiofauna tych warstw, typowo mieszana o skąpej liczbie rodzajów, świadczy o tworzeniu się tych warstw wśród warunków lagunowych.

Nadległy kompleks wapieni płytowych z *Rhynchonella coronula* Drew., przewarstwionych z łupkami bitumicznymi, zawiera ichtiofaunę znacznie obfitszą. Występują tu: *Ptyctodus obliquus* Pander, *P. czarnockii* Gor., *Diplocercides kayseri* v. Koenen, *Rhadimichthys* cf. *devonicus* Clarke, *Onychodus jaekeli* Gross, *Holoptychius giganteus* Ag., *Psammosteus maeandrinus* Ag., *Bothriolepis* sp., *B. panderi* Lah., *B. cf. maxima* Gross, *Holonema radiatum* Obr., *Brachydirus carinatus* v. Koenen, *B. sp.*, *Dipterus*, *Osteolepis* sp.

W tym zespole stwierdzamy również występowanie postaci dewonu reńskiego. Są to gatunki następujące: *Rhadimichthys* cf. *devonicus*, *Onychodus jaekeli*, *Brachydirus carinatus*, *B. cf. gracilis*. Poza tym znajdujemy tu także przedstawicieli dewonu rosyjsko-bałtyckiego, stanowiących nawet większą część fauny z Wietrznia. Są to: *Holoptychius giganteus*, *Psammosteus maeandrinus*, *Bothriolepis panderi*, *B. maxima*⁶, *Holonema radiatum*⁷, *Ptyctodus obliquus*, *Coccosteus trautscholdi* (?).

Występowanie poszczególnych postaci dowodzi jednak ścisłej zależności od zmian facjalnych basenu. Jak już zaznaczyliśmy wyżej, utwory wietrzniańskie składają się z wapieni, z którymi związane są kompleksy łupków bitumicznych; naprzemianległe ich ułożenie dowodzi zmienności warunków tworzenia się osadów. Owa zmienność czynników ekologicznych środowiska warunkowała występowanie tych czy innych postaci faunistycznych. Np. szczątki *Choanata* (*Osteolepis*, *Glyptolepis*, *Dipterus*) znajdują się wyłącznie w łupkach bitumicznych, zawierających także *Holoptychius giganteus*, *Bothriolepis panderi*. Natomiast *Brachydirus carinatus* i *B. gracilis* znaleziono w warstwach wapieni płytowych, tj. w poziomach morskich dowodzących istnienia stref głębinowych. *Onychodus*, forma bardziej zdolna do przystosowania się, występuje zarówno w wapieniach, jak też w łupkach bitumicznych.

⁶ *Bothriolepis maxima* — gatunek właściwy wyłącznie dla dewonu bałtyckiego.

⁷ *Holonema radiatum* występuje w dewonie Rosji.

OBSZAR NADREŃSKI (TERRITOIRE RHÉNAN)	GÓRY Ś-TO KRZYSKIE (Mts. de S-TE CROIX)	OBSZAR BAŁTYCKI (TERRITOIRE BALTIQUE)
WILDUNGEN, BICKEN	WIETRZNIĄ, KADZIELNIA	
<p><i>Aspidichthys ingens</i> <i>Pholidosteus bidorsatus</i> <i>Brachydirus scaber</i> <i>Brachydirus grandis</i> <i>Pachyosteus bulla</i> <i>Oxyosteus magnus</i> <i>Leiosteus concavus</i> <i>Leptosteus bickensis</i> etc.</p>	<p><i>Aspidichthys ingens</i> <i>Pholidosteus bidorsatus</i> <i>Brachydirus scaber</i> <i>Brachydirus cf. grandis</i> <i>Pachyosteus bulla</i> <i>Oxyosteus magnus</i> <i>Leiosteus</i></p> <p><i>Bothriolepis panderi</i></p> <p><i>Holoptychius giganteus</i></p> <p><i>Holonema radiatum</i></p> <p><i>Dipterus cf. murchisoni</i></p> <p><i>Eusthenopteron</i></p> <p><i>Diplocercides</i></p> <p><i>Ptyctodus czarnockii</i></p> <p><i>Ptyctodus obliquus</i></p> <p><i>Onychodus jaekeli</i></p> <p><i>Rhadinichthys cf. devonius</i></p> <p><i>Rhynchodus</i></p> <p><i>Onychodus</i></p> <p><i>Glyptolepis</i></p> <p><i>Osteolepis</i></p> <p><i>Dipterus</i></p>	<p>OLD RED GÓRNY (SUPÉRIEUR)</p> <p><i>Bothriolepis panderi</i> <i>Coccosteus trautscholdi</i> <i>Holoptychius giganteus</i> <i>Holoptychius nobilissimus</i> <i>Holoptychius flemingi</i></p> <p><i>Dipterus marginalis</i></p> <hr/> <p>OSADY MORSKIE (SÉDIMENTS MARINS)</p> <p><i>Ptyctodus obliquus</i></p> <hr/> <p>MARGLE (MARNES) z (a) <i>Bothr. cell.</i></p> <p><i>Psammosteus maeandrinus</i> <i>Bothriolepis cellulosa</i> <i>Coccosteus</i> <i>Eusthenopteron. Save-Söd.</i> <i>Chelyopterus cruculi</i> <i>Dipterus tuberculatus</i> <i>Dipterus secans</i> <i>Latvius grewingki</i></p>

OBSZAR ROSYJSKI (TERRITOIRE RUSSE)		
POLE GŁÓWNE (CHAMP PRINCIPAL)		POLE CENTRALNE (CHAMP CENTRAL)
BUREGHI <i>Spirifer tentaculum</i>		SEMŁUKI <i>Spirifer disjunctus</i>
ILMEN <i>Spirifer disjunctus</i>		
SVINORD		
SHELON <i>Spirifer verneuili</i> <i>Rhynchonella bifera</i>		R. SIAŚ <i>Psammosteus megalopteryx</i> <i>Bothriolepis panderi</i> <i>Coccosteus trautscholdi</i> <i>Holonema radiatum</i> <i>Eusthenopteron wenzjukovi</i> <i>Holoptychius nobilissimus</i> <i>Holoptychius giganteus</i> <i>Dipterus verneuili</i>
TCHUDOVO <i>Camarotechia cf. aldoga</i> <i>Spirifer muralis</i> <i>Spirifer verneuili</i>		STCHIGRY <i>Spirifer fimbriatus</i> <i>Camarothoechia aldoga</i>
PSKOV <i>Ptyctodus obliquus</i> <i>Coccosteus mironovi</i> <i>Bothriolepis panderi</i> <i>Spirifer muralis</i> <i>Ladogia meyendorfi</i> <i>Holoptychius</i> <i>Psammosteus maeandrinus</i>		
SNETNAJA <i>Psammosteus maeandrinus</i> <i>Bothriolepis cellulosa</i> <i>Chelyophorus</i> <i>Rhynchonella livonica</i> <i>Spirifer muralis</i> <i>Estheria</i> sp.		
SUBSNETNAJA <i>Bothriolepis cellulosa</i> <i>Asterolepis radiata</i> <i>Holoptychius</i>		

Obecność w utworach morskich przedstawicieli *Dipteridae* wraz z towarzyszącą fauną ryb świadczy o przenikaniu w pasie brzeżnym wkładek lagunowych w osady morskie.

Z punktu widzenia stratygraficznego ichtiofauna warstw II poziomu nie jest jednolita. Napotykamy tu *Ptyctodus obliquus*, *Bothriolepis panderi*; ryby te występują w warstwach pskowskich głównego pola dewońskiego Rosji. *Bothriolepis panderi* znajdowany bywał i w niższych warstwach serii pstrych utworów rzeki Siaś. Poza tym gatunki: *Holonema radiatum*, *Holoptychius giganteus* należą też do fauny warstw szelońskich (43). Wreszcie *Bothriolepis maxima* i *Psammosteus maeandrinus* występują w dewonie bałtyckim również w warstwach równorzędnych warstwom szelońskim, w Estonii i na Łotwie.

Możemy więc przeprowadzić analogię pomiędzy warstwami II poziomu Gór Świętokrzyskich a warstwami pskowskimi, czudowskimi i szelońskimi, tworzącymi znaczną część profilu dolnej połowy górnego dewonu tzw. głównego pola Rosji. Na podstawie składu ichtiofauny możemy również wnioskować, że facja morska Gór Świętokrzyskich, stanowiąca odpowiednik warstw szelońskich, uległa w tym czasie spłyceciu. Wobec powyższego ustępowanie morza na obszarze Gór Świętokrzyskich i w obrębie głównego pola dewońskiego w Rosji było jednoczesne.

Najwyższy poziom utworów franu stanowią, według J. Czarnockiego, wapienie z głowonogami *Manticoceras intumescens*. Warstwy te zawierają następującą ichtiofaunę: *Aspidichthys ingens* v. Koenen, *Brachydirus carinatus* v. Koenen, *B. scaber* v. Koenen, *Oxyosteus* sp., *Pholidosteus bidorsatus* v. Koenen, *Brachydirus grandis* Gross, *Pachyosteus bulla* Jkl. *Leptosteus* sp.

Fauna ta, złożona z gatunków dewonu reńskiego, nie zawiera żadnych elementów płytkiego dewonu rosyjsko-bałtyckiego. Zjawisko to pozostaje w związku z ponownym i większym osiadaniem podłoża. Głębsze osady wapienne goniatytowe i trylobitowe tworzyły się w warunkach sprzyjających życiu olbrzymich *Aspidichthys ingens*, jak też i takich postaci jak *Brachydirus scaber*, *Pholidosteus bidorsatus* i innych. Należy podkreślić, że badania Bryanta (2) oraz Grossa (14, 15) stwierdziły występowanie rodzajów z Wildungen, a mianowicie — *Leptosteus* i *Oxyosteus*, również w tzw. Intumescens-Schichten (Portage) Ameryki Północnej (New York). Postacie reńskie znajdowane obok gatunku *Manticoceras intumescens* mogą więc służyć jako cecha charakterystyczna tej strefy.

Na warstwach, zawierających *Aspidichthys ingens*, kończy się u góry profil dolnej części górnego dewonu Gór Świętokrzyskich. Według J. Czarnockiego leżą na nich fameńskie warstwy cheilocerasowe (Kadzielnia).

Ogólnie biorąc można na podstawie obecnych danych przypuszczać, że omawiane utwory III poziomu odpowiadają pozostałym warstwom górnym (świnordzkim, ilmeńskim, bureskim) części dolnej górnego dewonu głównego pola dewońskiego Rosji.

Opierając się na tym musimy zaznaczyć, że największa transgresja wieku frańskiego na obszarach obecnych Gór Świętokrzyskich oraz na obszarach głównego i centralnego pola dewońskiego Rosji wystąpiła równocześnie. Jeśli przyjąć, że występowanie poszczególnych zespołów fauny w odpowiednich warstwach tych obszarów zachodziło jednocześnie, to zestawienie⁸ ichtiofauny może być ujęte w wyżej podany schemat (por. s. 76 i 77).

Z powyższego wynika, że ruchy morza frańskiego na obszarze Gór Świętokrzyskich były dość skomplikowane. Pozostawiły one piętno na faunie ryb-bytujących w tym morzu; w związku ze zmiennością warunków życiowych i osadów fauna ta wykazuje wielką różnorodność. Bardziej szczegółowe opracowanie ichtiofauny i zestawienie jej z fauną bezkręgowców oraz badania w terenie powinny wyjaśnić sprawy wątpliwe i pozwolić na przeprowadzenie w przyszłości ściślejszej synchronizacji poszczególnych warstw górnego dewonu.

LITERATURA — OUVRAGES CONSULTÉS

1. BOEKE J. Freie Nervenendigungen und Endorgane sensibler Nerven. In Bolk, Göppert, Kallius, Lübosch: Handbuch d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. 2. Berlin & Wien, 1934.
2. BRYANT W. A new *Cocosteus* from the Portage shale of Western New York. N. Y. St. Mus. Bull. No. 281, 1929.
3. BYSTROW A. P. Deckknochen und Zähne der *Osteolepis* und *Dipterus*. Acta Zool. Bd. XIII, 1942.
4. COPE E. D. On some new and little known Paleozoic Vertebrates. Proc. Amer. Philos. Soc. XXX, 1892.
5. CZARNOCKI J. Stratygrafia i tektonika Gór Świętokrzyskich (La stratigraphie et la tectonique des Montagnes Świętokrzyskie). Prace TNW (Trav. Soc. Sc. Vars.), Nr 28, 1919.
6. DOLLO L. Sur la philogénie des Dipneustes. Bull. Soc. Belge de Géol., vol. IX, 1895.
7. DUTERTRE A. P. Les poissons dévoniens du Boulonnais. Bull. Soc. Géol. France (4), vol. XXX, 1930.
8. EASTMAN CH. Devonian Fishes of the New York formations. N. Y. St. Mus. Mem. 10. New York, 1907.
9. EICHWALD E. *Lethaea Rossica*, 1860.
10. ETHERIDGE R. The cranial buckler of a Dipnoan Fish, probably *Ganorhynchus*, from the Devonian beds of the Murrumbidgee River. New South Wales. Rec. Austr. Mus. Sydney, vol. VI, 1906.

⁸ Na podstawie prac Heckera, Obruczewa, Grossa i Jarvika.

11. FRITSCH A. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, 1895.
12. GOODRICH E. S. On the cranial roofing bones in the Dipnoi. Journ. Linn. Soc. London, Zool., vol. XXXVI, Nr. 241, 1925.
13. GROSS W. Die Fische des mittleren Old Red Süd-Livlands. Geol. u. Palaeont. Abh. Bd. 18, H. 2, 1930.
14. GROSS W. Die Arthrodira Wildungens. Geol. Paläont. Abh. 19, 1932.
15. GROSS W. Ein Wildungener Arthrodire in Nord America. Palaeont. Zschr. Bd. 14, 1932.
16. GROSS W. Die Fische des baltischen Devons. Palaeontographica 79. Abt. A. 1933.
17. GROSS W. Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. Abh. Preuss. Geol. Landesanstalt, 154, 1933.
18. GROSS W. Zur Gliederung des baltischen Old Reds, 1934.
19. GROSS W. Über *Allolepis longicornis* und *Brachydirus scaber*. Zentrbl. f. Min. etc., 1934.
20. GROSS W. Neue Crossopterygier aus dem baltischen Oberdevon. Zentrbl. f. Min. etc., 1936.
21. GROSS W. Beiträge zur Osteologie baltischer und rheinischer Devon-Crossopterygier. Palaeont. Zschr. Bd. 18, 1936.
22. GROSS W. Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. Abh. Preuss. Geol. Landesanst. H. 176, 1937.
23. GROSS W. Über das Spinale und die angr. Knochen der Brachythoraci. N. J. f. Min. etc. Beil. Bd. 79, Abt. B., 1938.
24. GROSS W. Ueber die Unterkiefer einiger devonischen Crossopterygier. Abh. Preuss. Akad. Wiss. Naturw. Kl., 1941.
25. GÜNTHER A. Description of *Ceratodus*. Phil. Trans., 1871.
- 25a. GÜRICH G. Das Paläozoicum im Poln. Mittelgebirge. Zap. Imp. St.-Pet. Min. Obsc. (Verh. Russ. Min. Ges.) 32, 1896.
26. HECKER R., PHILIPPOVA M., BARKHATOVA V. Deposits of the Main Devonian Field. Leningrad. Geol. a. Prosp. Trust Trans. Fasc. 2, 1932.
27. HECKER R. Zur Paläogeographie des Devons der Russischen Tafel. Isvest. Geogr. Ob. 66, H. 3, 1935.
28. HILLS E. G. On a primitive Dipnoan from the Middle Devonian rocks of New South Wales. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 10, vol. XI, 1933.
29. HILLS E. G. The cranial roof of *Dipnorhynchus sussmilchi*. Rec. Austr. Mus. Sydney, vol. 21, 1941.
30. HOLMGREEN N., STENSIÖ E. Kraniaum und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. In Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch: Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. 4, Berlin & Wien, 1936.
31. HUSSAKOF L. Catalogue of types and figured specimens of foss. Vertebrates in the Amer. Mus. of Nat. Hist. Part I: Fishes. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. vol. XXV.
32. JAEKEL O. Über *Pholidosteus n. g.*, die Mundbild. u. d. Körperf. der Placodermen. J. Ber. Ges. Naturf. Freunde. 1907.
33. JAEKEL O. Der Kopf der Wirbeltiere. Zschr. gesamt. Anat. Abt. III, 1927.
34. JAEKEL O. Untersuchungen über die Fischfauna von Wildungen. Palaeont. Zschr. 9. Berlin, 1928.
35. JAEKEL O. Die Morphogenie der ältesten Wirbeltiere. Monogr. Geol. Palaeont. 1. H. 3, 1929.

36. JARVIK E. On the species of Eusthenopteron found in Russia and the Baltic States. Bull. Geol. Inst. Upsala, 1937.
37. JARVIK E. On the Morphology and Taxonomy of the Middle Devonian Osteolepid Fishes of Scotland. K. Vet. Akad. Handl., Ser. 3, Bd. 25, 1948.
38. KOENEN A. v. Beitrag z. Kenntnis der Placodermen des norddeutschen Oberdevons. Abh. Ges. Wissensch. Göttingen, 1883.
39. KOENEN A. v. Ueber einige Fischreste des norddeutschen und böhmischen Devons. Abh. Ges. Wissensch. Göttingen, 1895.
40. MEYER H. Archaeotylus ignotus. Palaeontogr. vol. XI, 1864.
41. NEWBERRY J. S. The Palaeozoic Fishes of North America. U. S. Geol. Survey Mon. No. XVI, 1889.
42. OBRUTSCHEW D. Ueber Coccosteus trautscholdi (Eastman). Trav. Mus. Geol. Acad. Sc. URSS, 8, 1931.
43. OBRUTSCHEW D. Holonemidae des russischen Devons. Trav. Inst. Palaeozool. 2. Leningrad, 1932.
44. OBRUTSCHEW D. Zur Stratigraphie des mittleren Devons von Leningrad Provinz Leningrad. Mém. Soc. Russe de Minér. 62, No 2, 1933.
45. OWEN R. On the Structure of Fossil Teeth etc. Micr. J. London, 1841.
46. PANDER CH. H. Ueber die Placodermen des devon. Systems. St. Petersburg, 1857.
47. PANDER CH. H. Ueber die Ctenodipterinen des devon. Syst. St. Petersburg, 1858.
48. PISTRAK B. M. Palaeogeography of Devonian in Moscow Depression and Neighbouring Districts. Bull. Soc. Nat. Moscou N. S. t. LXI, 1938.
49. SAMSONOWICZ J. Utwory dewońskie wschodniej części Gór Świętokrzyskich. (Les dépôts dévon. dans la partie orientale des Mont. de Święty Krzyż). Prace T. N. W. (Trav. Soc. Sc. de Varsovie), Nr. 20, 1917.
50. SÄVE-SÖDERBERGH G. Preliminary note on Devonian Stegocephalians from East Greenland. Medd. om Grönland, 1932.
51. SÄVE-SÖDERBERGH G. The derm. bones of the head a. the lateral line system in Osteolepis macrolepidotus. A. G. Uppsala R. Soc. Sc. Up. Nova Acta, Ser. IV, vol. 9, 2, 1933.
52. SÄVE-SÖDERBERGH G. Some points of view concerning the evolution of the Vertebrata and the classification of this group. Arkiv för Zoologi, B. 26, A, No. 17, 1934.
53. SÄVE-SÖDERBERGH G. On the dermal bones of the head in Labyrinthodontae, Stegocephali and primitive Reptilia etc. Medd. om Grönland. XCVIII, 1935.
54. STENSIÖ E. Triassic Fishes from Spitzbergen. Part I. Vienna, 1921.
55. STENSIÖ E. Ueber zwei Coelacanthiden aus dem Oberdevon von Wildungen. Palaeont. Zschr. Bd. 4. Berlin, 1922.
56. STENSIÖ E. Triassic Fishes from Spitzbergen. Part II. Stockholm. K. Sv. Vetenskapsakad. Handl. Serie III, vol. 2, 1925.
57. STENSIÖ E. Upper Devonian Vertebrates from East Greenland. Medd. om Grönland, 86, No. 1. Kjöbenhavn, 1931.
58. STENSIÖ E. Triassic Fishes from East Greenland, 1932.
59. STENSIÖ E. On the Placodermi of the Upper Devon of East Greenland: I. Phyllopora and Arthrodira. Medd. om Grönland, 97, Nr. 1, 1934.
60. STENSIÖ E. On the heads of certain Arthrodira: I. Pholidosteus, Leiosteus and Acanthaspis. Kungl. Sv. Vetenskapsakad. Handl. Serie III, vol. 13, No. 5, 1934.
61. STENSIÖ E. On the Placodermi of the Upper Devon of East Greenland. Suppl. to Part I. Medd. om Grönland, 97, No. 2, 1936.

62. STENSIÖ E. The sensory lines and dermal bones of the cheek in Fishes and Amphibians. K. Vet. Akad. Handl., Ser. 3, Bd. 24, 1947.
63. THOMASSET J. J. Recherches sur les tissus dentaires des poissons fossiles. Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol. t. XI, 1930.
64. TRAQUAIR R. H. On a new genus of fossil fish of the order Dipnoi. Geol. Mag. vol. X, 1873.
65. TRAQUAIR R. H. On the genus *Dipterus*. Ann. and Mag. Nat. Hist., 1878.
66. WATSON D. M. S. On some Reptilian lower jaws. Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. VIII, vol. X, 1912.
67. WATSON D. M. S. The Structure, evolution and origin of the Amphibia. Roy. Soc. Phil. Trans. ser. B, vol. 209, 1919.
68. WATSON D. M. S. and GILL E. L. The structure of certain Palaeozoic Dipnoi. Linn. Soc. (Zool.) Journ., vol. XXXV, 1923.
69. WESTOLL T. S. On a specimen of *Eusthenopteron* from the Old Red sandstone of Scotland. Geol. Mag. LXXIV, 1937.
70. WOODWARD A. S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Nat. Hist.). Part II. London, 1891.
71. WOODWARD A. S. Textbook of Palaeontology of Zittel, vol. 2. London, 1932.

† ZINAIDA GORIZDRO-KULCZYCKA

Les Dipneustes dévoniens du Massif de S-te Croix

Dans les collections ichtyologiques de J. Czarnocki, directeur du Service Géologique de Pologne, qui proviennent des couches dévoniennes du Massif de S-te Croix (Monts de Święty Krzyż) se trouvent des ossements de Dipneustes appartenant aux genres *Holodus* Pander, *Dipterus* Sedgwick & Murchison et *Conchodus* M'Coy. Ce ne sont, pour la plupart, que des fragments de plaques dentaires. Seule une mâchoire inférieure du genre *Holodus* s'est bien conservée. Sa structure anatomique présente des caractères primitifs bien marqués.

L'ordre de succession de différents groupes de poissons pendant la formation des dépôts dépend de l'influence des facteurs écologiques (27, 43, 44). Car le monde aquatique ne se borne pas à distribuer au hasard les espèces de poissons dans la mer et dans les eaux douces, mais il leur affecte des habitats dissemblables et localisés. A la variété des milieux aquatiques correspond la diversification analogue de leur peuplement. Pour cette raison, la présence dans les dépôts marins du Massif de S-te Croix des Dipneustes, tels que le *Dipterus*, habitant presque exclusivement les eaux peu profondes et relativement douces, associés à des formes proches sinon identiques à celles qui caractérisent l'Old Red, indique l'influence continentale. Celle-ci provoque la grande variabilité des niveaux de profondeur et, par la suite, des facies de la mer polonaise à l'époque du Dévonien supérieur (Frasnien).

A. Genre *Holodus* Pander (47)1. *Caractéristique générale*

Parmi les Dipneustes le genre *Holodus* est le plus primitif. La réduction des os de la boîte crânienné est encore peu marquée et, par conséquent, les mâchoires ne présentent pas des raccourcissements accusés. La dentition consiste en dents coniques et en plaques dentaires dépourvues de crêtes rayonnantes (dents en éventail). Les os dermiques présentent une structure cosmoïdale (= Hautzahnparquett, 3) et sont couverts d'émail.

2. *Historique*

Les représentants du genre *Holodus* ont été décrits sous des dénominations différentes, car les parties diverses du squelette de ces poissons ont été longtemps considérées comme appartenant à des genres séparés.

Nous devons les premières recherches sur ces poissons à Chr. H. Pander (47) qui fixa le genre nouveau *Holodus* à la base de l'anatomie des fragments osseux de „la partie antérieure du crâne“, provenant du Dévonien supérieur de Russie. Ce genre est caractérisé par la présence des dents latérales coniques, des plaques dentaires dépourvues de crêtes rayonnantes, typiques pour les Dipneustes, ainsi que par la structure cosmoïdale des os du squelette externe. L'auteur a classé ce genre dans la famille des *Ctenodipterini*.

Quelques années plus tard, E. v. Eichwald (9) publia une liste de poissons fossiles de la Russie, dans laquelle il adopta le nom générique de *Holodus* basé sur la classification de Chr. H. Pander. A. Günther (25) et A. Fritsch (11) placèrent *Holodus* dans la famille des *Dipteridae*, à côté de *Palaedaphus* P. J. Van Beneden & L. G. Koninck. Traquair (65) après une étude anatomique plus attentive constata que les fragments osseux, décrits par Pander et appartenant selon lui à la partie antérieure du crâne, étaient en réalité des os de la mandibule et par leur structure se rapprochent sensiblement de la même mâchoire chez le *Palaedaphus insignis*.

En 1864 H. Meyer décrivit sous le nom de *Archaeotylus ignotus* une mandibule dont l'origine exacte ne fut point établie (40). Elle avait également des dents coniques et des plaques dentaires. Tout en marquant les traits particuliers de la structure d'*Archaeotylus ignotus*, Meyer renonça à lui assigner une place déterminée dans la classification.

A. S. Woodward (70) suppose que *Archaeotylus* et *Holodus* se rapprochent plutôt du genre *Palaedaphus*. En revanche, J. S. Newberry (41) dans une étude sur le poisson dévonien *Ganorhynchus beecheri* est d'avis que les noms génériques *Holodus* et *Archaeotylus* sont des syno-

nymes et relève leur parenté générique plus étroite avec le *Ganorhynchus*. Le genre *Ganorhynchus* avec l'espèce *woodwardi* fut établi en 1873 par Traquair (64) d'après la structure du rostre d'un Dipneuste de grandes dimensions conservé au British Museum, mais de provenance inconnue. La surface externe des os était couverte d'une couche brillante de ganoïne et sa surface interne était pourvue de dents.

En 1889 J. S. Newberry décrivit une seconde espèce du genre *Ganorhynchus*, qu'il nomma *beecheri* (41), d'après les fragments d'un spécimen (rostrum) provenant des couches du Chemung Group of Warren (Pennsylvania).

Tous les restes des Dipneustes mentionnés ci-dessus étant fragmentaires, ce qui n'en permettait pas une étude détaillée, A. S. Woodward dans son importante monographie des poissons fossiles (70) admet la dénomination générique de Traquair du genre *Ganorhynchus* comme provisoire. Selon lui, le genre *Ganorhynchus* comprend de grands Dipneustes paléozoïques dont l'extrémité du museau ainsi que tous les os externes de la tête sont recouverts d'une couche épaisse de ganoïne ponctuée.

Par la suite, des auteurs ajoutèrent au même genre quelques espèces nouvelles de provenance dévonienne, notamment *G. oblongus* découvert dans le Dévonien de Catskill série de Pennsylvanie, décrit par E. D. Cope (4) et figuré ensuite par L. Hussakof (31); *G. susmilchi*, étudié par R. Etheridge (10) et provenant du Dévonien moyen de New South Wales (Murrumbidgee River). *G. rigauxi* du Dévonien du Boulonnais (Frasnien), découvert et décrit par A. P. Dutertre (7). Enfin W. Gross (17, 22) parmi les ossements de Dipneustes provenant du Dévonien rhénan moyen a trouvé encore un représentant du genre *Ganorhynchus* qu'il nomma *G. splendens*.

Parmi les espèces mentionnées du genre *Ganorhynchus*, l'attention des auteurs fut attirée surtout par *G. susmilchi* parce que tous les os de la voûte crânienne ainsi que son rostre de grande dimension comprenant la périphérie buccale se sont conservés dans leur disposition naturelle. Etant donné le nombre important d'éléments osseux du crâne et leur disposition asymétrique, O. Jaekel (33) conclut qu'il s'agit là d'un cas typique d'anatomie très primitive. Cet auteur considère la forme en question comme un genre nouveau, auquel il donne le nom de *Dipnorhynchus*.

Les recherches approfondies de E. Hills (28) ont constaté chez ce *Dipnorhynchus* toute une série de particularités nouvelles, notamment: la présence d'un foramen pinéal qui perce les frontaux, comme chez *Osteolepis*; la réduction des os crâniens beaucoup moins accentuée que chez les autres Dipneustes, d'où résulte un raccourcissement beaucoup moins important des mâchoires, enfin un opercule dont la position est

identique à celle constatée chez *Osteolepis*. Il est regrettable que la surface buccale du crâne soit fragmentaire, ce qui n'en laisse voir que très peu de caractères anatomiques. Quant à la dentition, une seule petite plaque dentaire a pu être observée. Cette dernière est lisse et composée, d'après Hills, de petites dents élémentaires ne formant pas de côtes rayonnantes, typiques aux Dipneustes, mais plutôt disposées en rangée. Toutes ces données anatomiques font supposer Hills que l'exemplaire de New South Wales possède des traits de Dipneustes les plus primitifs.

En raison de l'absence de dents coniques et des proportions plus réduites de ce poisson en comparaison avec *G. woodwardi* et tout spécialement avec *G. rigauxi* E. Hills juge raisonnable de classer ces échantillons dans un genre particulier qu'il nomme *Dipnorhynchus* Jaekel.

Dans la dernière édition de *Textbook of Palaeontology* de K. v. Zittel, A. S. Woodward (71) cite le nom de *Dipnorhynchus* Jaekel comme synonyme de *Ganorhynchus*.

Une étude nouvelle de la structure primitive de la voûte crânienne de *Dipnorhynchus sussmilchi*, accomplie par E. Hills (29), a conduit cet auteur à constater la justesse de la distinction du spécimen de Taemas sous la nouvelle désignation générique de Jaekel, d'autant plus que la désignation des espèces appartenant au genre de *Ganorhynchus* n'était applicable (Traquair, Newberry, Dutertre, Gross) que s'il s'agissait des os buccaux des Dipneustes couverts de cosmine.

3. Description de *Holodus sanctacrucensis* n. sp.

(fig. 1—2 dans le texte; pl. I, fig. 1—2; pl. II, fig. 1, 2, 6; pl. III, fig. 1, 2; pl. IV, fig. 1).

a) *Caractéristique du spécimen*. — La mandibule de *Holodus*, trouvée dans le Frasnien du Massif de S-te Croix, est d'assez grandes dimensions, épaisse et plutôt allongée. Sa longueur totale atteint 10,5 cm, sa largeur 10 cm maximum, son épaisseur 3 cm maximum. De ses quatre surfaces, la ventrale (externe) et la dorsale (interne) sont larges, tandis que ses surfaces latérale et médiane sont étroites. Du côté externe la mâchoire est couverte d'une couche luisante d'émail perforée de nombreux canalicules.

Tout en ayant l'aspect propre aux *Dipteridae* cette mâchoire présente du point de vue morphologique de nombreux caractères spéciaux.

b) *Endosquelette*. — L'élément le plus ancien de la mandibule du *Holodus sanctacrucensis*, le cartilage de Meckel (cartilago Meckeli) s'étendait tout le long de la mandibule en forme d'une pièce uniforme. S'étant partiellement ossifié, il a formé „l'os de Meckel“ (Jarvik 36, Gross 24),

développé d'une façon particulièrement prononcée aux deux bouts et formant, dans sa partie postérieure, l'articulaire et, dans sa partie antérieure — le mentomandibulaire, ces deux parties étant jointes par un mince pont osseux.

Aux autres endroits occupés autrefois par le cartilage de Meckel, se trouve le canal primordial, qui, en débutant par une fosse profonde (fossa primordialis, fossa adductoria—fossa mandibulae) dans la partie postérieure de la mâchoire, s'étend vers l'avant, rempli de gangue rocheuse.

La partie antérieure de la mâchoire est sensiblement aplatie et se rétrécit vers l'avant; son extrémité antérieure est recourbée et se relève vers la surface buccale. Son bord antérieur est cassé et présente dans cet endroit le mentomandibulaire d'une ossification très faible, remplissant l'extrémité à la naissance de la symphyse et réunissant les deux moitiés de la mâchoire (*M* pl. I, fig. 1).

L'os de Meckel, assez épais dans cet endroit, s'amincit graduellement vers l'arrière et disparaît finalement dans la partie où le préarticulaire postérieur rejoint le splénial (*M* pl. I, fig. 2). Dans la direction de la surface articulaire de la mâchoire l'os de Meckel couvert d'une mince couche osseuse la paroi ventrale du canal primordial. Malheureusement, il n'est pas conservé en entier et n'est visible que partiellement.

L'articulaire qui forme la partie postérieure de l'os de Meckel est couvert du côté extérieur par le supraangulo-angulaire et par le préarticulaire. Celui-ci présente une petite surface articulaire, dirigée vers le haut. Entre le préarticulaire et le supraangulo-angulaire on voit la surface détériorée de l'articulaire supérieur, inclinée vers la fossa primordialis et joignant par devant le bout postérieur de la partie médiane de l'os de Meckel. Du côté ventral, quelque peu détérioré, nous voyons l'articulaire à la limite du préarticulaire et du supraangulo-angulaire (pl. I, fig. 2).

Articulaire du *Holodus sanctacrucensis*, tout en étant un os plus robuste que le mentomandibulaire, n'est pas encore ossifié à un degré considérable et diffère nettement des os de revêtement qui l'entourent.

c) *Exosquelette*. — Au cours du développement phylogénétique des poissons, le cartilage de Meckel s'est couvert d'os dermiques formant l'exosquelette. Chez *Holodus* du Massif de S-te Croix on constate tous les éléments osseux fondamentaux qui forment l'exosquelette des mâchoires inférieures de *Crossopterygii* et de *Stegocephali*.

La partie antérieure de l'os de Meckel est embrassée en demi cercle par le dental (*De*, fig. 1 dans le texte; pl. I, fig. 1). Il forme, du côté buccal de la mâchoire, une protubérance en forme de fer à cheval, qui, au fur et à mesure qu'elle s'approche de la jointure, s'incline quelque peu vers le devant et s'amincit graduellement vers l'arrière.

La surface buccale du dental est inclinée vers l'orifice buccal et a une denture bien distincte (d_1 et d_2 — pl. I, fig. 1), composée de nombreuses dents minuscules, dispersées en désordre sur toute la surface, ainsi que d'une série de dents plus ou moins coniques, placées le long du bord buccal externe, qui confine avec la surface externe couverte d'une luisante couche d'émail. Par devant, le dental est appuyé contre le splénial et embrasse le mentomandibulaire. Par derrière, il limite dans sa partie latérale la fosse mandibulaire, en formant sa paroi supérieure (fig. 2 dans le texte, pl. II, fig. 1). Du côté buccal, le dental se joint au préarticulaire antérieur ainsi qu'à la partie antérieure allongée du précoronoïde. Le bout postérieur pointu et dépourvu de dents se termine à peu près à la hauteur des dents paires antérieures.

Vers l'arrière du dental se trouvent les préarticulaires qui chez le *Holodus sanctacrucensis* sont formés par deux os indépendants, antérieur et postérieur.

L'os antérieur — le préarticulaire antérieur — est situé sur le côté dorsal du mentomandibulaire et est muni à la face buccale d'une plaque qui porte des dents. Cette plaque est à peu près triangulaire, à côté antérieur arrondi joint au dental, tandis que ces deux autres côtés, qui sont droits, se tournent vers les parois antérieures de grandes plaques portant les dents: préarticulaires postérieurs droit et gauche. A la face buccale, la plaque portant les dents — préarticulaire antérieur — porte des traces de fossettes pour des dents coniques, analogues probablement à celles qui se trouvent sur le dental. Une plaque semblable sur un préarticulaire, sans sculpture, a été décrite en 1937 par Jarvik chez l'*Eusthenopteron* (36).

Le préarticulaire postérieur est de grandes dimensions et recouvre presque entièrement des deux côtés les surfaces de la mandibule, depuis le préarticulaire antérieur jusqu'à l'articulaire qu'il recouvre du côté buccal. La surface buccale du préarticulaire postérieur, dont la partie postérieure est placée verticalement, est inclinée vers l'avant du côté externe et se pose horizontalement sur le côté dorsal du mentomandibulaire, en le couvrant du côté buccal. Le bord externe de la partie arrière du préarticulaire postérieur présente une douce incision en forme d'S (*incisura mandibulae*) et s'élève en guise d'excroissance, épaissie et plate — le processus hamatus, qui couvre la partie supérieure de la surface antérieure de l'articulaire.

Vers le milieu de la longueur de la mandibule les os paires préarticulaires postérieurs se joignent en croissant, fermant par le bas l'orifice buccal et créant une dépression médiane, oblongue et spacieuse, qui s'élargit vers l'arrière en forme de triangle allongé (*f. m.* fig. 1 dans le texte, pl. I, fig. 1). La surface de cette dépression, lisse et inclinée vers l'ar-

rière, se termine par un bord postérieur arrondi, formant une incision courbée (*incissura mediana*). Les bords latéraux de cette dépression s'élèvent et passent vers l'arrière en prenant, à l'endroit de la plus grande épaisseur des plaques dentaires, la forme de protubérances, semblables aux bosses.

Le préarticulaire postérieur est l'os le plus grand de la mandibule. Il occupe ses surfaces dorsale, médiane et partiellement ventrale, en participant à la jonction des deux branches de la mandibule. Du côté ventral, on voit les os paires — préarticulaires postérieurs — qui se sont joints en croissant en une surface symétrique et qui limitent par derrière les incisions médianes. Dans les limites de la protubérance, chacun d'eux présente une cavité lenticulaire inclinée vers l'intérieur de la bouche.

La surface dorsale du préarticulaire postérieur est couverte d'une plaque portant les dents et s'étendant depuis l'aplatissement articulaire jusqu'à l'extrémité antérieure, en se rétrécissant vers l'avant, d'accord avec les rétrécissements de la surface buccale de l'os. Sur cette plaque de nombreuses dents minuscules, souvent broyées, sont dispersées en désordre, sous forme de petites graines légèrement pointues.

Ces petites dents, massées en grand nombre et liées entre elles, forment la denture puissante du poisson sous forme de dents composées (plaques dentaires). Par sa surface interne (ventrale) la plaque dentaire est intimement unie avec l'os, ce qui rend difficile la fixation de ses limites. La partie située le plus en arrière est dépourvue de dents.

Le bord externe de la surface dorsale de la mâchoire est assez épais et devient plus vertical vers l'arrière. Il est formé par les précoronoïde, intercoronoïde et coronoïde, armés de dents paires, sur lesquelles le préarticulaire postérieur s'avance du côté médian, en faisant disparaître la limite entre les coronoïdes.

Le précoronoïde est posé sur l'os de Meckel et avance par son bord antérieur sur le dental. La partie postérieure, large et courte, munie de deux grandes dents coniques, rejoint l'intercoronoïde, muni de dents semblables. Le coronoïde est plus long et a quelques dents un peu plus petites. Son bout postérieur, dépourvu de dents, est allongé et relevé, en limitant, par le devant et partiellement aussi du côté médiane, la profonde cavité — fosse primordiale.

Au dessous des dents coniques, déjà du côté externe des coronoïdes, on aperçoit de fines dents lamellaires disposées à distances égales le long du bord latéral de la mandibule. En observant la mandibule du côté latéral externe (pl. II, fig. 1) on voit les os infradentaux, entièrement fondus, semblant n'en former qu'un seul ensemble. Ce sont cependant les couches externes seules, couvertes d'émail, qui participent à cette liaison. Les

couches plus profondes restent indépendantes et leurs limites peuvent être approximativement fixées.

D'accord avec les observations de Watson & Gill (68), Holmgreen & Stensiö (30), Stensiö (62) sur la mandibule de *Dipterus* les os spléniens de *Holodus sanctacrucensis* doivent occuper la partie antérieure de la mandibule. La terminaison antérieure de ces os, tournée vers le haut, forme une soudure avec le dental, qui les couvre en partie par le haut. Latéralement y adhère le postsplénial dont le bord supérieur participe à la formation du fond de la fosse de la mandibule (*Pt. Sp.* fig. 2 dans le texte; pl. II, fig. 1). Les spléniens paires s'unissent en croissant, forment de grandes jointures et recouvrent, avec les os postspléniens, l'endosselette de la mandibule du côté externe. Ces os sont considérablement refoulés vers le côté ventral. La surface ventrale, plate au milieu, a des bords externes inclinés vers l'extérieur, tandis que ses bords internes sont dirigés vers les os préarticulaires, qui apparaissent sur le côté ventral de la mandibule.

Par derrière, l'os de Meckel est couvert d'un très grand os composé, le supraangulo-angulaire, élevé en arrière et rétréci par devant (*Sang. ang.* fig. 2 dans le texte; pl. II, fig. 1), qui selon Stensiö (62) se divise dans le sens transversal en deux éléments.

La partie antérieure du supraangulo-angulaire se termine en angle aigu auquel touche par en haut le bord inférieur de la terminaison postérieure rétrécie du dental: dans la partie centrale, le bord supérieur confine à l'intercoronoïde et au coronoïde, tandis que les bords antérieur et inférieur confinent au postsplénial. La partie postérieure très élargie de l'os supraangulo-angulaire s'étend sur la surface externe, latérale de l'articulaire, en recouvrant l'extrémité postérieure de la mâchoire. En avant de l'articulaire le bord dorsal du supraangulo-angulaire n'adhère pas au préarticulaire postérieur, qui ici a une position verticale. Ces deux os limitent la fosse primordiale. Également du côté ventral, dans la partie postérieure de la mâchoire, le préarticulaire postérieur et le supraangulo-angulaire sont divisés par une mince couche de l'os de Meckel.

d) *Dentition.* — La dentition de *Holodus sanctacrucensis* est composée de dents coniques, partiellement préhensiles et partiellement broyantes, ainsi que de petites lames dentaires, munies de nombreuses petites dents isolées et de dents plates composées, appropriées à broyer la nourriture.

La dentition de l'os dental est composée de très nombreuses dents minuscules, dispersées sans ordre sur toute la surface buccale, qui forme une espèce de chagrin. A l'extérieur de ces dents se trouve une série de

dents de plus en plus petites ayant la forme de petites tubercules coniques. Du côté droit, mieux conservé du dental, il y a 10 petites dents de ce genre.

Les coronoïdes sont munis de trois paires de grandes dents coniques dont les sommets sont quelque peu inclinés vers l'intérieur de la mandibule (d, pl. II, fig. 1). Souvent on n'en trouve qu'une seule, et à la place de l'autre subsiste un petit creux, correspondant à la trace de deux dents dont l'une est plus petite. Cela indique un changement de dents comme on l'a observé chez les *Crossopterygii* (24) et les *Stegocephali* (3).

Les dents du coronoïde ont des dimensions un peu plus petites que celles du précoronoïde et de l'intercoronoïde.

Au-dessous des dents coniques, du côté externe des coronoïdes, se trouvent de petites dents lamellaires, placées en un rang, le long du bord latéral de la mâchoire. La dentition du préarticulaire consiste en petites plaques dentaires. A la surface dorsale de la plaque impaire du préarticulaire antérieur il y a de petites dents isolées; on y voit en plus des traces de fossettes pour de plus grandes dents.

A la surface des petites plaques dentaires du préarticulaire postérieur il y également de petites dents dispersées isolément ou réunies en groupes. Ramassées en grand nombre ou en s'unissant entre elles, les dents primaires forment une dent composée.

Selon Semon (1899), dans le stade embryonnaire du *Neoceratodus forsteri* les petites dents élémentaires sont aussi séparées, ce n'est que dans les stades ultérieurs qu'elles s'unissent pour former des dents composées ou plaques dentaires.

La présence de petites dents élémentaires isolées et leur passage graduel aux dents composées chez *Holodus* dévonien est parallélisée par l'ontogénie des dents chez les Dipneustes récents.

La surface triturante des plaques dentaires de *Holodus sanctacru-censis* est, par endroits, usée ou décomposée. Quoique on n'y trouve pas de crêtes en éventail typiques pour les Dipneustes spécialisés, on y observe cependant des fentes peu distinctes, dirigées vers les bords intérieurs de la mâchoire. Il se peut qu'elles se soient formées par suite de la décomposition de la plaque. L'état fragmentaire des plaques ne permet pas de constater leur nombre original. Il est possible qu'il y eut en réalité plus d'une plaque dentaire de chaque côté (dent composée).

Les canaux sensoriels se trouvent malheureusement à l'état fragmentaire. Leurs contours généraux ressemblent beaucoup à ceux qui ont été décrits par Watson et Gill chez *Dipterus platycephalus*.

Le canal mandibulaire, dont le début se trouve sur la face latérale de la terminaison postérieure du supraangulo-angulaire, passe sur le côté ventral de la mandibule, où il se perd souvent et disparaît. Des traces

discontinues indiqueraient qu'il passe par les os infradentaux vers la jonction, se dirigeant ensuite au canal du côté opposé. En dehors du canal mandibulaire, on trouve au bout postérieur de la mâchoire un autre canal sensoriel qui commence également dans le supraangulo-angulaire. L'état incomplet de la mâchoire ne permet pas de déterminer avec exactitude le point de son départ. Il s'avance le long du bord supérieur des infradentaux et ressemble à la ligne horizontale (pit line) de *Rhipidistia*. En se continuant à la limite du dental et de l'infradental, ce canal progresse plus loin vers l'avant. Nous le voyons à la limite des parties antérieures des dental et infradental.

On a pu également mettre en évidence un canal assez large et long qui sort par l'extrémité postérieure du préarticulaire et s'étend le long du bord inférieur du côté médian du cartilage de Meckel. Son parcours indique qu'il contenait une petite branche du nerf mandibulaire interne VII (= chorda tympani *Stegocephali*).

Du côté externe de la partie postérieure de la mandibule on observe un canal un peu plus étroit et plus faiblement marqué, situé entre le supraangulo-angulaire et l'articulaire. Sa position fait supposer qu'il pouvait contenir de petites branches latérales du rameau mandibulaire externe.

A part cela, dans la section verticale de la partie postérieure de la mandibule de *Holodus* on voit les orifices d'un grand nombre de petits canalicules. A l'exception des canaux des organes sensoriels, tous ces canalicules font leur parcours dans l'os de Meckel ou entre celui-ci et les os de revêtement de telle façon, que la plus grande partie de leur paroi est formée par l'os de Meckel; ils contenaient pour la plupart des vaisseaux d'alimentation.

Dans la région du mandibulaire il y a également de nombreux canaux amenant des vaisseaux et des nerfs vers les dents. Leur définition exacte demanderait, toutefois, de nombreuses sections de la mandibule.

La fosse primordiale postérieure, en dehors du cartilage de Meckel, contenait également des muscles telles que l'abducteur de mandibule, et de petites branches du rameau mandibulaire V_3 qui, longeant le cartilage de Meckel, se ramifiaient en amenant les nerfs à la peau, à la muqueuse de la cavité buccale et aux dents de la mâchoire inférieure.

La signification et le rôle de la fosse mandibulaire antérieure restent inexplicables. Etant donné son emplacement, elle rappelle la fosse antérieure mandibulaire chez *Panderichthys rhombolepis* décrite par Gross (24). La présence de nombreux canaux au fond de la fosse de *Holodus sanctacrucensis*, la situation de cette fosse à proximité des canaux sen-

soriels ainsi que la présence des pores à la surface du dental, n'exclue pas l'hypothèse qu'elle pouvait contenir un organe sensoriel (flaschenförmige Organe: Goodrich 12, Boeke 1).

e) *Histologie*. — Les dents latérales (coniques) montrent en coupes transversales un noyau ostéoïde central, possédant de nombreux canaux pulpaire, parallèles à l'axe longitudinal de la dent (*K*, pl. II, fig. 6) avec des anastomoses transverses. Le diamètre des canaux, assez grand à la base, décroît vers le haut. De nombreux canalicules émergent de tous ces canaux, disposés plus ou moins régulièrement sur tout leur parcours et devenant plus nombreux à la courbure (*k*, pl. II, fig. 6) et aux extrémités des canaux.

Le noyau ostéoïde central est entouré d'une couche externe de dentine, dans laquelle pénètrent des canaux pulpaire plus fins qui passent des canaux du noyau ostéoïdal, étant orientés perpendiculairement à ces derniers. Il sont reliés entre eux par des anastomoses verticales qu'il est difficile de suivre dans leur parcours: ces ramifications ne se trouvent pas toujours dans le plan de la section et présentent, pour la plupart, des lignes brisées ou complètement interrompues (*K*, pl. III, fig. 1). Les canaux de la couche périphérique sont pourvus de multiples canalicules extrêmement fins et délicats, parfois très longs et ramifiés, rayonnant de tous côtés. Ils sont spécialement nombreux et longs aux coudes des canaux et à leurs extrémités, où ils se terminent en pinceaux touffus (*P*, pl. III, fig. 1).

Sur certaines coupes transversales des parties moyennes de la dent on remarque entre les systèmes de canaux, des bandes claires de ciment. Leurs contours sont assez variés et elles contiennent de nombreux ostéoplastes de forme irrégulièrement angulaire. Elles sont, au milieu de la dent, étroites, isolées et de forme irrégulière. Vers la base de la dent leur nombre et leur volume augmentent, elles se fondent ensemble et la dentine disparaît progressivement. A la base de la dent on trouve seulement le noyau central ostéoïde, qui est dépourvu de la couche périphérique de dentine. Entre les canaux de la dentine apparaissent d'épaisses couches de ciment dont la structure lamellaire est nettement apparente. Les lamelles osseuses sont concentriques par rapport aux canaux. Le ciment contient également de nombreux ostéoplastes (*C*, pl. III, fig. 2).

La dentine des dents coniques de *Holodus sanctacrucensis* est analogue à celle décrite par Pander dans les petits denticules garnissant les plaques dentaires de *Dipterus verneuili* (47, pl. V, fig. 8).

Comme il a été dit, les dents de *Holodus sanctacrucensis* contiennent du ciment dont les couches sont réparties entre les systèmes isolés ou groupés de dentine, sans uniformité de disposition.

Les os dermiques de notre *Holodus* montrent la présence de couches de cosmine et sont recouverts d'une couche d'émail. Dans une série de coupes transversales de l'os on aperçoit nettement des travées osseuses qui se réunissent entre elles et forment un réseau spongieux. Elles laissent apparaître une structure lamellaire parfaitement visible à la lumière polarisée.

Comme les lames osseuses sont très minces, la plupart des ostéoplastes sont étirés et leurs prolongements selon le grand axe atteignent une longueur considérable, d'où leur aspect bipolaire (pl. IV, fig. 1).

f) *Observations générales.* — La mandibule de *Holodus sanctacrucensis* présente une certaine ressemblance avec celle de *Holodus kiprianovi* (47), mais elle en diffère par ses dimensions plus grandes et par le nombre de ses dents. Le dental de *Holodus kiprianovi* ne porte que trois paires de dents, dont une paire est située dans la région de la symphyse et les deux autres, au bord postérieur du dental. De plus, les grandes dents latérales sont alignées en une seule rangée et non point en deux, comme cela a lieu chez *Holodus sanctacrucensis*.

La mandibule décrite se rapproche beaucoup plus par sa forme générale de *Holodus (Archaeotylus) ignotus* (40). Celui-ci diffère de notre espèce par la forme plus petite des plaques dentaires, par leur nombre plus grand ainsi que par la disposition irrégulière des dents latérales (coniques).

Quant à sa situation dans le système, le genre *Holodus* est rangé en général dans la famille des *Dipteridae*. Certains caractères anatomiques sont communs aux genres *Holodus* et *Dipterus*, notamment: la conformation générale de la mandibule, la forme et la situation des dentaires, le mode de soudure et le déplacement du splénial et du postsplénial vers la surface abdominale de la mandibule. Le recourbement vers l'extérieur des os armés de larges dents¹, la position presque horizontale de la partie antérieure des mandibules, grâce à quoi la mandibule de *Holodus* est plate et peu élevée, comme celle de *Dipterus*; enfin, la présence de la fosse latérale, la position des angulaires et leur rapport aux os voisins, la position de gulaires etc.

Toutefois, après une comparaison plus attentive, on constate certaines différences, à savoir: le dental de *Holodus* est plus allongé et possède une dentition; la série des os coronoïdes est plus complètement développée et possède des dents latérales; les plaques dentaires sont lisses et dépourvues de crêtes rayonnantes propres aux *Dipteridae*.

¹ Le préarticulaire chez *Dipterus platycephalus* (68).

Les différences de structure anatomique de la mandibule des genres *Holodus* et *Dipterus* (et tous les autres *Dipnoi*) résultent de l'atrophie de dents latérales. Cette atrophie est liée au genre de nourriture et aux changements survenus dans les conditions d'existence. De l'atrophie des dents résulte celle des os de la mandibule laquelle subit une réduction. Ce fait est évident à l'examen de la structure de la mandibule (fig. 2 dans le texte) de *Holodus*, *Dipterus* et *Ceratodus* (*Neoceratodus*). On y remarque que :

Holodus possède le dental assez bien formé et garni de dents; les os de la série coronoïdale sont développés et pourvus de dents coniques latérales; les plaques dentaires sont lisses.

Dipterus (ainsi que *Palaedaphus*) a le dental plus court et dépourvu de dents. La série des os coronoïdaux est réduite et les dents latérales font défaut; les plaques dentaires sont munies de crêtes.

Chez *Ceratodus* (*Neoceratodus*) l'atrophie du dental et des os de la série coronoïdale est encore plus accentuée, jusqu'à la disparition complète; les dents latérales font défaut et les plaques dentaires sont garnies de crêtes rayonnantes.

Quant aux plaques dentaires, elles subissent certaines modifications chez différents genres de Dipneustes, en fonction de leur spécialisation particulière.

La spécialisation de *Holodus* étant moins avancée que celle des autres Dipneustes, les traits caractéristiques de sa structure morphologique sont beaucoup plus primitifs. Ils rendent beaucoup plus saillantes les affinités existant entre les *Crossopterygii*, les *Dipnoi* et les *Tetrapoda*, compris en une unité systématique plus grande — les *Choanata* (52, 53).

L'étude comparative de la structure de la mandibule de *Holodus* et de *Crossopterygii* démontre leur complète homologie. Selon Watson & Gill (68) une différence réelle existe entre la structure des mandibules de *Dipterus* et d'*Osteolepis* consistant en l'absence chez le premier des os coronoïdaux pourvus de dents latérales et en un développement très faible du dental dépourvu de dentition. Nous retrouvons ces particularités, typiques pour *Osteolepis*, également chez *Holodus*. Celui-ci ne diffère que par la structure du dental, par l'existence des fosses latérales², ainsi que par l'emplacement du splénial et du postsplénial à la face ventrale de la mandibule. Ces deux dernières particularités rapprochent *Holodus* des Labyrinthodontes.

² Selon W. Gross (13, 16) la mandibule de *Laccognatus panderi* (*Dendrodus biporcatus*) présente des cavités latérales fort semblables.

Dans ses travaux sur les Labyrinthodontes primitifs (66, 67) Watson a signalé chez *Bothriceps* l'existence de la fosse de Meckel. D'autre part, Säve-Söderbergh (53), après l'examen de la structure anatomique des Labyrinthodontes supérieurs, a conclu qu'ils sont caractérisés, entre autres, par le refoulement du splénial et du postsplénial vers la face externe de la mandibule, peu élevée et relativement plate. L'étude comparative des éléments osseux de la mandibule de *Holodus* et des Labyrinthodontes prouve qu'il y a entre eux des analogies frappantes dans la structure des os.

Quant à la question de synonymie des genres *Holodus*, *Ganorhynchus*, *Dipnorhynchus* on doit constater que les caractères anatomiques typiques pour *Ganorhynchus* et *Dipnorhynchus* se retrouvent chez *Holodus*. Mais comme le squelette de ces deux-là ne nous est pas connu et que la face buccale du crâne ne s'est conservée qu'à l'état fragmentaire, une étude comparative approfondie n'est pas possible. Toutefois, nous devons remarquer, que tous les trois genres présentent le même plan général de la structure anatomique. Ainsi la structure des plaques dentaires de *Holodus* est la même que celle de *Dipnorhynchus*; d'autre part les dents coniques très légèrement implantés dans les alvéoles ressemblent à celles de *Ganorhynchus*.

Quelle que soit la nature de ces genres, ce sont des poissons également primitifs se distinguant des Dipteridés dont le type est beaucoup plus spécialisé. C'est la raison pour laquelle ils doivent être séparés de *Dipteridae* et classés comme une famille à part: les *Holodontidae* nov. fam.

Cette famille pourrait être caractérisée comme suit:

- 1° nombreux éléments osseux du crâne, parfois asymétriques,
- 2° présence du foramen pinéal,
- 3° os operculaire placé plus en arrière, comme chez *Osteolepis*,
- 4° absence d'un raccourcissement plus sensible des mâchoires, accompagnée d'une très faible réduction des os crâniens,
- 5° dentition se composant de dents coniques et de plaques dentaires dépourvues de crêtes rayonnantes.

B. Genre *Dipterus* Sedgwick & Murchison

Dipterus sp. A (pl. II, fig. 3)

Localité: colline Wietrznia, près de Kielce

Horizon: calcaire à „*Rhynchonella*“ *coronula* Dreverm.

Dans la collection se trouve une plaque dentaire de la mandibule. Elle est assez haute, tronquée sur la face interne; sa partie médiane est épaissie, arrondie et lisse, tandis que la partie postérieure est plate. Les

parties antérieure et externe de la plaque dentaire présentent 5 crêtes rayonnantes, couvertes de petits denticules arrondis ou bien allongés. Les deux premières crêtes (antérieures) sont dépourvues de denticules.

La présence des crêtes seulement dans les parties antérieure et extérieure de la plaque dentaire, leur petit nombre, ainsi que la forme des denticules rendent cette plaque très semblable à celle de *Dipterus murchisoni*, trouvée par C. H. Pander dans le Dévonien supérieur de la Russie. Cette dernière en diffère, cependant, par sa taille beaucoup plus petite et ses crêtes plus minces. La plaque paraît appartenir à une espèce nouvelle, mais elle est trop incomplète pour servir à la définition de l'espèce.

Dipterus sp. B (pl. II, fig. 4)

Localité: Karczówka, près de Kielce

Horizon: calcaire à *Hypothyris procuboides* Sow.

De cette espèce nous n'avons qu'une plaque dentaire, assez usée, à bords antérieur et externe incomplets par suite de brisures. Elle correspond à la mâchoire supérieure. Elle est de forme triangulaire, assez irrégulière, aplatie, pourvue de cinq crêtes dont la dernière peu développée. Les crêtes se fondent dans leur parties postérieures et les denticules apparaissent seulement dans les parties antérieures. Chaque crête possède 3—4 denticules assez grands, comprimés latéralement. Certains de ces denticules sont aplatis à cause de l'usure et unis par leurs bases.

La plaque en question est quelque peu semblable à celle de *Dipterus verneuili* (47) du Dévonien supérieur de la Russie. Elle s'en distingue par des crêtes moins accusées, par un nombre plus petit de denticules et par la surface lisse de sa partie postérieure. Elle se rapproche aussi de la plaque du *Dipterus mordax* Eastm. (8), mais en diffère par les dimensions plus grandes des denticules.

C. Genre *Conchodus* M'Coy

Conchodus elkneri n. sp. (pl. II, fig. 5; pl. IV, fig. 2)

Localité: Lipowa près Opatów

De cette espèce nous avons les plaques dentaires de la mâchoire supérieure trouvées par J. Czarnocki. Elles sont aplaties, mesurant 36 mm de longueur sur 21 mm de largeur. La plaque est élargie en avant et son bord antérieur arrondi s'allonge vers le bord interne, tandis que sa partie postérieure est rétrécie, à bord plus ou moins rectiligne. Le bord interne de la plaque est également rectiligne et fortement épaissi: le bord externe présente une légère courbure sigmoïde. La surface buccale de la plaque

est lisse et concave au milieu. Les bords antérieur et externe portent 7 crêtes courtes et plates, diminuant vers le bord postérieur. Les deux premières crêtes sont arrondies et s'unissent vers l'arrière en formant un bourrelet qui se prolonge le long du bord interne de la plaque.

Cette plaque est composée de syndentine à canaux pulpaire relativement étroits, orientés vers la surface masticatrice (pl. IV, fig. 2). De nombreux canalicules rayonnent autour de ces canaux perpendiculairement à eux, émergeant en quantité plus grande à leurs extrémités et à leurs coudes. Vers la base de la plaque, les canaux et les canalicules s'élargissent progressivement et courent au milieu d'un tissu à structure méandrique. Dans les couches plus profondes on observe du tissu osseux contenant de petits ostéoplastes.

La plaque décrite rappelle par sa forme celle de *Conchodus jerofejevi* Pander (47) du Dévonien supérieur de la Russie, mais en diffère par des crêtes moins nombreuses, mais plus accusées.

CONSIDERATIONS STRATIGRAPHIQUES ET PALEOECOLOGIQUES

Le genre *Holodus* est connu du Dévonien supérieur de la Russie Centrale (district Orel) et de l'Allemagne. En Pologne *Holodus* a été trouvé dans le Dévonien supérieur dans les couches contenant, d'après Czarnocki: *Manticoceras intumescens* et *Beloceras multilobatum* (Frasnien de Kadzielnia).

Le genre *Gamorrhynchus* apparaît pour la première fois dans le Dévonien moyen d'Allemagne (Stringocephalus-Schichten, Eifel). Sa présence a été signalée aussi en France (Frasnien du Boulonnais) et aux Etats-Unis d'Amérique (Casthill et Chemung Series de Pennsylvanie).

Dipnorhynchus fut signalé dans le Dévonien moyen d'Australie (New South Wales, Murrumbidgee River).

Nous voyons donc que ces poissons tout en ayant une distribution géologique relativement restreinte, avaient une dispersion géographique très vaste.

Le genre *Dipterus* est très commun dans les gisements du Dévonien moyen et supérieur. Il a été trouvé en Australie, aux Etats-Unis, en Ecosse, en Belgique, en Lettonie, en Russie et ailleurs. Ces poissons habitaient des eaux peu profondes et relativement douces (Old Red).

En Pologne, le genre *Dipterus* apparaît dans les dépôts du Dévonien supérieur. Dans les couches dévoniennes du Massif de S-te Croix il est associé à *Holoptychius giganteus* Ag., *Bothriolepis panderi* Lah. et *Holomena radiatum* Obr.

Enfin, le genre *Conchodus* apparaît en Allemagne dans le Dévonien moyen de l'Eifel (Crinoidenschichten) et dans le Dévonien supérieur de l'Ecosse, de la Lettonie, de la Russie (district d'Orel et de Leningrad). Il a été trouvé en Pologne dans le Dévonien moyen au nord d'Opatów (Lipowa).

La faune des poissons du Dévonien supérieur du Massif de S-te Croix n'est pas uniforme; elle se compose de formes propres aux dépôts marins aussi bien qu'aux dépôts lagunaires. Certains de ces genres font partie de la faune dévonienne de Russie — à l'est, d'autres — de la faune d'Allemagne — à l'ouest. Le caractère mixte de la faune des poissons provenant du Dévonien supérieur de Pologne a une importance d'autant plus considérable que les différences entre les faunes des poissons à l'est et à l'ouest de l'Europe sont si grandes qu'il est difficile de les comparer.

Pour toutes ces raisons, afin de pouvoir établir une synchronisation des couches et fixer les caractères des facteurs écologiques qui ont influencé la composition de la faune des poissons et leur migration, il est indispensable d'analyser les ensembles des faunes ichtyologiques apparaissant dans divers habitats dans les dépôts du Dévonien supérieur (Frasnien) de Russie, de Lettonie, d'Estonie et d'Allemagne.

Les recherches de D. Obrutschew (43, 44) et de R. Hecker (26, 27) ont permis de distinguer deux niveaux dans les couches inférieures du Frasnien du „champ dévonien principal“ en Russie (partie nord-ouest):

1° niveau inférieur, constitué par des grès argileux, contenant quelques débris de poissons: *Bothriolepis cellulosa* Pander, *Asterolepis radiata* Rohon, *Holoptychius*; 2° niveau supérieur, calcaire avec *Bothriolepis cellulosa* Pander, *Chelyophorus*, *Rhynchonella livonica* Buch., *Spirifer muralis* Vern., *Estheria* sp.

Le trait caractéristique du niveau inférieur, distingué par Obrutschew sous le nom de couches de Subsnetnaja, est la première apparition d'éléments fauniques du Dévonien supérieur (*Bothriolepis*, *Holoptychius*) parmi les poissons du Dévonien moyen; d'après cet auteur, les couches du Subsnetnaja correspondraient à des dépôts de la plate-forme littorale. En revanche, les couches du niveau supérieur — couches de Snetnaja — sont caractérisées par la présence d'éléments appartenant exclusivement au Dévonien supérieur et ces couches doivent être considérées comme dépôts entièrement marins. D'après Hecker (27), les formations calcaires de ce niveau se caractérisent par la présence de *MgO*, propre aux dépôts marins et lagunaires, formés dans des eaux stagnantes et peu profondes, pouvant se surchauffer jusqu'au fond.

On observe les affleurements de la formation mentionnée sur les bords de la rivière Velikaja, aux environs de Pskov, près du lac de Pskov et sur les rivières Luga et Oredège³.

Les couches de Snetnaïa sont composées de dolomites et de marnes, néanmoins vers l'est le caractère lithologique de ces couches change et les formations calcaires sont remplacées par des grès et des argiles (rivière Sias). Vers l'ouest, les calcaires de Snetnaïa se continuent, affleurant certains endroits de la Lettonie et de l'Estonie.

Sur les couches de Snetnaïa, dans le „champ dévonien principal” reposent les couches de Pskov, calcaires et argileuses, renfermant la faune suivante: *Spirifer muralis* Vern., *Ladogia* (= *Rhynchonella*) *meyendorfi* Vern., *Psammosteus maeandrinus* Ag., *Bothriolepis panderi* Lah., *Coccosteus mironovi* Obr., *Ptyctodus obliquus* Pander, *Holoptychius* sp.

Hecker (26) précise que les débris de poissons dans ces couches sont très rares, ce qui serait dû à la transgression, offrant des conditions écologiques peu favorables au développement des genres précités.

Au-dessus des couches de Pskov reposent les couches de Tchudovo, Shelon, Svinord, Ilmen et Bureghi, dans lesquelles les Brachiopodes sont des éléments dominants de la faune. L'étude de ces fossiles a amené Hecker à la conclusion qu'à l'époque de Pskov et Tchudovo ainsi que de Svinord et de Bureghi les transgressions de la mer atteignaient leur maximum; tandis qu'à l'époque de Shelon (formations lagunaires) et d'Ilmen la mer se trouvait en régression et a déposé successivement des formations littorales et lagunaires. Dans les affleurements sur les bords de la rivière Sias, on observe l'absence de sédiments marins; les caractères continentaux proprement dit, ainsi que les lagunaires se manifestent ici clairement. Le peuplement présente dans sa composition des dominantes fort nettes. Les couches inférieures de cette série de formations bigarrées renferment les poissons suivants: *Psammosteus megalopteryx* Trautsch., *Bothriolepis panderi* Lah., *Coccosteus trautscholdi* Eastm., *Coccosteus* sp., *Holonema radiatum* Obr., *Gyroplacosteus panderi* Obr., *Holoptychius giganteus* Ag., *Eusthenopteron wenjukovi* Rohon, *Osteolepis* (?) sp., *Dipterus verneuili* Pander (26, 43, 44).

Les formations dévoniennes (Frasnien) du „champ dévonien central” (districts de Voronège et d'Orel) présentent un caractère très dif-

³ Il nous fut impossible d'obtenir les dernières publications d'Obrutschew contenant une étude détaillée de ces couches et de leur faune.

Hecker, Philippova, Barkhatova (26) dans leurs travaux sur les dépôts du champ dévonien signalent la faune ichtyologique des couches de Snetnaïa comme suit: *Psammosteus maeandrinus* Ag., *Bothriolepis panderi* Lah., *Coccosteus* sp., *Ptyctodus obliquus* Pander, *Osteolepis*, *Glyptolepis*, *Dipterus*.

fèrent. Cette région, ainsi que celle de Moscou, a été envahie par une transgression beaucoup plus importante, qui se traduit par des sédiments purement marins de caractère uniforme⁴. On distingue ici deux assises: le niveau inférieur formé par les couches de Stchigry, contenant, d'après Nalivkin, *Spirifer fimbriatus* Conr. et *Camarotheoehia aldoga* Nal.; le niveau supérieur, formé par les couches de Semiluki, à *Spirifer disjunctus* Sow. De l'avis de Hecker et des autres, la comparaison de la faune du „champ dévonien central” avec celle du „champ dévonien principal” permet de conclure, que les couches de Stchigry sont synchroniques des couches de Pskov et de Tchudovo; les couches supérieures — de Semiluki — correspondent aux couches de Shelon, Svinord, Ilmen et Bureghi. D'autre part, la quantité très importante des Invertébrés fossiles, trouvés dans les couches de Semiluki et dans celles de Svinord, ainsi que la présence de Trilobites et de Céphalopodes dans les couches de Semiluki, démontrent que c'est à cette époque que la mer russe se trouvait en communication étroite avec la mer ouverte.

Comme il a été dit plus haut, la bande des couches calcaires inférieures de la région occidentale du district de Leningrad se prolonge plus loin vers l'ouest et débouche en Estonie et Lettonie. Les marnes bothriolépiques de Kokenhusen, selon W. Gross (16, 21), correspondent aux couches de Snetnaïa et de Subsnetnaïa de Russie.

La faune ichtyologique en Liflande se compose des espèces suivantes: *Bothriolepis cellulosa* Pander, *Psammosteus maeandrinus* Ag., *Eusthenopteron säve-söderberghi* Jarvik, *Chelyophorus verneuili* Ag., *Glyptopomus rolandi* Gross, *Coccosteus* sp. (? *mironovi*), *Dipterus secans* Gross, *D. tuberculatus* Pander, *Glyptolepis* sp., *Gl. baltica* (?) Gross, *Latvius (Osteolepis) grewingki* Gross, *Rhadimichtys* cf. *devonicus* Clarke (16, 21, 36).

Les couches de cette région renferment aussi des débris de plantes, des coquilles d'*Estheria membranacea* Pacht et de *Lingula* sp. D'après Kraus (1930) et Gross (16, 18) elles ont l'origine lagunaire. Par contre, les couches à *Ptyctodus obliquus* Pander, qui leur sont superposées, attestent leur origine marine. Les couches dolomitiques, qui surmontent les couches à *Ptyctodus*, sont considérées par Gross, comme synchroniques avec le niveau inférieur des couches bigarrées de l'affleurement de Sias, superposées aux couches de Tchudovo. Bon nombre d'affleurements ont fourni la faune suivante: *Psammosteus falcatus* Obr., *Onchus laevis* Gross, *O. tenuispinus* Gross, *Coccosteus (trautscholdi* (?) Eastm.), *Bothriolepis*

⁴ Les données sur la distribution de l'ichtyofaune dans ces formations sont très peu nombreuses.

panderi Lah., *B. ornata* (?) Eichw., *B. maxima* Gross, *Taeniolepis spaciiosa* Gross, *Dipterus* cf. *marginalis* Ag., *Holoptychius nobilissimus* Ag., *H. giganteus* Ag., *H. cf. flemingi* (?) Ag., *Polyplocodus wenzukovi* Rohon.

Par ces listes il est facile de se rendre compte que les caractères fauniques, attestant la variabilité de facies en Estonie et en Lettonie, ressemblent à ceux de la mer basse du „champ dévonien principal” de Russie.

En Allemagne, les formations dévoniennes déposées par une mer plus profonde ont un caractère bien différent. Les couches à *Manticoceras* (*M. intumescens*, *M. cordatum*, *M. carinatum*, *Beloceras multilobatum*) de Wildungen et de Bicken renferment la faune suivante: *Ceratolepis stensiöi* Gross, *Pholidosteus bidorsatus* v. Koenen, *Ph. pygmaeus* Gross, *Ph. laevior* Gross, *Pachyosteus bulla* Jkl., *Rhinosteus traquairi* Jkl., *Leioosteus concavus* Gross, *Leptosteus bickensis* v. Koenen, *Belosteus maior* Gross, *B. pusillus* Gross, *Brachyosteus dietrichi* Gross, *Brachydirus carinatus* v. Koenen, *B. scaber* v. Koenen, *B. grandis* Gross, *Oxyosteus magnus* Gross, *O. rostratus* Gross, *Aspidichthys ingens* v. Koenen, *Epipetalichthys wildungensis* Jkl., *Rhynchodus tetrodon* Jkl., *Jagorina pandora* Jkl., *Cladodus wildungensis* Jkl., *Onychodus jaekeli* Gross, *Diplocercides jaekeli* Stensiö, *D. kayseri* v. Koenen, *Devonosteus proteus* Jkl., *Chirodipterus wildungensis* Gross, *Rhadinichthys* cf. *devonicus* Clarke, *Rh. cf. antiquus* Williams (17, 22).

Cette faune est entièrement marine. Elle ne renferme aucune forme qui soit exclusivement d'eau douce. L'absence de *Dipterus* ainsi que de *Bothriolepis*, *Holoptychius*, *Psammosteus* atteste ce caractère. Les éléments de la faune en Allemagne sont des formes endémiques dont la structure morphologique et histologique est fort particulière; telles sont *Brachydirus*, *Oxyosteus*, *Pholidosteus*, *Leptosteus*, *Leioosteus*, les énormes *Aspidichthys ingens* et autres.

Les différences existant entre la faune ichtyologique dévonienne de l'est et celle de l'ouest sont dues à la différence des conditions écologiques. Elles disparaissent dans la région du Massif de S-te Croix puisqu'elles renferment des formes typiques pour les deux faunes.

Les dépôts du Dévonien supérieur du Massif de S-te Croix se composent, selon J. Czarnocki, de calcaires, auxquels d'une manière subalterne sont liées les couches de schistes bitumineux (Wietrznia). Dans toute la série du Dévonien supérieur J. Czarnocki distingue trois niveaux⁵.

⁵ G. Gürich a distingué dans le Frasnien polonais deux niveaux: 1^o inférieur à *Rhynchonella cuboides* et 2^o supérieur à *Manticoceras intumescens* (25a) — J. Samsonowicz le divise de la même manière (49).

1° niveau inférieur avec *Rhynchonella* (*Hypothyris*) *procuboides* Kayser. Ce sont des calcaires à polypiers, où sont intercalées les marnes, renfermant une faune de poissons,

2° niveau moyen, formé par des calcaires compacts et en dalles à „*Rhynchonella*” *coronula* Drev. avec intercalations de schistes bitumineux,

3° niveau supérieur, constitué par des calcaires à *Rhynchonella* (*Hypothyris*) *cuboides* Sow., et calcaires à *Manticoceras intumescens* Beyr.

Ces trois niveaux affleurant dans les monts Kadzielnia et Wietrznia près Kielce, contiennent des ossements de poissons assez nombreux, surtout dans les couches de deux niveaux supérieurs comme le prouvent les collections de J. Czarnocki.

Dans les schistes du premier niveau les ossements de poissons sont moins nombreux et dans un état de conservation très défectueux. Après l'examen que nous en avons fait, nous pouvons signaler la présence des formes suivantes: *Onychodus* sp., *O. cf. jaekeli* Gross, *Glyptolepis* sp., *Osteolepis* sp., *Dipterus* sp., *Rhynchodus*.

Cette faune, composée de représentants du Dévonien marin allemand (*Onychodus* sp., *O. cf. jaekeli*, *Rhynchodus* sp.) renferme aussi *Dipterus*, *Osteolepis* et *Glyptolepis* en grande quantité. La présence de ces représentants de *Choanata* est caractéristique pour les formations du Dévonien moyen, déposées dans des eaux douces, plus rarement dans les eaux de mers basses. *Osteolepis* et *Glyptolepis* sont moins nombreux dans les couches du Dévonien supérieur et se rencontrent pour la plupart dans des dépôts lagunaires.

Le genre *Onychodus* (61) se trouve dans le Dévonien moyen aussi bien que dans le Dévonien supérieur. L'espèce *O. jaekeli* apparaît au Dévonien supérieur, mais par certains caractères elle rappelle *O. radicosus* Gross du Dévonien moyen.

La composition de cet ensemble est incomplète pour dater avec exactitude les schistes du niveau inférieur, mais le fait de l'association de formes fréquentant les eaux marines avec celles des lacs ou des eaux saumâtres, voire même des eaux douces, nous fait admettre que la sédimentation avait lieu dans un milieu surtout lagunaire.

Le niveau moyen, constitué par des bancs calcaires à „*Rhynchonella*” *coronula* Drev., alternant avec des schistes bitumineux, renferme beaucoup de poissons; on y trouve: *Ptyctodus obliquus* Pander, *P. czarnockii* Gor., *Diplocercides kayseri* v. Koenen, *Rhadirichthys cf. devonicus* Clarke, *Onychodus jaekeli* Gross, *Holoptychius giganteus* Ag., *Psammo-*

steus maeandrinus Ag., *Bothriolepis* sp., *B. panderi* Lah., *B. cf. maxima* Gross, *Holonema radiatum* Obr., *Brachydirus carinatus* v. Koenen, *B. sp.*, *Dipterus*, *Osteolepis* sp.

Parmi ces poissons nous constatons la présence des espèces de la faune rhénane: *Rhadinichthys cf. devonicus*, *Onychodus jaekeli*, *Brachydirus carinatus*, *B. cf. gracilis*. Mais les éléments de la faune dévonienne balticorusse n'y manquent pas, ils constituent même la majorité de Vertébrés fossiles dans les couches de l'affleurement de Wietrznia. Ce sont: *Holoptychius giganteus*, *Psammosteus maeandrinus*, *Bothriolepis panderi*, *B. maxima*⁶, *Holonema radiatum*⁷, *Ptyctodus obliquus*, *Cocosteus trautscholdi* (?).

L'apparition des représentants de l'un ou de l'autre ensemble dans les formations en question dépend du caractère de facies. Le deuxième niveau est composé de calcaires massifs, alternant avec des schistes bitumineux; ces couches ont été déposées dans des conditions bien différentes et leur alternance prouve la variabilité des conditions écologiques. Cette variabilité déterminait la composition de la faune ichtyologique. Les ossements des *Choanata* (*Osteolepis*, *Glyptolepis*, *Dipterus*) sont renfermés exclusivement dans les schistes bitumineux contenant en outre *Holoptychius giganteus* et *Bothriolepis panderi*. Par contre, *Brachydirus carinatus*, *B. gracilis* ont été recueillis dans les calcaires massifs, déposés au fond d'une mer profonde. *Onychodus*, qu'on trouve aussi bien dans les calcaires massifs que dans les schistes bitumineux, était probablement plus adaptable.

La présence de *Dipteridae*, associés de poissons fréquentant des eaux profondes, prouve également l'intercalation des dépôts lagunaires parmi les formations marines.

Au point de vue stratigraphique, la faune ichtyologique du niveau moyen n'est pas uniforme: les espèces *Ptyctodus obliquus* et *Bothriolepis panderi* se trouvent dans les couches de Pskov du „champ dévonien principal“ de la Russie. *Bothriolepis panderi* a été recueilli également dans les niveaux inférieurs des formations bigarrées de Sias. En outre, les espèces *Holonema radiatum*, *Holoptychius giganteus* se rencontrent également dans les couches de Shelon (43). Enfin, *Bothriolepis maxima* et *Psammosteus maeandrinus* apparaissent dans le Dévonien baltique, en Estonie et en Lettonie dans les couches contemporaines à celles de Shelon. On peut

⁶ *Bothriolepis maxima* est une espèce qu'on rencontre exclusivement dans les gisements du Dévonien baltique.

⁷ *Holonema radiatum* est connu dans le Dévonien russe.

donc synchroniser les formations du niveau moyen du Massif de S-te Croix avec les couches de Pskov, Tchudovo et Shelon, faisant partie de la moitié inférieure du Dévonien supérieur du „champ principal” de Russie et constituant une partie considérable de l'épaisseur totale du Frasnien.

La faune ichtyologique de ce niveau indique que la profondeur de la mer polonaise à l'époque correspondant à celle de Shelon a diminué et des conditions lagunaires se sont fait sentir. Ce mouvement négatif était simultané dans la région du Massif de S-te Croix et dans le bassin du „champ dévonien principal” de la Russie.

Le niveau supérieur, selon J. Czarnocki, est composé de calcaires à *Manticoceras intumescens* et a fourni les espèces suivantes: *Aspidichthys ingens* v. Koenen, *Brachydirus carinatus* v. Koenen, *B. scaber* v. Koenen, *Oxyosteus* sp., *Pholidosteus bidorsatus* v. Koenen, *Brachydirus grandis* Gross, *Pachyosteus bulla* Jkl., *Leptosteus* sp.

Comme on le voit, ce peuplement est composé exclusivement de représentants de la faune rhénane; les formes des eaux peu profondes manquent dans ce niveau. Ce fait est en fonction de la transgression plus accusée lors du dépôt des couches renfermant les goniatites et les trilobites et offrant des conditions écologiques favorables au développement des poissons géants comme l'était *Aspidichthys ingens*, *Brachydirus scaber*, *Pholidosteus bidorsatus* etc.

Les recherches de Bryant (2) et de Gross (14, 15) ont démontré la présence des genres de Wildungen, tels que *Leptosteus* et *Oxyosteus* dans la faune des couches correspondant à „Intumescens-Schichten” (Portage) en Amérique du Nord (New York). Les poissons rhénans accompagnés de *Manticoceras intumescens*, peuvent donc servir pour caractériser cette zone.

Les calcaires à *Aspidichthys ingens* constituent le sommet du Frasnien dans le Massif de S-te Croix. D'après J. Czarnocki, les gisements faméniens à *Cheiloceras* leur sont directement superposés (Kadzielnia).

Il en résulte que le maximum de la transgression de la mer frasnienne avait eu lieu en même temps dans la région du Massif de S-te Croix et dans les champs dévoniens central et principal de la Russie (Svinord, Ilmen, Bureghi).

En résumé, le Dévonien supérieur du Massif de S-te Croix est une succession de formations marines déposées dans les zones néritiques et littorales avec quelques intercalations formées dans des lagunes.

Nous résumons dans le tableau inséré dans le texte polonais (p. 76 et 77) les synchronisations que nous croyons devoir admettre après com-

paraison des différentes formes discutées ci-dessus, tant dans la région étudiée que dans celles des régions voisines ⁸.

Le tableau en question montre la répartition des poissons, qui donnent de précieuses indications sur les mouvements de la mer dévonienne dans la région du Massif de S-te Croix. La variabilité des conditions écologiques, que ces mouvements ont occasionnée, a déterminé le caractère de la faune. Une étude plus détaillée de la faune ichtyologique et celle des Invertébrés permettra ultérieurement de résoudre les problèmes douteux et d'établir une synchronisation plus précise, en fournissant des documents importants pour la stratigraphie locale du Dévonien supérieur ⁹.

⁸ D'après les données de Heckel, Obrutschew, Gross, Jarvik.

⁹ M-me Zinaïda Gorizdro - Kulczycka, chef du Laboratoire Paléoichtyologique du Musée de la Terre, décédée le 5 juin 1949, n'a pas vu, hélas, la parution de son étude sur les Dipneustes dévoniens. Cette étude fut exécutée immédiatement avant le début de la seconde guerre mondiale, mais ce n'est que dans les cadres du travail au Musée de la Terre qu'elle put être achevée et préparée pour l'édition (*Réd.*).

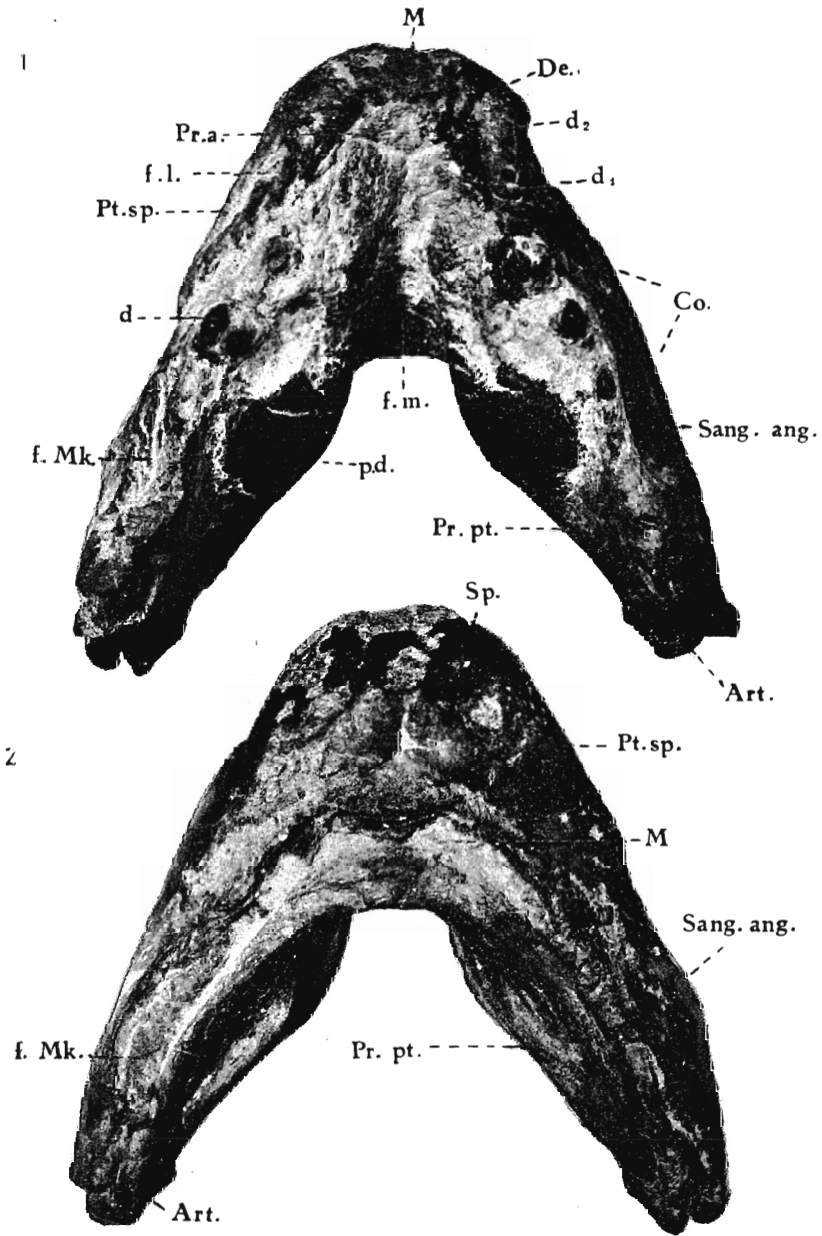


Fig. 1—2

Holodus sanctacrucensis

Fig. 1—2. *Holodus sanctacrucensis*

Fig. 1: szczeka dolna widziana od strony gębowej (prawie w. n.) — mâchoire inférieure vue par sa face orale (approx. grandeur n.).

Fig. 2: ten sam okaz ukazujący powierzchnię zewnętrzną. — même exemplaire montrant sa face externe

Sang. ang. — supraangulo-angulare; *Art.* — articulare; *Pr. pt.* — praearticulare posterior; *Pr. a.* — praearticulare anterior; *De.* — dentale; *Co.* — coronoidea (praecoronoidium, intercoronoideum i coronoideum); *Sp.* — spleniale; *Pt. sp.* — postspleniale; *M* — mentomandibulare; *f. m.* — fissa mediana; *f. l.* — fossa lateralis; *f. Mk.* — fossa Meckeli; *d* — zęby stożkowate boczne (dents coniques laterales); *d₁* — zęby (dents); *d₂* — ząbki (petites dents); *p. d.* — płytki zębowa (plaque dentaire)

Fig. 1, 2, 6 — *Holodus sanctacrucensis* sp. n.

Fig. 1. szczęka dolna z profilu (prawie w. n.) — mâchoire inférieure (approx. g. n.)
vue de profil

Sang. ang. — supraangulo-angulare; *Art.* — articulare; *Co* — coronoidea (praecoronoideum, intercoronoideum, coronoideum); *De* — dentale; *Sp.* — spleniale; *Pt. sp.* — postspleniale; *d* — zęby stożkowate boczne (dents coniques laterales); *f. l.* — fossa lateralis; *f. Mk.* — jama Meckela (fosse de Meckel)

Fig. 2: szczęka dolna od strony gębowej — mâchoire inférieure vue par sa face orale

Fig. 3: *Dipterus* sp. Płytką zębową szczęki dolnej (plaque dentaire de la mâchoire inférieure)

Fig. 4: *Dipterus* sp. Płytką zębową szczęki górnej (plaque dentaire de la mâchoire supérieure)

Fig. 5: *Conchodus elkneri* sp. n. Płytką zębową szczęki górnej (plaque dentaire de la mâchoire supérieure)

Fig. 6: przekrój poprzeczny zęba stożkowatego *Holodus sanctacrucensis*. Jądro osteoidalne. Kanały pulparne (*K*) z kanalikami (*k*). Pow. $\times 500$ — coupe transversale de la dent conique de *Holodus sanctacrucensis*. Noyau ostéoïde. Canaux pulpairens (*K*) avec canalicules (*k*). $\times 500$

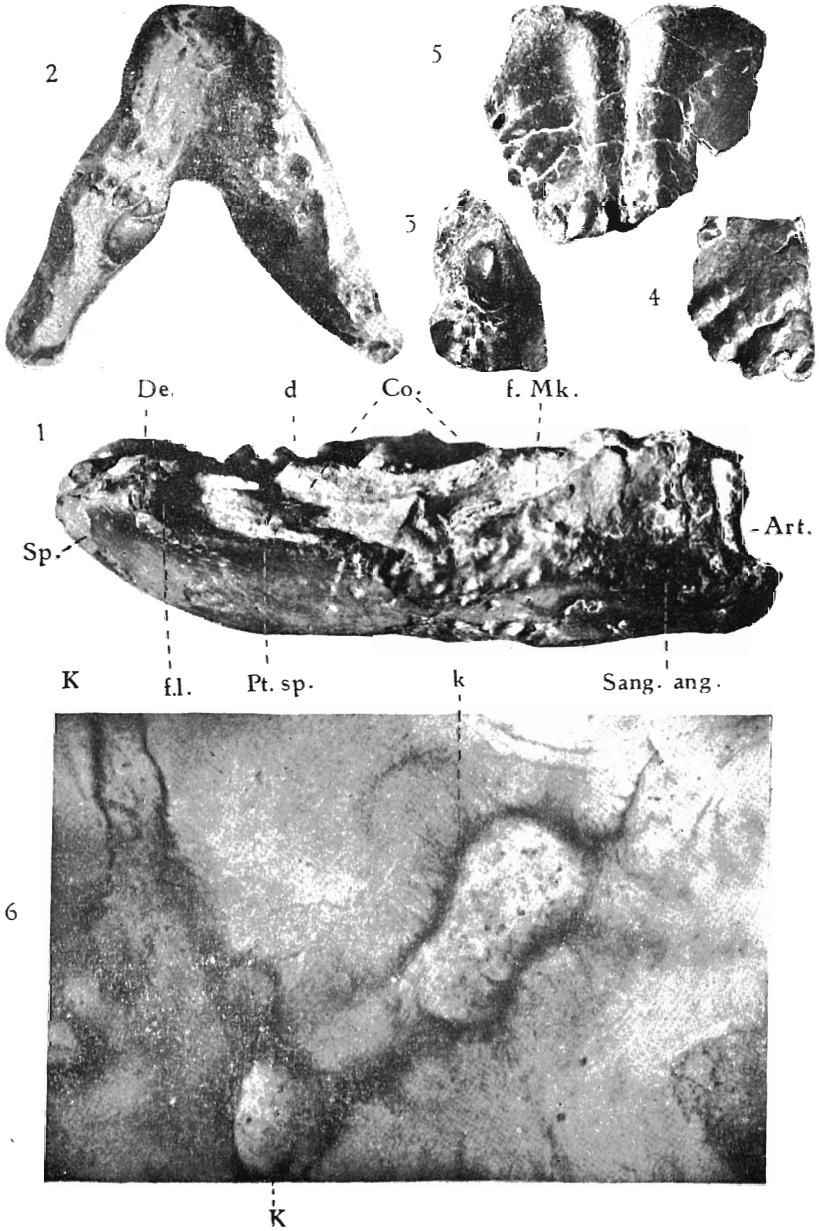


Fig. 1, 2, 6
Holodus sanctacrucensis sp. n.

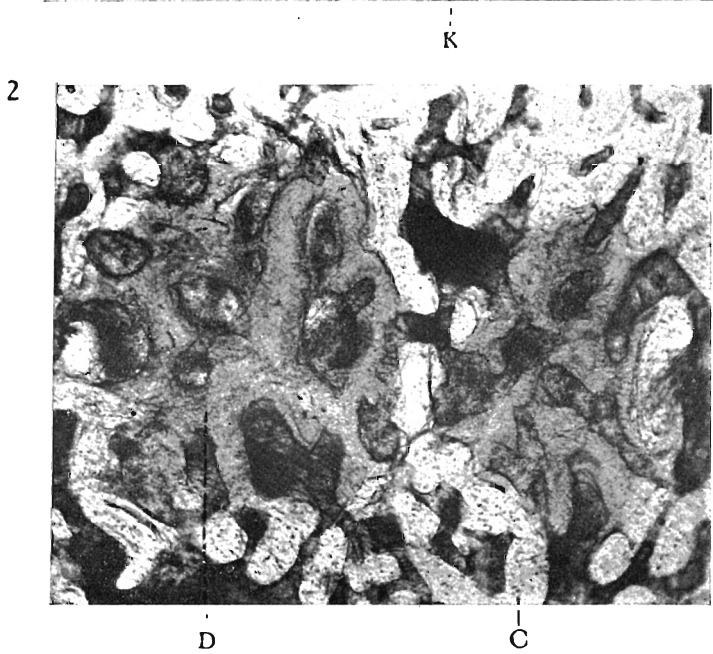
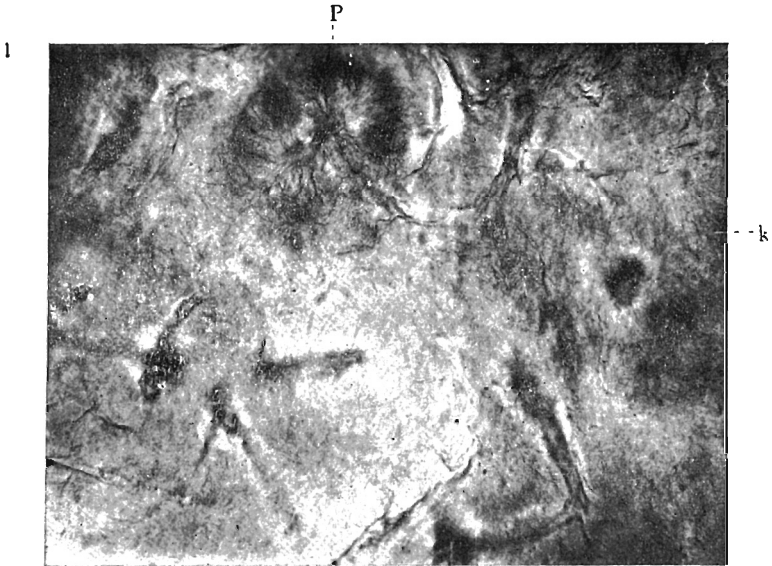


Fig. 1, 2
Holodus sanctacrucensis sp. n.

Fig. I, 2 — *Holodus sanctacrucensis* sp. n.

Fig. 1: przekrój poprzeczny zęba stożkowatego, warstwy powierzchniowe (coupe transversale de la dent conique, couches superficielles) × 250

K — kanały pulparne (canaux pulpaire); k — kanaliki (canalicules); p — pędzelki (pinceaux)

Fig. 2: przekrój poprzeczny przez podstawę zęba stożkowatego (coupe transversale dans la partie basale de la dent conique): C — cement (cément); D — dentyna (dentine) × 250

Fig. 1 — *Holodus sanctacrucensis* sp. n.

Tkanka kostna (tissu osseux); O — osteoplasty (ostéoplastes); przekrój pionowy (coupe verticale) × 450

Fig. 2 — *Conchodus elkneri* sp. n.

Syudentyna. Kanały pulparne z kanalikami. Przekrój pionowy (Sydentine. Canaux pulpaire avec canalicules. Coupe verticale) × 450.

1

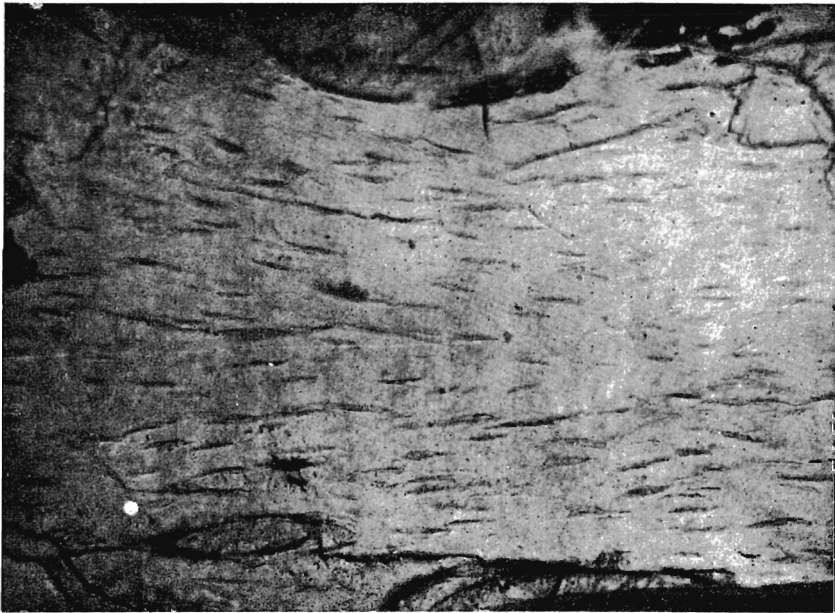


Fig. 1
Holodus sanctacrucensis sp. n.

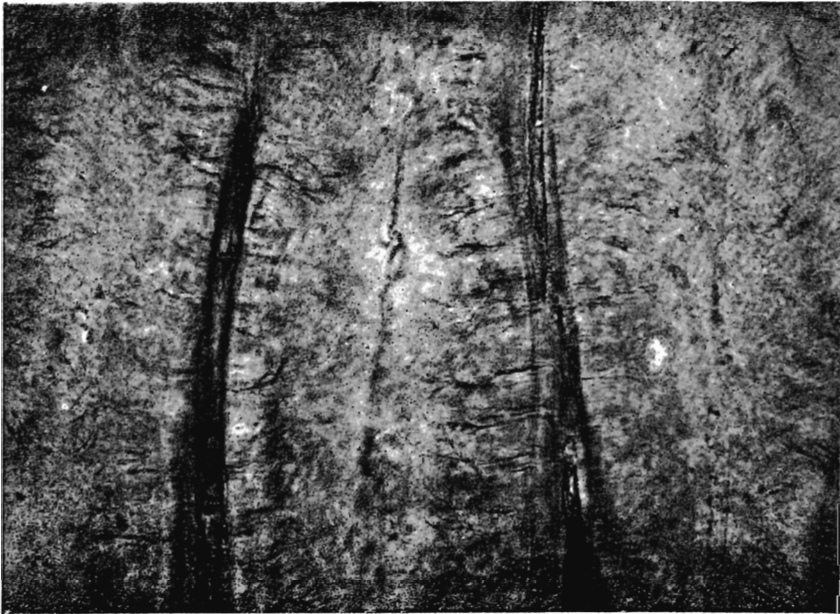


Fig. 2
Conchodus elkneri sp. n.