

ROMAN KOZŁOWSKI

LE DÉVELOPPEMENT D'UN GRAPTOLITE TUBOÏDE

Sommaire. — Les échantillons extraits des galets erratiques ordoviciens, appartenant à un représentant de l'ordre des Tuboidea — *Dendrotubus erraticus* n. sp. — ont permis, pour la première fois, d'étudier la sicule et de faire une analyse détaillée de l'astogénèse de la colonie. L'auteur arrive à la conclusion que la sicule de ce Graptolite est à différents égards plus primitive que les sicules des Dendroidea et des Graptoloidea — les seules connues jusqu'à présent. Elle a plusieurs traits communs avec la „vésicule embryonnaire" du Ptérobranche récent — *Rhabdopleura normani* Allman. Les stolons de *Dendrotubus erraticus* n. sp. sont remarquables par la présence de diaphragmes vésiculaires. Le fossile décrit par l'auteur en 1959 sous le nom de *Trimerohydra* Kozł. correspond, selon toute probabilité, aux stolons d'un Graptolite voisin de *Koremagraptus* Bulman, 1944.

INTRODUCTION

Parmi les Graptolites extraits des galets erratiques ordoviciens de Pologne, entre 1949 et 1962, se trouvent d'assez nombreux représentants de l'ordre des Tuboidea, surtout du genre *Dendrotubus* Kozł. J'ai établi ce genre en 1949 sur les échantillons extraits de la calcédoine trémado-cienne des Monts de Sainte-Croix (Góry Świętokrzyskie). Il y était représenté par une seule espèce — *Dendrotubus wimani* Kozł. Les échantillons de ce Graptolite étaient assez nombreux, mais toujours fragmentaires. On n'y a trouvé aucun rhabdosome complet et aucun exemplaire de sicule. Par conséquent, son développement onto- et astogénétique est resté inconnu. La structure de la thécorhize, toujours fragmentaire, n'a pu être étudiée qu'imparfaitement.

A présent, dans l'abondant matériel provenant des galets erratiques, j'ai eu la chance de trouver des sicules, certains stades astogénétiques et — ce qui est surtout important — d'élucider la structure très particulière de la thécorhize. Ces observations jettent une lumière nouvelle sur les relations entre les Tuboidea et les autres groupes des Graptolites et permettent à la fois de comparer la phase initiale de l'ontogénèse du Graptolite étudié avec celle de *Rhabdopleura normani* Allman.

MATÉRIEL

Les échantillons de *Dendrotubus* furent extraits de 33 galets erratiques. L'âge de six de ces galets (Nos. O.26, O.31, O.60, O.65, O.366 et O.403), qui ont fourni des fossiles caractéristiques, a pu être établi d'une façon assez satisfaisante. Quant à tous les autres, il est certain seulement qu'ils sont ordoviciens.

Les galets O.26, O.31 contenant *Glyptograptus teretiusculus* (Hisinger) et *Gymnograptus retioloides* (Wiman) et le galet O.366 avec *Clinambon anomalus* (Schlotheim) et *Asaphus* (*Neoasaphus*) *jewensis* Schmidt — correspondent à l'Ordovicien moyen et plus précisément aux horizons C_I—C_{III} de l'Estonie. Quant aux galets O.60, O.65 et O.403, ils représentent le „calcaire baltique" à *Orthograptus gracilis* (Roemer) et appartiennent, selon toute probabilité, à la partie supérieure de l'Ordovicien supérieur.

Malgré l'écart stratigraphique assez sensible entre ces différents galets et l'aspect très varié des rhabdosomes de *Dendrotubus* étudiés, je suis arrivé à la conclusion qu'on y a affaire aux représentants d'une seule espèce, très variable dans ses caractères secondaires, mais stable dans ses traits essentiels.

En somme on a pu rassembler plus d'une centaine d'échantillons à différent état de conservation de cette espèce, à laquelle j'applique le nom de *Dendrotubus erraticus* n. sp.

Les plus fréquents sont les spécimens consistant en faisceaux d'autothèques plus ou moins nombreuses, accompagnées ou non de bithèques. Plusieurs colonies conservent leur partie basilaire sous forme de thécorhize discoïdale. En outre on a trouvé 9 sicules, dont 3 sont complètes.

L'état de conservation des échantillons est très divers. Les rhabdosomes pourvus de thécorhize ont le plus souvent cassées les terminaisons des rameaux. Par contre, des terminaisons bien conservées se trouvent souvent séparément. Le périoderme présente différents degrés de décomposition et de froncement. Les spécimens à périoderme bien conservé sont rares. Dans la partie inférieure des rameaux le périoderme est d'habitude épaissi par le développement des couches corticales. Dans les parties terminales le périoderme est mince et se décolore facilement, montrant alors la structure fusellaire bien marquée. En général, cependant, les spécimens ne sont pas assez bien conservés pour se prêter à l'exécution des séries de sections microtomiques satisfaisantes.

DIAGNOSE DE *DENDROTUBUS ERRATICUS* N. SP.

Rhabdosome d'aspect varié, composé d'une thécorhize discoïdale et des thèques rassemblées en faisceaux qui constituent des rameaux irrég-

guliers, différemment disposés. Stolons dans la thécorhize enroulés en spirale. Holotype fig. 4 et 9; galet O.169.

Dendrotubus erraticus n. sp. se distingue de *Dendrotubus winnani* Kozł. — espèce-type par des faisceaux thécaux sensiblement plus serrés et par la languette des autothèques beaucoup moins développée. La connaissance imparfaite de l'espèce-type ne permet pas de pousser plus loin la comparaison.

SICULE

(fig. 1, 2, 3)

La sicule de *Dendrotubus erraticus* se distingue sensiblement des sicules des Dendroidea et des Graptoloidea — les seules groupes où elle est connue. Les différences se manifestent d'une façon accentuée surtout dans la partie prosiculaire. La prosicule, qui correspond à la moitié à peu près de la longueur totale de la sicule, a la forme d'un flacon à partie basilaire très élargie et partie distale cylindrique, en forme de goulot. Le passage d'une partie à l'autre est progressif. La surface basilaire de la prosicule, qui était fixée au support, est soit plate, soit concave, ce qui dépend probablement de la nature du support. Elle consiste en une mem-

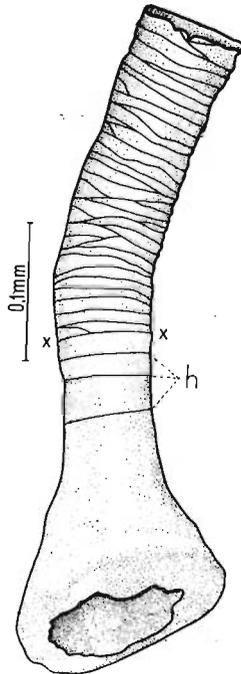


Fig. 1. — Sicule à peu près complète, à base de la prosicule en partie cassée. Galet O.194, Mochty (voïv. de Varsovie).

xx limite entre la prosicule et la metasicule, h trois derniers tours de la ligne hélicoïdale de la prosicule

brane anhiste. La longueur de la partie cylindrique est à peu près égale à la longueur de la partie vésiculaire. Après une décoloration intense on peut observer dans la paroi de la prosicule des traces de la ligne hélicoïdale si caractéristique de la prosicule des Graptolites. Quoiqu'il n'ait pas été possible d'établir le nombre de tours de la spirale, il en a proba-

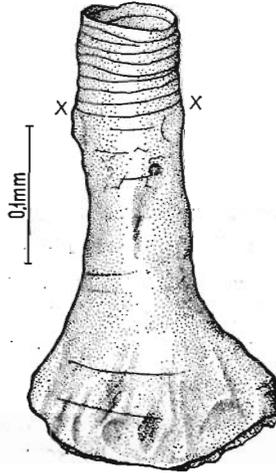


Fig. 2. — Prosicule avec la partie inférieure de la métasicule. Galet O.153, Wyszogród-Zakroczym (voiv. de Varsovie).
xx limite entre la prosicule et la métasicule

blement environ une dizaine. Les écarts entre les tours diminuent progressivement de la base vers le haut de la prosicule. La limite entre la prosicule et la métasicule est souvent difficile à fixer. En général, les parois de la prosicule sont plus épaissies et plus foncées que celles de la métasicule. Sur l'échantillon bien conservé la limite entre ces deux parties peut être tracée: elle correspond à la première ligne transversale au-dessus de laquelle se trouve une suture oblique, appartenant au premier fusellus de la métasicule.

La métasicule est cylindrique et garde à peu près un diamètre uniforme sur toute sa longueur. Le plus souvent elle est plus ou moins courbe. Elle est construite des fusellus qui semblent avoir pour la plupart une seule suture oblique. Mais il y a aussi des fusellus qui ne s'étendent pas sur toute la circonférence. Les sutures obliques sont distribuées d'une façon assez désordonnée tout autour et ne trahissent aucune tendance au groupement en sutures en zigzag. La largeur (hauteur) des fusellus particuliers est assez variable — dans la partie la plus large d'environ $8,5\mu$.

L'aperture de la métasicule, sur tous les exemplaires non déformés, est régulièrement arrondie et son bord se trouve dans un plan normal à l'axe de la métasicule. Sur aucun exemplaire n'a été observée une ten-

dance à la différenciation des lèvres de l'aperture. Par conséquent, il n'est pas possible d'établir quelle est la face ventrale et quelle est la face dorsale de la métasicule.

A un stade plus avancé du développement de la sicule (fig. 3) il se forme autour de sa base une mince membrane marginale qui servait pro-

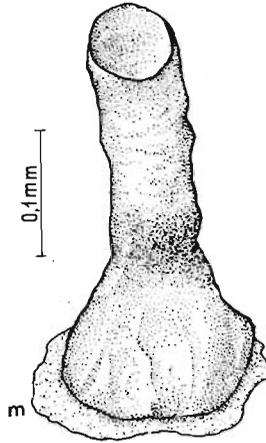


Fig. 3. — Sicule à peu près complète, dessinée dans une position inclinée vers l'avant pour faire voir la membrane marginale (*m*). Galet O.107, Jarosławiec (voiv. de Szczecin).

bablement au renforcement de la fixation. Cette membrane est anhiste, plus ou moins ondulée, à bords déchiquetés. Elle s'accroît ensuite progressivement au fur et à mesure de l'accroissement de la colonie.

Au tableau ci-dessous sont données les mensurations de cinq sicules.

Mensurations des sicules (en μ)

Sicules	Longueur totale	Pro-sicule	Méta-sicule	Dia-mètre de la base	Dia-mètre de la méta-sicule	Hauteur moyenne des fusellus
1 (fig. 1) galet O. 194	468	230	238	157	77	8,5
2 (fig. 2) galet O. 153	—	268	—	178	77	8,5
3 (fig. 3) galet O. 107	425	200 (?)	225 (?)	180	70	8,5
4 — galet O. 114	680	315	365	170 (?)	85	9,0
5 — galet O. 154	—	240	—	200 (?)	85	8,5

ASTOGENÈSE

(fig. 4, 5, 6)

L'analyse exacte de l'astogenèse, faite sur des spécimens plus ou moins fragmentaires, présente de grandes difficultés. Cela d'autant plus qu'on a à faire le plus souvent à des exemplaires menus, mesurant de 0,5 à 3,0 mm, et malgré cela comprenant de nombreux éléments morphologiques, parfois à une structure très compliquée. Ce n'est que grâce au fait que je disposais d'exemplaires relativement nombreux, se complétant souvent, qu'il m'a été possible d'élucider les traits essentiels de l'astogenèse.

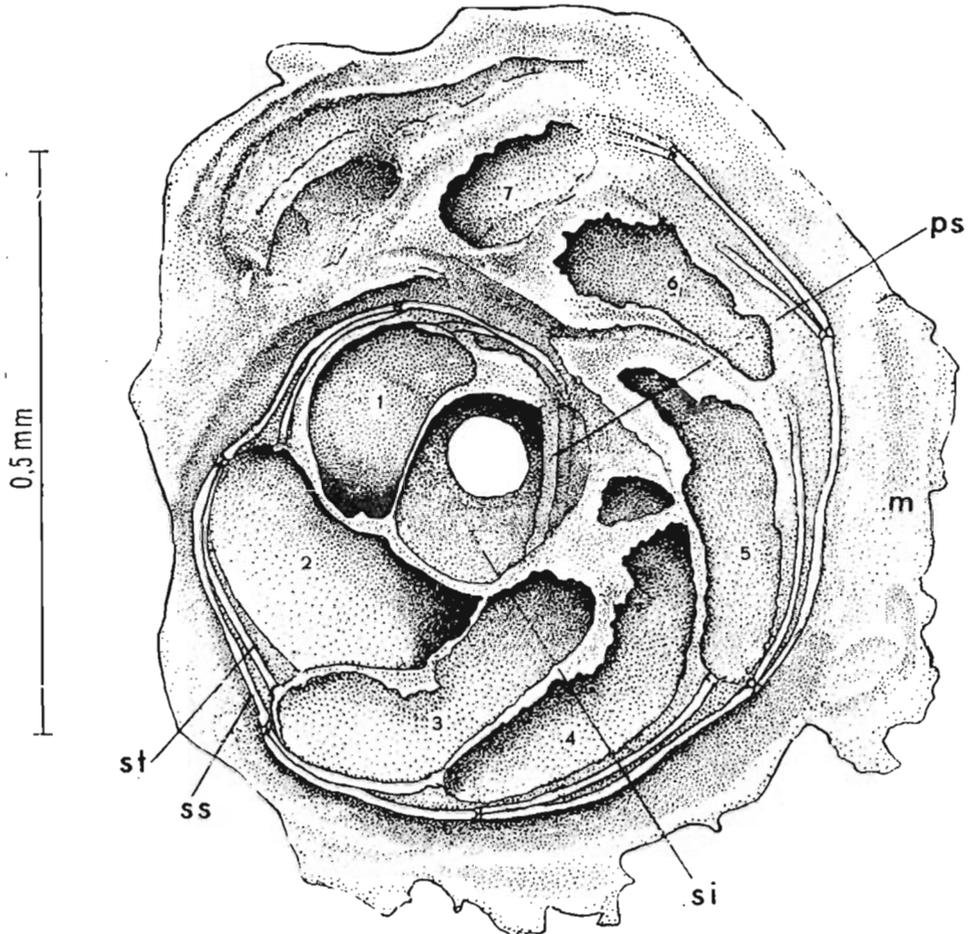


Fig. 4. — Thécorhize de l'holotype (voir aussi fig. 9). dépourvue en grande partie de la membrane basilaire, vue par la face inférieure. Enroulement des stolons dans le sens inverse à celui des aiguilles. Galet O.169, Wyszogród-Zakroczym (voiv. de Varsovie).

m membrane marginale, *ps* prostolon, *st* sicule, *st* stolon thécal (auto- ou bithécal), *ss* stolon stolothécal, 1-7 parties basales rampantes des théques successives.

Les principaux stades de l'astogénèse peuvent être suivis sur des rhabdosomes dont la face inférieure de la thécorhize est dépourvue de la membrane basilaire (fig. 4 et 5). Sur de tels rhabdosomes, près du centre de la thécorhize, se trouve un orifice arrondi. Cet orifice correspond à la base de la prosicule dépourvue de membrane basilaire. En travers de cet orifice s'étend un tubule cylindrique de diamètre de 15 à 20 μ . Ce tubule, auquel j'appliquerai le nom de *prostolon*, repose sur la

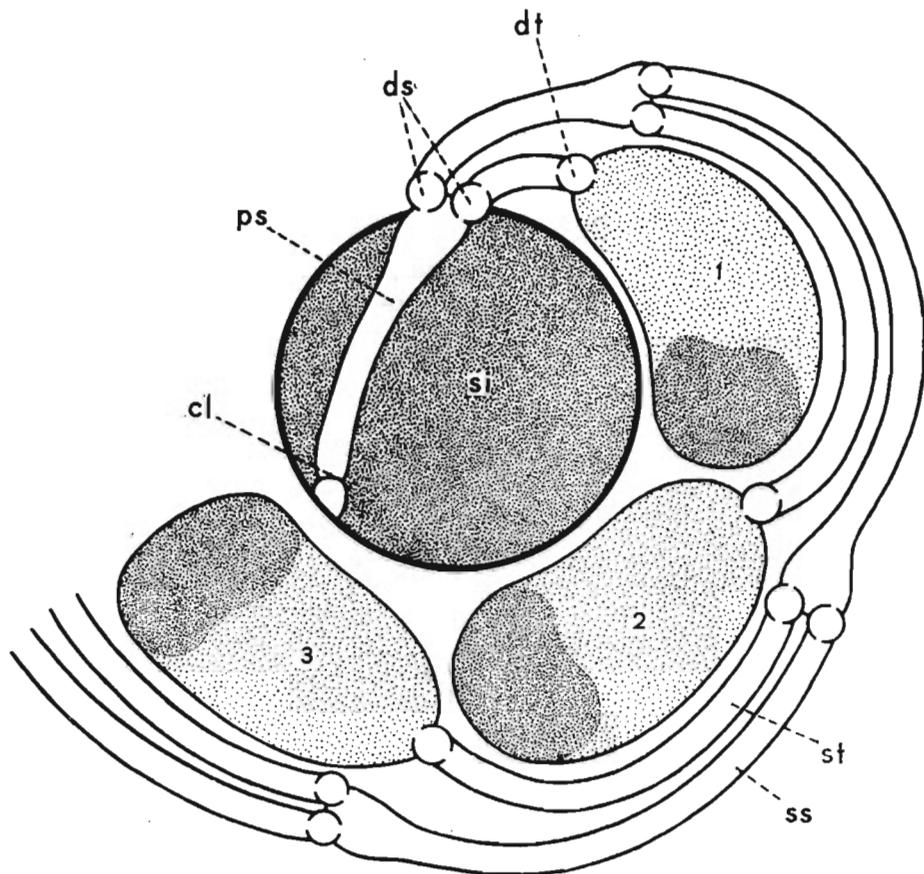


Fig. 5. — Dessin diagrammatique de la partie centrale de la thécorhize. Enroulement des stolons dans le sens des aiguilles.

cl cloison dans la partie initiale du prostolon, ds diaphragmes vésiculaires à la base des stolons, dt diaphragmes vésiculaires à la base des théques, ps prostolon, si sicule, ss stolon stolothéal, st stolon thécal (auto- ou bithéal), 1-3 théques successives.

membrane basilaire de la prosicule, mais n'y adhère pas. Le prostolon ne passe jamais par le centre de la base de la prosicule, mais est situé plus ou moins excentriquement. Une extrémité du prostolon est plus ou moins renflée et à l'extrémité opposée on peut observer, sur certains spécimens, la présence d'une cloison transversale. Il semble qu'il y s'agit

d'un diaphragme percé peut être d'un orifice, mais il n'a pas été possible de l'établir avec certitude. A l'extrémité renflée du prostolon sont fixées deux vésicules arrondies d'environ 20μ de diamètre. Chacune de ces vésicules communique avec l'extrémité renflée du tube prostolonnaire au moyen d'un orifice d'environ 5μ de diamètre. Au point où l'extrémité renflée du prostolon touche la paroi de la prosicule, se trouve un orifice. Cet orifice, à travers lequel le stolon sort à l'extérieur, correspond évidemment au porus des autres Graptolites. Je n'ai rencontré aucun exemplaire de sicule isolée montrant le porus. Comme certaines de ces sicules ont leur partie métasiculaire complètement développée, il en faut tirer la conclusion que le porus faisait son apparition après que le développement de la métasicule fut achevé.

Sur les échantillons dont la sicule est déjà entourée par la thécorhize on peut constater que le stolon sort à l'extérieur au niveau de la base de la prosicule. On observe en plus que le bout renflé du prostolon est placé du côté intérieur du porus, tandis que les deux vésicules qui lui sont attachées se trouvent du côté extérieur. A chaque vésicule

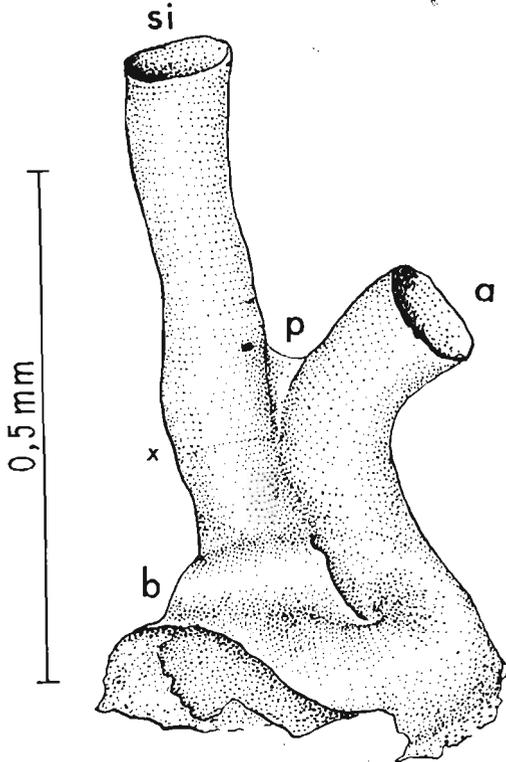


Fig. 6. — Jeune rhabdosome composé de sicule et de deux thèques. Partie basilaire détruite. Galet O.92, Rewal (voiv. de Szczecin).

a autothèque, b bithèque, p palmure („web”), si sicule, x limite entre la prosicule et la métasicule

s'attache un stolon à peu près de même diamètre que le diamètre de la vésicule. Chaque stolon communique avec la vésicule correspondante par un pore de même diamètre que celui par lequel celle-ci communique avec le prostolon.

De deux stolons l'un est toujours légèrement plus court que l'autre. Au stolon plus court est attachée la première thèque de la colonie. Il semble qu'elle correspond à la bithèque, mais on n'a pas pu l'établir en toute certitude par l'observation de la face inférieure de la thécorhize. Mais les observations faites sur les colonies très jeunes, malheureusement toujours assez fragmentaires, parlent en faveur de cette supposition. Sur un échantillon représentant une colonie jeune (fig. 6) composée de la sicule, d'une autothèque et d'une bithèque, mais à prostolon et partie initiale du stolon détruits, l'autothèque recouvre la base de la prosicule, décrivant autour d'elle une spirale d'environ 180° . Elle s'élève ensuite le long de la sicule adhérant à sa paroi sur la plus grande partie de son étendue. Sa partie terminale s'infléchit et s'isole, tout en étant réunie d'abord à la sicule par une palmure („web”). La partie basilaire de la bithèque de cette colonie est cassée, ce qui ne permet pas d'établir exactement son rapport avec l'autothèque. Cette bithèque rampe sur la paroi supérieure de l'autothèque. Cela semblerait indiquer qu'elle appartient à une génération plus jeune que l'autothèque. Mais il n'est pas exclu qu'elle appartienne en réalité à la première diade laquelle comprenait, outre cette bithèque, une stolothèque et qu'à partir du stolon de cette dernière ont pris l'origine l'autothèque et la stolothèque de la génération suivante (détruite sur notre échantillon). Mais on aurait besoin d'échantillons plus complets pour élucider ces rapports.

L'autothèque de la colonie ici décrite est attachée à un stolon par l'intermédiaire d'un diaphragme vésiculaire, identique à ceux décrits plus haut.

Sur les colonies plus âgées à stolons conservés on peut observer que de deux stolons qui sont attachés au prostolon celui qui est plus long est renflé à son extrémité, tout comme le prostolon, et percé aussi de deux pores auxquels correspondent deux diaphragmes vésiculaires. Chacun de ces diaphragmes se continue par un stolon. Dans ce cas aussi les deux stolons ont une longueur inégale et au stolon plus court est attachée une thèque, tandis que le stolon plus long donne origine à deux stolons. A la limite du stolon thécal et de la thèque qui lui est attachée se trouve un diaphragme vésiculaire et des diaphragmes semblables se trouvent à la limite du stolon plus long et de deux stolons qui y prennent origine. Ensuite le développement se poursuit toujours suivant le même plan.

Les stolons formés par des bifurcations successives décrivent une spirale dans la thécorhize, autour de son centre, qui correspond à la base

de la prosicule. La longueur des stolons augmente progressivement dans les tours successifs de cette spirale. Le nombre de tours de la spirale comprise dans les thécorhizes de différentes colonies varie dans des limites assez larges, selon l'étendue de la thécorhize.

En analysant le parcours des stolons dans une série de colonies, on peut constater que, la thécorhize étant regardée d'en bas, l'enroulement se fait soit dans le sens des aiguilles d'une montre, soit dans le sens inverse. Sur 13 échantillons, sur lesquels il a été possible d'examiner le sens d'enroulement des stolons, dans 5 l'enroulement se faisait dans le sens des aiguilles et dans 8 — dans le sens inverse. On a pu constater en outre qu'il existe un rapport constant entre le sens d'enroulement et la position du prostolon au fond de la prosicule. Ainsi, dans les thécorhizes, dont le prostolon se trouve à droite du centre, le porus étant placé en haut, les tours se font dans le sens des aiguilles (fig. 4), et dans celles à prostolon placé à gauche du centre ils se font dans le sens inverse (fig. 5).

Les stolons sont inclus dans les stolothèques, mais les limites de celles-ci ne sont jamais assez nettes pour qu'il soit possible de les définir exactement. Tout le système stolonale de la thécorhize est compris entre deux parois: en bas est la membrane basilaire, par l'intermédiaire de laquelle la colonie s'attachait au support, et en haut est la membrane marginale de la sicule qui s'accroît progressivement par-dessus les stolons et les parties thécorhizales des thèques. La membrane basilaire se détachait facilement restant fixée au support et grâce à cela les stolons étaient mis à découvert. La paroi supérieure de la thécorhize s'épaississait au fur et à mesure de l'accroissement de la colonie, grâce au dépôt des couches corticales.

Dans tous les spécimens dans lesquels il a été possible d'étudier le système stolonale à la face inférieure de la thécorhize, les stolons subissent invariablement des bifurcations, produisant un stolon thécal et un autre stolothécal. On n'a jamais observé la production de deux stolons stolothécaux à la fois.

Après avoir décrit un certain nombre de tours, le tronc stolonale se dirige vers le haut en y donnant origine à des thèques qui constituent les branches du rhabdosome. Chacune des thèques qui a pris l'origine dans la thécorhize se compose de deux parties: l'inférieure, rampant sur la membrane inférieure de la thécorhize, et la supérieure, s'élevant au-dessus de la thécorhize. Les parties supérieures des thèques, autothèques et bithèques, se disposent en faisceaux variables quant au nombre et à l'épaisseur. Cependant l'observation des parties inférieures des thèques ne permet pas de distinguer entre les autothèques et les bithèques.

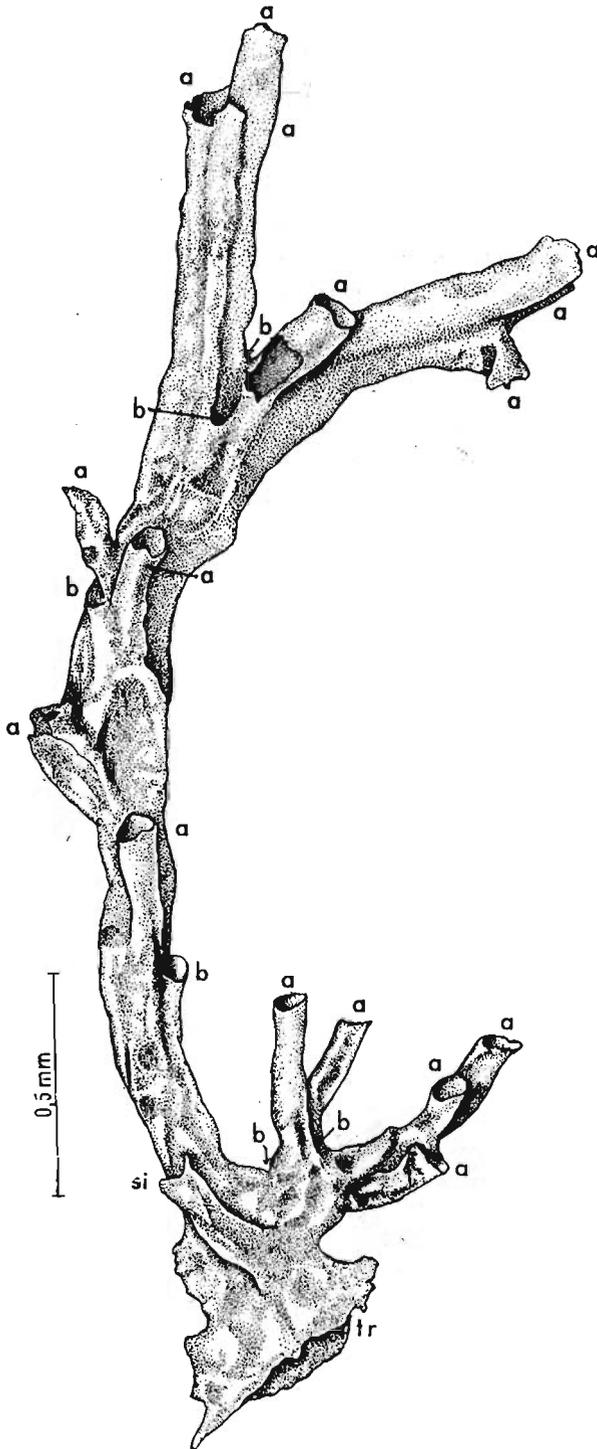


Fig. 7. — Rhabdosome complet du type allongé, peu ramifié. Galet O.108, Jarosławiec (voïv. de Koszalin).

a autothèques, *b* bithèques, *si* sicule, *tr* thécorhize

MORPHOLOGIE DE LA COLONIE

(fig. 7—15)

L'aspect des rhabdosomes est très varié, il n'y en a pas deux qui soient égaux. Dans certaines colonies les thèques sont disposées au-dessus de la thécorhize en un seul faisceau, lequel se divise ensuite, principalement dans sa partie supérieure, en quelques faisceaux secondaires (fig. 7 et 8). Mais même dans une telle colonie à un tronc principal quel-

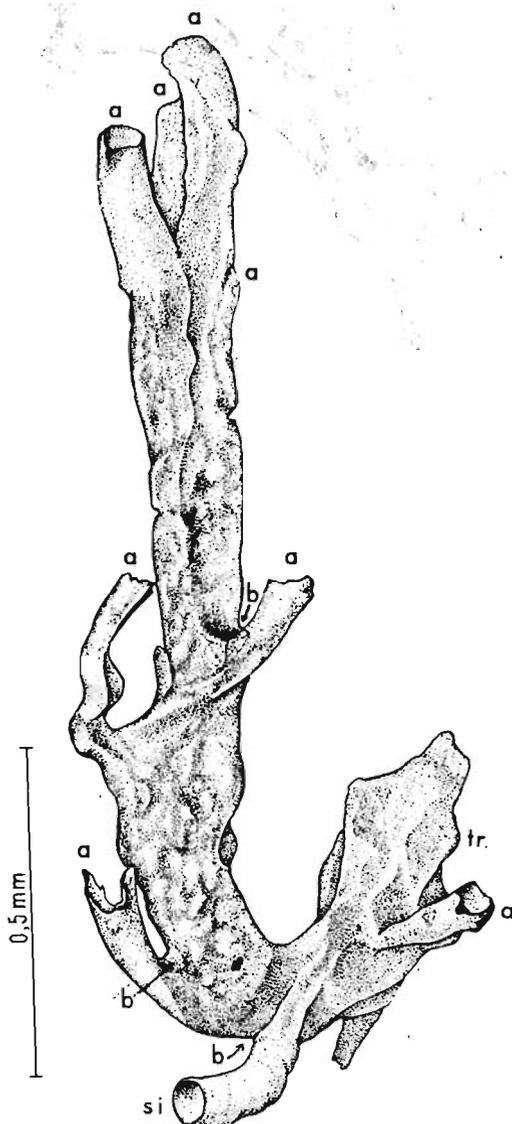


Fig. 8. — Rhabdosome complet du type allongé, non ramifié, irrégulièrement courbé à partir de la thécorhize. Galet 0.70, Ustka (voïv. de Koszalin).

a autothèques, *b* bithèques, *si* sicule, *tr* thécorhize

ques autothèques s'isolent en général déjà à proximité de la thécorhize. Dans ces colonies la sicule ne fait pas partie du tronc, n'étant enveloppée par les thèques que dans sa partie inférieure.

Un type différent de rhabdosome (fig. 9 et 10), le plus fréquent, réalisent les colonies comprenant quelques faisceaux de thèques divergeant

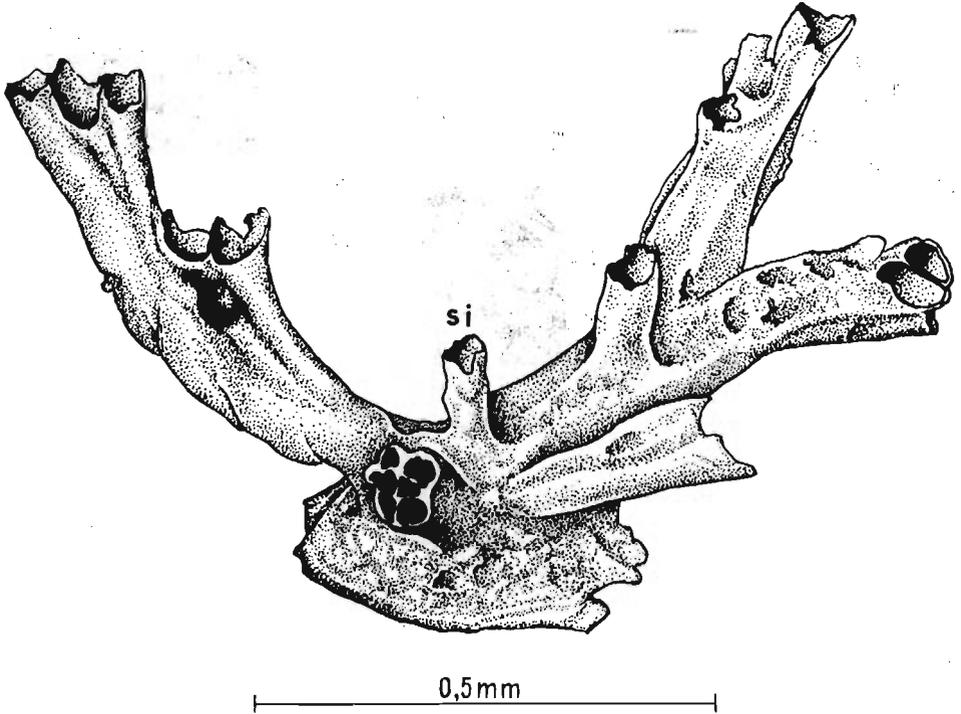


Fig. 9. — Rhabdosome presque complet du type ramifié à partir de la thécorhize. Rameaux composés surtout d'autothèques. Holotype. La structure de sa thécorhize est représentée à la fig. 4. Galet O.169, Wyszogród—Zakroczym (voïv. de Varsovie).

si sicule

à partir de la surface de la thécorhize. Le nombre de ces faisceaux est varié. Dans de telles colonies la sicule se trouve le plus souvent au centre, s'élevant librement au milieu des rameaux.

Sur la plupart des rhabdosomes il est assez aisé de distinguer la sicule des autothèques. Quand la membrane basilaire de la thécorhize est détachée, on peut suivre en quelque sorte le canal de la sicule depuis sa base jusqu'à l'aperture.

La structure des faisceaux formant les rameaux du rhabdosome est variée quant au nombre de thèques dont ils sont composés et quant aux catégories de ces thèques. Souvent la partie terminale du faisceau est composée presque exclusivement d'un nombre restreint d'autothèques cylindriques, très longues (fig. 11). Dans de tels faisceaux les stolons, et

souvent aussi les bithèques, font défaut. Dans les faisceaux épais existent les stolons et les bithèques. Mais les stolons qui s'étendent dans ces faisceaux produisent en général beaucoup moins de bithèques que d'au-

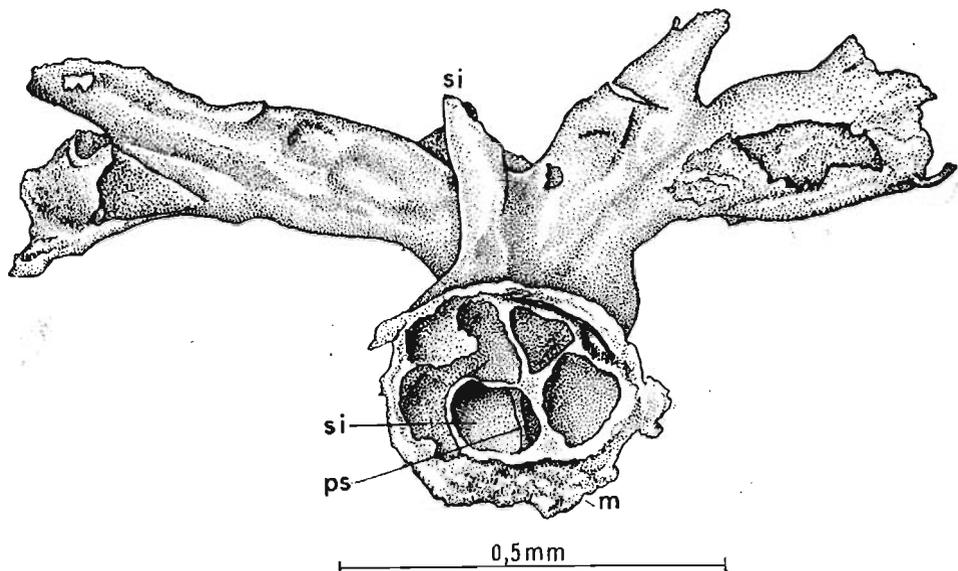


Fig. 10. — Rhabdosome du type ramifié à partir de la thécorhize, vue obliquement d'en bas. Enroulement des stolons dans le sens des aiguilles. Galet O.108, Jarosławiec (voiv. de Koszalin).

m membrane marginale, *ps* prostolon, *si* sicule

tothèques. Mais, parfois, il y a néanmoins des faisceaux à bithèques aussi nombreuses, ou même plus nombreuses que les autothèques (fig. 12).

Les autothèques sont toujours d'un même type: cylindriques, à section transversale arrondie, à partie terminale le plus souvent isolée et assez longue, doucement courbée. L'aperture de l'autothèque est elliptique, presque circulaire. La lèvre ventrale est légèrement, quoique nettement individualisée, à contour parabolique. La lèvre dorsale est droite. En général les apertures des autothèques s'ouvrent d'un seul côté du faisceau, le côté opposé étant sans apertures ou avec des apertures des bithèques. Le plus grand nombre d'apertures autothécales s'ouvrent aux extrémités des faisceaux (fig. 12 et 13). Mais sur les faisceaux très longs certaines autothèques s'isolent du faisceau aux différents niveaux (fig. 7 et 8).

Les bithèques présentent des aspects variés. Celles qui s'ouvrent à la surface de la thécorhize ont le même aspect que les bithèques des *Dendroidea*: elles sont courtes, aplaties, souvent plus ou moins tordues, à aperture en forme de fente (fig. 14). Les bithèques qui s'ouvrent à différents niveaux du rameau sont en général allongées à la manière des autothèques (fig. 11 et 12). De ces dernières elles se distinguent néan-

moins par le fait qu'elles ne s'isolent pas du rameau, leur section transversale est semicirculaire et elles sont dépourvues de lèvre là, où elles adhèrent au rameau. Parfois l'aperture de la bithèque s'ouvre dans l'aiselle formée par l'autothèque et le rameau, comme cela a lieu en général chez les Dendroidea. Mais, dans la plupart des cas, il n'y a aucune re-

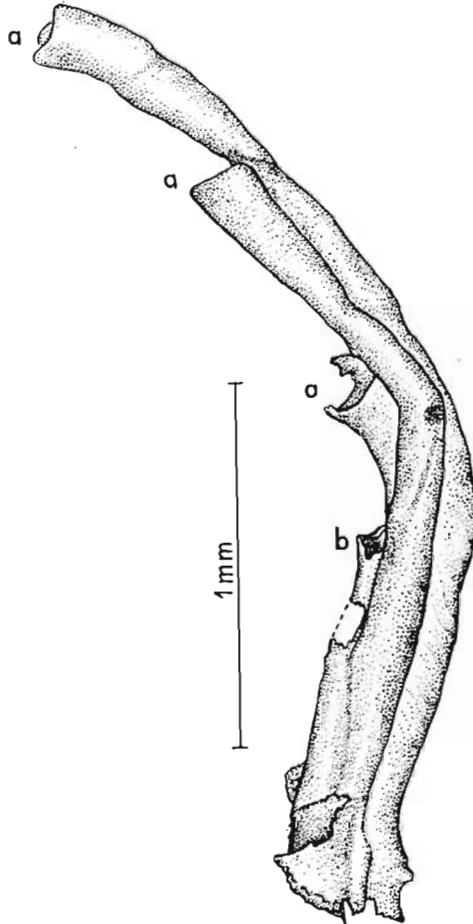


Fig. 11. — Partie terminale d'un rameau composée de trois autothèques (a) très allongées et une bithèque (b) également allongée. Galet O.65, Dziwnów (voïv. de Szczecin).

lation précise entre la position des ouvertures des bithèques et celles des autothèques. On ne peut constater non plus aucune relation fixe entre le nombre de ces deux catégories de thèques. Ces observations indiquent que les diades thécales comprennent le plus souvent une autothèque avec une stolothèque, ou deux autothèques et plus rarement l'autothèque avec la bithèque ou deux bithèques. Mais il est évident que pour l'établissement des relations plus exactes il serait nécessaire de s'appuyer sur

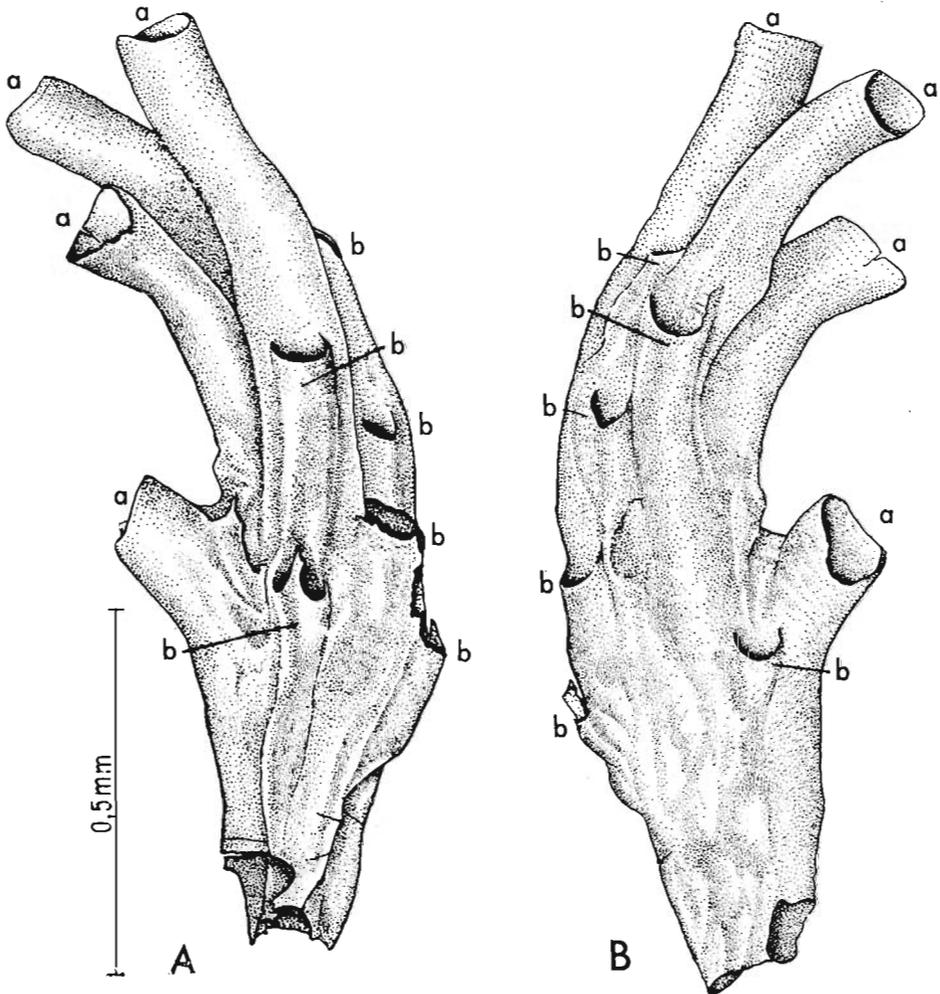


Fig. 12. — Partie terminale d'un rameau composée de quatre autothèques (a) et neuf bithèques (b) allongées; vue en deux positions. Galet 0.42, Zakroczym (voiv. de Varsovie).

de nombreuses séries de sections microtomiques. A de telles études les échantillons disponibles ne se prêtaient pas. Ce que j'ai pu constater c'est seulement le fait que dans la forme ici décrite il n'y a pas de rythme régulier dans le bourgeonnement des différentes catégories de thèques, comme cela a lieu chez les Dendroidea.

Sur un exemplaire (fig. 15) on a constaté la présence d'un dissépiement réunissant deux parties terminales des autothèques. Ce dissépiement est formé par une très mince membrane, formant une sorte de vésicule dont la cavité ne communique pas avec l'intérieur des autothèques. La membrane de la vésicule est sans trace de structure fusellaire. Sur le

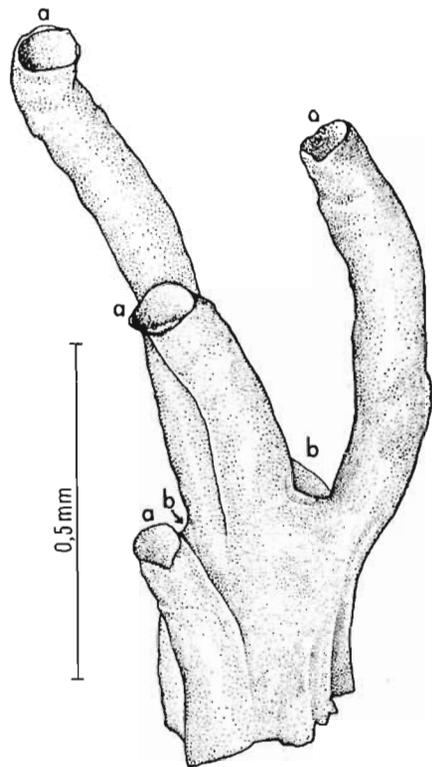


Fig. 13. — Partie terminale d'un rameau comprenant quatre autothèques (*a*) et deux bithèques (*b*). Galet O.92, Rewal (voïv. de Szczecin).

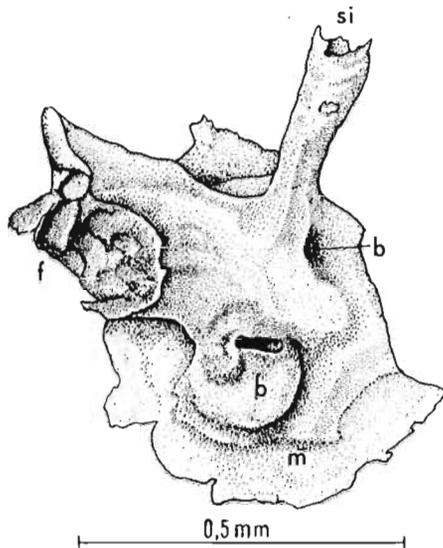


Fig. 14. — Partie basilaire d'un rhabdosome à un seul faisceau de thèques (*f* cassé). Galet O.70, Ustka (voïv. de Koszalin
b bithèques, *m* membrane marginale, *si* sicule.

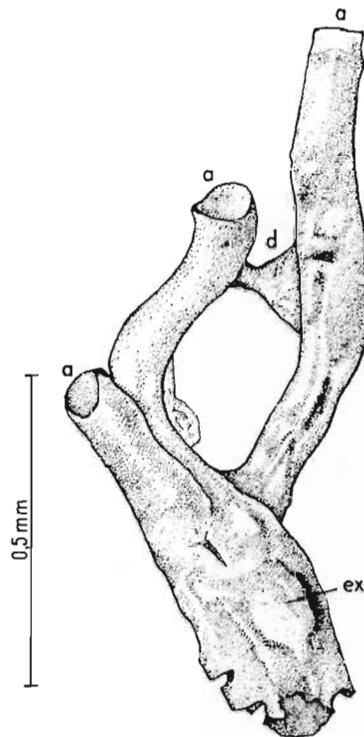


Fig. 15. — Partie terminale d'un rameau avec un dissépiment (*d*), entre deux autothèques et une excroissance vésiculaire (*ex*). Galet O.92, Rewal (voïv. de Szczecin).

même échantillon, dans sa partie inférieure, se trouve une excroissance vésiculaire, formée également par une membrane anhiste et dont la cavité est aussi fermée. Des excroissances analogues ont été observées sur un autre échantillon. Elles paraissent correspondre à des formations pathologiques et étaient formées uniquement par la couche corticale.

POSITION SYSTÉMATIQUE DE LA FORME DÉCRITE

Dendrotubus erraticus n. sp. présente les traits essentiels d'un représentant de l'ordre des Tuboidea. Mais il faut remarquer que de dix genres attribués à cet ordre, six seulement sont tant bien que mal étudiés sur des échantillons préparés chimiquement. Ce sont: *Tubidendrum* Kozł., *Dendrotubus* Kozł., *Idiotubus* Kozł., *Calycotubus* Kozł., *Discograptus* Wiman et *Galeograptus* Wiman. La sicule n'est connue dans aucun de ces genres, à l'exception de celle décrite plus haut chez *Dendrotubus*. Leur astogenèse reste à peu près inconnue. Par conséquent, la comparaison exacte de la forme ici décrite avec les autres genres ne peut être faite que d'une façon limitée.

En ce qui concerne la structure des rameaux de *Dendrotubus erraticus*, elle est comparable surtout avec celle de *Dendrotubus wimani* Kozł. et de *Tubidendrum bulmani* Kozł. (Kozłowski, 1949, p. 153 et 160).

La première de ces formes s'approche de *D. erraticus* par la présence de la thécorhize, le groupement des thèques en faisceaux plus ou moins lâches, la grande autonomie des autothèques et leur morphologie. Dans les deux cas, l'autothèque se compose d'une partie courte rampante, aplatie, comprise dans la thécorhize et d'une partie allongée, cylindrique, s'élevant au-dessus de la thécorhize. Mais les faisceaux de thèques ont une structure beaucoup plus serrée dans le cas de *D. erraticus*. En outre, leurs parties inférieures ne sont jamais séparées l'une de l'autre comme cela a lieu souvent chez *D. wimani* Kozł. La structure de la thécorhize de cette dernière espèce et de ses stolons est insuffisamment connue et sa sicule reste inconnue. Par conséquent, c'est sous une certaine réserve que j'attribue la nouvelle espèce au genre *Dendrotubus* Kozł. dont l'espèce-type est *Dendrotubus wimani* Kozł.

D. erraticus n. sp. se rapproche de *Tubidendrum bulmani* Kozł. par un semblable groupement de thèques en faisceaux de différente épaisseur et composition, une distribution irrégulière des bithèques et des semblables terminaisons des faisceaux à autothèques tendant à s'isoler. Il en diffère cependant par plusieurs caractères. Les faisceaux de thèques chez *Tubidendrum* ont une structure sensiblement plus serrée, ce qui les rend pareilles à des rameaux d'un rhabdosome des Dendroidea. La colonie de *Tubidendrum*, dont les faisceaux de thèques sont entrelacés par

des dissépiments, devait avoir un aspect bien différent d'une colonie de *D. erraticus*. La sicule de *Tubidendrum* et l'astogénèse restent inconnues, ce qui ne permet pas de pousser la comparaison plus loin.

Il sera utile d'ajouter enfin que certaines observations préliminaires que j'ai pu faire dernièrement sur les échantillons appartenant aux genres *Idiotubus* Kozł., *Discograptus* Wiman et *Galeograptus* Wiman, semblent indiquer que leur sicule et la structure de leur thécorhize sont foncièrement différentes de ce que je viens de mettre en évidence chez *D. erraticus*. Par conséquent, il n'est pas exclu que les recherches futures concernant les genres mentionnés les feront exclure de l'ordre Tuboidea, en n'y laissant que les genres *Dendrotubus* Kozł. et *Tubidendrum* Kozł.

REMARQUES SUR L'ÉVOLUTION DE LA SICULE CHEZ LES GRAPTOLITES

L'évolution des Graptolites pendant leur longue histoire s'est manifestée non seulement par multiples transformations morphologiques de leurs rhabdosomes et de leurs thèques, mais aussi par des changements importants de la thèque de l'individu larvaire ou prosicule, ainsi que de la thèque du premier zoïde de la colonie ou métasicule. Ces transformations avaient en partie le caractère adaptatif. Ceci se rapporte en particulier au passage de la sicule sessile cylindroïde des Dendroidea à la sicule épiplanctonique conique des Graptoloidea.

La sicule de *Dendrotubus erraticus* se distingue essentiellement de ces deux types de sicule. Ceci se rapporte en particulier à la prosicule. Chez les Dendroidea la prosicule est cylindrique à base de fixation aplatie et chez les Graptoloidea elle est conique, pourvue d'un filament d'attache ou néma. Chez *Dendrotubus* elle a la forme d'un flacon à partie inférieure élargie, vésiculaire, et partie supérieure cylindrique.

Ainsi dans chaque ordre des Graptolites, dont la sicule est à présent connue, la prosicule a un aspect très différent. Etant donné que la prosicule correspond sans doute à l'enveloppe de la larve et reflète en quelque sorte sa forme, on doit admettre que les larves appartenant à chacun de trois ordres de Graptolites mentionnés avaient des aspects différents.

Le caractère commun à la prosicule de tous les Graptolites est la structure anhiste de ses parois et la présence dans son épaisseur d'une mince ligne hélicoïdale, dont l'origine reste énigmatique.

En ce qui concerne la métasicule, les différences qui existent entre les trois types dont il s'agit, ont le caractère de changements progressifs. Chez *D. erraticus* la métasicule ressemble à celle qui caractérise les Dendroidea, c'est-à-dire qu'elle est cylindrique et à structure fusellaire. Mais chez *D. erraticus* les fusellus sont disposés irrégulièrement sur

toute l'étendue de la métasicule, sans trahir aucune tendance au groupement des sutures obliques en deux sutures en zigzag. Chez les Dendroidea, par contre, seuls les premiers fusellus ont une disposition irrégulière. Dans les fusellus suivants les sutures obliques se disposent progressivement dans un plan sur la face ventrale et la face dorsale.

Chez *Calyxdendrum graptoloides* Kozł. (Kozłowski, 1960) — forme à certains égards intermédiaire entre les Dendroidea et les Graptoloidea la sicule est conique comme celle des Graptoloidea, mais les fusellus de la métasicule sont disposés irrégulièrement à la manière des Dendroidea. Il est vrai cependant qu'on y peut constater une certaine tendance au groupement des sutures obliques sur les deux faces opposées.

Enfin, chez tous les Graptoloidea, dont la métasicule est étudiée, les fusellus se disposent dès le commencement régulièrement et forment deux sutures en zigzag opposées, placées dans le plan de symétrie bilatérale.

Il s'en suit que ces différents types de métasicule représentent des stades évolutifs de la thèque du premier zoïde de la colonie. De ce point de vue la métasicule de *D. erraticus* correspond au stade le plus primitif.

D'importantes différences dans les sicules des représentants de trois ordres peuvent être observées au premier stade de bourgeonnement, en particulier dans la position du porus.

Comme je l'ai démontré dans une de mes publications antérieures (Kozłowski, 1949, p. 55—56), chez les Dendroidea le porus perce la paroi de la prosicule. La même est sa position chez les Graptoloidea primitifs ou Dichograptidae. Mais chez ceux-ci le porus se trouve en général à proximité de la limite entre la prosicule et la métasicule¹⁾. Chez les Graptoloidea plus évolués, comme le sont les Monograptidae, le porus se trouve dans la paroi de la métasicule. En outre, tandis que chez les Dendroidea et les Graptoloidea primitifs le porus est du type perforant, chez les Monograptidae il est du type apertural.

Ainsi, dans l'évolution du processus ontogénétique des Graptolites, on peut constater une tendance à la translation du porus de la prosicule à la métasicule et le remplacement du type de bourgeonnement perforant par celui de bourgeonnement apertural. Ce processus se réalisait, selon toute probabilité, indépendamment dans différentes lignées évolutives des Graptolites.

Revenons, après ce coup d'oeil général sur la sicule des Graptolites, à ce qu'on observe chez *Dendrotubus erraticus*. Dans la sicule de ce Graptolite le porus occupe une position tout à fait exceptionnelle, car

¹ Une place particulière à ce point de vue parmi les Graptoloidea occupent les Corynoididae. Le porus de ces Graptolites se trouve tout près du sommet de la prosicule (Kozłowski, 1953 et 1956). Mais il y s'agit d'un groupe très aberrant, dont l'origine et l'évolution restent entièrement à élucider.

il se trouve à la base même de la prosicule. En outre, les deux premières thèques (la première diade) rampent en s'enroulant autour de la sicule dans le plan de sa base. Il me semble qu'une telle position du porus doit correspondre au stade le plus primitif de bourgeonnement chez les Graptolites.

Par sa morphologie générale ainsi que par la position du point où bourgeonne le premier zoïde, la prosicule de *Dendrograptus erraticus* est plus comparable à la partie initiale de la colonie de *Rhabdopleura* qu'aux sicules d'autres Graptolites. Quoique les premiers stades de développement de la colonie de *Rhabdopleura normani* Allman ne soient pas encore étudiés d'une façon désirable, en s'appuyant sur les observations faites il y a plus d'un demi-siècle par Schepotieff (1906—1907), il semble exister une assez grande ressemblance entre la thèque de la larve de *Rh. normani* et la sicule de *D. erraticus*. La thèque larvaire de *Rh. normani* est composée, suivant Schepotieff (1907, p. 227, pl. 21, fig. 15), d'une vésicule embryonnaire („Embryonalblase") qui se continue vers le haut par un tube cylindrique. La paroi de la vésicule embryonnaire, d'après ce qu'on peut observer sur le dessin de l'auteur cité, est probablement anhiste. Par contre, le tube cylindrique, marqué de stries transversales, paraît avoir, du moins dans sa partie supérieure, la même structure que les tubes zoïdaux de la colonie, c'est-à-dire la structure fusellaire.

Quant à l'origine du premier stolon chez *Rh. normani*, Schepotieff n'en dit rien, mais ses illustrations semblent indiquer qu'il doit prendre origine à la base de la vésicule et forme ensuite un anneau autour d'elle.

En partant des observations de Schepotieff on est tenté de voir une homologie entre les différentes parties dont se compose la thèque initiale de *Rh. normani* et celles de la sicule de *D. erraticus*. La vésicule embryonnaire avec la partie inférieure de son tube cylindrique pourrait correspondre à la prosicule de notre Graptolite, tandis que la partie supérieure de ce tube, marquée de stries transversales, pourrait être homologue à la métasicule. Enfin, le stolon prend origine, dans les deux cas, à la base de cette construction.

Mais pour que les homologies supposées soient suffisamment justifiées, il serait nécessaire d'étudier d'une façon plus approfondie, que ne l'a fait Schepotieff, la morphologie et la structure intime des différentes parties de la thèque larvaire de *Rh. normani*.

REMARQUES CONCERNANT LES STOLONS

L'analyse précise des stolons chez les Graptolites présente de grandes difficultés techniques. En partant des séries microtomiques on peut éta-

blir assez bien le parcours général des stolons, mesurer leur épaisseur et longueur. Mais certains détails morphologiques, en particulier la façon d'union des stolons avec les thèques, ainsi que leur division, ne peuvent être élucidées par cette méthode. Ces détails structuraux peuvent être mieux compris si les échantillons se laissent décolorer jusqu'au point que les stolons soient bien visibles par transparence. Parfois il est possible de mettre en évidence les stolons en pratiquant une dissection de l'échantillon. Des cas peuvent se présenter aussi quand les stolons sont mis à découvert par la destruction naturelle de la paroi qui les cachait. Tel est précisément le cas des stolons compris dans la thécorhize de *D. erraticus*. Enfin, exceptionnellement on rencontre des stolons entièrement isolés, le périoderme thécal ayant disparu. Ceci a lieu souvent avec les stolons des Crustoidea (Kozłowski, 1962, p. 5).

L'étude de *D. erraticus* a permis de constater que les stolons de ce Graptolite sont pourvus, tant au point de leur division qu'au point de leur union avec la base de l'autothèque et de bithèques, des diaphragmes très spéciaux sous forme de vésicules. Il est probable que des diaphragmes analogues existent sur les stolons d'autres Graptolites, mais pour les observer il faut disposer d'échantillons exceptionnellement bien conservés à ce point de vue.

En lisant les descriptions et examinant les fines illustrations du Graptolite *Koremagraptus kozłowskii* Bulman de l'Ordovicien supérieur de Laggan Burn, étudié d'une façon pénétrante par Bulman (1944), j'arrive à la conclusion que les stolons de cette forme étaient pourvus aussi de diaphragmes vésiculaires. A l'extrémité élargie du stolon stolothéal se trouvent — suivant cet auteur (*l. c.*, p. 11) — trois pores fins. A travers ces pores les trois stolons qui y prennent origine communiquent avec le canal du stolon stolothéal. Suivant Bulman (*l. c.*, p. 15) „Most of the transparencies show a rather puzzling appearance of two dark rings or discs with blurred outlines just above the stolon node, on either side of the autothecal stolon...”. A mon avis, ces deux anneaux ou disques, bien représentés à la fig. 5, pl. I et texte-fig. 4 (A, B, C) de Bulman, correspondent à des diaphragmes vésiculaires analogues à ceux qui caractérisent *D. erraticus*. Bulman fait observer en outre (*l. c.*, p. 15) que la partie distale du stolon autothéal est épaissie et la limite entre cet épaississement et le fond de la thèque est nettement marquée. Ceci est bien représenté à la fig. 5, pl. I et la texte-fig. 4 (A et C). Il est tout à fait probable que cet épaississement terminal du stolon correspond aussi à un diaphragme semblable à celui qui existe en ce point chez *D. erraticus*.

Parmi les Graptolites que j'ai préparés dernièrement d'un calcaire de l'Ordovicien inférieur, extraits d'un forage profond exécuté en Pologne septentrionale (Krzyże, voïv. de Białystok), j'ai trouvé des fragments d'une espèce du genre *Dendrograptus* Hall à stolons exceptionnellement

bien conservés (fig. 16). Sur ces stolons, que j'ai réussi à isoler du rhabdosome, on peut observer la structure suivante: Le stolon stolothécal se divise en trois stolons normaux, dont celui qui correspond à la bithèque est sensiblement plus court que le stolon autothécal. Au point de la trifurcation il n'y a pas de diaphragmes, mais il y en a à la base de l'autothèque et de la bithèque respectivement, et ils sont identiques dans les deux cas. Ce sont des élargissements vésiculaires des stolons séparés du

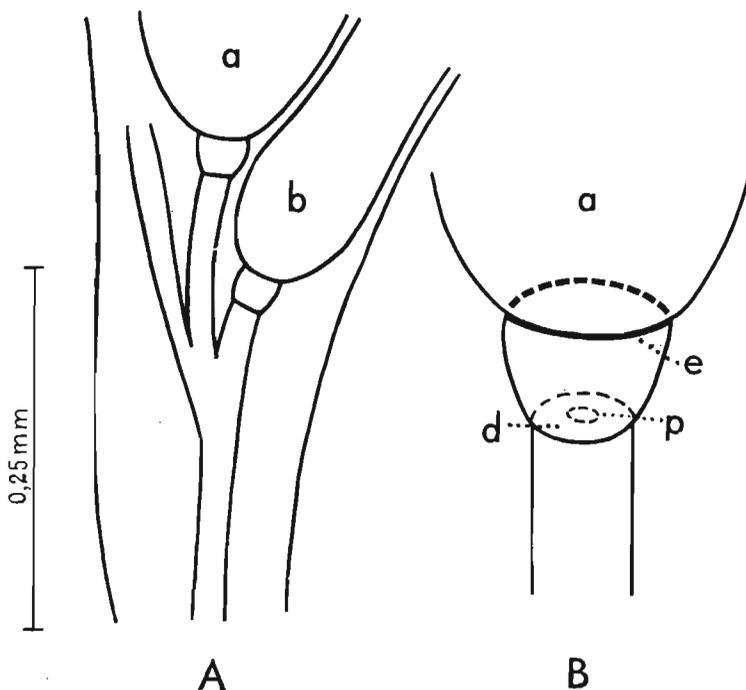


Fig. 16. — *Dendrograptus* sp. A fragment d'un rameau comprenant les stolons d'une triade thécale pourvus des diaphragmes vésiculaires à la base de l'autothèque et de la bithèque; B structure du diaphragme à la base de l'autothèque. Dessins schématisés. Ordovicien inférieur, Krzyże (voiv. de Białystok).

a autothèque, b bithèque, d cloison du diaphragme, e épaissement annulaire à la limite du diaphragme et de l'autothèque, p pore dans la cloison du diaphragme

stolon par une membrane percée au centre d'un pore. Vers le haut cependant chaque vésicule communique par une large ouverture avec la thèque respective, mais la limite entre la vésicule et la thèque est marquée par un épaissement annulaire.

Il est probable qu'une structure semblable existe chez différents représentants des Dendroidea. Si elle n'a pas été observée jusqu'ici c'est faute d'échantillons adéquats.

Après avoir constaté la présence des diaphragmes dans les stolons de différents Graptolites et surtout après avoir mis en évidence la structure si spéciale des diaphragmes chez *Dendrotubus erraticus* n. sp., je suis

arrivé à comparer ces structures avec ce que j'ai décrit, il y a quelques années, chez *Trimerohydra* Kozł., forme que j'ai classée parmi les Hydroïdes (Kozłowski, 1959, p. 217--221). Chez deux espèces distinguées dans le genre *Trimerohydra* existent des diaphragmes à la base et à l'extrémité des rameaux. Ces diaphragmes ont l'aspect de vésicules percées à chaque pôle d'un pore. On y a une structure tout à fait semblable à celle qui caractérise les stolons de *D. erraticus*.

En étudiant les échantillons de *Trimerohydra glabra* Kozł. j'ai eu l'occasion de constater qu'à certains spécimens étaient attachés des fragments de périderme à structure fusellaire telle que est propre exclusivement aux Graptolites et aux Rhabdopleurida. Comme je n'ai pas pu établir sur ces échantillons aucune connexion nette entre les fragments de périderme et les rameaux, j'ai avancé l'hypothèse que dans ce cas on a à faire à une association de l'Hydroïde avec le Graptolite, analogue à celle qu'on observe fréquemment entre la récente *Rhabdopleura normani* Allman et les Hydroïdes. Mais à présent, après avoir constaté une ressemblance frappante entre la structure des diaphragmes de *D. erraticus* et celles de *Trimerohydra*, j'arrive à la conclusion que cette dernière n'est pas un Hydroïde, mais représente un stolon de Graptolite et que les fragments de périderme qui y adhèrent correspondent à des restes de ses thèques. Les stolons de *Trimerohydra* se distinguent des stolons de *D. erraticus* en ce qu'ils se divisent en triades et non en diades comme ces derniers. Ceci rend probable l'appartenance de ces stolons aux Dendroidea. Parmi ces derniers c'est *Koremagraptus koziowskii* Bulman qui a le type de stolons très voisin de celui de *Trimerohydra*. Dans ce Graptolite de trois stolons, les deux latéraux seulement sont pourvus de diaphragmes à leur base, tandis que celui du milieu en est dépourvu. On observe des relations identiques chez *Trimerohydra* (comparer Kozłowski, 1959, p. 218, fig. 1 A, avec Bulman, 1944, p. 10, fig. 4 C). Il n'est donc pas exclu que *Trimerohydra* Kozł. ne représente autre chose que les stolons d'un Graptolite appartenant au genre *Koremagraptus* Bulman. Mais pour l'établir définitivement et pour classer *Trimerohydra* Kozł. en synonymie de *Koremagraptus*, il faut trouver des matériaux complémentaires appartenant à *Trimerohydra*, car les stolons seuls ne suffisent certainement pas pour la détermination générique.

En attribuant en 1959 *Trimerohydra* aux Hydroïdes je me suis inspiré en partie du fait que les rameaux de *T. annulata* Kozł. présentent une apparence annelée commune sur les rameaux des Hydroïdes tels que *Obelia*, *Campanularia* et autres Thecaphora. Mais il faut remarquer que des annelures semblables existent sur les stolons des Graptolites appartenant à l'ordre récemment établi des Crustoidea (Kozłowski, 1962, p. 13, fig. 3, 18, 24 et 25).

La tendance à la formation des étranglements périodiques des stolons et la formation à leur intérieur du diaphragme ne constitue pas le caractère exclusif d'un groupe déterminé d'Invertébrés. On l'observe aussi bien chez les Graptolites que chez les Rhabdopleurida et chez les Hydroïdes.

En conclusion de ces considérations, on doit constater que, disposant des matériaux fragmentaires, on peut se trouver dans l'embarras pour distinguer les stolons isolés des Graptolites de ceux des Rhabdopleurida et des rameaux des Hydroïdes.

BIBLIOGRAPHIE

- BULMAN, O. M. B. 1944. The Caradoc (Balclatchie) Graptolites from Limestones in Laggan Burn, Ayrshire. — *Palaeontogr. Soc.*, 98, 1—42, London.
- KOZŁOWSKI, R. 1948 (1949). Les Graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du Trémadoc de la Pologne. — *Palaeont. Pol.*, 3, XII 1-235, Warszawa.
- 1953. Badania nad nowym gatunkiem z rodzaju *Corynoides* (Graptolithina), (Etude d'une nouvelle espèce du genre *Corynoides* (Graptolithina). — *Acta Geol. Pol.*, 3, 2, 193-209, Consp. 65-81, Warszawa.
- 1956. Nouvelles observations sur les *Corynoididae*, Graptolithina (Nowe obserwacje nad *Corynoididae*, Graptolithina). — *Acta Palaeont. Pol.*, 1, 4, 259-269, Warszawa.
- 1959. Les Hydroïdes ordoviciens à squelette chitineux (Hydroïdy ordowickie o szkielecie chitynowym) — *Ibidem*, 4, 3, 209-271.
- 1960. *Calyxdendrum graptoloides* n. gen., n. sp. — a graptolite intermediate between the Dendroidea and the Graptoloidea (*Calyxdendrum graptoloides* n. gen., n. sp. — graptolit pośredni między Dendroidea i Graptoloidea). *Ibidem*, 5, 2, 107-125.
- 1962. Crustoidea — nouveau groupe de Graptolites (Crustoidea — nowa grupa graptolitów). — *Ibidem*, 7, 1/2, 3-52.
- SCHEPOTIEFF, A. 1906-1907. Die Pterobranchier. I. Rhabdopleura normani Allman. — *Zool. Jahrbücher, Anat. etc.*, 23, 463-534, et 24, 193-238, Jena.

ROMAN KOZŁOWSKI

ROZWÓJ GRAPTOLITA TUBOÏDOWEGO

Streszczenie

W materiałach wytrawionych z ordowickich głazów narzutowych w latach 1949-1962 spotykają się nierzadko przedstawiciele graptolitów z rzędu Tuboidea,

szczególnie z rodzaju *Dendrotubus* Kozł. Rodzaj ten ustanowiony został przez autora w roku 1949 na podstawie materiału z tremadoku Gór Świętokrzyskich, gdzie reprezentowany był przez jeden gatunek *Dendrotubus wimani* Kozł. W niniejszej pracy podane są wyniki badań nad drugim gatunkiem — *Dendrotubus erraticus* n. sp. Okazy jego, w liczbie ponad sto, wypreparowano z 33 głązów narzutowych. Sądząc z graptolitów przewodnich, towarzyszących *D. erraticus* n. sp. w niektórych z tych głązów, wiek ich waha się od ordowiku środkowego do górnego. Pomimo tak dużego zasięgu stratyficznego wydaje się, że wszystkie okazy można zaliczyć do jednego dość zmiennego gatunku. Szczególnie zmienną cechą *D. erraticus* n. sp. jest kształt jego rabdozomu, jak to uwidoczniają załączone w niniejszej pracy rysunki.

Po raz pierwszy udało się znaleźć i szczegółowo zbadać sikulę tego gatunku — pierwszą poznaną u przedstawiciela rzędu Tuboidea. Sikula ta różni się wybitnie od sikul graptolitów, należących do rzędów Dendroidea i Graptoloidea. Różnice te przejawiają się szczególnie silnie w morfologii prosikuli, która składa się z banieczkowato rozdętej części podstawowej i cylindrycznej, szyjkowatej części górnej. Co się tyczy metasikuli, to jest ona zbliżona do metasikuli Dendroidea, lecz różni się tym, że fuzellusy, z jakich jest zbudowana, są ułożone nieregularnie, nie wykazując tendencji do utworzenia dwu przeciwstawnych szwów zygzakowatych. U Dendroidea taka budowa występuje tylko w dolnej, najstarszej części metasikuli, ku górze fuzellusy układają się regularnie, tworząc szwy zygzakowate.

Astogenezę można było zbadać opierając się głównie na rabdozomach odpowiadających późniejszym stadium, gdyż okazy wczesnych stadiów są nieliczne i fragmentaryczne. Część dalsza rabdozomu utworzona jest przez dyskowatą tekoryzę. W tekoryzie tej bywają świetnie zachowane stolonny. Charakterystyczną cechą tych stolonów jest obecność, w punktach ich rozwidleń oraz w punktach przyczepu do nich tek, banieczkowatych diafragm. Również charakterystyczne jest ułożenie spiralne stolonów wkoło podstawy sikuli. Na dnie prosikuli znajduje się zaczątkowa część systemu stolonowego w postaci cienkiej rureczki, spoczywającej na błonie bazalnej. Dla rureczki tej wprowadzono nazwę *prostolonu*. Do maczugowato rozszerzonego końca prostolonu przyłączone są za pośrednictwem banieczkowatych diafragm dwa stolonny. Jeden z nich jest stolonem stolotekalnym, do drugiego natomiast przyłączona jest za pośrednictwem banieczkowatej diafragmy pierwsza teka. Na końcu stolonu stolotekalnego, podobnie jak na prostolonie, znajdują się także dwie banieczkowate diafragmy i następuje rozwidlenie stolonu. Ten proces powtarza się dalej w miarę przyrostu systemu stolonowego. W pewnym jednak stadium, system stolonowy, zamiast rozrastać się dalej w tekoryzie, przenika ku górze tekoryzy, dając początek tekcom układającym się w gałązkowate wiązki, które wznoszą się nad tekoryzą. Teki, które biorą początek w tekoryzie (zarówno autoteki, jak i biteki) składają się z części podstawowej, ścielącej się na błonie bazalnej tekoryzy i z części górnej wchodzącej w skład gałązek.

W dalszym rozwoju rabdozomu teki powstają już bezpośrednio w jego gałązkach, pączkując na znajdujących się w nich stolonach, podobnie jak to jest u Dendroidea.

Na podstawie analizy początkowych stadiów rozwoju *Dendrotubus erraticus* n. sp. autor dochodzi do wniosku, że w stadiach tych przejawia się znaczne podobieństwo do odpowiednich stadiów kolonii dzisiejszego przedstawiciela Pterobranchia — *Rhabdopleura normani* Allman. Prawda, że rozwój rabdopleury jest do tychczas niedostatecznie poznany. Jedyne dane opublikowane w tym zakresie są te, które zawiera praca Schepotieffa z lat 1906-1907. Według obserwacji tego autora, kolonia rabdopleury zaczyna się tak zwanym pęcherzykiem embrionalnym („Embrionalblase”), na którym wznosi się cylindryczna rurka. Wydaje się, że ów pęcherzyk wraz z dolną częścią rurki może być odpowiednikiem prosikuli, zaś górna część rurki, poprzecznie prążkowana, odpowiadałaby metasikuli. Chociaż Schepotieff nie podaje, jak powstaje u rabdopleury zaczątek stolonu, to logiczne jest przypuszczenie, że stolon ten wytworzony jest przez przytwierdzającą się do podłoża larwę i że wydostaje się zapewne nazewnątrż pęcherzyka embrionalnego przez otworek w jego ścianie, znajdujący się na poziomie jej dna. Jeżeli tak jest w rzeczywistości, to i pod tym względem istniałoby uderzające podobieństwo między zaczątkiem kolonii u *D. erraticus* n. sp. i *R. normani* Allman. Dla lepszego uzasadnienia tej koncepcji niezbędne jest jednak dokładniejsze zbadanie początkowych stadiów rozwoju rabdopleury, niż to mógł uczynić Schepotieff.

Co się tyczy stolonów u *D. erraticus* n. sp., to autor dochodzi do wniosku, że wykazują one daleko idące podobieństwo ze stolonami graptolita górno-ordowickiego, opisanego przez O. M. B. Bulmana (1944) pod nazwą *Koremagraptus kozłowski* Bulman. Opierając się na opisach i rysunkach tego autora można sądzić, że stolony *Koremagraptus kozłowski* opatrzone były również pęcherzykowatymi diafragmami. Lecz u tego graptolita na węźle stolonu stolonotekalnego biorą początek trzy stolony, a nie dwa — jak u *D. erraticus*. Słusznie też Bulman umieścił go w rzędzie Dendroidea, charakteryzującym się pączkowaniem triadowym. Należy jednak dodać, że u typowych Dendroidea, jak np. u rodzaju *Dendrograptus* Hall, stolony pozbawione są diafragm w części dolnej. Diafragma istnieje tam tylko w punkcie połączenia stolonu z teką (zarówno autoteką, jak i biteką). Szczegóły te udało się autorowi wyjaśnić ostatnio na fragmentach bliżej nie oznaczonego gatunku *Dendrograptus*, wytrawionego z wapienia ordowickiego pochodzącego z głębokiego wiercenia miejscowości Krzyże (woj. białostockie).

Po dokładnym zbadaniu misternej budowy stolonów u *Dendrograptus erraticus* autor zwrócił uwagę na uderzające podobieństwo między tymi stolonami a formą opisaną przezzeń przed paru laty pod nazwą *Trimerohydra* Kozł. i zaliczoną do Hydroida Thecaphora. U formy tej istnieją diafragmy pęcherzykowate identyczne z diafragmami *D. erraticus*. Badając swego czasu *Trimerohydra glabra* Kozł. stwierdzono na pewnych okazach obecność strzępków perydermy o budowie fuzeł-larnej. Ponieważ nie udało się wówczas ustalić wyraźnego związku między tymi fragmentami perydermy a gałązkami *Trimerohydra*, autor wysunął przypuszczenie, że w tym przypadku ma się do czynienia z asocjacją hydroida z graptolitem, analogicznie jak to można zaobserwować często na okazach dzisiejszej rabdopleury z Morza Norweskiego, poprzerastanych hydroidami. Lecz obecnie, wobec stwier-

dzenia uderzającego podobieństwa diafragm u *D. erraticus* i *Trimerohydra*, autor dochodzi do wniosku, że okazy, na podstawie których ustanowiony został rodzaj *Trimerohydra*, nie należą do Hydroida, lecz są stolonami graptolita, a przylegające do gałązek kawałki perydermy są fragmentami tek. Stolony *Trimerohydra* różnią się od stolonów *D. erraticus* tym, że dzielą się nie na diady, lecz na triady. To wskazuje, że ma się tu zapewne do czynienia z przedstawicielem Dendroidea. Między tymi ostatnimi bardzo zbliżony do *Trimerohydra* typ stolonów cechuje graptolita *Koremagraptus kozłowskii* Bulman. Z jego trzech stolonów, tak jak u *Trimerohydra*, tylko dwa boczne opatrzone są diafragmami u podstawy, środkowy natomiast jest bez diafragmy. Nie jest więc wykluczone, że fragmenty *Trimerohydra* nie są niczym innym, jak stolonami rodzaju *Koremagraptus* i w takim razie nazwa *Trimerohydra* Kozł., 1959, byłaby synonimem nazwy *Koremagraptus* Bulman, 1944. Zaliczając w roku 1959 *Trimerohydra* do Hydroida autor był częściowo zasugerowany faktem, że u *Trimerohydra annulata* Kozł. gałązki mają pierścieniowate przewężenia, tak jak to się obserwuje u wielu hydroidów, np. u *Obelia*, *Campanularia* i innych. Należy jednak zaznaczyć, że podobne przewężenia pierścieniowate występują też na stolonach graptolitów z rzędu Crustoidea Kozł., 1962. Tendencja do tworzenia przewężeń, jak również diafragm, nie stanowi cechy ekskluzywnej jakiejś określonej grupy bezkręgowców. Występują one zarówno u graptolitów, jak i hydroidów oraz u rabdopleury.

OBJAŚNIENIA DO ILUSTRACJI

Fig. 1 (p. 105)

Prawie kompletna sikula z uszkodzoną podstawą prosikuli; *xx* granica między prosikulą i metasikulą, *h* trzy ostatnie skręty linii helikoidalnej prosikuli. Głaz O.194, Mochty (woj. warszawskie).

Fig. 2 (p. 106)

Prosikula z dolną częścią metasikuli; *xx* granica między prosikulą i metasikulą. Głaz O.153, Wyszogród—Zakroczym (woj. warszawskie).

Fig. 3 (p. 107)

Prawie kompletna sikula, przedstawiona w pozycji pochylonej ku przodowi dla uwidocznienia błony marginalnej (*m*). Głaz O.107, Jarosławiec (woj. szczecińskie).

Fig. 4 (p. 108)

Tekoryza holotypu (patrz również fig. 9), pozbawiona większej części błony podstawowej, widziana od strony dolnej. Stolony skrócone w kierunku odwrotnym do strzałki zegarowej; *m* błona marginalna, *ps* prostolon, *si* sikula, *st* stolon tekalny (auto- lub bitekalny), *ss* stolon stolotekalny, *1—7* części bazalne ściągające się następujących po sobie tek. Głaz O.169, Wyszogród—Zakroczym (woj. warszawskie).

Fig. 5 (p. 109)

Rysunek diagramatyczny środkowej części tekoryzy. Stolony skrócone w kierunku strzałki zegarowej; *cl* przegroda w początkowej części prostolonu, *ds* diafragmy pęcherzykowate u podstawy stolonów, *dt* diafragmy pęcherzykowate u podstawy tek, *ps* prostolon, *si* sikula, *ss* stolon stolotekalny, *st* stolon tekalny (bi- lub autotekalny), *1—3* następujące po sobie teki.

Fig. 6 (p. 110)

Młody rabdozom złożony z sikuli i dwu tek. Część podstawowa zniszczona: *a* autoteka, *b* biteka, *p* błonka („web”) między tekami, *si* sikula, *x* granica prosikuli i metasikuli. Głaz O.92, Rewal (woj. szczecińskie).

Fig. 7 (p. 113)

Kompletny rabdozom typu wydłużonego, słabo rozgałęzionego; *a* autoteki, *b* biteki, *si* sikula, *tr* tekoryza. Głaz O.108, Jarosławiec (woj. koszalińskie).

Fig. 8 (p. 114)

Kompletny rabdozom typu wydłużonego, nierozgałęziony, nieregularnie wygięty począwszy od tekoryzy; *a* autoteki, *b* biteki, *si* sikula, *tr* tekoryza. Głaz O.70, Ustka (woj. koszalińskie).

Fig. 9 (p. 115)

Prawie kompletny rabdozom typu rozgałęziającego się począwszy od tekoryzy. Gałązki złożone głównie z autotek. Holotyp. Budowa tekoryzy przedstawiona na fig. 4; *si* sikula. Głaz 0.169, Wyszogród-Zakroczym (woj. warszawskie).

Fig. 10 (p. 116)

Rabdozom typu rozgałęziającego się począwszy od tekoryzy, widziany skośnie od dołu. Stolony skręcone w kierunku strzałki zegarowej; *m* błona marginalna, *ps* prostolon, *si* sikula. Głaz 0.108, Jarosławiec (woj. koszalińskie).

Fig. 11 (p. 117)

Część końcowa gałązki, złożonej z trzech autotek (*a*) silnie wydłużonych i jednej biteki (*b*) również wydłużonej. Głaz 0.65, Dziwnów (woj. szczecińskie).

Fig. 12 (p. 118)

Część końcowa gałązki, złożonej z czterech autotek (*a*) i dziewięciu bitek (*b*) wydłużonych, widziana w dwu pozycjach. Głaz O.42, Zakroczym (woj. warszawskie).

Fig. 13 (p. 119)

Część końcowa gałązki, złożona z czterech autotek (*a*) i dwu bitek (*b*). Głaz 0.92, Rewal (woj. szczecińskie).

Fig. 14 (p. 119)

Część podstawowa rabdozomu, złożona z jednej wiązki tek (*f* urwanej); *b* biteki, *m* błona marginalna, *si* sikula. Głaz O.70, Ustka (woj. koszalińskie).

Fig. 15 (p. 119)

Część końcowa gałązki z dissepimentum (*d*) łączącym dwie autoteki oraz z pęcherzykowatym narostem (*ex*). Głaz O.92, Rewal (woj. szczecińskie).

Fig. 16 (p. 125)

Dendrograptus sp. *A* fragment gałązki z zachowanymi stolonami triady tekałnej, opatrzonymi diafragmami pęcherzykowatymi u podstawy autoteki i biteki; *B* budowa diafragmy u podstawy autoteki. Rysunki schematyczne. *a* autoteka, *b* biteka, *d* przegroda diafragmy, *e* pierścieniowate zgrubienie na granicy diafragmy i autoteki, *p* otworek w przegrodzie diafragmy. Ordowik dolny, wiercenie Krzyże (woj. białostockie).

РАЗВИТИЕ ТУБОИДНОГО ГРАПТОЛИТА

Резюме

В материалах вытравленных в годах 1949–1962 из ордовикских валунов встречаются нередко представители граптолитов из отряда Tuboidea, а особенно представители рода *Dendrotubus* Kozł. Этот род установлен автором в 1949 году на основании материала из тремадока Свентокржиских Гор, где представлен одним видом *Dendrotubus wimani* Kozł. В настоящей работе помещены результаты изучения другого вида — *Dendrotubus erraticus* n.sp. Образцы этого вида, в числе свыше ста, отпрепарировано из 33 валунов. Судя по руководящим формам граптолитов сопутствующих *D. erraticus* n.sp. в некоторых из этих валунов, их возраст колеблется от среднего до верхнего ордовика. Несмотря на так обширное стратиграфическое распространение кажется, что все образцы можно зачислить в один довольно изменчивый вид. Особенно изменчивым признаком *D. erraticus* n.sp. является форма рабдосомы, как это видно на приведенных в настоящей работе рисунках. В первый раз удалось найти и подробно изучить сикулу этого вида — первую, которую удалось наблюдать у представителей отряда Tuboidea. Сикула эта сильно отличается от сикул граптолитов принадлежащих к Dendroidea и Graptoloidea. Различия особенно сильно выражены в морфологии просикулы, которая состоит из пузыреобразно вздутой основной части и цилиндрической, шееобразной верхней. Что касается метасикулы, она напоминает метасикулу у Dendroidea, но отличается тем, что фузеллусы из которых она построена, расположены нерегулярно не обнаруживая склонности к образованию двух противоположных зигзагообразных швов. Dendroidea имеют такое строение только в нижней, самой старшей части метасикулы; кверху веретенца располагаются регулярно, образуя зигзагообразные швы.

Астогенез можно было изучить опираясь главным образом на рабдосомах соответствующих позднейшим стадиям, так как образцы более ранних стадий немногочисленны и фрагментарны. Дальнейшая часть рабдосомы составлена дискообразной текоризой. В этой текоризе встречаются столоны превосходной сохранности. Характерной чертой этих столонов является присутствие, в точках их бифуркации и в точках прикрепления тек, пузыреобразных диафрагм. Характерно тоже спиральное расположение столонов вокруг основания сикулы. На дне просикулы находится начальная часть столоновой системы в виде тонкой трубки покоящейся на базальной перепонке. Для обозначения этой трубки введено название *простолон*. К булавообразно расширенному концу простолоната прикреплены посредством пузыреобразных диафрагм два столоната. Один из них является столотекальным столонатом, к другому прикреплен посредством пузыреобразной диафрагмы первая тека. На конце столотекального столоната, так как

и на простолоне, находятся такие же две пузыреобразные перепонки и происходит бифуркация столона. Этот процесс повторяется дальше соразмерно с приростом столоновой системы. На определенной однако стадии, столоновая система, вместо дальнейшего роста в текоризе, проникает вверх текоризы, давая начало текам располагающимся в веткообразные пучки, которые возвышаются над текоризой. Теки начинающиеся в текоризе (так автотеки, как и битеки) состоят из базальной части стелющейся на базальной плене текоризы и из верхней части входившей в состав веток.

В дальнейшем развитии рабдосомы теки возникают уже непосредственно в его веточках, почкуя на находившихся в них столонах подобным образом как у *Dendroidea*.

На основании анализа начальных стадий развития *Dendrotubus erraticus* n.sp. автор приходит к заключению, что на этих стадиях проявляется большое сходство с соответствующими стадиями колоний современного представителя *Pterobranchia* — *Rhabdopleura normani* Allman. Правда, что развитие рабдоплевры до сих пор остается недостаточно изученным. Единственные опубликованные данные это те, которые содержит работа Щепотьева из 1906—1907 г. По наблюдениям этого автора колония рабдоплевры начинается так называемым эмбриональным пузырьком („Embrionalblase“), над которым возвышается цилиндрическая трубка. Кажется, что именно этот пузырек вместе с нижней частью трубки может соответствовать просикуле *Dendrotubus*, а верхняя поперечно-полосатая часть трубки соответствовала бы его метасикуле. Хотя Щепотьев не говорит о том, как возникает у рабдоплевры зачаток столона, но весьма логично предположение, что этот столон был образован прикрепляющейся к субстрату личинкой и выходил наружу через отверстие в его стенке, находящееся на уровне ее дна. Если это действительно так, то и в этом отношении существовало бы поразительное сходство между зачатками колоний *D. erraticus* n.sp. и *Rh. normani* Allman. Для лучшего обоснования этой концепции необходимо однако более детальное изучение начальных стадий развития рабдоплевры, чем это мог сделать Щепотьев.

Что касается столонов *D. erraticus* n.sp., автор приходит к заключению, что они обнаруживают большое сходство со столонами верхне-ордовикского граптолита, описанного О. М. Б. Бульманом под названием *Koremagraptus kozlowskii* Bulman. Опираясь на описании и рисунках этого автора можно полагать, что столоны *Koremagraptus kozlowskii* были тоже снабжены пузыреобразными диафрагмами. Но у этого граптолита на узле столотекального столона берут начало три столоны, а не два как у *D. erraticus*. Совершенно тоже правильно Бульман помещает его в отряд *Dendroidea*, отличающийся почкованием по триадам. Следует однако сказать, что у типичных *Dendroidea*, как например у рода *Dendrograptus* Hall, столоны лишены диафрагм в нижней части. Диафрагма имеется там только в точке соединения столона с текой (так автотекой, как и битекой). Эти подробности удалось выяснить автору в последнее время на фрагментах ближе неопределенного вида *Dendrograptus*, вытравленного из ордовикского известняка, из глубокого бурения в местности Кржиже (Бялостоцкое воеводство).

После подробного изучения тонкого строения столонов у *Dendrotubus erraticus* автор обратил внимание на поразительное сходство этих столонов с описанной им лет несколько тому назад формой под названием *Trimerohydra* Kozł. и причисленной к Hydroida Thesacphora. У этой формы имеются пузырьобразные диафрагмы идентичные с диафрагмами *D. erraticus*. Изучая в свое время *Trimerohydra glabra* Kozł. установлено на некоторых образцах присутствие обрывев перидермы с фузеллярным строением. Так как тогда не удалось установить отчетливой связи между этими фрагментами перидермы и веточками *Trimerohydra*, автор выдвинул предположение, что в этом случае имеем дело с ассоциацией гидроида с граптолитом, аналогично тому, что часто можем наблюдать на образцах нынешней рабдоплевры из Норвежского моря переросших гидроидами. Но теперь, ввиду установления поразительного сходства диафрагм *D. erraticus* и *Trimerohydra*, автор приходит к выводу, что образцы, на которых основании установлен род *Trimerohydra*, не принадлежат Hydroidea, но являются столонами граптолита, а прилегающие к веточкам обрывки перидермы — фрагментами тек. Столоны *Trimerohydra* отличаются от столонов *D. erraticus* тем, что разделяются не на диады, а на триады. Это указывает на то, что имеем тут по-видимому дело с представителем Dendroidea. Среди этих последних очень близкий к *Trimerohydra* тип столонов свойствен граптолиту *Koremagraptus kozłowskii* Bulman. Из его трех столонов, как у *Trimerohydra*, только два боковые снабжены у основания диафрагмами, средний же лишен диафрагмы. Не исключена возможность, что фрагменты *Trimerohydra* представляют собой не что иное, как столоны рода *Koremagraptus* и в таком случае название *Trimerohydra* Kozł., 1959, было бы синонимом названия *Koremagraptus* Bulman, 1944. Зачисляя в году 1959 *Trimerohydra* в Hydroidea автор был под впечатлением того, что у *Trimerohydra annulata* Kozł. ветки имеют кольцеобразные сужения такие же, как наблюдаемые у многих гидроидов, например у *Obelia*, *Campanularia* и др. Следует однако подчеркнуть, что подобные кольцеобразные сужения имеются тоже и на столонах граптолитов из отряда Crustoidea Kozł., 1962. Расположение к образованию сужений, равным образом как и диафрагм, не является исключительным свойством определенной группы беспозвоночных. Выступают они так у граптолитов, как у гидроидов и у рабдоплевры.
