ISSN 0378-0902

MINISTERE DES AFFAIRES ECONOMIQUES

SERVICE GEOLOGIQUE DE BELGIQUE
BELGISCHE GEOLOGISCHE DIENST

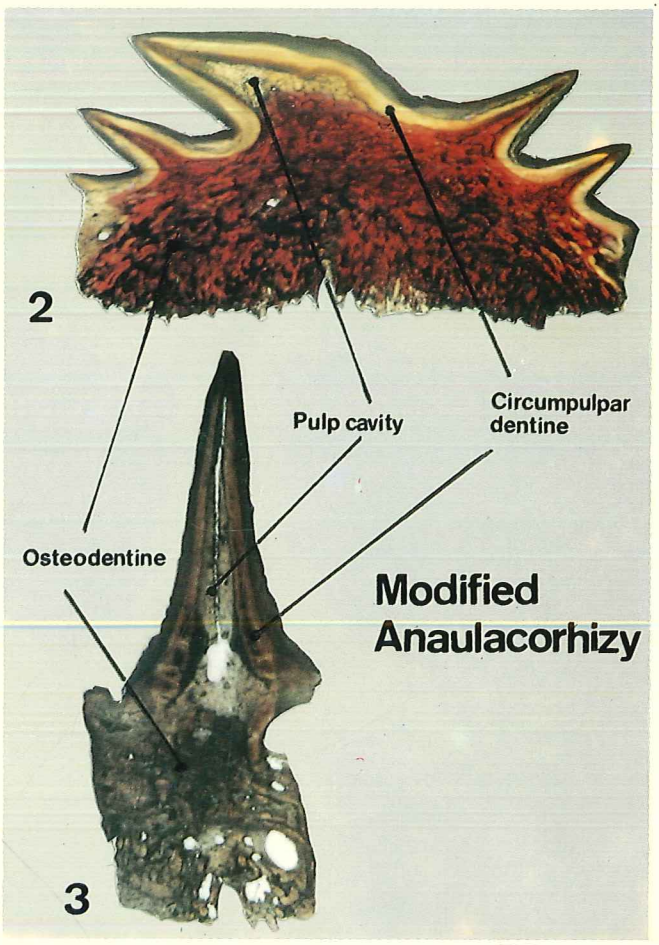
MINISTERIE VAN ECONOMISCHE ZAKEN

ELASMOBRANCHES ET STRATIGRAPHIE

Par Jacques Herman et Hilde Van Waes

Editeurs

1993



PROFESSIONAL PAPER 1993/6 - N. 264

SERVICE GEOLOGIQUE DE BELGIQUE - BELGISCHE GEOLOGISCHE DIENST
PROFESSIONAL PAPER 1993/6 , N.264, VIII + 260 p., 55 fig, 42 pl.

ELASMOBRANCHES ET STRATIGRAPHIE

par

Jacques HERMAN et Hilde VAN WAES

Editeurs

Couverture : Vascularization system in teeth of Selachii cfr. p. 251

Edition
Imprimerie du Ministère des Affaires Economiques
Rue de Mot, 24 - 1040 Bruxelles
Octobre 1993

Editeur
J. Herman : Service Géologique de Belgique
Rue Jenner, 13 - 1040 Bruxelles

Uitgeverij
Drukkerij van het Ministerie van Economische Zaken
De Motstraat, 24 - 1040 Brussel
Oktober 1993

Editeur
J. Herman : Belgische Geologische Dienst
Jennerstraat, 13 - 1040 Brussel

Les éditeurs attirent l'attention des lecteurs:

sur le fait que, pour des raisons indépendantes de leur volonté, les auteurs n'ont reçu qu'une seule épreuve avant l'impression.

Le dernier article a été reçu après l'unique contrôle autorisé; pour cette raison il est précédé d'un erratum.

The editors want to point out that:

due to circumstances independent of their will, the authors have received only one proof before final printing.

As the last article was sent in after closure of the unique control authorized, an erratum is enclosed.

Die Verleger bitten um die Aufmerksamkeit der Leser:

durch externe Umstände wurde nur die erste Druckprobe zur Einsicht gezeigt.

Ein Erratum war notwendig für den Artikel "Vascularization of Selachii", weil er unkorrigiert gedruckt wurde.

Erratum: VASCULARIZATION SYSTEM IN THE TEETH OF SELACHII

The authors are aware of typing errors, of which only the scientific important ones will be corrected here.

Although it is not revealed by the title, this document mostly concerns living Selachii.

Page 243. At the end of the ninth line, read for "Textfig. 2": Textfig. 1.

Page 244. In the third line of the text "Neoholaulacorhizy intruded by osteodentine...", read for: "of the interosteonal dentine" : "of the circumpulpar dentine".

Page 246. Last paragraph (Osteodonty), first line, read for "Textfig. 1" : Textfig. 2.

Page 247. Text-figure 2. Read VASCULARIZATION TYPES for "HISTOTYPES".

SOMMAIRE

Dédicace
* Editeurs et auteurs V

Introduction
* J. Herman VII

New Record of the phoebodontid chondrichthyan *Thrinacodus ferox* (TURNER, 1982) from the Carboniferous of England.
* C.J. Duffin 1

Late Triassic sharks teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Saint-Nicolas-de-Port (north-east France).
* C.J. Duffin 7

The age of the Upper Triassic vertebrate fauna from Attert (Province of Luxembourg, Belgium).
* C.J. Duffin & D. Delsate 33

Teeth of *Hybodus* (Selachii) from the Early Jurassic of Lyme Regis, Dorset (southern England): preliminary note.
* C.J. Duffin 45

The Early Jurassic Palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England.
* C.J. Duffin & D.J. Ward 53

Chondrichthyens du Sinémurien de Belgique.
* D. Delsate & C.J. Duffin 103

New Evidence of *Annea* and *Jurobatos*, two rare neoselachians (Pisces, Chondrichthyes) from the Jurassic of Europe.
* D. Thies 137

Découverte de *Parasymbolus* gen. et sp. nov. (Scyliorhinidae - Elasmobranchii) dans le Kimméridgien de Normandie, France.
* L. Candoni 147

The palaeospinacid shark *"Synechodus" jurensis* SCHWEIZER, 1964 from the Late Jurassic of Germany.
* C.J. Duffin 157

Fossil Shark Teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco.
* C.J. Duffin & Denise Sigogneau-Russell 175

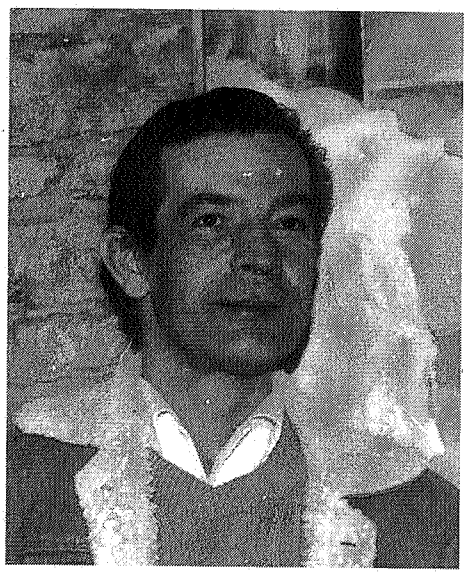
Les Elasmobranches de l'Albien inférieur et moyen (Crétacé inférieur) de la Marne et de la Haute-Marne (France).
* J.P. Biddle 191

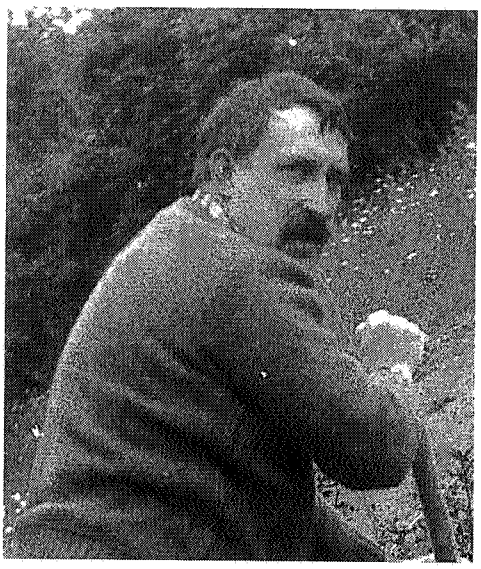
The vascularization system in teeth of Selachii.
* D.C. Hovestadt & Maria Hovestadt-Euler 241

Remerciements des éditeurs 259

Dédicace

Les éditeurs et les auteurs s'associent pour dédier ce volume à la mémoire de leurs amis Jean-Claude LEPAGE et Georges WOUTERS.





Introduction

Elasmobranches et Stratigraphie est la codification d'un projet national qui, initié dès 1986, avait pour but d'affiner la microstratigraphie des terrains mésozoïques et cénozoïques belges sur base des successions faunistiques d'élasmobranches.

Dès 1989, il s'avéra nécessaire d'étendre l'implication chronostratigraphique dudit projet aux terrains paléozoïques supérieurs (Dévonien - Permien) afin de clarifier les relations phylétiques entre les faunes postpaléozoïques et leurs ancêtres, ainsi que leurs implications stratigraphiques et paléogéographiques.

Il fallut également élargir le cadre géographique à l'Europe toute entière et prévoir des extensions à l'Afrique du Nord, à l'Amérique du Nord, au Proche Orient et à l'Asie Centrale, toutes contrées limitrophes.

Enfin, le manque total de données précises concernant l'odontologie des microdents de la plupart des élasmobranches actuels, rendit indispensable la réalisation d'une série de monographies visant à combler cette lacune. Cette série vit le jour dès 1988. La morphologie, la vascularisation et l'histologie dentaires de tous les taxons supraspécifiques ont été examinés. En décembre 1993, doit paraître le septième et "dernier" fascicule de la première partie (Selachii).
L'odontologie des batoïdes fera l'objet de la deuxième partie dont la publication (I.R.S.N.B.) devrait débuter en 1994. Les ichthyodorulites des holocéphales feront l'objet de la troisième partie.

Le présent volume regroupe divers travaux traitant des faunes d'élasmobranches d'âge paléozoïque supérieur à crétacé inférieur, et est complété par une réflexion novatrice de l'histologie et de la vascularisation dentaires des sélaciens actuels.

Devraient suivre deux autres volumes, l'un regroupant des articles décrivant des faunes d'âge crétacé supérieur à paléocène, et le second, des articles traitant des faunes cénozoïques ainsi que les conclusions biostratigraphiques.

J. Herman

12 septembre 1993

New record of the phoebodontid chondrichthyan *Thrinacodus ferox* (TURNER, 1982) from the Carboniferous of England.

by C.J. DUFFIN (*)

Abstract : Teeth of *Thrinacodus ferox* (TURNER, 1982) are described and figured from the Early Carboniferous (Visean) of Steeplehouse Quarry, near Wirksworth in Derbyshire, England.

Keywords: Chondrichthyes, Phoebodontidae, Carboniferous, England.

Résumé : Les dents de *Thrinacodus ferox* (TURNER, 1982) découvertes dans le Carbonifère inférieur (Viséen) de la Steeplehouse Quarry, près de Wirksworth dans le Derbyshire, sont décrites et figurées.

Mots-clefs : Chondrichthyes, Phoebodontidae, Carbonifère, Angleterre.

Kurzfassung : Zähne von *Thrinacodus ferox* (TURNER, 1982) werden beschrieben und abgebildet aus dem Unterkarbon (Visean) der Steeplehouse Quarry, in der Nähe von Wirksworth, Derbyshire, England.

Schlüsselwörter : Chondrichthyes, Phoebodontidae, Karbon, England.

(*) C. J. DUFFIN, collaborateur du Service Géologique de Belgique, 113 Shaldon Drive, Morden, Surrey SM4 4BQ, England.

1. INTRODUCTION

Carboniferous deposits in Europe and the USA have long been known to yield fossil shark and holocephalan remains (ZANGERL, 1981). The bulk of our knowledge of Carboniferous chondrichthyans comes from articulated material retrieved from Lagerstätten deposits (eg. Glencartholm and Bearsden in Scotland, Mazon Creek in the USA), or from isolated teeth and tooth plates of fairly large size. In recent years there has been a move to sample microvertebrate assemblages in the USA (TWAY & ZIDEK, 1983), Australia (TURNER, 1982), south west Asia (LONG, 1990), England (DUFFIN & WARD, 1983), Poland (GINTER, 1990) Germany (GEBHARDT, 1983) and Spain (SOLER GIJON, 1993). Carboniferous chondrichthyan assemblages commonly yield remains of hybodont, xenacanth, edestid and cladodont sharks, plus petalodont and bradyodont tooth plates. More unusual faunal components may include iniopterygians and other groups, recently reviewed by ZANGERL (1981).

Teeth of a presumed neoselachian shark were recently described by DUFFIN & WARD (1983) from the Carboniferous Limestone of Derbyshire, England, as *Anachronistes fordi*. DUFFIN (1985) has also described teeth of a hybodont from the same locality as *Lissodus wirksworthensis*. Further sorting of limestone residues after formic acid treatment and black shales broken down with kerosene and boiling water has yielded more material. Amongst this are the teeth described briefly below.

2. SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Subclass Chondrichthyes

Infraclass Elasmobranchii

Order Incertae sedis

Family Phoebodontidae WILLIAMS, 1985

Genus *Thrinacodus* ST. JOHN & WORTHEN, 1875

Type species : *Thrinacodus nanus* ST JOHN & WORTHEN, 1875.

Thrinacodus ferox (TURNER, 1982)

(Plate 1 Figures a-g; Plate 2 Figures a - h)

1932 *Harpago ferox* TURNER; TURNER, 113, figs 2-4.
1933 *Harpagodens ferox* (TURNER); TURNER, 38.
1935 *Harpagodens ferox*; WANG & TURNER, 226, pl. 2 figs. 11-12.
1988 *Harpagodens ferox?*; DERYCKE, pl. 1 figs 1-2.
1990 *Thrinacodus (Harpagodens) ferox*; LONG, fig. 5L-M.
1990 *Thrinacodus ferox*; GINTER, 76, pl. 3 figs 2-4.
1991 *Thrinacodus ferox*; GINTER, 12, pl. A figs 6-8.
1991 *Thrinacodus ferox*; KIETZKE & LUCAS, 18, figs 2D-H.
1991 *Thrinacodus (Harpagodens) ferox*; TURNER, fig.6, pl. 2, fig. G.
1992 *Thrinacodus ferox*; DERYCKE, 30, pl. 1 fig. 3.
1993 *Thrinacodus ferox*; TURNER, fig. 8.7, F.

Diagnosis : Phoebodont shark known from isolated orthodont teeth. Crown tricuspidate and symmetrical to very strongly asymmetrical. Cusps long, pointed and subequal to each other in size, with circular to sub-circular cross-section and pronounced lingual curvature. Vertical ridges, which may anastomose, restricted to the cusp bases. Elongate, lingually extended root has a 50° twist along its length, giving a C-shaped cross-section. Vascularization restricted, comprising possibly multiple medio-internal foraminae and random distribution of tiny foraminae over the root surface. A large central vascular canal runs the greater part of the length of the root, emerging linguad on the root upper surface. There is no ventrolabial boss or "button".

Material : 3 isolated teeth; BMNH P.61388 (Plate 1 Figures a-e), P.61388 (Plate 1 Figures f-g; Plate 2 Figures a-b) and P.61389 (Plate 2 Figures c-h), all held in the Fossil Fish Section, Department of Palaeontology, British Museum (Natural History), Exhibition Road, South Kensington, London SW7, England.

Age : Cawdor Limestones, PI sub-zone, Upper Visean, Dinantian, Early Carboniferous (FORD 1964).
Locality : Steeplehouse Quarry (disused), Wirksworth, Derbyshire, England. SK 288554.
Lithology : Interbedded crinoidal limestone and black shale bands.

Description : P.61388 (Plate 1 Figures a-e) is the largest and most complete of the three specimens, measuring 2mm labiolingually and 1.5mm high at the central cusp. The tricuspid crown is slightly asymmetrical and suggests that the tooth is a left anterolateral. The tooth is heavily abraded, with damage to both the cusps and the root. The central cusp is lingually directed at an angle of about 60° to the long axis of the root in lateral view (Plate 1 Figures c, d). The central cusp is flanked by one pair of equally well developed lateral cusplets. Each of the cusps has a roughly circular cross section, with moderately well developed cutting edges.
The mesial lateral cusplet is the best preserved and has well-defined, non-branching vertical ridges ascending its lingual face from the cusp base. Vertical ridges are absent from the labial face, but may have been removed by abrasion. Ornamentation of the distal lateral cusplet and central cusp is similar, although a faint trace of vertical ridges is visible on the labial face of the central cusp. The lateral cusplet bases have a shallower inclination (30°) than the central cusp. A swelling is developed at the labial basal border of the central cusp and is twisted distally (Plate 1 Figures b, c).
The elongate root projects lingually and distally from the back of the crown, with the appearance of having been twisted lengthwise. A single large vascular foramen perforates the upper surface of the root P.61389 (Plate 1 Figures f-g; Plate 2 Figures a, b) and P.61390 (Plate 2 Figures c-h) agree with P.61388 in most respects. The crowns are consistently tricuspidate, and the cusps all have circular to subcircular cross sections with moderate cutting edges. The lateral cusplets have a more shallow inclination than the central cusp. The central cusp in P.61389 is rather less upright than in P.61388, forming an angle of 40° with the lingually-projecting root. The lateral cusplets and central cusp in both specimens are ornamented on the lingual face only. The swelling at the labial base of the central cusp is just discernible in P.61389, and better developed in P.61390 (Plate 2 Figure f). P.61389 is much more symmetrical than P.61388, and the root projects straight out from the crown base, rather than curving distally. P.61389 probably comes from a right anterior position in the dentition. The root is broken in both P.61389 and P.61390, revealing a complex of internal longitudinal vascular canals (Plate 2 Figure c), the largest of which breaks the upper surface of the root (Plate 2 Figures c, f). The root vascularisation is as for P.61388, except for a small foramen adjacent to the baso-labial swelling in P.61390 (Plate 2 Figure f).

3. DISCUSSION

LONG (1990: 62) placed the teeth of *Thrinacodus ferox* into the family Phoebodontidae on the basis of their tricuspidate crown and lingually expanded root. Teeth allocated to this taxon have been described from the following localities.

1.Late Tournaisian to Early Visean of Bingleburra Road, north east of Gresford, New South Wales, and Famennian of Broken River Embayment, 200km north-west of Charters Towers, Queensland, Australia (TURNER, 1982).
2.Late Famennian of Mae Sariang, near Mae Sam Lap close to the Thailand/Burma border (LONG, 1990).
3.Late Famennian of Ostrowka, Holy Cross Mountains, Central Poland (GINTER, 1990, 1991).
4.?Late Devonian of the Sacramento Mountains, south-central New Mexico, USA (KIETZKE & LUCAS, 1992).
5.Late Famennian of Tafilalet, Morocco (DERYCKE, 1988, 1989, 1992).
6.Devonian/Carboniferous boundary (Daihua and Wangyou Formations) of Changshun County, Guizhou Province, China (WANG, 1989; WANG, 1993: 267).

T. ferox thus ranges from Late Famennian (Late Devonian) to Early Visean (Early Carboniferous) rocks of Europe, north-west Africa (TURNER, 1993: 186), south-east Asia, China (TURNER, 1993: 186; Wang, 1989; WANG, 1993: 267), Australia (TURNER, 1993: 197) and the USA.

The only other species of *Thrinacodus* described to date is *T. nanus* St. JOHN & WORTHEN (1875) from the upper fish bed, Kinderhook Formation (Carboniferous) of Burlington, Iowa, USA (St. JOHN & WORTHEN, 1875: 289, plate 5 figs. 1-2). KIETZKE & LUCAS (1992:18) remark that *T. ferox* is distinguished from *T. nanus* on the base of the crown asymmetry and elongate base shown by the former species. ST. JOHN & WORTHEN (1875:289) state that the teeth of *T. nanus* are "not uncommon in the upper fish bed" of Iowa. Redescription of *T. nanus* from the Type locality, followed by detailed comparisons with teeth of *T. ferox* is necessary since one specimen figured by St. JOHN & WORTHEN (1875 plate 5 figure 2b) has a lingually expanded root. It is true that the other specimen figured from Iowa (St. JOHN & WORTHEN 1875 plate 5 figure 1) has a symmetrical crown, but the original description and diagnosis by St. JOHN & WORTHEN does not characterise heterodonty. It may transpire that *T. nanus* and *T. ferox* are conspecific. For the moment, I prefer to refer the British material to *T. ferox.*

The specimens from Wirksworth described above differ from the Australian material in that vascular foramina are less obvious on the labial face of the crown, and one of the Australian specimens is much more asymmetrical (TURNER, 1982 figure 3B). The Thai material (LONG, 1990) shows a strongly arched basolabial root border, by contrast to all other material, and much greater separation of the cusp bases (LONG, 1990 figure 5L). The Polish and New Mexico material (GINTER, 1990, 1991; KIETZKE & LUCAS, 1992) is much more similar to the British specimens. The differences noted here could easily be accommodated within the heterodonty and clinal variation shown by a single species with virtually global distribution.

ACKNOWLEDGMENTS
I should like to thank Dr. Sue Turner for helpful discussions on her visits to England.

BIBLIOGRAPHY

DERYCKE, C. (1988). - *Sélaciens du Dévonien du Tafilalet (Maroc).* Unpublished M.Sc. thesis; University of Paris VI.

DERYCKE, C. (1989). - *Sélaciens du Dévonien du Tafilalet (Maroc).* Ichthyolith Issues, April 1989, No. 2, in-5. Villeneuve.

DERYCKE, C. (1992). - *Microrestes de Sélaciens et autres Vertébrés du Dévonien supérieur du Maroc.* Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle, Paris. ser. 4. 14 section C, no. 1, 15-61. Paris.

DUFFIN, C.J. (1985). - *Revision of the Hybodont Selachian Genus Lissodus BROUGH (1935).* Palaeontographica A, **188** (4-6), 105-152. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. & WARD. D.J. (1983). - *Neoselachian Sharks Teeth from the Lower Carboniferous of Britain and the Lower Permian of the USA.* Palaeontology, **26** (1), 93-110. London.

FORD, T.D. (1964). - *A new fish bed in the Carboniferous Limestone of Derbyshire.* Mercian Geologist, **1**, 3-9. Nottingham.

GEBHARDT, U. (1988). - *Taxonomie und Palökologie von Lissodus lacustris n. sp. (Hybodontoidea) aus dem Stefan C (Oberkarbon) der Saalesenke (DDR).* Freiberger Forschungshefte, **C419**, 38-44. Freiberg.

GINTER, M. (1990). - *Late Famennian shark teeth from the Holy Cross Mts, Central Poland.* Acta Geologica Polonica, **40** (1-2), 69-81. Warsaw.

GINTER, M. (1991). - *Late Famennian shark teeth from the Holy Cross Mountains, Poland.* Ichthyolith Issues, April 1991, **6**, 6-23. Villeneuve.

KIETZKE, K.K. & LUCAS, S.G. (1992). - *Ichthyoliths from the Devonian-Carboniferous Boundary in the Sacramento Mountains, South-Central New Mexico, USA.* Ichthyolith Issues, January 1992, **8**. 17-21. Villeneuve.

LONG, J.A. (1990). - *Late Devonian Chondrichthyans and other microvertebrate remains from Northern Thailand.* Journal of Vertebrate Paleontology, **10** (1), 59-71. Norman.

St. JOHN, O.H. & WORTHEN, A.H. (1875). - *Descriptions of fossil fishes.* Illinois Geological Survey, Palaeontology Series, 6. 245-488.

SOLER-GIJON, R. (1993). - *Presencia del genero Lissodus BROUGH 1935 (Chodrichthyes: Selachii) en el Carbonifero Superior (Estefaniense B Alto/C Bajo) de Puertollano, Ciudad Real: Implicaciones Paleoecologicas.* Revista Española de Paleontologia. Madrid.

TURNER, S. (1982). - *Middle Palaeozoic Elasmobranch remains from Australia.* Journal of Vertebrate Paleontology, **2** (2), 117-131. Norman.

TURNER, S. (1983). - *Taxonomic note on "Harpago".* Journal of Vertebrate Paleontology, **3** (3), 38. Norman.

TURNER, S. (1991). - *Chapter 13. Palaeozoic Vertebrate Microfossils in Australasia,* In VICKERS-RICH, P., MONAGHAN, J.M., BAIRD, R.F. & RICH, T.H. (Eds.) Vertebrate Palaeontology of Australasia. xv +1437pp., + 7pp.: Pioneer Design Studio/Monash University Publication, Melbourne.

TURNER, S. (1993). - *Chapter 8. Palaeozoic Microvertebrate biostratigraphy of eastern Gondwana.* In LONG, J.A. (Ed.) Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography. xv + 369pp. Belhaven Press: London.

TWAY, L.E. & ZIDEK, J. (1983). - *Catalog of Late Pennsylvanian ichthyoliths, Part II.* Journal of Vertebrate Paleontology, **2** (4), 117-131. Norman.

WANG, S.-T. (1989). - *Biostratigraphy of of vertebrate microfossils,* **36**-8, 103-107. In JI QIANG et al. (eds), The Dapoushang Section - an excellent section for the Devonian-Carboniferous Boundary Stratotype in China. Science Press, Beijing.

WANG, S.-T. (1993). - *Chapter 10. Vertebrate biostratigraphy of the Middle Palaeozoic of China.* . In LONG, J.A. (Ed.) Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography. xv + 369pp. Belhaven Press : London.

WANG, S.-T. & TURNER, S. (1985). - *Vertebrate microfossils of the Devonian-Carboniferous boundary, Muhua Section, Guizhou Province.* Vertebrata Palasiatica, **23** (3), 224-234. Beijing.

WILLIAMS, M.E. (1985). - *The "cladodont level" sharks of the Pennsylvanian black shales of central North America.* Palaeontographica A, **190** (3-6), 83-158. Stuttgart.

ZANGERL, R. (1981). - *Handbook of Paleoichthyology.* Chondrichthyes I. Palaeozoic Chondrichthyes. 115 pp. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

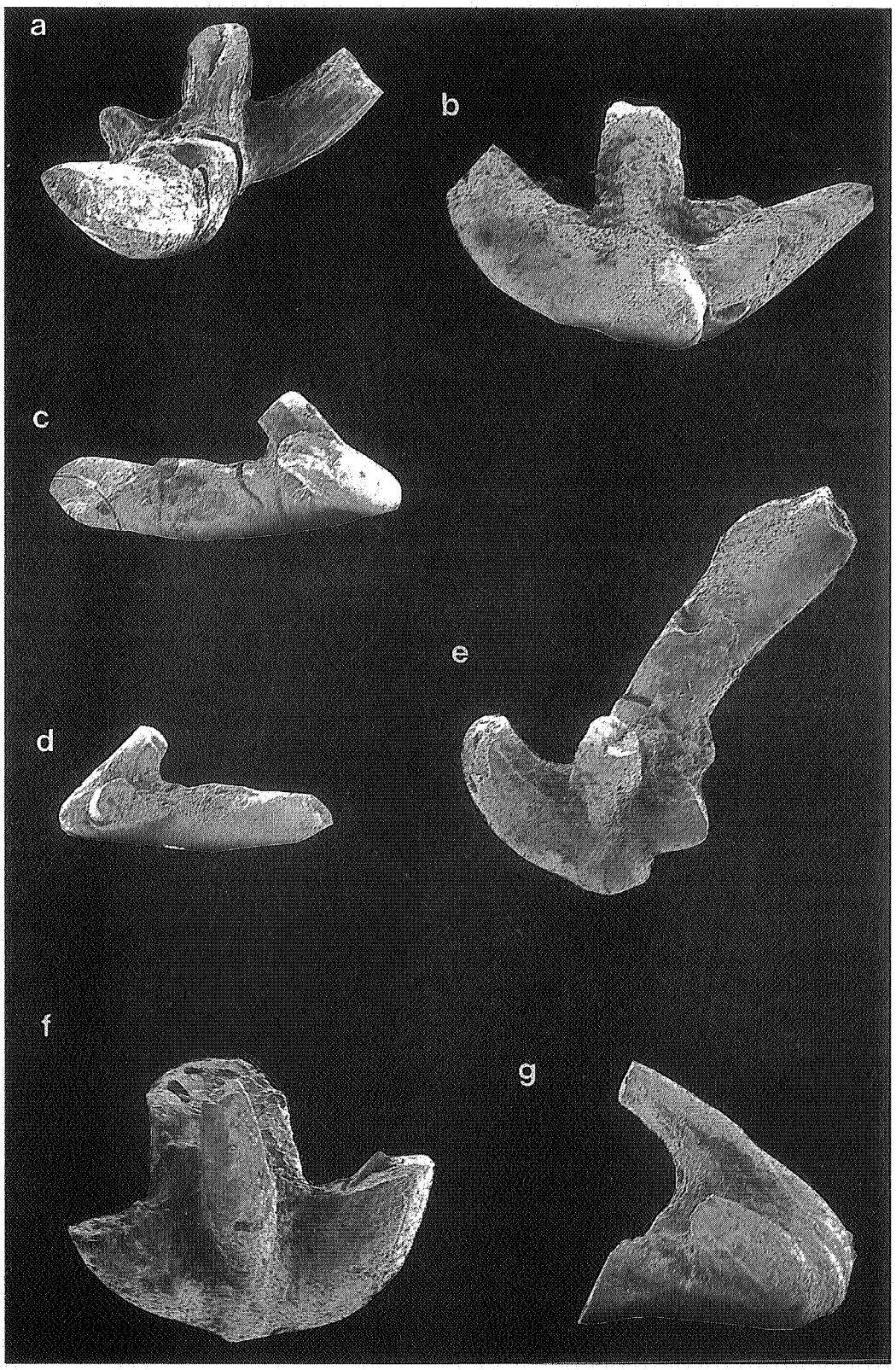


Plate 1. Teeth of *Thrinacodus ferox* (TURNER, 1982) from the Early Carboniferous (Carboniferous Limestone) of Steeplehouse Quarry, Wirksworth, Derbyshire, England. BMNH P.61388 - Figures a-e; P.61389 -Figures f-g. a, lingual view (x21); b, labial view (x28); c, mesial view (x30); d, distal view (x24); e, occlusal view (x40); f, occlusal view (x64); g, distal view (x64).

Plate 2.

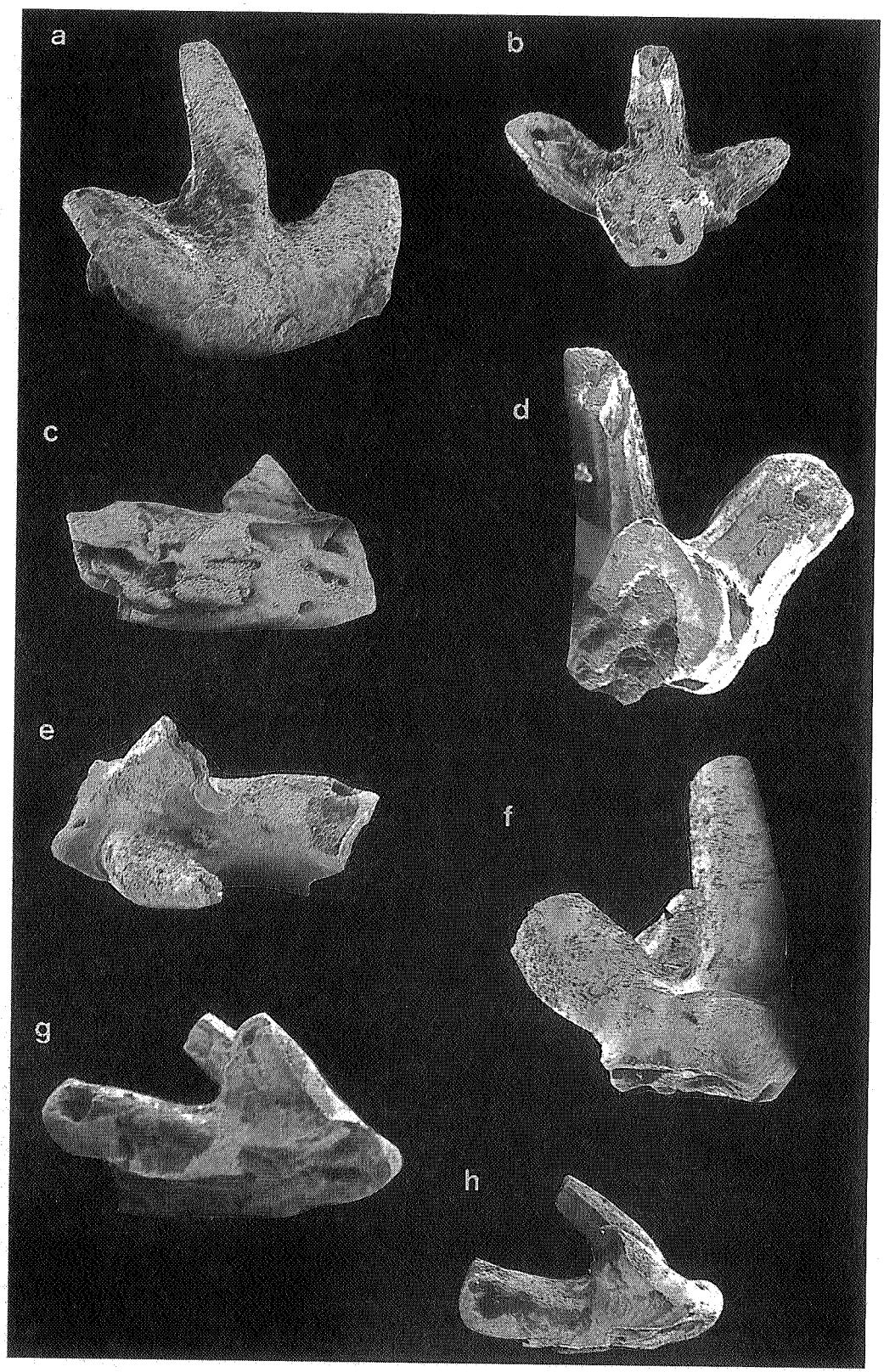


Plate 2. Teeth of *Thrinacodus ferox* (TURNER, 1982) from the Early Carboniferous (Carboniferous Limestone) of Steeplehouse Quarry, Wirksworth, Derbyshire, England. BMNH P.61389 - Figures a-b; P.61390 -Figures c-h. a, labial view (64); b, lingual view (x52); c, basal view (57); d, lingual view (x110); e, oblique lateral view (x60); f, labial view (x110); g, mesial view (x62); h, distal view (x48).

Late Triassic sharks teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Saint-Nicolas-de-Port (north-east France).

by C.J. DUFFIN (*)

Abstract : Isolated fossil sharks teeth from Saint-Nicolas-de-Port, near Nancy in north-east France are described as *Rhomphaiodon nicolensis* gen. et sp. nov. The teeth most closely resemble those of *Hybodus minor* AGASSIZ. A high central cusp is flanked by up to three pairs of lateral cusplets. Ontogenetic changes in the dentition include decrease in height of the lateral cusplets relative to the central cusp. Monognathic heterodonty includes increase in crown asymmetry and central cusp inclination, plus lowering of the crown profile posteriorly through the dentition. The teeth have a unique triple-layered enameloid; a surface layer of shiny enameloid is underlain by a parallel-fibred enameloid, beneath which is a single crystallite layer. The enameloid ultrastructure indicates noselachian affinity, while tooth architecture resembles that of hybodonts. The fauna also contains teeth of *Lissodus minimus* (AGASSIZ). Faunal comparisons support the suggestion by previous authors that the Saint-Nicolas-de-Port succession is at least partly equivalent to the Knollenmergel (Norian, Late Triassic).

Key-words : Chondrichthyes - Elasmobranchii - Neoselachii - teeth - new taxon - enameloid - *Lissodus* - age.

Résumé : Des dents isolées de sélaciens fossiles provenant de Saint-Nicolas-de-port près de Nancy dans le Nord Est de la France sont décrites comme *Rhomphaiodon nicolensis* gen. et sp. nov. Elles présentent le plus de ressembance avec celles d' *Hybodus minor* AGASSIZ. La cuspide centrale élancée est flanquée d'un maximum de 3 paires de petites cuspides latérales. Les modifications ontogénétiques de la dentition comprennent une réduction de la hauteur des cuspides latérales par rapport à la cuspide centrale. L'hétérodontie monognathique se traduit de l'avant vers l'arrière de la mâchoire par un accroissement de l'asymétrie de la couronne et de l'inclinaison de la cuspide centrale en plus d'un abaissement progressif du profil de la couronne. Les dents présentent un type d'émail particulier composé de 3 couches: une couche superficielle d'émail brillant recouvre une couche d'émail à fibres parallèles, reposant sur une couche à monocristaux. L'ultrastructure indique une affinité neosélacienne, alors que la morphologie des dents rapelle celle des Hybodontes. Des dents de *Lissodus minimus* AGASSIZ sont également présentes. Les comparaisons faunistiques semblent confirmer l'opinion des auteurs antérieurs, pour qui la coupe exposée à Saint-Nicolas-de-Port est, au moins en partie, équivalente au Knollenmergel (Norien, Trias terminal).

Mots-clefs : Chondrichthyes - Elasmobranchii - Neoselachii - dents - nouveau taxon - émail - *Lissodus* - âge.

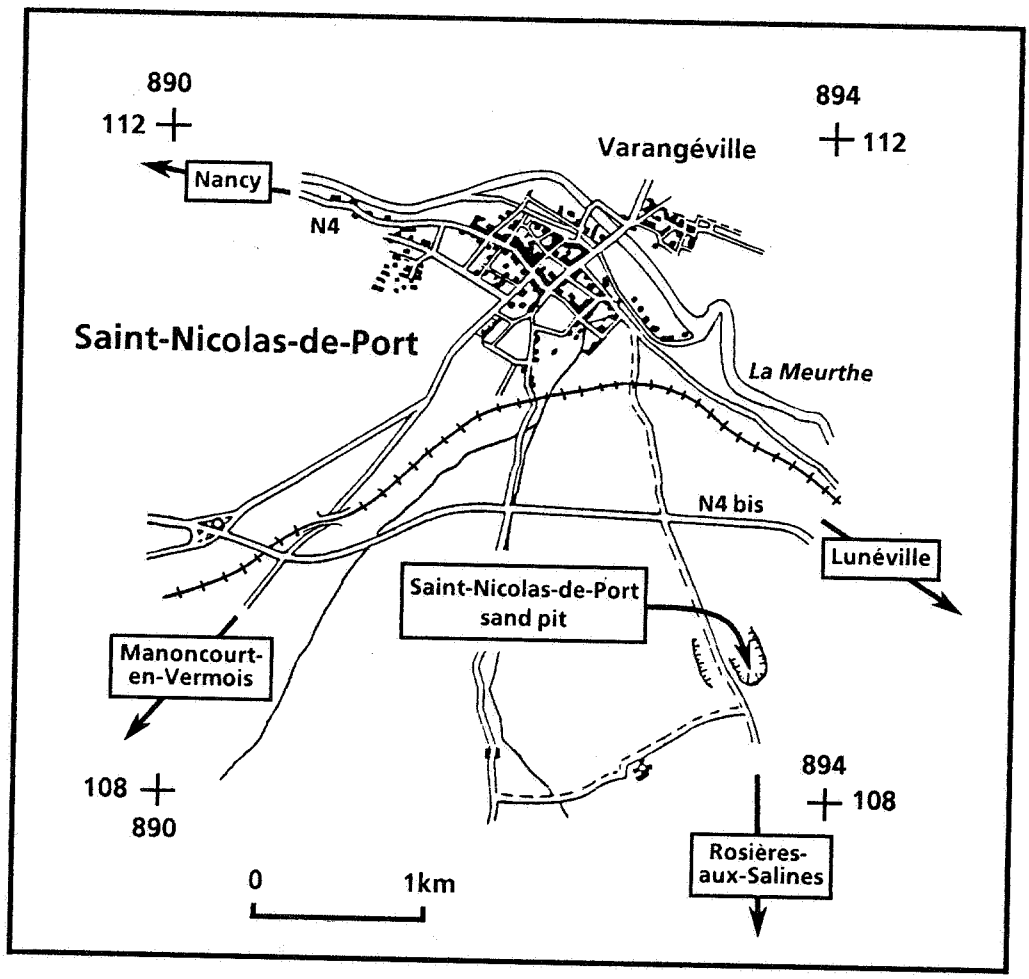
Kurzfassung : Isolierte fossile Haizähne von Saint-Nicolas-de-Port nahe Nancy in Nordost-Frankreich werden als *Rhomphaiodon nicolensis* gen. et sp. nov. beschrieben. Die Zähne ahneln sehr denen von *Hybodus minor* AGASSIZ. Eine hohe Zentralspitze wird von bis zu drei Paaren lateraler Spitzchen flankiert. Ontogenetische Änderungen in der Bezahnung machen sich als Abnahme in der Höhe der lateralen Spitzchen relativ zur Höhe der Zentralspitze bemerkbar. Monognathische Heterodontie schliesst Zunahme swohl der Kronen-Asymmetrie als auch der Neigung der Zentralspitze ein wie auch eine Erniedrigung des Kronenprofils posterior durch die Abfolge der Bezahnung. Die Zähne besitzen einen einzigartigen dreilagigen Schmelz; eine oberflächliche Schicht glänzenden Schmelzes wird durch parallelfaserigen Schmelz unterlagert, unter dem eine Kristallitschicht folgt. Die Ultrastruktur des Schmelzes deutet Beziehungen zu Neoselachiern an, dar Zahnbau erinnart hingegen an den der Hybodonten Die fauna enthält zusatzlich Zähne von *Lissodus minimus* (AGASSIZ). Faunistische Vergleiche stützen die Annahme früherer Autoren, dass die stratigraphische Abfolge von Saint-Nicolas-de-Port wenigstens partiell dem Knollenmergel (Nor, Spättrias) aquivalent ist.

Schlüsselwörter : Chondrichthyes - EIasmobranchii - Neoselachii - Zähne - Neues taxon - Schmelzstruktur - *Lissodus* - Alterseinstufung.

(*) C.J. DUFFIN, Collaborateur du Service Géologique de Belgique, 113 Shaldon Drive, Morden, Surrey SM4 4BQ, England.

1. INTRODUCTION

In 1851 fossil bones ware recorded from the "grès infra-liassique" in the environs of Saint-Nicolas-de-Port. This small town is situated on the River Meurthe, 10km ESE of Nancy in the north-eastern part of the Paris Basin (LEVALLOIS, 1851).



Text-figure 1. Locality sketch map for Saint-Nicolas-de-Port (after LAUGIER, 1971).

TERQUEM made the following note in 1855 (p.229): "Dans une excursion que nous avons faite avec M. Hebert, nous avons trouvé à Varangeville, près de Saint-Nicolas (Meurthe) un grès à ciment marneaux, qui renferme *Lithodomus, Mytilus, Lima*, et qui est séparé du grès keupérien par le bone bed, caractérisé par les dents de poissons".

LEVALLOIS (1862:273) later mentioned that a bed rich in fish and saurian remains outcropped to the south of Saint-Nicolas-de-Port. Although not mentioned again in the literature for over 50 years, CORROY (1928) acknowledged Saint-Nicolas-de-Port to be one of Lorraine's major Keuper fossil vertebrate localities. No faunal list or descriptions were given, however.

Almost half a century later, LAUGIER (1971) surveyed the Jurassic and closely related strata of north-east France. He gave the stratigraphic log and descriptive details of the geological section exposed in a sand quarry opened in 1922 some 2.5km southeast of Saint-Nicolas-de-Port. Although close to the town, the quarry falls within the boundary of the adjacent village, Rosières-aux-Salines. The location map and stratigraphic log,modified from LAUGIER (1971) are given here (Figs. 1, 2) for ease of reference. Briefly, the section comprises shaley and gypsiferous "Keuper" marls overlain by 4 fining-upwards sedimentary cycles. Bone beds occur at or near the base of each cycle, giving way to often cross-bedded sands, followed by clays. The bone beds are intra-formational conglomerates, and decrease in thickness through the sequence. The bone bed overlying the shaley marls at the base of the sequence varies in thickness from 0.1 to 1.05m (LAUGIER, 1971:42) and has yielded the richest vertebrate faunas.

LAUGIER (1971:41) noted the importance of the fauna, and stated his intention of describing it in detail in a separate monograph. Such a work has never been published, but further attention was paid to the stratigraphy and sedimentology of the section shortly afterwards, as part of a thesis on the Rhaetian of the country around Nancy (AL KHATIB, 1976). In this study, granulometric analysis of the sands showed some characters in common with those of river and beach deposits. AL KHATIB (1976) accordingly interpreted the Saint-Nicolas--de-Port sediments as having accumulated in a nearshore shallow marine environment.

In 1975, GEORGES WOUTERS, a Belgian policeman, washed and screened samples of the bone bed from the quarry described by LAUGIER and was rewarded with the discovery of a double-rooted mammal tooth which was subsequently described by RUSSELL, RUSSELL & WOUTERS (1976). This initial record, combined with the overall palaeoenvironmental setting of the sequence made the locality a likely prospect for Mesozoic mammals and other terrestrial remains. Bulk samples were accordingly processed by SIGOGNEAU-RUSSELL, WOUTERS and COUPATEZ (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1978) and yielded abundant fish remains, together with a number of isolated mammal teeth and vertebrate fragments.

The mammals have been described in a series of papers by a team headed by SIGOGNEAU-RUSSELL (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983a, 1983b, 1983c; SIGOGNEAU-RUSSELL, FRANK & HEMMERLE, 1986: FRANK, SIGOGNEAU-RUSSELL & HEMMERLE, 1986; FRANK, SIGOGNEAU-RUSSELL & VOEGEL, 1984). They include multituberculates, haramiyids, triconodonts, kuehneotheriids and theroteinids; a faunal list is given in Table 1.

The amphibian and reptile material has been described by BUFFETAUT & WOUTERS (1986) and includes plagiosaur and capitosaur amphibians, phytosaurs, prosauropods, coelurosaurs and cynodont remains (Table 1). CUNY & RAMBOER (1991) added metoposaurs, (?) procolophonoids and theropods to this list.

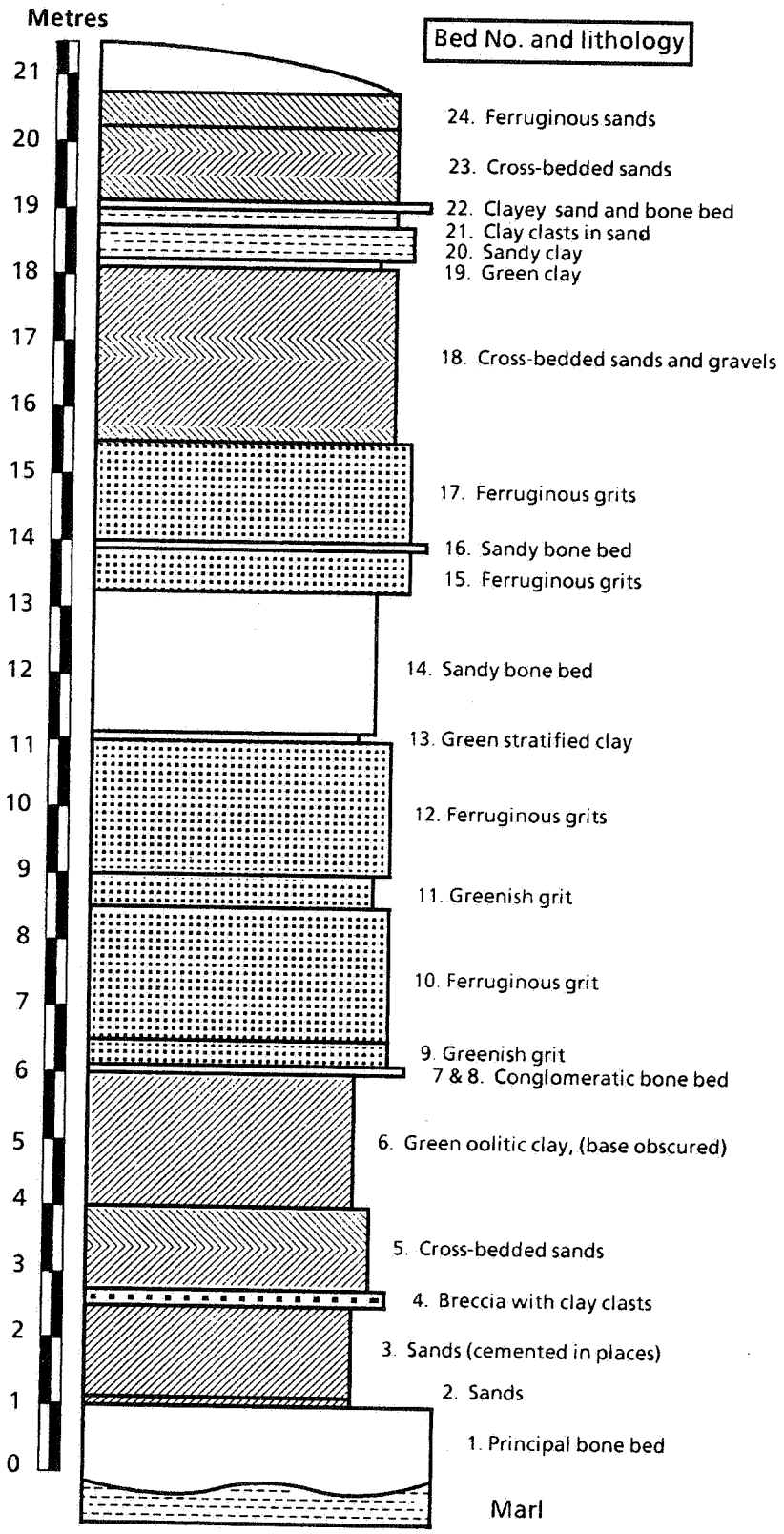
So far as the fish remains are concerned, little work has been completed, in spite of their abundance. MARTIN, SIGOGNEAU-RUSSELL, COUPATEZ & WOUTERS (1981) have given a detailed analysis of the dipnoan tooth plates in the fauna, concluding the presence of 2 species of *Ceratodus*, each of which is quite common in the European Upper Trias. SIGOGNEAU-RUSSELL, CAPPETTA & TACQUET (1979) gave a brief preliminary faunal list (which remained open to verification) in a progress report.

The fishes cited in this list are as follows:

Selachians : *Hybodus plicatilis, Acrodus gaillardoti, Acrodus* sp.
Actinopterygians : *Birgeria* sp., *Gyrolepis* sp., *Sargodon* sp.
Dipnoans : *Ceratodus phillipsi, Ceratodus kaupi.*

The persistent difficulty with Mesozoic mammal sites is dating and correlation with other faunas. Furthermore, there is often little justification in assuming that the terrestrial and marine elements are exactly coeval. Saint-Nicolas-de-Port is no exception. The mammal workers have assigned the faunas to the Rhaetian (Upper Triassic), largely on the basis of the represented genera (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1978; CLEMENS, LILLEGRAVEN, LINDSAY & SIMPSON, 1979.11; CLEMENS, 1980), whilst awaiting more precise contributions from other fields of study. Lack of international agreement on the status of the Rhaetian Stage, and a complete scheme of palynological zones for the Upper Triassic has limited discussion on the age of the Saint-Nicolas-de-Port deposits. BUFFETAUT (1985) and BUFFETAUT & WOUTERS (1986), however, gave a broad discussion of age relations using the amphibians and reptiles so far as was possible. They concluded a Middle to Late Norian (Upper Triassic) age for the fauna (with the Rhaetian being considered as equivalent to the Late Norian), and noted its close similarity to that of the Knollenmergel at Halberstadt in central Germany (BUFFETAUT & WOUTERS, 1986; JAEKEL, 1910). This discussion was built upon and the overall conclusions reaffirmed by the more recent work of CUNY & RAMBOER (1991).

The object of the present paper is to describe the selachian remains from Saint-Nicolas-de-Port and to assess their contribution to the discussion concerning the stratigraphic position and correlation of the fauna. The descriptions given here are from material collected by SIGOGNEAU-RUSSELL and WOUTERS and COUPATEZ, now housed in the Institut de Paléontologie, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, and the formerly private collections of Dr. Paul COUPATEZ and Mr. Georges WOUTERS, which are now stored at the I.R.S.N.B. Brussels, Belgium.



Text-figure 2. Stratigraphic log of the Upper Triassic section at Saint-Nicolas-de-Port (after LAUGIER, 1971).

2. SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Class Chondrichthyes HUXLEY, 1880
Subclass Elasmobranchii BONAPARTE, 1838
Cohort Euselachii HAY, 1902
Subcohort Neoselachii COMPAGNO, 1977

Order, Superfamily and Family *incertae sedis*

Genus *Rhomphaiodon* gen. nov.

(Type species : *Rhomphaiodon nicolensis* by monotypy)

Generic diagnosis : A neoselachian shark known only on the basis of isolated teeth measuring up to 10mm high and 12mm long (mesiodistally). A high, slender sharply pointed upright central cusp is ornamented by moderately coarse non-bifurcating vertical ridges. The vertical ridges may attain the cusp apex, but usually terminate just below it. Up to three pairs of lateral cusplets are present. The labial root wall is shallow. The root vascularization is anaulacorhize, although smaller teeth may show some organisation of foramina into longitudinal rows on the labial root face and close to the lingual crown/root junction. The root projects lingually with a fairly flat basal surface. Juvenile teeth show increase in number and divergence of lateral cusplets from the central cusp, very high lateral cusplats and reduction in extent of the ornament. Symphyseal teeth are upright and symmetrical; intraramal heterodonty taking place posteriorly through the dentition includes increase in asymmetry of the crown, decrease in height of the central cusp relative to the lateral cusplets, and increase in distal inclination of the central cusp. The enameloid is of a unique triple-layered structure comprising a surface layer of shiny enameloid, central layer of parallel-fibred enameloid, and basal layer of haphazard single crystallite enameloid.

Derivation of name : *Rhomphaia* (Greek: a long, double-edged Thracian sword); *odous* (Greek: tooth). The name is not to be confused with *Rhaphiodon*, used as a generic and diminutive name for other selachians, which is derived from *Rhaphis* (Greek: a needle), plus *odous* (Greek: tooth).

Rhomphaiodon nicolensis sp. nov.

(Plates 1-4)

1915 *Hybodus* sp. - JAEKEL, 167. text-fig. 7a-c.
1928 *Hybodus* sp. - SCHMIDT, 333, text-fig. 917. 1.
(?) 1962 *Polyacrodus polycyphus* - DREYER, 135, pl. 2 figs. 1-2.
(?) 1962 *Hybodus sublaevis* - DREYER, 135, pl.2 fig. 5.
(?) 1962 *Hybodus minor* - DREYER, 136, pl. 2 figs. 3,4, 6-17.
(?) 1962 *Hybodus longiconus* - DREYER, 136, pl. 2 figs. 1-3.
1991 *Hybodus* sp. - CUNY & RAMBOER, 70, fig. 1a.

Specific diagnosis : as for genus.

Derivation of specific name : from Saint-Nicolas-de-Port, near Nancy, Eastern France (the type locality).

Holotype : SNP 1000, a complete presumed symphyseal tooth (Plate 1 figures 1 to 3), held in the collections of the Institut de Paléontologie, Museum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Type locality : Disused sand pit 2km south south east of Saint-Nicolas-de-Port, eastern France. Text-figure 1.

Horizon : (?) Knollenmergel (Text-figure 2).

Age : Norian, Late Triassic.

Other material : SNP 1001 (Plate 1 figures 4-6); SNP 1002 (Plate 1 figures 7-9); SNP 1003 (Plate 1 figures 10-12; Plate 2 figures 7-9); SNP 1004 (Plate 2 figures 5-6); SNP 1005 (Plate 2 figures 1-4); SNP 1008 (Text-figure 3); hundreds of uncatalogued isolated teeth in the collèctions of the Institut de Paléontologie,

Museum d'Histoire naturelle, Paris; thousands of isolated teeth in the personal collection of Dr. Paul COUPATEZ, Brussels.

Description of the Holotype : SNP 1000 (Plate 1 figs. 1-3) is a complete isolated tooth measuring 3.8mm high, 3.6mm mesiodistally and 1.8mm labio-lingually. The coronal profile is high. A tall (3mm high) central cusp is flanked by two pairs of lateral cusplets. The apex of the central cusp is blunted by ante-mortem wear. The occlusal crest runs the length of the crown, passing through the apices of the central cusp and lateral cusplets. It is particularly well developed at the base of the central cusp where it forms prominent lateral cutting edges (Plate 1 fig. 2).

The central cusp is narrow for two-thirds of its length, and then widens laterally towards its base 2mm from the cusp apex. In lateral view the central cusp is sigmoid in shape, being upright at its base, and then recurved lingually (Plate 1 fig. 3). The labial face of the crown is ornamented by a series of coarse vertical ridges in the enameloid. Each of these ridges has its origin at the crown/root junction and ascends the cusp vertically without break, anastomosis or bifurcation. The ridges terminate before attaining the cusp apex or occlusal crest. The longest of the vertical ridges terminates half way up the central cusp.

The lingual face of the central cusp also possesses vertical ridges arising from the crown/root junction. These are slightly longer than those on the labial side, extending over the basal two-thirds of the central cusp.

The first pair of lateral cusplets is low (one eighth of the height of the central cusp) and the cusplet axes diverge mesially and distally from the upright axis of the central cusp. Coarse vertical ridges arising from the crown/root junction ascend both labial and lingual faces of the cusplets. These ridges terminate half way up the cusplet labially but may attain the cusplet apex lingually.

The second lateral cusplet pair is rudimentary, being only about a quarter of the height of the first pair of lateral cusplets. Short, coarse vertical ridges attain the cusplet apex both labially and lingually. Prominent vertical ridges are also present between the lateral cusplet pairs.

The crown/root junction is flush with both crown and root surfaces labially; there is no labial apron to the base of the crown. Lingually, a moderately developed collar is present at the base of the central cusp, giving rise to a change in slope at the crown/root junction. The crown/root junction is not incised, however; the lingual face of the crown does not overhang the root.

The labial face of the root is very shallow, comprising less than 8% of the total tooth height, and is angled very slightly lingually from the crown/root junction (Plate 1 fig. 3). The basal face of the root has a roughly triangular outline; there is a well developed lingual process (Plate 1 figs. 2-3). The vascularization is anaulacorhize. A row of tiny foramina enter the root along the basal border in labial view (Plate 1 fig. 1). The basal root face is punctuated by a large number of small foramina which enter at a variety of angles.

Lingually, vascular foramina are densest along the basal border of the root. The foramina in this region are larger than those found elsewhere on the tooth, and tend to enter normal to the root surface. Those present on the convex surface of the lingual process tend to enter the root horizontally.

Variation : the teeth of *Rhomphaiodon* show comparatively little heterodonty. Tooth size varies from 1 mm to 12mm in length (mesiodistally) and 1mm to 10mm high at the central cusp.

The holotype is assumed to be from a symphyseal or anterior position in the dentition on the basis of its symmetrical shape.

The smallest teeth in the sample (Plate 1 figs. 10-12) are presumed to be derived from juveniles. They differ from the holotype in that the central cusp is narrow for the top third of its height, flaring rapidly and than dropping vertically to the cusp base. Vertical ridges ascending the cusp terminate just below the cusp apex. The lateral cusplets are higher than in the holotype. The first and only lateral cusplet pair are 90% of the central cusp height, with vertically-directed axes which parallel that of the central cusp. Vascular foramina perforating the root are comparatively large and rather more organised than in larger specimens. A row of foramina is present just below the lingual crown/root junction mesially and distally (Plate 1 figs. 11, 12). Other foramina are rather scattered along the baso-lingual and labial root borders. The root forms a more prominent lingual projection than is the case in the holotype (Plate 1 fig. 12). An intermediate condition between the juvenile tooth described above and a fully mature tooth might be represented by SNP 1003 (Plate 1 figs 7-9).

Thus, ontogenetic changes in the teeth would appear to include increase in height of the central cusp relative to that of the lateral cusplets, increase in number and divergence of lateral cusplets from the central cusp, decrease in vertical extent of the coronal ornament, decrease in the labio-lingual dimension of the root with respect to total tooth height, and loss of organisation of the vascularisation.

An anterolateral tooth from an adult might be represented by SNP 1001, showing slightly more extensive ornamentation, and a less slender, rather more lingually inclined central cusp than is the case with the holotype (Plate 1 figs. 4-6).

SNP 1002 is probably a lateral tooth. The central cusp is lower and stubbier with slight distal inclination (Plate 1 figs. 7-9). SNP 1004 and SNP 1005 are probably posterolaterals showing greater asymmetry of the crown, slightly more distal inclination of the central cusp, increase in number of the lateral cusplet pairs (3 distal and 2 mesial cusplats in SNP 1005: 3 pairs in SNP 1004), and a longer crown relative to total tooth height (Plate 2 figs. 1-6).
Changes taking place posteriorly through the dentition can be summarized as follows

1.Increase in crown asymmetry.
2.Increase in number of lateral cusplet pairs to a maximum of three.
3.Decrease in relative height of the central cusp.
4.Increase in relative height of the lateral cusplets.
5.Increase in vertical extent of the crown ornamentation.
6.Increase in crown length relative to height.
7.Decrease in coronal profile.
8.Increase in distal inclination of the central cusp.

Discussion of *R. nicolensis*

Hybodontoid systematics are in desperate need of review: articulated skeletal material is known for comparatively few species so the bulk of our knowledge comes from isolated teeth. These do yield useful data, but display only a limited number of characters. Various authors, notably MAISEY (1987 etc.), CAPPETTA (1987), DUFFIN (1985 etc.), REIF (1973 etc.) and JOHNSON (1981), have approached the problems posed by the hybodontoids from different viewpoints, but no real synthesis has emerged to date. This makes the discussion of new material somewhat open.

The specimens described above from Saint-Nicolas-de-Port most closely resemble teeth of the genus *Hybodus*, which ranges from the Middle Trias to the Late Cretaceous. *Hybodus* teeth possess a high central cusp which is often slightly lingually inclined and flanked by up to 5 pairs of lateral cusplets. The crown is ornamented by vertical ridges. The lateral cusplats have confluent bases and vary considerably in height and development. The root is often shallow with a flat basal surface and lingual extension. Coronal profile diminishes posteriorly through the dentition, often with increasing distal inclination of the central cusp. The enameloid is of single crystallite type (REIF 1973) and the root vascularization is anaulacorhize (CASIER 1947). Individual species are mostly defined on variations in central cusp proportions, lateral cusplet development, ornamentation pattern, form of the root and details of the heterodonty.

Hybodus reticulatus AGASSIZ from the Early Jurassic (Sinemurian) of Lyme Regis and Belgium is generally agreed to be the type species of *Hybodus* (WOODWARD, 1916; MAISEY, 1987; DUFFIN, in press). From an SEM study of etched enameloid in the teeth of *H. reticulatus*, MAISEY (1987:17, fig. 11) identified a layer of single crystallite enameloid, with no indication of parallel-fibred or haphazardly fibred layers, stating that this confirmed "Reif's (1973) suggestion (founded on observations of other *Hybodus* spp. teeth) that this type of enameloid is typical of *Hybodus*" (my comment in parentheses). In fact, the study by REIF showed that an enameloid consisting of randomly oriented single apatite crystallites forming a single layer was distributed amongst hybodont and ctenacanth shark genera (REIF, 1973: see DUFFIN & WARD, 1983 for further discussion). Neoselachian sharks tooth enameloid, however, possesses a triple layered structure. REIF (1977) was sufficiently confident in one case to define a selachian genus on the basis of enameloid ultrastructure (*Hueneichthys costatus* from the Rhaeto-Liassic boundary in Germany).

While the teeth of *Rhomphaiodon* described above resemble those of *Hybodus* in terms of morphology, the enameloid ultrastructure is unique, and most closely resembles that of neoselachian sharks. There is some evidence for a surface layer of shiny enameloid in the single tooth subjected to acid etching and SEM study (Plate 3 figs. 1-6). This is underlain by a layer containing surface-parallel apatite fibre bundles running in a basal-apical direction. The average diameter of the fibre bundles is 7.5µm. While being more or less parallel throughout this layer, the bundles closer to the surface are more closely packed with little branching. The fibre bundles become much more widely spaced, are more prone to branching and rather more sub-parallel in terms of orientation deeper in the tissue. Radial fibres exploit the interstices between the surface-parallel fibres, particularly in the lower part of this layer. The basal layer of the enameloid comprises a haphazard arrangement of single crystallites.Thus, enameloid ulatrastructure in *Rhomphaiodon nicolensis* differs significantly from that in the type species of *Hybodus (H. reticulatus)* and that in other hybodont *(H. delabechei, H. grossiconus, H. minor, Acrodus* sp., *Lissodus minimus*) and ctenacanth sharks teeth (REIF, 1973, 1978; RIEPPEL, 1981, 1982;

DUFFIN, 1985 and in press). Unlike the hybodonts and ctenacanths, *Rhomphaiodon* possesses a triple-layered enameloid, as in neoselachian sharks. Whilst the basal layer in other neoselachians comprises haphazardly arranged fibres, that in the Late Triassic species consists of randomly oriented single crystallites. Following REIF (1973, 1977) it is clear that the Saint-Nicolas-de-Port material is of neoselachian affinities.

The nature of the basal layer in the enameloid separates *Rhomphaiodon* from all other neoselachians so far studied. Other Late Triassic to Early Jurassic neoselachians in which the enameloid ultrastructure has been studied include *Hueneichthys, Palaeospinax, Sphenodus (=Orthacodus)* and *Reifia.*

Hueneichthys costatus REIF (1978) possesses a haphazard fibre arrangement in the basal enameloid layer, as in all other neoselachians. *Hueneichthys* also differs from *Rhomphaiodon* in that the German specimen has a unique enameloid structure in the vertical ridges which ornament the crown. Here, horizontal fibres within the PFE run parallel to the tooth surface in a mesio-distal direction. These horizontal fibres form a sub-layer within the PFE, being surrounded by surface-parallel apico-basal fibres with intervening radial fibre bundles.

THIES (1982) described a tooth of ?*Palaeospinax* from the Early Triassic (Middle Scythian) of Turkey. This specimen has at least two layers in the enameloid. Later species of *Palaeospinax* all show the characteristic triple-layered enameloid of neoselachians (REIF, 1973, 1970; THIES, 1983; DUFFIN, 1987). This is also true for the teeth of *Sphenodus* (REIF, 1973) and *Reifia* (DUFFIN, 1980).

Other presumed early neoselachians (on the basis of tooth morphology) for which enameloid ultrastructure is unknown include *Vallisia coppi* (Late Triassic, England - DUFFIN, 1982), *Agaleus dorsetensis* (Early Jurassic, England - DUFFIN & WARD, 1983b) and an unnamed scyliorhinid (Early Jurassic, Belgium - LEPAGE, DUFFIN, COUPATEZ & WOUTERS, 1984). Although argued to belong to a neoselachian (DUFFIN, 1981), the teeth of *Doratodus* SCHMID (1861) possess a single crystallite enameloid layer. Note furthermore that teeth of the oldest presumed neoselachian (*Anachronistes fordi* DUFFIN & WARD, 1983a; Early Carboniferous to Permian) lack enameloid altogether.

Tooth morphology : as can be seen above the enameloid ultrastructure of the French specimens warrants distinction at the generic level. The tooth morphology is very similar to that of a number of hybodonts and early neoselachians, as has been mentioned earlier. Since the bulk of the identifications and comparisons of fossil sharks teeth are based upon morphology, it is necessary to diagnose the new taxon on the grounds of tooth architecture.

Rhomphaiodon can immediately be distinguished from all species of *Acrodus* and *Palaeobates* on the basis of crown profile. *Acrodus* and *Palaeobates* typically show a very low profile with lateral cusplets seldom developed. Furthermore, teeth of *Acronemus tuberculatus* RIEPPEL (1982) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) do not develop lateral cusplets, and possess a very low central cusp.

None of the teeth from Saint-Nicolas-de-Port has labial or lingual nodes (swellings at the bases of the vertical ridges which ascend the central cusp and lateral cusplets). The absence of this feature clearly separates the French material from the following species :

Hybodus cloacinus QUENSTEDT, 1858 - Rhaetic and ?Sinemurian of Europe
Hybodus delabechei (CHARLESWORTH, 1839) - Sinemurian of Europe
Hybodus raricostatus AGASSIZ, 1843 - Sinemurian of Europe
Hybodus medius AGASSIZ, 1843 - Sinemurian of Europe
Hybodus austriacus BITTNER, 1898 - Norian of Austria
Polyacrodus polycyphus (AGASSIZ, 1843) - Muschelkalk of Germany

The form of the root in *Rhomphaiodon*, with its very shallow labial face and lingual projection distinguishes it from the following additional species :

Hybodus intermedius OERTLE, 1928 - Muschelkalk of Germany
Hybodus plicatilis AGASSIZ, 1843 - Muschelkalk of Europe
Hybodus multiplicatus JAEKEL, 1889 - Muschelkalk of Germany
Hybodus longiconus AGASSIZ, 1843 - Muschelkalk of Europe
Hybodus multiconus JAEKEL, 1889 - Muschelkalk of Germany
Hybodus obliquus AGASSIZ, 1843 - Muschelkalk of Europe

The presence of a high fairly slender central cusp separates *Rhomphaiodon* from the following species, in which the central cusp is either relatively lower, more squat or has a proportionately wider base :

Hybodus similis OERTLE, 1928 - Lettenkohle of Germany
Hybodus cuspidatus AGASSIZ, 1843 - Muschelkalk of Germany
Hybodus apicalis AGASSIZ, 1843 - Lettenkohle of Germany
Hybodus sublaevis AGASSIZ, 1843 - Rhaetic of Germany
Hybodus orthoconus PLIENINGER, 1844 - Rhaetic of Germany
Hybodus mougeoti AGASSIZ, 1843 - Muschelkalk of Germany
Hybodus angustus AGASSIZ, 1843 - Muschelkalk
Hybodus sasseniensis STENSIO, 1921 - Triassic of Spitsbergen
Hybodus microdus STENSIO, 1921 - Triassic of Spitsbergen
Hybodus rugosus PLIENINGER, 1844 - Muschelkalk of Germany
Hybodus pyramidalis AGASSIZ, 1843 - Sinemurian of Britain
Hybodus youngi LIU, 1962 - Triassic of China

The vertical ridges ascending the crown in *Rhomphaiodon* are fairly coarse, well spaced, and attain the central cusp and lateral cusplet apices. This contrasts with the condition in the following taxa :

Hybodus reticulatus AGASSIZ, 1843 - Sinemurian of Britain and Belgium
Hybodus non-striatus WINKLER, 1880 - Gipskeuper of Germany
Hybodus rapax STENSIO, 1921 - Triassic of Spitsbergen
Hybodus dubius AGASSIZ, 1843 - ?Rhaetic of Elgin

Rhomphaiodon possesses up to three pairs of lateral cusplets, the first and largest pair being over half the central cusp height in juveniles. These features distinguish the French species from the following :

Hybodus shastensis WEMPLE, 1906 - Upper Triassic of California
Hybodus lawsoni (DUFF, 1842) - Rhaetic of Elgin, Scotland
Hybodus novus HENRY, 1875 - Rhaetic of France

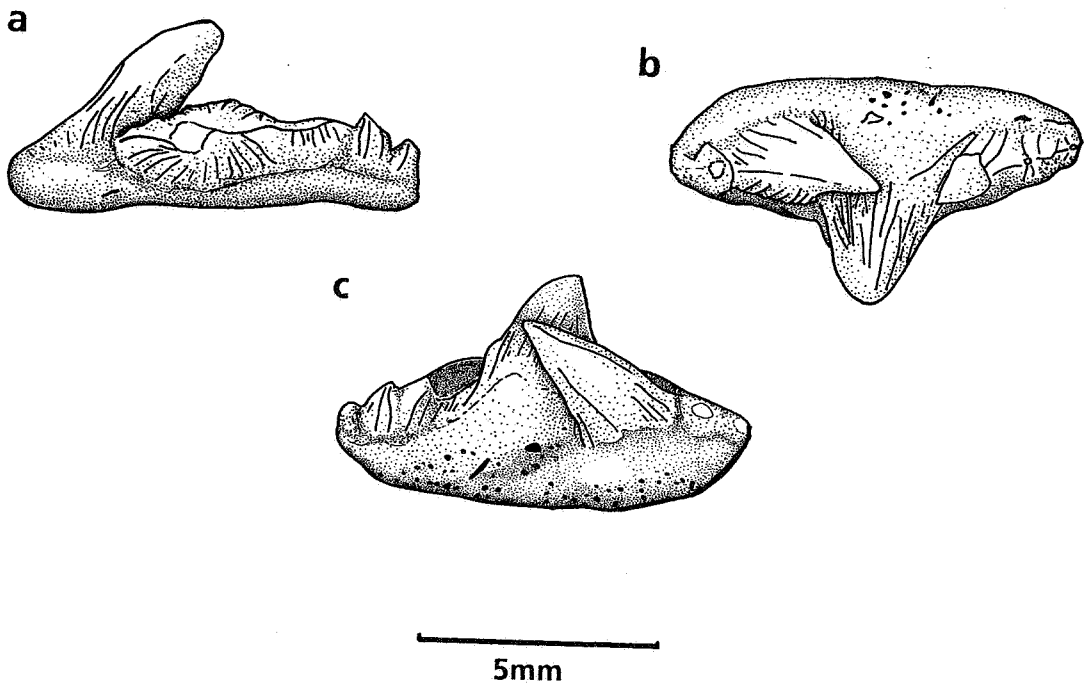
The taxon with a tooth morphology closest to that of *Rhomphaiodon* is *Hybodus minor* AGASSIZ (1837) from the Rhaetic of north-west Europe (Plate 2 figure 10) and the Norian of Luxembourg. This species has a single crystallite enameloid (DUFFIN unpublished and REIF personal communication).

Close comparison has been made between teeth *Rhomphaiodon* and those of *H. minor* from the Rhaetic Bone Bed at Aust Cliff (Avon, south-west England) plus the Steinmergel of Medernach (Luxembourg: DUFFIN, in press). The teeth of *H. minor* fall within the size range of those of *R. nicolensis*, but are generally more squat and less elongate in overal shape. Like *Rhomphaiodon* they possess coarse, fairly widely-spaced vertical ridges which seldom bifurcate. Vertical ridges on the lingual face of the crown are consistently better developed in *H. minor*, however. In the Rhaetic species they virtually always attain the central cusp apex, whereas those of *Rhomphaiodon* tend to die out before reaching the tip.

Juvenile teeth of *H. minor* show increase in height of the first lateral cusplet pair in relation to the central cusp, but not to the same degree as in *Rhomphaiodon*.

Pathological specimen : one tooth (SNP 1008) amongst the thousands examined shows a pathological deformity (Text-figure 3). The large size of the specimen (8.7mm mesiodistally) indicates that the cause must either have occurred late in life, or have been easily tolerated by the individual. The tooth comprises two fused crowns with confluent roots. Two distinct central cusps are present, each with a different attitude. One is centrally placed and shows relatively normal lingual inclination. The second, fully developed cusp adjacent to it is strongly directed laterally, parallel to the long axis of the tooth, so that it crosses the first cusp labially.
The condition is presumably due to disruption of the dental anlage. Similar conditions have been described for a range of modern sharks and rays (CADENAT, 1962; GUDGER, 1933, 1938) often being due to damage sustained during feeding; the fin spines of prey species may become caught in the jaw tissues for some time, causing potentially permanent local disruption to tooth development. Indeed, SCHWEIZER (1964) described fin spines of the chimaeroid *Ischyodus avitus* VON MEYER within the dentition of *Synechodus jurensis* SCHWEIZER from the Plattenkalk (Tithonian, Late Jurassic) of Germany, although in this case no dental abnormality is present.

Although not linked with associated fin spines, similar tooth deformities are known within the dentition of *Acrodus anningae* AGASSIZ from the Lower Lias (Sinemurian, Early Jurassic) of Lyme Regis, Dorset (England)(WOODWARD, 1889 plate 15 fig. 1).



Text-Figure 3. Tooth of *Rhomphaiodon nicolensis* gen. et sp. nov. showing pathological deformity (SNP 1008). a, lingual view; b, occlusal view; c, labial view.

The structure described as "Grosse Hautverknocherung" from the Rhaetic Bone Bed at Gaisbrunnen, southern Germany by Erica VON HUENE (1933: 93, pl.2 figs. 21a-d) is actually a pathologically deformed tooth of *Hybodus minor* AGASSIZ. The German specimen is similar in size to SNP 1008, also showing a crossing, double-cusped structure.

Superfamily Hybodontoidea ZANGERL, 1981

Family Polyacrodontidae GLUCKMAN, 1960

Lissodus minimus (AGASSIZ, 1839)
(Plate 4 figs. 3-11)

1839 *Acrodus minimus* - AGASSIZ, p.145, pl. 22 figs. 6-12.
1839 *Acrodus acutus* - AGASSIZ, p.146, pl. 22 figs. 13-15.
1843 *Acrodus minimus* - PORTLOCK, p.107, 469, pl. 14 figs. 18a-b.
1844 *Acrodus minimus* - MEYER & PLIENINGER, p.115, p. 10 figs. 25-26, pl. 12 figs. 63, 82.
1844 *Thectodus inflatus* - MEYER & PLIENINGER, p.116, pl. 10 fig. 20.
1844 *Thectodus glaber* - MEYER & PLIENINGER, p.116, pl. 10 fig. 21.
1844 *Thectodus crenatus* - MEYER & PLIENINGER, p.116, pl. 10 fig. 22, pl. 12, fig. 39.
1844 *Thectodus tricuspidatus* - MEYER & PLIENINGER, p.116, pl. 10 fig. 27, pl. 12 fig. 29.
1852 *Acrodus minimus* - QUENSTEDT, p.179, pl. 13 figs. 47-50.
1858 *Acrodus minimus* - QUENSTEDT, p. 34, pl.2 figs. 23-27.
1858 *Acrodus minimus* - ROLLE, p.28, 31, pl.1 fig. 18.
1861 *Acrodus acutus* - SCHMID, p.17, pl.1 figs. 33-37.
1861 *Acrodus minimus* - SCHMID, p.17, pl.2 fig. 38.
1863 *Acrodus minimus* - MARTIN, p.122.

1865 *Thectodus tricuspidatus* - ECK, p.118.
1870 *Thectodus crenatus* - ENDLICH, p.17.
1870 *Thectodus inflatus* - ENDLICH, p.18.
1870 *Thectodus glaber* - ENDLICH, p.18.
1870 *Thectodus tricuspidatus* - ENDLICH p. 18.
1871 *Acrodus minimus* - ETHERIDGE, pl.2 figs. 15-17.
1875 *Thectodus tricuspidatus* - HENRY, p.410, pl.2 fig. 7.
1880 *Acrodus minimus* - WINKLER, p.115, pl. 6 fig. 13.
1885 *Acrodus minimus* - QUENSTEDT, p.279, pl. 21 figs 46-48.
1885 *Acrodus minimus* - WOODWARD, fig. 77.
1889 *Acrodus minimus* - WOODWARD, p.282.
1908 *Acrodus minimus* - ENGEL, p.182, pl.1 fig. 11.
1908 *Acrodus minimus* - PRIEM, p.11 fig. 4.
1928 *Polyacrodus minimus* - CORROY, p.15.
1928 *Acrodus minimus* - SCHMIDT, p.337, fig. 935.
1928 *Acrodus acutus* - SCHMIDT, p.337, fig. 936.
1928 *Acrodus minimus* - OERTLE, p.344.
1962 *Acrodus lateralis* - DREYER, p.134, pl.1 figs. 1-11.
1962 *Acrodus minimus* - DREYER, p.134, pl.1 figs. 12-13.
1964 *Acrodus minimus* - MULLER, p.268, pl.5 figs 1f-g.
1966 *Polyacrodus minimus* - PATTERSON, p.315, pl.5 fig. 1.
1970 *Acrodus minimus* - SYKES, CARGILL & FRYER, p.254, pl. 15 figs. 10-14, text-fig.5 figs. 1-2.
1977 *Acrodus minimus* - DUFFIN & GAZDZICKI, p.335, pl.1 figs. 1-3.
1978 *Acrodus minimus* - DUFFIN, fig. 4.
1985 *Lissodus minimus* - DUFFIN, p.122, text-figs 13-14, pl.2 figs.3a-d.
1989 *Lissodus minimus* - DUFFIN, text-fig. 1f.
1991 *Lissodus minimus* - DELSATE & LEPAGE, figs S-W.

Neotype : BRSMG Cc735, an isolated complete tooth from the bone bed basal to the Westbury Beds, Penarth Group, Rhaetian, Late Triassic of Aust Cliff, Avon, England (DUFFIN 1985 pl. 2 figs. 3a-d).

French material : 2 isolated, complete teeth - SNP 1006 (Plate 4 figs. 3-6): SNP 1007)Plate 4 figs. 7-11).

Description : SNP 1006 is a presumed anterolateral tooth measuring 1.93mm long (mesiodistally) and 1.13mm high. The crown is elongate with a low coronal profile. The central cusp is very low, and flanked by two even lower lateral cusplets. A strong occlusal crest passes along the length of the crown through the central cusp and lateral cusplet apices. The crown is little ornamented; a longitudinal ridge is situated at the crest of the crown shoulder and is best developed on the lingual side (compare Plate 4 figure 4 with Plate 4 figure 5). The moderate labial peg has a single, slightly meandering vertical ridge developed on its crest, ascending to the central cusp apex. On the lingual side, a single vertical ridge bifurcates just below the central cusp apex; one branch terminates just above the level of the crown shoulder, while the second, longer branch reaches the longitudinal ridge (Plate 4 figures 3, 5). The mesial and distal extremities of the crown project well beyond the crown/root junction (Plate 4 figures 4, 5).
The crown/root junction is incised. The root is lingually displaced from the crown underside (Plate 4 figure 6). The upper labial root face is shallow and convex, bearing a single row of entrant vascular foramina (Plate 4 figure 4). The lower labial root face is strongly concave for the reception of the lingual surface of the preceding tooth in the file. The lingual root face is convex; vascular foramina show rough organisation into two longitudinal rows (Plate 4 figure 5).

SNP 1007 is the smaller of the two specimens, measuring 1.1mm in length (mesiodistally), 0.92mm wide (labiolingually) and 1.3mm high. The crown is short and squat. The central cusp is blunted with wear, but moderately developed (Plate 4 figures 8-10). No lateral cusplets are present. The labial peg is very strongly developed (Plate 4 figure 7, 11) and surmounted by a strong vertical ridge which ascends the crown to the central cusp apex. A small accessory cusplet is developed on the surface of the labial peg, part way along the vertical ridge (Plate 4 figure 10). A bifurcating vertical ridge is present on the lingual side of the crown (Plate 4 figure 9), below which there is a pressure scar produced by contact with the labial peg of the preceding tooth in the file.

The crown/root junction is not so strongly incised as in SNP 1006, and the mesial and distal extremities of the crown are not so well developed. The root is approximately the same height as the crown and has the same overall morphology as that of SNP 1006. The vascular foramina are rather more indiscriminately distributed

over the root surfaces, however (Plate 4 figures 8, 9, 11).
The tooth probably comes from an extreme anterior, perhaps symphyseal position on the jaw.

Discussion : SNP 1006 falls within the morphological range described for *Lissodus minimus* (DUFFIN, 1985). The moderate labial peg, low coronal profile, low double lateral cusplet pair, longitudinal ridge and prominent mesial and distal extensions to the crown recall the condition in anterior and anterolateral teeth of the Rhaetic species. By comparison with the British material, SNP 1006 shows somewhat reduced vertical ornament; *L. minimus* from Aust Cliff and Holwell tend to show rather more numerous vertical ridges. The single row of vascular foramina perforating the upper labial root face, and the overall form of the root is closely similar to that of the Rhaetic species.

SNP 1007 is unlike any tooth of *L. minimus* described so far. The lack of a longitudinal ridge in this specimen is not unique; the feature is variable in *L. minimus*, most noticeably being lost in posterolateral teeth (DUFFIN, 1985 text-figure 13d).

The only other species of *Lissodus* which is similar is *Lissodus lepagei* (DUFFIN, in press) from the Norian (Steinmergel) of Medernach in Luxembourg. Both species possess a longitudinal ridge. The teeth of *L. lepagei* can be distinguished from those from Saint-Nicolas-de-Port in that they possess a crenulate occlusal crest, up to three pairs of lateral cusplets, and a moderate labial peg of variable shape in occlusal view.

3. CONCLUSIONS

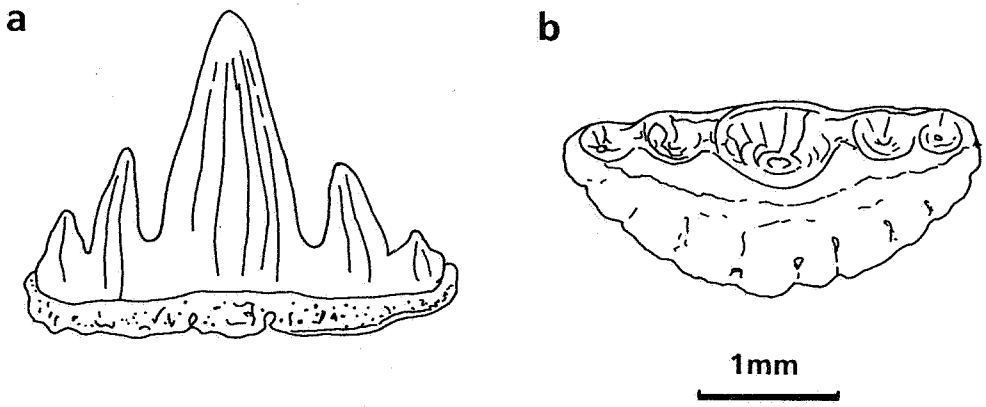
The description of teeth of *Rhomphaiodon nicolensis* and *Lissodus minimus* above adds to the perceived diversity of the vertebrate fauna from Saint-Nicolas-de-Port. As with virtually all Upper Triassic mammal-bearing strata, dating is a matter of some importance, and not a little controversy. The situation is complicated by the fact that there is considerable debate over the validity of the Rhaetian, traditionally taken as the topmost stage of the Triassic. A number of authors have suggested that the name is best dropped, and that it be considered as a facies of the latest Norian (eg. ODIN & ODIN, 1990; CUNY & RAMBOER, 1991).

The mammal workers intitially concluded that the Saint-Nicolas-de-Port fauna was "Rhaetic" in age. Subsequent discussion of the amphibian, reptile, and some of the fish remains (BUFFETAUT & WOUTERS, 1986; CUNY & RAMBOER, 1991) indicates that the fauna is very similar to that of the Knollenmergel at Halberstadt (JAEKEL, 1914). The potential value of the selachian component of the fauna can now be assessed.

The preliminary list of sharks found at Saint-Nicolas-de-Port, as given by SIGOGNEAU-RUSSELL, CAPPETTA & TACQUET (1979) can now be revised on the basis of the present study, which includes both the material available to them, and new specimens. *Hybodus plicatilis* AGASSIZ, 1843 has a distinctive dental morphology. Like *Rhomphaiodon*, the teeth are relatively symmetrical and high cusped, with a number of lateral cusplets. The root, however is very different. In *H. plicatilis* it is very deep labially (see, for example RIEPPEL, 1981 figs. 1, 11A-B; SCHMIDT, 1928 fig. 906), in contrast to the very shallow root in *R. nicolensis*. I have seen no teeth which could be allocated to *H. plicatilis* in any of the collections available to me. It would appear to be a simple case of mis-identification, as can easily take place in preliminary studies.

This observation eliminates a difficulty in discussions of the age of the Saint-Nicolas-de-Port fauna. *H. plicatilis* is characteristically a Muschelkalk species from the Germanic Basin, but is also known from the Middle Triassic Grenzbitumenhorizon of Monte San Giorgio, Italy (RIEPPEL, 1981), and the Anisian of Bulgaria (STEFANOV, 1966 pl. 1 fig. 8). It has been reported from "Rhaetic" deposits of France, Britain and Germany by a number of authors (eg. WRIGHT, 1860; DAWKINS, 1864; TAWNEY, 1866; BURTON, 1867; HENRY, 1875; COUREL, 1984 etc.) but these records all appear to involve mis-identification of the teeth of *Hybodus minor*.

The teeth of *Rhomphaiodon nicolensis* from France are closely similar to two specimens described and figured from the Knollenmergel at Halberstadt by JAEKEL (1914). Attempts to locate these specimens in public collections have so far been unsuccessful, so JAEKEL's figures (redrawn in Text-figure 4) must provide the basis for comparison. The symmetrical form of the tooth with its high upright central cusp flanked by two pairs of lateral cusplets, and ornamented by vertical ridges is identical to the condition in *Rhomphaiodon*.



Text-figure 4. Teeth of *Rhomphaiodon nicolensis* (?) from the Norian of Halberstadt (after JAEKEL, 1914). a, labial view; b, occlusal view.

Furthermore, the French specimens closely resemble material described and figured by DREYER (1962) from the "Rhaetic" of Kallenberg, south east of Gotha, Germany. The German specimens are considerably rolled (DREYER, 1962: 130) and could conceivably be reworked. DREYER allocates the specimens to four separate taxa : *Polyacrodus polycyphus* (DREYER, 1962: 135, pl. 2 figs 1-2), *Hybodus minor* (DREYER, 1962: 136 pl. 2 figs. 3, 4 6-17), *Hybodus longiconus* (DREYER, 1962: 136, pl. 3 figs 1-3) and *Hybodus sublaevis* (DREYER, 1962: 135, pl.2 fig. 5). The consistently shallow labial root face, lingual projection of the root, high, slender central cusp flanked by up to three pairs of lateral cusplets, and the extent of the ornament of vertical ridges suggest that the material belongs to a single taxon.

H. longiconus is not a potential candidate because it shows a much deeper root and less symmetrical crown (SCHMIDT, 1928; AGASSIZ, 1843), than either the Kallenberg or Saint-Nicolas-de-Port specimens. The specimens described by DREYER under *H. longiconus* fall within the range of morphology for *Rhomphaiodon nicolensis.*

Polyacrodus polycyphus (AGASSIZ) is characteristic of the German Muschelkalk and strongly contrasts with the specimens described by DREYER (1962). *P. polycyphus* has robust crowns with a low coronal profile. The squat central cusp is ornamented by a highly branching network of coarse vertical ridges (JAEKEL, 1889; SCHMIDT, 1928 fig. 938) and flanked by up to 5 pairs of very low lateral cusplets. Nodes are commonly developed at the vertical ridge bases. The roots are deep and massive, directly underlying the crown. The Kallenberg specimens are much more delicate in construction with non-branching vertical ridges, fewer lateral cusplet pairs and a shallow, lingually-produced root. This condition is identical to that displayed by the teeth of *Rhomphaiodon nicolensis.*

Hybodus sublaevis was originally founded on "common" specimens from the "Keuper" (?Lettenkeuper) of Taibingen near Rottweil (AGASSIZ, 1843) and subsequently identified from the Rhaetic of southern Germany (MEYER & PLIENINGER, 1844; QUENSTEDT, 1852 - these determinations require corroboration). The crown is triangular with a wide base and ornamented by coarse vertical ridges (AGASSIZ, 1843, pl. 22a figs 3-4). The tooth described and figured by DREYER (1962 pl. 2 fig. 5) has a fairly low, wide-based triangular cusp which is best considered as falling within the range of variation of *R. nicolensis.*

The teeth of *Hybodus minor* have been discussed above. The Kallenberg specimens are very similar to *H. minor*, but tend to show a more slender central cusp, and relatively higher lateral cusplets in smaller, presumed juvenile teeth (eg. DREYER, 1962 pl. 2 fig. 11, 16), as is the case with the teeth of *R. nicolensis.*

Thus, the material described by DREYER (1962) from Kallenberg is probably best considered as belonging to *Rhomphaiodon.* This conclusion needs to be verified by analysis of the enameloid ultrastructure, which is beyond the scope of this present paper. Therefore the designations made by DREYER (1962) are entered with a query into the synonymy of *R. nicolensis.*

SIGOGNEAU-RUSSELL, CAPPETTA & TACQUET (1979) also recorded *Acrodus gaillardoti* amongst the material held in Paris. This citation, and that of *Acrodus* sp. must be mis-identification of *Lissodus minimus*, since the determinations were made prior to the revision of *Lissodus* spp. (DUFFIN, 1985, 1989). *Acrodus gaillardoti* was originally described by AGASSIZ (1843) from the French and German Muschelkalk. The teeth have a long low coronal profile with a barely discernible central cusp and no lateral cusplets. The crown is heavily ornamented by moderate to coarse, often branching vertical ridges (AGASSIZ, 1843 pl. 22 figs. 16-20). This contrasts strongly with the morphology of the teeth of *Lissodus minimus*, which have a labial peg, better developed central cusp, clearly defined lateral cusplets, longitudinal ridge at the crown shoulder, and much reduced ornament.

Teeth of *Lissodus minimus* are very common in "Rhaetic" deposits of France, Belgium, Germany, Switzerland, Austria and Poland (DUFFIN & GAZDZICKI, 1977; DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS, 1983). Further records (requiring corroboration) have been made in older literature from the Hauptmuschelkalk, Trochitenkalk, Keuperdolomit and Dachsteinkalk (cf. DEECKE, 1926). The stratigraphic range of *Lissodus minimus* thus appears to be Ladinian to Rhaetian.

The presence of *Rhomphaiodon nicolensis* at Saint-Nicolas-de-Port and at Halberstadt supports a Knollenmergel age for the French deposit. The presence of *Lissodus minimus* places the strata only in the range Ladinian to Rhaetian. Possible records of *Rhomphaiodon* at Kallenberg require confirmation, and if substantiated suggests that the age of that deposit should be re-examined.

4. SUMMARY

1.Sharks teeth with a seemingly hybodontoid morphology but unique triple-layered enameloid ultrastructure are described from the Saint-Nicolas-de-Port section as *Rhomphaiodon nicolensis* gen. et sp. nov.

2.Teeth of *Lissodus minimus* AGASSIZ are identified in the fauna on the basis of two specimens.

3.The significance of these identifications to dating of the Saint-Nicolas-de-Port deposits is discussed. Previous suggestions as to correlation with the Knollenmergel are supported by the sharks teeth.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am particularly indebted to Dr. P. COUPATEZ and the late Mr. G. WOUTERS (Brussels) for allowing me to study the vast collection of material which they have made from Saint-Nicholas-de-Port. They provided great encouragement, and together with the late Mr. J.C. LEPAGE and Dr. D. DELSATE (Ethe), very kind hospitality on my visits to Belgium. Dr. Denise SIGOGNEAU-RUSSELL kindly gave access to the Paris material. I benefited greatly from discussion with each of the above. T. KELLER (Frankfurt a. M) helped with the German summary. The manuscript was critically read by Dr. D. THIES (Hannover), Dr. D.DELSATE (Battincourt), Denise SIGOGNEAU-RUSSELL (Paris) and Mr.D. WARD (Orpington), to whom my thanks are extended. I am grateful to Mr.D. WARD for helping me to generate acceptable text-figures on his Xerox desk-top publisher.

BIBLIOGRAPHY

AGASSIZ, L. (1833-1843).- Recherches sur les Poissons fossiles. - 5 vols., 1420pp., and suppl.; Neuchatel.

AL KHATIB, R. (1976).- Le Rhétien de la bordure orientale du Bassin de Paris et le "Calcaire a Gryphées" de la région de Nancy. Etude pétrographique et sédimentologique. Thesis, Université de Nancy, 278pp.

BITTNER, A. (1898).- *Fischzähne im norischen Halstatter Kalke von Muhltahl bei Peisting*. Verhandlungen der Geologischen Reichsanstalt, Vienna. **15**, 321-326, 2 figs. Vienna.

BONAPARTE, C.L.J.L. (1838).- *Selachorum tabula analytica*. Nuovi Annali della Scienze Naturali, Bologna. **(I) 2**, 195-214. Bologna.

BUFFETAUT, E. (1985).- *The Age of the Saint-Nicolas-de-Port Vertebrate Locality (Triassic of Eastern France)*. Terra cognita, **5** (2-3).

BUFFETAUT, E. & WOUTERS, G.(1986). - *Amphibian and Reptile remains from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (Eastern France) and their Biostratigraphic significance.* Modern Geology, **10**, 133-145.

BURTON, F.M. (1867).- *On the Rhaetic beds near Gainsborough.* Quarterly Journal of the Geological Society of London. **23**, 315-322. London.

CADENAT, J. (1962).- Notes d'ichthyologique ouest-africaine, XXXVIII. Bulletin de l'Institut francais d'Afrique Noire. ser A, **24 (2)**, 551-579, pls. 1-26, pl.-figs. 1-62. Dakar.

CAPPETTA, H. (1987).- Handbook of Paleoichthyology Volume 3B: Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. 193 pp., 148 figs. Gustav Fischer: Stuttgart.

CASIER, E. (1947). - *Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. 3. Evolution des principaux caractères morphologiques et conclusions.* Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique. **23 (15)**, 1-45. Brussels.

CHARLESWORTH, E. (1839).- *On the fossil remains of a species of Hybodus , from Lyme Regis.* Annals and Magazine of Natural History. **(2 , 3)** 242-248. pl. 4. London.

CLEMENS, W.A. (1980).- *Rhaeto-Liassic Mammals from Switzerland and West Germany.* Zitteliana, **5**, 51-92, pls. 10-12. Munchen.

CLEMENS, W.A., LILLEGRAVEN, J.A., LINDSAY, E.N. & SIMPSON, G.G. (1979). - Where, when and what - A survey of known Mesozoic mammal distribution. In: LILLEGRAVEN, J.A., KIELAN-JAWOROWSK-A, Z & CLEMENS, W.A. Mesozoic Mammals, University of California Press, 7-58.

COMPAGNO, L.V.J. (1977).- *Phyletic relationships of living sharks and rays.* American Zoologist. **17**, 303-322. Utica, New York.

CORROY, G. (1928).- **Les Vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias lorrain.** Annales de Paléontologie. **17**, 11-56. Paris.

COUREL, L. (1984).- *Trias.* In "Synthèse géologique du Sud Est de la France : stratigraphie et paleogéographie". Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières. **125**, 61-118. Paris.

CUNY, G. & RAMBOER, G. (1991). - *Nouvelles données sur la faune et l'âge de Saint-Nicolas-de-Port.* Revue de Paleobiologie, **10 (1)**, 69-78, 3 figs. Geneva.

DAWKINS, W.B. (1864). - *On the Rhaetic beds and white lias of western and central Somerset; and on the discovery of a new fossil mammal in the gray marlstones beneath the bone-bed.* Quarterly Journal of the Geological Society of London. **20**, 396-412, figs. 1-5. London.

DELSATE, D. & LEPAGE, J.-C. (1991). - *Requins et Raies en Lorraine.* Geolor-Magazine. October 1991 (3), 6-9. Thionville.

DREYER, D. (1962).- *Zur Entstehung und Palaontologie der Bonebedlagen im Unteren Rat Thuringens.* Freiberger forschungshefte. **125**, 129-143, 10 figs., 6 pls. Berlin.

DUFF, P. (1842).- Sketch of the Geology of Moray, Elgin, Forsyth and Murray. London : Smith, Elder & Co.

DUFFIN, C.J. (1978).- *The Bath Geological Collections. f. The importance of certain vertebrate fossils collected by CHARLES MOORE : an attempt at scientific perspective.* Geological Curators Group Newsletter, **2 (2)**, 59-67. Keele.

DUFFIN, C.J. (1980).- *A new euselachian shark from the Upper Triassic of Germany.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte. **1980 (1)**, 1-16, 8 figs. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. (1981).- *Comments on the selachian genus Doratodus SCHMID (1861) (Upper Triassic, Germany).* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte. **1981 (5)**, 289-302, 4 figs. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. (1982).- *Teeth of a new selachian from the Upper Triassic of England.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte. **1982 (3)**, 156-166, 4 figs., I table. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. (1985).- *Revision of the Hybodont Selachian Genus Lissodus BROUGH (1935).* Palaeontographica Abt. **A, 188 (4-6)**, 105-152, 7pls. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. (1987).- *Palaeospinax pinnai n. sp., a new palaeospinacid shark from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Osteno (Lombardy, Italy).* Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali del Museo Civico di Storia Naturale, Milano. **128 (1-2)**, 185-202. Milano.

DUFFIN, C.J. (1989).- *Comments on the Mesozoic record of Lissodus (Selachii, Hybodontidae).* Mesozoic Research. **2 (2)**, 83-90. Leiden.

DUFFIN, C.J. (in press). - *Mesozoic Chondrichthyan faunas. 1. Middle Norian (Upper Triassic) of Luxembourg.* Palaeontographica A. 13 figs. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. & GAZDZICKI, A. (1977). - *Rhaetian fish remains from the Tatra Mountains.* Acta geologica polonica, **27 (3)**, 333-348, 10 figs, 2 pls.

DUFFIN, C.J. & WARD, D.J. (1983a). - *Neoselachian sharks teeth from the Lower Carboniferous of Britain and the Lower Permian of the USA.* Palaeontology, **26 (1)**, 93-110, 6 figs. pls. 13-14. London.

DUFFIN, C.J. & WARD, D.J. (I983b). - *Teeth of a new neoselachian shark from the British Lower Jurassic.* Palaeontology. **26 (4)**, 839-844, 3 figs., I table. London.

ECK, H. (1865).- Uber die formationen des bunten Sandsteins und des Muschelkalks in Oberschliesen und ihre Versteinerungen. Diss. Berlin.

ENDLICH, F.M. (1870). - Das Bonebed Wurttembergs. - 30pp. Diss. Tübingen.

ENGEL, T. (1908).- Geognosticher Wegweiser durch Wurttemberg. 3 Aufl. Schweizerbart, Stuttgart.

ETHERIDGE, R. (1871). - *On the physical structure and organic remains of the Penarth (Rhaetic) beds of Penarth and Lavernock; also with description of the Westbury-on-Severn section.* Transactions of the Cardiff naturalists Society, **3**. 39-62.

FRANK, R.M., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & HEMMERLE, J. (1986). - *Ultrastructural Study of Triconodont (Prototheria, Mammalia) Teeth from the Rhaeto-Liassic.* In: RUSSELL, D., SANTORO, J.-P. & SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1986) (Eds.) Teeth Revised: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology, Paris. Mémoires. Museum National d'Histoire Naturelle. Paris, (série C) **53**, 101-108. Paris.

FRANK, R.M., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & VOEGEL, J.C. (1984). - *Tooth Ultrastructure of Late Triassic Haramiyidae.* Journal of Dental Research. **63 (5)**, 661-664. London.

GUDGER, E.W. (1933).- *Abnormal dentition in Rays, Batoidea.* Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society. **49 (1)**, 57-96, pl. 2, 21 text-figs. Chapel Hill, North Carolina.

GUDGER, E.W. (1938).- *Abnormal dentitions in sharks, Selachii.* Bulletin of the American Museum of Natural History. **73 (2)**, 249-280, 21 figs., 1 table. New York.

HAHN, G., SIGOGNEAU-RUSSELL, D., & GODEFROIT, P. (1991). - *New data on Brachyzostrodon (Mammalia; Upper Triassic).* Geologica et Palaeontologica, **25**. 237-249. Marburg.

HAY, O.P. (1902). - *Bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America.* - Bulletin of the United States Geological Survey. **179**: 1-868. Washington.

HENRY, J. (1875).- *L'Infralias dans la Franche-Comté.* Mémoires (et Comptes Rendus) de la Société d'Emulation du Doubs, **4 (10)**, 285-476, 5pls. Besancon.

HUENE, E. von (1933). - *Zur Kenntniss des Wurttembergischen Rhatbonebeds mit Zahnfunden neuer Sauger und saugerzahnlicher Reptilien.* Jahreshefte des Vereins fur Vaterlandische Naturkunde in Wurttemberg, 65-128. Stuttgart.

JAEKEL, O. (1889). - *Die Selachier aus dem oberen Muschelkalk Lothringens.* Abhandlungan zur Geologischen Specialkarte von Elsass-Lothringen. **3 (4)**, 275-332, pls. 7-10. Strassburg.

JAEKEL, O. (1914). - *Uber die Wirbelthierfunde in oberen Trias von Halberstadt.* Palaontologisches Zeitschrift. **1**, 155-215, 34 figs., pls. 4-5. Stutggart.

JOHNSON, G.D. (1981). - *Hybodontoidei (Chondrichthyes) from the Wichita-Albany Group (Early Permian) of Texas.* Journal of Vertebrate Paleontology. **1(1)**, 1-41, 195 figs. Norman.

LAUGIER, R. (1961). - *Observations sur le contact du Rhétien et du Keuper dans le quart nord-est du bassin de Paris.* In: Colloque sur la Lias francais, Chambéry. Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières, **4**, 605-616; 3 figs. Paris.

LEPAGE, J.-C., DUFFIN, C.J., COUPATEZ, P. & WOUTERS, G. (1984). - *Note préliminaire sur une faune de vertébrés dans le Lias inférieur de Sainte-Cécile (Florenville) en Gaume.* Bulletin de la Société belge de Géologie, **93 (4)**, 347-348, 1 fig. Brussels.

LEVALLOIS, J. (1851). - *Aperçu de la constitution géologique du département de la Meurthe.* Annales des Mines ou Recueil de Mémoires sur l'Exploration des Mines, et sur les Sciences qui s'y rapportent; rédigés par le Conseil Général des Mines, **19**, 635-667.

LEVALLOIS, J. (1862). - *Aperçu de la constitution géologique du département de la Meurthe.* Mem. Acad. Stanslas, 246-301.

LIU, HT. (1962). - *Two new Hybodus from north Shensi, China.* Vertebrata Palasiatica. **6 (2)**, 150-156, 3 figs. Peking.

MAISEY, J.G. (1987). - *Cranial anatomy of the Lower Jurassic Shark Hybodus reticulatus (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with Comments on Hybodontoid Systematics.* American Museum Novitates, **2878**, 1-39, 19 figs. New York.

MARTIN, J. (1863).- *De la Zone à Avicula contorta de la Côte-d'Or.* Mémoires de l'Académie des Sciences, Arts et Belles-Lettres de Dijon. **11**. Dijon.

MARTIN, M., SIGOGNEAU-RUSSELL, D., COUPATEZ, P. & WOUTERS, G. (1981).- *Les Cératodontides (Dipnoi) du Rhétien de Saint-Nicolas-de-Port (Meurthe-et-Moselle).* Geobios, **14 (6)**, 773-791.

MEYER, H von & PLIENINGER, T. (1844).. - Beitrage zur Palaontologie Wurttembergs, enthaltend die fossile Wirbelthierreste aus dem ,1 Triasgebilden mit besonderer Rucksicht auf die Labyrinthodonten des Keupers. - Fol. 1-132. Stuttgart.

MULLER, A. (1964).- *Untersuchungen uber des Rat in Luxemburg.* Publication Service géologique du Luxembourg. **14**, 255-282. pls. 5-6.Luxembourg.

ODIN, G.S. & ODIN, C. (1990). - *Echelle numérique des temps géologiques.* Géochroniques, Paris. **35**, 12-21. Paris.

OERTLE, G.F. (1928).- *Das Vorkommen von fischen in der Trias Wurttembergs.* Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beil. Bd., **A, 60**, 325-472, pls. 30-32.

PATTERSON, C. (1966).- *British Wealden Sharks.* Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology. **11, 7,** 283-350, 5 pls.. 31 figs. London.

PLIENINGER, T. (1844).- see MEYER & PLIENINGER (1844).

PORTLOCK, J.E. (1843).- Report on the geology of the county of Londonderry, and parts of Tyrone and Fermanagh. - XXXI + 784pp., pls. 1-38. Dublin.

PRIEM, F. (1908). - *Etude des Poissons fossiles du Bassin Parisien.* -Annales de Paleontologie, 1-144, 74 figs., 5 pls.

QUENSTEDT, F.A. (1852). - Handbuch der Petrefaktenkunde. - 792pp., 62pls. (2nd edition 1866). Tubingen.

QUENSTEDT, F.A. (1858). - Der Jura. - VI + 842pp.. 42 figs., 100 pls. Tubingen.

QUENSTEDT, F.A. (1885). - Handbuch der Petrafaktenfunde. - 3rd. Edition, 1239 pp., 100 pls. (Atlas). Tubingen.

REIF, W.-E. (1973). - *Morphologie und Ultrastruktur des Hai-"Schmelzes".* Zoologica Scripta. **2**, 231-250, 25 figs. Stockholm.

REIF, W.-E, (1974). - *Metopacanthus sp. (Holocephali) und Palaeospinax egertoni S. WOODWARD (Selachii) aus dem unteren Toarcium von Holzmaden.* Stuttgartar Beitrage zur Naturkunde, **B. 10**.1-9.Stuttgart.

REIF, W.-E. (1977). - *Tooth enameloid as a taxonomic criterion. 1. A new euselachian shark from the Rhaetic-Liassic boundary.* Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie, Monatshefte. **1977 (9)**, 565-576.Stuttgart.

REIF, W.-E. (1978). - *Tooth enameloid as a taxonomic criterion. 2. Is "Dalatias barnstonensis SYKES, 1971 (Triassic, England) a squalomorphic shark?* Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie, Monatshefte. **1978 (1)**, 42-58. Stuttgart.

RIEPPEL, O. (1981). - *The hybodontiform sharks from the Middle Triassic of Mte. San Giorgio, Switzerland.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. **161 (3)**, 324-353. Stuttgart.

RIEPPEL, O. (1982).- *A new genus of shark from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland.* Palaeontology. **25 (2)**, 399-412, pl. 43, 8 text-figs. London.

ROLLE, F. (1858). - *Ueber einige an der Grenze von Keuper und Lias in Schwaben auftretende Versteinerungen.* - Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Wien., **26**, 13-32. Vienna

RUSSELL, D., RUSSELL, D. & WOUTERS, G. (1976). - *Une dent d'aspect mammalien en provenance du Rhétien Français.* Geobios, **9 (4)**, 377-392.

SCHMID, E.E. (1861). - *Die fishzähne der Trias bei Jena.* - Nova Acta Academiae Caesarea Leopoldino-Carolinae Germanicum Naturae Curiosorum. **29 (9)**, 42pp., 4 pls. Halla.

SCHMIDT, M. (1928).- Die Lebewelt unserer Trias. 461 pp., 1220 figs. Ohringen.

SCHWEIZER, R. (1964).- *Die Elasmobranchien und Holocephalen aus den Nusplinger Plattenkalken.* Palaeontographica, **A 123**, 58-110.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1978). - *Découverte de Mammifères rhétiens (Trias supérieur) dans l'Est de la France.* Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences. Paris, **D287**, 991-993. Paris

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1983a). - *Caractéristiques de la faune mammalienne du Rhétien de Saint-Nicolas-de-Port(Meurthe-et-Moselle).* Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris, **20 (2)**, 51-53. Paris.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1983b). - *Nouveaux taxons de Mammifères rhétiens.* Acta palaeontologica polonica. **28**, 233-249. Warsaw.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1983c). - *A new therian mammal from the Rhaetic locality of Saint-Nicolas-de--Port (France).* Zoological Journal of the Linnean Society. **78**, 175-186. London.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D., CAPPETTA, H. & TACQUET, P. (1979). - *Le gisement rhétien de Saint-Nicolas-de-Port et ses conditions de dépot.* **7a** Réunion des Annales Sciences de la Terre, 429. Paris.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D., FRANK, R.M. & HEMMERLE, J. (1986). - *A new family of mammals from the lower part of the French Rhaetic.* In: PADIAN, K. (Ed.) The Beginning of the Age of Dinosaurs, Cambridge University Press, 99-108.

STEFANOV, S. (1966).- *Fischreste aus der Trias Bulgariens.* Trudove Varkhu Geologiyata na Bulgariya. Seriya Paleontologiya. **8**, 123-129, 2 pls. Sofia.

STENSIO, E.A. (1921). - Triassic fishes from Spitsbergen. - Part I. 307 pp. Vienna.

SYKES, J.H., CARGILL, J.S. & FRYER, H.G. (1970).- *The stratigraphy and palaeontology of the Rhaetic Beds (Rhaetian: Upper Triassic) of Barnstone, Nottinghamshire.* Mercian Geologist. **3 (3)**, 233-264. pls. 15-18. 5 figs. Nottingham.

TAWNEY, E.B. (1866). - *On the Western Limit of the Rhaetic Beds in South Wales and on the Position of the "Sutton Stone".* Quarterly Journal of the Geological Society of London. **22**, 69-92, pls. 3-4. London.

TERQUEM, O. (1855). - *Paléontologie de l'étage inférieur de la formation liassique de la province de Luxembourg, Grand-duché (Hollande), et d'Hettange, du département de la Moselle.* Mémoire de la Société géologique de France, **(2) 5**, 219-343, pls. 12-26.

THIES, D. (1982). - *A neoselachian shark tooth from the Lower Triassic, of the Kocaeli (=Bithynian) Peninsula, W. Turkey.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte. **1982 (5)**, 272-278, 3 figs. Stuttgart.

THIES, D. (1983).- *Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England.* Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **58**, 1-116, 11 figs., I5 pls. Frankfurt a.M.

WEMPLE, E.M. (1906).- *New Cestraciont teeth from west American Triassic.* Bulletin of the department of Geology, University of California. **5 (4)**, 71-73, pl. 7. Berkeley.

WINKLER, T.C. (1880).- *Description de quelques restes de poissons fossiles des terrains triassiques des environs de Wurzbourg.* Archives du Musée Teyler. **5**, 109-149, pls. 5-9. Haarlem.

WOODWARD, A.S. (1885).- *Chapters on fossil sharks and rays. IV.,1 Cestraciontidae.* Science Gossip, **May 1886**, 106-109, figs. 71-84.London.

WOODWARD, A.S. (1889).- Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). I. Elasmobranchii. XLIV + 474 pp., 17 pls. London.

WOODWARD, A.S. (1916).- The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck Formations. Part I. Monograph of the Palaeontographical Society. 1-48, 10 pls. London.

WRIGHT, T. (1860).- *On the zone of Avicula contorta and the Lower Lias of the South of England.* Quarterly Journal of the Geological Society of London. **16**, 374-411. London.

Table I. Summary of the Vertebrate fossils recorded from Saint-Nicolas-de-Port.

Class Osteichthyes
Subclass Actinopterygii
Infraclass Chondrostei
Order Acipenseriformes

Family Saurichthyidae GOODRICH, 1909

Saurichthys sp.
Material 25 teeth (RAMBOER Collection; CUNY & RAMBOER, 1991)

Saurichthys cf. *longidens* AGASSIZ, 1834
Material: many hundreds of isolated teeth.

Infraclass Neopterygii
Order Pycnodontiformes

Indeterminate tooth (CUNY & RAMBOER, 1991)

Sargodon sp. (SIGOGNEAU-RUSSELL, CAPPETTA & TACQUET, 1979)

Subclass Sarcopterygii
Order Dipnoi

Family Ceratodontidae

1. *Ceratodus kaupi* AGASSIZ, 1838
Material:1 small complete tooth plate,and many broken fragments of occlusal ridges (MARTIN, SIGOGNEAU-RUSSELL, COUPATEZ & WOUTERS, 1981).

2. *Ptychoceratodus phillipsi* AGASSIZ, 1838
Material: about 200 isolated tooth plates
(MARTIN, SIGOGNEAU-RUSSELL, COUPATEZ & WOUTERS, 1981).

Class Chondrichthyes
Subclass Elasmobranchii
Cohort Euselachii
Superfamily Hybodontoidea

Family Polyacrodontidae

Lissodus minimus (Agassiz, 1834)
Material:2 isolated teeth.

Subcohort Neoselachii
Superorder, Order and family incertae sedis

Rhomphaiodon nicolensis gen. et sp. nov. Material: many hundreds of isolated teeth.

Family incertae sedis

Nemacanthus monilifer AGASSIZ, 1837
Material: a small fragment of a dorsal fin spine (COUPATEZ Collection); 5 spine fragments (RAMBOER Collection; CUNY & RAMBOER, 1991).

Class Amphibia
Order Temnospondyli
Superfamily Metoposauroidea

Family Metoposauridae

Metoposaurus cf. *diagnosticus* (FRAAS, 1889)
Material : I right clavicle fragment (RAMBOER Collection; CUNY & RAMBOER, 1991:72, fig. 1n).

Suborder Plagiosauria

Family Plagiosauridae

cf. *Plagiosaurus*

Material: over 50 vertebral centra, an incomplete clavicle, dermal plates and indeterminate skull bones (BUFFETAUT & WOUTERS, 1986): 6 vertebral centra, centrum with neural arch, 2 isolated neural arches, 5 claithra (RAMBOER Collection (CUNY & RAMBOER, 1991:72, figs. 1f, 1g).

Suborder Stareospondyli
Superfamily Capitosauroidea

Indeterminate capitosaur
Material: fragment of a left palatine (BUFFETAUT & WOUTERS, 1986)

Class Reptilia
Subclass Anapsida
Order Captorhinida
Suborder Procolophonia
Superfamily Procolophonoidea

Indeterminate procolophonoid.
Material : 1 jaw fragment with three tooth bases (RAMBOER Collection; CUNY & RAMBOER, 1991 : 73, fig. 2)

Subclass Archosauria
Order Thecodontia
Suborder Phytosauria

Family Phytosauridae

Rutiodon ruetimeyeri (HUENE, 1911)
Material: more than 6 isolated teeth, and a few fragments of darmal armour (BUFFETAUT & WOUTERS, 1986: 139); 100 teeth (RAMBOER Collection; CUNY & RAMBOER, 1991:73, figs. 3a-c).

Order Saurischia
Suborder Sauropodomorpha
Infraorder Prosauropoda

Family Anchisauridae

Plateosaurus sp.
Material: isolated teeth (BUFFETAUT & WOUTERS, 1986); 7 isolated teeth (RAMBOER Collection; CUNY & RAMBOER, 1991:74, fig. 3g).

Suborder Theropoda

Indeterminate theropod
Material : 9 teeth, I caudal vertebra fragment (RAMBOER Collection; CUNY & RAMBOER, 1991:73, figs. 3d-f)

Infraorder Coelurosauria

Family Procompsognathidae

Indeterminate procompsognathid.
Material: isolated teeth (BUFFETAUT & WOUTERS, 1986)

Subclass Synapsida
Order Therapsida
Suborder Theriodontia
Infraorder Cynodontia

Indeterminate cynodont
Material: isolated tooth (RUSSELL, RUSSELL & WOUTERS, 1976; cf. also HAHN, LEPAGE & WOUTERS, 1984:362).

Class Mammalia
Subclass and Order incertae sedis

Family Theroteinidae SIGOGNEAU-RUSSELL, FRANK & HEMMERLE, 1986

Theroteinus nikolai SIGOGNEAU-RUSSELL, FRANK & HEMMERLE, 1986
Material: 1 upper molar, 5 lower molars.

"Prototheria"
Subclass Allotheria (MARSH, 1880)
Order Multituberculata COPE, 1884

Family Haramiyidae SIMPSON, 1947

indeterminate haramiyid (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983a)
Material: I tooth

Subclass Eotheria KERMACK & MUSSETT, 1958
Order Triconodonta OSBORN, 1888

indeterminate triconodont (FRANK, SIGOGNEAU-RUSSELL & HEMMERLE, 1986)
Material: 2 upper molars.

Family Morganucodontidae KUHNE, 1958

1. *Brachyzostrodon coupatezi* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983
Material: 7 lower molars.

2. *Brachyzostrodon maior* HAHN, SIGOGNEAU-RUSSELL & GODEFROIT, 1991.
Material : 1 tooth.

3. *Brachyzostrodon* sp. 1 (HAHN. SIGOGNEAU-RUSSEL & GODEFROIT, 1991)
Material : 3 upper molar teeth.

4. *Brachyzostrodon* sp. 2 (HAHN, SIGOGNEAU-RUSSEL & GODEFROIT, 1991)
Material : 1 right upper molar.

"Theria"

Some 25 teeth (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983c:175) including the following :

Infraclass Pantotheria (MARSH, 1880)
Order Symmetrodonta SIMPSON, 1925b

family Kuehneotheriidae KERMACK, KERMACK & MUSSETT, 1968

Woutersia mirabilis SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983c
Material : 1 lower left molar, 1 right upper molar, 1 further upper, molar

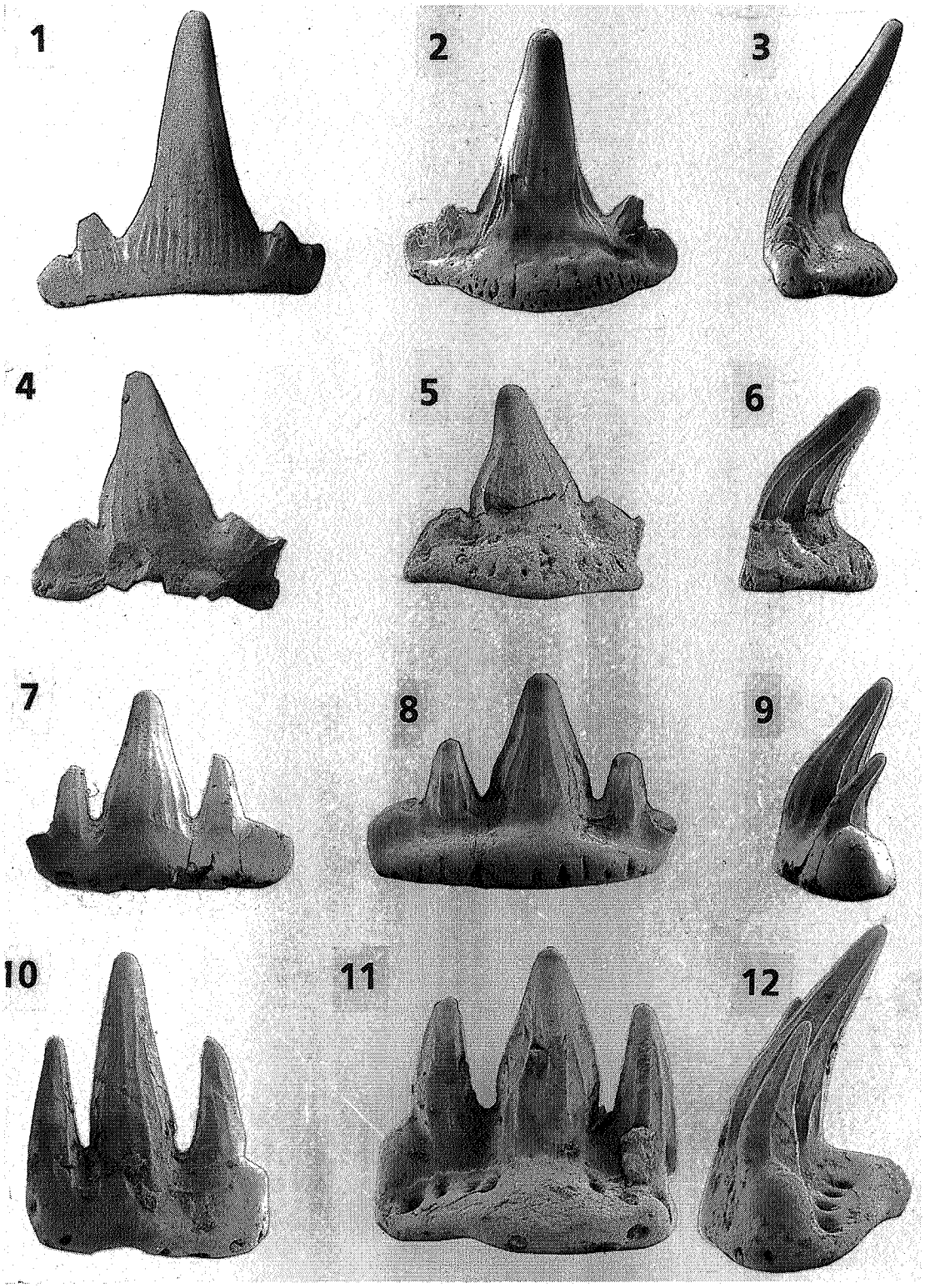


Plate 1. Teeth of *Rhomphaiodon nicolensis* gen. et sp. nov, from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Pórt, north-east France. Figures 1-3, SNP 1000 (HOLOTYPE), x13.8; Fig. 1 - labial view, Fig. 2 -lingual view, Fig. 3 - lateral view. Figures 4-6, SNP 1001, x 31; Fig. 4 - labial view, Fig. 5 - lingual view, Fig. 6 - lateral view. Figures 7-9, SNP 1002 x 35; Fig. 7 - labial view, Fig. 8 - lingual view, Fig. 9 - lateral view. Figures 10-12, SNP 1003 x 55; Fig. 10 -labial view, Fig. 11 - lingual view, Fig. 12 - lateral view.

Plate 2.

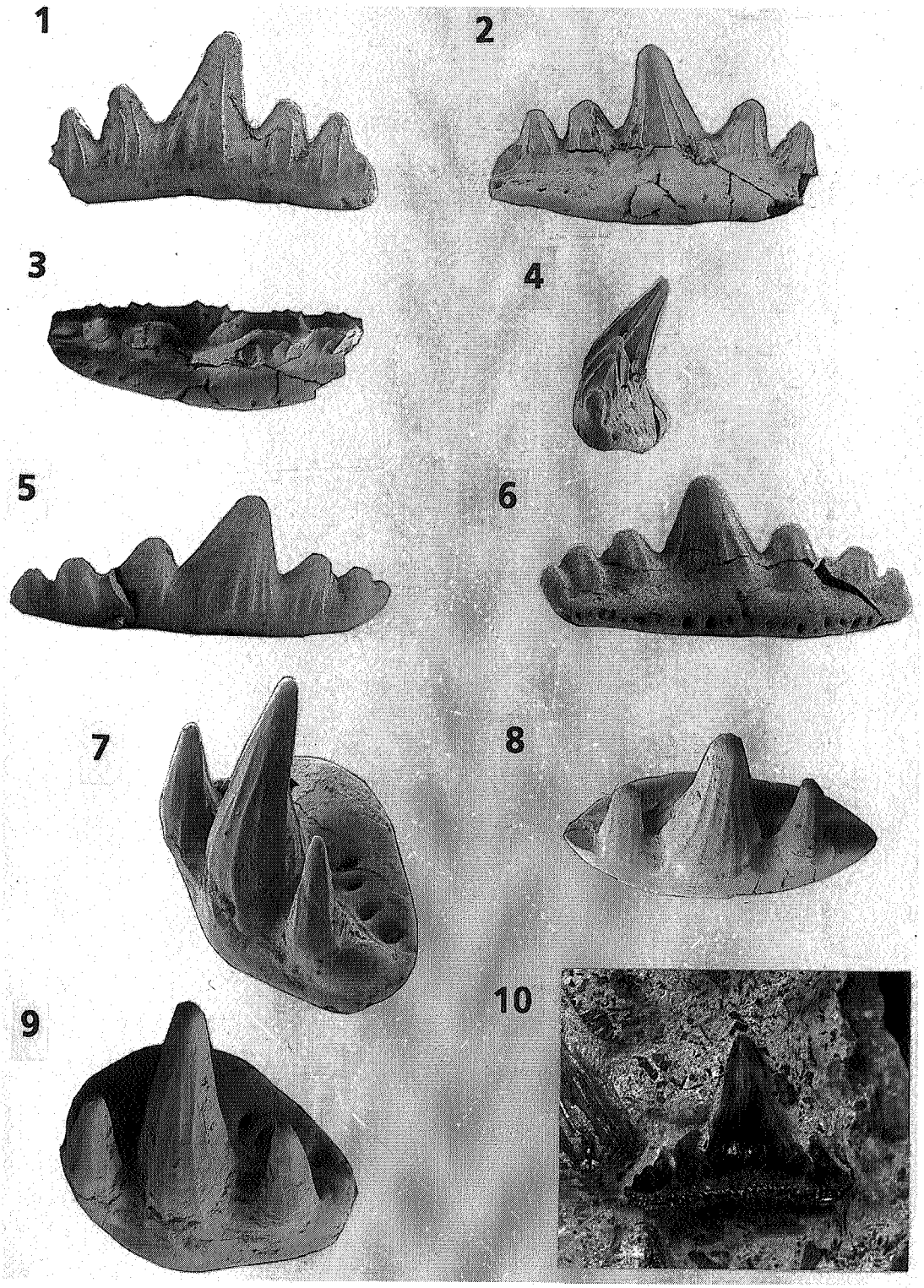


Plate 2. Teeth of *Rhomphaiodon nicolensis* gen. et sp. nov, from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port, north-east France, and one tooth of *Hybodus minor* from the Upper Triassic of England. Figures 1-4, SNP 1005 x 25, Fig. 1 - labial view, Fig. 2 - lingual view, Fig. 3 - occlusal view, Fig. 4 - lateral view. Figures 5-6, SNP 1004 x 29; Fig. 5 - labial view, Fig. 6 - lingual view. Figures 7-9, SNP 1003 x 55; Fig. 7 - oblique view, Fig. 8 - occlusal view, Fig. 9 - oblique occlusal view. Figure 10, Tooth of *Hybodus minor* Ag., BM(NH) P.2787,,1 x 2, in labial view.

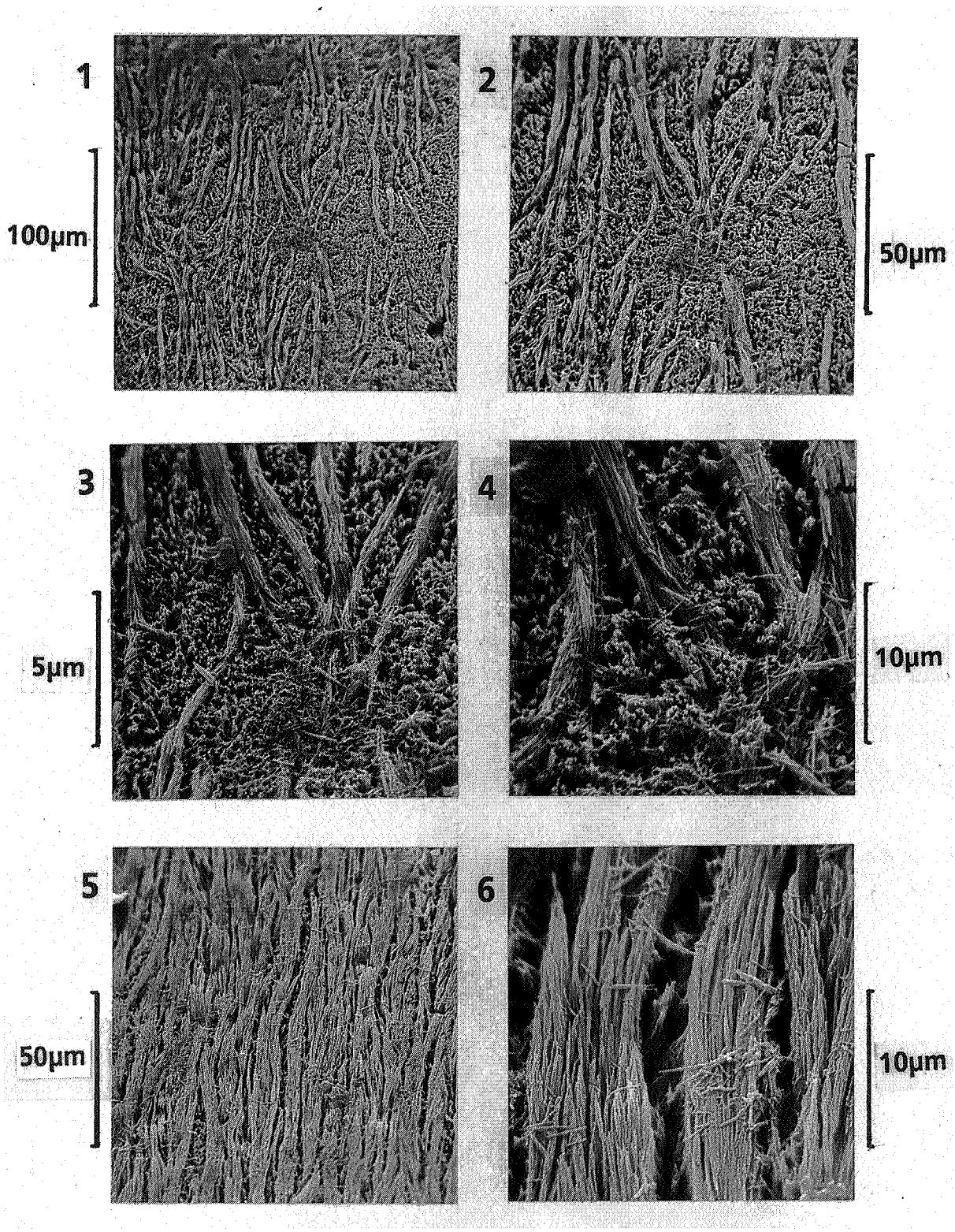


Plate 3. Tooth of *Rhomphaiodon nicolensis* gen. et sp. nov, from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (north-east France), etched for 5 seconds in 2M HCl to show enameloid ultrastructure; labial face of the central cusp just beneath the apex. Fig. 1 - Deeply etched Parallel-fibred enameloid x 290. Note the apically-oriented fibre bundles, with occasional lateral branches; Fig. 2 - same field of view, x 580; Fig. 3 - same field of view, x 1160, note the small patch of shiny surface enameloid overlying the apically-directed fibre bundles just below the centre of the picture; Fig. 4 - same field of view, x2900. Note the radial bunches of apatite crystallites protruding between the fibre bundles. Fig. 5 - Less deeply etched area of parallel-fibred enameloid, x 580. Note the closer packing and greater degree of apical alignment of the fibre bundles; Fig. 6 - same field of view, x 2900.

Plate 4.

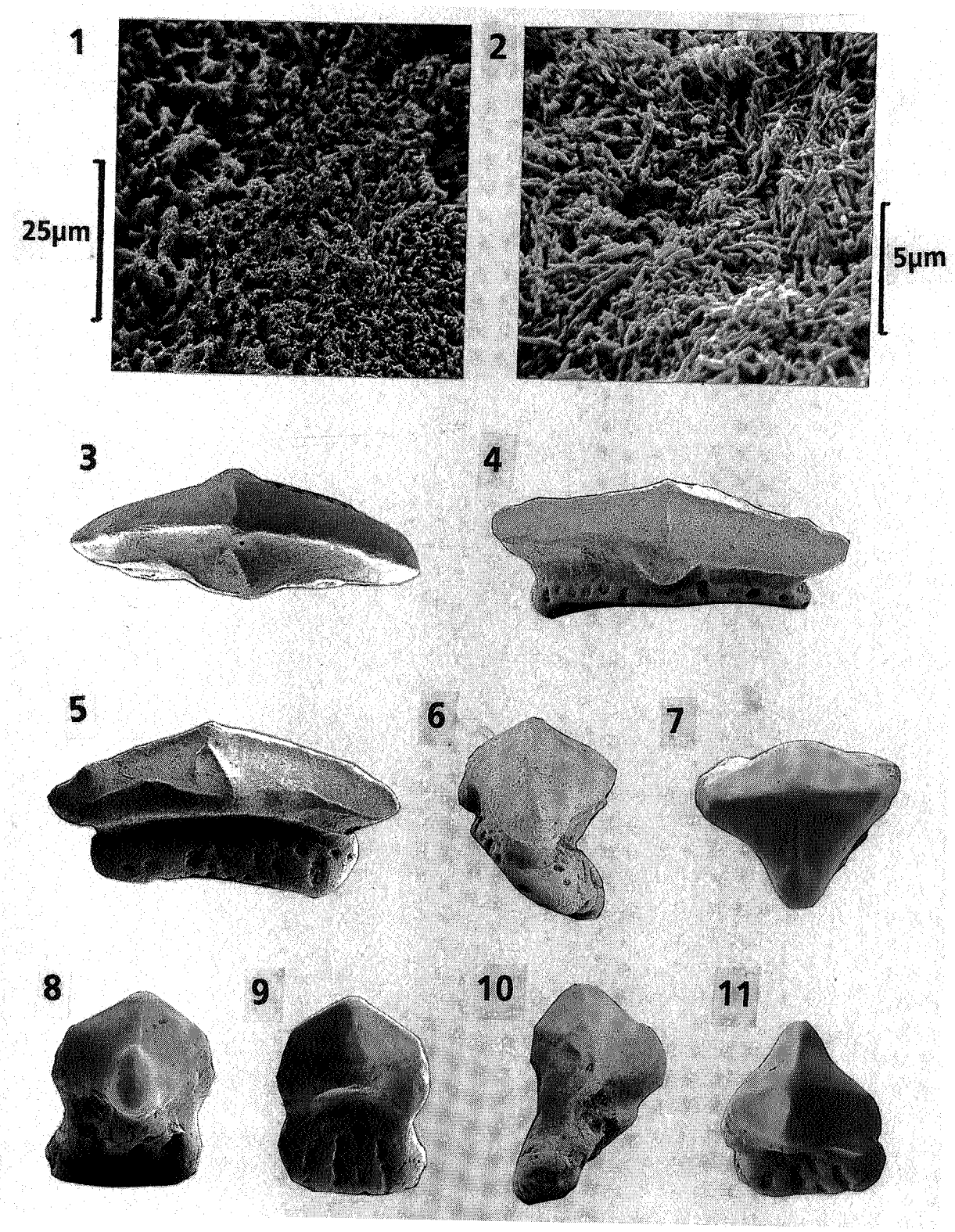


Plate 4. *Rhomphaiodon nicolensis* enameloid, and teeth of *Lissodus minimus* AGASSIZ from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port. Fig. 1 - Radial bunches of single crystallite tufts from deeply etched enameloid, x 1160: Fig. 2 - randomly-oriented single apatite crystallites close to the enameloid-dentine junction, x 5800. Figures 3-6, lateral tooth of *Lissodus minimus* AGASSIZ, SNP 1006, x 33.6. Fig. 3 - occlusal view; Fig. 4 - labial view; Fig. 5 - lingual view; Fig. 6 - lateral view. Figures 7-11, anterior tooth of *Lissodus minimus* AGASSIZ, SNP 1007, x 30; Fig. 7 - occlusal view; Fig. 8 - labial view; Fig. 9 - lingual view; Fig. 10 - lateral view; Fig. 11 - oblique occlusal view.

The age of the Upper Triassic vertebrate fauna from Attert (Province of Luxembourg, Belgium).

by C.J. DUFFIN (*) & D. DELSATE (**)

Abstract : Marine microvertebrates are used to discuss the age of the Upper Triassic fauna at Attert, which has yielded therapsid reptile and mammal teeth. While the combined ranges of individual taxa is Anisian to ? Sinemurian, the precise faunal composition is known only from "Rhaetic" deposits in north-west Europe.

Keywords : Chondrichthyes, Actinopterygii, Upper Triassic, Belgium.

Résumé : Les microvertébrés marins sont utilisés pour essayer de préciser l'âge de la faune du Trias supérieur d'Attert qui a également fourni des dents de Reptiles thérapsides et de Mammifères. Les extensions stratigraphiques des différents taxa recencés à Attert couvrent une période qui s'étend de l'Anisien au ? Sinémurien. Toutefois,seuls les dépôts "rhétiens" d'Europe du Nord Ouest présentent semblable association.

Mots-clefs : Chondrichthyes, Actinopterygii, Triasique Supérieur, Belgique.

Kurzfassung : Das Alter der oberen Triassischen fauna bei Attert, in der Therapsiden (Reptilia) und Zähne von Saugetieren gefunden wurden, wurde anhand von Meeresmicrovertebraten diskutiert. Wahrend die gesamten Serien der einzeinen Taxa Anis bis Sinemur sind, ist die genaue Zusammensetzung der Fauna nur aus "Rhaetische" Ablagerungen in Nordwesteuropa bekannt.

Schlüsselwörter : Chondrichthyes, Actinopterygii, Ober Trias, Belgien.

(*) C.J. DUFFIN, Collaborateur du Service Géologique de Belgique, 113 Shaldon Drive, Morden, Surrey SM4 4BQ, England.

(**) D. DELSATE, Collaborateur du Service Géologique de Belgique, Centre de Recherches Lorraines, 5 Rue du Quartier, B - 6792 Battincourt, Belgium.

1. INTRODUCTION

In 1969, MONTEYNE remarked upon the paucity of exposure of Rhaetic rocks in Bas-Luxembourg, and described what he considered to be a reference section at Attert (Text figure 1).He considered that the basal 8.8m of sands, clays and subsidiary conglomerates represented the Grès de Mortinsart.The overlying marls (3.6 m) were attributed to the Marnes de Levallois, followed by 0.75 m of the basal Hettangian (Early Jurassic) Marnes de Helmsange. Occasional unspecified fish remains (teeth and scales) were found in association with bivalves (including *Rhaetavicula contorta* (PORTLOCK, 1843; MONTEYNE, 1969:2), fragmentary echinoderm remains and some vegetable matter in the Grès de Mortinsart. The Marnes de Levallois yielded teeth of "*Saurichthys acuminatus, A. longiconus, Sphaerodus sp.*" and otoliths (MONTEYNE, 1969:3). Although he did not discuss the age of the section in detail, MONTEYNE concluded that it was Rhaetic, presumably on the basis of his detailed knowledge of local stratigraphy, and the occurrence of *Rhaetavicula contorta* and *Birgeria acuminata* (AGASSIZ, 1839) (=*Saurichthys acuminatus*).

Collaborators of the Service Géologique de Belgique based at the Centre de Recherches Lorraines, Ethe-Buzenol, recently sampled deposits in the Attert region for microvertebrates and were rewarded with the discovery of therapsids and mammals (WOUTERS, LEPAGE & DELSATE, 1985). These authors prefer a Norian age, remarking that the Rhaetic is inadequately defined, particularly in the Germanic Basin.
The object of this paper is to present a faunal list for the vertebrates recovered from Attert, and currently held in the private collections of J-C. LEPAGE and D. DELSATE at the Centre de Recherches Lorraines, Ethe-Buzenol. This list contributes to the discussion concerning the age of the mammals and therapsids.DELSATE (in preparation) has identified the Harmiyid *Thomasia* within the fauna.



Text-figure 1. Map to show the location of the Attert section.

2. FAUNAL LIST.

Class Chondrichthyes HUXLEY, 1880
Subclass Elasmobranchii BONAPARTE, 1838

Indeterminate elasmobranch -7 placoid scales 41 scales.

Cohort Euselachii HAY, 1902
Superfamily Hybodontoidea ZANGERL, 1981

Family Hybodontidae OWEN, 1846

Hybodus minor AGASSIZ, 1837 - 488 teeth.
Gen. et sp. nov. - 4 teeth.

Family Polyacrodontidae GLUCKMAN, 1964

Lissodus minimus (AGASSIZ, 1834) - 690 teeth.
Polyacrodus cloacinus (QUENSTEDT, 1858)- 7 teeth.

Family Pseudodalatiidae REIF, 1978

Pseudodalatias barnstonensis (SYKES, 1971) -12 teeth of which 6 are from the lower dentition and 6 from the upper.

Indeterminate hybodontoid scales - 18 stud-like, 6 compound.

Superfamily Ctenacanthoidea ZANGERL, 1981

Indeterminate ctenacanthoid - 11 scales.

Subcohort Neoselachii COMPAGNO, 1977

Indeterminate neoselachian - 4 vertebrae.

Class Actinopterygii
Subclass Holostei
Order Semionotiformes

Family Semionotidae

Sargodon tomicus PLIENINGER, 1847 - 127 teeth.

Order Perleidiformes

Family Colobodontidae

Colobodus sp. - 14 teeth.

Order Palaeonisciformes

Family Birgeriidae ALDINGER, 1937

Birgeria acuminata (AGASSIZ, 1839) - 287 teeth.

Family Palaeoniscidae VOGT, 1852

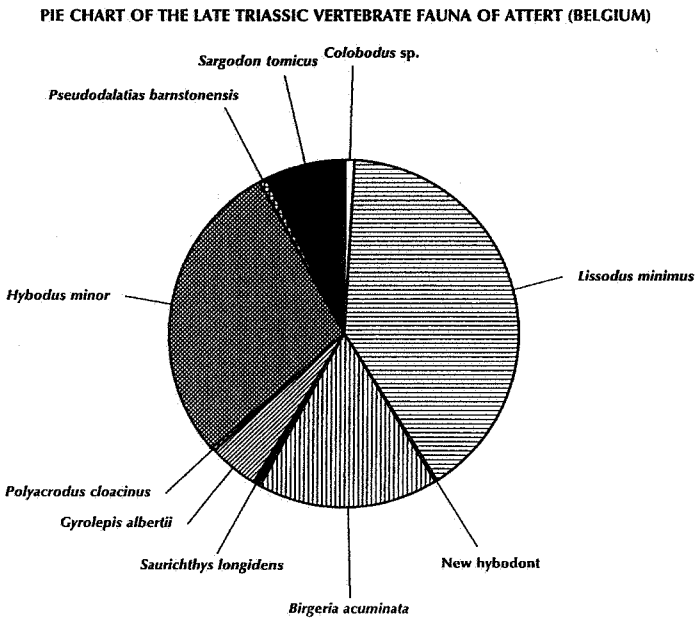
Gyrolepis albertii AGASSIZ, 1835 - 78 teeth, 1005 scales.

Order Saurichthyiformes

Family Belonorhynchidae WOODWARD, 1888

Saurichthys longidens AGASSIZ, 1834 - 11 teeth.

A pie chart showing the proportional representation of the taxa cited above is given in Text-figure 2. Such results cannot be taken as being a true indication of species representation because of vastly differing potentials for entry into the fossil record; sharks continually shed and replace their teeth throughout life, whereas the tooth of an actinopterygian usually represents the death of an individual.



Text-figure 2. Pie chart showing the proportional representation of vertebrate fossils from the "Rhaetic" of Attert.

3. DISCUSSION

The list of microvertebrate fossils given above should be considered provisional. Further taxa may well be discovered in washed, graded, but currently unsorted residues. Figure 2 illustrates proportional species diversity for the deposit.

a. Selachians.

Pseudodalatias barnstonensis SYKES, 1971
(Plate 1, figs. 1, 2)

This species was first described from isolated teeth recovered from acid prepared bone bed residues from stratified marine deposits in the Penarth Group (Westbury Formation, "Rhaetic") exposed at Barnstone in Nottinghamshire. The labio-lingually compressed, upright, triangular lower teeth and the acicular-crowned upper teeth with bifid roots show striking similarity to teeth of extant squaloid sharks such as *Dalatias licha* (Kitefin Shark). For this reason SYKES (1971) assigned the Rhaetic specimens to the same genus as "*Dalatias barnstonensis*". Examination of the enameloid ultrastructure by REIF (1978) yielded results resembling the hybodont condition. The Upper Triassic species was accordingly designated generic distinction, removed from the neoselachians ("modern level" sharks) and tentatively grouped with the hybodonts. The morphological similarities between the two dentitions were thus assumed to be due to convergent evolution. *Pseudodalatias barnstonensis* has now been described from a number of British "Rhaetic" localities (SYKES 1974a; DUFFIN 1980), as well as from the Grès de Mortinsart of Habay-la-Vieille in Belgium (DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS, 1983). Furthermore, articulated dental strips have been found in the Calcare di Zorzino limestones (Norian, Upper Triassic) at Cene in the Lombardy Alps, northern Italy (TINTORI, 1980). *Pseudodalatias* therefore ranges from Norian to Rhaetian.

Hybodus minor AGASSIZ, 1837
(Plate 1, fig. 3)

This species was originally described from a dorsal finspine and teeth from the Penarth Group of western England. It is widespread in the north-west European "Rhaetic", being recorded in Wales, Scotland, Germany, France, Switzerland and Austria (cf. DEECKE, 1926), as well as from Habay-la-Vieille in south-east Belgium (DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS, 1983). OERTLE (1926) further records *H. minor* from the Lettenkohlesandstein (Middle Norian), and STRUCKMANN (1871) reports its presence in the Upper Muschelkalk (Ladinian) of Germany, although these records require verification. DUFFIN (in press) describes *H. minor* in some detail from the Steinmergelgruppe (Middle Norian) of Medernach in Luxembourg. Thus, *H. minor* ranges from the Ladinian to the Rhaetian.

Teeth of a new hybodont genus
(Plate 2, fig. 1)

These teeth, cited in the above faunal list for Attert, will be described elsewhere. They show a range of morphological variation which resembles that of extant basking sharks (*Cetorhinus*). Similar teeth have been described by DUFFIN (1980) from the Holwell fissure filling (Somerset, England), and stratified British Penarth Group deposits. They have also been cited in the faunal list for the "Rhaetic" of Habay-la-Vieille by DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS (1983:313) under the name "*Polyacrodus* sp. nov. 2". Teeth of species therefore suggest Rhaetian age.

Lissodus minimus (AGASSIZ, 1834)
(Plates 3, figs. 1, 2)

This species has recently been redescribed as part of a revision by DUFFIN (1985). It is very common in the Penarth Group of Britain, and has also been recorded from the "Rhaetic" of France, Belgium , Germany, Switzerland, Austria and Poland (DEECKE, 1926; DUFFIN & GAZDZICKI, 1977; DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS, 1983). Further records (requiring corroboration) have also been made from the Hauptmuschelkalk, Trochitenkalk, Keuperdolomit and Dachsteinkalk of Germany (cf. DEECKE, 1926). The range displayed by *L. minimus* thus appears to be Ladinian to Rhaetian.

Polyacrodus cloacinus (QUENSTEDT, 1858)
(Plate 2, fig. 2)

The teeth are long (up to 30 mm) with a multicuspid crown, which does not easily survive the rigours of sedimentary transportation. Originally described from the "Rhaetic" of Germany, it has also been recorded from Switzerland, France, Britain, Belgium, and possibly Poland (DEECKE, 1926; DUFFIN & GAZDZICKI, 1977; DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS, 1983). The species is difficult to distinguish from teeth of *Hybodus raricostatus* AGASSIZ, 1843 which is known from the basal Jurassic (Hettangian and Sinemurian) of Lyme Regis (Dorset, southern England). WOODWARD (1889:257) tentatively records *P. cloacinus* from the Lower Jurassic, making its range Rhaetian to ? Sinemurian.

Other ichthyodorulites

The placoid, hybodontoid, ctenacanthoid and indeterminate selachian scales (Plate 2, fig. 3) listed from Attert contribute little to the age of the fauna. Suffice it to say that the scale types closely resemble those described by SYKES (1974a) and REIF (1978b) from the British and German "Rhaetic" respectively.

The indeterminate neoselachian vertebrae closely resemble specimens from the British and Belgian "Rhaetic" (DUFFIN 1980; DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS, 1983).

We have found no specimens resembling *Hybodus longiconus* as recorded from Attert by MONTEYNE (1969). According to DEECKE (1926), the species ranges from the Upper Muschelkalk (Ladinian) to the Rhaetian in Germany, although an extensive review of "Rhaetic" vertebrate faunas (DUFFIN 1980) failed to substantiate the latter records. It is quite possible for isolated fragmentary crowns of *H. cloacinus* to be mistaken for *H. longiconus*.

b. Actinopterygians.

Sargodon tomicus (PLIENINGER, 1847) has been described on the basis of both incisiform and molariform teeth from the "Rhaetic" of Britain, France, Belgium, Germany, Switzerland, Austria and Poland (DEECKE, 1926; DUFFIN & GAZDZICKI, 1977; DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS, 1983). It has also been recorded from the Upper Muschelkalk (Ladinian) and Lettenkohle (Carnian) of Germany (cf. DEECKE, 1926), and complete, articulated specimens have been described from the Calcare di Zorzino (Middle Norian) and Argilliti di Riva di Solto (?Upper Norian) of the Italian Lombardy Alps (TINTORI, 1983). The range of the species is thus Ladinian to Rhaetian. The record of "*Sphaerodus* sp." made by MONTEYNE (1969) most likely refers to molariform teeth of *Sargodon tomicus*.

The conical teeth of *Birgeria acuminata, Saurichthys longidens* and *Gyrolepis albertii* are all very similar to each other (Plates 4, figs. 1-3) and a host of species of *Saurichthys* which are common in the European Upper Triassic, leading to a certain lack of confidence in some published records. All three taxa are well established from the "Rhaetic" of Britain, France, Belgium and Germany (DEECKE, 1926; DUFFIN, 1980; DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS, 1983). *Birgeria acuminata* is reported from Upper Muschelkalk (Ladinian) to Rhaetian rocks, while *Saurichthys longidens* is known only from the Upper Lettenkohle (Carnian to Norian) outside the Rhaetic (cf. DEECKE, 1926). *Gyrolepis albertii* has distinctive scales, and is reported from Lower Muschelkalk (Anisian) to Rhaetian sediments.

Colobodus is represented by over 18 species in the Upper Triassic and is in need of redescription and taxonomic review. The current state of knowledge means that the teeth recorded from Attert are of little significance in determining stratigraphic position.

4. CONCLUSIONS

From the above discussion, individual faunal components from the microvertebrates recovered from Attert show stratigraphic ranges from Anisian to possibly Sinemurian age (Table 1). At first glance it would seem that the age of the fauna cannot be resolved beyond "Upper Triassic". If the fauna is taken as a whole, however, the combination of taxa is unique to the north west European "Rhaetic". While certain species may have cohabited Norian or even Carnian seas, only "Rhaetic" deposits show the full diversity recorded at Attert.

key : X = taxon present ? = literature record requires verfication	Selachians					Actinopterygians			
	Pseudodalatias barnstonensis	*Hybodus minor*	New hybodont	*Lissodus minimus*	*Polyacrodus cloacimus*	*Sargadon tomicus*	*Birgeria acuminata*	*Saurichthys longidens*	*Gyrolepis albertii*
Early Jurassic									
Sinemurian					?				
Hettangian									
Late Triassic									
"Rhaetian"	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Norian	x	x		?		x	x	x	x
Carnian		?		?		x	x	x	x
Middle Triassic									
Ladinian		?		?		x	x		x
Anisian									x

Table 1. Stratigraphic ranges of the microvertebrates discovered at Attert.

Faunal composition is very similar to that recorded for the Grès de Mortinsart at Habay-la-Vieille (DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS, 1983); all of the taxa recorded at Attert are also known from Habay. The latter fauna contains additional taxa, also typical of other north-west European "Rhaetic" faunas, which have not so far been recovered from Attert. These might be discovered in the future to offer confirmatory evidence as to the Rhaetian age suggested here, and might include teeth of the hybodont shark listed as "*Polyacrodus* sp. nov. 1" by DUFFIN, COUPATEZ, LEPAGE & WOUTERS (1983:313), teeth of the neoselachian *Vallisia coppi* DUFFIN (1981) and fin spines of *Nemacanthus monilifer* AGASSIZ (1843). In addition, teeth of the dipnoan *Ceratodus latissimus* AGASSIZ (1843), as yet unrecorded in the Belgian Rhaetic, might be found.

Thus, the microvertebrate fauna of Attert is most consistent with a "Rhaetic" age, as suggested by MONTEYNE (1969) rather than Norian as preferred by WOUTERS, LEPAGE & DELSATE (1985). However, as these latter authors remark, the "Rhaetic" is ill-defined, and there is debate over the validity of the Rhaetian as the uppermost Stage of the Triassic (cf. DUFFIN, in press).

On a finer level, correlations with the Grès de Mortinsart at Habay-la-Vieille, Westbury formation (Penarth Group) in Great Britain, and parts of the German and Austrian Dachsteinkalk would seem reasonable on the basis of the structure of the Attert marine vertebrate fauna so far as it is currently known.

ACKNOWLEDGMENTS

Special thanks are due to the late Mr. G. WOUTERS (Boitsfort) for his invaluable help in collecting and preparing the sediments from Attert. The specimens collected are housed at the Centre de Recherches Lorraines. Mr. D. WARD (Orpington) critically read the manuscript, and helped with preparation of the text-figures, using his Xerox desk-top publishing system. Mrs. S. MILLION kindly helped with the German summary.Thanks to Dr. Prof. P. BULTYNCK for providing access to the SEM of the I.R.S.N.B. and J. CILLIS for realizing them.

BIBLIOGRAPHY

AGASSIZ, L. (1833-1843). - *Recherches sur les Poissons fossiles.* 5 vols., 1420 pp. suppl. Neuchatel.

DEECKE, W. (1926). - *Pisces Triadici.* Fossilium Catalogus, **33**, 201 pp. Berlin.

DELSATE, D. & LEPAGE, J.C., (1991). - *Requins et Raies en Lorraine: un aperçu de l'évolution des Sélaciens du Rhétien au Bajocien.* Geolog. Magazine **3**, Octobre 1991, 2 rue de la Scierie, F-57100 Thionville.

DUFFIN, C,J. (1980). - *Marine Vertebrates from the north-west European Rhaetic (Upper Triassic).* - 326 pp. Unpublished Ph.D. Thesis, London University.

DUFFIN, C.J, (1982a). - *A palaeospinacid shark from the Upper Triassic of south-west England.* Zoological Journal of the Linnean Society, **74** (1), 1-7, 2 figs. London.

DUFFIN, C.J. (1982b). - *Teeth of a new selachian from the Upper Triassic of England.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, **1982 (3)**, 156-166, 4 figs., 1 table. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. (1985). - *Revision of the hybodont selachian Lissodus BROUGH (1935).* Palaeontographica Abt. A, **1985**, 105-152, 27 figs., 7 pls., table. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. (1991, in press). - *Mesozoic Chondrichthyan faunas. 1. Middle Norian (Upper Triassic) of Luxembourg.* Palaeontographica Abt. A.Stuttgart.

DUFFIN, C.J., COUPATEZ, P., LEPAGE, J.-C., & WOUTERS, G. (1983). - *Rhaetian (Upper Triassic) marine faunas from "Le Golfe du Luxembourg" in Belgium (Preliminary note).* Bulletin de la Société belge de Géologie, **92 (4)**, 311-315, 4 figs., 1 table. Brussels.

DUFFIN, C.J. & GAZDZICKI, A. (1977). - *Rhaetian fish remains from the Tatra Mountains.* Acta Geologica polonica, **27 (3)**, 333-348, 10 figs., 2 pls. Warsaw.

MONTEYNE, R. (1969). - *Une Coupe de Référence dans le Rhétien du Bas-Luxembourg Belge.* Service Géologique de Belgique - Professional Paper, **2**, 6pp. Brussels.

OERTLE, G. (1928). - *Das Vorkommen von fischen in der Trias Württembergs.* Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie Beit. Bd., Abteilung B, **60**, 325-472, pls. 30-32. Stuttgart.

PLIENINGER, T. (1847). - *Zähne aus der oberen Grenzbreccie des Keupers bei Degerloch und Steinbronnen.* Jahreshefte des Vereins für Vaterlandische Naturkunde in Württemberg. **3**, 164-167.

QUENSTEDT, F.A. (1858). - *Der Jura.* vi + 842 pp., 42 figs., 100 pls. Tübingen.

REIF, W.-E. (1978a). - *Tooth enameloid as a taxonomic criterion : 2. Is "Dalatias barnstonensis" SYKES, 1971 (Triassic, England) a squalomorphic shark.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte., **1978**, 42-58. Stuttgart.

REIF, W.-E. (1978b). - *Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks.* Paläontologisches Zeitschrift, **52 (1/2)**, 110-128. Stuttgart.

STRUCKMANN, C. (1871). - *Notiz über die fisch- und Saurier-Reste aus dem oberen Muschelkalke von Warberg am Elm im Herzogthum Braunschweig.* Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **23**, 412-416. Berlin.

SYKES, J.H. (1971). - *A new Dalatiid fish from the Rhaetic Bone Bed at Barnstone, Nottinghamshire.* Mercian Geologist, **4 (1)**, 13-22. Nottingham.

SYKES, J.H. (1974a). - *Teeth of Dalatias barnstonensis in the British Rhaetic.* Mercian Geologist, **5 (1)**, 39-48. Nottingham.

SYKES, J.H. (1974b). - *On elasmobranch dermal denticles from the Rhaetic Bone Bed at Barnstone, Nottinghamshire.* Mercian Geologist, **5 (1)**, 49-64. Nottingham.

TINTORI, A. (1980). - *Teeth of the Selachian genus Pseudodalatias SYKES, 1971 from the Norian (Upper Triassic) of Lombardy.* Rivista Italiani di Paleontologia e Stratigrafia , **86 (1)**, 19-30, 1 pl. 3 figs. Milano.

TINTORI, A. (1983). - *Hypsisomatic Semionotidae (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy (N. Italy).* Rivista Italiani di Paleontologia e Stratigrafia , **88 (3)**,(1982) 417-442, 3 pls. 3 figs. Milano.

WOODWARD, A. SMITH. (1889). - *Catalogue of the fossil fishes in British Musem (Natural History). 1. Elasmobranchii.* xliv + 474 pp., 17 pls. London.

WOUTERS, G., LEPAGE, J.-C., & DELSATE, D. (1985). - *Nouveau Gisement de Thérapsides et Mammifères dans le Trias Supérieur d'Attert, en Lorraine Belge.* Bulletin de la Société belge de Géologie, **94 (4)**, 251-253, 2 pls. Brussels.

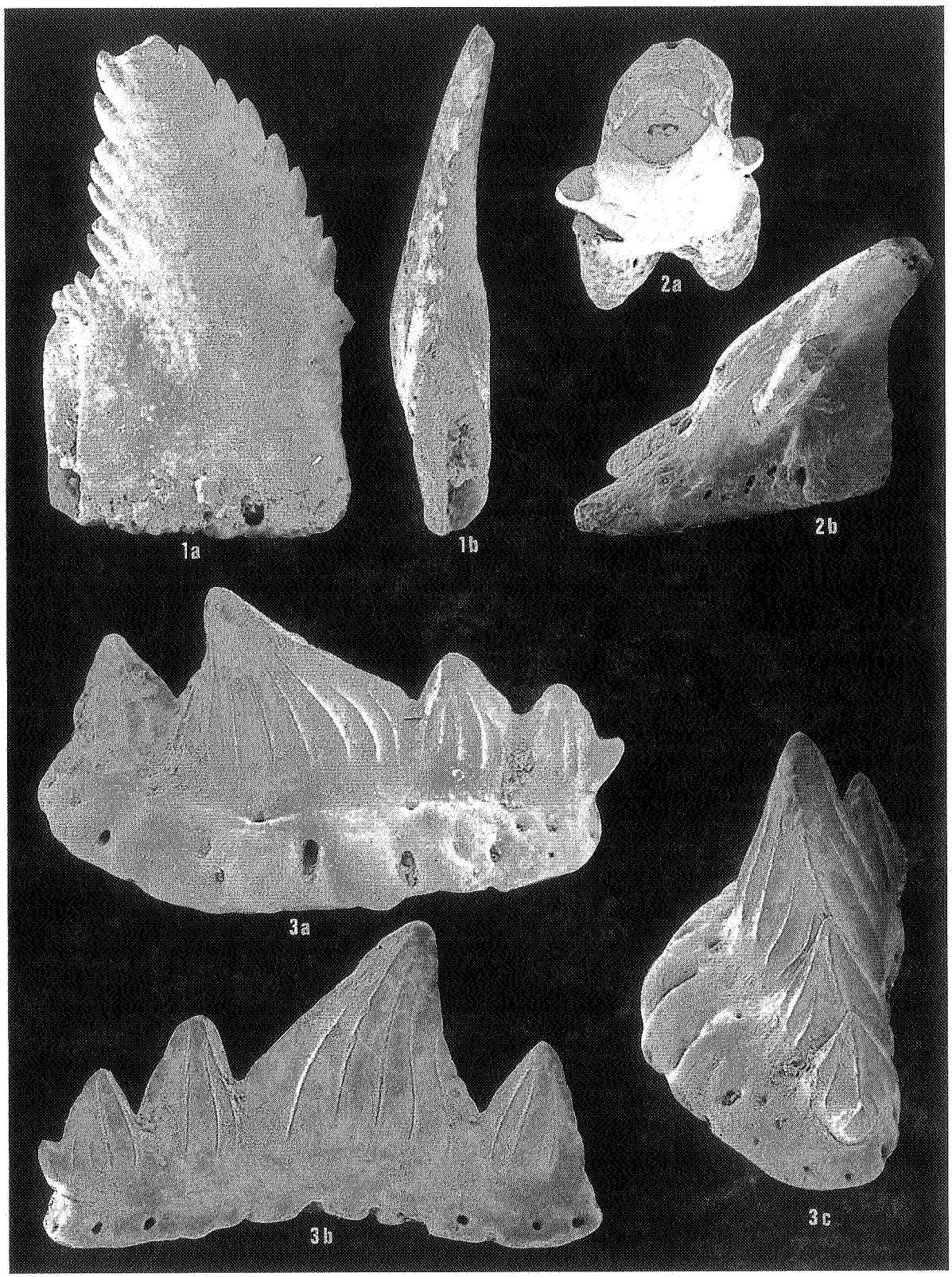


Plate 1.

1 : *Pseudodalatias barnstonensis* : a. lower tooth, b. profile of lower tooth x 83.
2 : *Pseudodalatias barnstonensis* : a. upper tooth, occlusal view; b. profile of upper tooth x 123.
3 : *Hybodus minor* : a. lingual view, b. labial view, c. distal oblique view x 139.

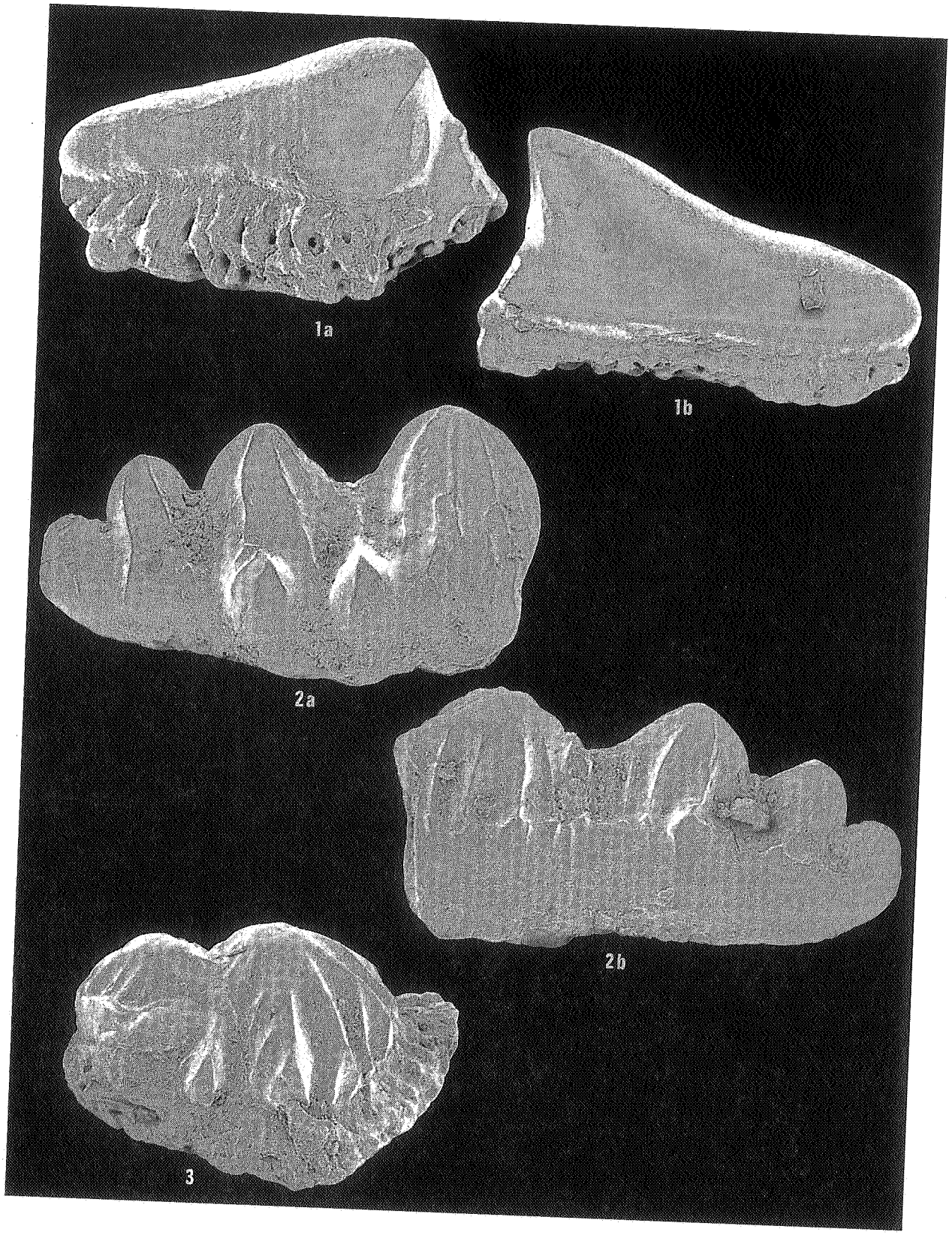


Plate 2.

1 : indeterminate hybodontid : a. lingual view, b. labial view x 139.
2 : *Polyacrodus cloacinus* : fragment; a. lingual view, b. labial view x 73.
3 : indeterminate stud-like hybodontoid scale x 139.

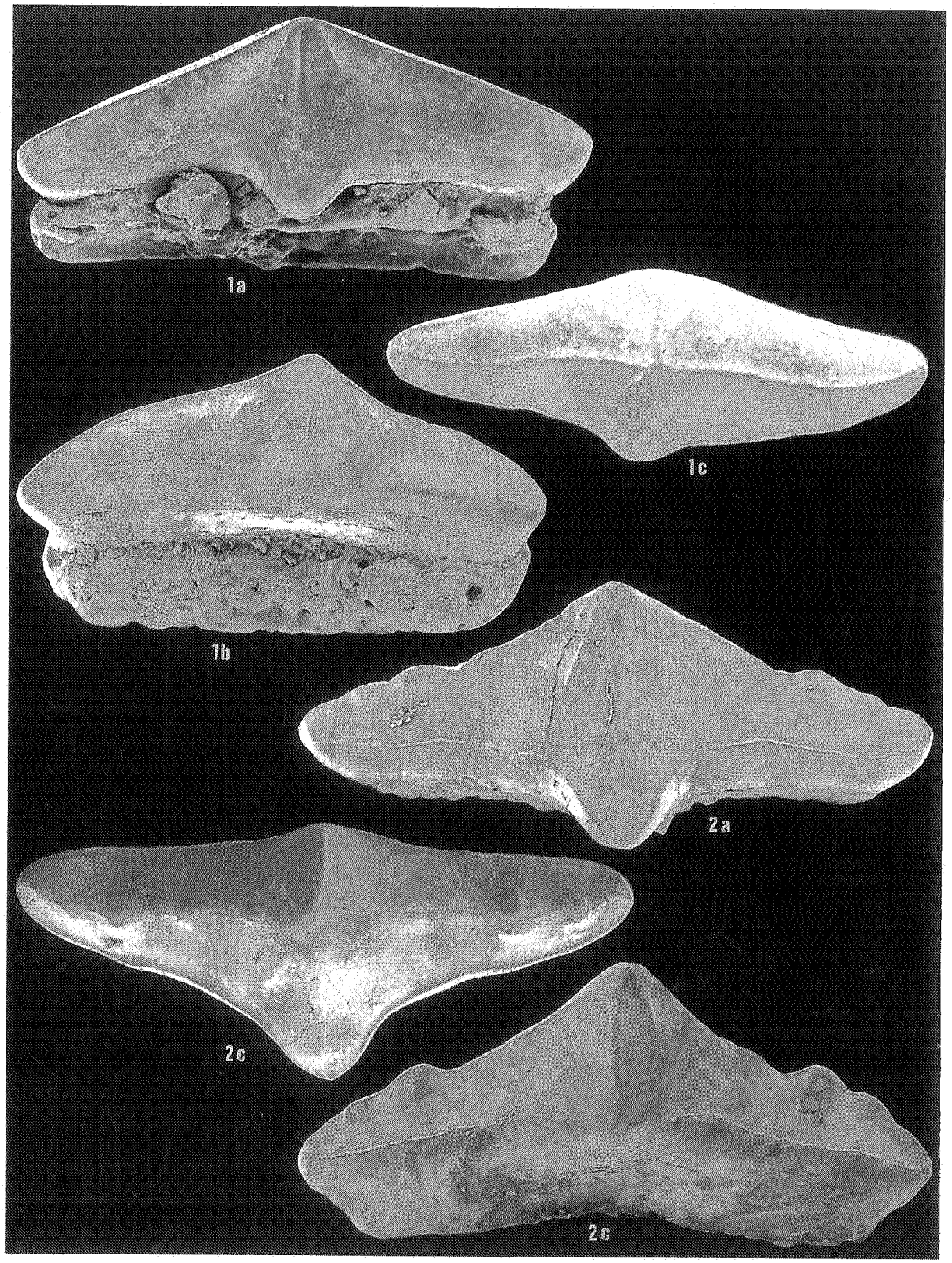


Plate 3.

1 : *Lissodus minimus* : a. labial view, b. lingual view, c. occlusal view x 108.
2 : *Lissodus minimus* : a. labial view, b. lingual view, c. occlusal view x 108.

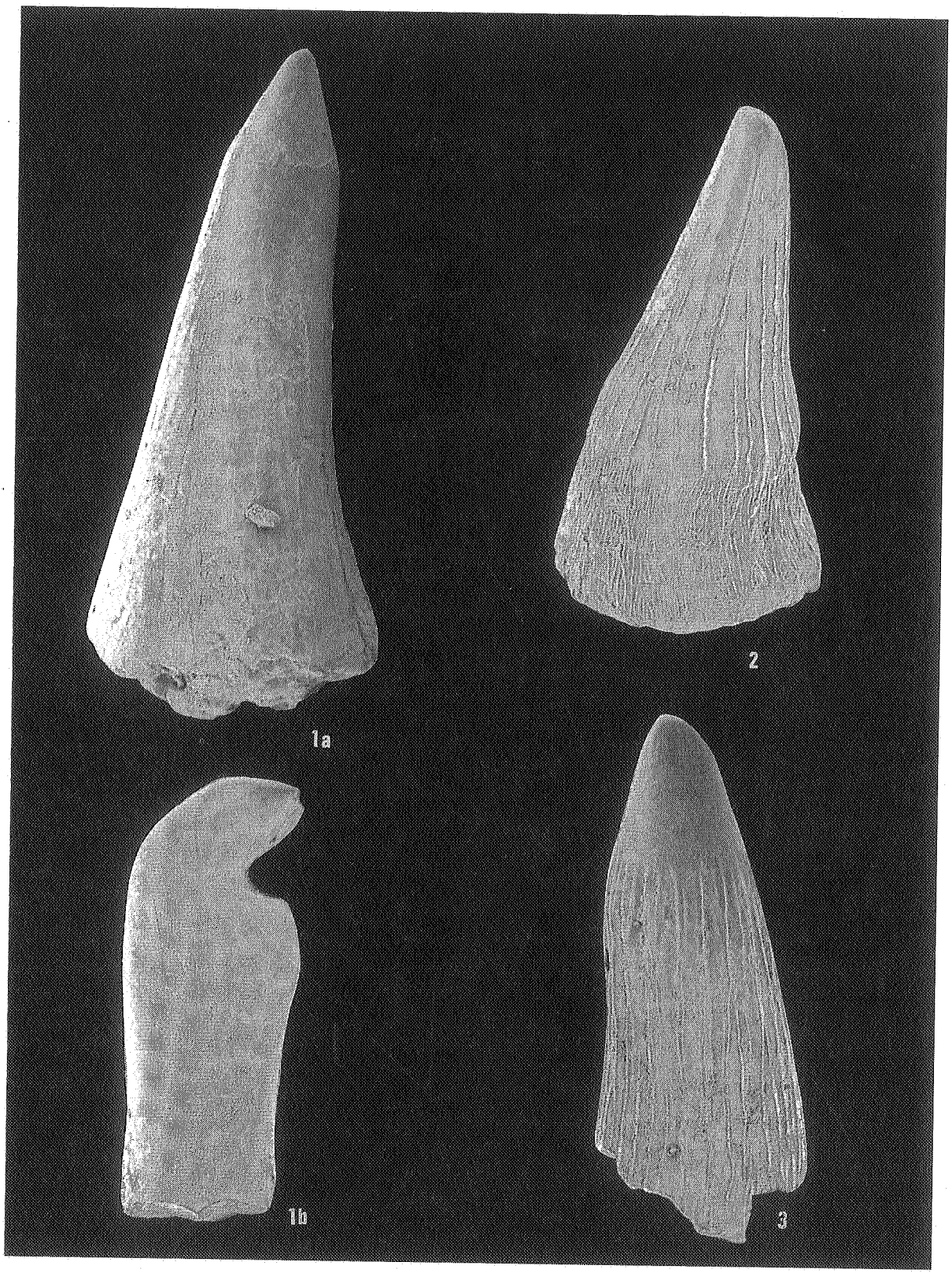


Plate 4.

1 : *Gyrolepis albertii* : a. tooth x 123; b. pharyngeal hook x 139.
2 : *Birgeria acuminata* : tooth x 83.
3 : *Saurichthys longidens* : tooth x 83.

Teeth of *Hybodus* (Selachii) from the Early Jurassic of Lyme Regis, Dorset (southern England) : preliminary note.

by C. J. DUFFIN (*)

Abstract : The tooth crowns of (?) *Hybodus cloacinus, H. raricostatus, H. medius, H. delabechei* and *H. reticulatus*, all from the Sinemurian (Early Jurassic) of Lyme Regis are briefly described. An initial attempt at differential diagnoses is offered in order to assist the identification of isolated tooth crowns from washed samples of Sinemurian sediments.

Keywords : Chondrichthyes, Hybodontiformes, Lower Jurassic, England.

Résumé : Les couronnes dentaires de (?) *Hybodus cloacinus, H. raricostatus, H. medius, H. delabechei* et *H. reticulatus*, toutes espèces provenant du Sinémurien (Jurassique inférieur) de Lyme Regis sont brièvement réexaminées. Une diagnose différentielle facilitant l'identification des couronnes isolées récoltées dans d'autres sédiments sinémuriens est proposée.

Mots-clefs : Chondrichthyes, Hybodontiformes, Jurassique Inférieur, Angleterre.

Kurzfassung : Die Zähnkronen von ? *Hybodus cloacinus, H. raricostatus, H. medius, H. delabechei* und *H. reticulatus*, alle aus dem Sinemur (unterer Jura) von Lyme Regis, werden kurz beschrieben.

Schlüsselwörter : Chondrichthyes, Hybodontiformes, Unter Jura, England.

(*) C.J. DUFFIN, collaborateur du Service Géologique de Belgique, 113 Shaldon Drive, Morden, Surrey SM4 4BQ, England.

1. INTRODUCTION

The Sinemurian (Early Jurassic) succession of interbedded black shales and limestones at Lyme Regis in Dorset (southern England) has yielded a diverse association of vertebrate fossils for over 150 years. The bulk of our knowledge of the Sinemurian chondrichthyan fauna is based upon specimens collected from this locality (eg. AGASSIZ, 1837-1843). The material includes a considerable number of articulated partial skeletons, as well as isolated teeth, fin spines and cephalic spines. There have been occasional descriptions of isolated elements of the chondrichthyan dermal skeleton from continental Europe, but the Lyme Regis fauna has acted as an essential reference. The chondrichthyan fauna from Lyme Regis can be summarized as follows:

Hybodont sharks

? *Hybodus cloacinus* QUENSTEDT, 1858 represented by teeth (cf. WOODWARD, 1889:256).

Hybodus raricostatus AGASSIZ, 1843 - teeth and possibly the skull and branchial cartilages of a juvenile (WOODWARD, 1889:258).

Hybodus delabechei (CHARLESWORTH, 1839) - articulated dentitions, cranial, fin and appendicular skeletons (AGASSIZ, 1803; DAY, 1865; WOODWARD, 1889).

Hybodus pyramidalis AGASSIZ, 1843, based on a group of displaced teeth, was placed in junior synonymy with this species by WOODWARD (1889: 259).

Hybodus medius AGASSIZ, 1843 - articulated dentitions, cranial and post-cranial material (WOODWARD 1889:260).

Hybodus reticulatus AGASSIZ, 1837 - articulated dentitions, cranial and post-cranial remains (WOODWARD 1889; MAISEY, 1987). *Hybodus formosus* AGASSIZ (1837), based upon a dorsal fin spine, may be a junior synonym of this species (WOODWARD, 1889:266).

Acrodus nobilis AGASSIZ, 1837 - articulated dentitions with associated cartilages (WOODWARD, 1889:280). WOODWARD (1889:283) incorporated *Acrodus latus* AGASSIZ (1839) (based upon two isolated teeth), *Acrodus gibberulus* AGASSIZ (1839) (based upon teeth) and *Acrodus arietis* QUENSTEDT (1858) (based upon isolated teeth) into this species by synonymy.

Acrodus anningae AGASSIZ, 1839 - articulated dentitions, associated cartilages and dorsal fin spines (WOODWARD, 1889).

Neoselachian sharks

Palaeospinax priscus (AGASSIZ, 1843) - complete articulated specimens with dentition and dorsal fin spines intact (EGERTON, 1872; WOODWARD, 1889; MAISEY, 1977; DUFFIN & WARD, in press).

Palaeospinax occultidens (DUFFIN & WARD, in press) - complete articulated specimens with dentition and dorsal fin spines (EGERTON, 1872).

Agaleus dorsetensis DUFFIN & WARD, 1983 - isolated teeth.

Squalorajoid holocephalans

Squaloraja polyspondyla (AGASSIZ, 1836) - complete articulated skeletons (PATTERSON, 1965; see DUFFIN, 1983 for a guide to the literature).

Squaloraja tenuispina WOODWARD (1886) - known from a single frontal clasper.

Myriacanthid holocephalans

Myriacanthus paradoxus AGASSIZ, 1836 - articulated skull fragments, tooth plates and dorsal fin spines (WOODWARD, 1891; PATTERSON, 1965).

Metopacanthus granulatus (AGASSIZ, 1837) - articulated cranial fragments, tooth plates and dorsal fin spines (WOODWARD, 1891; PATTERSON, 1965).

Recurvacanthus uniserialis DUFFIN, 1981 - based upon a single isolated dorsal fin spine.

In addition to these records from Lyme Regis, the following additional Sinemurian chondrichthyans have been described from continental Europe :

Neoselachian sharks

Palaeospinax pinnai DUFFIN, 1987 - associated teeth and dermal scales from Osteno (Lombardy, northern Italy).

New genus and species (DUFFIN, MS) - a number of articulated skeletons from Osteno (Lombardy, northern Italy).

Myriacanthid holocephalans

Halonodon warneri DUFFIN, 1980 - isolated tooth plates, frontal clasper and dorsal fin spine from Huombois, Belgium.

Chimaeropsid holocephalans

Chimaeropsis foussi CASIER, 1959 - a single incomplete toothplate from Ethe, Belgium.

2. DESCRIPTIONS

The teeth of the hybodont shark species from Lyme Regis are in considerable need of review. Scant attention has been paid to them since their original description and the review of WOODWARD (1889). It is difficult to distil differential diagnoses from the available literature.

H. reticulatus provides a sobering example of the difficulties involved. It is considered to be the type species of *Hybodus* (WOODWARD, 1916; MAISEY, 1987). MAISEY (1987) figured a number of teeth of *H. reticulatus*, describing the enameloid ultrastructure and dental histology, plus aspects of the root vascularization. The tooth architecture was not described by MAISEY, but formed the basis of his diagnosis for the species. Furthermore, he assigned several specimens to *H. reticulatus* that were previously identified (WOODWARD, 1889) as *H. raricostatus* or *H. delabechei*. This action was taken since he considered "the tooth morphology to be more like that of *H. reticulatus*" (MAISEY, 1987:7). No attempt was made to justify this opinion, to provide differential diagnoses or to compare the dental morphology of *H. reticulatus* with that of contemporaneous hybodont sharks. He does make the undefended comment that "since other specimens of *H. delabechei* and *H. raricostatus* equal those of *H. reticulatus* in size, these species are still considered distinct on the basis of tooth morphology" (MAISEY, 1987:7).

Attempts to identify isolated hybodont teeth from the Belgian Sinemurian (DELSATE & DUFFIN, in press, this volume) has necessitated a re-examination of the Lyme Regis material. Revision of the Lyme Regis hybodonts is in hand (DUFFIN, in preparation). The identifications made in the present paper should be considered preliminary, being based upon a rather cursory initial appraisal of available specimens (including type and figured material) from Lyme Regis.

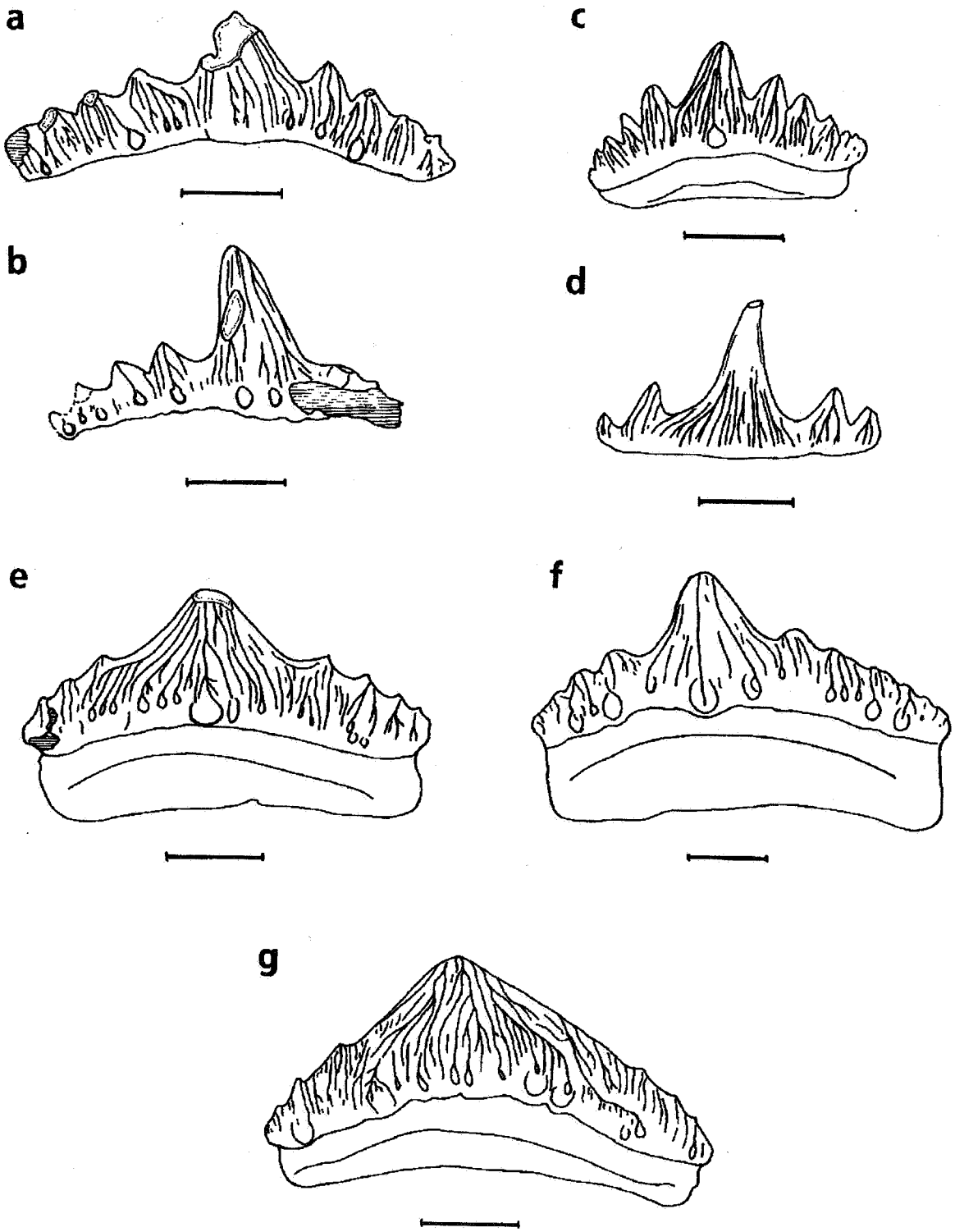
The greatest difficulty lies in the definition and distinction of *H. reticulatus, H. raricostatus, H. delabechei* and *H. cloacinus*. Heterodonty in the dentitions of these species is considerable, especially with respect to tooth dimensions, number and development of lateral cusplets, and details of the coronal ornament. It is quite probable that a certain amount of synonymy exists. The following preliminary comments can be made :

1. *Hybodus cloacinus* QUENSTEDT, 1858; Rhaetian of Britain, France, Belgium, Germany and Switzerland.
(Text-figures 1a-b)

The teeth of this species are very slender and elongate (up to 25 mm mesiodistally) with a multicuspid crown. The central cusp is moderate to high, quite slender and has weak cutting edges. Vertical ridges ascend the central cusp on both labial and lingual faces, originating from the top of the crown shoulder. The ridges may extend to the cusp apex and may bifurcate basally. A well developed labial node is commonly developed at the base of the central cusp. The central cusp is angled lingually from the crown base, and may show a small amount of distal inclination in lateral teeth. There are three to four pairs of fairly low stubby lateral cusplets; they are about one quarter of the height of the central cusp. The lateral cusplets decrease in height mesially and distally, and are ornamented by moderate vertical ridges both labially and lingually. These vertical ridges have a moderately dense distribution may bifurcate basally and often attain the cusplet apices. Labial nodes are commonly developed as swollen bases to the vertical ridges at the level of the crown shoulder. There is no lingual shelf (i.e., flattened surface) formed along the lingual crown shoulder. The root is not commonly preserved.

2.(?) *Hybodus cloacinus* QUENSTEDT,1985; British Sinemurian (P.39785).
(Text-figure 1c)

The teeth of this specimen are up to 15 mm in length, with a maximum crown height of 8 mm. Up to four pairs of lateral cusplets flank the moderate central cusp. The lateral cusplets are higher in this specimen, relative to the central cusp, than in the Rhaetian teeth described above. The tooth is also less elongate and displays a more dense pattern of vertical ridges. These ridges are present on both labial and lingual faces of the crown, attain the central cusp and lateral cusplet apices, commonly bifurcate basally, and may have labial nodes developed at their origin on the crown shoulder. The root is shallower relative to the crown than is the case in those few Rhaetian teeth in which the root is preserved. Also, there is a strong lingual shelf developed at the top of the lingual crown shoulder, due to the coarse development and close spacing of the vertical ridges in that area. This is a feature lacking in all the teeth of *H. cloacinus* so far studied from the Rhaetian.



Text-figure 1.

Isolated hybodont sharks teeth from the Rhaetic (Late Triassic) and Sinemurian (Early Jurassic) of southern England. All catalogue numbers refer to specimens held in the Fossil Fish Section, Department of Palaeontology, British Museum (Natural History).

3. *Hybodus delabechei* (CHARLESWORTH, 1839).

(Text-figure 1e)

The teeth of this species measure up to 27mm in length, and are generally much less elongate and narrow than those of *H. cloacinus* (the posterior teeth may provide exceptions to this statement). The crown is multicuspid; the central cusp is comparatively squat and stubby, having a much wider, expanded base and more pyramidal outline than that of *H. cloacinus*. There are up to four pairs of lateral cusplets which are much lower than those of *H. cloacinus*. Vertical ridges ornament both labial and lingual crown faces. They tend to be more densely distributed, especially in the region of the central cusp than in the Rhaetian teeth described above. The ridges commonly bifurcate basally, with numerous, fairly small labial nodes developed at their origin on the labial face. The pattern of branching is quite complex on the labial face of the central cusp; vertical ridges from the flanks of the first lateral cusplet pair deviate to the central cusp. The ridges attain the central cusp and lateral cusplet apices. There is a well developed lingual shelf at the top of the lingual crown shoulder, heavily ornamented with vertical ridge bases.

4. *Hybodus raricostatus* AGASSIZ, 1843.

(Text-figure 1f)

The teeth are very elongate (up to 40mm) and slender - moreso even than those of *H. cloacinus*. The crown is multicuspid. The central cusp is low to moderate, and flanked by between four and eight pairs of low lateral cusplets. The central cusp itself is less slender than that of *H. cloacinus* or *H. reticulatus*, but possesses quite well developed cutting edges. Coarse vertical ridges ascend the crown to the cusp and cusplet apices, commonly bifurcating basally, with common labial node development at their bases. The ridges show variable spatial density (moderate to dense), and combine to produce a well developed lingual shelf on the crest of the lingual crown shoulder.

5. *Hybodus reticulatus* AGASSIZ, 1837.

(Text-figure 1d)

The teeth of this species measure up to 25mm in length. The distinctive high central cusp is slender with well developed cutting edges. Up to three pairs of well developed lateral cusplets flank the central cusp. Vertical ridges ascend labial and lingual crown faces. They are weak to moderate, show basal bifurcation only occasionally, are widely spaced (low density) and seldom, if ever, attain the cusp or cusplet apex. Labial nodes are never developed. The lingual shelf is developed occasionally in larger teeth only.

6. *Hybodus medius* AGASSIZ, 1843.

(Text-figure 1g)

Teeth of this species are distinctively squat and robust. The central cusp is quite low and pyramidal, with a greatly expanded base. Up to four pairs (more usually two or three) of poorly developed, very low lateral cusplets flank the central cusp. The cutting edges of the central cusp and lateral cusplets are very weak, if present at all. The occlusal crest often shows the development of crenulations mesially and distally. The crown is heavily ornamented by closely spaced complex patterns of coarse vertical ridges which attain the cusp/cusplet apices and occlusal crest. Basal bifurcation of the ridges is very common. Labial nodes are common and often well developed. There is no lingual shelf.

Explanation of Text-figure 1. Bar scale = 5 mm in all cases.

a. P.51495, a detached crown of *Hybodus cloacinus* QUENSTEDT, 1858 from the Rhaetic Bone Bed of Barnstone, Nottinghamshire.

b. P.2193b, a detached crown of *H. cloacinus* from the bone bed basal to the Westbury Beds, Penarth Group, Rhaetic of Aust Cliff, Avon.

c. 39785, a complete tooth of *H. cloacinus* from the Sinemurian of Lyme Regis.

d. P.6068, a tooth crown of *Hybodus reticulatus* AGASSIZ, 1837 from the Sinemurian of Lyme Regis.

e. P.2793, a complete tooth of *Hybodus delabechei* (CHARLESWORTH, 1839) from the Sinemurian of Lyme Regis.

f. P.44380, a complete tooth of *Hybodus raricostatus* AGASSIZ, 1843 from the Sinemurian of Lyme Regis.

g. P.2792, a tooth of *Hybodus medius* AGASSIZ, 1843 from the Sinemurian of Lyme Regis.

3.CONCLUSIONS

The various species of *Hybodus* described from Lyme Regis to date can be distinguished as follows :

H. reticulatus : tall slender central cusp with weak to moderate vertical ridges hardly ever reaching apex, seldom bifurcating; no labial nodes; lingual shelf in large teeth only; well developed cutting edges.

The following species all possess labial nodes and vertical ridges attaining cusp/cusplet apices:

H. cloacinus : elongate crowns (less elongate than *H. raricostatus*);no lingual shelf; labial nodes well developed but fairly sparse.

H. delabechei : very similar to *H. cloacinus* but less elongate; central cusp more pyramidal; lingual shelf present; more complex vertical ridge bifurcations; labial nodes more common but less well developed; lateral cusplets lower.

H. raricostatus : elongate crowns; up to 8 lateral cusplet pairs; strongly developed lingual shelf.

H. medius : squat, pyramidal ventral cusp; lateral cusplets poorly developed; vertical ridges strong, dense with complex branching; lingual shelf absent; crenulate occlusal crest.

Examples of the teeth are illustrated in Figure 1, with details of the root omitted. Typical teeth have been drawn where possible, but material was limited in terms of numbers of specimens or views presented in some species. No attempt to quantify heterodonty has been attempted so far; this approach is in progress and may necessitate combination of certain species by synonymy. The distinctions drawn above are not visualised as being definitive, but are intended to provide a working framework for useful discussion of isolated Sinemurian hybodont sharks teeth.

On the basis of the above descriptions and differential diagnoses, a simple dichotomous key can be generated for isolated crowns of *Hybodus* in the British Sinemurian:

(1) Presence of labial nodes; vertical ridges attain central cusp apex ... go to (2).
Absence of labial nodes; vertical ridges seldom reach central cusp apex: *Hybodus reticulatus.*

(2) Presence of lingual shelf ... go to (3).
Absence of a lingual shelf; lingual shoulder rounded ... go to (4)

(3) Maximum of four lateral cusplet pairs : *Hybodus delabechei.*
Maximum of eight lateral cusplet pairs : *Hybodus raricostatus.*

(4) Elongate tooth with moderately slender central cusp and well developed lateral cusplets : *Hybodus cloacinus.*
Wider tooth with squat pyramidal central cusp and poorly developed lateral cusplets : *Hybodus medius.*

ACKNOWLEDGMENTS

It is a pleasure to thank D. WARD (Orpington) and D. DELSATE (Battincourt) for critically reading the manuscript. Access to Collections in the British Museum (Natural History), Oxford University Museum and Bristol City Museum was kindly given by Drs. C. PATTERSON, P. FOREY, H. POWELL and P. CROWTHER, to whom my thanks are extended. T. KELLER kindly helped with the German summary and Dr. J. HERMAN with the French.

BIBLIOGRAPHY

AGASSIZ, L. (1833-1844): Recherches sur les Poissons Fossiles. 5 vols. 1420 pp. suppl. Neuchatel.

CASIER, E. (1959): *Contributions à l'étude des poissons fossiles de la Belgique. XII - Sélaciens et Holocéphales sinémuriens de la province de Luxembourg.* Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, **38 (8)**: 1-35. Brussels.

CHARLESWORTH, E. (1839): *Illustrated zoological notices. On the remains of a species of Hybodus from Lyme Regis.* Annals and Magazine of Natural History, new series, **3**: 242-248. London.

DAY, E.C.H. (1864): *On Acrodus anningae; with remarks upon the affinities of the genera Acrodus and Hybodus.* Geological Magazine, **1**: 57-65. London.

DELSATE, D. & DUFFIN, C.J.: (in press, in this volume). *Chondrichthyens du Sinémurien de Belgique.* p. 103-136.

DUFFIN, C.J. (1981): *The fin spine of a new holocephalan from the Lower Jurassic of Lyme Regis, Dorset, England.* Geobios, **14** :469-475. Lyon.

DUFFIN, C.J. (1983): *Holocephalans in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. 1. Myriacanthoids and Squalorajoids.* Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde, **(B) 97**: 1-41. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. (1984): *A new myriacanthid holocephalan from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Belgium.* Zoological Journal of the Linnean Society, **82**: 55-71. London.

DUFFIN, C.J. (1987): *Palaeospinax pinnai n.sp., a new palaeospinacid shark from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Osteno (Lombardy, Italy).* Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano **128 (1-2)**: 185-202. Milano.

DUFFIN, C.J. (in press): *A myriacanthid holocephalan from the Sinemurian (Early Jurassic) of Osteno (Lombardy, Italy).* Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano.

DUFFIN, C.J. (MS): *Ostenoselache stenosoma n.g. n.sp. a new neoselachian shark from the Sinemurian (Early Jurassic) of Osteno (Lombardy, Italy).*

DUFFIN, C.J. & WARD, D.J. (1983): *Teeth of a new neoselachian shark from the British Lower Jurassic.* Palaeontology, **26 (4)**: 839-844. London.

DUFFIN, C.J. & WARD, D.J. (in press, in this volume): *The Early Jurassic palaeospinacid sharks of Lyme Regis (S. England).* p. 53-102.

EGERTON, P.M.G. (1872): *Palaeospinax priscus.* In Figures and Descriptions of British organic remains. Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom, **13 (7)**: 3 pp. london.

MAISEY, J.G. (1977): *The fossil selachian fishes Palaeospinax Egerton 1872 and Nemacanthus Agassiz 1837.* Zoological Journal of the Linnean Society, **60**: 259-273. London.

MAISEY, J.G. (1987): *Cranial Anatomy of the Lower Jurassic Shark Hybodus reticulatus (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with Comments on Hybodontid Systematics.* American Museum Novitates, **2878**: 1-39. New York.

QUENSTEDT, F.A. (1858): Der Jura. VI + 842 pp. 42 Figs, 100 pls. Tübingen.

WOODWARD, A.S. (1886): *On the anatomy and systematic poition of the Liassic selachian, Squaloraja polyspondyla Agassiz.* Proceedings of the Zoological Society of London. **1886**: 527-538. London.

WOODWARD, A.S. (1889): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History); Part 1. Brit. Mus. (Nat. Hist.), xlvii + 474 pp. London.

WOODWARD, A.S. (1891): Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History); Part 2. Brit. Mus. (Nat. Hist.), xliv + 567 pp. London.

WOODWARD, A.S. (1916): The Fossil Fishes of the English Wealden and Purbeck Formations, Part 1. Palaeontographical Society Monograph: 105-148. London.

The Early Jurassic Palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England.

by C. J. DUFFIN (*) & D. J. WARD (**)

Abstract : The palaeospinacid shark material from the Sinemurian (Early Jurassic) of Lyme Regis, (Dorset, England), is reviewed in detail and two new species described; *Synechodus enniskilleni* sp. nov. and *Synechodus occultidens* sp. nov. It is concluded that the name *Palaeospinax priscus* can only be applied to a single specimen on which no characters of taxonomic value can be discerned and is thus a *nomen dubium*. *Palaeospinax* cannot therefore be applied to other Early Jurassic specimens previously assigned to the genus. Species previously referred to as *Palaeospinax* are referred to *Synechodus*. The differences between the two valid palaeospinacid genera, *Synechodus* and *Paraorthacodus* are discussed and nominal species listed. From a review of the relationships of *Synechodus*, it is concluded that the palaeospinacids plus the orthacodontids (forming the Synechodontiformes ord. nov.) are the sister -group of the hexanchids.

Keywords : Chondrichthyes, Palaeospinacidae, Lower Jurassic, England.

Résumé : Deux nouvelles espèces de requins paléospinacidés: *Synechodus enniskilleni* et *Synechodus occultidens* sont décrites sur base des matériaux récoltés dans le Sinémurien (Jurassique inférieur) de Lyme Regis (Dorset, Angleterre).Le nom de *Palaeospinax priscus,* s'appliquant en fait à un unique spécimen dépourvu de tout caractère taxinomique valable,ne peut être retenu et doit donc être considéré comme *nomen dubium*. *Palaeospinax* ne peut plus servir à définir les autres espèces du Jurassique inférieur autrefois attribuées à ce genre. Les espèces anciennement attribuées à *Palaeospinax* sont rapportées au genre *Synechodus*. Les différences entre les deux genres valides de Palaeospinacidés,*Synechodus* et *Paraorthacodus* sont réexaminées. Les espèces nominales sont redistribuées entre ces deux genres suivant de nouveaux critères. Les Palaeospinacidaes et les Orthacondatidaes (formant le nouvel ordre des Synechodontiformes) constituent un groupe directement apparenté aux Hexanchiformes.

Mots-clefs : Chondrichthyes, Palaeospinacidae, Jurassique Inférieur, Angleterre.

Kurzfassung : Das aus Palaeospinaciden bestehende Hai-Material aus dem Sinemur (Unterer Jura) von Lyme Regis (Dorset, England) wird im Einzelnen revidiert. Zwei neue Arten werden beschrieben: *Synechodus enniskilleni* sp. nov. und *Synechodus occultidens* sp. nov. Es ergibt sich, dass der Name *Palaeospinax priscus* ausschliesslich auf ein einzelnes Exemplar angewendet werden kann, das keine Charaktere taxonomischer Bedeutung erkennen lässt und daher als *nomen dubium* aufzufassen ist. Andere unter Jurassische Individuen, die zuvor dieser Gattung zugeordnet waren, können jedoch nicht zu *Palaeospinax* gestellt werden. Arten, die *Palaeospinax* zugeschrieben waren, werden nunmehr zu *Synechodus* gestellt. Die Differenzen zwischen den beiden validen palaeospinciden Gattungen, *Svnechodus* und *Paraorthacodus*, werden diskutiert und nominelle Arten aufgeführt. Auf der Basis einer Nachprüfung der verwandtschaftlichen Beziehungen von *Synechodus* wird Folge gezogen, dass die Palaeospinaciden und die Orthacodontiden (welche die synechodontiformes ord. nov. bilden) die Schwestergruppe der Hexanchiden darstellen.

Schlüsselwörter : Chondrichthyes, Palaeospinacidae, Unter Jura, England.

(*) C.J. Duffin, collaborateur du Service Géologique de Belgique, 113 Shaldon Drive, Morden, Surrey SM4 4BQ, England.
(**) D.J. Ward, 209 Crofton Lane, Orpington, Kent, BR6 0BL, England.

1. INTRODUCTION

1.1. HISTORY OF RESEARCH

In 1843, Louis Agassiz described a fragmentary specimen of part of the vertebral column and shagreen of an Early Jurassic selachian from Lyme Regis. He suggested that it be placed in the genus *Thyellina* Münster, which was originally erected for *Thyellina angusta*, an almost complete selachian from the Cretaceous of Baumberg, near Münster (Germany). In the absence of the fins and on the basis of minor differences in the vertebrae, Agassiz reserved judgment on the affinities of the Lyme Regis specimen, suggesting that it might prove to be

the holotype of a new genus (Agassiz, 1843: 579; Egerton, 1872: 1). The specimen belonged to the collection of the Philpott sisters and was subsequently acquired by the Oxford University Museum (Powell & Edmonds, 1978). It comprises a chain of 98 vertebrae and associated squamation (Plate 1).

A specimen with identical vertebral characters was later acquired by Lord Enniskillen and described by Egerton (1872). This fossil revealed the ventral aspect of the head, with the dentition, and the anterior part of the vertebral column, up to and including the first dorsal fin spine. This, together with two further specimens, enabled Egerton to remove the species from *Thyellina*, which has no dorsal fin spines. Egerton (1872: 1) accordingly erected a new genus, *Palaeospinax*, to accommodate the specimens. He noted and implied in his generic name the similarity between the Jurassic shark and the modern "spinacids" (now the Family Squalidae), in preference to close alliance with the scylliids as originally suggested by Agassiz (1843: 378). Accompanying the description of *Palaeospinax priscus*, Egerton (1872: 3) mentioned: "a chain of vertebrae and some scattered teeth from the Lias of Wurttemberg, which much resemble those of *Palaeospinax*, but the materials are too imperfect to justify such as classification". This latter specimen was not described until after Egerton's death in 1881; Woodward (1889) made it the holotype of *Palaeospinax egertoni*. In the intervening years, several other specimens allocated to *P. priscus* were discovered, and the genus has become firmly established in the literature by these and subsequent authors (Egerton, 1873; Davis, 1881; Jaekel, 1898; Dean, 1909; Maisey, 1977).

Presumably, unknown to Egerton, a fin spine closely similar to those preserved in the more complete specimens of *P. priscus* described in 1872, had already been described and figured as *Aulakisanthus agassizi* from the Sinemurian ("*Belemnites acutus*" zone) of Chilly in the Ardennes (Terquem & Piette, 1865: 16, 22). The specimen was later redescribed by Priem (1911: 3, pl. 1 figs.1, 2) who retained the original name but remarked on the close affinity of the specimen with *Palaeospinax*. Woodward (1932: 71) included *Aulakisanthus* as a junior synonym of *Palaeospinax* in his revision of the English edition of Zittel's Textbook of Palaeontology.

Ameghino (1893) erected the genus *Molobrosichthys* for some isolated teeth from Patagonia, Argentina. The material was never figured, but from specimens sent by Ameghino to the British Museum (Natural History) (Text-fig 2d-f) it is evident that *Molobrosichthys patagonicus* Ameghino, 1893 is a palaeospinacid shark. Ameghino (1935: 627) subsequently made *Molobrosichthys* a junior synonym of *Synechodus*.

1.2. THE HOLOTYPE OF *PALAEOSPINAX PRISCUS*

Locality : "Lyme Regis, Dorset".
Horizon : Unspecified.
Age : Early Jurassic; Hettangian to Sinemurian.
Repository : The Geology Department, University Museum, Parks Road, Oxford, UK.
Catalogue number : J. 3094, Philpott Collection (Plate 1).
References : Agassiz 1843; 3: 378, pl. 39, figs 1-2, cited in Woodward (1889: 322).

Description : The specimen measures 288mm in length and consists of a chain of at least 90 weakly asterospondylous vertebrae (Plate 1). Those situated anteriorly measure 5mm in length and 5mm deep, narrowing to 3mm deep at the central waist. Posterior vertebrae are 2.5mm long and a maximum of 2mm deep. There are no signs of teeth, nor of cranial, fin or other cartilages on the specimen. It is very heavily shellaced making examination of the squamation impossible. At certain sites of breakage in the coating some small scale fragments can be seen but the lacquer penetration is such as to obscure any details. A careful examination of the whole specimen failed to reveal any single scale which could be drawn or described. The illustration by Agassiz (1843, pl. 39, fig.2) must therefore be relied upon for details of the scales.

1.3. THE VALIDITY OF THE GENUS *PALAEOSPINAX* EGERTON, 1872

As can be discerned from the description above, and Agassiz's figures, the holotype of *P. priscus* contains no characters that that can be used to define a genus. The presence of calcified vertebral centra is a plesiomorphic character within the neoselachii (Reif, 1977: 573; Thies 1983: 76). The string of vertebrae on the Philpott specimen are currently indistinguishable from isolated vertebrae found in the British Rhaetic bonebeds (Duffin, 1980), certain hexanchids (Maisey, 1986, figs 2, 5) and *Synechodus* (Woodward, 1902-1912, pl. 46, fig. 1).

The scales belong to the placoid morphotype (non-growing scales with a distally directed simple crown) which is found in all neoselachians and, probably by convergence, in all pre-Rhaetian hybodontiforms (Reif, 1978: 126). Agassiz's figure of the scales gives little detail, due perhaps to wear or to artistic licence.

We have no useful characters on the holotype with which to diagnose the genus and species *Palaeospinax priscus*. Thus, in our opinion, the name *Palaeospinax priscus* should be considered a *nomen dubium* since it can be applied to a single specimen only.

Since the use of the name *Palaeospinax* is thus restricted, all specimens and species described by subsequent authors as *Palaeospinax* require nomenclatural revision.

Normal taxonomic practice demands the use of the oldest available junior synonym. In this case, only one nominal synonym exists; *Aulakisanthus* (Terquem & Piette, 1865). This genus, however, was based on a single isolated finspine which we have been unable to trace, and is believed to have been lost. In addition, the detailed study by Maisey (1977) on the morphology and histology of "*Palaeospinax*" finspines revealed a suite of pleisiomorphic characters "typical of modern selachians" (Maisey, 1977: 263) and a few characters shared with ctenacanths. As shown below, finspine morphology in the Sinemurian palaeospinacid material shows considerable variation (cf. also Maisey, 1977, text-fig. 3A; Duffin, 1982: 6). Furthermore, palaeospinacid finspines are almost indistinguishable from those of *Heterodontus* and *Nemacanthus*. Maisey (1982: 401) suggested that only a single feature (extent of trunk vascularization) could be used to separate "*Palaeospinax*" and *Heterodontus*, and two features (ornamentation and extent of trunk inner layer) separates "*Palaeospinax*" and *Nemacanthus*. In view of these factors, we consider the genus *Aulakisanthus* inappropriate as a replacement for *Palaeospinax*. There are no further junior synonyms of *Palaeospinax*.

There has been a long standing difficulty over the taxonomic distinction between "*Palaeospinax*" and *Synechodus*. Traditionally, Cretaceous species of palaeospinacids have been placed in *Synechodus*, whilst Jurassic species are referred to *Palaeospinax*. *Synechodus* is based on the species *S. dubrisiensis* Mackie, 1863 from the English Late Cretaceous for which abundant and articulated material is available (Maisey, 1985). A number of species, originally referred to *Synechodus*, have been separated off into the genus *Paraorthacodus*, which is diagnosed and discussed further below.

Woodward (1889: 325) remarked that *Synechodus* is "*a genus, so far as is known, scarcely differing from* ***Palaeospinax*** *except in its higher degree of specialisation*".

Much later, Cappetta (1987: 130) stated "*the dental morphology of* ***Synechodus*** *is so close to that of* ***Palaeospinax*** *that it is not impossible that the two genera are synonymous*". A careful review of the literature and close examination of those specimens available to us confirms this view.

The only significant difference between "*Palaeospinax*" and *Synechodus* is the apparent lack of dorsal finspines in the latter. Cappetta (1987: 130) reiterating Woodward (1891) states that the spines known as "*Spinax major*" might belong to *Synechodus*.

Of the species of "*Palaeospinax*", only "*P. priscus* "is known to have two dorsal finspines; finspines are unknown in all other species of "*Palaeospinax*" founded upon teeth. *S. dubrisiensis* is the only member of the genus *Synechodus* which is sufficiently well preserved to suggest the absence of a dorsal finspine. Note also that Schweizer (1964) described a specimen from the Late Jurassic of Germany as *Synechodus jurensis* (now removed to *Paraorthacodus*) believing a finspine to be present. Since the absence of dorsal finspines in species previously assigned to *Synechodus* is equivocal, we believe that the generic name remains available, in view of the current impossibility of distinguishing between teeth of "*Palaeospinax*" and *Synechodus*. Compagno (1984: 28) following Hubbs & McHugh (1951) remarks that the presence or absence of finspines in squaloid sharks is not a useful taxonomic character; finspine loss in this group has probably occurred many times. We agree with Compagno and feel that to separate two genera solely on the loss of a single character (dorsal finspines) is unwise.

We accordingly recommend that *Synechodus* be adopted as the valid name, by synonomy, for a number of species previously attributed to *Palaeospinax*, other than those better accommodated in *Paraorthacodus*. A full review of *Synechodus* and its allies is beyond the scope of this paper. However, for the purposes of the proposed

taxonomic revision, the necessity of which has been indicated above, a brief summary of the characteristics of each genus is presented below.

1.4. SYSTEMATIC SUMMARY

CLASS CHONDRICHTHYES Huxley, 1880
SUBCLASS ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838
COHORT EUSELACHII Hay, 1902
SUBCOHORT NEOSELACHII Compagno, 1977
SUPERORDER SQUALOMORPHII Compagno, 1973

ORDER SYNECHODONTIFORMES nov.

Diagnosis : Neoselachian sharks in which the calcified vertebrae are cyclospondylous or asterospondylous. The dentition shows linear gradient monognathic heterodonty. The anterior teeth have a crown bearing a central cusp flanked by lateral cusplets or blade-like ridges. The base of the cusp and cusplets is striated to a greater or lesser extent. The root has a relatively shallow, flat labial face. The basal face of the root is flat to slightly concave. The lingual face of the root is convex and lingually displaced. The root vascularization is of modified anaulacorhizoid type. The basal face of the root has a series of open vascular canals originating labially and shallowing and terminating lingually. These canals may be horizontal, or short and steeply inclined. The tooth is osteodont with triple-layered enameloid.

Referred families: Orthacodontidae (Glyckman, 1957); Palaeospinacidae Regan, 1906.

Note : Agassiz (1843) originally described teeth of *Lamna (Sphenodus) longidens* from the German Late Jurassic (Oxfordian). Quenstedt (1852) subsequently described 3 species, including *L.longidens* from the German Jurassic under the genus *Oxyrhina*, but later revived the name *Sphenodus* (Quenstedt, 1858). Woodward (1889) erected the genus *Orthacodus* for these and other species, suggesting affinity with the lamnids, although Jaekel (1889) allied it with the hybodonts. De Beaumont (1960) retained the name *Orthacodus*, but Schweizer (1964: 88) argued in favour of the use of *Sphenodus*, in spite of its etymological similarity to *Sphenodon*, a genus of diapsid reptile. This proposal has been followed by subsequent authors, including Cappetta (1987).

Family Orthacodontidae (Glyckman, 1957)

Diagnosis : Synechodontiform sharks with asterospondylous vertebrae. The symphyseal and anterolateral teeth possess a very high, slightly labiolingually compressed central cusp with well developed cutting edges. The central cusp is upright to slightly distally inclined, and is often strongly inclined lingually. Posterolateral teeth possess a much lower, stubbier central cusp. The central cusp may be flanked by up to two very low lateral cusplets, or by low, elongate blades. The basal face of the root is suboval with prominent lingual extension. Shallow, open, horizontal vascular canals run labiolingually on the basal face of the root, giving the basolabial root border a faint corrugation only. Tiny additional vascular foramina are present over the whole surface of the root.

Referred genera : *Sphenodus* Agassiz, 1843.

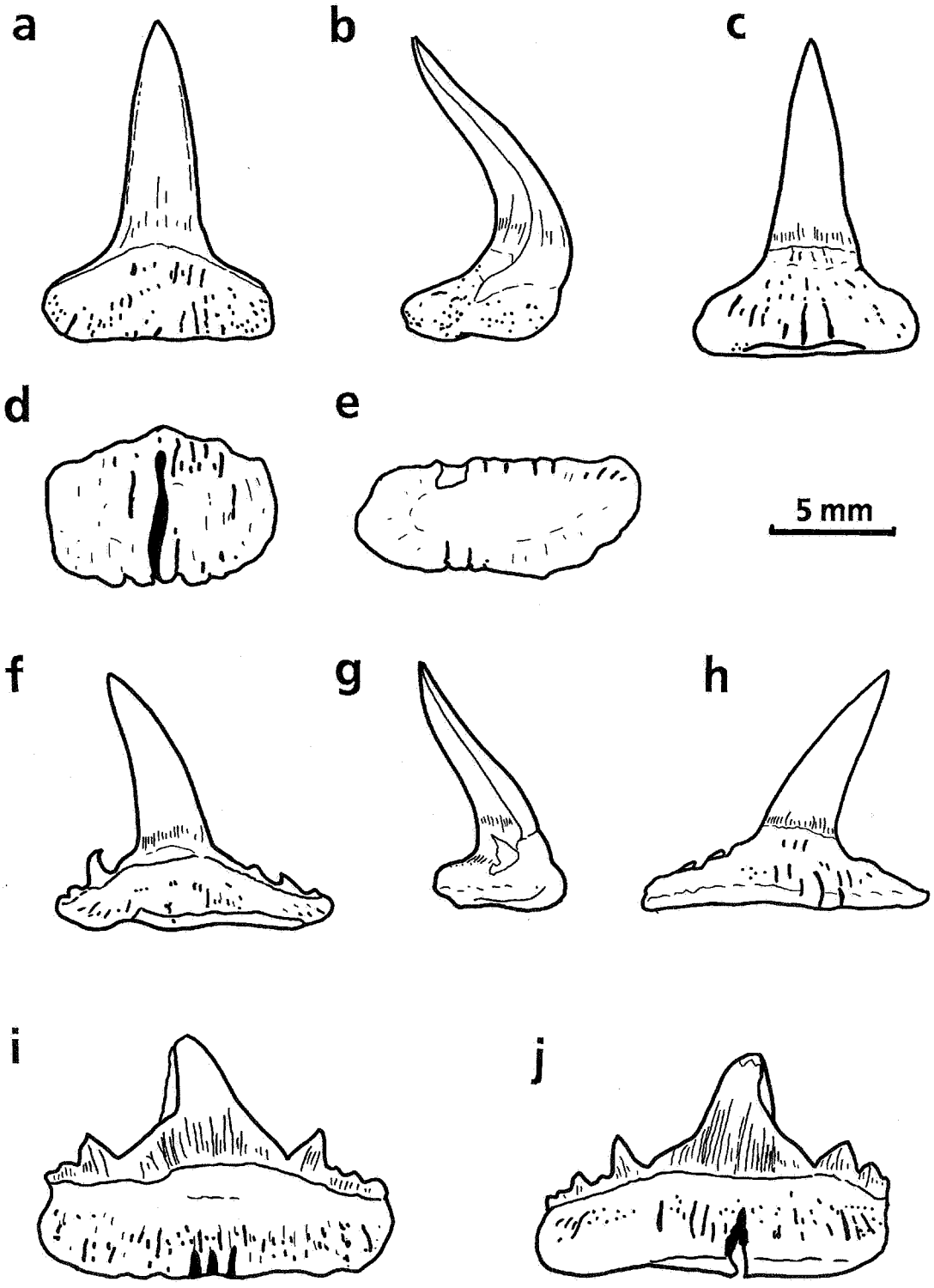
Genus *Sphenodus* Agassiz, 1843

Synonymy :

1889 *Orthacodus*, Woodward: 349.
1957 *Eychlaodus*, Glyckman: 116.

Diagnosis : as for the family.

Type species : "*Sphenodus longidens*" Agassiz, Corallian to Oxfordian of north-west Europe.



Text-figure 1.Teeth of *Sphenodus stschurovkii* Kiprijanoff (*Virgatus* zone, Lower Portlandian, Late Jurassic of Mnevniki, approximately 10km west of Moscow, Russia; presented A. Paulow circa 1892).P.28834 (also figured by De Beaumont, 1960, fig. 20) in a, labial, b, lateral, c, lingual view and d, basal views, P.28835 in e, basal, f, labial, g, lateral and h, lingual views. P.28837 in i, labial and j, labial views.

Referred nominal species :

Sphenodus helveticus De Beaumont, 1960, Early Jurassic; Sinemurian, Toarcian .
Sphenodus belottii Meneghini, 1867, Early Jurassic; Toarcian (cf. Schweizer, 1964:89).
Sphenodus robustidens Seguenza, 1900 Early Jurassic, Toarcian.
Sphenodus liassica (Schlonbach, 1863), Early Jurassic; Toarcian.
Sphenodus alpinus (Guembel, 1861), Early Jurassic; Toarcian and Callovian.
Sphenodus longidens Agassiz, 1843, Middle Jurassic; Bajocian-Aptian.
Sphenodus ornati Quenstedt, 1852, Middle Jurassic; Bajocian.
Sphenodus angulatus (Chabokov & Zonov, 1935); Late Jurassic.
Sphenodus. intermedius (Chabokov & Zonov, 1935); Late Jurassic.
Sphenodus laevis (Chabokov & Zonov, 1935); Late Jurassic.
Sphenodus macer Quenstedt, 1852, Late Jurassic; Kimmeridgian.
Sphenodus nitidus Wagner (1863), Late Jurassic; Kimmeridgian.
Sphenodus rectidens Seguenza, 1900, (?Emmons, 1858), Late Jurassic; Kimmeridgian.
Sphenodus impressus Zittel, 1870; Late Jurassic; Tithonian.
Sphenodus tithonius Gemmelaro, 1868; Late Jurassic; Tithonian.
Sphenodus virgai Gemmelaro, 1868; Late Jurassic; Tithonian.
Sphenodus stschurouskii Kiprijanoff, 1880; Late Jurassic; Tithonian.
Sphenodus hybodoides Jaekel, 1898; Late Jurassic; Portlandian.
Sphenodus venulosus (Chabakov & Zonov, 1935); Late Jurassic; Tithonian (with four varieties).
Sphenodus ceratidens (G. Seguenza, 1887); Jurassic.
Sphenodus sulcidens (G. Seguenza, 1887); Jurassic.
Sphenodus brevis (G. Seguenza, 1887); Jurassic.
Sphenodus jurensis (G. Seguenza, 1887); Jurassic.
Sphenodus salandianus Gervais, 1859; Early Cretaceous
Sphenodus subaudianus (Pictet, 1857); Early Cretaceous; Valanginian.
Sphenodus sennessi (Leriche, 1936); Late Cretaceous; Santonian.
Sphenodus sp. cf. Richter & Ward, 1990; Late Cretaceous.
Sphenodus planus (Agassiz, 1843); Late Cretaceous; Cenomanian.
Sphenodus lundgreni (Davis, 1890); Danian.

Remarks : Although Agassiz (1843) proposed *Sphenodus* as a generic name, subsequent confusion arose in its usage, in particular its similarity with the reptilian genus *Sphenodon*, leading Woodward (1889) to replace it with "*Orthacodus*". Both Agassiz (1843) and Woodward (1889) considered that the affinities of the genus lay with the lamnids. Jaekel (1898) and Glyckman (1957, 1964) both considered it to be a hybodont on the basis of root vascularization. De Beaumont (1960) reviewed the genus, and described skeletal remains with calcified vertebrae which suggested to him that its affinities lay with *Notidanus*. Schweizer (1964) classified *Sphenodus* as a galeomorph shark.
Glyckman (1957, 1964) considered that the Danian species, *S. lundgreni* warranted distinction at generic level. Few of the species listed above have been intensively studied by the present authors. The list is given in order to form a basis for subsequent discussion of the composition of the genus, and it is accepted that much synonymy probably exists, and that some species should be removed from the genus altogether (see Herman 1977: 119, for example). Such a detailed review is also beyond the scope of the present work.

Family Palaeospinacidae Regan, 1906

Diagnosis : Synechodontiform sharks in which the teeth possess a moderately high central cusp, which may or may not be flanked by lateral cusplets. Low blades never flank the central cusp. Up to four pairs of lateral cusplets may be present. The basal root face is arcuate to a variable degree in anterior teeth, but straight in posterolaterals. Open vascular canals in the basal root face are deep, and the basolabial root margin prominently corrugated.

Referred genera :*Synechodus* Woodward, 1888
Paraorthacodus Glyckman, 1957

DISCUSSION.

The problem of the distinction and relationships between, *Synechodus* and *Paraorthacodus* is one that has vexed palaeontologists for decades. "*Palaeospinax*" was the first palaeospinacid genus to be described (Agassiz, 1843;Egerton, 1872) and was established on articulated skeletons preserving teeth and fin spines from the Early Jurassic (see above).

The genus *Synechodus* was originally erected by Woodward (1886: 288) in order to distinguish "*Hybodus*" *dubrisiensis* Mackie, 1863 from the hybodonts. *Synechodus dubrisiensis* is also based upon partial articulated remains including well preserved dentitions. The skeletal components include jaws, a neurocranium (Maisey, 1985) and segments of the vertebral column. No fin spine has ever been found in association with these remains. In spite of this, Woodward (1902-1912: 217) in his diagnosis suggests "*Dorsal fin spines probably smooth, enamelled, without posterior denticles*", stating later on the same page that, "*the dorsal fin spines have not yet been discovered in direct association with the skeleton, but it is almost certain that they are included among those usually named* ***Spinax major***..." However, Woodward (1891) tentatively identified a *Synechodus* fin spine from the Gault Clay (Lower Cretaceous). Maisey (1982: 299) described the specimen upon which Woodward based his identification as the holotype of a new species of *Heterodontus* (*H. tuberculatus* Maisey). The spines (P.6501 and 47122) allocated to this species possess a smooth enamelled cap with variable tubercle development on the basal and posterior part of the lateral face of the spine. Growth lines in the enamel cap cross the spine with a curved path.

The original descriptions of *Palaeospinax* paid scant attention to the teeth. As the description of *Synechodus dubrisiensis*, however, was based upon beautiful articulated dentitions (Mackie, 1863; Woodward, 1886; 1888; 1891), subsequent workers (Leriche, 1911; Casier, 1943) allocated new palaeospinacid species to *Synechodus* in favour of *Palaeospinax*.In 1957, Glyckman erected the genus *Paraorthacodus* to accommodate what he considered to be a distinct tooth morphotype (Text-figure 2b-c) originally described as *S. recurvus* (Trautschold, 1877). In 1964, he described a second species, *Paraorthacodus turgaicus* from the Russian Palaeocene.

The first attempt to rationalise the plethora of species in the literature into a more rigid taxonomic framework was that of Cappetta (1973: 504), who observed that: "*This genus [**Synechodus**] is present from the Lower Cretaceous to the Lower Eocene. Morphologically it is very variable and may be divided into two groups. In the first group the anterior and lateral present a crown of which the base of the outer face forms a rim which overhangs the anterior face of the root; the lateral denticles are fairly low, generally joined together and to the crown. In the second group, the base of the outer face of the crown does not overhang the anterior face of the root and the lateral denticles are highly developed, pointed and well separated.*"

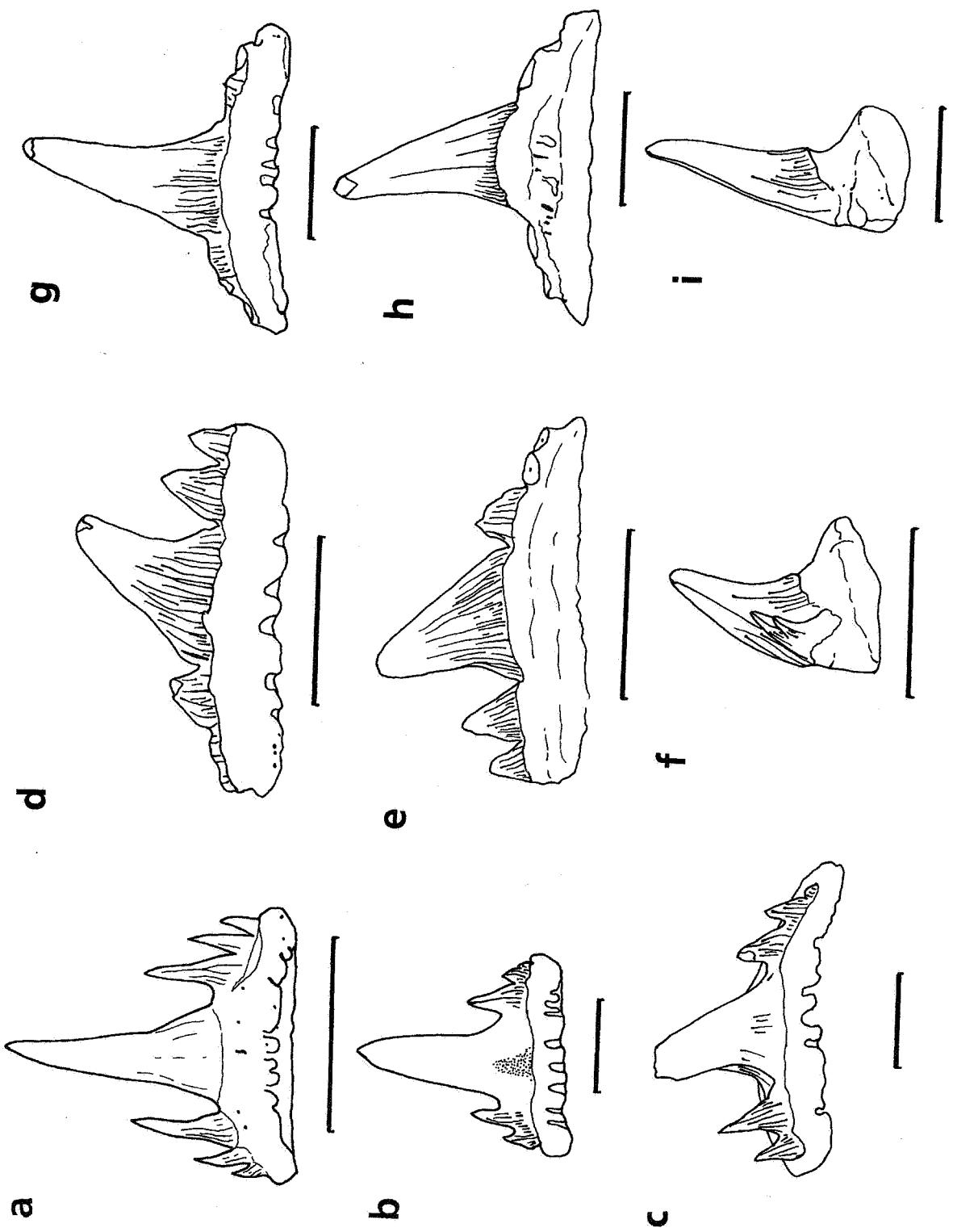
Herman (1974: 39) made a similar point, suggesting that *S. nitidus, S. lerichei, S. dubrisiensis* and *S. hesbayensis* should be united in one group on the possession of a labial overhang of the crown base over the crown/root junction. *S. recurvus* and *S. nerviensis* would form a second group in which the passage from labial crown base to root was smooth. Concerning *S. eocaenus*, he was undecided.

Thies (1991) discussed the generic distinction of *Palaeospinax*, *Paraorthacodus* and *Synechodus* and concluded that the dental characters used may be symplesiomorphies or the products of convergent evolution. He therefore advocated the "lumping" of isolated palaeospinacid teeth into the single genus *Palaeospinax*.

Cappetta (1992) strongly refuted Thies's opinion and re-affirmed the generic distinction of *Palaeospinax*,*Paraorthacodus* and *Synechodus*. He separated "*Palaeospinax*" from *Synechodus* principally on the basis of reduced labial striae and an increased labial crown overhang in *Synechodus*. Cappetta's "*Palaeospinax*" (Cappetta, 1992, fig. 2) however, bears a close resemblance to the *Synechodus dubrisiensis*, Woodward's type-species of *Synechodus*.

From the above discussion it can be appreciated that considerable confusion has arisen and been maintained by tradition in the literature over the taxonomic status and composition of the palaeospinacid genera. The initial concepts of previous authors (Glyckman, 1957, Cappetta, 1973; Herman, 1977) are essentially valid, assuming that one accepts the synonymy of *Palaeospinax* with *Synechodus*.
Two species groupings become evident, as follows:

Group 1. *Paraorthacodus*: characterised by the possession of teeth in which the central cusp and lateral cusplets are sharply pointed, conical and well separated, joined only by a thin enameloid development. The labial crown base does not overhang the crown/root junction, ie. the crown and root labial faces are flat and continuous in the same plane. In posterior teeth, the lateral cusplets remain high, upwardly-directed and relatively pointed.The parasymphyseal teeth are greater than one half the length (mesiodistal) of the anterolaterals. Schweizer (1964) implies that a minimum of 13 tooth families is present on each jaw in *P. jurensis*.



Text-figure 2.

Included within group 1, and therefore referred to *Paraorthacodus* are the following nominal species :

P. kruckowi (Thies, 1983): Jurassic; Upper Aalenian.
P. jurensis (Schweizer, 1964): Jurassic; Kimmeridgian.
P. sulcatus (Davis, 1888): Late Cretaceous; Campanian.
P. conicus (Davis, 1890): Late Cretaceous; Campanian.
P. andersoni (Case, 1978): Late Cretaceous; Campanian.
P. striatus (Case, 1978): Late Cretaceous; Campanian.
P. recurvus (Trautschold, 1877): Late Cretaceous; Senonian; the type species.
P. validus (Chapman, 1918): Late Cretaceous; Senonian.
P. nerviensis (Leriche, 1929): Late Cretaceous; Senonian - Maastrichtian.
P. patagonicus (Ameghino, 1893): ? Late Cretaceous.
P. hesbayensis (Çasier, 1943): Palaeocene; Thanetian.
P. subulatus (Leriche, 1951): Palaeocene; Thanetian.
P. clarkii (Eastman, 1901): Palaeocene; Thanetian.
P. eocaenus (Leriche, 1902): Palaeocene; Thanetian.
P. turgaicus (Glyckman, 1964): Palaeocene; Thanetian.

Group 2. *Synechodus* (incorporating many species previously referred to "*Palaeospinax*"): this group is diagnosed more fully below, but possesses teeth in which the central cusp and lateral cusplets are not strongly separated on the crown, and the labial base of the crown overhangs the crown/root junction. In posterolateral teeth, the lateral cusplets are very low, indistinct from the central cusp, and all but lost. Parasymphyseal teeth are slightly shorter (mesiodistally) than anterolaterals. All lateral teeth are elongate mesiodistally, but the parasymphyseals are reduced to approximately one quarter of the length of the laterals.

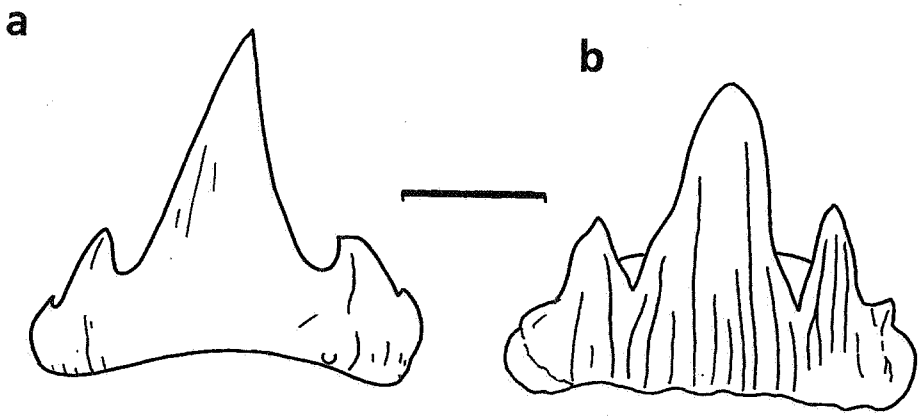
In the genotype, *S. dubrisiensis*, eleven tooth positions are present on the lower jaw. 13 tooth families are present in *S. enniskilleni* sp. nov., and 13 to 14 in *S. occultidens* sp. nov., described below.

On the basis of this diagnosis the species of *Synechodus* are :

S. rhaeticus (Duffin, 1982): Upper Triassic; Rhaetian.
S. enniskilleni (Egerton, 1872): Lower Jurassic; Hettangian to Sinemurian: the type species.
S. occultidens sp. nov.: Lower Jurassic; Sinemurian.
S. pinnai (Duffin, 1989): Lower Jurassic; Sinemurian.
S. egertoni (Woodward, 1889): Early Jurassic; Toarcian.
S. riegrafi (Thies, 1983): Late Jurassic; Oxfordian.
S. nitidus Woodward, 1911 (1902-1912): Early Cretaceous; Albian, Cenomanian.
S. dubrisiensis (Mackie, 1863): Early Cretaceous; Albian - Cenomanian. The type species.
S. michaeli Thies, 1981: Early Cretaceous; middle Barremian.
S. turneri Case, 1987: Late Cretaceous, Campanian.
S. polyptychus (Reuss, 1846): Late Cretaceous.
S. tenuissimus (Reuss,1846): Late Cretaceous.
S. bronni (Reuss, 1846): Late Cretaceous.
S. serratus Reuss, (1846): Late Cretaceous.
S. lerichei Herman, 1974: Late Cretaceous; Senonian-Maastrichtian.
S. dispar (Reuss, 1845): Late Cretaceous; Senonian-Maastrichtian.
S. faxensis (Davis, 1890): Palaeocene; Danian.
S. viedmai Ameghino (1935): stratigraphic position unknown.

S. horwitzi Leriche, 1937 from the Early Cretaceous of Poland is based on a single rootless cusp, possibly belonging to *Sphenodus*.

Explanation of Text-figure 2. Teeth of *Paraorthacodus* spp. a, GPIT Pi 1210/1, a parasymphyseal tooth of *Paraorthacodus jurensis* (Schweizer, 1964) from the Plattenkalk (Tithonian, Late Jurassic) of Nusplingen, Germany. Specimen in labial view; *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold, 1877) from the Gault Clay (Albian, Early Cretaceous) of Folkestone, Kent, England - b, 47220b in labial view, c, 39219 in labial view; *Paraorthacodus patagonicus* (Ameghino, 1935) from Lago Argentino, Patagonia, South America. P.12335a(presented Ameghino, 1896) in d, labial view, e, lingual view and f, lateral view. *Paraorthacodus eocaenus* (Leriche, 1902) from the Woolwich Bottom Bed, Late Palaeocene of Herne Bay, Kent, England - P.51665 (Ward Collection) in g, labial, h, lingual and i, lateral view. Bar scale = 5mm throughout.



Text-figure 3. Teeth of *Synechodus* and *Paraorthacodus* spp. a, P.1132, tooth of *Synechodus egertoni* (Woodward, 1889) from the Posidonienschiefer (Toarcian, Early Jurassic) of Ohmden, near Holzmaden, southern Germany; b, SMF 7096, HOLOTYPE of *P. kruckowi* (Thies, 1983) from the Upper Aalenian (Late Jurassic) of Moorberg, northern Germany (redrawn from Thies 1983 plate 2, figure 1a). Bar scale = 1mm throughout.

"*Synechodus*" *tenuis* Woodward (1889) from the Neocomian (Early Cretaceous) is not accommodated in the groups outlined above since it is based upon two isolated anterior teeth which furnish insufficient characters for confident determination.

Woodward (1891: 66; 1911: 220) considered that teeth previously described from the Cenomanian (Late Cretaceous) of southern England by Dixon (1850: 364) as *Acrodus illingworthi* warranted removal from the hybodonts and insertion in the genus *Synechodus*. Contrary to Woodward's opinion we feel that " *S." illingworthi* should remain in the hybodonts, possibly assigned to the genus *Polyacrodus* Jaekel, 1898. On the basis of its very deep root with its highly disorganised system of tiny, simple vascular foramina conforming to the hybodont type anaulacorhizoid condition of Casier (1947: 30).

As noted by Maisey (1977: 269), the specimen of "*Palaeospinax*" *ejuncidus* Lambe, 1918 from the Cretaceous of Alberta lacks characters of taxonomic significance, such as finspines and teeth, preserving only rhomboidal dermal denticles which lack keels and striations. This species must remain indeterminate with regard to taxonomic position, and may well be unrelated to the palaeospinaciform sharks.

S. pinnai (Duffin, 1987), from Early Sinemurian, Early Jurassic of Lombardy, Italy differs from others in this group in having little labial overhang and well developed cutting edges. In some respects it resembles the presumed hexanchid *Welcommia* from the Early Cretaceous of France and may represent a new genus.

S. faxensis (Davis, 1890); *S. nitidus* Woodward, 1911, and *S. lerichei* Herman, 1977 share a further unifying feature, absent in *S. dubrisiensis*, the presence in anterior teeth of a deep basal face of the crown, developed into a labial apron. This grouping could be sufficiently different from the type-species to be considered a separate genus.

Synechodus is of importance since it is the earliest known neoselachian shark from which articulated cranial and post-cranial material is known and accessible (*Raineria* is a Late Triassic neoselachian based upon an articulated rostrum, but the material cannot be traced). Furthermore, *Synechodus* has held an important position in considerations of selachian evolution. It is generally taken to be representative of a shark close to the ancestral morphotype for the neoselachians (Schaeffer, 1967; Compagno, 1977; Maisey, 1977; Schaeffer & Williams, 1977).

A re-examination of the available Sinemurian (Early Jurassic) material of *Synechodus* is presented here, following up the work of Maisey (1977), and preparatory to the description and review of stratigraphically localised and sequential Mesozoic chondrichthyan faunas.

2. SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Superclass Chondrichthyes
Class Selachii
Cohort Neoselachii
Order Synechodontiformes

Family Palaeospinacidae Regan, 1906

Diagnosis : see above

Genus *Synechodus* WOODWARD, 1888

Synonymy :

1843 *Thyellina*, Agassiz: 578. (in part)
1865 *Aulakisanthus* Terquem & Piette: 22.
1872 *Palaeospinax* Egerton, 1.
1884 *Cestracion (Acrodus)*, Hasse: 6.
1893 *Molobrosichthys* Ameghino: 83

Diagnosis : Palaeospinacid shark possessing teeth in which the central cusp and lateral cusplets are not strongly separated on the crown and the labial base of the crown overhangs the crown/root junction. In posterolateral teeth, the lateral cusplets are very low, indistinct from the central cusp, and all but lost. Parasymphyseal teeth are slightly shorter (mesiodistally) than anterolaterals. All lateral teeth are elongate mesiodistally, but the parasymphyseals are reduced to approximately one quarter of the length of the laterals. There are around eleven tooth rows in each jaw. Fin spines are present in some species, the lateral walls of which are enamel covered, with enameled tubercles developed proximally. The vertebrae are calcified, cyclospondylous to asterospondylous.

Synechodus enniskilleni sp. nov.
(Plates 2-7, 8, fig b, 10, fig a.)

Synonymy :

1872 *Palaeospinax priscus* (Agassiz), Egerton : 1, pl.7 figs. 1, 3-6.
1873 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Egerton : 420.
1881 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Davis : 429, pl.20.
1884 *Cestracion (Acrodus)*, Hasse : 6, pl.2 figs.8-9.
1885 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Hasse : 66.
1888 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Woodward : 499.
1889 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Woodward : 322, pl.7 fig.1.
1898 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Jaekel : 141.
1909 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Dean : 254, Pl.34 text-figs.46, 48-50.
1974 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Reif : 4.
1977 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Maisey : 259, figs.1-5, pls.1, 2.
1983 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Thies: 12, pl.1 figs.1-4, text-fig. 4b.
1992 *Palaeospinax priscus* (Ag.), Duffin: 201.

Etymology : This species is named after the famous Victorian fossil fish collector, Lord Enniskillen (W.W. Cole; 1807-1886), from whose collection in the BM(NH) the holotype was chosen.

Diagnosis: (based on teeth only): Palaeospinacid shark in which the height/length ratio in symphyseal teeth is 1:0.8 and 1:0.5 in posterolaterals. Strong vertical ridges are present on the central cusp and lateral cusplets, both labially and lingually throughout the dentition. A longitudinal ridge is developed in posterolateral teeth only. Up to three pairs of lateral cusplets are present. The central cusp is robust and a collar is developed just above the crown/root junction.

Holotype : P.3189 (Plate 2, figs a, b; Text-figures 4a-c,) the anterior part of a fish including the dentition, jaws, hyoid skeleton, vertebral column, first dorsal fin (Egerton, 1872: 2, pl.7, figs 1, 4-6; Woodward, 1889: 322; Dean, 1909: 256, fig. 48; Maisey, 1977: 260, 262, figs 1A, 3A, pl.1, fig. A; Maisey, 1980: 11)

Other specimens : ; P.7788 (Plate 5), the greater part of a fish including some teeth, vertebral column and both dorsal fins (Davis, 1884: 429, pl. 20; Dean, 1909: 256); P.1297 (Plate 3, 4, 10 fig. a), an almost complete fish with upper and lower dentition, pectoral girdle, vertebral column and both dorsal fin spines (Egerton, 1872: 420; Woodward, 1889: 322; Maisey, 1977: 260); P.1297(Plates 3, 4) an almost complete fish with upper and lower dentition, pectoral girdle, vertebral column, both dorsal fin spines (Egerton, 1872: 420; Woodward, 1889: 322; Maisey, 1977: 260). isolated teeth, SMF 7092 (symphyseal -Thies, 1983: 13, pl.1, fig.1), 7093 (Thies, 1983: 12, pl.1, fig.2), 7094 (a lateral - Thies, 1983: 13, pl.1, fig.3), 7095 (a lateral -Thies, 1983: 13, pl.1,fig.4). All of the BM(NH) material is from the Lower Lias of Lyme Regis. The material described and figured by Thies is from the Hettangian (*Schlotheimia angulata* zone) of Egge, northern Germany (not seen).

Referred specimens: Since the distinction between the two Early Jurassic species of Synechodus has been based upon tooth morphology it is not possible to allocate partial skeletons devoid of dentition to a particular species. This material is listed under *S. enniskilleni* sp. nov. for convenience. P.3191, an isolated dorsal fin spine (possibly figured by Egerton, 1872 pl.7, fig.3; Woodward, 1889: 324); P.3192 (Plate 8 fig. b), preserving part of the vertebral column, the second dorsal fin spine and pectoral girdle (Egerton, 1872; Woodward, 1889: 322; Maisey, 1977: 260); P.3194, presenting 29 vertebral centra plus the second dorsal fin spine (Woodward, 1889: 324; Maisey, 1977: 260); P.3195, a length of 14 vertebrae (Woodward, 1889: 324); P.1296, (Plate 6, 7) the posterior part of a male fish including the pelvic girdle, pelvic claspers and clasper spines, the second dorsal fin with associated spine, anal fin, caudal fin (Woodward, 1889: 323; Maisey, 1977: 260, 263, pl.1,fig.E); P.1298, an isolated dorsal fin spine (Woodward, 1889: 324; Maisey, 1977: 260, pl.1, fig.C); P.1299, a length of 30 vertebrae (Woodward, 1889: 324); P.24413, an isolated tooth; P.24414, an isolated tooth; P.47463, a dorsal fin spine which has been sectioned (Woodward, 1889: 324; Maisey, 1977: 260, pl.1, fig.B).

Description : the anatomy of *S. enniskilleni* has been dealt with by previous authors under the name "*Palaeospinax priscus*" and will only briefly be considered here.

The braincase is apparently only weakly calcified, and since all specimens in which the head is preserved are visible in ventral view, even those parts of the neurocranium which might be preserved are mostly overlain by the jaws (eg. P.3189, Plate 2). It is clear that the mouth is subterminal, as shown by the presence of rostral shagreen anterior to the palatoquadrate symphysis in P.3189.

The palatoquadrate itself is shown in P.3189 and P.1297. (Plate 2, fig. a) It is 57mm long in P.3189 (and probably slightly smaller in P.1297) and 12mm at its deepest. We cannot find evidence for Maisey's (1977: 260) statement concerning the presence of a prominent otic process with steeply inclined anterior margin, and must concur with Schaeffer 1967: 23) that such an articulation is lacking in *Synechodus*. P.3189 suggests that, even allowing for crushing and distortion, the rise to the otic region of the palatoquadrate is shallow. The articulation for the lower jaw is well marked and measures 3mm in P.3189.
15mm from the palatoquadrate symphysis in P.3189, the upper edge of the palatoquadrate bears a small eminence which we interpret as an orbital process (Text-figure 5). Maisey (1977, fig. 1E) restored *Synechodus* with a reasonably strong orbital process. His basis for this was the condition in P.3189 (Maisey, 1980: 11) which he later stated was the subject of some doubt, and might be a crushed olfactory capsule or other cartilage fragment. The eminence mentioned above is certainly part of the right palatoquadrate. There is no indication of any postorbital articulation of the palatoquadrate. The jaw suspension must have been hyostylic, although the details of the precise variation (Maisey, 1980) within this type remains obscure. As stated by Maisey (1980: 11), it is likely that *Synechodus* had jaws which were reasonably protractible. Our feeling is that their contact with the braincase was predominently ligamentous. A reconstruction of the jaws and braincase in lateral view is given in Text-figure 5.

Meckel's cartilages are long (52mm in P.3189) and fairly deep (in excess of 10mm) with a moderately long symphysis (Maisey, 1977: 262; probably in the order of 5mm from P.3189).

The hyoid arch skeleton is preserved in P.3189 (Plate 2, fig. a) and has been described by Maisey (1977: 262). The ceratohyals are 33mm long, gently curved, meeting close to the occiput. There is no basihyal. The right epihyal is mostly obscured beneath the right palatoquadrate, but the posterior extremity is just visible, possessing a good facet for articulation with the ceratohyal. A large cartilage which may be the epihyal is preserved just posterior to the right ceratohyal.
Parts of the branchial skeleton are preserved just posterior to the ceratohyals in P.3189 (Plate 2, figure a). At

least three left epibranchials, each about 6mm long, are preserved behind the left epihyal. A further cartilage in this vicinity may be one of the pharyngobranchials. On the right, 4 cartilages, each 8mm in length with a spatulate distal part, may represent ceratobranchials.

Both right and left halves of the pectoral girdle are preserved in P.1297 (Plate 3, figure a; Plate 4). The right scapulocoracoid is the best preserved, measures 40mm from the proximal to the distal extremities, and is strongly curved. Three associated cartilage fragments presumably represent the propterygium, mesopterygium and metapterygium. The fin outline cannot be discerned in this specimen, but a series of thin, disarticulated radials lies lateral to the left scapulocoracoid. The right scapulocoracoid is preserved in P.3192 (Plate 2, figure a) and measures 42mm long. The left pectoral fin outline is well preserved in P.7788 (Davis, 1881: 431, pl.20, fig.1; Plate 5), but shagreen obscures the fin anatomy. The fin is at least 50mm long (anteroposteriorly) close to the body, and would have projected at least 52mm from the body. The base of the left pectoral fin is also preserved.

The first dorsal fin is preserved in several specimens. The fin spine is inserted at the level of the17th vertebra in P.7788, (Plate 5) and at the 15th in P.3189 (Plate 2, figure a) and P.1297. The outline of the first dorsal fin is not preserved in any specimen. The fin spine is gently recurved posteriorly, with roughly triangular cross-section. The proximal inserted portion is fairly deep, and possesses longitudinal unroofed mantle canals on the lateral walls. The distal, exserted portion of the spine is enamelled. The enamel is restricted to the lateral walls and anterior margin of the spine; the posterior spine wall is unenamelled. Growth lines can occasionally be seen in the enamel, especially proximally. The base of the enamelled portion of the fin spine is usually smooth, sweeping backward from the anterior margin. A series of enamel tubercles may be developed below the basal margin of the enamel (P.1297, P.3189). If present, they are rounded, small (less than 1mm in diameter) and organised in up to two rough growth lines. The largest confidently determined first dorsal fin spine is 35mm in length (P.3189). The fin spine appears to be supported by a single, large, triangular basal, which is visible in P.3189. No further details of the fin skeleton are known.

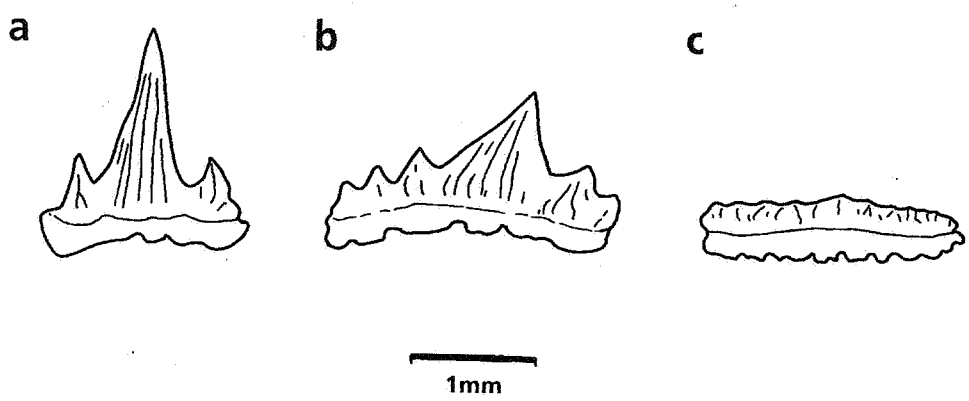
P.7788 is the only specimen to preserve both dorsal fin spines (Plate 5). The second dorsal fin spine is located at the 56th vertebra (Davis, 1881: 430), some 115mm behind the first. In this specimen, the second dorsal fin spine is a few millimetres longer than the first, but only incompletely preserved. In all other respects, it agrees with the morphology of the first dorsal fin spine. Details of the fin outline are present in P.1296 (Woodward, 1889 pl.7, fig.1; Maisey, 1977, pl.1 fig. E; Plate 6). In this specimen, the second dorsal fin spine is preceded by 33 vertebrae over a distance of 140mm. The fin itself is at least 52mm long and 40mm high.

The pelvic girdle and fin skeleton is preserved in P.1296 (Plate 7, figure a) and described by Woodward (1889: 323). There are clear indications of the pelvic girdle, the top part of which underlies the vertebral column. The pelvic girdle is at least 43mm in length, and is inclined with its base directed anteriorly. Part of the mixopterygium (clasper cartilage) is also visible. Several large cartilages are present anterior to the mixopterygium, but it is not clear how these relate to each other, since they are incomplete and partially covered with shagreen. Clasper denticles are preserved at the end of the mixopterygium. Each consists of two spines, 12mm long, bifurcating from a densely calcified base. Nodes are developed at the spine bases on the external face. The internal face of the clasper spine base is flat. No further elements of the pelvic fin can be discerned.

Clear indications of an anal fin are present just posteroventral to the second dorsal fin in P.1296. (Plate 6) The anal fin attachment is around 50mm long. P.1296 also preserves the anterior part of the caudal region of the vertebral column. Here, a moderately strong ventral lobe of the caudal fin can be distinguished, indicating the possession of a heterocercal tail.

The vertebrae are cyclospondylous, although bases for neural and haemal arches are visible in some specimens (P.3189, P.3192). Dean (1909: 255) has estimated that the vertebral column must comprise around 130 elements. The general indication from the specimens is that the complete adult fish must have measured approximately 700mm in length.

The dentition is beautifully preserved in P.3189 (Plate 2, figure b) although scattered teeth are also present in P.1297 and P.7788. From the position and attitude of the teeth in P.3189, many must be from the upper dentition. The presence of teeth belonging to the lower dentition is suggested by the orientation of a number of teeth, notably a lateral tooth lying close to the distal occlusal margin of the right palatoquadrate, and several rows of anterior and symphyseal teeth preserved in lingual view just behind the palatoquadrate symphysis.



Text-figure 4. Teeth of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. from P.3189 (HOLOTYPE)("Lower Lias", ? Sinemurian, Early Jurassic of Lyme Regis, Dorset, England). a, right upper parasymphyseal tooth in labial view; b, left lower lateral tooth in labial view; c, left lower posterolateral tooth in labial view. Bar scale = 1mm throughout.

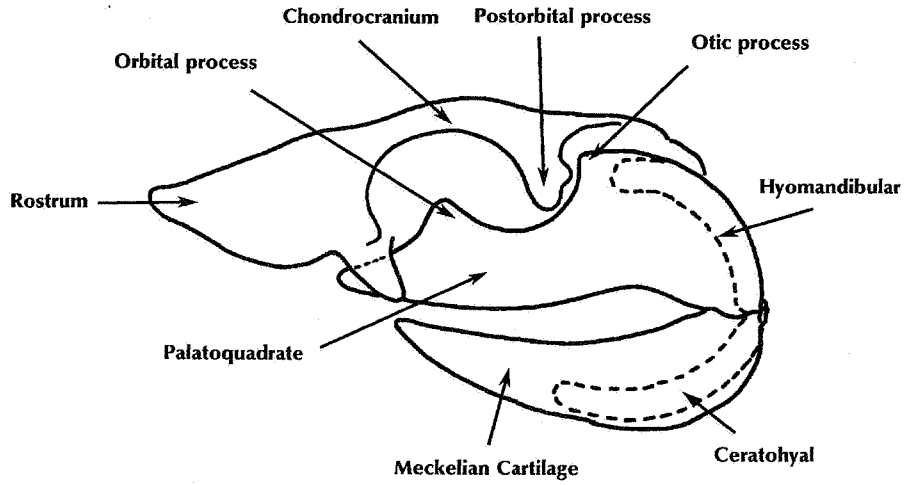
Description of the teeth from different positions in the dentition of P.3189 must necessarily rely upon several teeth presenting various views.

A right upper symphyseal tooth is preserved in labial view adjacent to the palatoquadrate commissure, and can be directly related to the figures given by Maisey (1977, fig. 2 A-C). It measures 1.6mm mesiodistally and 1.9mm high. The central cusp is high, upright, slender and sharply pointed with some lingual inclination. It is flanked by a pair of prominent lateral cusplets, each approximately one fifth of the height of the central cusp. A second incipient pair of lateral cusplets is also present. The occlusal crest is strong, forming the cutting edges of the cusp sides. There is no longitudinal ridge present at the labial crown shoulder. The crown is ornamented by a series of strong vertical ridges arising from a position well above the crown/root junction and ascending the cusps to attain the occlusal crest and cusp/cusplet apices. So far as can be determined from the limited number of teeth preserved in labial view, the vertical ridges do not bifurcate or anastomose. The crown/root junction is not markedly incised, but fairly flat. The labial root wall is very shallow (not more than one eighth of the total tooth height) and has a basal border indented by two large vascular foramina which enter the root at a high angle. The figures given by Maisey (1977, figs 2 A-E) are misleading in that they indicate the presence of a double notch at the base of the crown, directly beneath the central cusp. These are entrant vascular foramina which are the only visible punctuations in the labial root wall.

The scattered symphyseal teeth from the lower dentition are preserved in lingual, oblique and basal views, in P.3189. At least 20 teeth, plus several isolated crowns must be from the lower dentition. They indicate that the central cusp has a moderate lingual inclination. The largest teeth measure 2mm mesiodistally and 2.2mm high. The crown/root junction on the lingual side is marked by a short collar which is devoid of ornament. Moderate vertical striations arise from a position just above this collar and ascend about two thirds of the way up the central cusp, terminating well before the cusp apex. The vertical ridges do not branch or converge. Vertical ridges are also present on the lingual face of the lateral cusplets. Two pairs of prominent lateral cusplets can be discerned in most teeth. A collar is developed close to the crown/root junction, but the vertical ridges attain the lateral cusplet apices in contrast to those on the central cusp. The root is V-shaped in basal view, with a flat basal face punctuated by small, simple vascular foramina. The root is longest (labiolingually) directly beneath the central cusp, where there is a lingual root extension (lingual torus of Maisey, 1975). Large vascular foramina enter the root with an almost vertical attitude at the basolabial border. The remainder of the anaulacorhize vascularisation comprises a single row of large simple foramina entering the root almost horizontally along the lingual border. A small number of tiny additional foramina may be present on the lingual torus of some teeth.

Extreme posterolateral teeth (Plate 10, figure a)(Maisey, 1977, fig. 2F) are represented by three articulated tooth rows from the upper dentition and preserved in lingual and occlusal views on the hinder part of the occlusal margin of the left palatoquadrate. Moving anteriorly, the tooth rows contain 9, 4 and 2 teeth respectively, with

the roots of some further teeth visible on the lingual margin of the palatoquadrate. The teeth in the first two rows measure 2mm in length (mesiodistally) while the teeth in the most posterior row are only 1mm long. The height of the teeth is approximately 0.5mm. They are long and slender with a low coronal profile. Teeth in the most posterior row have a slightly arched crown in labial view. The central cusp is very low indeed and just visible in a position distal to the crown centre. It has a slight distal inclination. The occlusal crest is moderate and crenulate; no lateral cusplets are discernible. The presence of a crenulate longitudinal ridge along the labial and lingual crown shoulders is particularly well demonstrated in the teeth from the centre of the rows under consideration. Vertical ridges arising from this longitudinal ridge on both labial and lingual crown faces ascend the crown without bifurcating or converging, and attain the occlusal crest, giving rise to its crenulate appearance.

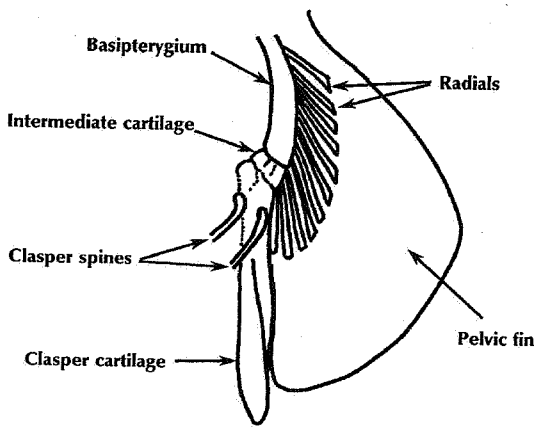


Text-figure 5. Reconstruction of the skull of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. based upon *Heptranchias* (redrawn from Maisey, 1977).

The crown/root junction is quite flat on the lingual side, and the root is approximately one half of the the total tooth height. The root is long and slender, directly underlying the crown. There is no lingual torus. Further posterolateral teeth conforming to this description are scattered around the posterior occlusal margin of the right palatoquadrate.

Few lateral teeth are available for study. Most are scattered midway along the left palatoquadrate and appear to be from both upper and lower jaws. One lower lateral is present in lingual view just inside the right palatoquadrate. Teeth from this position are figured by Maisey (1977, figs 2D, E). Lateral teeth are, to a large extent, intermediate in morphology between the symphysals and posterolaterals. The largest measures 2.5mm mesiodistally; all are over 2mm in length. Total tooth height varies from 1 to 1.8mm. The central cusp is more squat and robust than in symphyseal teeth, and shows marked distal inclination, with little lingual curvature. Up to three pairs of strong lateral cusplets may be present. Occasionally, three lateral cusplets may be represented mesial to the central cusp, and two distal to it. The lateral cusplets are approximately one third the height of the central cusp. No longitudinal ridge is present on either labial or lingual crown shoulders. The crown is ornamented by a series of strong vertical ridges which arise from just above the the labial and lingual crown shoulders, and ascend the crown to the strong occlusal crest and cusp apices. The ridges do not branch or converge. The crown/root junction is slightly incised. The labial root wall is shallow (one sixth of the total tooth height) and has an arched basal margin. Large vascular foramina indent the labiobasal root margin. The basal face of the root is flat and gently curved, in contrast to the strong V shape of symphyseal teeth, and the straight condition in posterolaterals. Small vascular foramina punctuate the basal root face. The lingual root wall is developed into a slight torus and punctuated by a row of large, simple, horizontal foramina, with occasional additional scattered, tiny foramina.

So far as can be estimated from the specimen, there is space for 15 tooth positions along the palatoquadrate. The posterolateral teeth are arranged in independent rows. Some overlap of adjacent tooth rows may have been present in symphyseal and lateral positions, but the preservation of the specimen leaves room for doubt.



Text-figure 6. Reconstruction of the pelvic fin and clasper of *Synechodus* (redrawn from Dean, 1909).

There appears to be little dignathic heterodonty. If our assumptions concerning tooth positions are correct, it may be that upper symphyseal teeth show greater distal cusp inclination than do lower symphyseals. Otherwise, the only heterodonty visible on the specimen is linear gradient monognathic heterodonty. This can be summarized as comprising the following changes, moving posteriorly through the dentition :

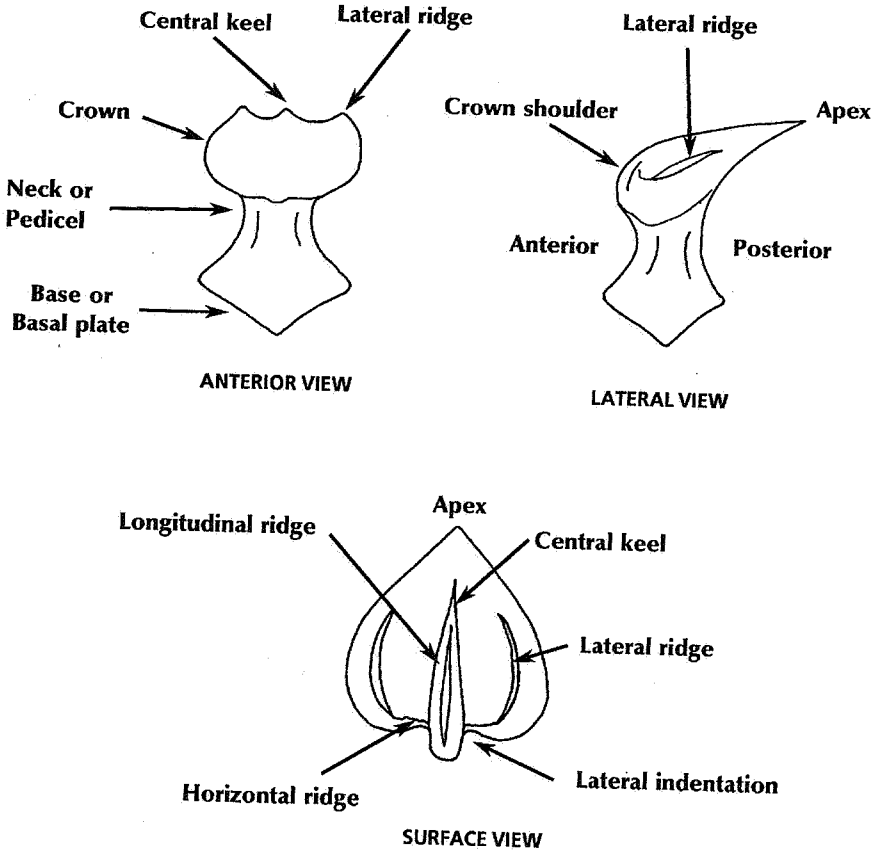
1. From 2mm symphyseally, the tooth length (mesiodistal) increases to 2.5mm in laterals, and then decreases to 0.5mm in extreme posterolaterals.
2. There is a progressive lowering of the coronal profile.
3. The high, upright central cusp becomes more squat and distally inclined in laterals, and very low indeed in posterolaterals.
4. The crown height decreases.
5. The number of lateral cusplets increases from 1 plus an incipient pair in symphyseals, to 3 in laterals, and finally reduces to none in posterolaterals.
6. Vertical ridges are present in all teeth. In symphyseals, they do not attain the central cusp apex lingually, but they do in laterals. Ridges attain the occlusal crest labially in all teeth.
7. A longitudinal ridge is only developed on the labial and lingual crown shoulders of posterolateral teeth.
8. The basal root face is V-shaped in symphyseal teeth and becomes progressively straighter through the dentition.
9. The lingual torus is progressively reduced through the dentition, and is lost in posterolaterals.
10. The occlusal crest is strong in symphyseals and laterals, but crenulate in posterolaterals.

DERMAL DENTICLES.

The dermal skeleton of *Synechodus enniskilleni* consists of a shagreen of fine dermal scales. One scale was briefly described and figured by Maisey (1977: 269, fig. 5A) as a typical example.

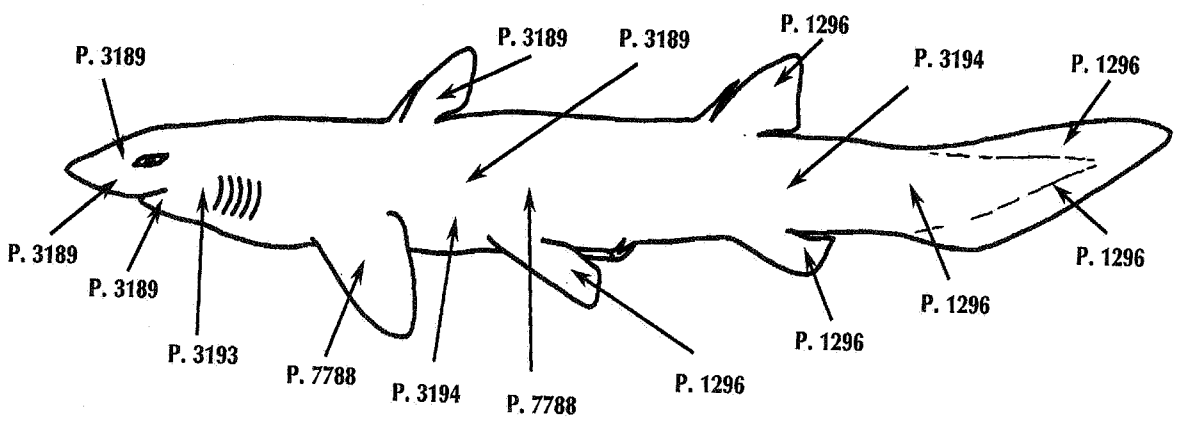
The scales are of simple organisation and belong to the "placoid" morphotype of Reif (1978: 126). They vary only little from a basic overall plan. A typical scale is divided into a tetraradiate base (also called basal plate) which has a flat to concave undersurface pierced by a single entrant vascular foramen. From the centre of the base a well developed neck or pedicel leads to the expanded spatulate crown. The apex of the crown is directed posteriorly. The crown may possess a central keel which may become further modified by the presence of longitudinal ridges of varying length and coarseness. These central longitudinal ridges arise from the shoulder of the central keel in most cases, but may extend down the pedicel to the basal plate in some examples. Toward the lateral margins of the crown, lateral longitudinal ridges may be developed to a variable length and degree of prominence. The central keel and lateral ridges are separated by two lateral indentations of varying depth. A horizontal ridge is often develped at the crown shoulder, often giving rise to the central keel and lateral ridges, encircling the crown to a variable extent.

In order to avoid damage to the beautifully articulated material, the bulk of the variation in crown shape over the body and between individuals was assessed by studying in situ scales by light microscopy. Reconstructions of the scales, often based upon several adjacent examples (Text-figure 9), are given with reference to body location in Text-figure 8.



Text-figure 7. Diagram to show terminology used in the text to describe dermal scales.

For the most part, variation in scale morphology over the body is relatively small. It consists of a certain amount of size variation and degree of coarseness, length and number of longitudinal ridges on the central keel and lateral ridges of the crown ornament, and the peripheral extent of the horizontal ridge. Some variation is noted between different individuals.



Text-figure 8. Diagram to show the locations of scales of *S. enniskilleni* sp. nov. and *S. occultidens* sp. nov. described in the text.

1. Buccal region. (Text-figure 9a)
A series of denticles is associated with the dentition in the area enclosed by the meckelian cartilages in P.3189. It is not clear which denticles derive from the upper and which from the lower dermal tissues. Those adjacent to the symphysis are the largest and comprise a robust quadrate crown devoid of ornament, directly surmounting a well developed pedicel possessing moderately coarse vertical ridges. The basal plate is not expanded, and is only slightly larger that the pedicel base. A single large vascular foramen is present on the underside of the basal plate. Tiny entrant vascular foramina may be present between the vertical ridges, often high up the pedicel. No horizontal ridge is present at the crown shoulder. The midpoint of the crown is the highest.

Crowns of denticles in this region vary from quadrate to triangular and subrounded in shape. Moving commisurally (distally) through the dentition close to the right Meckel's cartilage , and posteriorly in the midline, the crown tends to become smaller and more spatulate, but still remains devoid of ornament. Ridges on the pedicel are retained, but are reduced in size.

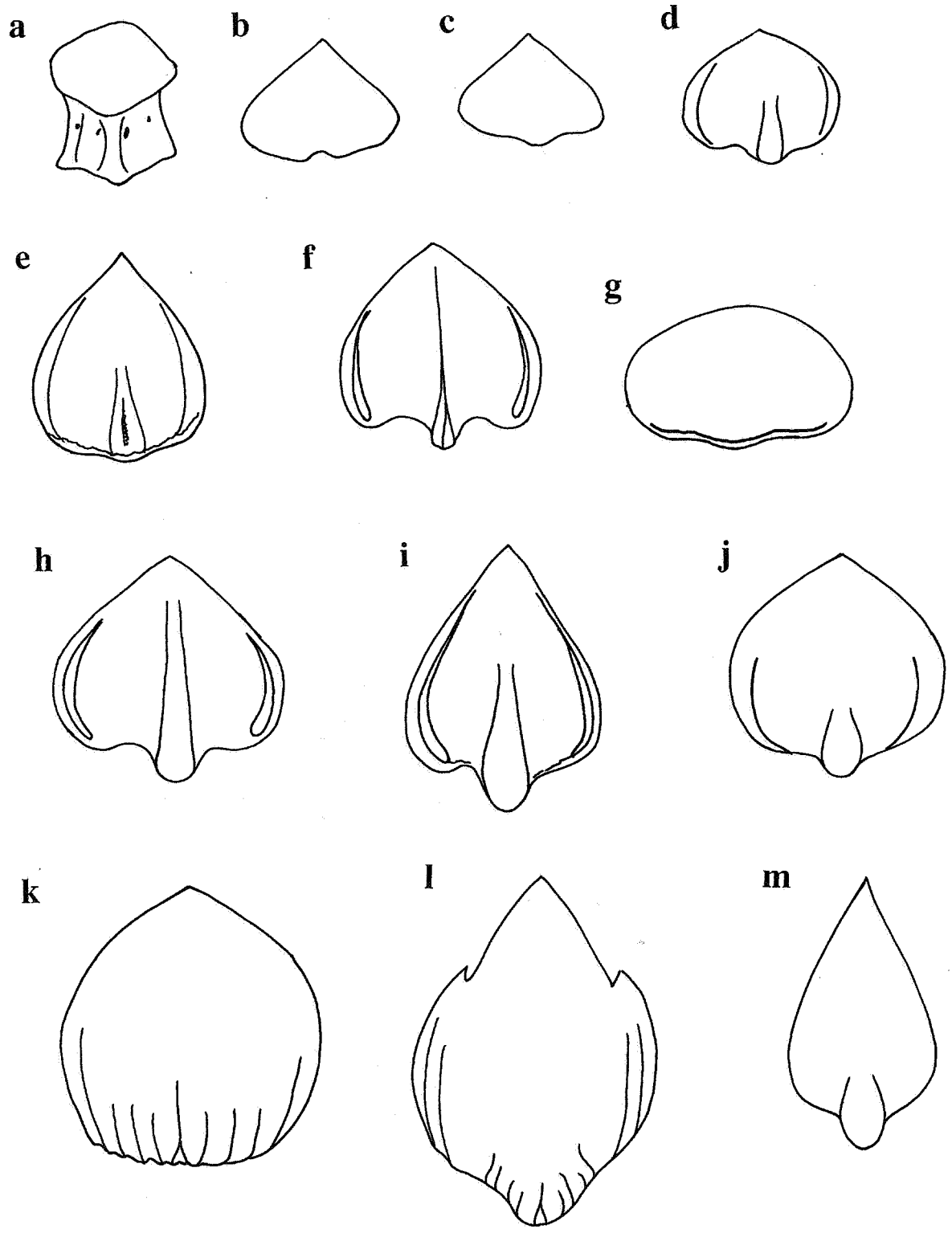
2. Rostrum. (Text-figures 9b, c)
Lateral and anterior to the Meckel's cartilages in P.3189 are groups of denticles which presumably derive from the rostrum. The crowns are more spatulate and posteriorly pointed than those from the buccal region and may begin to develop a central keel. Very rarely, two short fine longitudinal ridges may be developed on the central keel. A single lateral ridge may be developed in some of the asymmetric crowns. The pedicel is lightly ridged, but lacks vascular foramina. The basal plate shows some flaring. In some denticles a central indentation is present.

3. Central skull region/orbit. (Text-figure 9d)
A mass of denticles is present lateral to the midpoint of the left Meckel's cartilage in P.3189. Assuming the carcass to have come to rest in a ventral position with slight distortion on compaction, this region may represent the facial area in front of the orbit. Here, the scales are small, but show the more typical organization as seen in the remainder of the skin. The crown is spatulate with a blunt apex. The central keel is moderate and surmounted by two longitudinal ridges which extend for up to ? the crown length. A single pair of lateral ridges is present.
This general scale morphology is maintained posteriorly throughout the occipital region and down the flanks to the first dorsal fin in P.3189.

4. First dorsal fin. (Text-figure 9e)
Here, in the skin just behind the first dorsal fin spine in P.3189 (probably deriving from the fin web itself) the scale crowns are rather longer and more lanceolate with a sharply-pointed apex. The lateral indentations are poorly developed and the central keel weak. Two central longitudinal ridges persist and tend to converge close to the midpoint of the crown, where they terminate. The lateral ridges are present. A fine horizontal ridge is developed here, restricted to the anterior part of the crown shoulder only and giving rise to the varuious coronal ridges. Lower down the flanks in this region, below the level of the vertebral column in P.3189, there is a tendency for coarser longitudinal and lateral ridge, and central keel development.

5. Ventral branchial region. (Text-figure 9f)
In addition to the lateral occipital region, with which it agrees with P.3189, P.7788 preserves skin from the branchial region or the ventral underside of the Meckel's cartilage. Here the scales possess crowns in which the lateral ridges are very coarse but fairly short, extending only some two-thirds of the way along the lateral crown margins. The central keel is narrow but well develped and separated from the lateral ridges by deep lateral indentations. A single coarse longitudinal ridge ascends the central keel and extends along the greater part of the crown midline toward the crown apex. Short additional ridges ascend the central and lateral margins of the central keel to fuse with the dominant longitudinal ridge.

6. Pectoral fin. Text-figure 9g)
P.7788 possesses coarse, large, robust-crowned scales along the anterior margin of the pectoral fin. The scales in this position possess subrounded to almost rectangular crowns in surface view and lack surface ornament. A fine horizontal striation may be developed at the crown shoulder. On the remainder of the fin, the crowns are more spatulate and delicate, closely resembling those from the flank.



Text-figure 9.Dermal denticle crowns of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. from the "Lower Lias" (? Sinemurian, Early Jurassic) of Lyme Regis, Dorset, England. a) buccal region, x25; b) rostrum x120; c) rostrum, x120; d) central skull region, x220; e) first dorsal fin, x240; f) ventral branchial region, x240; g) pectoral fin, x240; h) posterior flank region, x240; i) mid flank region, x240; j) second dorsal fin, x240; k) dorsal margin of the tail, x90; l) tail region; x90; m) ventral lobe of tail, x90.P.3189 - figures a-e; P.7788 -figures f-h; P.1296 - figures i-m.

7. The flank. (Text-figure 9h)
From P.7788 the scales on the flanks and dorsal midline of the body posterior to the pectoral fin, as far as the second dorsal fin, are of a type intermediate between those of the gular and occipital region. The lateral ridges are coarse and fairly short, while the very coarse ridge surmounting the central keel extends along the greater part of the crown midline. A node may be developed at the crown shoulder on the prominent central longitudinal ridge, but no horizontal ridges could be discerned. Some scales in this region may possess posterior indentations either side of the central keel..

8. Flanks midway between dorsal fin spines (female). (Text-figure 9i)

The male specimens of *S. priscus*, P.1296, preserves scales very much like those of P.7788 in the flank region, but showing a more lanceolate shape and coarser ribbing.

9. Pelvic region.

From P.1296, the crowns in the proximal region of the clasper cartilage show a tendency to lose surface ornament and become more rounded posteriorly.

10. Second dorsal fin (P.1296). (Text-figure 9j)

Those denticles on the anterior margin of the second dorsal fin are larger than adjacent scales and similar to that described above in overall shape. The remainder of the scales on the fin have delicate tripartite crowns with very fine lateral ridges and a moderately coarse central keel, extending for only one third of the crown length or even less. The scales of the anal fin and body flanks in this region possess similar scales.

11. Dorsal margin of caudal fin. (Text-figure 9k, l)

From P.1296, considerable variation of scale morphology exists in the dorsal midline along the tail margin. The scales are large and robust with wide crowns. The central keel is not prominent. A series of short longitudinal ridges arises from the anterior margin of the scale, extending for a short distance over the crown. Some crowns may have accessory cusps developed on the posterior margin, with two prominent lateral ridges and short longitudinal ridges ascending the poorly developed central keel. This second type predominates toward the back of the tail, and shows the tendency for increasing sparseness of ridges.
On the hypochordal lobe and remainder of the tail, the scales are much finer and more lanceolate with a well developed central keel but no further surface ornamentation (Text-figure 9m).

Synechodus occultidens sp.nov.
(Plates 8 Fig. a, 9, 10 fig. b, 11, 12)

1872 *Palaeospinax priscus* (Agassiz); Egerton: 2, pl.7 figs 2, 7, 8.
1889 *Palaeospinax priscus* (Agassiz); Woodward: 322, (part only).
1977 *Palaeospinax priscus* (Agassiz); Maisey: 260 (name only).
1983 *Palaeospinax priscus* (Agassiz); Thies: 13, fig. 4a.

Diagnosis : Palaeospinacid shark in which the height/length ratio in symphyseal teeth is 1:1.25; in posterolaterals is 1:0.3. Crown ornamentation is restricted to occasional short fine vertical ridges at the base of the crown in symphyseal and anterolateral teeth; posterolateral teeth have coarse vertical ridges. An occasionally anastomosing longitudinal ridge is present on the crown shoulder. There are no lateral cusplets, but lateral blades are present. The central cusp is slender.

Derivation of name : *occultus* (Latin) = hidden; *dens* (Latin) = tooth, relating to the fact that the material has long been available but the species had been incorporated into *P. priscus*.

Holotype : P.3190, (Plates 9, 10 fig. b). preserving the Meckel's cartilages and parts of the dentition, previously described and figured by Egerton (1872: 2, pl.7, figs 2, 7, 7a, 8). A single tooth was figured by Thies (1983, fig. 4a) and the specimen was briefly described by Woodward (1889: 322).

The specimen comes from the Lower Lias of Lyme Regis. No further details of stratigraphy or locality are available.
Dean (1909: 256, fig. 48) supposedly figured the specimen, but the citation and figure are of P.3189, a specimen of *S. enniskilleni* (see above).

Other Material : P.3193, the associated elements of the anterior part of a fish, including parts of the dentition, jaws and branchial cartilages, vertebral column, first and second dorsal fin spines, cartilages of the pectoral and pelvic girdles, pelvic claspers and shagreen.

AMNH 7085, an almost complete specimen (Dean, 1909: 255, pl. 34; Schaeffer, 1967: 23; Plate 12)

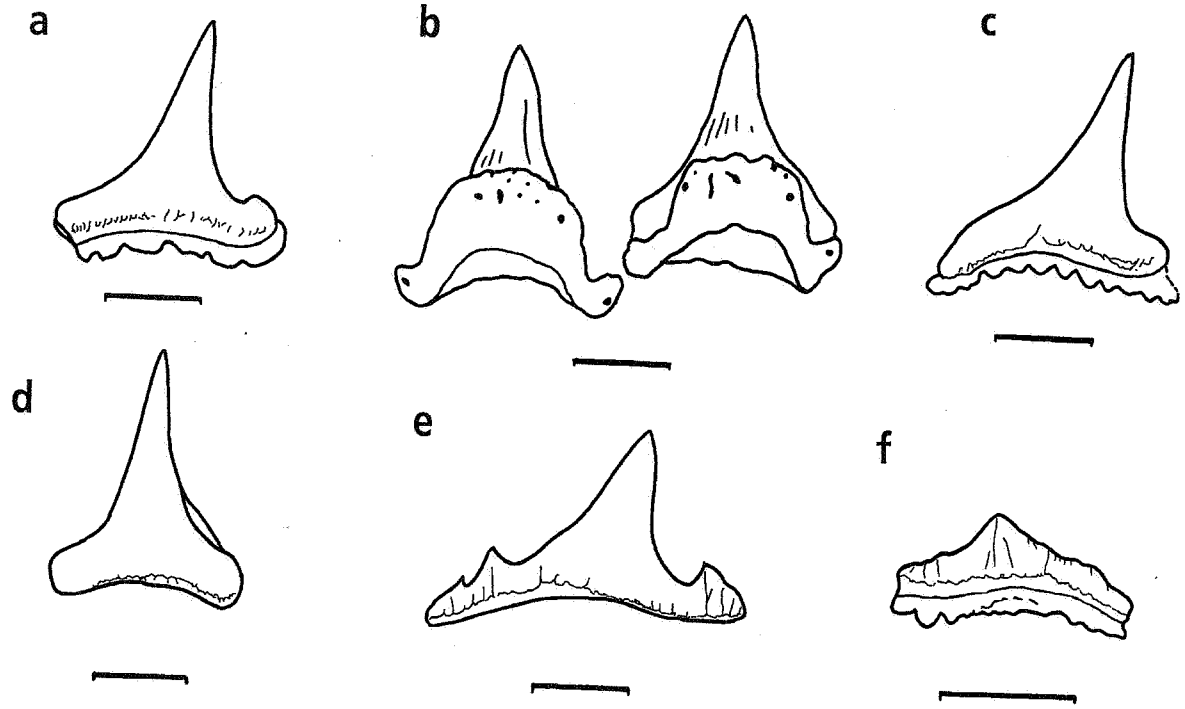
Description of the Holotype : P.3190 (Plate 9) preserves the Meckel's cartilage and parts of the dentition only, exposed in ventral view on a block of the black shale which is so typical of the Lower Lias at Lyme Regis. Each Meckel's cartilage is 50mm in length and some 10 to 11mm deep at the deepest point. Traces of the ceratohyal overlie the posterior part of the left Meckel's cartilage for a distance of 17mm. The left Meckel's cartilage is preserved in lateral view, but the right is slightly twisted ventrally. Only part of the symphysis can be discerned, and the impression is gained that it is fairly short (not more than 5mm). Two small cartilage fragments lie adjacent to the right Meckel's cartilage and may be parts of the skeleton of the hyoid arch. The palatoquadrate and neurocranium are not preserved. The bulk of the lower dentition is preserved in mildly disarticulated fashion. Some of the teeth of the upper dentition may be present. We believe that the tooth adjacent to the left Meckel's cartilage in a symphyseal position and preserved in labial view (Egerton, 1872: fig. 7; Thies, 1983: fig. 4a) is an upper (Plate 10, fig. b). Some of the details of the teeth remain obscured by the matrix, but sufficient information can be obtained for their outline description and characterisation of the heterodonty.

The dentition is preserved on both the left and right lower jaws, but is more easily distinguished on the left. Here, 15 tooth families can be seen, although there may have been space to accommodate an additional two, which, if present, are now obscured by matrix. So far as can be distinguished, anterolateral teeth have alternate arrangement between adjacent tooth families, although the six posterolateral tooth families appear to be arranged independently.

The description of the teeth in this specimen must rely upon information from various tooth families. The symphyseal teeth are accessible in lateral view on the basis of three teeth, and in basal view from two teeth which are slightly detached from the rest.

The parasymphyseal teeth are high crowned with a prominent, sharply pointed slender central cusp. Two crowns on the inner margin of the right Meckel's cartilage are upright, whereas crowns on the occlusal margin of the right and left Meckel's cartilages are distally inclined. The crown of each symphyseal tooth is 2mm high and 2.5mm long. The occlusal crest forms a moderate cutting edge on the sides of the central cusp. In lateral view, the central cusp has a sigmoid shape, being gently curved lingually before regaining an upright orientation. The occlusal crest is labially positioned when the tooth is viewed laterally. Lateral cusplets are absent from symphyseal teeth with an upright central cusp, although one pair is present incipiently in those in which the central cusp is distally inclined. In these cases, the distal lateral cusplet is the more pronounced. The upper part of the labial face of the crown is smooth and devoid of ornament, with the single exception of a tooth adjacent to the left Meckel's cartilage (Egerton, 1872, pl.7, fig. 7; Thies, 1983, fig.,4a) which has three impersistent vertical striations high up the central cusp.

The crown/root junction is incised in labial view. The lower labial border of the crown is arched, this feature being more pronounced in those teeth with an inclined central cusp. The crown shoulder is situated very low down the tooth on the labial side, only a short distance above the crown/root junction. The labial crown shoulder is marked by a fine longitudinal ridge extending the full mesiodistal extent of the crown. This ridge breaks and rejoins in an anastomosing, reticulate pattern. Very short vertical striations arise from this ridge network, but are restricted to the lowermost part of the crown at the level of the crown shoulder. One tooth preserved in an oblique view shows that the same longitudinal ridge development is present on the lingual face of the crown, together with rather longer vertical striations arising from it at the base of the central cusp.



Text-figure 10.Teeth of *Synechodus occultidens* sp. nov. ("Lower Lias", ? Sinemurian, Early Jurassic of Lyme Regis, Dorset, England). P.3190 (HOLOTYPE) - a) lower anterior tooth in labial view; b) two left lower anterior teeth in basal view; c) left ? upper tooth in labial view; d) left upper tooth in labial view; e) lateral tooth in labial view from P.3193; f) right posterolateral tooth in labial view from P.3190. Bar scale = 1mm throughout.

In basal view, the root of symphyseal teeth has a strong V-shape. A lingual projection beneath the central cusp is the longest (labiolingually) part of the root. The arms of the V, underlying the mesial and distal parts of the crown, are quite short.

The vascularization is anaulacorhize. Large simple foramina are distributed in a single row on the linguobasal margin of the root, entering it horizontally. Smaller, scattered foramina may be present in some teeth. Simple labial vascular foramina forming a single row are notched into the basal part of the labial root wall, and enter the root steeply (sometimes almost vertically).

Posterolateral teeth are less robust, shorter (1.8mm mesiodistally) and lower crowned (0.6mm total tooth height) than symphyseals. Most of the posterolateral teeth are preserved in occlusal view, but one tooth from the left twelfth tooth family is preserved in lateral view. The central cusp is very low and stubby. Lateral cusplets are not present. The occlusal crest is moderate and may often be crenulated. The longitudinal ridge with its anastomosing pattern is moderately developed, and the vertical striations arising from it are much stronger and more pronounced than in symphyseal teeth. On the labial face of the crown, the vertical striations attain the occlusal crest mesially and distally, and ascend the greater part of thecentral cusp. The longitudinal ridge and accompanying vertical striations are weak on the lingual face of the crown. The central cusp shows moderate distal inclination, and is directed lingually. The root vascularization is as for the symphyseal teeth, but the root itself is much more slender with a less pronounced V-shape and lingual extension beneath the central cusp.

Lateral teeth are morphological intermediates between the symphyseals and posterolaterals. The central cusp is pointed, moderately high and slender with little distal inclination. The longitudinal ridge is well developed but the vertical striations arising from it are short, although some may reach the moderate occlusal crest at the distal crown extremity.

The monognathic heterodonty shown by the lower dentition is of linear gradient type (Duffin&Ward,1983a),andthe following changes take place distally:

1. Decrease in central cusp height.
2. Change of central cusp from high, slender and upright to low and stubby with distal inclination.
3. The mesiodistal length of the tooth decreases.
4. The incipient lateral cusplet development is suppressed.
5. The prominence and length of the vertical striations increases from being very short in symphyseal teeth, a little longer in laterals, to attaining the occlusal crest in posterolaterals.
6. The longitudinal ridge increases in prominence to teeth in a lateral position, but then becomes weaker.
7. The basal border of the crown in labial view becomes less arched.
8. The root is V-shaped in basal view in symphyseal teeth, but becomes more slender with loss of the strong lingual exaggeration beneath the central cusp in posterolateral teeth.

If the tooth present just above the occlusal margin of the left Meckel's cartilage (Egerton, 1872, pl. 7, fig. 7; Thies, 1983, fig. 4a) is from the upper dentition, as we suspect, some dignathic heterodonty must be present and reflected in the degree of distal inclination of the central cusp, ie. lower teeth might be more upright than upper teeth from the same position on the opposite jaw.

Description of P. 3193 (Plates 8 fig. a, 11) : although presenting the greater part of a fish, this specimen is not so well preserved as the holotype. Parts of approximately 50 teeth are visible, but they are scattered and not easily visible (Plate 11 fig. a). As in P.3190, the crowns are smooth in high cusped symphyseal teeth, but more coarsely ornamented in the lower crowned posterolaterals.

The vertebral column is broken in several places, but has 39 cyclospondylous vertebrae present. Each vertebra is densely calcified and 4mm long (Plate 8 fig. a).

Both dorsal fin spines are present (Plate 11 figs b, c). The first has the proximal 12mm preserved, whereas the second is complete and measures 18mm in length. Both have an enamelled exserted portion with a straight basal border and no tubercle development. The proximal part of the second dorsal fin spine has vertical unroofed mantle canals exposed on its flanks. There is no evidence of the basals or radials of the fin skeletons.

Several cartilage fragments are scattered in the area of the head and must represent the jaws and hyoid skeleton, although little detail can be made out. The shagreen in this area has been differentially compacted to give the impression of 5 gill openings. Some cartilages are present in the pectoral region and must represent the pectoral girdle and fin skeleton, although again details are lacking.

Pelvic clasper cartilages are visible in the midline and oriented anteroposteriorly, although few details can be seen. Two clasper spines appear to be present at their tips, but they are hidden beneath a covering of skin. Similar structures were noted on AMNH 7085 by Dean (1909) (Text-figure 6).

Exoskeletal fibres, first recorded by Woodward (1889: 323) are scattered over the block, but are most easily discerned in the area of the dorsal fins.

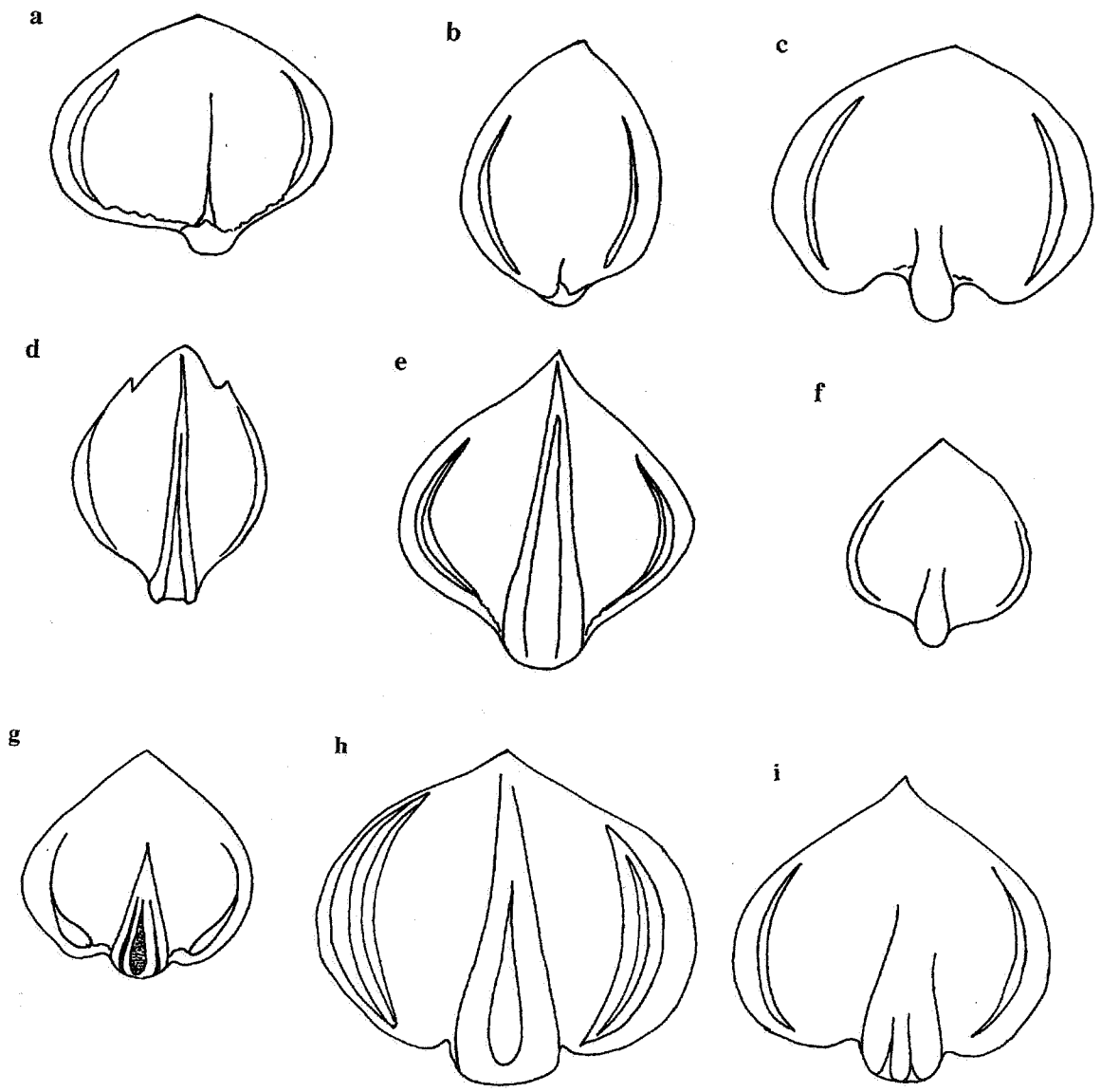
Dermal denticles

Few scales are accessible in sufficiently informative view to be useful for detailed study on the holotype of *Synechodus occultidens* (P.3190).

A small strip of articulated scales is preserved in association with the teeth midway along the left Meckel's cartilage. They most closely resemble those described above from the central skull and orbital regions of *Synechodus enniskilleni*. Each scale consists of a tiny spatulate, subrounded crown with a moderate central keel surmounted by a ridge, and moderately well developed lateral ridges (Text-figure 11a). A horizontal ridge is present. There is a slight difference between these scales in *S. occultidens* and those of *S. enniskilleni*; those in the latter species consistently possess two longitudinal ridges on the central keel, while only a single ridge is developed in *S. occultidens*.

P.3193 preserves rather more of the shagreen. Because of a certain amount of disarticulation of the skin in the skull region it is rather difficult to assign the scales with confidence to a particular part of the head. We could locate no scales similar to those from the rostrum in *S. enniskilleni*: the scales in this region in *S. occultidens* do not develop triangular crowns with a simple anterior indentation, as is found in those of *S. enniskilleni*.

The bulk of the scales in P.3193 is spatulate, closely resembling those described above from the holotype. The horizontal ridge tends to be weakly developed and the central keel surmounted by weak, short longitudinal ridge. A few examples show the development of very short and weak double striations on the central keel anteriorly. A few slightly larger scales have rounded button-like crowns with no surface ornament.



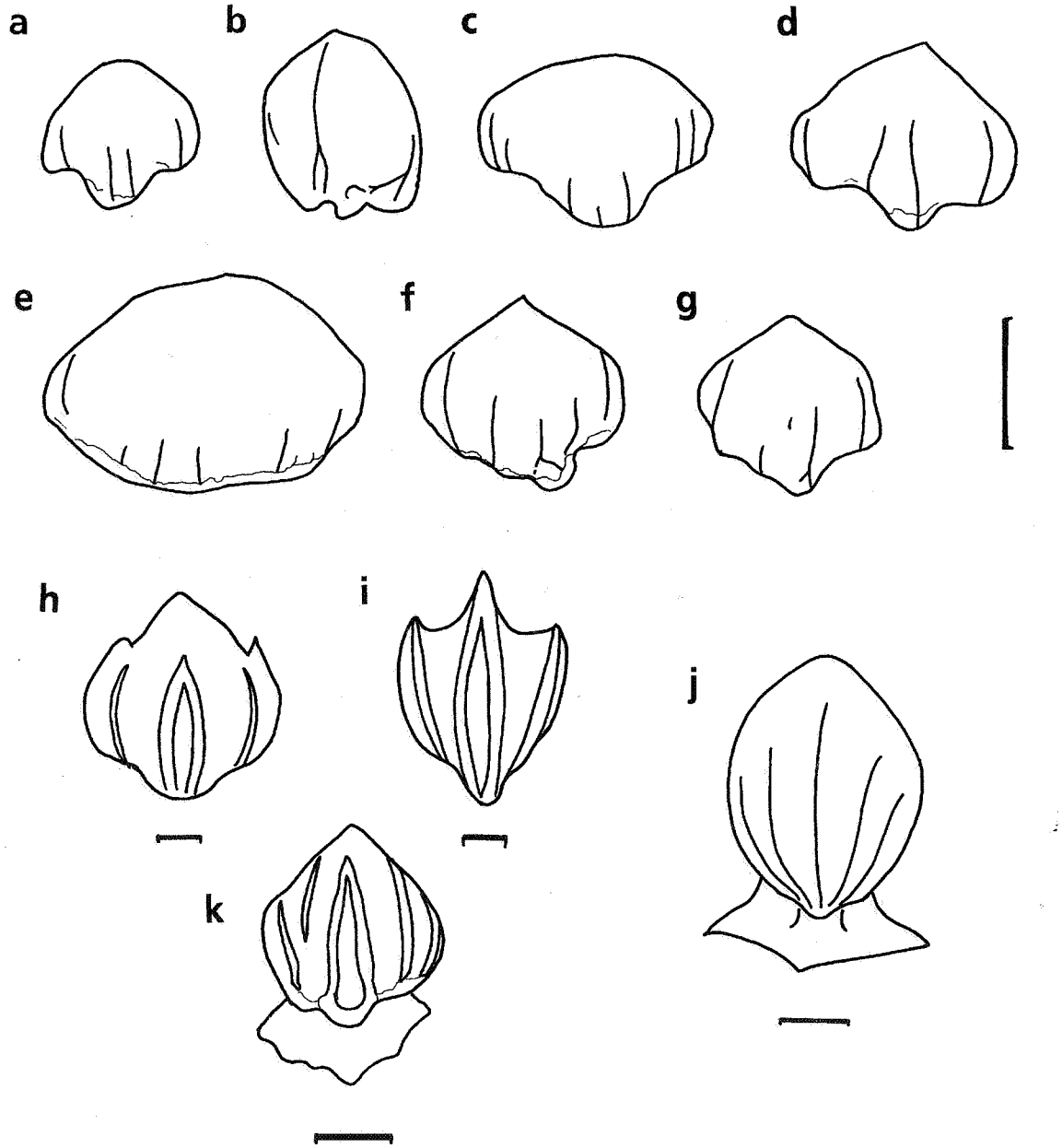
Text-figure 11.Dermal denticles of *Synechodus occultidens* sp. nov. ("Lower Lias", ? Sinemurian, Early Jurassic of Lyme Regis, Dorset, England). a) mid-way along the Meckel's Cartilage, x250; b) ethmoid region of the skull, x250; c) ethmoid region of the skull, x250; d) anterior occipital region of the skull, x270; e) posterior occipital region of the skull, x270; f) x250, g) first dorsal fin, x250; h) flanks, x250; i) dorsal midline, x250. P.3190 (HOLOTYPE) -figure a; P.3193 - figures b-i.

Further back in the head region (presumed dorsal part of the occipital region; Text-figure 11e) the scale crowns are rather more elongate with a coarse double ridge surmounting the central keel, coalescing posteriorly. This is unlike any scale seen in the material of *S. enniskilleni*.

In a more ventral position toward the rear of the skull the crowns are very coarsely ornamented. A double, and occasionally a triple longitudinal ridge is developed at the central keel and extends the full length of the crown. The lateral ridges may also be divided.
Passing posteriorly down the body, coarse ornamentation persists in dorsal scales but diminishes dawn the flanks becoming quite weak in the ventral region (as in the holotype).

The outline of the first dorsal fin is not visible but there is a large number of scales associated with exoskeletal fibres in the region of the dorsal fin spine. Scales in this region are generally typical dorsal body scales with coarse ornamentation and multiple ridges, although a few areas show more delicate crowns with weaker ridge development (Text-figure 11g).

Scales along the belly and ventral flanks (Text-figure 11h) appear to maintain their conservative shape, but with slight coarsening of the anterior part of the central keel. Scales of this morphology extend as far back as the line of the second dorsal fin. Dorsally in this position, the scale crowns retain their coarse ornament, often with up to four fairly short ridges developed on the central keel (Text-figure 11i).



Text-figure 12.Palaeospinaciform dermal denticles. a-g, scales of *Synechodus pinnai* (Duffin, 1987) (Sinemurian, Early Jurassic of Osteno, Lombardy, Italy - MCSN V644, HOLOTYPE), redrawn from Duffin, (1987, figure 5). h-J, scales of *Synechodus dubrisiensis* (36908- Lower Chalk, Late Cretaceous,, of Dover) (original); k, scale of *Paraorthacodus jurensis* (Schweizer, 1964) (Tithonian, Late Jurassic of Nusplingen, southern Germany) GPIT 1210/1, redrawn from Reif & Goto (1977).

Discussion of scales.

On the basis of the specimens available, it would appear that the scales of *S. enniskilleni* and *S. occultidens* are distinct from each other; those of *S. occultidens* possess coarser multiple longitudinal ridges on the central keel than those of *S. enniskilleni*. When these apparent differences in scale morphology were used in an attempt to assign specimens lacking teeth to a particular species, however, it proved impossible. Much more material of both species is necessary to determine the extent to which scale morphology might be used as a taxonomic feature.

Reif (1985: 89) makes the comment that "for all practical purposes placoid scales will always be of low taxonomic significance". Part of the problem is that the study of shark squamation is still in its infancy. Assessments of intraspecific variation in scale morphology, including sexual variation for extant sharks are limited; Reif (1985) based his classic comparative study on between 1 and 6 specimens of each species, while Cigala Fulgosi & Gandolfi (1983) based their study of *Somniosus rostratus* (Risso, 1826) on sixteen specimens. Ontogenetic variation was incorporated into Reif's (1985) study, but is best documented for modern and fossil species of the bullhead shark, *Heterodontus* (Reif 1972, 1973, 1985). Ontogenetic changes in the squamation of *Heterodontus* are closely linked to changes in ecological preference with maturity; juveniles prefer shallow, muddy-enclosed waters, feeding on soft-bodied benthos, while the slow-swimming adults live on rocky substrates including reefs, feeding on shelled invertebrates. These changes in habit with ontogeny are also reflected in the dentition (Thies & Reif, 1985: 343).

A detailed ecological analysis of *Synechodus* spp. is beyond the scope of this paper, but it is likely that it was a moderately fast swimming occupant of open water. feeding on shelled invertebrates. with no significant habitat change with age. Furthermore, the comparatively small number of Jurassic specimens and their incomplete preservation makes assessment of ontogeny difficult.

The other Mesozoic palaeospinacids for which traces of the squamation are known are *Synechodus pinnai* (Duffin, 1987) (Sinemurian, Italy), *Synechodus egertoni* (Woodward, 1889)(Toarcian, Germany) and *Paraorthacodus jurensis* (Schweizer, 1964) (Tithonian, Germany).

The scales of *Synechodus jurensis* described and figured by Reif & Goto (1979) and Reif (1985, text-fig. 1c) are very similar to those of *S. occultidens*. The Nusplingen specimen has a prominent keel bearing two longitudinal ridges which meet just before the crown apex. It has two pairs of longitudinal ridges laterally and no horizontal ridge.

The scales of *S. egertoni* (Reif & Goto, 1979; Reif, 1985) have a prominent keel at the crown shoulder but no longitudinal ridges. The Toarcian scales are more rounded in surface view and possess only a faint horizontal ridge.

The available squamation of *S. pinnai* has been considered in some detail by Duffin (1987, cf. figs 4-5). Scales in the Italian species vary from large unornamented rounded crowns to those with pointed apices. The central keel is weak and may bear up to three fine longitudinal ridges which do not meet posteriorly or gain the crown apex. A fine horizontal ridge is occasionally developed anteriorly. Up to two pairs of short lateral longitudinal ridges may be present.

Some scales of *S. dubrisiensis* (Mackie) have been figured by Woodward (1911, pl. 46, fig. 2a). A patch of scales is present on 47287 and is very similar to those of *S. occultidens* and *Paraorthacodus jurensis*; the prominent central keel bears to coarse longitudinal ridges which converge posteriorly to meet at the sharply pointed crown apex. The two lateral longitudinal ridges extend the length of the crown and have subsidiary apices associated with them. In contrast to *S. occultidens*, the scales of *S. dubrisiensis* have no horizontal ridge. While much more material is needed to assess the taxonomic potential of scale features of morphology, it is worthwhile noting that the divided keel with longitudinal ridges meeting at the crown apex is currently confined to scales of *S. occultidens, P. jurensis* and *S. dubrisiensis*; the feature is developed in none of the scales figured in the atlas compiled by Reif (1985).

3. COMPARISONS:

3.1. Comparison of *S. enniskelleni* and *S. occultidens*.

The teeth of the two British Sinemurian species of *Synechodus* fall within the same overall size range, the total tooth height being around 2mm. The teeth of *S. occultidens* are proportionally longer than those of *S. enniskilleni*, however; the height: length ratio in symphyseal teeth is 1:1.25 in *S. occultidens*, as opposed to 1:0.8 in *S. enniskilleni*. In posterolaterals the height:length ratio is 1:0.3 in *S. occultidens*, against 1:0.5 in *S. enniskilleni*.

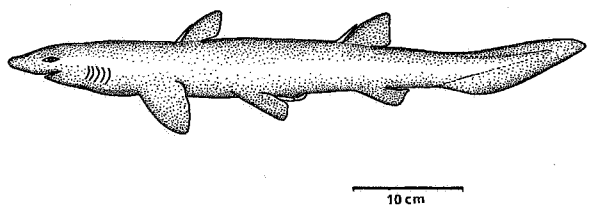
In both species there appears to have been around 11 tooth families in each jaw. The arrangement of these families varies from alternate symphyseally to independent postero-laterally in *S. occultidens*, whereas it is independent throughout the dentition in *S. enniskilleni*.

The most striking differences between the two species are in crown ornamentation and lateral cusplet development. *S. enniskilleni* shows the development of strong vertical ridges on central and lateral cusplets both labially and lingually throughout the dentition, whereas the crown is smooth in the symphyseal teeth of *S. occultidens* with the exception of a few short, fine vertical ridges developed occasionally. The posterolateral teeth of this species show the development of strong vertical ridges. An occasionally anastomosing longitudinal ridge is developed at the crown shoulder around the whole tooth throughout the dentition in *S. occultidens*, whereas a similar feature is developed only in the posterolaterals of *S. enniskilleni*. *S. occultidens* lacks lateral cusplets, while *S. enniskilleni* has between one (in symphyseal teeth) and three (in lateral teeth) pairs.

The central cusp tends to be more robust in *S. enniskilleni*, as against the slender central cusp of *S. occultidens*. A collar is developed just above the rather flat crown/root junction in the teeth of *S. enniskilleni*. The teeth of *S. occultidens* have no collar, and the crown/root junction is more incised.

Both species show linear gradient monognathic heterodonty with decreasing tooth height and increasing distal inclination of the central cusp passing posteriorly through dentition. The teeth of *S. enniskilleni* first increase and then decrease in length away from the symphysis. whereas there is a gradual decrease in tooth length posteriorly in the dentition of *S. occultidens*.

The two Sinemurian species are quite easy to distinguish on the basis of symphyseal and lateral teeth, but posterolaterals are very similar. The question arises as to whether the two dental morphologies described above might represent case of gynandric (sexual) heterodonty within a single species. *S. occultidens* is known by articulated material showing both teeth and pelvic clasper cartilages (P.3193, a male), while *S. enniskilleni* is represented mostly by partial specimens preserving the anterior section only. Further specimens, notably males of *S. enniskilleni*, are needed for clarification.



Text-figure 13. Full reconstruction of a male specimen of *Synechodus* sp., one quarter of the natural size.

3.2. Comparison with other Jurassic Palaeospinacids.

"S". pinnai (Duffin, 1987) from the Sinemurian of Italy is represented by large (over 5mm high) teeth with an upright central cusp flanked by three lateral cusplet pairs. The crown ornament is restricted to fine vertical ridges arranged in pairs on the lateral cusplets only.

S. egertoni was described from the German Toarcian by Woodward (1889). The teeth are comparable in size to those of *"S". pinnai*, but with a squat, robust central cusp flanked by two pairs of lateral cusplets. Crown ornamentation is variable, but generally consists of occasional short, moderately coarse vertical ridges on the central cusp and lateral cusplets (Text-figure 3a).

S . politus Thies (in press), also from the German Posidonienschiefer (Reif, 1970) possesses up to five pairs of lateral cusplets. Teeth of *P. kruckowi* Thies (1983) from the Aalenian (Late Jurassic) of northern Germany shows up to three slender lateral cusplet pairs (Text-fig. 3b), while *S. riegrafi* Thies (1983) from the Upper Oxfordian (Late Jurassic) of southern Germany develops two. In both these latter species, the vertical ridges which ornament the crown are much denser and more closely spaced than is the case in *S. enniskilleni*.

4. DISCUSSION

4.1 THE SYSTEMATIC POSITION OF *SYNECHODUS* - HISTORICAL PERSPECTIVE

Since its first description (Agassiz, 1843), "*Palaeospinax*" has been regarded as a neoselachian shark. Egerton's (1872) construction of the generic name reflected the opinion of relationship to the squalids. It was first formally classified by Woodward (1889), who placed it within his Family Cestraciontidae, together with *Orodus*, various Palaeozoic sharks including *Tristychius*, hybodonts and *Heterodontus*. Regan (1906) then placed it (together with *Synechodus*) in a new Family, the Palaeospinacidae. This he allied to the Hybodontidae in his Division Squaloidei, but distinguished "*Palaeospinax*" on the basis of its smooth dorsal fin spines, lack of cephalic spines and presence of calcified vertebral centra. On the basis of the dentition, he concluded (Regan 1906: 750) that "*Palaeospinax*" was "evidently related" to *Hybodus*. This opinion was also (posthumously) held by Ameghino (1935: 627).

Dean (1909: 254) maintained Woodward's suggestion of close affinity to *Heterodontus*, and remarked that "*Palaeospinax*" was "modern in a number of respects", and that it "might well have stood in the line of the other Euselachii, but in other regards is evidently too specialised to have occupied this position." Dean thought it unlikely that "*Palaeospinax*", with its dorsal fin spines supported by single basal cartilages, and its dentition, could give rise to modern sharks such as the notidanids and scylliids.
In his revision of Zittel's Textbook of Palaeontology, Woodward (1932) ignored Regan's suggestion of familial status for "*Palaeospinax*" plus *Synechodus*, and retained these genera with *Heterodontus* in the Cestraciontidae, this time removing the hybodonts from the familial assemblage.

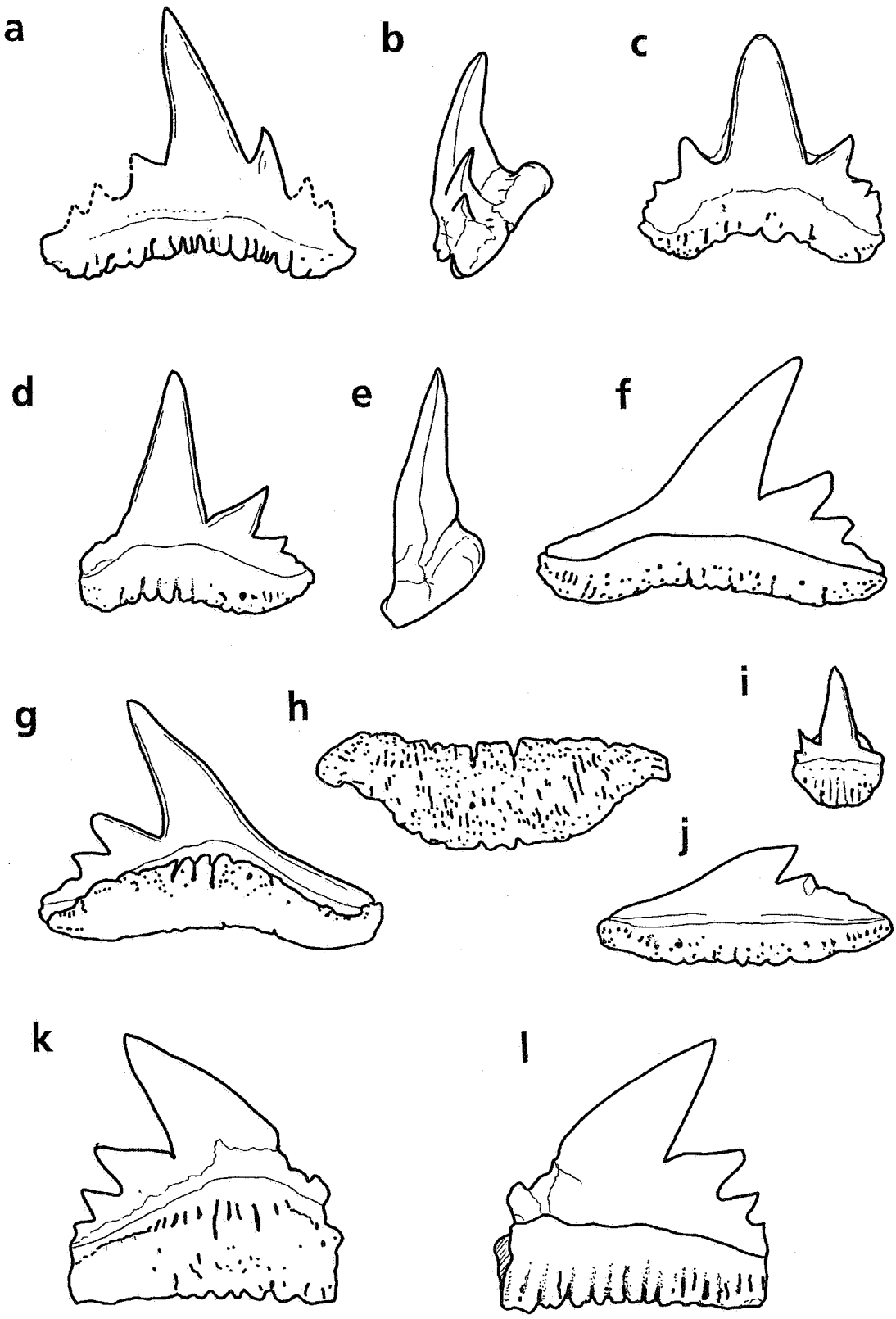
Brough (1935: 46) similarly excluded "*Palaeospinax*"and *Synechodus* from the hybodonts, by his definition of the Family, and implied for the first time that it might be an ancestor of the "modern elasmobranchs". White (1937) took up this idea, proposing that"*Palaeospinax*" was a modernised hybodont providing a stem group for all modern selachians with the exception of the heterodontids, which she derived independently from the hybodonts, and *Chlamydoselachus* and the hexanchids, which she envisaged as evolving from cladodont ancestors.

Schaeffer (1967: 23) was strongly of the opinion that"*Palaeospinax*" was the oldest representative of his modern level of organisation amongst the sharks, and remarked that the dentition was too specialised for close affinity with the heterodontids or squalids. Subsequently, Maisey (1975) noted that Berg (1955) followed Woodward (1889) and Smith (1940) in relating "*Palaeospinax*" to the hybodonts. He placed "*Palaeospinax*" in his Order Euselachiformes (ie. the Neoselachii) on the basis of the presence of calcified vertebrae, subterminal hyostylic jaws and characters of dorsal finspine structure (mantle and trunk meeting at a well defined junction, lack of posterior ornament, and outer trunk layer at least partly lamellar). He saw the teeth of "*Palaeospinax*"as being primitive for the Order, however, on the basis of the presence of a lingual torus, a feature also seen in some hybodont and cladodont teeth. He noted (Maisey, 1975: 563) that "*Palaeospinax*" fin spines are ctenacanthiform in most respects", but that the characters noted above warranted consideration as a neoselachian shark. Maisey later (1977) added to this conclusion in his review of "*Palaeospinax*", and suggested that, together with *Synechodus* and *Nemacanthus* (based on an Upper Triassic fin spine), it formed an assemblage bridging a morphological gap between the ctenacanths and neoselachians. He noted the following similarities between "*Palaeospinax*" and the ctenacanths (Maisey, 1975); the teeth are multicuspid with a lingual torus, the jaws elongate with amphistylic or nearly hyostylic suspension, the fin spines are trabecular and highly vascularized with a spongy anterior region, posteriorly displaced central cavity, flattened and gently concave posterior wall, lack of posterior ornament, and the presence of structural interfaces in the osteodentine posterolaterally but not anteriorly.

Meanwhile, Reif (1974) had studied the enameloid ultrastructure of "*Palaeospinax*" *politus* Thies, 1992 (as "*P.*" *egertoni* and found them to have the triple-layered structure which he believes to be typical of neoselachians (surface layer of shiny enameloid, underlain by parallel fibred and then tangled-fibred enameloid). He retained the Family Palaeospinacidae, and placed it within the Heterodontoidei.

Compagno (1977) also included "*Palaeospinax*" and *Synechodus* in the neoselachians, suggesting that they lie close to his hypothetical ancestral neoselachian morphotype. Schaeffer & Williams (1977: 296) used "*Palaeospinax*" as a representative neoselachian in their preliminary cladistic analysis of living and fossil chondrichthyans.

More recently, Thies (1983) retained "*Palaeospinax*" as a neoselachian, placing it in a lineage together with *Synechodus, Orthacodus* and the hexanchids. He defined the palaeospinacid/orthacodontid stem group by the autapomorphic condition of an anaulacorhize root with many furrows on the labial side. This lineage is then envisaged as the stem group for the remainder of the neoselachian sharks and rays.



Text-figure 14. Teeth of palaeospinaciform sharks. a, *Synechodus pinnai* (Duffin, 1987) (Sinemurian, Early Jurassic of Osteno, Lombardy, Italy - MCSN V641l, HOLOTYPE), redrawn from DUFFIN (1987); b-1, *Welcommia* (redrawn from Cappetta, 1990).

4.2 THE RELATIONSHIPS OF SYNECHODONTIFORM SHARKS

The problem of distinguishing teeth of *Palaeospinax* and *Synechodus* has been resolved. *Palaeospinax* is based upon a single specimen which lacks any useful taxonomic characters and is therefore a nomen dubium. All of the nominal species previously referred to "*Palaeospinax*" have now been referred to *Synechodus* or *Paraorthacodus* as appropriate. These two palaeospinacid genera, *Synechodus* and *Paraorthacodus* are, in our opinion, valid and readily separable, as discussed above.

Synechodus is, without doubt, a neoselachian shark as currectly understood, on the basis of enameloid ultrastructure, calcified vertebral centra, fin spine histology etc. The systematic relationship of *Synechodus* within the Neoselachii has never been satisfactorily demonstrated.

Cappetta (1990) has recently described the teeth of *Welcommia* from the Valanginian (Early Cretaceous) of southern France. He placed the genus within the Hexanchidae, in spite of the unique character combinations displayed by the teeth, ie. the presence of a pulp cavity, limited monognathic and dignathic heterodonty and the small number of distal cusplets. The root morphology, moreover, closely resembles that of *Synechodus* in contrast to the condition of hexanchids. The lower symphyseal teeth of *Welcommia* are very similar to those of "*Synechodus" pinnai* (Text-figure 14a)

Welcommia possesses a shallow root with prominent lingual projection and concave underside. The vascularization is anaulacorhize, with a longitudinal row of larger foramina located midway up the labial root face. Pillars of root tissue intervene between the larger foramina labially, as in *Synechodus* and *Paraorthacodus*. The root of recent hexanchids is, by contrast, deep, labio-lingually compressed, with a narrow, flat underside. The vascularization is anaulacorhize.

A cladistic analysis of the dental characters of Synechodontiform and Hexanchiform sharks is presented in Text-figure 15. By using a squatinoid shark as an outgroup, it would appear that in *Synechodus* and *Paraorthacodus*, the development of a multicuspid crown, multiforaminate root and conical ornamented cusps, are advanced features. Hybodont sharks probably possess similar features through convergence.

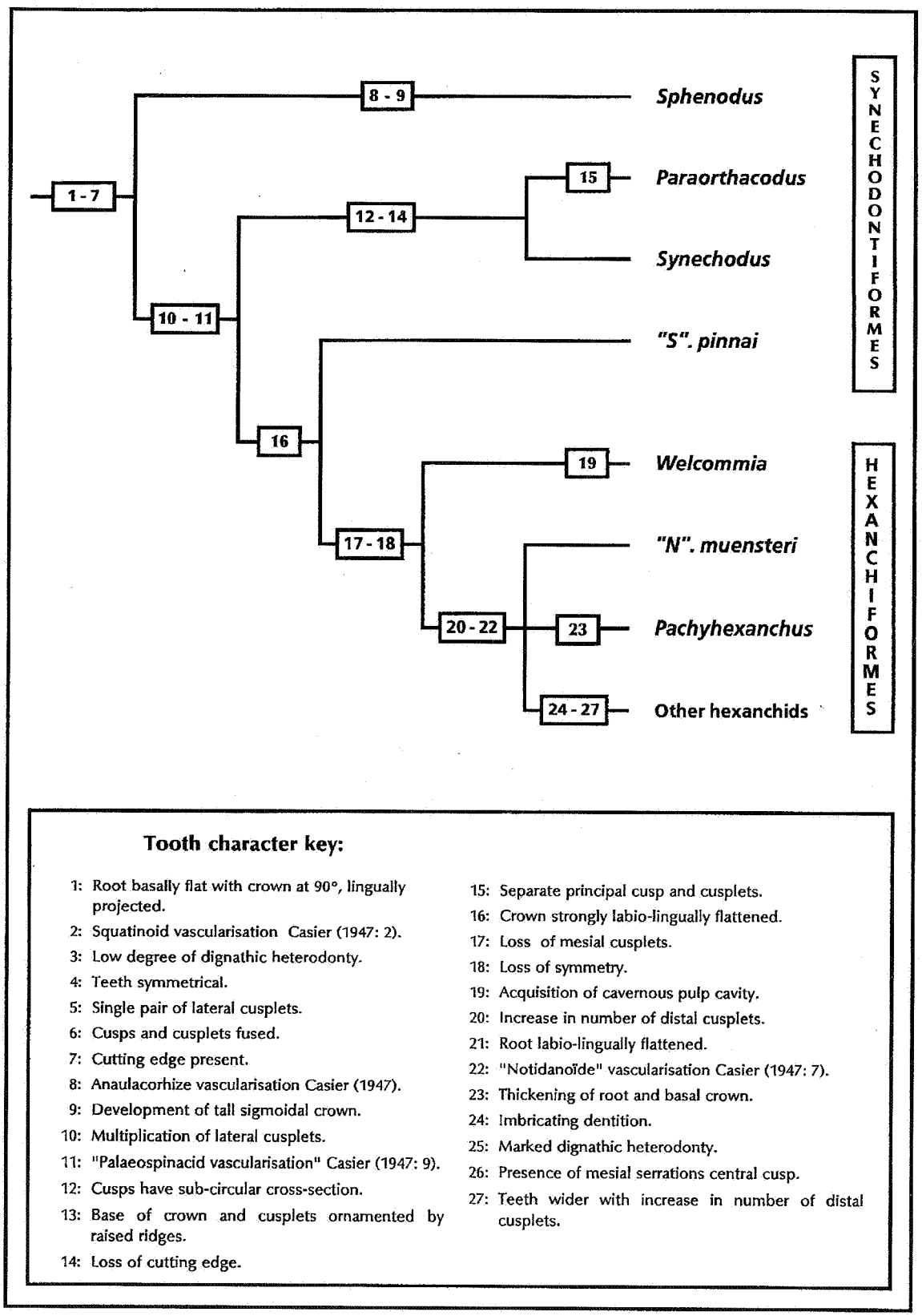
It is likely that the Synechodontiform sharks gave rise to the Hexanchiforms via a species with a dental morphology similar to that of "*Synechodus" pinnai.*

5. CONCLUSIONS

1. The name *Palaeospinax priscus* Egerton, 1872 can only be applied to a single specimen on which no characters of taxonomic value can be discerned. We therefore consider it to be a *nomen dubium. Palaeospinax* cannot, therefore be applied to other Early Jurassic specimens previously assigned to the genus.
2. There are insufficient structural differences between species previously referred to as *Palaeospinax* and *Synechodus dubrisiensis* (the type species of *Synechodus*) to warrant taxonomic distinction at a generic level.
3. There are two valid palaeospinacid genera; *Synechodus* and *Paraorthacodus*: A brief review based on the literature and specimens available to us has permitted a compilation of lists of appropriale nominal species.
4. The Sinemurian (Early Jurassic) material from the classic locality of Lyme Regis, Dorset, England, is reviewed in detail. Many of the specimens previously referred to *Palaeospinax priscus* are described as *Synechodus enniskilleni* sp. nov. An additional species, *Synechodus occultidens* sp. nov. is also present.
5. From a review of the relationships of *Synechodus*, it is concluded that the palaeospinacids plus the orthacodontids (forming the Synechodontiformes ord. nov.) are the sister group of the hexanchids.

6. ACKNOWLEDGMENTS

We are extremely grateful to H. Powell (Oxford) for giving access to the holotype of *P. priscus* and providing a photograph of the specimen. Access to the BM(NH) collections was possible through the kindness of P. Forey, A. Longbottom and C. Patterson. P. Forey gave valuable assistance with cladistic methodology and critically read the manuscript. J. Maisey (New York) was most helpful in giving information on the AMNH material and D. Thies (Hannover) and M. Siverson (Lund) kindly discussed their unpublished findings with us. Most of the photography was done by the photo unit BM(NH). S. Young (BM(NH)) helped trace some of the obscure literature.



Text-figure 15.

7. BIBLIOGRAPHY

AGASSIZ, L.J.R. 1833-1844. Recherches sur les poissons fossiles. Text (5 vols; I, xlix+188 pp., II, xii+310+366 pp., III, viii+390 pp., IV, xvi+296 pp., V, xii+122+160 pp.) and Atlas (5 vols; I, 10 pls, II, 149 pls, III, 83 pls, IV, 61 pls, V, 91 pls). Neuchâtel.

AMEGHINO, F. 1935. *Descripcion de nuevas especies de selacios terciariocretacios de Patagonia.* Obras completas y correspondencia cientifica de Florentino Ameghino; Obras postumas y truncas 188, **19**: 619-648. La Plata.

BONAPARTE, C.L.J.L. 1838. Selachorum tabula analytica. Nuovi Annali della Scienze Naturali, Bologna. (1) **2**: 195-214. Bologna.

BROUGH, J. 1934-5. *On the Structure and Relationship of the Hybodont Sharks.* Memoirs & Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society, **79(4)**: 35-50, pls.3. Manchester.

CAPPETTA, H. 1973. *Selachians from the Carlile Shale (Turonian) of South Dakota.* Journal of Paleontology. **47(3)**: 504-514, pls 1-3, text-figs 1-3, tbl.1. Chicago.

CAPPETTA, H. 1987. Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. Handbook of Paleoichthyology. Vol 3B, 193pp, 148 figs, Stuttgart.

CAPPETTA, H. 1990. *Hexanchiforme nouveau (Neoselachii) du Crétacé Inférieur du Sud de la France.* Palaeovertebrata, **20(1)**: 33-54, 11 figs, 3 pls, Montpellier.

CAPPETTA, H. 1992. *New observations on the palaeospinacid dentition (Neoselachii, Palaeospinacidae).* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. **1992(9)**: 565-570, figs 1-3. Stuttgart.

CASIER, E. 1943. *Contributions à l'étude des Poissons Fossiles de la Belgique. III. Quelques espèces nouvelles ou peu connues du Landénien marin.* Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, **19(35)**: 1-16, pl.1. Bruxelles.

CASIER, E. 1947. *Constitution et Evolution de la Racine Dentaire des Euselachii. III Evolution des principaux caractères morphologiques et conclusions.* Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, **23(13)**: 1-45, pls 1-3, figs 1-10. Bruxelles.

CASE, G.R. 1978. *A new selachian fauna from the Judith River Formation (Campanian) of Montana.* Palaeontographica, **160**: 176-205, pls 1-6, figs 1-16, text- figs 1-3. Stuttgart.

CASE, G.R. 1987. *A new selachian fauna from the Late Campanian of Wyoming (Teapot Sandstone Member, Mesaverde Formation, Bighorn Basin).* Palaeontographica, **197**: 1-37, pls 15, text-figs 12, tbls 3. Stuttgart.

CHABAKOV, A. & ZONOV, N. 1935. *Sharks from the Jurassic of the Moscow Basin.* Trudy Tsentral 'nogo Nauchno-Issledovatel 'skogo Geologo-Razvedochnogo Instituta, **34**: 1-16, pls 1-4. Leningrad.

CHAPMAN, F. 1918. *Descriptions and Revisions of the Cretaceous and Tertiary Fish-Remains of New Zealand.* Palaeontological Bulletin, **7**: 1-47, pls 1-9, text-figs 1-2, map.1. Wellington.

COMPAGNO, L.J.V. 1973. *Interrelationships of living elasmobranchs.* In Greenwood, P.H., Miles, R.S. & Patterson, C. (eds.) Interrelationships of Fishes.Zoological Journal of the Linnean Society, **53** (supplement), 15-61, 5 figs, 2 pls. London.

COMPAGNO, L.J.V. 1977. *Phyletic Relationships of Living Sharks and Rays.* American Zoologist. **17**: 303-322, figs 1-15, Utica, New York.

DAVIS, J.W. 1881. *On Palaeospinax priscus. Egerton.* Annals and Magazine of Natural History; including Zoology, Botany and Geology, **77**: 429-432, pl.10. London.

DAVIS, J.W. 1888. *On Fossil-Fish Remains from the Tertiary and Cretaceo-Tertiary Formations of New Zealand.* Scientific Transactions of the Royal Dublin Society, (2), **4(1)**: 1-62, pls 1-7. Dublin.

DAVIS, J.W. 1890. *On the Fossil Fish of the Cretaceous Formation of Scandinavia.* Scientific Transactions of the Royal Dublin Society, (2), **4(6)**: 363-434, pls 38-46.

DEAN, B. 1909. V. *Studies on Fossil Fishes (Sharks, Chimaeroids and Arthrodires).* Memoirs from the American Museum of Natural History, **9(5)**: 211-267, pls 26-37, figs 1- 55. New York.

DIXON, F. 1850. The Geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. Longman, Brown, Green and Longmans. London.

DUFFIN, C.J. 1980. *A new euselachian shark from the Upper Triassic of Germany.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. **H.1.**: 1-16, figs 1-8. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. 1982. *A palaeospinacid shark from the Upper Triassic of south-west England.* Zoological Journal of the Linnean Society of London, **74(1)**: 1-7, figs 1-2. London.

DUFFIN, C.J. 1987. *Palaeospinax pinnai n. sp. a new palaeospinacid shark from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Ostino (Lombardy, Italy).* Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale. **128(1-2)**: 185-202, 6 text-figs Milano.

DUFFIN, C.J. 1989. *Comments on the Mesozoic record of Lissodus (Selachii, Hybodontidae).* Mesozoic Research, **2(2)**: 83-90, text-figs 1-2, Leiden.

DUFFIN, C.J. 1992. Palaeospinax. p. 201 in Walker, C. & Ward D. (eds) Fossils. Eyewitness Handbooks 5, 320 pp. Dorling Kindersley, London.

EASTMAN, C.R. 1901. Class Pisces. pp. 98-115, pls.12-15.. in CLARK, W.B. & MARTIN, G.C. The Eocene Deposits of Maryland. Maryland Geological Survey; 331 pp., 64pls. Baltimore.

EGERTON, P.de M. G. 1872. Palaeospinax priscus. Figures and Descriptions Illustrative of British Organic Remains. Decade XIII. Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom; 1-3, pl. 7. London.

EGERTON, P.de M. G. 1873. *On Platysiagum sclerocephalum, Egerton, and Palaeospinax priscus, Egerton.* Quarterly Journal of the Geological Society of London, **29**: 419-421.

EMMONS, E. 1858. *Report of the North Carolina Geological Survey Agriculture of the Eastern Counties; together with Description of the fossils of the Marl Beds.* Reprint in part (1969): in Bulletins of American Paleontology, **56(249)**: 70-229, figs 1-256, New York.

GEMMELARO, M. 1868-1879. *Studii paleontologici sulla fauna del calcare a Terebratula janitor del nord di Sicilia.* Part 1(1868), 18 pp., 2 pls. Palermo. Part 2: in Giornale di Scienze naturali ed economiche Palermo, **6**: 153-186, pls 6-10. Palermo.

GERVAIS, F.-L.-P. 1859. Zoologie et paléontologie françaises. 2nd Edition, viii + 544pp., atlas, 84pls. Paris.

GUEMBEL, 1861. Geognostische Beschriebung des bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes. Geognostisches Beschriebung des Königreiches Bayern, 1, xx + 950 pp., 25 figs, 43 pls, 5 maps. Gotha.

GLYCKMAN, L.S. 1957. *Relations génétiques entre Lamnidae et Odontaspidae et nouveaux genres de Lamnidés du Crétacé supérieur.* Trudy Geologicheskogo Muzeya imeni A.P. Karpinskogo. (Akad.Nauk SSSR), **1**: 110-117. Karpinskogo.

GLYCKMAN, L.S. 1964. Akuly paleogena i ikh stratigraphicheskoe znachenie. Akademii Nauk Soyuza Sovetskikh Sotsialisticheskikh Respublik, 1-228 Moscow.

HASSE, C. 1884. *Einige seltene palaeontologische Funde.* Palaeontographica **31**: 1-10, pls 1-2. Stuttgart.

HASSE, C. 1885. Das naturliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. 3 vols; vi + 76 pp. (1879); vi + 284 pp. (1882); supplement, 27 pp., 44pls (1885). Jena.

HAY, O.P. 1902. *Bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America.* Bulletin of the United States Geological Survey. 1902. **179**: 1-868. Washington.

HERMAN, J. 1974. (1973) Les Sélaciens des terrains néocretacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale Thesis. Université Libre de Bruxelles. 599pp,15pls.

HERMAN, J. 1977. (1975) Les Sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale. Mémoires pour servir à l'explication des Cartes géologiques et Minières de la Belgique **15**, 450 pp, 25 figs, 21 pls.

HUBBS, C.L. & MCHUGH, J. L. 1951. *Relationships of the pelagic shark Euprotomicrus bispinatus with description of a specimen from off California.* Proceedings of the California Academy of Sciences **27(6)**: 159-176. San Francisco

JAEKEL, O. 1889. *Die Selachier aus dem Oberen Muschelkalk Lothringens.* Abhandlungen zur Geologischen Spezialkarte von Elsass-Lothringen, **3(4)**: 275-332, pls 7-10. Strassburg.

JAEKEL, O. 1890. *Über die Kiemenstellung und die Systematik der Selachier.* Sitzungsberichte der Gesellschafr natutjorschender Freunde, Berlin. **1890**: 47-57, 3 figs Berlin.

JAEKEL, O. 1898. *Über Hybodus.* Sitzungsberichte der Gesellschafr natutjorschender Freunde, Berlin. **1898**: 135-146, 3 figs Berlin.

KIPRIJANOFF, V.A. 1880. *Über fossile Fische des Moskauer Gouvernements.* Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou, **5(1)**, 1-7.

LAMBE 1918. On the remains of a selachian from the Edmonton Cretaceous of Alberta. The Ottawa Naturalist, 27-28. Ottawa.

LERICHE, M. 1902. *Les Poissons paléocènes de la Belgique.* Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique. Bruxelles. **22**: 1-48, pls 1-3.

LERICHE, M. 1929. *Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais (note préliminaire). Les résultats stratigraphiques de leur étude.* Bulletin de la Sociéeté Belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie, **37**(3 + dernier): 199- 299, figs 1-19. Bruxelles.

LERICHE, M. 1937. *Sur des restes de poissons recueillis dans les terrains secondaires des Karpates Polonaises.* Sprawozdania Polskiego Instytutu Geologicznego, **8(4)**: 201-208, pl. 31. Warszawa.

LERICHE, M. 1951. *Les Poissons Tertiaires de la Belgique (supplément).* Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, **118**: 475-600, pl. 42-47. Bruxelles.

MACKIE, S.J. 1863. *On a new species of the Lower Chalk.* The Geologist, **6**: 241-246, pl. 13. London.

MAISEY, J.G. 1975. *The interrelationships of phalacanthous selachians.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte, **9**: 553-567, 6 text-figs Stuttgart.

MAISEY, J.G. 1977. *The fossil selachian fishes Palaeospinax Egerton, 1872 and Nemacanthus Agassiz, 1837.* Zoological Journal of the Linnean Society of London, **60**: 259-273, 2 pls, 5 figs London.

MAISEY, J.G. 1980. *An Evaluation of Jaw Suspension in Sharks.* American Museum Novitates, **2706**: 1-17, figs 1-6. New York.

MAISEY, J.G. 1982. *Fossil Hornshark Finspines (Elasmobranchii; Heterodontidae) with Notes on a New Species (Heterodontus tuberculatus).* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen, **164(3)**: 393-413, figs 1-7. Stuttgart.

MAISEY, J.G. 1985. *Cranial morphology of the Fossil Elasmobranch Synechodus dubrisiensis.* American Museum Novitates, **2804**: 1-28, figs 1-9. New York.

MAISEY, J.G. 1986. *The Upper Jurassic Hexanchoid Elasmobranch Notidanoides n.g.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontogie. Abhandlungen, **172(1)**: 83-106, figs 1-8. Stuttgart.

MENEGHINI, G.G.A. 1867-1881. Monographie des fossiles du calcaire rouge ammonitique (Lias supérieur) de Lombardie et de l'Appennin central. In STOPPANNI, A. (1881). Paléontologie lombarde, ou description des fossiles de Lombardie publiés à l'aide de plusieurs savants. Ser. 4, 2421 + 56 pp., 31 + 7pls Milan.

PICTET, F.-J. 1857. Traité de Paléontologie. 2nd Edition. volume IV, 768 pp. Geneva.

POWELL, H.P. & EDMONDS, J.M. 1978. *List of Type-fossils in the Philpot Collection, Oxford University Museum.* Proceedings of the Dorset natural History and archaeological Society. **98** (for 1976), 48-53. Dorchester.

PRIEM, F. 1911. *Etude des Poissons Fossiles du Bassin Parisien (supplément).* Annales de Paléontologie. **6**: 3-44, pls 1-5, figs 1-42. Paris.

QUENSTEDT, F.A. von. 1852. Handbuch der Petrefaktenkunde. 792 pp, Tübingen

QUENSTEDT, F.A. von. 1858. Der Jura. vi + 842pp., 42 figs, 100pls. Tübingen

REGAN, C.T. 1906. *A classification of the selachian fishes.* Proceedings of the Zoological Society of London, **1906** : 722-758, text-figs 115-124. London.

REIF, W.-E. 1974. *Metopacanthus sp. (Holocephali) und Palaeospinax egertoni S. Woodward (Selachii) aus dem unteren Toarcium von Holzmaden.* Stuttgart Beiträge zur Naturkunde aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart, Ser. B. **10**: 1-9, figs 1-4. Stuttgart.

REIF, W.-E. 1977. *Tooth Enameloid as a taxonomic criterion: 1. A new euselachian shark from the Rhaetic-Liassic boundary.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatschefte, **9**: 565-576, figs 1-4. Stuttgart.

REIF, W.-E. 1978. *Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks.* Palaeontologische Zeitschrift, **52(1/2)**: 110-128, figs 1-10. Stuttgart.

REIF, W.-E. 1985. *Squamation and ecology of sharks.* Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **78**: 1-255, 74pls. Frankfurt am Main.

REUSS, A.E. 1846. Die Versteinerungen der Böhmischen Kreideformation. Zweite Abteilung. iv + 148pp., 38 pls. Stuttgart.

RICHTER, M. & WARD, D. J. 1990. *Fish remains from the Santa Marta Formation (Late Cretaceous) of James Ross Island, Antarctica.* Antarctic Science, **2(1)**: 67-76, figs 1-6, tbls 1-2. Cambridge R.

SCHAEFFER, B. 1967. Comments on elasmobranch evolution, pp. 3-35. In Gilbert, P. W. , MATHEWSON, R. F. & RALL, D. P. eds. Sharks, Skates and Rays. xv + 624pp. Johns Hopkins, Baltimore, Maryland, USA

SCHAEFFER, B. & WILLIAMS, M. 1977. *Relationships of Fossil and Living Elasmobranchs.* American Zoologist, **17**: 293-302, figs 1-9. Utica, New York.

SCHLONBACH, U. 1863 . *Über des Eisensandstein des mittleren Lias im Nordwestlichen Deutschland mit Berücksichtigung der alteren und jungeren Lias-schichten.* Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft, **15**: 465-566, pls 12-13. Berlin.

SCHWEIZER, R. 1964. *Die Elasmobranchier und Holocephalen aus den Nusplinger Plattenkalken.* Palaeontographica, Abt.A, **123(1-3)**: 58-110, tbls 7-12, figs 1-15. Stuttgart.

SEGUENZA, G. 1887. *I calcari con Stephanoceras (Sphaeroceras) Brongnartii Sow. spec. presso Taormina.* Rendiconti della Royal Accademia nazionale dei Lincei. (4) **11(5)**: 186-195. Rome.

SEGUENZA, G. 1900. *I vertebrati fossili della provincia di Messina.* Parte 1 1 Pesci. Bollletino della Societa geologica italiana, **19**: 443-518, pls 5-6. Rome.

SMITH, B.G. 1942. The heterodontid sharks. Their natural history, and the external development of Heterodontus japonicus based upon notes and drawings by Bashford Dean. In GUDGER, E. W. (ed.). Bashford Dean Memorial Volume. part II, Article VIII, 649-784.

TERQUEM, O & PIETTE, E. 1865. *1. Le Lias Inférieur de l'Est de la France.* Mémoires de la Société Géologique de France, (2) **8(1)**: 20-23, pl.1. Paris.

THIES, D. 1981. *Vier neue Neoselachier-Haiarten aus der N.W. deutschen Unterkreide.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte, **1981(8)**: 475-486, figs 1-9. Stuttgart. R.

THIES, D. 1983. *Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England (Jurassic Neoselachians from Germany and S. England.)* Courier Forschungsinstitut Senckenberg, **58**: 1-116, 11 text-figs, Frankfurt-am-Main.

THIES, D. 1991. *Palaeospinax, Synechodus and/or Paraorthacodus? The problem of Palaeospinacid genera (Pices, Neoselachii, ?Palaeospinacidae.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, **1991(9)**: 549-552. 1 fig. Stuttgart.

THIES, D. in press. *A new species of Palaeospinax (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Lower Jurassic Posidonia shale of Southern Germany.* Paläeontologische Zeitschrift, Stuttgart.

THIES, D. & REIF, W.E. 1985. *Phylogeny and evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **169(3)**: 333-361, figs 1-22, Stuttgart.

TRAUTSCHOLD, H. 1880. *Über Fischzähne des Moskauer Jura.* Bulletin de la Société (Impériale) des naturalistes de Moscou. **55 (4)**, 193 - 97. Moscow.

WAGNER, A. 1863. *Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefern Bayern's.* Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Abteilung, **9(3)**: 613-748, pl.5-7. Munchen.

WHITE, E.G. 1937. *Interrelationships of the elasmobranchs with a key to the order Galea.* Bulletin of the American Museum of Natural History, **74**: 25-138. New York.

WOODWARD, A.S. 1886. *On the Relations of the Mandibular and Hyoid Arches in a Cretaceous Shark (Hybodus dubrisiensis, Mackie).* Geological Magazine, **(3) 3**: 285-286, London

WOODWARD, A.S. 1888. *On the Cretaceous Selachian Genus Synechodus.* Geological Magazine, **3(5)**: 496-499, 1 pl. London.

WOODWARD, A.S. 1889. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History) Part I, London: 474p. 17pl.

WOODWARD, A.S. 1891. *Hybodont and cestraciont sharks of the Cretaceous period.* Proceedings of the Yorkshire Geological Society, **12 (1)**: 62-68.

WOODWARD, A.S. 1902-1912. The Fossil Fishes of the English Challk. Palaeontographical Society Monograph, viii - 264, 54 pls.

WOODWARD, A.S. 1932.: in K.A. v. Zittel, Text-book of palaeontology, **2**: xvii+464pp., 533 figs, 2nd English Edition, MacMillan, London.

ZITTEL, K.A. von, 1870. *Die Fauna der altern cephalopodenführenden Tithonbildungen.* Palaeontographica supplement, **2**: 1-192, pls 1-14. Stuttgart.

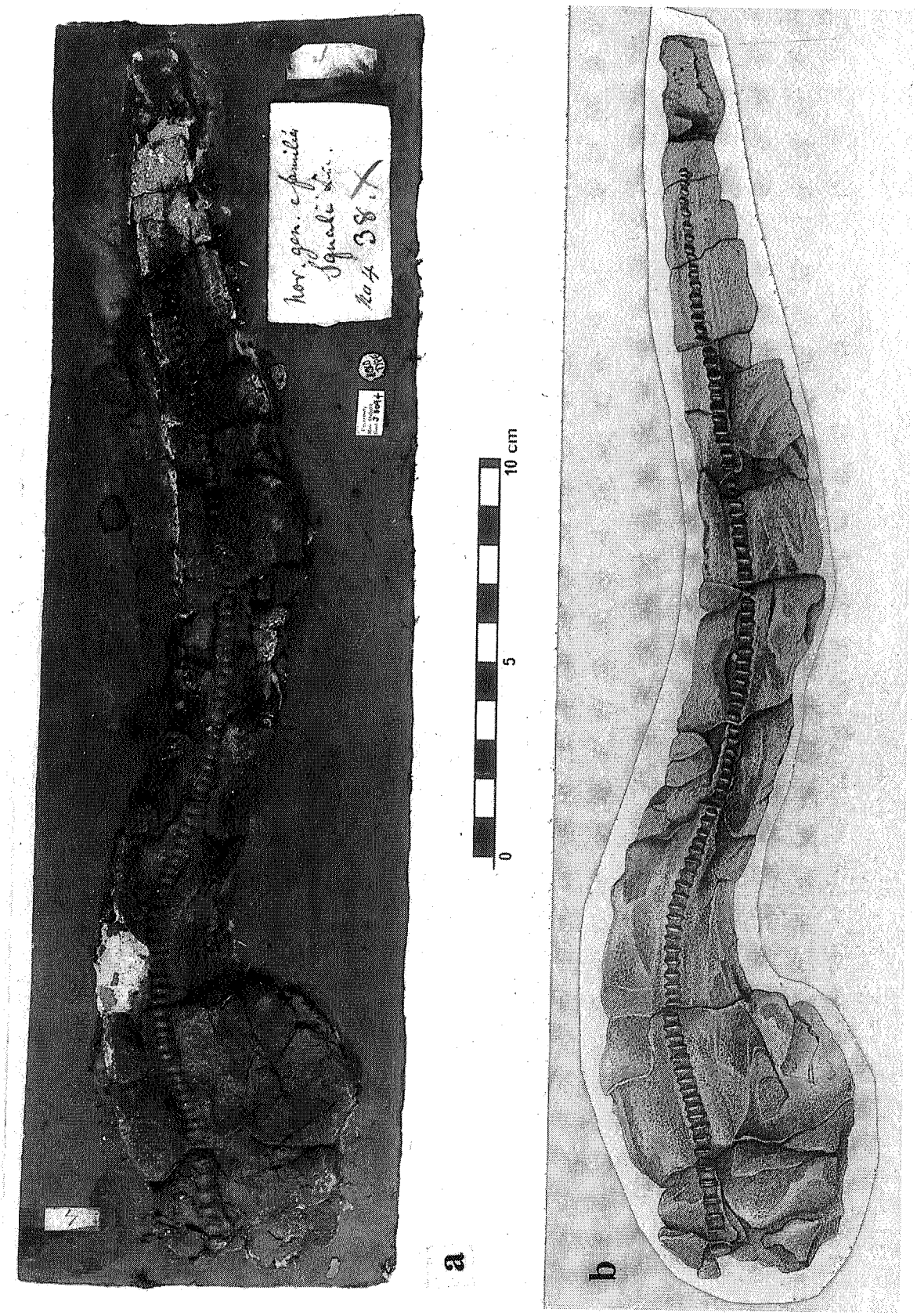


Plate 1. The HOLOTYPE of *Palaeospinax priscus* (AGASSIZ, 1843) from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis (Dorset, England); J3090, Philpott Collection, Oxford University Museum). Magnification indicated by bar scale. a) actual specimen showing train of vertebrae and lacquered shagreen. b) Illustration of the same specimen from Agassiz (1843, plate 39, figure 2).

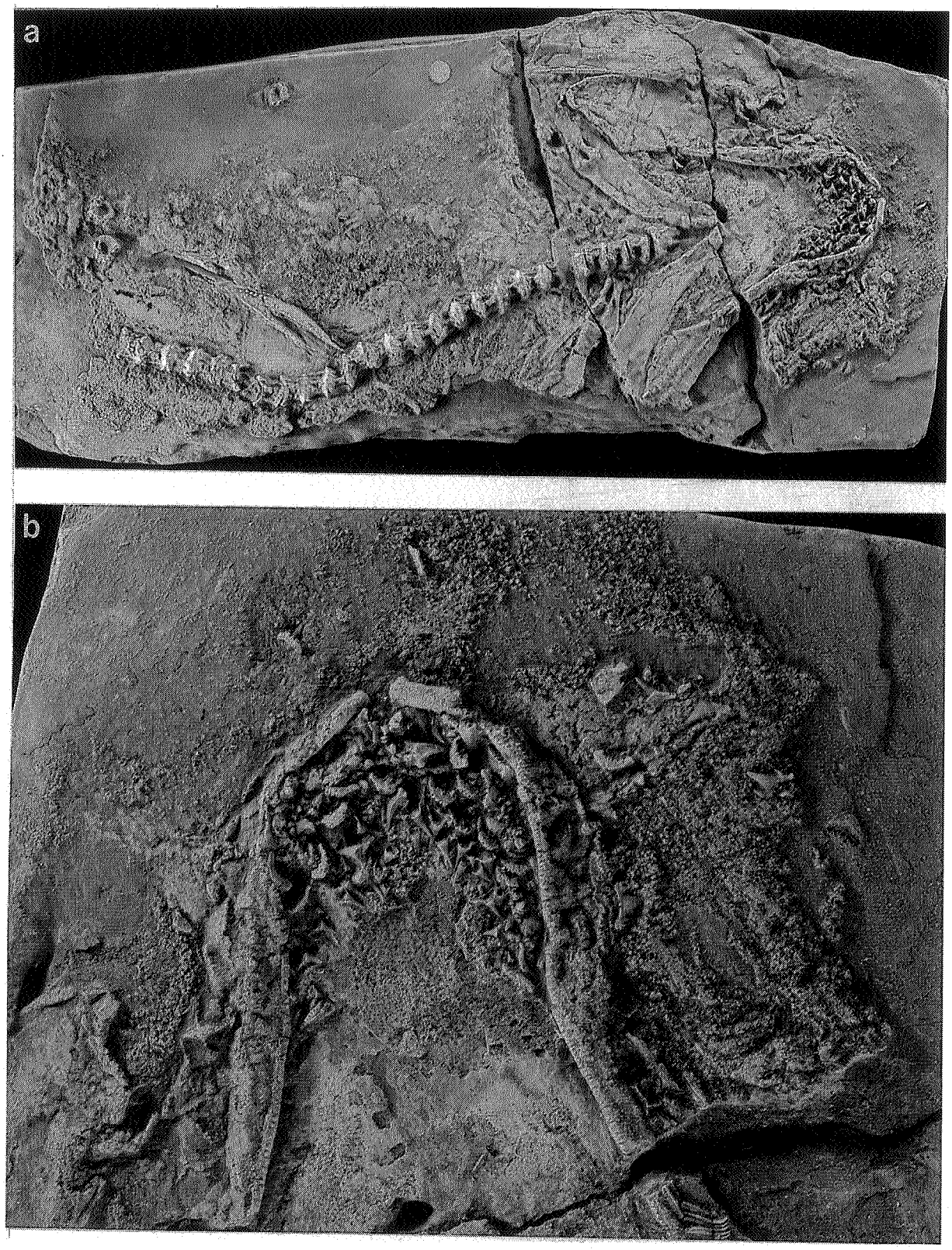


Plate 2. The HOLOTYPE of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis (Dorset, England); P.3189 - specimen coated with ammonium chloride. a) Whole specimen in ventral view. Note the vertebral column, palatoquadrates, Meckel's cartilages, first dorsal fin spine and traces of the branchial skeleton. Magnification x1. b) Detail of the symphyseal region of the palatoquadrates with associated dentition. Magnification x3. Note the shagreen extending anterior to the palatoquadrates indicating the presence of a rostrum and hence subterminal mouth.

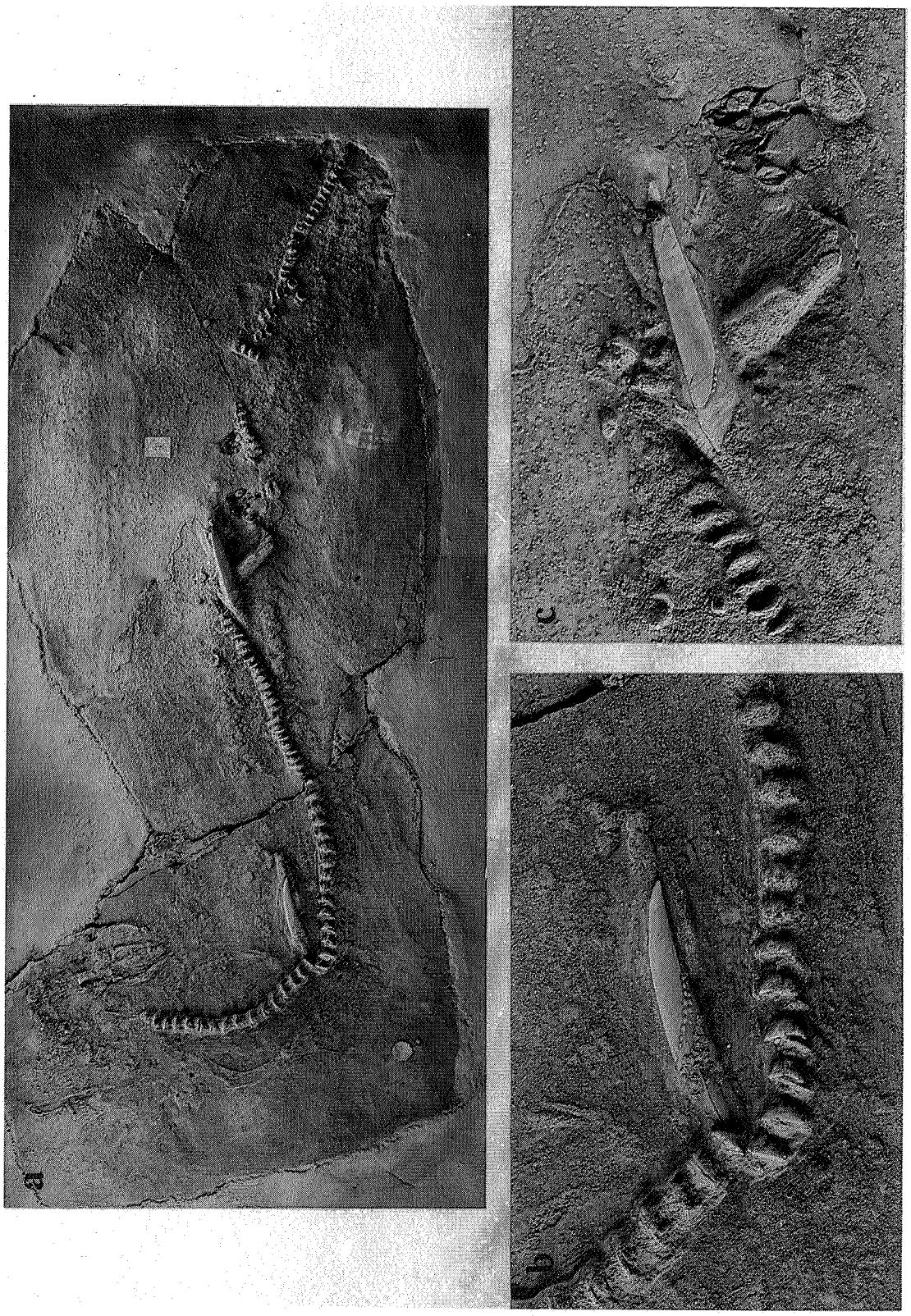


Plate 3. P.1297, a specimen of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis (Dorset, England). Specimen coated with ammonium chloride. a) Whole specimen. Note the disrupted vertebral column, first and second dorsal fin spines, paired scapulocoracoids and traces of the branchial skeleton. Magnification x 0.5. b) Detail of the first dorsal fin spine in lateral view (magnification x2). Note the incomplete row of enamelled tubercles and faint growth lines. c) Detail of the second dorsal fin spine (magnification x2). Note the different shape of the proximal border of the enamelled lateral face in comparison to figure (b), and the presence of a single tubercle row with one additional "stray" tubercule.



Plate 4. P.1297, a specimen of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis (Dorset, England). Specimen coated with ammonium chloride. Detail of the anterior part of the specimen. Note the right scapulocoracoid with adjacent exoskeletal fibres, scattered elements of the dentition, the anterior part of the vertebra column and parts of the neurocranium. Magnification x1.5.

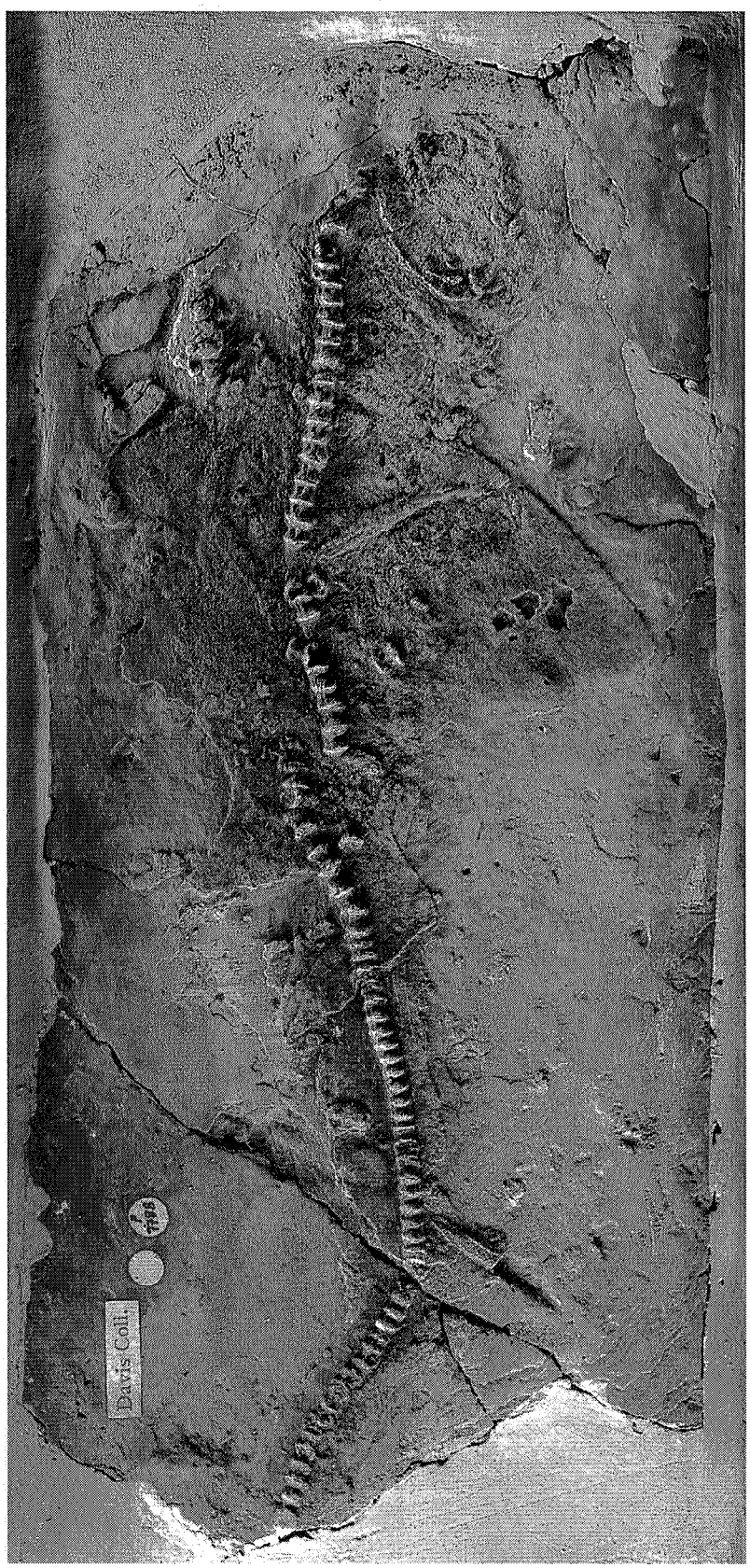


Plate 5. P.7788, a specimen of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis (Dorset, England). Specimen coated with ammonium chloride. Whole specimen in oblique ventral view. Note the vertebral column, left Meckel's cartilage and faint outlines of both dorsal fins. Magnification x1.

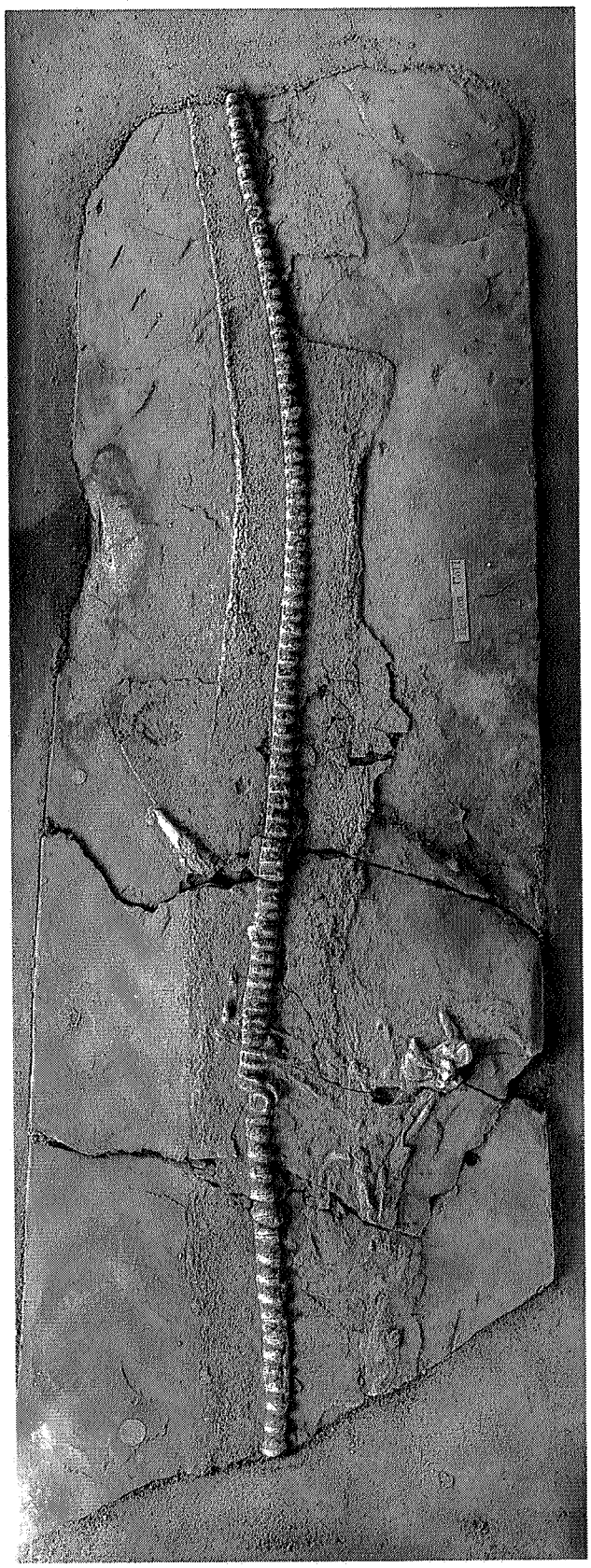
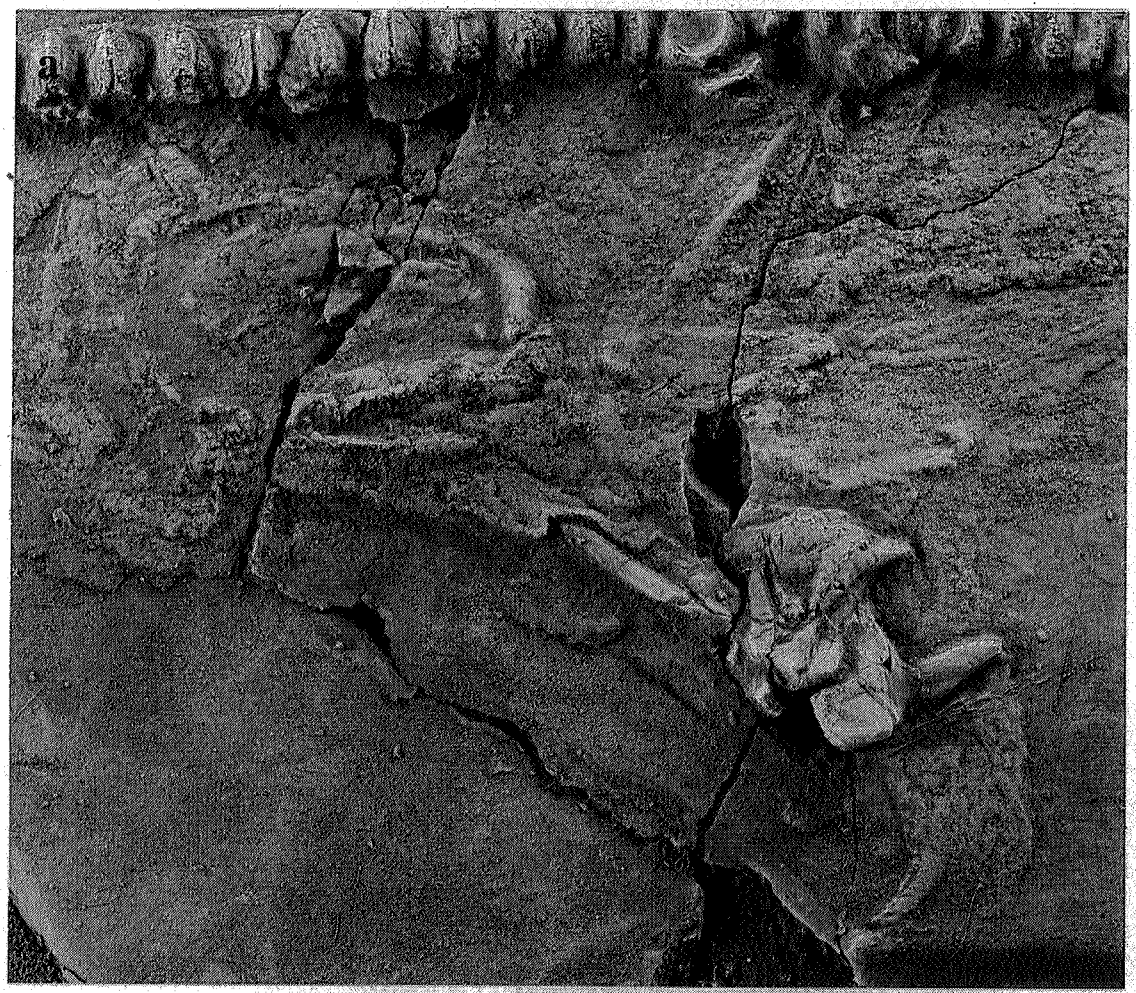


Plate 6. P.1296 (Egerton Collection), the body region of a male specimen of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. (Early Jurassic of Lyme Regis, England) in lateral view (magnification x 0.5). Note the vertebral column, second dorsal fin with supporting fin spine, heterocercal tail, and pelvic fin cartilages with associated clasper cartilages and armature. Specimen coated with ammonium chloride.



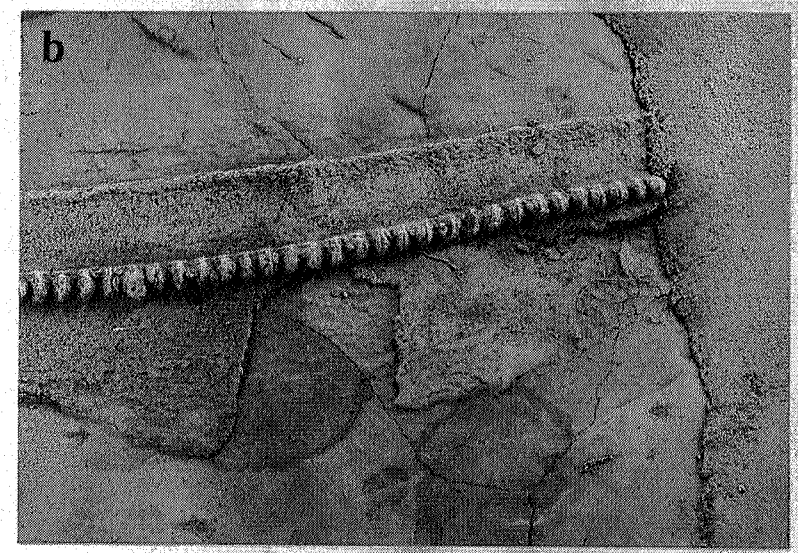


Plate 7. P.1296 (Egerton Collection), a male specimen of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. (Early Jurassic of Lyme Regis, England). a) Detail of the pelvic region (magnification x2) showing the outline of the pelvic girdle just below the vertebral column, clasper cartilage (mixopterygium) and robust, bifurcating clasper denticles. b) The outline of the proximal part of the heterocercal tail (magnification x1).

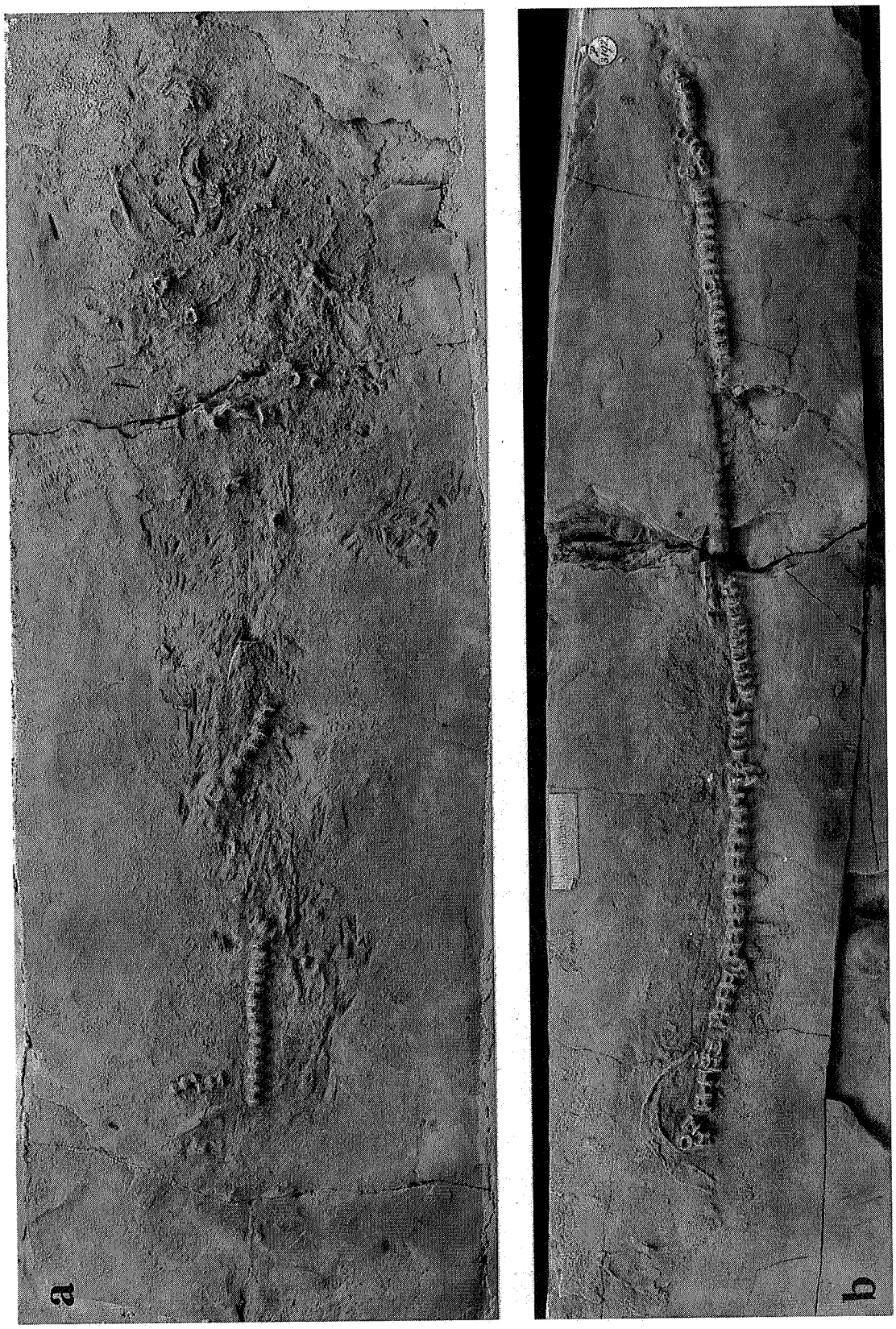


Plate 8. a) P.3193, a specimen of *Synechodus occultidens* sp. nov. from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis, England. Notice the disrupted vertebral column, both dorsal fin spines in lateral view and scattered teeth. Magnification x 0.5. b) P3192 (Enniskillen Collection), the greater part of a specimen of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. collected from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis, Dorset England. Note the vertebral column and left scapulocoracoid. Magnification x 0.5.



Plate 9. HOLOTYPE of *Synechodus occultidens* sp. nov. from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis, England; P.3190 (Enniskillen Collection). Whole specimen coated with ammonium chloride. Magnification x2.

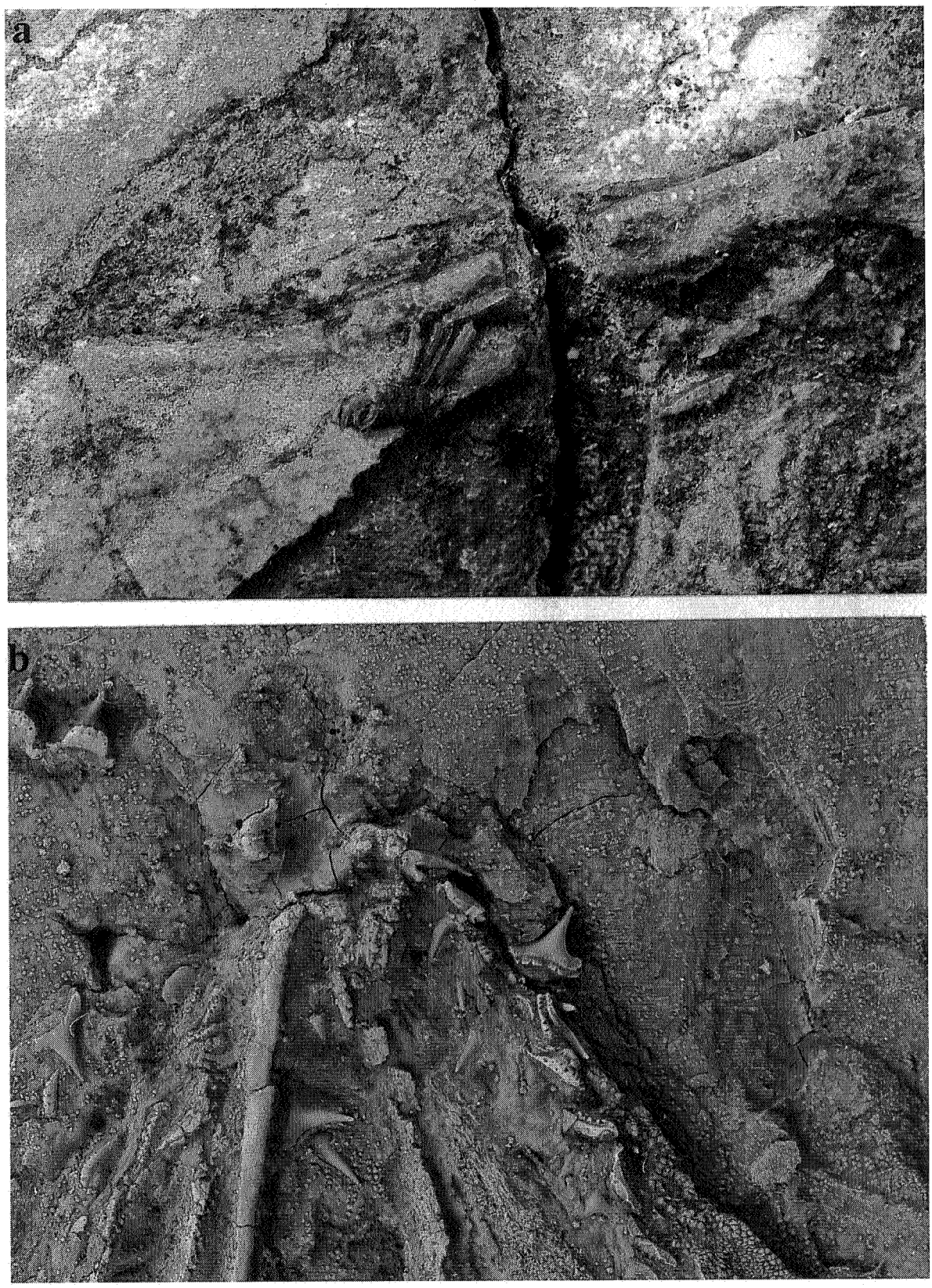


Plate 10. a) HOLOTYPE of *Synechodus enniskilleni* sp. nov. from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis, England; P.3189. Detail of the posterolateral teeth fro the left palatoquadrate. Note the low coronal profile. Magnification x 6. b) HOLOTYPE of Synechodus occultidens sp. nov. from th ''Lower Lias'' (Early Jurassic) of Lyme Regis, England; P3190 (Enniskillen Collection). Detail of the symphyseal region of the Meckel's cartilages with anterolateral lower teeth. Magnification x 5.

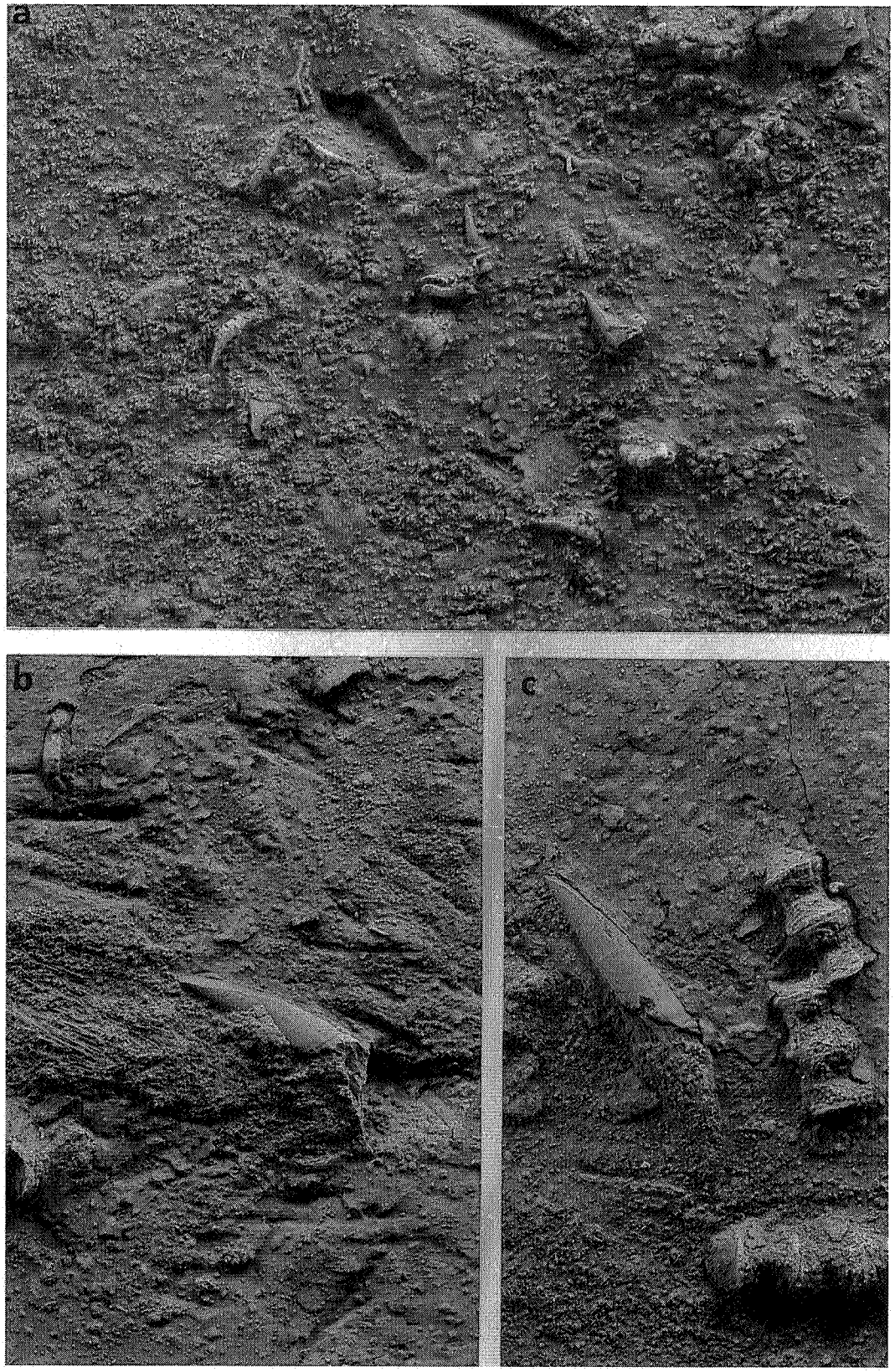


Plate 11. P.3193, a specimen of *Synechodus occultidens* sp. nov. from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis, England. a) Detail of the scattered dentition. Magnification x 12. b) Detail of the first dorsal fin spine in lateral view. Note the worn distal part of the leading edge of the spine, and the presence of faint growth lines in the enamel. Exoskeletal fibres are visible immediately posterior to the fin spine. Magnification x 3. c) Detail of the second dorsal fin spine and part of the vertebral column. Magnification x 3.



Plate 12. AMNH 7085, a specimen of *Synechodus occultidens* sp. nov. from the "Lower Lias" (Early Jurassic) of Lyme Regis, England, preserved in ventral view. The plate shows the anterior part of the specimen only. Note the palatoquadrates, Meckel's Cartilages, articulated upper dentition, outlines of the branchial skeleton and the anterior pert of the vertebral column.

Chondrichthyens du Sinémurien de Belgique.

par D. DELSATE (*) & C.J. DUFFIN (**)

Abstract : New isolated chondrichthyan teeth from the Sinemurian (Early Jurassic) of southern Belgium are described. New records of the neoselachian sharks *Agaleus* sp., *Synechodus enniskilleni, Synechodus occultidens* and of the hybodontiform sharks *Hybodus medius, Hybodus raricostatus, Hybodus reticulatus,* ? *Lissodus* cf. *pattersoni* are reported. These extend the palaeogeographical range of these species and increase our knowledge of Belgian Jurassic chondrichtyan diversity.

Key Words : Elasmobranchii, Hybodontiforms, Neoselachii, Sinemurian, Belgium.

Résumé : Des dents isolées de chondrichthyens du Sinémurien (Jurassique Inférieur) du sud de la Belgique sont décrites. Celles-ci permettent de signaler la présence des neosélaciens *Agaleus* sp., *Synechodus enniskilleni, Synechodus occultidens* et des hybodontiformes *Hybodus medius, Hybodus raricostatus, Hybodus reticulatus,* ? *Lissodus* cf. *pattersoni* en Belgique. Ceci élargit la distribution paléographique de l'espèce et accroit notre connaissance de la diversité des chondrichthyens du Jurassique belge.

Mots - clefs : Elasmobranchii, Hybodontiformes, Neoselachii, Sinémurien, Belgique.

Kurzfassung : Aus dem belgischen Sinemurium sind bereits Reste von Hybodontiformes und Chimaeriformes bekanntgeworden. Neue Untersuchungen haben weitere Funde von Hybodontiformes geliefert, aufgrund derer die Liste der Hybodontiformes der belgischen Sinemuriums revidiert und ergänzt werden kann.Des weiteren sind die Neoselachier *Agaleus* sp., *Synechodus enniskilleni* und *Synechodus occultidens* gefunden worden.

Schlüsselwörter : Elasmobranchii, Hybodontiforme, Neoselachii, Sinemurium, Belgien.

(*) D. DELSATE, Collaborateur du Service Géologique de Belgique, Centre de Recherches Lorraines, 5 Rue du Quartier, B-6792 Battincourt, Belgique.

(**) C.J.DUFFIN, Collaborateur du Service Géologique de Belgique, 113 Shaldon Drive, Morden, Surrey, SM4 4BQ, England.

INTRODUCTION

Le Sinémurien belge présente de beaux affleurements de séries sableuses ou grésocalcaires, qui ont permis de récolter des restes macroscopiques d'Elasmobranches et d'Holocéphales.
A ce jour, étaient signalés des Hybodontiformes : *Hybodus delabechei, Acrodus nobilis, Acrodus anningiae* (= *undulatus*) (CASIER, 1959) ainsi que des Holocéphales : *Chimaeropsis foussi , Chimaeropsis* sp. (CASIER, 1959), *Halonodon warneri* (WOUTERS, COUPATEZ, DUFFIN, LEPAGE 1984; DUFFIN, 1984).
De nouveaux prélèvements ainsi que l'utilisation d'un binoculaire pour la recherche d'éléments plus petits ont permis de mettre en évidence d'autres taxa , principalement parmi les Neoselachii : *Agaleus* sp. DUFFIN & WARD, et les Palaeospinacidés: *Synechodus enniskilleni* DUFFIN & WARD et *Synechodus occultidens* DUFFIN & WARD, mais aussi d'ajouter à la liste des Hybodontiformes du Sinémurien belge : *Hybodus medius, H. raricostatus , H. reticulatus* et ? *Lissodus* cf. *pattersoni.*

CONTEXTE GEOLOGIQUE

1 : Géologie locale.

La bande sinémurienne en Belgique s'étend des environs d' Arlon (à l' Est), à Muno, situé à l'Ouest de Florenville. Elle présente des variations latérales de faciès d' Est en Ouest.

Le Sinémurien est répertorié sur la carte géologique de Belgique sous les sigles Vra, Snb, Sna; chacun peut présenter un faciès sableux (s) ou marneux (m).
Le Sinémurien belge a été étudié par Dormal (1894), Jérôme (1910), Joly, Maubeuge (1952, 1955, 1962, 1965, 1969, 1989) et Monteyne (1958, 1969a, 1969b). Une synthèse globale de la stratigraphie faisait cependant défaut. Récemment, Mergen (1985) a repris une étude complète du sujet, et propose une synthèse très intéressante.

1.1. Vra, Lotharingien = Sinémurien supérieur

Le Lotharingien comprend de haut en bas les zones à *raricostatum*, *oxynotum*, *obtusum* et *turneri*.

1.1.1. Il est représenté à l' Est (région d' Arlon) par :

a) - la Marne sableuse supérieure ou Grès de Hondelange (sensu MAUBEUGE, 1952) (faciès dont le sommet correspond à l' Est comme à l' Ouest au Carixien inférieur, zone à *Tragophylloceras ibex* et *Uptonia jamesoni).* Le faciès "Marne sableuse de Hondelange, sensu stricto" pouvant contenir *Eoderoceras armatum* et *E.miles* , ammonites du Lotharingien, est considéré par Maubeuge comme occupant le sommet du Lotharingien et le Carixien inférieur : soit de la zone à *oxynotum* jusqu'à la zone à *ibex* , incluant la zone à *raricostatum* .

b) - 4 formations, décrites par Jérôme (1910), avec des limites verticales ou horizontales mal précisées, et dont la disposition gagnerait beaucoup à être éclairée. Pour cela, de nouveaux affleurements ammonitifères et un réexamen minutieux des affleurements existants sont nécessaires. Une synthèse hypothétique de la répartition de ces formations, - peut-être imbriquées en biseau - , semble proposable (MAUBEUGE, 1950; MONTEYNE, 1958; et MERGEN, 1985).

Les formations sableuses occupent surtout la région située à l' Ouest d' Arlon; les formations marneuses sont plus fréquentes à l' Est et au Sud-Est d' Arlon .

- Les Sables de Stockem,(Buttes de Stockem et Saint-Donat), équivalent décalcifié du Grès de Virton *pro parte* (MAUBEUGE, 1950) correspondent à la zone à *oxynotum* (MAUBEUGE, 1952; MONTEYNE, 1958; MERGEN, 1985).
- Leur base passe aux Marnes et Calcaires marneux de la Posterie (avec *Promicroceras planicosta* et *Gagaticeras)* : de la Zone à *obtusum* à la zone à *oxynotum* (MERGEN, 1985).
- Les Marnes et Calcaires marneux de la Posterie, équivalents des Sables et Grès de Virton, Zone à *turneri* , surplombent les Sables et Grès de Bonnert (Freylange, Viville, Bonnert).
- Ceux-ci remplacent au Nord d'Arlon la Marne noire d' Arlon , très développée à l' Est et au Sud-Est d' Arlon (40 mètres à Waltzing ; quelques mètres à Bonnert) qui plonge au Sud de la gare d'Arlon sous les 30 à 40 mètres de Sables et Grès exploités à Schoppach (JEROME, 1910).

Remarques:

Les failles de Viville et d' Arlon-Wolkrange compliquent encore les relations stratigraphiques.

- Au Sud d' Arlon, les Sables et Grès de Virton ne sont pas totalement décalcifiés et montrent des lentilles de grès dont le sommet est fréquemment occupé par une lumachelle à *Terebratula subpunctata* (MONTEYNE, 1958: p.558). Cette lumachelle se retrouve sur la ligne de crête aux environs de Weyler (ANTUN, communication personnelle).
Ils sont surmontés par les Marnes sableuses de Hondelange à *Uptonia jamesoni* du Carixien inférieur. Ces "marnes sableuses" n'existent cependant plus au Nord du Hirtzenberg où les Schistes d'Ethe (sommet du Carixien) reposent directement sur les sables lotharingiens.

- Jérôme (1910) appelle Marne de Hondelange inférieure (Vra mi) les Marnes d' Arlon. Monteyne (1958) les désigne Lo mi, ou Lotharingien marneux inférieur. Jérôme appelle Marne de Hondelange moyenne Vra mm les Marnes de la Posterie; Monteyne les désigne comme Lo mm.

Ces Marnes de Hondelange inférieures et moyennes (au sens de Jérôme) peuvent être considérées comme un faciès marneux prolongeant à l' Est les Grès de Virton.
Elles occupent tout le Lotharingien à partir du méridien d' Arlon jusqu'à l' Est, alternant avec des bancs calcaires argilo-sableux (MONTEYNE, 1958). A Hondelange, elles n'existent pas en tant qu'entité lithostratigraphique. Les Marnes sableuses supérieures de Hondelange (JEROME, 1910) méritent seules l'appellation de Marnes sableuses de Hondelange, *sensu stricto* (MAUBEUGE, 1952), et correspondent au Carixien inférieur. Si l'on envisage le terme "Marne sableuse de Hondelange" en tant que lithofaciès, il doit alors englober le sommet du Lotharingien à *Eoderoceras armatum*, dont la valeur biostratigraphique semble douteuse (MAUBEUGE, 1962).Cette zone se retrouve généralement au-dessus de la zone à *Echioceras raricostatum* , sous la zone à *Uptonia jamesoni* du Carixien inférieur, mais parfois aussi au-dessous de la zone à *Echioceras raricostatum.*

Cette appellation "Marnes de Hondelange" rend confuse toutes les descriptions du Lotharingien, car ces "marnes" représentent en fait un faciès diachronique : marnes sableuses noires alternant avec bancs calcaires argilo-sableux épais et délitables aisément (MONTEYNE, 1958).

Une lumachelle, rappelant celle du sommet des Sables et Grès de Virton, s'observe au Nord d'Udange, ruisseau Oberbach. Associées à de nombreux brachiopodes, *Promicroceras planicosta* et *Xipheroceras dudresieri* (collections D.DELSATE et F.MICHIELS), 2 ammonites de la zone à *Asteroceras obtusum* ont été récemment mises en évidence.

1.1.2. Le Lotharingien est représenté à l'Ouest, de Virton jusqu'à Stockem par :

a) - le Grès de Virton visible à Ethe et Saint-Léger (Carrière du Moulin de Bakèse) à *Cardinia, Gryphaea obliqua, Entolium, Lima* etc., est un grès calcaire à petits niveaux argileux.Décalcifié, il est alors appelé Sables de Stockem. Il recouvre la zone à *obtusum* jusque et y compris la zone à *raricostatum.*
b) A Virton même, les Grès de Virton sont recouverts par les Marnes sableuses (ou Grès de Hondelange) attribuables au Carixien inférieur. En tant que lithofaciès, elles appartiennent vraisemblablement en partie au sommet du Lotharingien.
Pour mémoire, *Liparoceras cheltiense* (fossile caractéristique de la zone à *Tragophylloceras ibex* du Carixien) a été trouvée dans le talus longeant le Nord des bâtiments de l'Institut Notre-Dame du Bon Lieu, à Virton (collection D.DELSATE).
P. Maubeuge (communication personnelle) a trouvé à Ethe, dans la Marne sableuse de Hondelange, une *Acanthopleuroceras mangenesti* , espèce rarissime dans nos régions. Celle-çi marque la base du Carixien, zone à *ibex* , entre les zones à *davoei* et à *jamesoni.*

R. Monteyne mentionne dans cette région une couche marneuse au sommet du Grès de Virton. P. Mergen (1985, p.116) y a trouvé l'ammonite *Phricodoceras taylori* , et lui attribue l'appellation Marne de Robelmont (Base du Carixien, zone à *jamesoni*).

1.2. : Snb, Sna, : SINEMURIEN sensu stricto : Sinémurien inférieur.

Snb, Zone à *Arnioceras semicostatum* YOUNG and BIRD , est représenté à l'Est par la Marne de Strassen, Snb m, (marnes et bancs calcaires) et à l'Ouest par le Grès d'Orval,Snb s.

Sna, zone à *Arietites* (*Coroniceras*) *bucklandi* SOWERBY, est représenté à l'Est par le Calcaire sableux ou Grès de Florenville , Sna s. La base de l'horizon peut présenter à l'Ouest, en région de Florenville, un faciès marno-calcaire : la Marne de Warcq , Sna m.

Remarques :

-Grès d' Orval Snb s et Grès de Florenville Sna s font partie du " Grès de Luxembourg", faciès isopique hétérochrone passant de l'Hettangien à l' Est (Grès d'Hettange, France) au Lotharingien à l' Ouest (région de Virton).

-Snb s et Sna s présentent donc une lithologie très semblable, avec en plus certains fossiles communs: *Liogryphaea arcuata, Cardinia lamellosa, C.ovalis, Rhynchonella bucchi.*
Leur ressemblance avec le Grès de Virton du Lotharingien complique encore la lithostratigraphie.

-L'apparition de *Liogryphaea cymbium* , remplaçant *Liogryphaea arcuata* , marquerait le début du Lotharingien (MONTEYNE, 1958).

- Les Marnes de Strassen Snb m à l' Est reposent sur le Grès de Florenville Sna s dont la surface est intensément perforée.

- La transition entre le faciès Grès d' Orval Snb s et le faciès Marnes de Strassen Snb m s'opère aux environs de Fouches.

- A l' Ouest, le Grès d' Orval Snb s reposant localement sur le Sna s par l'intermédiaire d'un banc limite à *Cardinia* et polypiers, à surface taraudée (MAUBEUGE, 1948) , présente un horizon marneux bleu: la Marne de Buzenol encore appellée Marne de Bellefontaine.Cet horizon marneux se caractérise par l'assemblage faunistique suivant: *Liogryphaea arcuata, Prototeuthis acutus, Spiriferina walcotti, Pentacrinus tuberculatus* (MONTEYNE, 1969) et serait l'équivalent d'un prolongement occidental de la Marne de Strassen Snb m (MERGEN, 1983).

- Les Sables et Grès de Metzert constituent un ensemble souvent décalcifié à la base du Calcaire sableux de Florenville Sna s et au sommet de l' Hettangien gréseux, observable à Metzert, Thiaumont et Buzenol (DORMAL, 1894; MONTEYNE, 1969; MAUBEUGE, 1989; MERGEN, 1983 b).
A la Côte Rouge (Metzert), la limite entre Hettangien et Sinémurien se trouverait vers 11 mètres (MERGEN 1983 b), sous la "Lumachelle de Metzert " : lumachelle à *Cardinia* et *Pseudomelania* (*Littorina*) *clathrata* que Maubeuge (1989) sur base de l'association des ammonites *Metophioceras, Arietites, Coroniceras, Pararnioceras,* date du Sinémurien. Ces ammonites sont conservées dans les collections de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique à Bruxelles, et cataloguées comme provenant de la "Lumachelle de Metzert"; elles pourraient toutefois ne pas provenir de la seule lumachelle en question (MERGEN, 1985).

1.3 : Le sondage d' Arlon

-Le sondage d' Arlon (GULINCK, LAGA, LEGRAND, 1973) a atteint une profondeur de 176m et a révélé la succession suivante:

13 m de remblais et terres d'altération
7,5 m de marnes gris-noirâtres et grès calcaro-silteux , avec *Androgynoceras lataecostata* et *Deroceras armatum.*
10 m de sables fins et grès calcaro-silteux, avec *Cardinia* et *Chlamys*
12 m d'un complexe marno-gréseux avec *Arnioceras semicostatum* : Marne de Strassen.
51 m de sables calcareux et bancs de calcaires gréseux : sables et Grès de Florenville
après 93,5 m : sables plus ou moins indurés avec bancs gréso-calcaires : Sables et Grès de Metzert.
à partir de 123 m : une argile schistoïde noire ,avec *Schlotheimia angulata* et *Psiloceras planorbis*: Marnes de Jamoigne (Htb m).
sous 145 m : des bancs de calcaire silteux dans une masse argilo-marneuse : Marnes de Helmsingen (Hta m)
à 156,4 m : une argile rouge: Argile de Levallois.
de 158,5 à 167,7 m : des sables , grès et argiles attribuables à la formation de Mortinsart (Rhétien).
sous 167,7 m : une marne dolomitique vert pistache attribuée au Keuper.

Remarques :

- Les 7,5 m de marnes du sommet du Mézosoïque rencontré par le sondage ont été interprétés comme Marne de la Posterie ou Marne noire d' Arlon. Or *Androgynoceras lataecostata* indique plutôt le Carixien , et *Deroceras armatum* le Lotharingien terminal, jonction Carixien. Dans la mesure où les déterminations

d'ammonites, reconnues sommaires par les auteurs, seraient correctes, ceci semble incompatible avec l'attribution aux Marnes de la Posterie ou aux Marnes noires d'Arlon, datées du Lotharingien inférieur , zone à *obtusum*, ss-z à *planicosta*.

- De Geyter (1976, p.63) considère les 10 mètres de sables et grès surmontant les Marnes de Strassen comme une extension orientale du Grès d'Orval dont seule la base serait marneuse.
Sans datation paléontologique précise, cette interprétation paraît difficilement acceptable : cette masse gréso-sableuse de l' Est de la Lorraine belge serait plutôt une formation lotharingienne.

- Mergen (1992, p.134) interprète la coupe dans le même sens que ces 2 dernières remarques.

Ce sondage repose à nouveau toute la complexité (peut-être uniquement apparente ?) de l'interprétation des faciès marneux et sableux des environs d'Arlon.

Synthèse : Mergen (1985) propose la synthèse suivante :

- pour le Lotharingien :

Zone à *raricostatum* :	Marne sableuse de Hondelange
Zone à *oxynotum* :	Sable et Grès de Virton, Sable de Stockem
Zone à *obtusum* :	Marne de la Posterie
Zone à *turneri* :	Sable et grès de Virton

- pour le Sinémurien s.s. :

Zone à *semicostatum* : Marne de strassen, Marne de Bellefontaine, Marne de Buzenol, Calcaire gréseux d'Orval.
sub-zone à *Evag. sauzeanum*
sub-zone à *Ag. scipionianum*
sub-zone à *C. lyra*

Zone à *Bucklandi* :
sub-zone à *A. bucklandi* : Marne de warcq, Calcaire sableux de Florenville
sub-zone à *C. rotiforme*
sub-zone à *C. conybeari*

2.: Localisation et Stratigraphie des nouveaux gisements :

HUOMBOIS :

Carrière communale, Est de la route de Croix Rouge vers Etalle, environ 1.2 km après le Carrefour de Croix Rouge. x = 236.182 , y = 36.514.

Lotharingien Vra : Grès de Virton à *Promicroceras planicosta* : sommet de la carrière.
Sinémurien Snb s : Grès d'Orval avec lumachelle au sommet : 4/5 inférieurs du front de coupe.

Monteyne (1958) et Mergen (1983a et b) donnent la coupe suivante (de haut en bas):

4m : Sables et Grès calcaires argileux : Vra s *(Promicroceras)*
0,8m.: Sable argileux ocre
0,8m.: Lumachelle à Polypiers: Snb s
Faune : *Arnioceras, Prototeuthis acutus, Nautilus affinis, Pleurotomaria anglica, Entolium fraiponti (disciformis), Avicula sinemuriensis, Ostrea marmorei, Rhynchonella* sp.
8m.: Sables et Grès calcaires à stratifications obliques: Snb s

Nous avons effectué le tri au binoculaire d'un concentré de sédiments (sables truffés de débris de Lamellibranches) intercalés dans les niveaux gréseux : en particulier à hauteur des lumachelles à coraux *Isastrea* sp. et ammonites *Arnioceras oppeli* (sommet du Snb s).

MONTAUBAN :

Carrière 1, " Ancienne Carrière " , sur le plateau, au Nord de l'ancienne Gare de Buzenol.

Carrière 2, " Carrière de Briey ", " Carrière Delbrassine ", au bord de la route vers Buzenol. (MERGEN, 1983 b, p.102, affleurement 8) x = 238.160, y = 35.850

Snb s : Grès d'Orval : Carrière 1 et sommet de la carrière 2
"Marne de Buzenol" et "Banc limite" : Carrière 2
Sna s: Grès de Florenville : Carrière 2
Les dents ont été récoltées dans les déblais au pied des fronts de coupe.

CHENOI :

Vallée du Chou : carrière à l'Est de la route, utilisée actuellement comme champ de tir.
x= 237.418 y = 32.825

Coupe donnée par Monteyne (1958), V42 et V42', p.185. De haut en bas :

3m. : Sables et grès avec *A. semicostatum*
2 ou 3 niveaux lumachelliques
10m. Sables et Grès avec *Prototeuthis acutus*

Il s'agit de l'Assise d'Orval, Snb m.
Le tri a été effectué sur des sédiments séparant les niveaux lumachelliques.

FOUCHES :

Au bord Sud de la route Vance/Arlon, grande carrière SETIM et anciennes carrières, entre Vance et Sampont.
x = 245.390 y = 40.805

Sables consolidés avec concentrations de *Pentacrinus tuberculatus* , recouvrant des niveaux lumachelliques à *Cardinia* sp. Les dents ont été trouvées en place, dans les niveaux à *Pentacrinus* , ou sur les roches au pied des coupes. Sna s: Grès de Florenville.

Monteyne (1958) donne une coupe (H26) : extrémité Ouest du front de coupe :
1m : Calcaire gréseux à Encrines, *Ostrea , Pinna*
0,5m : Lumachelle à *Pentacrinus tuberculatus, Astrocoenia, Cardinia, Chlamys, Radula, Pinna, Serpula*
5m. : Calcaire gréseux
0,8m.: Lumachelle
1m. :Sable argileux
0,6m.: Calcaire gréseux
4m. : Sables et Grès à stratification oblique, passant latéralement à Sable jaune décalcifié.

Mergen (1983 b, p.105) attribue le sommet de la carrière à la zone à *semicostatum* (Snb), indiquée par la présence de *Coroniceras lyra*. L'horizon marneux équivalent à la Marne de Strassen se retrouve à une dizaine de mètres au-dessus du front d'exploitation.

Site de la COTE ROUGE à Metzert
(carrière actuellement en exploitation intensive)

Snb m : Marne de Strassen (Zone à *semicostatum*) : grande carrière au Nord de la route nationale N4 et talus du chemin vers Bonnert.

Faune : *Arnioceras, Cardinia, Pinna, Pentacrinus tuberculatus, Prototeuthis acutus, Spiriferina walcotti, Liogryphaea arcuata*
Présence d'un hard ground perforé : Carrière Nord
Sna s : Grès de Florenville : Carrière Nord et Carrières au Sud de la N4
Faune : *Cardinia, Tancredia ovata, Plagiostoma nodulosa, Chlamys textorius, Serpula socialis, Isastrea condeana, Arietites* etc.(MONTEYNE, 1958; MERGEN, 1983a, 1985; MAUBEUGE, 1955, 1965, 1989)
Lumachelle de Metzert : carrière Nord et carrière Sud
Sable et Grès de Metzert : carrière Nord et carrière Sud
Hettangien : Marne de Jamoigne : Talus au centre du village de Metzert
Les dents récoltées proviennent de la Marne de Strassen, carrière Nord.

ROBELMONT : "Bois de la Forge " .
Talus en bord de route.
x = 231.854 y = 31.819 Sna s

ETUDE SYSTEMATIQUE

1 . Historique : Elasmobranches décrits antérieurement

Hybodontiformes

Casier (1959) décrit et identifie :
Hybodus delabechei CHARLESWORTH : provenant d'Ethe , Snb s (Grès d'Orval).
Acrodus undulatus (= *anningiae*) AGASSIZ : Ethe , Snb s (Grès d'Orval).
Acrodus nobilis AGASSIZ : provenant de Bonnert , Snb m (Marne de Strassen)
et de Muno, Sna m (Marne de Warcq, zone à *Coroniceras bisulcatus*).
Wouters , Coupatez, Duffin et Lepage (1984) signalent des épines et dents d'Hybodontiformes dont *Acrodus* sp. : Huombois, Snb s (Grès d'Orval).

Holocéphales

Chimères indéterminées : Ethe, Snb s (Grès d'Orval).
Chimaeropsis foussi CASIER, 1959 : Ethe, Snb s (Grès d'Orval).
Chimères dont Myriacanthidae : *Halonodon warneri* DUFFIN, 1984 : Huombois, Snb s (Grès d'Orval).

Les gisements d'Ethe étaient situés dans le Vallon du Chou , la Vallée de Rabais, la tranchée de chemin de fer Virton-Marbehan, au sud de la Halte de Buzenol.

2 . Nouveau matériel

Superclasse Chondrichthyes
Classe Selachii
Cohorte Euselachii
Superfamille Hybodontoidea
Famille Hybodontidae

Remarque :

Concernant les Hybodontidae, nous ne pouvons présenter que des identifications préliminaires. En effet, les Hybodontidae n'ont guère été étudiés depuis la révision de Woodward (1889), et il est actuellement très difficile d'utiliser une diagnose différentielle basée sur la littérature ou les figures disponibles.
Afin d'identifier les dents d'Hybodontes du Sinémurien belge, une révision du matériel de Lyme Regis (BMNH) est nécessaire : un tel travail est en cours, mené par C.Duffin.
Cette étude devrait proposer des critères stricts d'identification différentielle, et aboutira probablement à mettre en synonymie l'une ou l'autre espèce.

A ce jour les Hybodontidae du Sinémurien anglais sont représentés par :

Hybodus cloacinus ? (différent de la forme rhétienne par plusieurs détails)
Hybodus delabechei CHARLESWORTH 1839
Hybodus medius AGASSIZ (1843)
Hybodus raricostatus AGASSIZ (1843)
Hybodus reticulatus AGASSIZ (1837-1843)

Spécimen SMP DD O2 CD : *Hybodus reticulatus.* (Pl. 1, fig. 1)

Provenance : Fouches

Description : le spécimen est représenté par une couronne isolée symétrique, mesurant 13 mm de longueur mésiodistale et 5 mm de hauteur (de la jonction couronne / racine à l'apex de la cuspide centrale). Il est exposé sur un bloc gréso-calcaire, en vue labiale.
La cuspide centrale est élevée, modérement étroite et robuste avec un léger épaississement labio-lingual. Le bord tranchant est bien développé et la cuspide montre une légère asymétrie provoquée par une inclinaison linguale et distale. Ceci suggère une position latérale sur la mâchoire. L'apex de la couronne a été l'objet d'une abrasion considérable et est fort émoussé. La cuspide centrale est flanquée de 2 paires de petites cuspides latérales verticales, dont la première est environ la moitié aussi haute que la cuspide centrale. La face labiale est ornée d'une série de plis verticaux puissants, prenant naissance au rebord marginal labial. Les plis sont de densité modérée et rarement bifurqués. Quelques-uns se prolongent jusqu'au sommet de la cuspide centrale, tandis que plus de la moitié se terminent approximativement à mi-chemin. Par contre les plis sur les cuspides latérales sont plus nombreux et en atteignent les apex.

Discussion des affinités :

Le spécimen décrit ci-dessus ne peut être rapproché que de *Hybodus reticulatus* . Il montre plusieurs caractères typiques de l'espèce, permettant de la distinguer des hybodontes contemporains. Ces caractéristiques incluent l'absence de nodosité à la base des plis verticaux les plus développés , la cuspide centrale plutôt étroite avec des bords tranchants bien développés, la tendance des plis verticaux à s'éteindre à mi-chemin de la face labiale de la cuspide centrale, et la faible fréquence de bifurcation des plis verticaux.

Spécimen SMP JFL 03 CD : *Hybodus* cf. *raricostatus* (Pl. 1, fig. 2)

Provenance : Fouches

Description :il s'agit d'une couronne isolée, très étirée mésio-distalement, exposée en vue linguale sur un bloc gréso-calcaire. La couronne mesure 17,5 mm, et la hauteur maximale au niveau de la cuspide principale atteint 5 mm. La dent est légèrement asymétrique. La cuspide centrale est assez mince et pointue , dressée avec une légère inclinaison linguale, et des bords tranchants très bien développés. La face linguale de la cuspide centrale est ornée d'une série de plis verticaux puissants , peu concentrés, débutant au sommet du rebord longitudinal de la couronne et montant jusqu'à l'apex très abrasé de la cuspide. La cuspide centrale est flanquée de 4 cuspides accessoires latérales sur le côté présumé mésial, et 3 du côté présumé distal. Les cuspides sont nettement individualisées, bien séparées les unes des autres. Les apex des cuspides latérales montrent également une forte usure fonctionnelle. La première paire de cuspides latérales n'atteint qu'un tiers de la hauteur de la cuspide principale. Des plis verticaux puissants, fort espacés, montent sur les cuspides accessoires, atteignant l'apex. Il n'y a pas de bifurcation des plis. Un puissant rebord longitudinal lingual est développé sur la longueur de la dent, y compris sous la cuspide principale ; la partie supérieure de ce rebord est accentuée par les bases des plis verticaux , très denses à cet endroit, formant ainsi un bourrelet lingual strié verticalement.

Discussion des affinités :

Ce spécimen se rapproche apparemment le plus de *Hybodus raricostatus* .
Deux espèces d'Hybodontes sinémuriens présentent habituellement un bourrelet lingual bien développé : *H.delabechei* et *H.raricostatus*; ce caractère peut aussi être développé sur les dents les plus grandes de *H.reticulatus*. Les couronnes de *H.raricostatus* sont généralement plus allongées, tendent à être plus

asymétriques, et montrent un nombre plus important de cuspides latérales que chez *H.delabechei.* Un point supplémentaire en faveur de *H.raricostatus* est la cuspide centrale fort pointue : la cuspide centrale chez *H.delabechei* est généralement plus pyramidale.

A noter la ressemblance de ce spécimen avec un *Hybodus cloacinus* du Rhétien de Habay-la-Vieille (Pl. 6, fig.2), en ce qui concerne la face linguale : cependant le rebord lingual de sa couronne y est beaucoup moins net (en fait il n'est qu'à peine ébauché sous les cuspides latérales, et absent sous la principale), et le bourrelet strié ne décore que les bases des cuspides latérales, n'étant donc pas continu sur la longueur de la dent ; de plus sa cuspide centrale est beaucoup plus haute .

Spécimen MET DD 05 CD : Fragment de dent latérale d'*Hybodus* cf. *delabechei* . (Pl.1, fig. 3)

Provenance : Metzert

Description :dimensions conservées : environ 8 mm de longueur mésio-distale, pour une hauteur de 7 mm, de la base de la couronne jusqu'à l'apex.
Le spécimen consiste en un fragment isolé de couronne avec un contour carré en vue occlusale. La cuspide centrale est modérement haute, et présente une légère inclinaison. Il n'y a pas de cuspide latérale visible sur ce spécimen cassé. L'ornementation consiste en une série d'épais plis verticaux et obliques, souvent bifurqués, et qui irradient vers l'apex de la cuspide centrale. La plupart des plis partent du rebord de la couronne, tandis que d'autres sont discontinus, ne touchant ni le rebord ni l'apex, sur la face labiale basse et longue. Présence de noeuds nets à la base des plis partant du rebord marginal, surtout marqués du côté labial , formant une crête longitudinale proéminente (corniche labiale) où l'un des noeuds est légèrement dominant. Les noeuds sont présents également du côté lingual, quoique moins marqués (léger bourrelet lingual). Le rebord marginal est rectiligne à la face labiale, et convexe vers la cuspide à la face linguale.

Discussion des affinités :

Aucune dent ressemblant parfaitement à ce spécimen n'a juqu'à présent été décrite parmi les dentitions d'Hybodontes de Lyme Regis.
L'ornementation de la couronne est plus proche de celle retrouvée chez les différentes espèces sinémuriennes d' *Hybodus* que de celle d'*Acrodus nobilis* ou d' *Acrodus anningiae.*
Le spécimen est attribué à *Hybodus delabechei* , dent latérale, sur base du schéma de branchement des plis verticaux.

Spécimen CRL O4 CD : *Hybodus* cf. *medius* (Pl. 2, fig. 1)

Provenance : Robelmont

Description :le spécimen consiste en une couronne isolée fortement asymétrique . La dent est cassée et il manque l'extrémité distale de la couronne. La longueur préservée de la couronne est de 15 mm. La cuspide centrale est complète et n'a pas subi d'abrasion. La hauteur maximale de la couronne jusqu'à l'apex de la cuspide centrale est de 8 mm. La cuspide centrale est proéminente et est étonnamment haute avec une longue base mésiodistale. Elle n'est pas pointue , elle présente une section transversale circulaire, et ne montre pas de bord tranchant bien défini. L'inclinaison distale plutôt marquée de la cuspide centrale suggère une dent postérolatérale. Une cuspide accessoire distale et 3 petites cuspides mésiales basses sont présentes sur le spécimen. La première paire de cuspides latérales mesure moins du tiers de la hauteur de la cuspide centrale. L'apex des 2 autres cuspides mésiales est abrasé.
La face labiale de la couronne est ornée d'une série de plis puissants verticaux ou obliques vers l'apex de la cuspide principale , relativement denses. Ceux-ci naissent du rebord de la couronne et remontent sur les apex de la cuspide centrale et des cuspides accessoires. Les plis bifurquent habituellement à leur base. Beaucoup s'anastomosent. De puissantes nodosités labiales sont développées sur les bases élargies de certains plis au niveau du rebord labial de la couronne. Certains plis obliques ne sont donc pas reliés à une nodosité. Le noeud labial à la base de la cuspide centrale est le plus proéminent , flanqué de 9 autres noeuds mésialement et de 2 distalement (mais il manque 3 millimètres du rebord distal). Le noeud le plus développé donne naissance à un pli vertical très marqué, médian sur la cuspide, et vers lequel obliquent et s'anastomosent les 4-5 plis adjacents, autant du côté mésial que distal.

Les plis verticaux sur la face linguale de la couronne sont plus largement espacés, et moins anastomotiques : de plus rares exemples de bifurcation sont présents sur ce côté de la couronne, et quelques-uns de ces plis se terminent avant d'atteindre l'apex de la cuspide centrale. La plupart des plis atteignent la crête occlusale ou bien les apex des cuspides latérales mésialement ou distalement.
Une crête peu proéminente, ne formant donc pas un véritable bourrelet par comparaison à SMP JFL 03CD (*Hybodus* cf. *raricostatus*), marque le rebord lingual. Elle est formée d'une trentaine de très faibles nodosités, sur la longueur conservée : seul le pli vertical médian de la cuspide principale ne présente pas de nodosité à sa base .
La jonction couronne / racine présente une forte convexité sous la cuspide centrale, à la face linguale, alors qu'elle est rectiligne à la face labiale.

Discussion des affinités :

La robuste cuspide centrale avec une section transversale circulaire indique que cette dent n'appartient pas à *Hybodus reticulatus* , ni à *H. raricostatus* , ni à *H. cloacinus* . La forme plus pyramidale de la cuspide centrale rappelle les dents de *Hybodus delabechei* et *Hybodus medius*. Une relation avec *Hybodus reticulatus* est de plus exclue par le fait que les plis verticaux atteignent bien ici le sommet de la cuspide centrale. Les dents de *H.raricostatus* sont plutôt plus allongées que celle décrite ci-dessus. L'absence de crête linguale proéminente (" bourrelet" , "corniche") et la présence de cuspides latérales peu développées suggèrent que cette dent pourrait appartenir à *Hybodus medius* . Cependant, le schéma de développement des plis verticaux n'est pas si complexe qu'il n'est exposé généralement dans les dents de cette espèce. En fait, l'ornementation de la couronne rappelle plus celle d' *Hybodus delabechei* .
Somme toute, nous pensons que le spécimen belge CRL 04 CD s'accomode le mieux avec *Hybodus medius* , jusqu'à ce qu'une révision plus définitive du matériel de Lyme Regis soit présentée. Il pourrait bien s'agir d'un spécimen juvénile.

Spécimen MTB -DD - 07 . (Pl. 2, fig. 2)

Hybodus medius vel Hybodus delabechei ?

Provenance : Montauban : Carrière 2

Description :dent partiellement dégagée de sa gangue, (dimensions : 14 mm de longueur mésio-distale conservée, 5 mm de la base de la couronne à l'apex) exposée en face labiale , elle présente un même schéma des plis verticaux et obliques et des noeuds que la dent CRL 04 CD : un pli vertical très proéminent marque nettement le milieu de la cuspide centrale ; des plis obliques, partant ou non de nodosités labiales viennent s'y anastomoser. D'autres anastomoses entre plis ne sont pas rares. La base du pli médian vertical montre 2 noeuds très proches, dont l'un est cassé. Des plis obliques naissant sous les cuspides latérales se dirigent encore vers la cuspide principale.
La cuspide principale semble cependant moins arrondie en section que celle de CRL04CD , elle présente des bords tranchants mieux individualisés.
Les commentaires apportés à la dent CRL 04 CD s'appliquent de même à cette dent: *Hybodus medius vel Hybodus delabechei* ?

Spécimen MTB- DD -08 : *Hybodus delabechei* (Pl. 3)

Provenance : Montauban : Carrière 2

Description : 16 mm de longueur mésio-distale, 5 mm de largeur labio-linguale maximale, 5 mm de hauteur du rebord de la couronne à l'apex abrasé. La section de la cuspide principale est circulaire.
Dent brisée, recollée, fortement étirée mésio-distalement, sur une droite sans incurvation. Légère inclinaison distale des cuspides.
Les cuspides latérales (trois du côté mésial, dont la troisième est intacte, et une du côté distal, également intacte, mais ce côté n'est pas complet) sont basses, et fort usées.La racine manque.
La face labiale présente sur le rebord une douzaine de nodosités, dont la plus développée et proéminente est située à la base de la cuspide principale, donnant naissance à un pli vertical nettement marqué, vers lequel convergent et s'anastomosent des plis obliques mésiaux ou distaux . Ces plis naissent le plus souvent des noeuds

adjacents, mais sont parfois sans lien avec une nodosité. Les anastomoses entre plis sont fréquentes. Des plis nés sous les cuspides accessoires obliquent encore souvent vers la cuspide principale (ou vers la crête occlusale située entre la cuspide principale et les latérales), au lieu de se diriger verticalement vers l'apex de leur cuspide. La face linguale est plus basse que la face labiale. La cuspide principale est fort usée sur cette face, et ne permet pas de description utile. Une quinzaine de petites nodosités marquent le rebord lingual mésial (il est impossble de dire si des nodosités occupaient le rebord sous la cuspide). Des plis brefs, non anastomosés, partent de ces nodosités vers la crête occlusale ou les apex des cuspides latérales, tout en gardant une orientation oblique majoritaire vers la cuspide principale. Le rebord lingual distal est mal conservé ; des plis brefs sont également visibles de ce côté, dirigés vers la crête occlusale ou vers l'apex de la cuspide latérale préservée.

Spécimen CRL-BJ-O1 : *Hybodus delabechei* (Pl. 4)

Provenance : inconnue

Description :il s'agit d'une couronne intacte, sans racine, d'origine lorraine belge certaine mais malheureusement indéterminée, sur une gangue gréseuse avec fragments d'articles de crinoïdes, très compatible avec une provenance sinémurienne (Fouches / Sampont ou Buzenol / Huombois).
Longueur mésiodistale de 20 mm. Une grosse cuspide principale est flanquée de 3 cuspides accessoires d'un côté, et de 4 cuspides accessoires de l'autre. Les cuspides sont fort jointives, non nettement séparées les unes des autres (contrairement à SMP-JFL-03 CD). Une crête occlusale nette relie les apex des cuspides. L'apex de la cuspide principale présente une usure importante, créant une surface ovale .
La face labiale présente un pli vertical descendant de l'apex de la cuspide principale. Des plis obliques sinueux s'anastomosent de façon pratiquement symétrique à ce pli vertical, et parfois entre eux. Leur origine comprend non seulement la surface de la cuspide principale, mais également les surfaces des cuspides accessoires. Des plis plus petits, sinueux, orientés également en oblique vers l'apex principal, restent isolés. La base des plis obliques et celle du pli vertical ne sont pas visibles, cachées dans la gangue.
La face linguale présente aussi des plis, moins obliques, donc restant le plus souvent dirigés subverticalement vers l'apex correspondant à la cuspide accessoire dont ils couvrent la surface. Leur nombre est d'environ 60 plis répartis sur les 20 mm dela cuspide. Ces plis se terminent à la base linguale de la couronne par autant de noeuds évidents, de volume néanmoins atténué à la base de la cuspide principale. Ces noeuds forment ensemble une petite corniche, sur toute la longueur linguale de la base de la couronne.

Discussion des affinités :

CRL-O4-CD (Pl. 2, fig. 1) , MTB-DD-07 (Pl. 2, fig. 2) , MTB-DD-O8 (Pl. 3) , CRL BJ 01 (Pl. 4):

Les trois premiers spécimens partagent la présence d'un pli vertical labial proéminent , pratiquement rectiligne, marquant nettement la cuspide principale, et vers lequel s'anastomosent des plis obliques bifurqués. Un noeud très puissant (ou 2 noeuds) marque l'origine de ce pli vertical labial, et constitue pratiquement un apron . Il est fréquent de voir des plis nés sous les cuspides latérales se diriger vers l'apex de la cuspide principale.
- Chez MET-DD-05-CD (*Hybodus* cf. *delabechei*) , on ne trouve pas ce pli médian vertical net, avec grosse nodosité à sa base, formant pratiquement un apron : la plus grosse des nodosités du rebord labial ne se trouve pas à l'aplomb de l'apex de la cuspide principale, et le pli qui en naît est beaucoup plus tortueux.
- Chez SMP-JFL-03-CD (*Hybodus* cf. *raricostatus*), le bourrelet de nodosités linguales ne s'interrompt pas à la base de la cuspide principale, alors qu'il s'interrompt nettement chez CRL-O4-CD.
- Des exemplaires d'*Hybodus raricostatus* du Sinémurien de Lyme Regis présentent sur leur face labiale un pli vertical rectiligne proéminent , médian sur la cuspide principale, naissant de la nodosité labiale la plus développée, comme chez CRL -O4-CD , MTB-DD-07 et MTB-DD-08. Cependant les plis obliques adjacents ne sont pas anastomotiques entre eux ni à ce pli.
- Des spécimens d'*Hybodus delabechei* de Lyme Regis présentent un gros noeud labial médian, avec un pli médian moins rectiligne, mais recevant anastomoses. Les autres plis, obliques, sont souvent anastomotiques.
- Des spécimens d'*Hybodus medius* de Lyme Regis ne montrent pas un gros noeud labial proéminent avec pli vertical. Leurs plis sont très anastomotiques.

Avec les données actuellement disponibles, en attendant une révision complète des Hybodontidae de Lyme Regis, il est très difficile de trancher nettement pour une attribution définitive de ces 2 dents CRL-04-CD, MTB-DD-07:

différents caractères se retrouvent chez *Hybodus medius* , *H.delabechei* et *H. raricostatus* . Par contre MTB-DD-08 peut être attribuée avec certitude à *Hybodus delabechei* .

CRL BJ O1 présente un schéma labial de plis (un vertical et des obliques qui s'y anastomosent) proche de CRL O4 CD *Hybodus* cf. *medius* , dont il diffère par la corniche linguale (continue chez CRL BJ O1, atténuée sous la cuspide principale chez CRL O4 CD).

Le système de plis labiaux de CRL BJ O1 est également proche de MTB DD O7 (*H.medius* ? *H.delabechei* ?) dont la face linguale n'est pas visible.

Le système de plis labiaux de la dent MTB DD O8 est équivalent à ceux de CRL BJ O1 , MTB DD O7 et CRL O4 CD. Les plis linguaux de MTB DD 08 ne sont pas étudiables. Sa couronne est néanmoins rectiligne, comme chez BJ O1, MTB DD O7, et non pas incurvée comme chez CRL 04 CD .

La dent IG 8845 (EFP 906) de l'IRSNB, figurée et décrite par Casier 1959, pl.I, fig.1b', en provenance d'Ethe, montre également ce même système labial de plis : plis obliques et anastomotiques entre eux et vers un pli vertical, plis dont les bases se terminent par des nodosités ; la nodosité du pli vertical est la plus développée, le pli vertical y présentant une bifurcation . Le profil latéral de la couronne est pratiquement rectiligne. Sa face linguale n'est pas figurée. Cette dent est identifiée par Casier comme *H.delabechei* .

En conclusion, concernant ces quelques dents d'apparences fort voisines , nous attribuerons à *Hybodus delabechei* les dents MTB DD 07, MTB DD 08 et CRL BJ O1, et peut-être MET DD 05 CD, quoique son schéma de plis labiaux soit moins nettement caractéristique, (en tout cas l'attribution de MTB DD 08 et CRL BJ O1 à *Hybodus delabechei* semble certaine, en se basant sur les cuspides latérales bien développées et la forme de la cuspide centrale).
Nous conservons comme *H.medius* la dent CRL O4 CD qui se distingue des précédentes par l'angulation importante du profil de sa couronne, l'absence de nodosité linguale sous la cuspide principale, et l'aspect plus massif de cette cuspide principale, surtout par rapport à MTB DD 08 et CRL BJ O1.

H.raricostatus se distingue bien des précédentes par la densité faible de ses plis, et l'aspect plus gracile de ses cuspides, plus nettement séparées les unes des autres.
La dent d'*Hybodus* ? *cloacinus* du Rhétien belge (et peut-être celles du Sinémurien anglais) se distingue par une cuspide principale fort élancée et très haute, la réduction et le décalage de la corniche de nodosités linguales sous la cuspide principale, l'absence de nodosité labiale à la base de la cuspide principale.

Les critères de diagnose différentielle pour *Hybodus* , à établir plus précisément, devront en tout cas tenir compte de :

- profil général de la couronne
- schéma des plis labiaux
- schéma des plis linguaux
- densité des plis
- importance et répartition des nodosités labiales et linguales
- aspect et individualisation des cuspides accessoires et principale
- hauteur et forme de la cuspide principale

Famille Acrodontidae

Distinctions entre les dents d' *Acrodus nobilis* et d' *Acrodus anningiae* :

Selon Woodward (1889), les dents d' *A.nobilis* peuvent être distinguées de celles d' *A.anningiae* par les critères suivants :
- les dents d' *A.nobilis* sont plus grandes, elles ont une section plus arrondie, des plis verticaux plus fins, elles n'ont pas de crête occlusale longitudinale véritable, mais une simple ligne où se rejoignent les ornementations labiales et linguales, elles présentent une cuspide centrale peu développée sur les dents antérieures ; il n'y a pas de cuspide latérale identifiable.

- *A.anningiae* , par contre, est de section moins arrondie , elle présente des plis verticaux relativement forts, une crête longitudinale bien distincte, une cuspide centrale plutôt proéminente, et des cuspides latérales évidentes, spécialement sur les dents antérieures.

La plus grande confusion entre les 2 espèces apparaît surtout lorsque l'on compare des dents postéro-latérlaes: une *A.anningiae* de grande taille peut facilement être prise pour une *A.nobilis* de petite taille. Woodward (1889, p.289) apporte le commentaire suivant : " it is still uncertain whether this species (*A.anningiae*) may not be founded - at least in part - upon immature individuals of *A.nobilis* ; but the collection (of the BMNH) does not afford any definite evidence of a passage between the two forms " . Malheureusement, Il n'y a guère de nouveau matériel dans les collections de Londres, et la situation reste inchangée. Woodward a cependant précisé que les aiguillons dorsaux d' *A.nobilis* étaient plus petits que ceux d' *A.anningiae* .
Casier (1959, pp.11-12) explique la synonymie de *Acrodus undulatus* et *Acrodus anningiae*, et expose les détails de la chronologie d'utilisation de ces 2 dénominations de la meme espèce par Agassiz.

Spécimen CRL6CD : *Acrodus anningiae* postéro-latérale (Pl. 5, fig. 1)

Provenance: Montauban Carrière 1

Description :le spécimen consiste en une couronne isolée, dégagée de la matrice. La couronne mesure 15 mm de longueur mésiodistale pour 7 mm de largeur labiolinguale. Le profil coronal est très bas. Il n'y a pas de cuspide centrale bien définie ni de cuspide latérale. La couronne est un ovale allongé, en vue occlusale. L'entiéreté de la surface de la couronne est ornée par une série de plis verticaux densément répartis. Ces plis rayonnent du point le plus haut de la couronne, point situé lingualement très prés du centre de la couronne. Les plis montrent des schémas complexes de branchement, et traversent le bord de la couronne jusqu'à la jonction couronne / racine, profondément creusée . La face inférieure de la dent est grossièrement rhomboïde, et montre un peu de la vascularisation typiquement hybodontoïde de la racine, où de fins foramina vasculaires orientés au hasard perforent de façon serrée le tissu de la racine .

Discussion des affinités :

L'ordre de grandeur de cette dent la rend compatible avec *Acrodus anningiae* . Woodward (1889, p.289) fait remarquer que : " il n'est pas certain que cette "espèce" ne pourrait être fondée, au moins en partie sur des individus immatures de *A.nobilis* ". Par comparaison avec le matériel provenant de Lyme Regis et conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Londres, la dent CRL6CD ressemble le plus aux dentitions de *A.anningiae* (cf.BMNH 20573) en ce qui concerne l'architecture de la couronne et son ornementation. Les stries verticales sur les couronnes de *A.nobilis* tendent à être beaucoup plus fines que celles de *A.anningiae*.
La dentition de *A.anningiae* montre une hétérodontie importante (DAY, 1864; WOODWARD, 1889) ; les dents symphysaires possèdent une cuspide centrale basse flanquée d'un certain nombre de cuspides latérales rudimentaires. Postérieurement sur la dentition, la cuspide centrale et les cuspides accessoires sont supprimées et l'ensemble de la courone prend un aspect plus plat, avec des expansions mésiales et distales considérables. La forme générale de la couronne et l'absence de cuspide additionnelle dans le spécimen belge CRL6CD suggère qu'il s'agit d'une dent postérolatérale extrême, probablement de la famille dentaire IX en comptant à partir de la symphyse (WOODWARD, 1889, p.293 fig.10; 1916 p.15 fig.6).

Spécimen PGO1 : *Acrodus anningiae* antéro-latérale (Pl. 5, fig. 2)

Provenance : Montauban Carrière 2

Description : dent antérolatérale d' *Acrodus anningiae* (voir WOODWARD, 1889, pl.15 fig.1, famille dentaire III). Il s'agit d'une dent partiellement dégagée de sa gangue. La longueur médiodistale visible est de 17 mm, la largeur maximale exposée de 7 mm. Seule la couronne est visible, incurvée à convexité supérieure, dont le sommet est représenté par la surface d'érosion de la cuspide principale, semblant légèrement décalée par rapport au sommet géométrique estimé de la dent, aussi bien dans le sens mésio-distal que labio-lingual . Deux cuspides latérales sont situées d'un seul côté de la cuspide principale, sur une crête médiane très légèrement marquée, formée par la convergence de plis fins et denses. De nombreux plis verticaux, (leur base est très légérement dilatée, sur le rebord de couronne exposé), partent des bords de la couronne et atteignent les 3 cuspides et la crête médiane.

Selon Woodward (1889, planche 15, figure 1), une couronne asymétrique avec cuspides latérales uniquement du côté distal se retrouve chez les dents des rangées II à IV, alors qu'une dent de la rangée I présente une unique cuspide latérale du côté mésial. Cette constatation se retrouve planche 14 figure 4, pour les rangées dentaires II à VI. Cette répartition des cuspides latérales pourrait bien sûr n'être qu'un caractère variable, mais par comparaison aux figures de Woodward, cette dent PG 01 semble pouvoir être attribuée à une mâchoire gauche.

Spécimen PG O2 : ? *Acrodus anningiae* antérolatérale. (Pl. 5, fig. 3)

Provenance : Montauban Carrière 2

Description : il s'agit d'un seule face de couronne, le reste de la dent n'étant pas dégagé de la gangue. Les dimensions exposées sont de 11 mm dans le sens mésiodistal et de 5 mm du rebord de la couronne à son sommet. Des plis verticaux anastomotiques , de densité plutôt faible , convergent vers un point peu marqué, qui semble être l'apex de cette dent.

Spécimen PG 04 : *Acrodus anningiae* postéro-latérale. (Pl. 5,fig. 4)

Provenance : Montauban Carrière 2

Description : couronne isolée, d'aspect globuleux, de 11 mm de longueur mésio-distale et de 7 mm de largeur labio-linguale. Une face présente des plis verticaux peu denses, nettement marqués, anastomotiques, tandis que sur l'autre face , les plis sont plus fins, plus densément répartis, également anastomotiques. Tous ces plis convergent vers une crête occlusale longitudinale bien marquée et présentant à son apex une légère surface d'abrasion. Il pourrait s'agir d'un dent postéro-latérale extrême de la rangée VIII.

Spécimen PG O3 : *Acrodus nobilis* (Pl. 5,fig. 5)

Provenance : Montauban Carrière 2

Description : couronne partiellement dégagée de sa gangue, de longueur mésio-distale 19 mm et 7 mm de largeur labio-linguale. Des plis verticaux denses partent des rebords de la couronne vers le sommet, et se rejoignent sur une ligne occlusale à peine marquée, ne formant pas de véritable crête. Les anastomoses de plis sont assez fréquentes vers les extrémités de la couronne. Les extrémités mésio-distales sont arrondies, l'un étant légèrement plus large que l'autre. La section labio-linguale est bien arrondie.

Spécimen SMP CRL O1 CD : *Acrodus anningiae* antérieure ou symphysaire. (Pl. 10, fig. 8)

Provenance : Fouches

Description : la dent consiste en une couronne symétrique isolée, qui a été dégagée de sa matrice . Elle mesure 7 mm de long (mésiodistalement) et 3 mm de l'apex de la cuspide centrale jusqu'à la jonction couronne / apex. La cuspide centrale robuste, modérément haute a une section basale circulaire. Les bords tranchants sont peu développés. La base de la cuspide centrale est élargie labialement, produisant un apron labial modérément développé (vue occlusale et vue labiale), qui se projette par delà la jonction couronne / racine en labial. La cuspide centrale est flanquée de 3 paires de cuspides latérales dont la hauteur diminue vers les extrémités mésiale et distale. Les axes de symétrie de la première paire de cuspides latérales divergent de celui de la cuspide principale, d'un angle d'environ 30°. La hauteur de la première cuspide latérale représente environ le tiers de celle de la cuspide centrale. L'ornementation consiste en une série de plis modérément puissants, montant sur les 2 faces, labiale et linguale, du rebord de la couronne vers la cuspide centrale et les cuspides latérales. L'ornementation labiale est beaucoup plus éparse que celle de la face linguale, particulièrement sur la cuspide centrale. Un pli vertical proéminent remonte de l'apron labial jusqu'au sommet de la cuspide centrale, avec des ramifications latérales plus petites, qui y convergent vers l'apex. La base des plis verticaux bifurque peu. Les plis verticaux labiaux sont plus densément distribués sur les flancs des cuspides latérales, et s'étendent jusqu'à leurs sommets. Le faible espacement des bases des plis verticaux sur la crête du rebord lingual de la couronne y développe un puissant rebord marginal .

Discussion des affinités :

Le spécimen décrit ci-dessus ne peut être attribué à *Hybodus cloacinus* QUENSTEDT, 1858 qui a été enregistré (avec doute) dans le Sinémurien britannique (WOODWARD, 1889: p.256-7) ni à *Hybodus reticulatus* AGASSIZ (1837-1843) à cause de la forme de la cuspide centrale. Le spécimen belge a une cuspide centrale beaucoup plus robuste avec une base considérablement plus développée qu'elle ne l'est sur les dents de *Hybodus cloacinus* ou *Hybodus reticulatus* . La cuspide centrale chez ces 2 dernières est plus élancée et aplatie labio-lingualement, avec des bords tranchants mieux développés. L'absence de noeuds labiaux développés à la base des plis verticaux chez ce spécimen belge élimine en plus *Hybodus delabechei* CHARLESWORTH, 1839, *Hybodus medius* AGASSIZ, 1843 et *Hybodus raricostatus* AGASSIZ, 1843 comme candidats à une attribution taxonomique. De plus, le spécimen belge diffère de toutes les espèces citées ci-dessus par la présence d'un apron labial très bien développé à la base de la cuspide centrale. Parmi les espèces d' *Acrodus* connues à partir du Sinémurien, *Acrodus anningiae* AGASSIZ, 1839 est le seul taxon auquel la dent SMP CRL O1 CD peut être rapprochée. Les dents d' *Acrodus nobilis* AGASSIZ, 1837 montrent une hétérodontie considérable , mais toutes possèdent une couronne de profil bas avec développement complexe et extensif des plis verticaux. La cuspide centrale relativement haute, la présence de cuspides latérales et d'un apron labial comme sur la dent décrite ne se voient que sur les dents symphysaires, parasymphysaires et antérieures extrêmes de *Acrodus anningiae* (cf.WOODWARD, 1889: p.290, fig.9, p.293 ,fig.10). En comparant la dent du Sinémurien belge avec des dentitions articulées du Sinémurien de Lyme Regis conservées au Musée d'Histoire Naturelle de Londres (BMNH P.2146, 39925, P.2732), il devient très probable qu'elle dérive de la famille dentaire I ou II (en comptant à partir de la symphyse). Le seul point de différence entre la dent belge et les dents symphysaires de *Acrodus anningiae* est l'ornementation comparativememnt restreinte de la première. En l'absence de matériel plus abondant qui pourrait informer mieux sur l'hétérodontie présentée par *Acrodus anningiae* , nous avons le sentiment que l'architecture dentaire décrite plus haut pour ce spécimen du Sinémurien belge s'inscrit bien dans la fourchette de variation de l'espèce.

Spécimen SMP DD 01 CD : *Acrodus anningiae* antérieure.

Provenance : Fouches

Description : couronne cassée, très abrasée, de caractéristiques très voisines de la dent CRL01CD. Dimensions résiduelles : 5 mm de longueur mésio-distale, 2 mm del'apex à la base de la couronne.

Famille Polyacrodontidae

Spécimen HUO-CRL-7O : *Lissodus* cf. *pattersoni* (Pl. 6, fig. 1)

Provenance : Huombois

Description : il s'agit d'une couronne cassée, sans racine, de 3,7 mm de longueur conservée.
La crête occlusale est bien marquée, elle réunit l'apex de la cuspide centrale à deux cuspides proximales.
La cuspide principale est basse, un pli vertical relie l'apex à l'apron labial (" labial peg ") , perpendiculairement à la crête occlusale ; d'un côté, deux autres plis quittent l'apex à 30° et 60° de la crête occlusale ; de l'autre côté, un pli part à 30° de la crête : ces plis obliques labiaux occasionnent des renflements (nodosités) du flanc labial de la couronne. Sur la face linguale de la cuspide, 3 plis descendent vers le flanc de la couronne, l'un presque perpendiculaire se termine en se divisant en 2 faibles nodosités, les 2 autres , à environ 45° de chaque côté, créent également des nodosités à la base du flanc lingual de la couronne.
L'une des deux cuspides proximales est cassée en son milieu et représente donc une extrémité de cette dent. Quelques plis verticaux, dont tous n'atteignent pas la crête occlusale, sont présents aussi bien labialement que lingualement, entre la cuspide principale décrite précédemment et celle-ci .
L'autre portion de la couronne présente donc la deuxième cuspide proximale latérale, très basse, individualisée par un renflement de la crête occlusale formant apex, ainsi que par la convergence de plis labiaux et linguaux vers cet apex : deux des plis obliques labiaux créent deux nodosités sur le flanc labial de la couronne.
L'apex à peine marqué d' une petite cuspide latérale distale, se reconnait à proximité immédiate du précédent.
Certains plis subverticaux des flancs n'atteignent pas la crête occlusale ou la base de la couronne.

Discussion :

Cette dent présente une couronne rectiligne très allongée, avec plis verticaux et subverticaux, des nodosités sur la face labiale, en plus de l'apron labial bien marqué : ces caractéristiques évoquent fortement *Lissodus pattersoni* DUFFIN, 1985 du Bathonien (Jurassique moyen) de Watton Cliff (Dorset) . Elle se distingue en tout cas des *Lissodus minimus* du Rhétien. HUO CRL 70 évoque également *Polyacrodus* (si ce que nous appelons apron labial n'était que la base dilatée de la cuspide centrale).
Nous identifions cette dent comme *Lissodus* cf. *pattersoni* DUFFIN, 1985

Cohorte Neoselachii
Famille Palaeospinacidae

Genre *Synechodus* WOODWARD, 1888

Synechodus enniskilleni DUFFIN & WARD, sous presse.

Spécimen HUO-CRL-50 (Pl. 7, fig. 1; Pl. 10, fig. 6)

Provenance : Huombois

Description : dent d'aspect légèrement asymétrique, de 2 mm de longueur mésio-distale. La couronne comprend une cuspide principale légèrement inclinée distalement, flanquée de 2 paires de cuspides latérales, dont les premières sont 2 fois plus hautes que les secondes, et 3 fois plus basses que la principale. Toutes les cuspides se retrouvent sur un même plan. Les faces labiale et linguale de chaque cuspide présentent une ornementation sous forme de plis verticaux, atteignant l'apex . A la face labiale ou externe, la jonction avec la couronne se fait selon une droite, laissant sous les cuspides une surface de couronne surplombant la racine. En face linguale ou interne, la jonction se fait selon une courbe concave vers la racine; cette courbe coupe la base de chaque cuspide, ne laissant pas de surface de couronne commune aux cuspides.
La racine est fort endommagée, elle est anaulacorhize; sa face labiale n'est pas préservée; il ne persiste qu'une extension médiane de sa face linguale (torus, selon MAISEY 1975) montrant quelques foramina.

Discussion :cette dent antérieure (HUO CRL 50) appartient indiscutablement aux Palaeospinacidae, avec ses 2 paires de cuspides latérales relativement hautes et peu fusionnées à la principale.
Nous identifions cette dent comme *Synechodus enniskilleni* DUFFIN & WARD, sous presse, connu de l'Hettangien au Sinémurien anglais, et de l'Hettangien d'Allemagne.

Spécimen HUO-CRL-10 (Pl. 7, fig. 2)

Provenance : Huombois.

Description : Cette dent présente des dimensions et caractéristiques très voisines de HUO-CRL-50. Sa racine est plus endommagée, mais sa couronne est mieux préservée. Il s'agit également d'une dent antérieure de *Synechodus enniskilleni.*

Remarque : *Synechodus enniskilleni* représente un nouveau genre et une nouvelle espèce, désignant des dents classiquement appelées *Palaeospinax priscus* (AGASSIZ, 1843). L'étude de Duffin et Ward a montré que le nom *Palaeospinax priscus* ne s'appliquait qu'à un seul spécimen de Lyme Regis sur lequel aucun critère de valeur taxonomique ne peut être discerné.

Quelques gisements de *Synechodus enniskilleni* :

- Hettangien : - Allemagne : Egge (THIES, 1983 : " *Palaeospinax priscus* ")
- Belgique : Fontenoille / Sainte-Cécile près de Florenville (LEPAGE, DUFFIN, COUPATEZ,-WOUTERS, 1984) : la riche faune de Palaeospinacidae de ce gisement n'est pas encore figurée, mais semble contenir *Synechodus enniskilleni.*

- Sinémurien : - Angleterre : Lias inférieur de Lyme Regis, (AGASSIZ, 1843; EGERTON, 1872; MAISEY, 1977).

Synechodus occultidens DUFFIN & WARD, sous presse

Spécimen HUO-CRL-60 (Pl. 10, fig. 7)

Provenance : Huombois

Description : dent de 1,7 mm de longueur mésiodistale, très asymétrique, latérale mais pas commissurale. Elle ne montre qu'une cuspide très inclinée distalement, sur une couronne basse et effilée. De fins plis verticaux (une douzaine) recouvrent les faces linguales et labiales de la cuspide et de la couronne, ils sont plus marqués sur la face linguale. Ils n'atteignent pas l'apex.
Jonction avec la racine (bord basal de la couronne) : sur la face linguale, concave vers la racine, coupant la base de la cuspide. Sur la face labiale, le bord basal de la couronne est droit avec angulation sous la cuspide, laissant une surface en continuité entre cuspide et couronne.La racine n'est pas conservée.
Il semble s'agir d'une dent assez latérale de Palaeospinacidae, probablement *Synechodus occultidens* , que les travaux récents de Duffin et Ward (révision du genre *Palaeospinax* , sur base du matériel articulé du Sinémurien britannique) ont permis de départager de *Synechodus enniskilleni.*

Spécimen CRL-MET-01: (Pl. 7, fig. 3)

Le gisement de Metzert "Côte Rouge" a livré une dent de *Synechodus occultidens* , CRL-MET-01, d'un type voisin du spécimen HUO-CRL-60, mais d'une situation moins latérale sur la mâchoire . Elle présente une longueur mésio-distale de 1,2 mm. La cuspide principale , plus développée, et moins oblique, est inclinée distalement. Sur son bord mésial, deux petites cuspides très basses sont développées. Neuf plis verticaux peu élevés sont visibles sur la partie conservée de la face labiale , ils n'atteignent pas l'apex de la cuspide, ni le bord tranchant. Une quinzaine de plis verticaux sont visibles à la face linguale, ils n'atteignent pas non plus le bord tranchant ni l'apex de la cuspide principale.

Ordre Orectolobiformes
Famille *incertae sedis*

Genre *Agaleus* DUFFIN & WARD, 1983b

Agaleus sp.

Spécimens HUO-CRL-01, HUO-CRL-02, HUO-CRL-03, HUO-CRL-04 et HUO-CRL-110 (Pl. 8, figs. 1,2; Pl. 10, figs. 1-3)

Provenance : Huombois

Description : dents d'environ 2 mm de longueur mésio-distale, dont la couronne est souvent détériorée (usure *ante mortem* ?), en particulier la cuspide principale , au niveau de l'apex , en face labiale. La cuspide principale est plutôt massive . Les cuspides latérales sont bien développées, légèrement divergentes par rapport à l'axe de la principale, et nettement divergentes par rapport au plan de la couronne et de la cuspide principale.
Le bord externe ou labial de la couronne (apron) est arrondi, sans échancrure, et prend l'aspect d'un tablier, d'une visière. Sur les dents HUO-CRL-01, HUO-CRL-02, HUO-CRL-03, aucune ornementation n'y est visible, mais cette région est fort endommagée.
La dent HUO-CRL-110 (Pl. 8, fig. 1) présente une ornementation sous forme de stries horizontales au bord inférieur de la face externe ou labiale de sa couronne. La base de la couronne et le plan des cuspides forment un angle obtus.
Les racines sont à peine conservées, montrant parfois un reliquat du processus lingual (dent HUO-CRL-O4) (Pl.8, fig. 2). La racine devait être de section subcirculaire ou cordiforme, et surplombée largement par le bord de la couronne.

Discussion :

l'aspect général de la couronne de ces dents pourrait correspondre à celui des dents antérieures de:
- *Heterodontus* : par exemple *Heterodontus rugosus* ou de *H.canaliculatus* du Crétacé (HERMAN, 1977), mais le bord externe de la couronne, dont la visière ou l'échancrure dépendent de l'usure fonctionnelle, est différent, sans ornementation en plis longitudinaux.
Thies (1983) figure *Heterodontus duffini* du Toarcien supérieur de Moorberg, dont l'aspect général des couronnes de certains individus, SMF 7117 à 7121, (ainsi que SMF 7128, *Heterodontus* sp.) est proche de celui nos échantillons, mais dont la forme des racines semble différente.

- Orectolobiformes, comme *Brachaelurus* , mais les cuspides latérales sont différentes, et il n'y a pas de pli longitudinal au bord externe ou labial de la couronne.

Cependant, l'aspect général des cuspides et l'ornementation visible à la partie inférieure de la face externe ou labiale de la couronne (plis horizontaux), permettent d'identifier nos spécimens comme des dents antérieures de *Agaleus* DUFFIN & WARD, 1983b, (Sinémurien de Lyme Regis, Dorsetshire).

En effet, des plis horizontaux à la base de la face externe de la couronne, selon Duffin et Ward (1983), n'existent que chez :

- *Agaleus* DUFFIN & WARD, 1983b.
- *Anachronistes* DUFFIN & WARD, 1983a (Carbonifère / Permien; supposé Néosélacien) : ils sont peu développés.
- *Doratodus* SCHMID, 1861 : les plis sont plus simples.

Agaleus est aussi caractérisé par un petit processus labial (butoir) situé dans l'angle de la fourche formée par les deux lobes labiaux de la racine, sous l'apron de la couronne.
Malheureusement, l'état des racines des dents récoltées en Belgique ne permet pas d'observer cette structure.
Ce processus labial (butoir) de la racine n'est connu que chez :
- *Agaleus*
- *Anachronistes*

Diagnose des dents antérieures (les seules publiées) de *Agaleus dorsetensis* DUFFIN & WARD, 1983b :
Dents larges avec cuspide centrale robuste, une paire de cuspides latérales et un apron basal proéminent. Des plis longitudinaux sont présents sur le bourrelet ou rebord labial de la couronne. La racine présente un "butoir" labial très net, et sa structure est hémiaulacorhize.

Agaleus sp. DUFFIN & WARD, 1983b : dents latérales. Spécimens HUO-CRL-30 (Pl. 9, fig. 1; Pl. 10, fig. 4) et HUO-CRL-12 (Pl. 9, fig. 2; Pl. 10, fig. 5) :

Provenance : Huombois

Description : Spécimen HUO-CRL-30 . Dent de bonne conservation, avec racine et couronne, fort étirée mésiodistalement (4 mm de longueur mésiodistale).
En vue occlusale, la couronne montre un bord convexe lingual et un bord concave labial; elle présente une crête transversale, dont la région centrale s'individualise en une cuspide inclinée en direction labiale, abimée, dont ne persistent que 2 portions inégales et assez basses; cette crête atteint les extrémités de la couronne, elle divise la couronne en 2 régions, l'une légèrement convexe , linguale ou interne, l'autre nettement concave , labiale ou externe.
Une ornementation est décelable sur le bord de la région linguale de la couronne : une fine bande transversale de réticulations et plis horizontaux court d'une extrémité à l'autre de la couronne, avec une courbure médiane imposée par la présence de la cuspide. En région linguale, la couronne surplombe la racine par un bourrelet, qui montre lui aussi une bande, un sillon, mais sans réticulation.
La région externe de la couronne présente une ornementation constituée de plis transversaux peu marqués. Elle surplombe aussi la racine par un bourrelet.
La plaque basale de la racine est de type hémiaulacorhize, de contour concave du côté labial et convexe du côté lingual : un foramen médian est très bien individualisé, au fond du sillon médian lui aussi très net, peut-être exagéré par l'usure.

La face externe de la racine montre une douzaine de foramina, sur la partie la plus basale. Une gouttière creusant la racine sous sa jonction avec le bourrelet de la couronne montre également une dizaine de petits foramina formant donc une seconde série.
La face interne de la racine est plus simple, sans gouttière. Elle montre une protubérance occupant les 4/5 de la longueur de cette face, et porte de chaque côté du sillon médian 5 foramina, ainsi qu'un foramen à la jonction de cette protubérance avec le reste de la couronne.

Spécimen HUO -CRL-12 . Dent de 2 mm de longueur mésiodistale et 1 mm de largeur .
La couronne est bien conservée. La face labiale est la plus étendue, prenant l'aspect d'un triangle étiré, son bord basal se termine par un bord arrondi, précédé d'une ornementation très légère, et présentant l'ébauche d'une protubérance. La face linguale est pratiquement perpendiculaire à la face labiale, elle en est séparée par une crête formant cuspide. Cette face linguale prend aspect d'un rectangle allongé.
La face basilaire présente les restes de la racine, ininterprétables.

Discussion : HUO-CRL-30 et HUO-CRL-12 présentent toutes deux une crête transversale avec cuspide basse et inclinée, des bourrelets avec plis longitudinaux et réticulés des bords de la couronne, une "gouttière" de la racine sous la couronne . La morphologie de leur couronne basse et étirée mésiodistalement évoque celles des:

a) Heterodontiformes (dents latérales) :

Les dents latérales d'Heterodontiformes présentent une couronne monolithique de type broyeur à racine anaulacorhize . Elles ne sont décrites (et générées ?) qu'à partir du Kimméridgien (SCHWEIZER, 1964).
Les dents de *Heterodontus sarstedtensis* THIES, 1983 du Toarcien allemand ne montrent que le type juvénile (possibilité de niche écologique différente pour adultes et juvéniles ?).
Biddle (1988) figure une dent latérale d'*Heterodontus* sp , LAS 890 11, d'un faciès wealdien du Barrémien supérieur des environs de Troyes (Aube, France), présentant des caractéristiques communes avec HUO-CRL-30: crête transversale avec une cuspide, ornementation réticulée , racine de type hémiaulacorhize.

b) Synechodontiformes (dents latérales) :

- racine de structure anaulacorhize
- présence de cuspides et de plis transversaux puissants
- ornementation réticulée des bourrelets de la couronne

Ces critères ne se retrouvent pas chez les dents HUO-CRL-30 et HUO CRL 12.

c) Batomorphes

Si l'aspect général de ces 2 dents offre quelques ressemblances avec des dents de Batoïdes, les 2 lobes très étendus de la racine , le sillon médian insuffisamment creusé , la couronne très étirée et présentant une ornementation longitudinale permettent d'écarter l'hypothèse d'une attribution aux Batomorphes.

Une comparaison avec des documents inédits de dents latérales d'*Agaleus* , (matériel provenant de Blockley Quarry, Gloucestershire) , fournis par C.Duffin, permet finalement d'attribuer ces 2 dents à :*Agaleus* sp. DUFFIN & WARD, 1983b.

La position systématique d'*Agaleus* demeure incertaine. Les dents antérieures présentent des caractères orectolobiformes (apron labial, cuspides latérales, etc.) alors que les dents latérales, présentant un aspect plus spécialisé, évoquent beaucoup celles des Heterodontiformes (cuspide basse, allongée mésiodistalement, d'aspect monolithique) . Les données actuelles sur *Agaleus* , la phylétique et la systématique des Sélaciens du Lias n'autorisent pas une attribution définitive au sein des Galeomorphii, aux Orectolobiformes ou aux Heterodontiformes.

Répartition géographique et stratigraphique d'*Agaleus* :

Agaleus dorsetensis : Sinémurien , Lyme Regis (Dorset) et Blockley Quarry (Gloucestershire), Grande Bretagne.
Agaleus sp. : Domérien, Chassilé, France (Sud Ouest du Bassin de Paris) (S.Guennegues et J.P. Biddle).

Agaleus serait également présent dans le Domérien des environs de Nancy , France (communication personnelle de Mr.S. Guennègues).

Remarque : Les dents de *Synechodus enniskilleni* , *Synechodus occultidens* , *Agaleus* (antérieure) et *Agaleus* (latérale) décrites ci-dessus proviennent du gisement de Huombois . Le Gisement " Le Chenoi" a livré également *Synechodus enniskilleni* , *Synechodus occultidens* , *Agaleus* sp.

Sous-classe Holocephali
Ordre Chimaeriformes

Famille Myriacanthidae

Les carrières de Huombois, Montauban Carrière 2 et Fouches ont également livré des fragments de Myriacanthidae, de même que la carrière Geoffroy (Banel), au Fournaud Marchand, décrite par Mergen (1983b, p.101, affleurement 7) , et Monteyne (1958, observation V51 p.165 à 167).

CONCLUSIONS :

Les nouvelles récoltes d'Elasmobranches dans le Sinémurien belge permettent d'en établir une liste faunique plus complète, comparable à celle du Sinémurien britannique (du moins en ce qui concerne les Hybodontiformes et les Neoselachii, les Chimères demeurant moins bien connues). Les dents récoltées proviennent toutes du Sinémurien *sensu stricto* ; nous n'avons jusqu'à présent pas rencontré de reste d'Elasmobranches dans le Lotharingien. La nature des sédiments, gréseuse, sableuse, grésocalcaire ou marno-calcaire, ne permet guère d'envisager la découverte de spécimens articulés.
Parmi les Sélaciens connus du Sinémurien anglais, la forme proche de ?*Hybodus cloacinus* QUENSTEDT ,1858, (caractéristique du Rhétien) n'a pas encore été retrouvée dans le Sinémurien belge .

Euselachii :

Acrodus anningiae AGASSIZ, 1839
Acrodus nobilis AGASSIZ, 1837
Hybodus delabechei CHARLESWORTH , 1839
Hybodus medius AGASSIZ, 1843
Hybodus raricostatus AGASSIZ, 1843
Hybodus reticulatus AGASSIZ, 1843
? *Lissodus* cf. *pattersoni* DUFFIN, 1985

Neoselachii :

Synechodus enniskilleni DUFFIN & WARD, sous presse
Synechodus occultidens DUFFIN & WARD, sous presse
Agaleus sp. DUFFIN & WARD, 1983

Holocephali :

Chimaeropsis foussi CASIER, 1959
Halonodon warneri DUFFIN, 1984
Myriacanthidae indéterminés (fragments)

Remarque :

Les dents portant le sigle CRL appartiennent à la collection du Centre de Recherches Lorraines (récoltes de Jean-Claude Lepage et Dominique Delsate), celles portant le sigle PG à la collection de Pierre Geubel (Arlon), la dent JFL appartient à Jean-François Liégeois (Musson / Herstal), la dent BJ a été offerte par Benoît Jacques (Polleur).
Le matériel est actuellement rassemblé dans la collection du Centre de Recherches Lorraines, B 6760 Ethe (curateur : D.Delsate).

Remerciements :

Cette étude n'aurait pu voir le jour sans les recherches, le matériel et l'aide des membres du Centre de Recherches Lorraines, en particulier notre ami regretté Jean-Claude LEPAGE (Ethe) , qui a mis en évidence quelques niveaux fossilifères du Sinémurien et a passé de nombreuses heures à tamiser et trier les sédiments, Monsieur Pierre GEUBEL (Arlon), Monsieur Jean-François LIEGEOIS (Herstal) et Monsieur Benoît JACQUES (Polleur), qui ont eu la gentillesse de prêter ou d'offrir leurs échantillons pour étude et photographie. Nous avons bénéficié de l'assistance technique et documentaire de Messieurs Jean-Pierre BIDDLE (Bonnelles) , Paul COUPATEZ (Uccle), Germain DELSATE (Halanzy), Térence DELSATE et Gül AKMAN (Battincourt), Serge GUENNEGUES (Noisy-le-Grand), Jacques HERMAN (Service Géologique de Belgique), et le regretté Georges WOUTERS (Boitsfort), paléontologue passionné et infatigable . Messieurs Pierre BULTYNCK et Pascal GODEFROIT (I.R.S.N.B) nous ont donné accès au Microscope électronique à Balayage . Monsieur Julien CILLIS a réalisé les prises de vue M.E.B. Certaines macrophotographies sont dûes à l'habileté de Monsieur Alain MICHEL (Arlon). A chacun nos plus chaleureux remerciements.

BIBLIOGRAPHIE :

AGASSIZ L., 1833-1843 : Recherches sur les Poissons Fossiles. 5 vols., 1420 pp. et suppl.; Neuchatel.

BIDDLE J.P., 1988 : Contribution à l'étude des Sélaciens du Crétacé du Bassin de Paris. *Découverte de quelques nouvelles espèces associées à une faune de type wealdien dans le Barrémien supérieur (Crétacé inférieur) des environs de Troyes (Aube).* Musée de Saint-Dizier. **Cahier N°2**, 22 p.

CASIER E., 1959 : Contributions à l'étude des Poissons fossiles de la Belgique. XII : *Sélaciens et Holocéphales de la Province de Luxembourg.* Bull. I.R.S.N.B., Bruxelles, **35**, 30 p.

CHARLESWORTH E., 1839 : *On the fossil remains of a species of Hybodus from Lyme Regis.* Annals and Magazine of Natural Histery. **2 (3)**: 242-248. London.

DE GEYTER G., 1976 : *De Onder-Lias gesteenten van de Boring van Aarlen . Een sediment-petrographisch onderzoek.* Professional Paper. Service Géologique de Belgique, Bruxelles, **1976/4**, 90 p.

DORMAL V., 1894 : *Compte-rendu de l'excursion de la Société belge de Géologie dans les terrains jurassiques et triasiques des environs d'Arlon et de Florenville.* Bull.Soc.belge Géol., Pal., Hydr., Bruxelles, **8**: 102-129.

DUFFIN C.J., 1984 : *A new myriacanthid holocephalan (Halonodon warneri) from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Belgium.* Zoological Journal of the Linnean Society, London, **82**: 55-71.

DUFFIN C.J., 1985 : *Revision of the hybodont selachian genus Lissodus Brough, 1935.* Palaeontographica (A), **188**: 105-152, 7 pls, 27 figs., 1 tab.

DUFFIN C.J. & WARD D.,1983a : *Neoselachian sharks teeth from the Lower Carboniferous of Britain and the Lower Permian of the USA.* Palaeontology, **26 (1)**: 93-110. London.

DUFFIN C.J. & WARD D.,1983b : *Teeth of a new Neoselachian Shark (Agaleus dorsetensis) from the British Lower Jurassic.* Palaeontology, **26 (4)**: 839-844.

DUFFIN C.J. & WARD D., (sous presse, dans ce volume): *The Early Jurassic Palaeospinacid sharks of Lyme regis, southern England.* p.53-102.

EGERTON P. de M.G.,1872 : *Palaeospinax priscus, in: Figures and Descriptions of British organic remains.* Memoirs of the Geological survey of the United Kingdom, London, **13 (7)**.

GULINCK M., LAGA P. & LEGRAND R., 1973 : *Le sondage d'Arlon.* Professional Paper **1973/9**, Service Géologique de Belgique, Bruxelles, 15 p.

HERMAN J., 1977 : *Les sélaciens néocrétacés et paléogènes de Belgique et contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale.* Mém.Expl.Cartes Géol.minér. Belgique, **15**, Bruxelles, 450 p.,15 pl.

JEROME A., 1910 : Texte explicatif du lever géologique de la planchette d'Arlon. Service géologique de Belgique, Bruxelles. 23 p.

JEROME A., 1911 : *Exposé des grandes lignes de la stratigraphie du Bas Luxembourg.* Bull.Soc.belge Géol.,Pal. et Hydrol., **25**.

LEPAGE J.C., DUFFIN C.J., COUPATEZ P. & WOUTERS G., 1984 : *Note préliminaire sur une faune de Vertébrés dans le Lias inférieur de Sainte-Cécile (Florenville) en Gaume.* Bull.Soc.belge Géologie, Bruxelles, **93 (4)**, 347-348.

MAISEY J.G., 1975 : *The interrelationships of Phalacanthus selachians.* N. Jb. Geol. Paläont. Mh., Stuttgart, **1975 (9)**: 553-567.

MAISEY J.G., 1977 : *The fossil selachian fishes Palaeospinax Egerton 1872 and Nemacanthus Agassiz, 1837.* Zoological Journal of the Linnean Society, London, **60**: 259-273.

MAUBEUGE P.L., 1948 : *Données stratigraphiques sur quelques horizons du Lias de la Belgique.* Bull. Soc. belge Géol., Pal. et Hydrol., **57 (1)**: 186-193.

MAUBEUGE P.L., 1950 : *Nouvelles données sur le Lias de la Province de Luxembourg.* Bull. Soc. belge Géol., Pal. et Hydrol., **59**: 231-239.

MAUBEUGE P.L., 1952 : *Quelques compléments sur l'âge et la faune de la "Marne sableuse de Hondelange", Province de Luxembourg.* Bull. Soc. belge Géol. Pal.et Hydr., Bruxelles, **61 (2)**: 210-214.

MAUBEUGE P.L., 1955 : Observations géologiques dans l'Est du Bassin de Paris. Nancy, 2 Tomes, 1082 p.

MAUBEUGE P.L., 1962 : *Etudes stratigraphiques et Paléontologiques sur la "Marne de Hondelange" (Lias inférieur et moyen) dans la Province de Luxembourg. Avec une étude des Eoderoceratidae Lotharingiens et de deux formes du Lias moyen.* Bull. I.R.S.N.B., Bruxelles, **34 (2)**, 25 p., 4 pl.

MAUBEUGE P.L., 1965 : *Contribution à la géologie de la Province de Luxembourg et du Grand-Duché de Luxembourg : Le problème du "Grès de Luxembourg".* Bull. Soc. belge Géol., Pal., Hydrol., Bruxelles, **74 (2-3)**: 316-345.

MAUBEUGE P.L., 1969 : *Quelques observations stratigraphiques sur les Calcaires Sableux du Jurassique inférieur à l'Est de Virton (Luxembourg belge).* Bull. Soc. belge Géol., Pal. Hydrol., Bruxelles, **78 (1)**: 105-110.

MAUBEUGE P.L., 1989 : *Les Ammonites de la Lumachelle Jurassique de Metzert (Province de Luxembourg) de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.* Bull. Soc. Nat. Lux., Luxembourg, **89**, p.135-150.

MERGEN Ph., 1983a : *Données nouvelles et mise au point sur la limite Hettangien-Sinémurien à Metzert (Arlon).* Bull. Soc. belge Géol., Bruxelles, **92 (1)**: 55-60.

MERGEN Ph., 1983b : *Les Marnes de Buzenol et de Bellefontaine : un seul et même niveau à la base de l'assise d'Orval. (Zone à Semicostatum).* Bull. Soc. belge Géol., Bruxelles, **92 (2)**: 99-106.

MERGEN Ph., 1985 : Géologie et Hydrogéologie du Lias Inférieur et Moyen en Lorraine belge. Université Catholique de Louvain. Faculté des Sciences. Thèse de Doctorat (non publiée), Louvain, Tome 1: 155 p.

MONTEYNE R., 1958 : Recherches sur le Lias inférieur du Sud de la Belgique. Université Libre de Bruxelles; Faculté des Sciences. Thèse de Doctorat (non publiée). Bruxelles, 641 p.

MONTEYNE R., 1969a : *Les sables de Metzert dans la Région de Buzenol.* Professional Paper, Serv. Géol. Belg., Bruxelles, **1969/3,** 6 p.

MONTEYNE R, 1969b : *Relations entre la Marne de Strassen et la Marne de Buzenol.* Professional Paper, Serv. Géol. Belgique, Bruxelles, **1969/4**, 8 p.

QUENSTEDT F.A., 1858 : Der Jura. VI + 842pp., 42 figs., 100 pls. Tübingen.

SCHMID E.E., 1861 : *Die Fischzähne der Trias bei Jena.* Nova Acta Academiae Caesarea Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum. **29 (9)**, 42 pp., 4 pls. Halle.

SCHWEIZER R., 1964 : *Die Elasmobranchier und Holocephalen aus den Nusplingen Plattenkalken.* Palaeontographica, Stuttgart, **123 (1-3)**: 58-110.

THIES D., 1983 : *Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England.* Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, Frankfurt am Mein, **58**: 1-116.

THIES D. & REIF W.-E., 1985 : *Phylogeny and evolutionary ecology of Mesozoic Neoselachii.* N. Jb. Paläont. Stuttgart, **169 (3)**: 333-361.

WOODWARD A.S., 1888 : *On the Cretaceous Selachian genus Synechodus.* Geological Magazine, **3 (5)** : 496-499, 1 pl. London.

WOODWARD A.S., 1889 : Catalogus of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). 1. Elasmobranchii. xliv + 474 pp., 17 pls. London.

WOODWARD A.S., 1916 : *On the zone of Avicula contorta and the Lower Lias of the South of England.* Quarterly Journal of the Geological Society of London. **16**: 374-411. London.

WOUTERS G., COUPATEZ P., DUFFIN C.J. & LEPAGE J.C., 1984 : *Note préliminaire sur les restes de Chondrichthyes Holocephali dans les Grès d'Orval du Golfe de Luxembourg.* Bull. Soc. Belge. Géologie, Bruxelles, **93 (4)**: 349-350.

Planche 1.

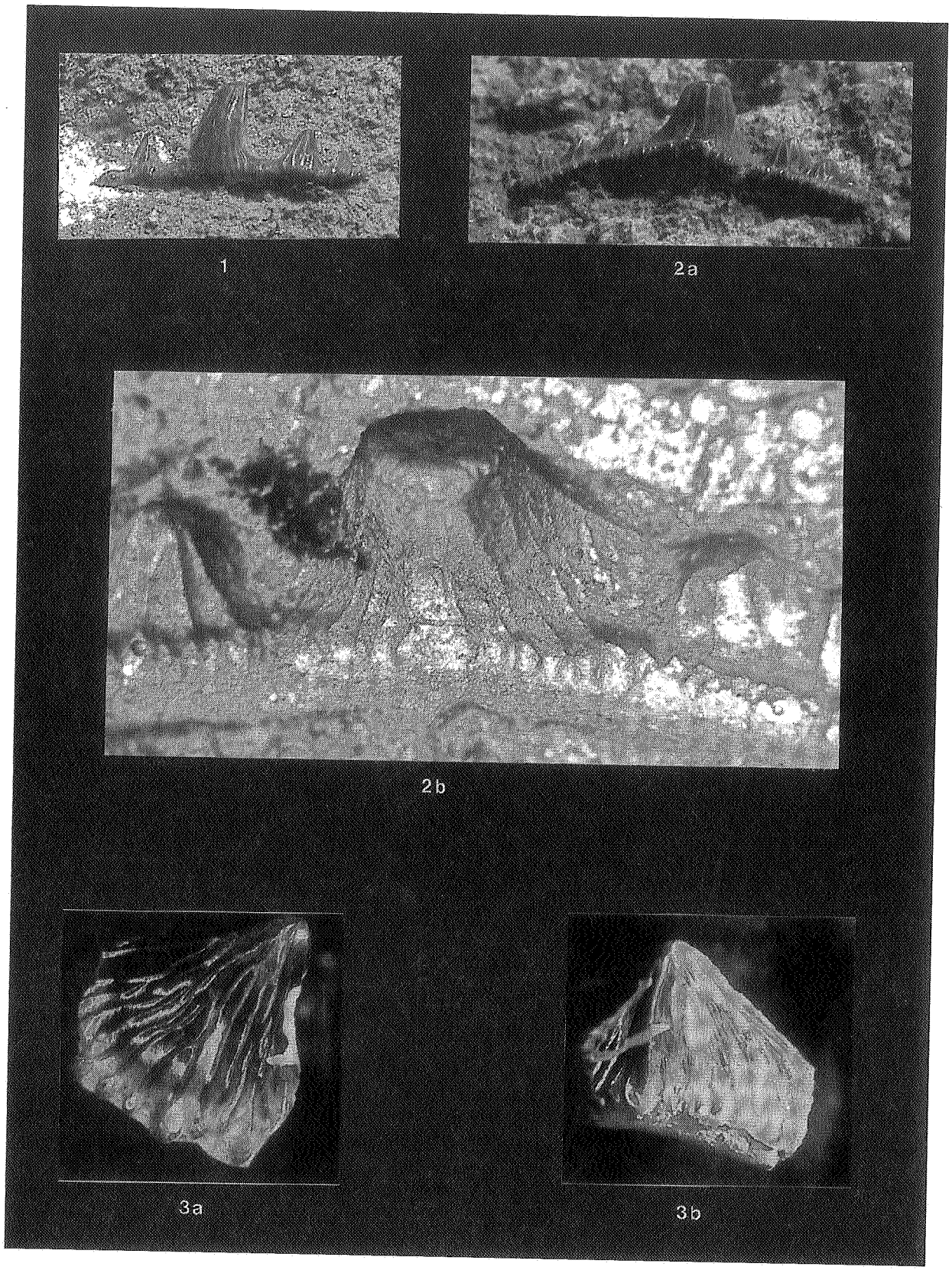


Planche 1 :

1 : SMP-DD-02CD : *Hybodus reticulatus* : vue labiale x 4. **2** : SMP-JFL-03CD : *Hybodus* cf. *raricostatus* : a. vue linguale x 4; b. détail x 10. **3** : MET-DD-05CD : *Hybodus* cf. *delabechei* : a. vue labiale, b. vue linguale x 6.

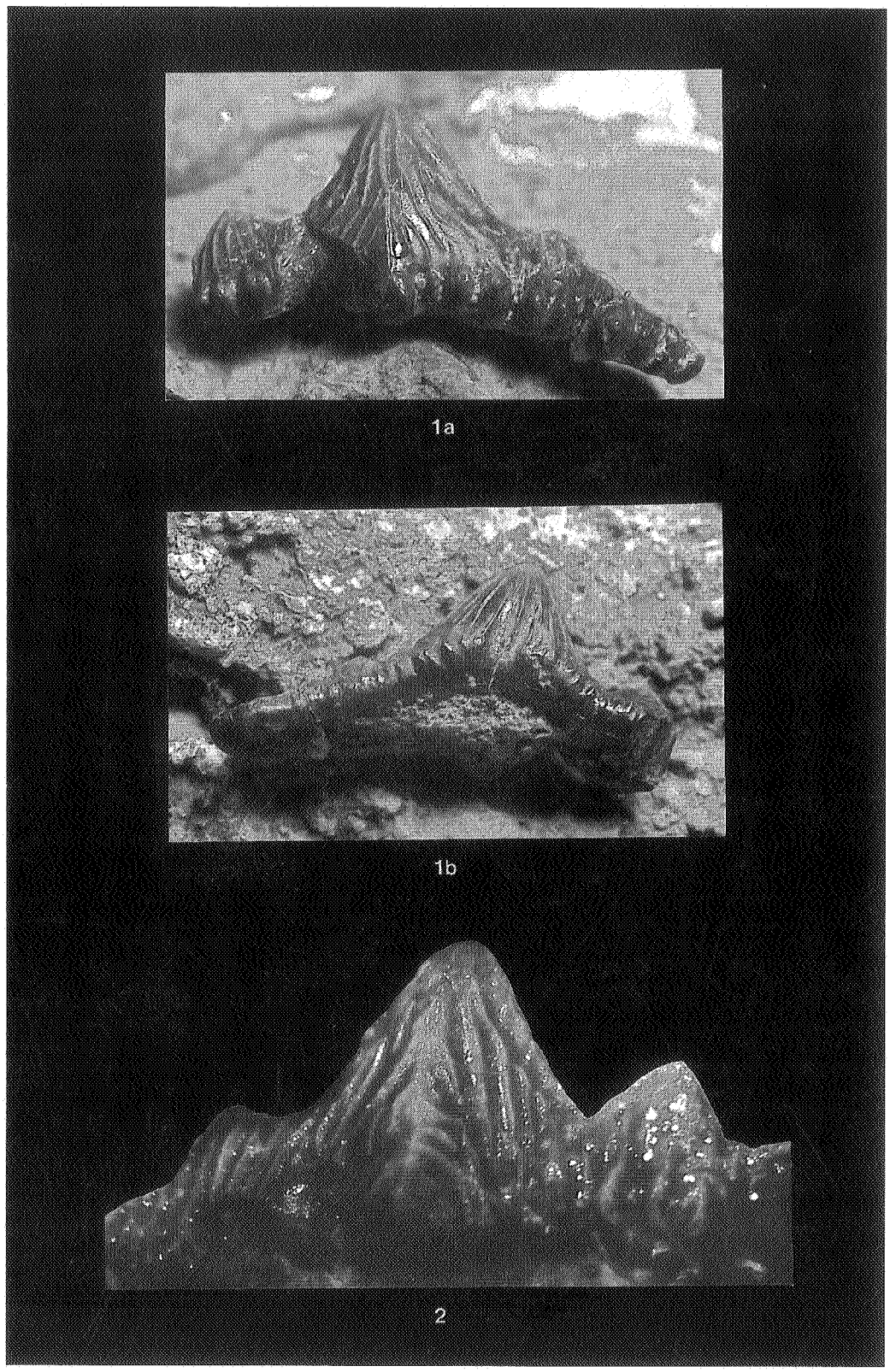


Planche 2 :

1 :CRL-04-CD : *Hybodus* cf. *medius* : a. vue labiale x 5,7; b. vue linguale x 5,3. **2** : MTB -DD-07 : *Hybodus* cf. *medius* ou *H.* cf. *delabechei* : vue labiale x 10.

Planche 3.

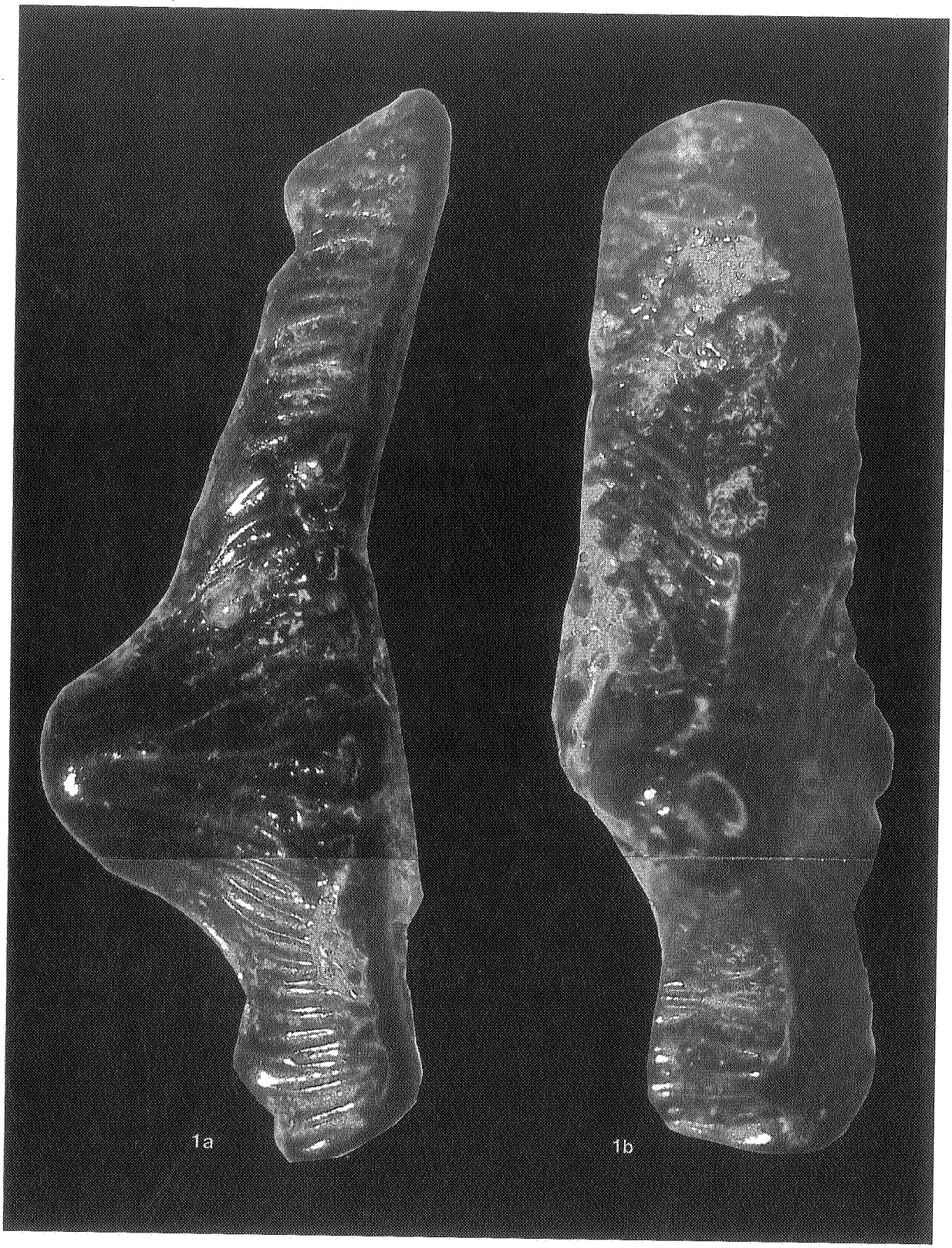


Planche 3 :
1 : MTB -DD-08 : *Hybodus delabechei* : a. vue labiale; b : vue occlusale x 12.

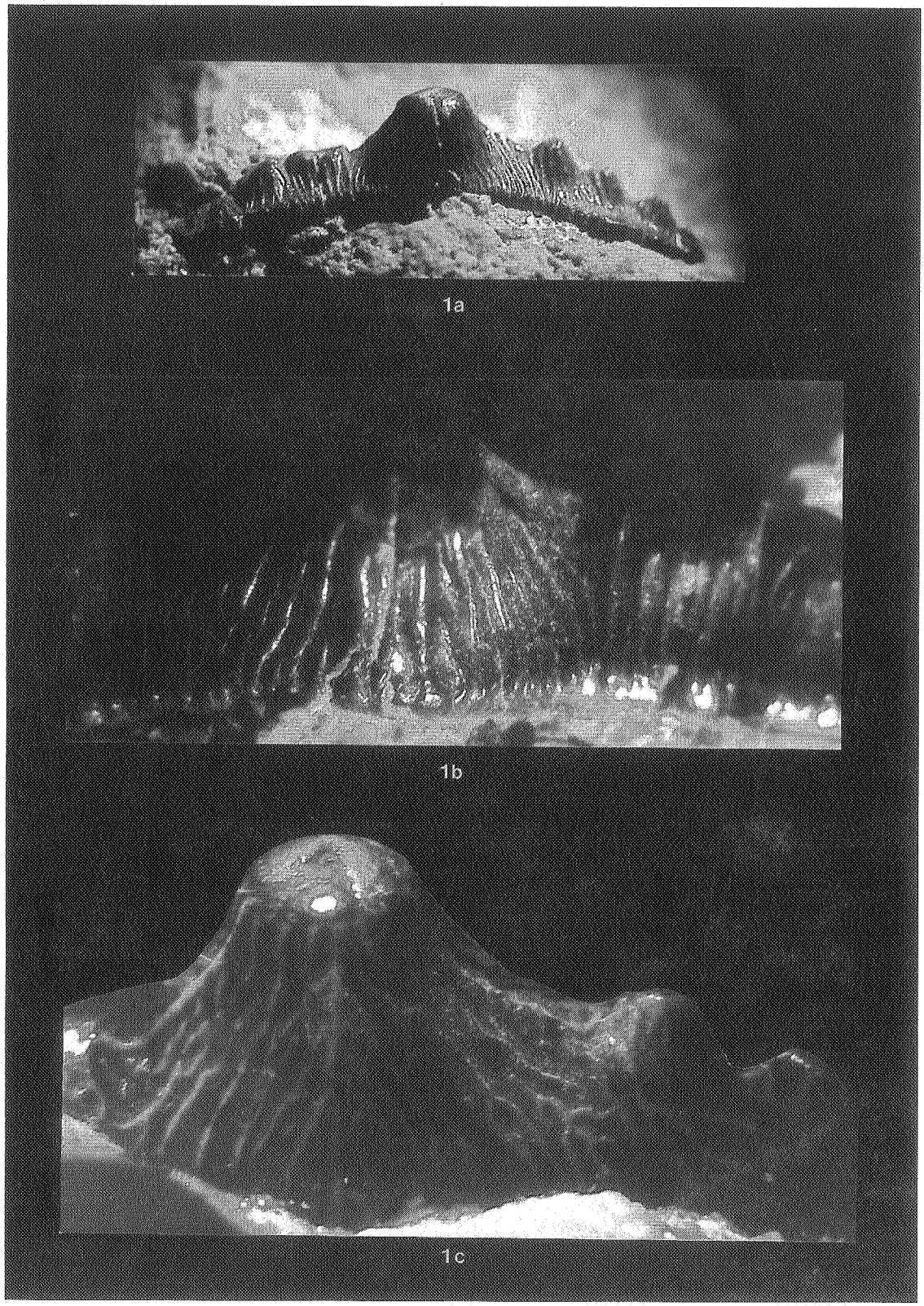


Planche 4 :
1 : BJ O1 : *Hybodus delabechei* : a. vue linguale x 4,7; b. vue linguale (détail); c: vue labiale (détail).

Planche 5.

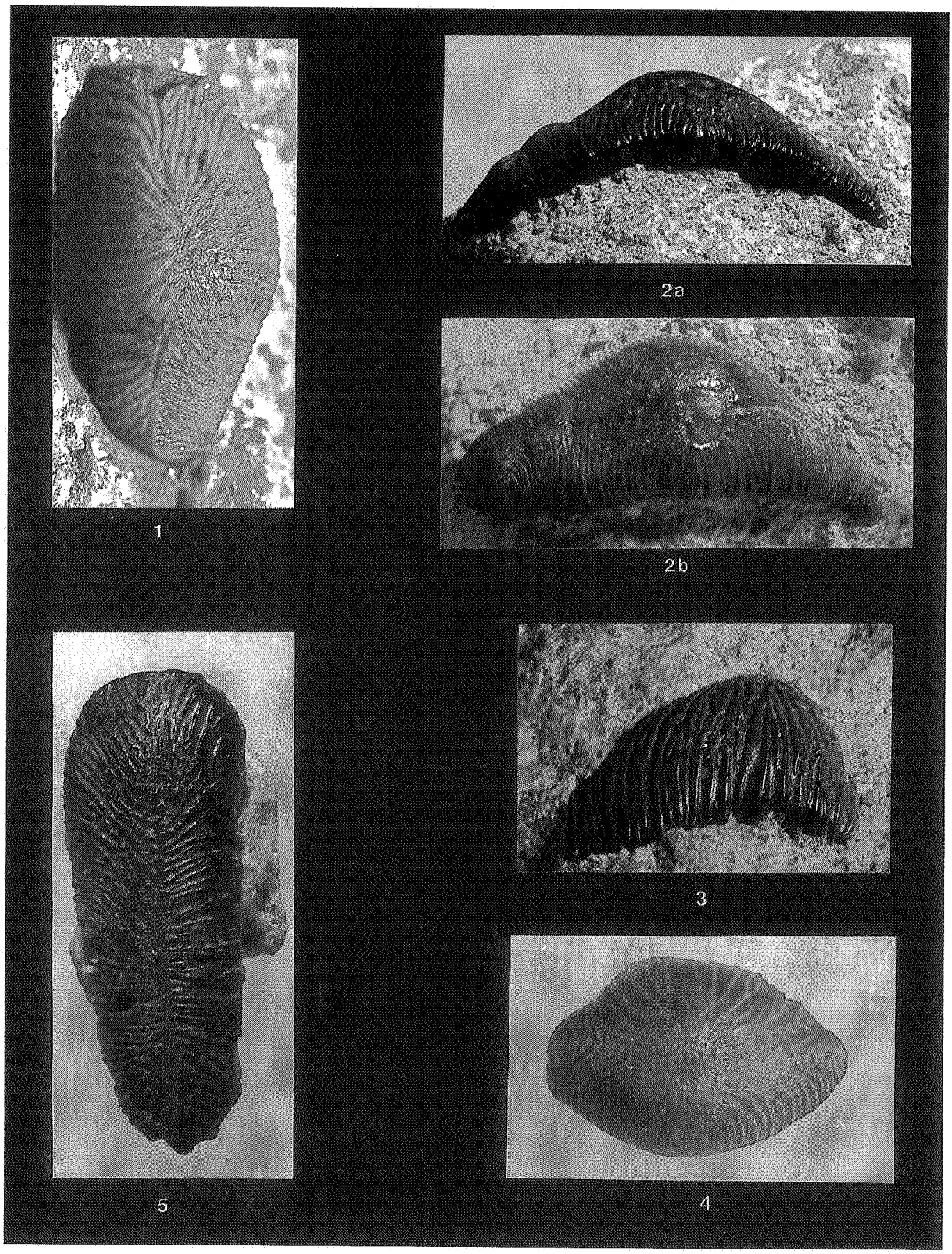


Planche 5 :

1 : CRL-6CD : *Acrodus anningiae* : dent postéro-latérale, vue occlusale x 5. **2** : PG01 : *Acrodus anningiae* : dent antéro-latérale ; a. vue latérale, b. vue occlusale x 4,8. **3** : PG02 : *Acrodus anningiae* : dent antéro-latérale, vue latérale x 5. **4** : PG04 : *Acrodus anningiae* : dent postéro-latérale, vue occlusale x 5,2. **5** : PG03 : *Acrodus nobilis* : vue occlusale x 4,7.

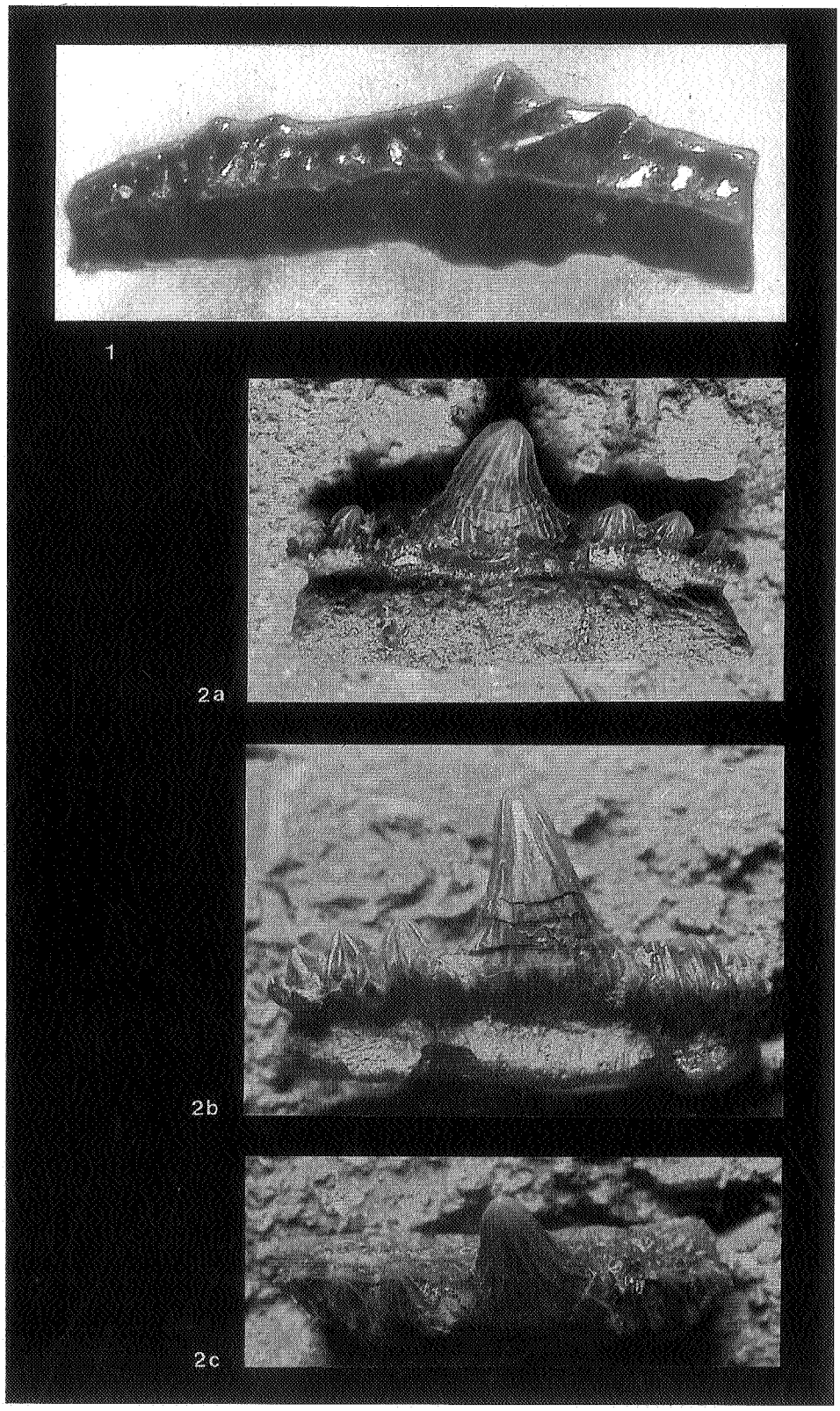


Planche 6 :

1 : HUO-CRL-70 : ? *Lissodus* cf. *pattersoni* : vue occlusale x 30. **2** : ? *Hybodus cloacinus* ,Rhétien de Habay-la-vieille (HLV3): a. vue linguale,b. vue labiale,c. vue occlusale x4.

Planche 7.

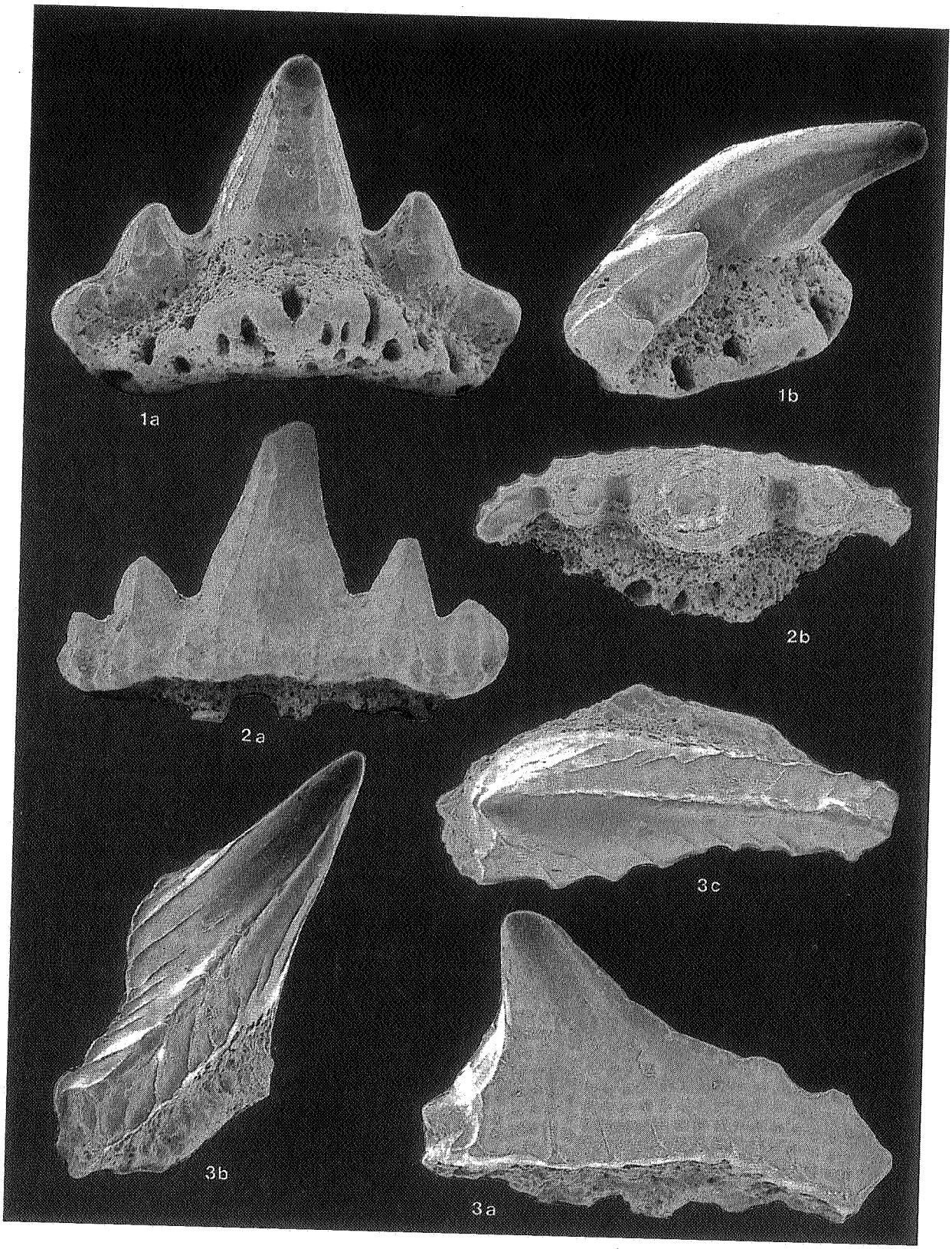


Planche 7 :

1 : HUO-CRL-50 : *Synechodus enniskilleni* : a. vue linguale, b. profil x 60. **2** : HUO-CRL-10 : *Synechodus enniskilleni* : a. vue labiale, b. vue occlusale x 60. **3** : CRL-MET-01 : *Synechodus occultidens* : a. vue labiale, b. profil, c. vue occlusale x 96.



Planche 8 :

1 : HUO-CRL-110 : *Agaleus* sp.: dent antérieure, face labiale (détail) x 140. **2** : HUO-CRL-04 : *Agaleus* sp.: dent antérieure : a. vue latérale, b. vue occlusale, c. vue labiale x 36.

Planche 9.

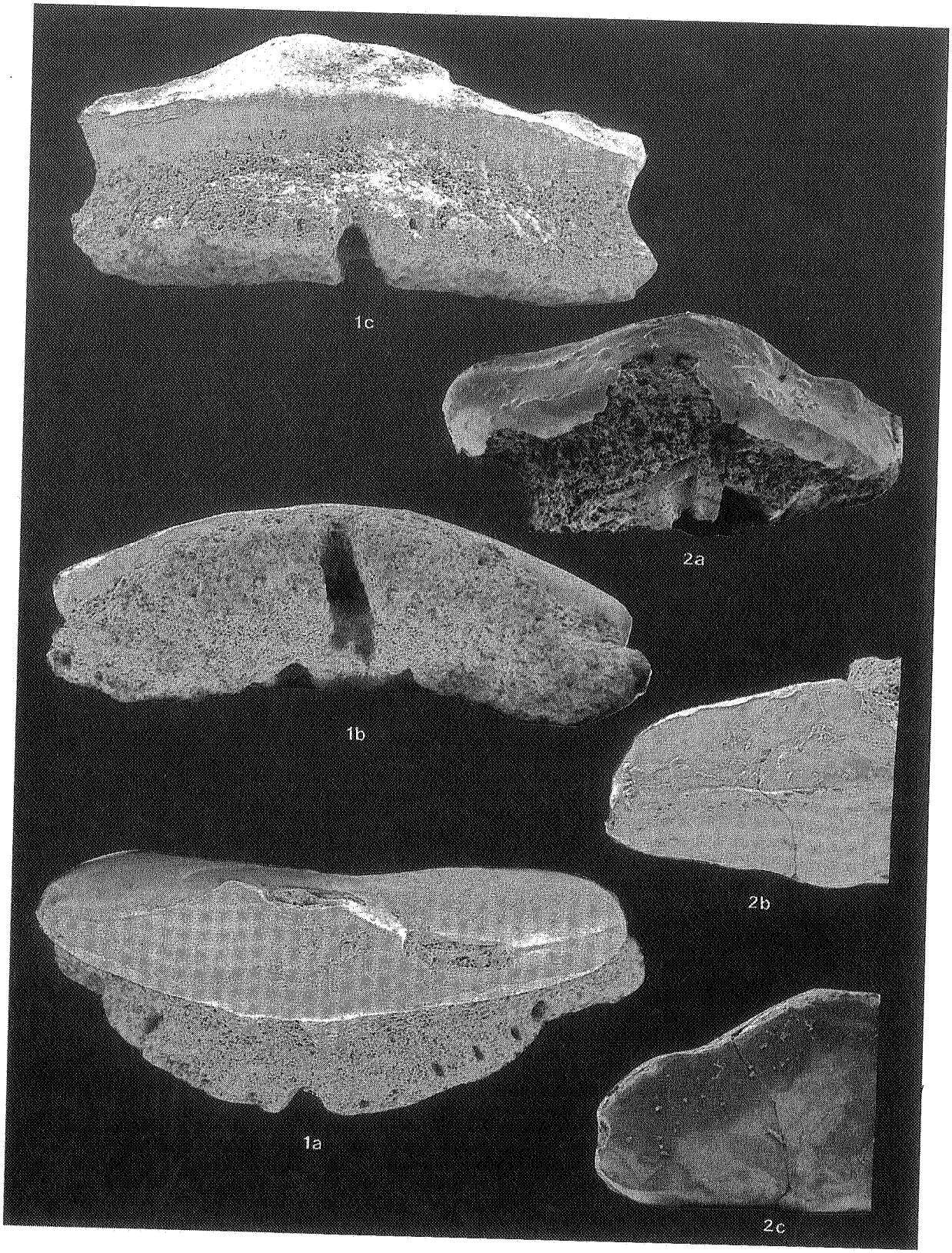


Planche 9 :

1 : HU0-CRL-30 : *Agaleus* sp.: dent latérale : a. vue occlusale, b. vue radiculaire, c. vue linguale x 28. **2** : HUO-CRL-12 : *Agaleus* sp.: dent latérale: a. vue linguale, b. vue occlusale, c. vue labiale x 49.

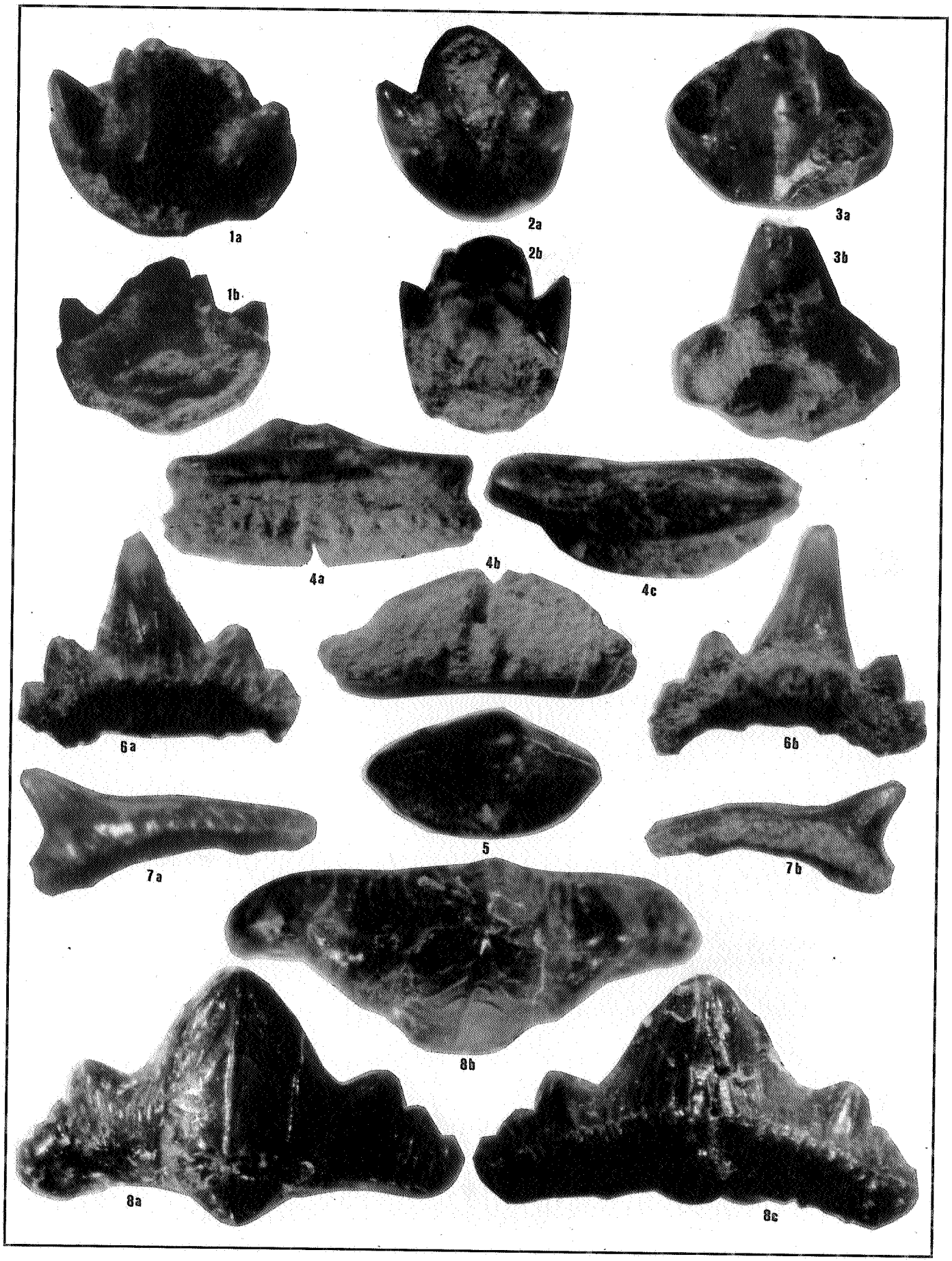


Planche 10 :1 : HUO-CRL-01 : *Agaleus* sp.: dent antérieure, vues: a.labiale, b.linguale x 20. **2** : HUO-CRL-02 : *Agaleus* sp.: dent antérieure, vues: a.labiale, b.linguale x 20. **3** : HUO-CRL-03 : *Agaleus* sp.: dent antérieure, vues a.labiale, b.linguale x 20. **4** : HUO-CRL-30 : *Agaleus* sp.: dent latérale, vues a.linguale, b. radiculaire, c. couronne x 15. **5** : HUO-CRL-12 : *Agaleus* sp.: dent latérale, couronne x 23. **6** : HUO-CRL-50 : *Synechodus enniskilleni* : vues a.labiale, b. linguale x 27. **7** : HUO-CRL-60 : *Synechodus occultidens* : vues a.labiale x 33, b.linguale x 28. **8** : SMP-CRL-01CD : *Acrodus anningiae* : dent symphysaire (?): vues a.labiale, b. couronne, c. linguale x 12.

New evidence of *Annea* and *Jurobatos*, two rare neoselachians (Pisces, Chondrichthyes) from the Jurassic of Europe.

by D. THIES (*)

Abstract : Previous records of the Jurassic neoselachian shark *Annea carinata* THIES, 1983 (Galeomorphii, Orectolobiformes) were restricted to the Upper Aalenian (Middle Jurassic). A new tooth extends its stratigraphic range into the Early Bajocian.
The neoselachian *Jurobatos cappettai* THIES, 1983 was previously known only by a single tooth from the Toarcian (Lower Jurassic) of Germany. New material from the Toarcian of Belgium confirms the validity of this taxon. The diagnosis of the monotypic genus *Jurobatos* THIES, 1983 is revised. Because of the morphology of the tooth crown *Jurobatos* was previously considered to be a rhinobatoid. The tooth enameloid ultrastructure shows *Jurobatos* to be a neoselachian shark. The exact systematic position of *Jurobatos* within the superorder Galeomorphii remains uncertain.

Key words : Elasmobranchii, Neoselachii, Jurassic, teeth, systematics, histology, stratigraphy.

Résumé : *Annea carinata* THIES, 1983 (Neoselachii, Galeomorphii, Orectolobiformes) était connu seulement de l'Aalénien supérieur (Jurassique moyen).La découverte d'une nouvelle dent permet d'étendre son extension stratigraphique au Bajocien inférieur.
Jurobatos cappettai THIES, 1983 (Neoselachii, inc. sed.) était connu par une unique dent du Toarcien (Jurassique inférieur) d'Allemagne.Un nouveau matériel récemment découvert dans le Toarcien belge vient confirmer la validité de ce taxon.La diagnose du genre monospécifique *Jurobatos* THIES, 1983 est revue.La morphologie de la couronne dentaire de *Jurobatos* le fit attribuer à un rhinobatoïde.Toutefois l'ultrastructure dentaire énaméloïde permetterait de considérer *Jurobatos* comme un véritable Neoselachii.
La position systématique précise de *Jurobatos* au sein du superordre des Galeomorphii demeure incertaine.

Mots-clefs : Elasmobranchii, Neoselachii, Jurassique, dents, systématique, histologie, stratigraphie.

Kurzfassung : Frühere Funde des jurasischen Neoselachier-Hais *Annea carinata* THIES, 1983 beschränkten sich auf Schichten ober-aalenischen Alters. Ein neuer Zahnfund verlängert die stratigraphische Reichweite dieses Hais in das Unter-Bajocium. Von dem Neoselachier *Jurobatos cappettai* THIES, 1983 war zuvor nur ein einziger Zahn bekannt, der aus dem Toarcium von Norddeutschland stammte. Neue Zahnfunde aus dem Toarcium von Belgien bestätigen die Gültigkeit dieses Taxons. Die Diagnose der monospezifischen Gattung *Jurobatos* THIES, 1983 wird revidiert. Wegen seiner Zahnkronenmorphologie wurde *Jurobatos* früher zu den Geigenrochenartigen (Rhinobatoidei) gestellt. Nach der Struktur des Zahnschmelzes gehört *Jurobatos* jedoch zu den Neoselachier-Haien. Seine systematische Stellung innerhalb der Galeomorphii ist unklar.

Schlüsselwörter : Elasmobranchii, Neoselachii, Jura, Zähne, Systematik, Histologie, Stratigraphie.

(*) D.THIES, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover,Callinstrasse 30, D-3000, Hannover, Deutschland.

INTRODUCTION

In 1983 I described two rare neoselachians from the German Jurassic: *Annea carinata* THIES, 1983 from the Upper Aalenian and *Jurobatos cappettai* THIES, 1983 from the Upper Toarcian. Each species was based on a single oral tooth. Also, I thought both teeth to be different enough morphologically from the teeth of other Jurassic neoselachians to warrant establishing new and as yet monospecific genera for them. This attracted heavy criticism by other workers in the field. CAPPETTA (1987: 137) wrote of *Jurobatos* , "The single known specimen is damaged and seems to be insufficient to create a new genus. Furthermore,it is unwise to create new Jurassic taxa of rhinobatoids without revising the dentition of previously described genera such as *Spathobatis* and mainly *Belemnobatis* of which the teeth are very poorly known. Some teeth from Moorberg (= Jurassic shark teeth locality in Northern Germany) figured by THIES under the name *Spathobatis* ? *moorbergensis* seem

to be very close if not identical with *Jurobatos* ". CAPPETTA's last statement is nonsense. Unfortunately, my 1983 publication is written in German. It is, however, obvious from the figures in THIES (1983: pl. 12, figs. 1, 2 and pl. 14, fig. 6) that *Spathobatis ? moorbergensis* and *Jurobatos cappettai* are much different in morphology and size.
The most important morphological difference concerns the development of the uvula, which is strong, prominent and massive in *S.? moorbergensis* but only rudimentary in *J. cappettai*.Also, the holotype of *S.? moorbergensis* reaches 1 mm in mesiodistal width, whereas the holotype of *J. cappettai* is smaller, having only 0,7 mm mesiodistal width.

WARD (1988: 474) in a review of CAPPETTA (1987) wondered "... why he (i. e. CAPPETTA) was not tempted to harsher treatment of poorly defined genera such as *Annea* and *Jurobatos* (THIES, 1983) ...". CAPPETTA's and WARD's main concern refers to the fact that *Annea* and *Jurobatos* are defined on a single oral tooth each. I agree that a single tooth is a weak basis for the definition of a new species and genus. This leads, however, to a general problem in palaeoichthyology. When dealing with extinct chondrichthyans most.of the fossil record consists of oral teeth.
In the case of the description of a new species only one such tooth can be designated as the holotype for the definition of this species according to articles 61 and 72 of the International Code of Zoological Nomenclature (RIDE, SABROSKY, BERNARDI & MELVILLE 1985). The existence of paratypes is not obligatory for the definition of a new species. Therefore, even in the absence of more material (which was not available then) the original descriptions in THIES (1983) of *Annea carinata* and *Jurobatos cappettai* completely satisfy the rules of the International Code of Zoological Nomenclature.

Nevertheless, with regard to the heterodonty developed in selachian dentitions paratypes are desirable for the definition of at least those fossil selachian species which are based on oral teeth only. For *Annea carinata* further material confirming the validity of this taxon and permitting the revision of its specific and generic diagnoses has already been published by THIES (1989). A new tooth from the German Middle Jurassic briefly described below, however, indicates a wider stratigraphic range for *Annea* than was previously known. With respect to *Jurobatos cappettai* new material has recently been discovered in the Belgian Toarcian. Thus, the second and main objective of this paper is to enhance our knowledge of *Jurobatos cappettai* .

MATERIAL and LOCALITIES

The material consists of one tooth of *Annea carinata* and seven teeth of *Jurobatos cappettai* .

The *Annea carinata* tooth was collected at:

Locality 1: Temporary railroad construction site ("DB Schnellbahntrasse") c. 2 km NW of the village of Emmerke in the vicinity of western Hildesheim, NW Germany. Grid ref.: TK 25 Hildesheim No. 3825; r c. 35 57 550, h c. 57 82 700. Age: The tooth bearing horizon was dated as Early Bajocian, supposedly *sowerbyi* -zone, by means of the associated microfauna (ostracods, foraminifers).

The tooth of *A. carinata* is deposited in the collection of the Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover (IGPH) under the Cat. No. 1991-II-1.

The seven teeth of *Jurobatos cappettai* come from :

Locality 2: Section no. 1 E of the "Rue des Vergers", SE of Halanzy (Aubange), SE Belgium. Grid. ref.: Carte géologique 1/40.000, feuille de Musson-Aubange, Long. East 5°45'10'', Latit. North 49°38'23''. Age: "Middle" Toarcian, *bifrons* -zone, *crassum* - subzone. Ref.: DELSATE 1990.
The teeth were contained in a fossiliferous clay horizon 40 to 60 cm below the top of the section.

All the teeth of *J. cappettai* are deposited in the collection of the Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover (IGPH) under the Cat. Nos. 1991-II-2 to 1991-II-8.
One tooth (IGPH 1991-II-8) was etched with 2 n HCl for c. 10 sec according to the method of REIF (1973) in order to study the enameloid structure of *J. cappettai*.

Further specimens of *J. cappettai* are present in the private collection of Dr. D. Delsate, 5 Rue du Quartier, B-6792 Battincourt, Belgium.

SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

In the description of the teeth the terminologies of CASIER (1947) and CAPPETTA (1987) are followed.

Class Chondrichthyes HUXLEY 1880
Subclass Elasmobranchii BONAPARTE 1838
Cohort Neoselachii COMPAGNO 1977
Superorder Galeomorphii COMPAGNO 1973
Order Orectolobiformes APPLEGATE 1972

Fam. inc. sed.

Genus *Annea* THIES, 1983

Type species : *Annea carinata* THIES, 1983 from the Late Aalenian of Northwest Germany.

Diagnosis : see THIES (1983, 1989).

Annea carinata THIES, 1983
(Pl.,fig. 1)

Holotype : Oral tooth from the Late Aalenian of Northwest Germany figured by THIES (1983: pl. 10, fig. 7) (deposited in the Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main, Germany; Cat. No. SMF 7144).

Diagnosis : see THIES (1983, 1989).

Stratigraphical range : Late Aalenian to Early Bajocian.

Material : 1 tooth (IGPH 1991-II-1).

Description : The crown is built asymmetrically. The high, dagger-shaped central cusp is accompanied by two mesial and one distal cusplet. The central cusp and the first mesial cusplet possess a vestigial cutting edge. On the labial side the crown a bung-like apron overhangs the root. On the lingual side there is a bulky, massive and rounded uvula with a flat upper surface. The labial face of the central cusp bears a prominent vertical keel which also extends onto the apron basally. In addition, the labial face of the crown is ornamented by five vertical ridges. One such ridge is placed on each of the mesial and distal cusplets. The remaining three are located on the central cusp. The crown is slightly inclined distally.

Crown dimensions: height: 0,75 mm, mesio-distal width: 0,5 mm.The root is V-shaped in basal view. The central foramen and the medio-internal foramen are connected by a groove on the basal face of the root. This groove obviously represents the medio-internal canal which has become unroofed due to abrasion. Thus, the root must originally have been of hemiaulacorhize structure.
Additionally, there are two latero-internal foramina discernable on the lingual side of the root.

Discussion : In its morphology the tooth described above agrees with the teeth of the little known fossil orectolobiform shark *Annea carinata* (THIES 1983, 1989). The high and slender central cusp being asymmetrical but only slightly inclined distally indicates an antero-lateral position of the tooth on the jaw. The new tooth is the best preserved found so far of this species. Previous discoveries of the teeth of *Annea* showed them to be restricted to Upper Aalenian strata. Only one of these teeth could not be dated exactly leaving its age ranging between Late Aalenian and Early Bajocian (THIES 1989). According to the associated microfauna the new tooth is undoubtedly of Early Bajocian age (pers. comm. Dr. F. GRAMANN, Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, Hannover) and demonstrates that the stratigraphical occurrence of *A. carinata* extends from the Late Aalenian to the Early Bajocian.

Plate 1.

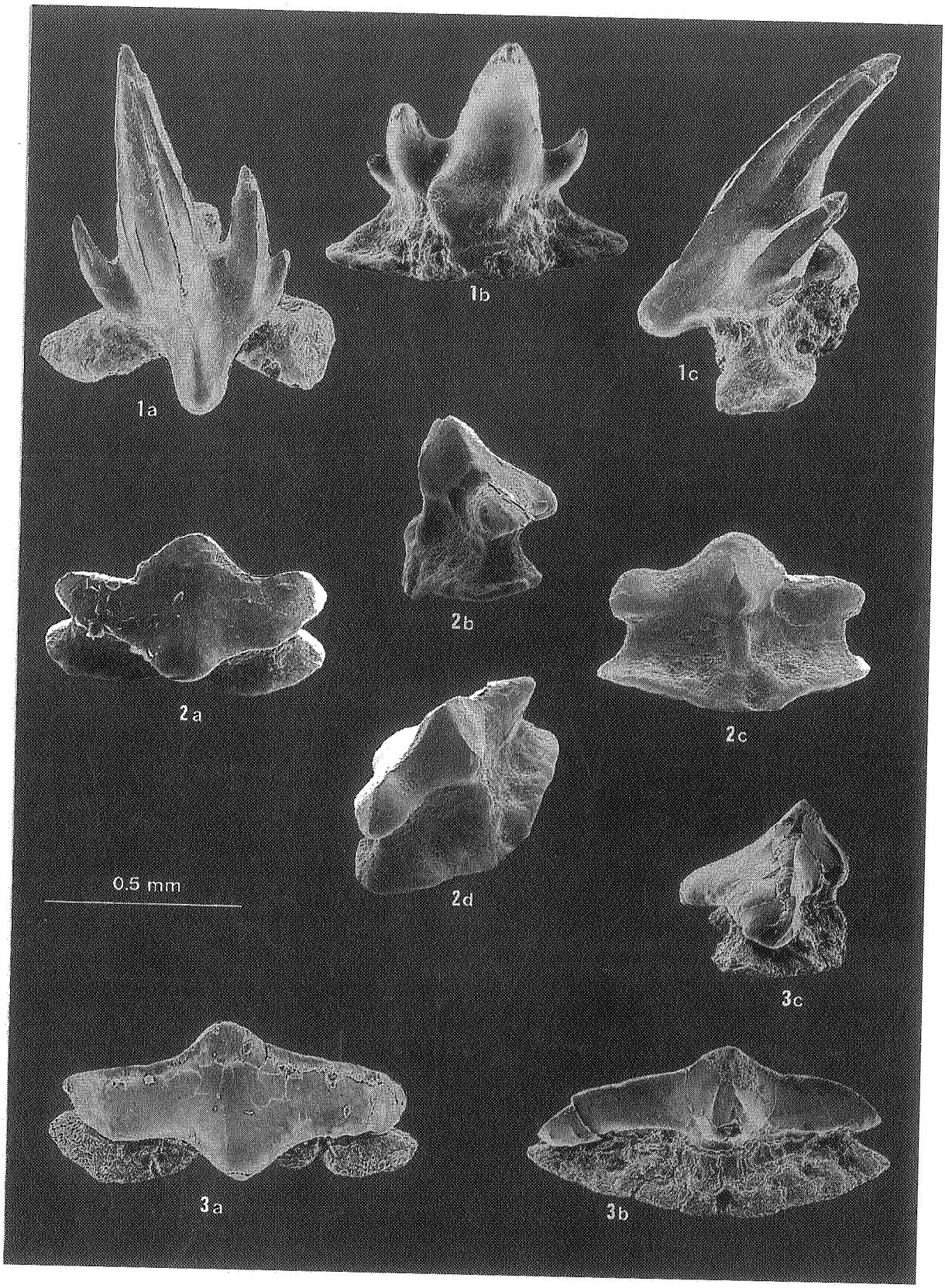


Plate 1.: 1. *Annea carinata* THIES, 1983: antero-lateral tooth from the Early Bajocian (*sowerbyi* -zone?) of Northwest Germany, IGPH 1991-II-1. a - labial, b - lingual, c - lateral view. **2.** *Jurobatos cappettai* THIES, 1983: holotype from the Late Toarcian of Northwest Germany (Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main, Germany; Cat. No. SMF 7166). a - labial, b - lingual, c - lateral, d - apicolateral view. **3.** *Jurobatos cappettai* THIES, 1983: oral teeth from the "Middle" Toarcian of Belgium. a - labial, b - lingual, c - lateral view.

Superorder Galeomorphii COMPAGNO 1973
Order inc. sed.

Fam. inc. sed.

Genus *Jurobatos* THIES, 1983

Type species : *Jurobatos cappettai* THIES, 1983 from the Late Toarcian of Northwest Germany.

Jurobatos THIES, 1983 is a monotypic genus based on a single oral tooth from the German Late Toarcian (Pl. 1, fig. 2). The generic diagnosis given by THIES (1983) is incomplete. The new material from the Belgian Toarcian permits a revision of the diagnosis.

Revised diagnosis (based on oral teeth only): Teeth wider than high. In the crown the ratio of width to height (= distance from the basal extremity of the apron to the tip of the central cusp) ranging between 1,8:1 (Holotype, fig. 2) and 3:1. Tooth crown of rhinobatoid-like appearance in labial view with a stout central cusp, large lateral heels and an apron. Central cusp rounded at its apex. Apron wider than deep. Uvula inconspicuous, flat and narrow; elevating only a little above the level of the lingual face of the root and provided with only a thin covering of enameloid. Marked incision developed between the uvula and the basal portion of the lingual face of the crown above the uvula.
Lingual face of the crown with a central protuberance, i. e. lingual face of the crown between the uvula and the central cusp swollen and of knob-like shape. Ornamentation present occasionally, consisting of one or two sharp vertical folds on the knob-like swelling below the central cusp on the lingual side of the crown. Additional short vertical folds may also be developed on the lingual side of the lateral heels. Root hemiaulacorhize. Lingual protuberance of the root inconspicuous.

Differential diagnosis : The presence of a central protuberance on the ligual side of the crown together with a vestigial uvula in the oral teeth separates *Jurobatos* from all other known fossil and recent neoselachian genera.

Remark : Originally, *Jurobatos* was placed into the superorder Batoidea (= Batomorphii), order Rajiformes and suborder Rhinobatoidei because of the rhinobatoid-like appearance of the tooth crown. Its familial affinities were considered to be uncertain (THIES 1983). The new material from Belgium shows that the enameloid is of shark-like structure (see below). (The enameloid of the neoselachian sharks contains a middle layer in which the apatite crystallites are organized into parallel fibres. This layer is missing in the enameloid of batoids.) Thus, *Jurobatos* has to be removed from the batoids and grouped with the neoselachian sharks. Within the sharks its exact systematic position remains uncertain.

The neoselachian sharks comprise three superorders: Squalomorphii, Squatinomorphii and Galeomorphii.

In its dental morphology *Jurobatos* differs strongly from the squalomorphs.Some resemblance exists between the teeth of *Jurobatos* and the teeth of the squatinomorphs and the orectolobiforms within the galeomorphs. This refers to the presence of an apron, an uvula and a hemiaulacorhize root. *Jurobatos* differs from all squatinomorphs and orectolobiforms in lacking a high and sharply pointed central cusp and in possessing a central protuberance on the lingual side of the crown. Also, there is only a vestigial uvula in *Jurobatos* whereas the uvula is well developed in the squatinomorphs and in the orectolobiforms (with the exception of *Eostegostoma* and *Rhiniodon* where the uvula is strongly reduced or absent; CAPPETTA 1970, HERMAN 1977). In all other galeomorphs except the Heterodontiformes (whose teeth,however, differ from *Jurobatos* in many other respects) an uvula is lacking. I therefore consider *Jurobatos* as a galeomorph shark of uncertain ordinal and familial affinities.

Jurobatos cappettai THIES, 1983
(Pl. 1,figs. 2-3, Pl. 2, Pl. 3)

Holotype : Oral tooth from the Late Toarcian of Northwest Germany figured by THIES (1983: pl. 14, fig. 6) (deposited in the Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main, Germany; Cat. No. SMF 7166). The holotype is refigured here in Fig. 2.

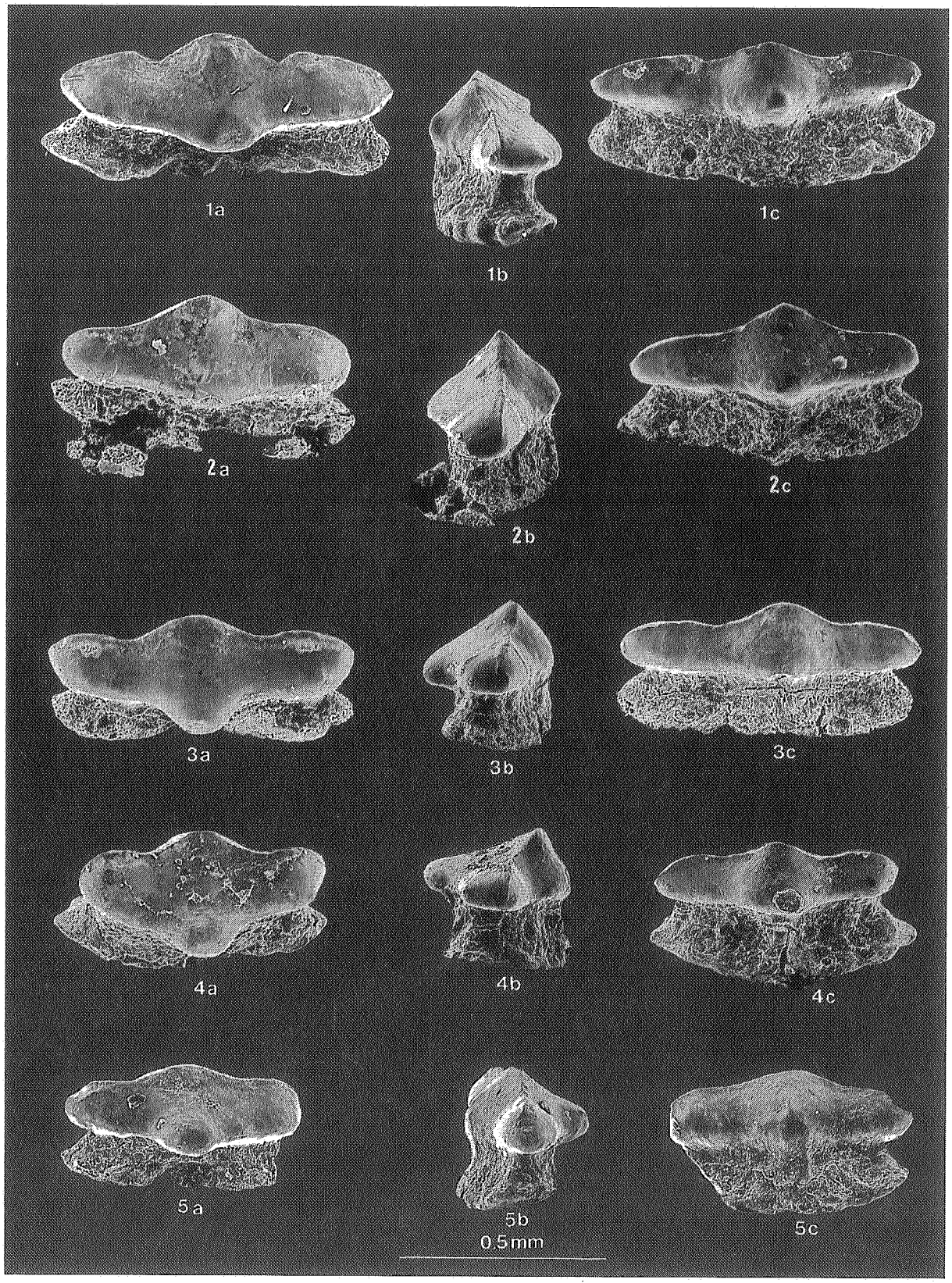


Plate 2. *Jurobatos cappettai* THIES, 1983: oral teeth from the "Middle" Toarcian of Belgium, 1: IGPH 1991-II-3; 2: IGPH 1991-II-4; 3: IGPH 1991-II-5; 4: IGPH 1991-II-6;5: IGPH 1991-II-7. a - labial, b - lateral, c - lingual.

Revised diagnosis (based on oral teeth only): Same as for genus (see above).

Differential diagnosis: Same as for genus (see above).

Stratigraphic range: Toarcian.

Geographic range: *Jurobatos cappettai* is as yet reported only from the type locality in Germany and from the new Belgian locality. It also occurs at other Belgian, French (Lorraine) and Luxembourg localities in the same *Coeloceras crassum* horizon (DELSATE, pers. comm.).

Material : Seven teeth from the Toarcian of Belgium (IGPH 1991-II-2 to 1991-II-8, Pl.1.,fig. 3, Pl.2., Pl.3). All teeth have suffered postmortem abrasion to a greater or lesser extent and diagenetic stress resulting in cracks and other damage. Also, borings on the uvula and the root indicate that bioerosion has occurred before the teeth were completely embedded in the sediment. The borings on the root were probably caused by fungi boring for food and digesting the organic material still present in the root after the tooth was shed or removed from the dentition in some other way.
BROMLEY (1970) distinguished the borings of fungi from those of algae by their size. Borings smaller than 4 µm in diameter are considered to be of fungal origin. Most borings and canals on the root of the Toarcian teeth are smaller than 4 µm in diameter. In the present material bioerosion has obviously played an important role in wearing down the root and in destroying the uvula. The damage became visible only after cleaning the teeth from the carbonate matrix by applying 1 % acetic acid solution.

Description : All seven teeth are wider than high. The ratio "width of the crown" to "distance between the basal extremity of the apron and the tip of the central cusp" ranges between 2:1 (IGPH 1991-II-6, Fig. 7) and 2,8:1 (IGPH 1991-II-3, Fig. 4). The crown comprises a stout, blunt central cusp and strongly expanded lateral heels which are rounded at their lateral extremities. With the exception of IGPH 1991-II-2 all teeth have a symmetrical crown. In IGPH 1991-II-2, however, the central cusp is slightly inclined distally and permitting the distinction of mesial and distal lateral heels (Pl. 1.,fig. 3a, b).
A blunt "cutting" edge traverses the crown in mesiodistal direction. The labial face of the crown is provided with an apron basally which overhangs the root. In all the teeth the apron is wider than deep whereas its specific development varies among the specimens. It is most prominent in the specimens IGPH 1991-II-2 (Pl.1., fig. 3a) and 1991-II-5 (Pl.2.,fig. 3a) but can hardly be discerned in IGPH 1991-II-4 (Pl.2.,fig. 2a).
The lingual face of the crown has a vestigial uvula. The uvula is developed best in the specimens IGPH 1991-II-2 (Pl.1.,fig. 3b) and 1991-II-7 (Pl.2.,fig. 5b) where it appears as an inconspicuous, narrow and flat structure, being only a little elevated above the surface of the lingual side of the root. The uvula reaches approximately half way down the lingula face of the root and covers the upper surface of the lingual root protuberance. The crown is separated from the root by a marked constriction which, on the lingual side, runs between the uvula and the rest of the crown and in this way delimits the uvula from the remaining crown.
The most striking feature of the crown is a knob-like swelling in the center of the lingual side below the central cusp (termed here central lingual protuberance of the crown).Together with the central cusp this protuberance has an onion-like outline in lateral view in the specimens IGPH 1991-II-2 (Pl.1.,fig.3c), 1991-II-5 (Pl.2.,fig. 3c), 1991-II-6 (Pl.2.,fig. 4c), and 1991-II-7 (Pl.2.,fig. 5c). In IGPH 1991-II-3 it appears to be more pointed lingually (Pl.2.,fig. 1c). The labial face of the crown is devoid of ornamentation. The lingual face of the crown occasionally bears a few short vertical folds. IGPH 1991-II-2 has two of these folds on the lingual protuberance with one of which bifurcating basally (Pl.1.,fig. 3b). Two further, smaller folds occur on the extremity of the mesial lateral heel. IGPH 1991-II-7 has a single inconspicuous vertical fold on the central lingual protuberance of the crown (Pl.2.,fig. 5c). In IGPH 1991-II-3 (Pl.2.,figs. 1a, 1c) and to a lesser degree also in IGPH 1991-II-5 (Pl.2.,fig. 3a, 3c) the central cusp is separated from the lateral heels by small notches on either side of the cusp. In IGPH 1991-II-3 these notches are deep enough to give the impression that the lateral heels carry a pair of vestigial lateral cusplets.
The root is more or less damaged by bioerosion in all the specimens. Its hemiaulacorhize structure with the characteristic medio-internal foramen on the lingual root face is clearest in IGPH 1991-II-2 (Pl.1.,fig. 3b). In accordance with the laterally expanded crown the root is also much expanded laterally with the mesial and distal lobe forming an obtuse angle. The basal face is flat or almost so in the mesial and distal root lobes. The root is deepest in its middle portion. Laterally its depth decreases slightly. Thus, the basal faces of mesial and distal root lobes are not arranged in the same plane but form an obtuse angle with one another. The lingual side of the root also bears latero-internal foramina. Their excact number remains uncertain. The lingual protuberance of the root is inconspicuous.

Dimensions in mm (first figure mesio-distal width, height following in brackets): IGPH 1991-II-2: 0,93 (0,4), IGPH 1991-II-3: 0,89 (0,4), IGPH 1991-II-4: 0,77 (0,45), IGPH 1991-II-5: 0,77 (0,4), IGPH 1991-II-6: 0,68 (0,35), IGPH 1991-II-7: 0,61 (0,35), IGPH 1991-II-8: 0,84 (0,45).

Enameloid structure (Pl.3.): In order to elucidate the enameloid structure of the teeth from the Belgian Toarcian specimen IGPH 1991-II-8 was etched with 2n HCl for c. 10 sec. according to the method of REIF (1973). After that the enameloid was studied with a scanning electron microscope. The enameloid of IGPH 1991-II-8 comprises at least two different layers (Pl.3.,fig. 1b). The outer layer which is about two µm thick consists of randomly orientated rod-shaped apatite crystallites each less than one µm long (Pl.3.,fig. 1c). This layer corresponds to the shiny layer enameloid (SLE) of REIF (1973). Below that is a second layer in which the crystallites are organized into fibres and bundles (Pl.3.,fig. 1d). The fibres, which run parallel to the surface, branch dichotomously and anastomose, surrounding slot-like openings. I assume that these openings lead into canals housing radially orientated crystallite fibres, the outer extremities of which were destroyed by etching. Therefore, the second layer must correspond to the parallel-fibred enameloid (PFE) of REIF (1973).

I assume that below the parallel-fibred enameloid there is a third layer in the enameloid of IGPH 1991-II-8 - the haphazardly fibred enameloid of REIF 1973 which is present in Recent neoselachians but which is not visible in the specimen because of insufficient etching.

Plate 3.

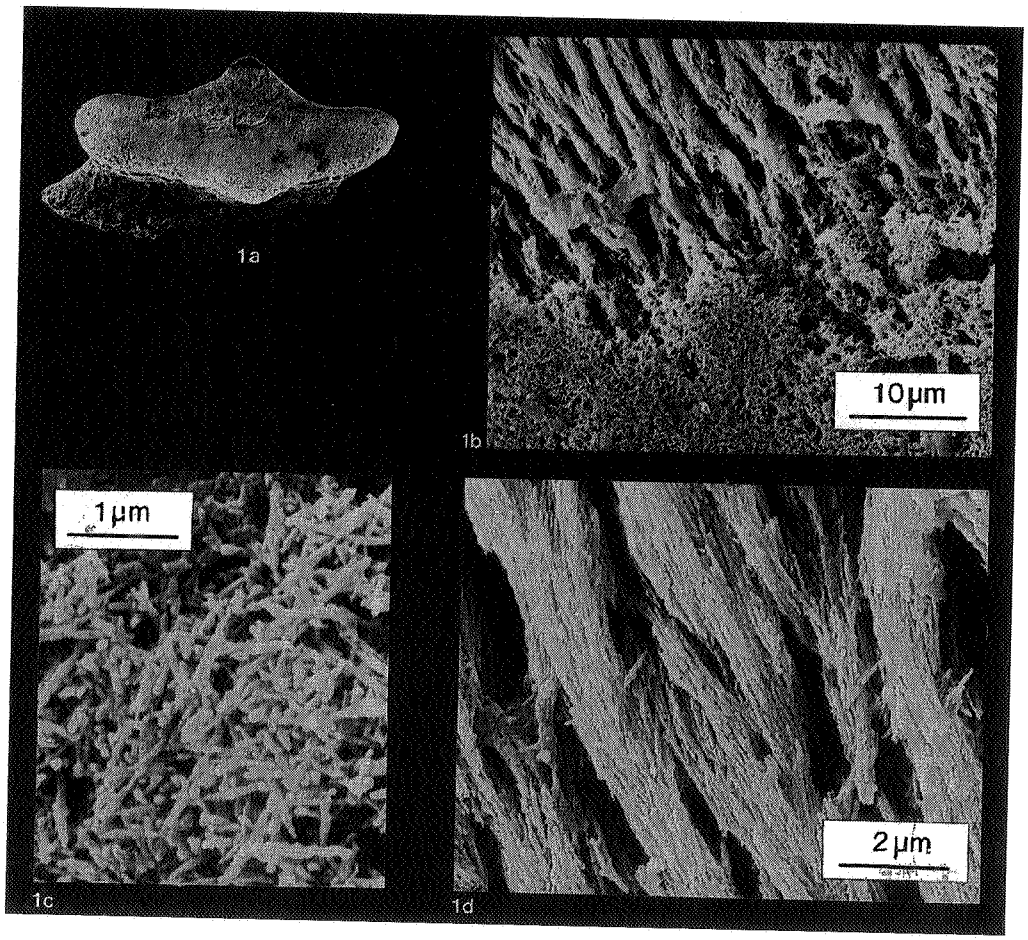


Plate 3.: *Jurobatos cappettai* THIES, 1983: oral tooth from the "Middle" Toarcian of Belgium, IGPH 1991-II-8. The specimen was treated with 2 n HCl to reveal the structure of the enameloid. a - labial view of the specimen. b - detail of the labial surface of the crown.Theparallel-fibred enameloid (above) is still partially covered by the shiny layer enameloid (below). c - the shiny layer enameloid at high magnification. d - the parallel-fibred enameloid at high magnification.

Discussion: The teeth described above agree with the holotype of *Jurobatos cappettai* THIES, 1983 (Fig. 2). Apart from the general morphology of the crown and root this is particularly true of the presence of a central lingual crown protuberance and the development of a vestigial uvula and lingual root protuberance. Further agreement exists in the ornamentation of the central lingual crown protuberance, which consists of one or two vertical folds. Some variation is observable in the size of the specimens ranging from 0,61 to 0,93 mm in mesiodistal width and from 0,35 to 0,45 mm in height. The holotype of *J. cappettai* having a width of 0,7 mm and a height of 0,4 mm falls well within this range. Therefore, I consider that the seven teeth from the Toarcian of Belgium are conspecific with *J. cappettai* THIES, 1983 from the Upper Toarcian of Germany.

The presence of a parallel-fibred enameloid (PFE) in the teeth is an autapomorphy of the neoselachian sharks (REIF 1977, 1979; THIES 1983). *Jurobatos* having a PFE must therefore belong to the neoselachian sharks and not to the rhinobatoids as previously assumed. The hemiaulacorhize root is a characteristic of several shark orders but is only rarely found in batomorphs. The exact systematic position of *Jurobatos* among the neoselachian sharks is unclear (see above).

The size variation shown in the specimens may reflect different positions of the teeth on the jaw. The situation in *Rhinobatos* LINK, 1790 (pers. observ.), whose tooth crowns morphologically compare best with the crowns of *J. cappettai* , suggests that the larger teeth of *J. cappettai* had an anterior or antero-lateral position on the jaw whereas the smaller teeth were placed postero-laterally or posteriorly. Alternatively, differently sized teeth of *J. cappettai* may represent derivation from individuals of different ontogenetic stage.

With respect to dental morphology and histology and also because of its early appearance one could be tempted to regard *Jurobatos* as a connecting link between neoselachian sharks and the rhinobatoids, which are the oldest group of modern rays. The laterally expanded crown of *J. cappettai* provided with a stout blunt cusp is undoubtedly of rhinobatoid-like appearance in labial view and indicates adaptation to a durophagous diet.
Shark-like features of the teeth of *Jurobatos* include the structure of the enameloid comprising a parallel-fibred enameloid (PFE) and the possession of a hemiaulacorhize root. However, if one accepts the presence of a parallel-fibred enameloid (PFE) in the teeth as an autapomorphy of the neoselachian sharks (THIES 1983) *Jurobatos* clearly is a neoselachian shark (of uncertain ordinal and familial affinities, see above). Also, *Jurobatos* is too young to be a "connecting link" between neoselachian sharks and rays. The Upper Toarcian sediments of Northern Germany which yielded the holotype of *J. cappettai* also contain the teeth of *Spathobatis* ? *moorbergensis* which by their dental morphology and differently structured enameloid seem to be of true rhinobatoid affinity (THIES 1983). It is therefore more reasonable to regard the rhinobatoid-like tooth crown of *Jurobatos* and true rhinobatoids as a feature being developed convergently in both groups and reflecting adaptation to the same sort of diet. The food of Recent guitarfishes consists mainly of small fishes, crustaceans, shellfish and other epibiontic benthos which they crush with their teeth (BIGELOW & SCHROEDER 1953).

The systematic position of *Jurobatos* is obscured by the occurrence of a central lingual protuberance on the crown. This obviously served the same function as does the uvula in the teeth of other neoselachians. The uvula protects the lingual protuberance of the root (which consists of less mineralized and thus "softer" hard tissue than the crown and contains nerves and blood vessels) against injuries when hard shelled food is crushed. The central lingual crown protuberance of *Jurobatos* being placed above the inconspicuous lingual root protuberance and thus providing it a kind of shelter must have fulfilled the same purpose. The presence of a crown protuberance having protected the root protuberance explains why there is only a vestigial uvula in the teeth of *Jurobatos* - because there was no need for a well developed uvula in this fish.

CONCLUSIONS

The present material supports the validity of the Jurassic neoselachian taxa *Annea carinata* and *Jurobatos cappettai* . Both species are rare and further material is awaited to clarify their exact systematic position within the galeomorph sharks. The morphological similarity between the crowns of *Jurobatos* and rhinobatoids suggests similar habits and diets in the two groups.

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank Dr. D. DELSATE, Battincourt (Belgium), for providing the teeth of *Jurobatos* . Dr. F. GRAMANN, Hannover, dated the microfauna having been associated with the *Annea* tooth. Herr H. HÜTTEMANN, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, did the SEM photography. Dr. D. DELSATE and Dr. C. DUFFIN (Morden, England) critically read the manuscript and improved the English. This study was supported financially by the Arbeitsamt Hannover.

BIBLIOGRAPHY

BIGELOW, H. B. & SCHROEDER, W. C. (1953): *Fishes of the Western North Atlantic. Part 2. Sawfishes, Guitarfishes, Skates, Rays and Chimaeroids.* - Mem. Sears Foundation Mar. Res., **1**: xv + 588 pp., 127 figs.; New Haven.

BROMLEY, R. G. (1970): *Borings as trace fossils and Entobia cretacea Portlock, as an example.* - In: CRIMES, T. P. & HARPER, J. C. (eds.): Trace fossils, Geol. J., Spec. Issue, **3**: 49-90, 5 pls.; Liverpool.

CAPPETTA, H. (1970): Les sélaciens du Miocène de la région de Montpellier. - Palaeovertebrata, Mém. Extr., 1970: 1-139.

CAPPETTA, H. (1987): Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. - In: SCHULTZE, H.-P. (ed.): Handbook of Paleoichthyology, 3B: 1-193, 148 figs.; Stuttgart (G. Fischer).

CASIER, E. (1947): *Constitution et Evolution de la Racine Dentaire des Euselachii.* - Bull. Mus. roy. d'Hist. natur. Belg., **23**: 92 pp; Brussels.

DELSATE, D. (1990): *Deux nouveaux horizons à Vertébrés (Chondrichthyes-Elasmobranchii et Osteichthyes-Actinopterygii) dans le Toarcien belge et limitrophe (Lorraine): Synthèse stratigraphique et profil nouveaux.* - Geol. Surv. Belgium. Prof. Paper 1990/1, **242**: 1-53; Brussels.

HERMAN, J. (1977): *Additions to the Eocene fish fauna of Belgium. 3. Revision of the Orectolobiforms.* Tertiary Res., **1**: 127-138, 5 text-figs., 2 pls.; London.

REIF, W.- E. (1973): *Morphologie und Ultrastruktur des Hai "Schmelzes".* - Zoologica Scripta, **2**: 231-250, 25 figs.; Stockholm.

REIF, W.- E.(1977): *Tooth Enameloid as a taxonomic criterion: 1. A new euselachian shark from the Rhaetic-Liassic boundary.* - N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1977**: 565-576, 4 figs.; Stuttgart.

REIF, W.- E.(1979): *Structural convergences between enameloid of actinopterygian teeth and of shark teeth.* Scanning Electron Microscopy, **11**: 547-554, 9 figs.

RIDE, W. D. L., SABROSKY, C. W. BERNARDI, G. & MELVILLE, R. V. (eds.) (1985): International Code of Zoological Nomenclature. - 3rd ed.: I-XX, 1-338; Berkeley and Los Angeles (International Trust for Zoological Nomenclature, University of California Press).

THIES, D. (1983): *Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England.* - Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **58**: 1-116, 11 figs., 15 pls.; Frankfurt a.M.

THIES, D. (1989): *Some problematical sharks teeth (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Early and Middle Jurassic of Germany.* - Paläont. Z., **63**: 103-117, 12. figs., 1 tabl.; Stuttgart.

WARD, D. J. (1988): *Review of Henri Cappetta, Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii.* J. Vert. Paleont.,**7**: 474-475; Lawrence.

BELGIAN GEOLOGICAL SURVEY. Professional Paper, **264**: Elasmobranches et Stratigraphie, 147-156, 1993.

Découverte de *Parasymbolus octevillensis* gen. et sp. nov. (Scyliorhinidae - Elasmobranchii) dans le Kimméridgien de Normandie, France.

par **L. CANDONI** (*)

Résumé: Un nouveau Scyliorhinidae, *Parasymbolus octevillensis* nov. gen., nov. sp., du Kimméridgien supérieur français est décrit.

Mots-clefs: Elasmobranchii, Scyliorhinidae, Kimméridgien, France.

Abstract: A new Scyliorhinid, *Parasymbolus octevillensis* nov. gen., nov. sp., from the Upper Kimmeridgian of France is described.

Key words: Elasmobranchii, Scyliorhinidae, Kimmeridgian, France.

Kurzfassung: Ein neuer Scyliorhinidae, *Parasymbolus octevillensis* nov. gen., nov. sp. aus dem Ober Kimmeridgium wird beschrieben.

Schlüsselwörter: Elasmobranchii, Scyliorhinidae, Kimmeridgium, Frankreich.

(*) L. CANDONI, 23 route de Villez, BENNECOURT 78270 - FRANCE.

Introduction:

La formation des "Argiles d'Octeville" **[1]** - Kimméridgien supérieur *sensu gallico* - du Nord du HAVRE (Seine-Maritime) a récemment livré en plusieurs points une riche faune de sélaciens (étude en cours) parmi laquelle un Scyliorhinidae (Pentanchinae?) nouveau: *Parasymbolus octevillensis*. Pour la première fois, les dents d'un Carcharhiniforme Jurassique sont décrites et abondamment figurées. Le polyphylétisme du genre *Scyliorhinus* est discuté.

Systématique:

Classe Chondrichthyes
Sous-classe Elasmobranchii BONAPARTE, 1838
Cohorte Euselachii HAY, 1902
Super-ordre Galeomorphii COMPAGNO, 1973
Ordre Carcharhiniformes sensu COMPAGNO, 1988

Famille Scyliorhinidae GILL, 1862A
Sous-famille ?Pentanchinae

Genre: *Parasymbolus* nov.

Espèce-type: monotypique - *Parasymbolus octevillensis* nov. sp.

Derivatio nominis: dénommé ainsi en raison de sa grande ressemblance morphologique avec certaines dents du genre actuel *Asymbolus* WHITLEY, 1939, récemment figurées par HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT: **[2] pls. 5 et 6.**

Diagnose générique: genre de requin fossile à dentition de type agrippeur, connu uniquement par des dents isolées. Dents morphologiquement proches de celles de l'actuel *Asymbolus analis* (OGILBY, 1885) et comparables en taille: hauteur moyenne de 1 mm.
Les dents sont élancées. La couronne est faiblement penchée vers la commissure. La striation externe est forte avec des carènes, peu dense. La striation interne est moins dense et estompée. En général, on compte une unique paire de cuspides latérales bien détachée de la cuspide principale, exceptionnellement une seconde paire vestigiale (?) peut être présente du côté distal. La racine est trilobée de type anaulacorhize à "pseudo-hémiaulacorhize".
Discussion: Une forte convergence de certains genres actuels appartenant à la sous-famille des Pentanchinae, et notamment du genre *Asymbolus*, a motivé le report de *Parasymbolus* aux Pentanchinae. Une révision des

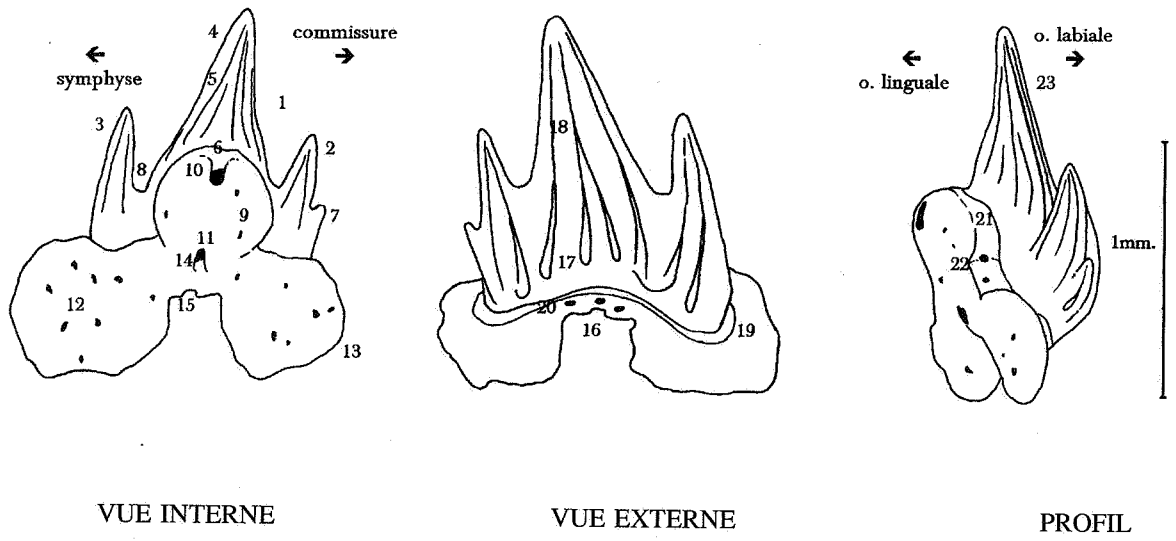
Scyliorhinidae fossiles s'impose (voir **[2]** et **[3] p. 41**), les espèces fossiles étant quasi exclusivement rapportées au genre *Scyliorhinus* BLAINVILLE, 1816. Au Crétacé on peut y ajouter les genres *Pseudoscyliorhinus* MÜLLER & DIETRICH, 1991, *Pteroscyllium* CAPPETTA, 1981 et peut être *Protoscyliorhinus* HERMAN, 1977b de position systématique incertaine. Au Tertiaire, seuls *Megascyliorhinus* CAPPETTA & WARD, 1977 et *Galeus* RAFINESQUE, 1810 s'ajoutent à *Scyliorhinus*. Hormis *Galeus*, ces genres sont très spécialisés morphologiquement et représentent probablement des lignées sans descendances.

Au Crétacé supérieur, trois à quatre lignées peuvent être envisagées parmi les différentes espèces décrites. Pourtant, actuellement, la famille des Scyliorhinidae compte 15 genres répartis dans 4 sous-familles. De plus, aucun "*Scyliorhinus*" avant le Miocène ne peut objectivement être affilié au genre actuel, et ce, sur les seuls critères odontologiques. D'après CAPPETTA, "*S.*" *joleaudi* du Langhien de Loupian (Sud de la France) peut représenter le premier *Scyliorhinus sensu stricto* (**[3] p. 45**) assez proche de l'actuel *S. stellaris*. Il serait donc souhaitable que le nombre de taxons fossiles au niveau générique s'étoffe afin de faciliter le regroupement des formes et reconstitutions phylogéniques.

Parasymbolus octevillensis nov. gen. et nov. sp.
(planches I, II, et annexe - texte-figures. 1 et 2)

Derivatio nominis: du nom de la localité-type et de la formation d'où provient le matériel étudié ici .
Localité-type: falaises d'Octeville-sur-Mer, SEINE-MARITIME, France.
Stratigraphie: "Argiles d'Octeville" - base de la zone à *Aulacostephanus mutabilis* / sous-zone à *Orthaspidoceras* (*Physodoceras*) *lallierianum*, reposant sur la discontinuité D8 **[4]** - Kimméridgien supérieur.
Matériel: environ 200 dents dont une douzaine complète.
Holotype: MHNH 8641. dent antérieure des 1ères files (**pl. II: A1, texte-fig. 1: c**).
Paratype: MHNH 8642. dent postérieure (**pls. I et annexe: Po**).
Dépositaire: Muséum d'Histoire Naturelle du Havre.
Autre matériel: dans la collection de l'auteur.

Terminologie: (o. =orientation)



Text-fig. 1: Diagramme d'une dent de *Parasymbolus* X50 environ.
(d'après exemplaires **A1, Ai, L** - voir légendes des planches)

Couronne: 1. cuspide principale, 2. c. secondaire distale, 3. c.s. mésiale, 4. apex, 5. plis internes, 6. lunule, 7. artefact de 2nd denticule distal, 8. renflement, 17. carènes basales, 18. pli externe (bifide), 23. tranchant (distal).
Racine: 9. protubérance médio-interne, 10. foramen m.i., 11. f. central, 12. f. marginaux, 13. lobe , 14. "pseudo-hémiaulacorhizie",15. encoche basilaire, 16. échancrure m.i., 19. "liseré", 20. f. médio-externes, 21. dépression latéro-i., 22. foramens l.i.

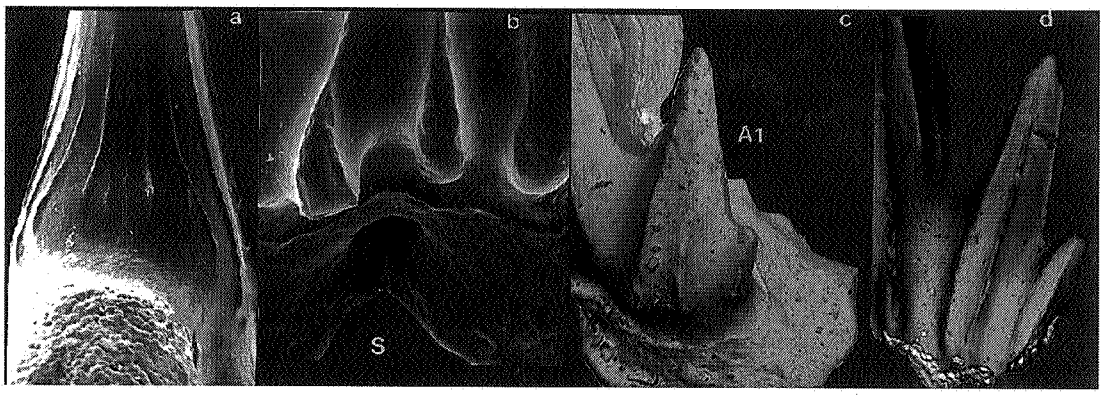
Hétérodontie (voir [5]): On peut supposer une faible hétérodontie dignathique par la présence probable d'une file de dents parasymphysaires à la mâchoire supérieure. L'hétérodontie monognathique est faiblement disjointe en ce sens que "le changement de morphologie est assez brutal" [5] d'un type de dent à l'autre. Les dents symphysaires, symétriques et comprimées mésio-distalement, ont des cuspides larges et droites. Les antérieures sont hautes et penchées vers la commissure et possèdent l'ébauche d'un second denticule distal. Des dents à cuspide principale plus droite et plus basse par rapport aux cuspides secondaires s'intercalent. La tendance au dédoublement du denticule distal s'affirme dans les latérales plus basses à racine dissymétrique, à lobe mésial très développé. Les petites dents postérieures sont basses et inclinées vers la commissure. Les dents commissurales, à striation externe réduite et interne vestigiale, sont basses et très larges et arborent une seconde paire de denticules latéraux. Hormis les (para?)symphysaires et les juvéniles anaulacorhizes, les racines sont "pseudo-hémiaulacorhizes" (voir nomenclature). Les Scyliorhinidae actuels possèdent en général une hétérodontie monognathique graduelle avec des dentitions plus homogènes.

Des dents n'appartenant pas à la même biocénose, plus grandes et massives, à cuspide plus droite et couronne plus large, avec une striation moins prononcée mais plus dense ainsi qu'une racine à lobes rectangulaires assez "lamnoïde" (**pl. annexe: V1, V2**) dénotent une forte hétérodontie ontogénique dans le sens individu jeune à âgé. Les dents des planches I et II appartiennent à des individus jeunes mais matures et non à des juvéniles dont une petite dent peu différenciée (**pl. annexe: Aj**) est reconnaissable à la striation de sa couronne anastomosée, réduite à la base interne et externe, sa vascularisation externe développée, et son anaulacorhizie "vraie" par l'absence de foramen médio-interne.

Nomenclature: CASIER reconnaît 4 types de racines chez les sélaciens [6]. Si les dents de *Parasymbolus* présentent incontestablement une hémiaulacorhizie par la présence d'un foramen médio-interne et d'un foramen central - probablement l'origine du foramen médio-externe observé chez les spécimens actuels qui aurait migré - l'ouverture antérieure du sillon est souvent peu marquée (**pl. annexe: Po**) voir absente; dans ce cas on préférera le terme de "pseudo-hémiaulacorhizie". L'hémiaulacorhizie la plus marquée s'observe dans les files antéro-latérales et sur les racines des dents des spécimens âgés (**pl. annexe: V1**).

On ne peut affirmer que toutes les anaulacorhizies et hémiaulacorhizies observées dans différents genres actuels de Scyliorhinidae (d'après [2]et [7]) soient secondaires sur la base que certaines espèces tertiaires, rapportées provisoirement à *Scyliorhinus,* aient été holaulacorhizes. Etant donné le polyphylétisme du genre "*Scyliorhinus*" et qu'aucune holaulacorhizie n'ait été observé dans ce genre avant le tertiaire, on supposera l'anaulacorhizie et l'hémiaulacorhizie de *Parasymbolus* non dérivées. L'étude des racines d'un autre Carcharhiniforme (Proscyllidae?) et d'un Lamniforme primitif, présents dans notre gisement, devrait apporter quelques alternatives à la description des types définis par CASIER, notamment en ce qui concerne l'importance prise par le foramen médio-interne et la position du foramen central.

Description:



Text-fig. 2: *Parasymbolus octevillensis* - détails; S=symphysaire, A1 (Holotype)=antérieure - cf. légendes des planches. a. base interne de la couronne, lunule. b. carènes externes et foramen médio-externe, c. et d. second denticule distal.

La couronne: Les dents ont une cuspide principale élancée de base assez large. Les cuspides sont subconiques. La cuspide principale est droite et n'est que très légèrement inclinée vers la commissure, davantage dans les premières files antérieures. La couronne présente une unique paire de cuspides secondaires bien développées, trapue, haute et droite, naissant assez haut et bien ancrée à la cuspide principale. Le denticule distal tend au dédoublement surtout dans les files latérales et antéro-latérales à partir d'un pli externe toujours présent sur le tranchant (**texte-fig. 2: c**) mais n'est qu'exceptionnellement complètement individualisé (**texte-fig. 2: d**).

La face externe de la couronne, assez plane de profil, présente 4 à 12 plis saillants, droits, parfois bifides, atteignant souvent l'apex et formant à leur base des carènes identiques à celles observées chez certains *Squatigaleus* CAPPETTA 1989 (famille des Triakidae?) (**texte-fig. 2: b**) surtout dans les files (para?)symphysaires et très latérales. Le contour à la base de la couronne est souvent concave, le surplomb avec la racine droit. La striation peut disparaître médianement dans les spécimens antérieurs d'individus âgés.

La face interne de la cuspide principale, montre à la base un renflement important sur 1/3 de la hauteur, le reste décroissant assez brusquement de section. La base de la couronne est lisse et bombée au niveau de la lunule. A partir de celle-ci naissent 4 à 8 plis verticaux, flexueux et ténus (**texte-fig. 2: a**), convergents vers l'apex. La densité des plis est en moyenne de deux par cuspide secondaire.

La racine: Anaulacorhize dans les files (para?)symphysaires, elle présente une "pseudo-hémiaulacorhizie" dans les files antérieures à commissurales par ouverture d'un foramen central du coté interne.

La face interne de la racine, en forme de trèfle, est très plane de profil. Les expansions radiculaires ou lobes, larges et rondes, sont fines, débordent largement la couronne et en sont séparées en vue externe par un fin liseré qui borde en fait toute la couronne, légèrement en retrait. Dans les files latérales et postérieures le lobe mésial est plus large que le distal. La protubérance médio-interne, légèrement convexe de profil, est étroite et présente en son devant un foramen bien développé. De petits foramens marginaux présents sur toute la surface basilaire peuvent se concentrer au centre des lobes, surtout dans les files (para?)symphysaires. On observe dans l'axe central, en position basilaire, une échancrure plus ou moins étroite pouvant présenter une encoche en son milieu (exemplaire Ai), juste sous l'ouverture superficielle joignant le foramen central.

La face externe de la racine présente une série plus ou moins irrégulière de un (**texte-fig. 2: b**) à cinq foramens (ce nombre augmentant de la symphyse à la commissure) en général discrets et cantonnés dans l'échancrure médio-externe de la racine, mais pouvant s'étaler davantage sur les lobes chez les dents antéro-latérales où ils sont alors occlus. Dans les dépressions latéro-internes jouxtant la protubérance médio-interne existe une paire de foramens biens développés, accompagnée inférieurement par 1 à 3 paires plus petites souvent obturées.

La cavité centrale commune à tous les Carcharhiniformes est ici normalement développée.

Caractéristiques:

Symphyse **Commissure**

Caractères \ Références*	S	Pa ?	A1	Ai	A2	L	Po	C	Vi	V2	Aj
Largeur (mm.)	0,6	0,8	0,9	0,8	1,0	1,0	0,7	0,6	0,9	1,0	0,5
Hauteur maximale (mm.)	0,8	1,1	1,2	1,0	1,4	1,1	0,8	0,4	1,5	1,4	0,6
Nb. plis externes (couronne)	5	7	9	8	12	11	7	(6)	11	10	(6)
Nb. plis internes (cuspide principale)	6	4	7	7	5	6	6	(4)	8	8	5
Nb. foramens ext.	1	1	3	3	3	4	4	5	3	(5)	2
Nb. paires de foramens latéro-int.	2	2	3	3	2	2	2	1	2	4	2
Foramen central	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-

*voir légendes des planches pour les abréviations des dent référées. + = caractère présent.

Diagnose comparative: Les dents antéro-latérales du spécimen femelle ([2] **pl. 5: al**) d'*Asymbolus* présentent le plus fort degré de convergence avec celles de *Parasymbolus*.

GENRES:	*Asymbolus*	*Parasymbolus*
couronne	assez large	plus effilée
tranchant	net, cuspides acérées	cuspides peu tranchantes, arrondies
striation interne	dense, assez régulière (jusqu'à 13 stries)	peu dense , estompée (moyenne de 6 stries)
striation externe	dense (jusqu'à 16 plis), faiblement développée	forte et saillante, atteignant souvent l'apex, peu dense (jusqu'à 10 plis)
cuspides latérales	pouvant fusionner avec la cuspide principale (antéro-latérale)	hautes, bien individualisées
racine	anaulacorhize	anaulacorhize à "pseudo-hémiaulacorhize"
lobes	longs et étroits	ronds
protubérance mèdio-interne	assez étroite	plutôt ronde
foramen médio-interne	discret, tendant à s'obturer	bien développé
dépressions latéro-internes	assez larges	étroites
dent juvénile	assez différenciée, à cuspide lisse racine holaulacorhize	peu différenciée, cuspide ornementée (réduite) racine anaulacorhize

Il est à noter que les dents d'*Asymbolus* figurées par HERMAN & al. provenant de deux individus de sexes opposés sont en mauvais état, voir endommagées. Quelques unes montrent néanmoins des signes d'usure fonctionnelle et un caractère "massif" probablement attribuables à un âge avancé des spécimens étudiés ([2] **pl. 6: al** et **a**). Il faut dans ce cas relativiser les différences énoncées plus haut.

Phylogénie: Il est pour l'instant difficile de relier *Parasymbolus* à un autre Scyliorhinidae fossile, le premier décrit étant *Scyliorhinus destombesi* de l'Albien de Wissant [8] (Nord de la France) mais possédant des dents morphologiquement très différentes: dents massives à cuspides basses, racine épaisse et bombée. CAPPETTA [9] décrit 5 espèces de Scyliorhinidae dont 3 rapportées à *Scyliorhinus* du Crétacé supérieur du Liban, mais les dents insuffisamment figurées ne permettent pas une comparaison. Au Crétacé inférieur, CAPPETTA [10] signale deux espèces de *Scyliorhinus*, sans précision, dans le Valanginien du Sud de la France.

Toutefois des Scyliorhinidae sont signalés dès la base du Jurassique:
-LEPAGE & al. [11] signalent une dent dans l'Hettangien du Luxembourg.
-DUFFIN [12] signale deux espèces dans le Bathonien de la Forest Marble (Sud Angleterre).
-DUFFIN & WARD [13] signalent des dents à racine anaulacorhize et figurent une section hémiaulacorhize.

Le petit *Macrourogaleus* (=*Pristiurus*) FOWLER 1947 de 12 cm. du Portlandien inférieur d'Allemagne dont la dentition est inconnue [7] pourrait représenter un juvénile (caudale longue et large) de Scyliorhinidae alors que *Parasymbolus* devait avoir une taille respectable d'au moins 60 cm. pour des individus matures, d'après la taille des dents.
En fait, les dents de *Parasymbolus* se rapprochent le plus de certaines dents antérieures? d'une espèce non décrite de l'Albien de Wissant (inédit) mais possédant une très forte hétérodontie monognathique (ou ontogénique?) avec des antéro-latérales complètement lisses et des cuspides secondaires hautes et pointues; cette espèce pourrait représenter un intermédiaire entre *P. octevillensis* et *"S." dubius* [14] du Cénomanien anglais.

Paléoécologie: Les conditions de sédimentation du niveau fossilifère, prélevé au sein d'une séquence transgressive, indiquent un milieu marin côtier anoxique reposant sur un fond sablo-vaseux, dans la province néritique. L'association des céphalopodes (voir **ZIEGLER 1972**) permet de supposer qu'on se trouve à une profondeur d'environ 80 mètres sur le plateau continental, dans l'étage circalittorale du domaine benthique. La préservation de certains fossiles atteste d'une absence d'effet des vagues sur le fond.Le climat devait être transitoire entre un régime tempéré boréal et un régime équatorial (**ZIEGLER 1964**).Dans notre gisement

Parasymbolus partageait le même habitat qu'un grand nombre de sélaciens (20 espèces recensées) où dominent les petites formes benthiques ou vivants près du fond: Rajiformes, Squatiniformes, Carcharhiniformes, Orectolobiformes, Hétérodontiformes... (par ordre de fréquence) ainsi que des poissons (*Gyrodus*, *Lepidotes*, *Pycnodus*) et des Chimères. Les ammonites ainsi que les gastéropodes, oursins et crustacés devaient constituer leur nourriture principale.
La majeure partie des groupes animaux présents au début de la transgression, dont les sélaciens, se retrouve plus haut dans la série kimméridgienne. Seuls les Carcharhiniformes auraient changé de niche écologique en raison de l'approfondissement supposé [1]du milieu.

Conclusions: La présence de Carcharhiniformes à dentition très spécialisée, dès le Kimméridgienne, ne permet pas, de relier pour l'instant ce groupe à celui des Lamniformes déjà représentés par une forme primitive et peut-être *Palaeocarcharias,* encore moins à celui des Orectolobiformes comme le propose DE BEAUMONT (1960); le Super-ordre des Galeomorphii COMPAGNO 1973 apparaît semble polyphylétique. S'il est fondé, le stock Carcharhiniformes / Lamniformes doit trouver son origine dans une forme à dents moins évoluées morphologiquement comme le Lamniforme primitif ou le Proscyllidae? à l'étude et non chez les Scyliorhinidae. La similitude de morphologie dentaire entre *Parasymbolus* et *Asymbolus* est pour l'instant considérée comme un phénomène de convergence. Toutefois, une filiation ne peut être définitivement écartée même si près de 140 millions d'années séparent les deux genres. En effet, de nombreuses petites formes benthiques ont odontologiquement peu évolué depuis le Jurassique: Rajiformes, Squatiniformes, Orectolobiformes, Hétérodontiformes.

Remerciements: Messieurs Claude et Dominique CANDONI pour les prélèvements, Messieurs Jean-Pierre BIDDLE et Jacques HERMAN pour leur soutien, Monsieur Alain PELLETIER pour le traitement informatique, Monsieur Gérard BRETON du Muséeum du Havre pour les photographies prises au M.E.B.

Bibliographie

[1] DEBRAND-PASSARD, S., RIOULT, M. & GUYADER, J. (1980) - In " Synthèse géologique du Bassin de Paris ". *Mém. BRGM.*, **101**: 217-226 et **103**: 224-225.
[2] HERMAN, J., HOVESTADT-EULER, M. & HOVESTADT, D. C. (1990) - Order: Carcharhiniformes - family: Scyliorhinidae. In "Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relative ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrychtyan fishes". Part A: Selachii. N°. 2b. Ed. STEHMANN. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, Biologie, **60**: 181-230.
[3] CAPPETTA, H. (1970) - Les Sélaciens Miocènes de la région de Montpellier. *Palaeovertebrata*, Mém. Extraordinaire: 139p.
[4] HANTZPERGUE, P. (1985) - Les discontinuités sédimentaires majeures dans le Kimméridgien français: chronologie, extension et corrélation dans les Bassins Ouest -Européens. *Géobios*, **18**(2): 179-194.
[5] CAPPETTA, H. (1986) - Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et post-paléozoïques. *Palaeovertebrata*, **16**(2): 55-76.
[6] CASIER, E. (1947) - Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **23**(13, 14, 15): 15, 32 + 5 Pl., 45.
[7] CAPPETTA, H. (1987) - Mezozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In: "Handbook of Paleoichthyology" (ed. H. P. SCHULTZE). **Vol. 3B**: 193p.
[8] CAPPETTA, H. (1977b) - Sélaciens nouveaux de l'Albien supérieur de Wissant (Pas-de-Calais). *Géobios*, **10**(6): 967-973
[9] CAPPETTA, H. (1980) - Les Sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. I: Requins. *Palaeontographica Abt. A*, **168**: 69-148.
[10] CAPPETTA, H. (1990) - Hexanchiforme nouveau (Neoselachii) du Crétacé inférieur du Sud de la France. *Palaeovertebrata*, **20**(1): 33-54.
[11] LEPAGE, J. C., DUFFIN, C. J., & al. (1984) - Note préliminaire sur une faune de vertébrés dans le Lias inférieur de Sainte-Cécile (Florenville) en Gaume. *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, **93**(4): 347-348.
[12] DUFFIN, C. J. (1985) - Revision of the Hybodont Selachian genus *Lissodus* BROUGHT (1935). *Palaeontographica Abt. A*, **188**: 105-152 + 7 Pl.
[13] DUFFIN, C. J. & WARD, D. J. (1983) - Neoselachian sharks's teeth from the Lower Carboniferous of Britain and the Lower Permian of the U.S.A. *Palaeontology*, **26**(1): 93-110.
[14] CAPPETTA, H. (1977a) - Observations sur quelques Sélaciens du Crétacé supérieur d'Angleterre avec la description d'un genre nouveau. *Géobios*, **10**(3): 479-485.

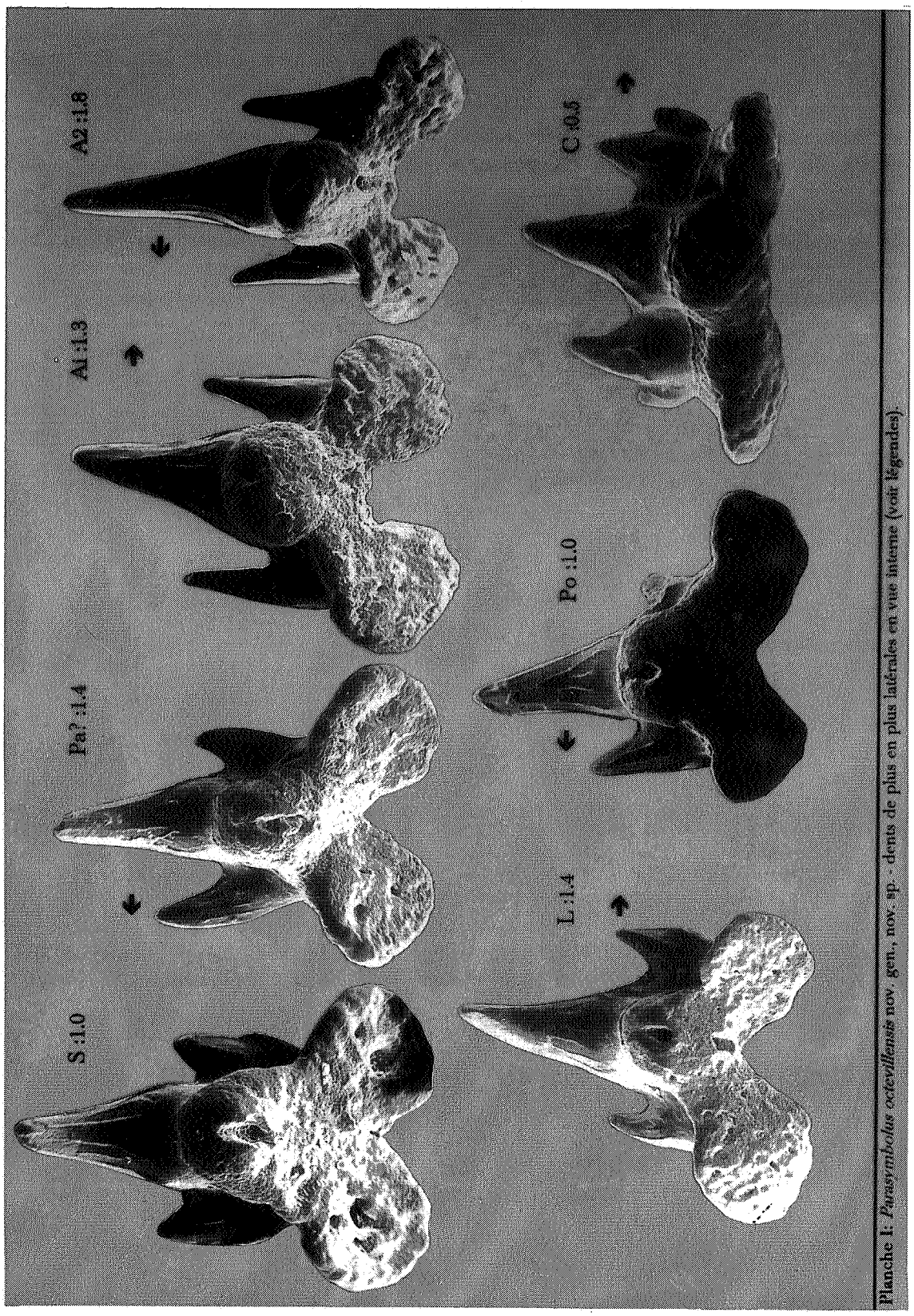


Planche I: *Parasymbolus ectevillensis* nov. gen., nov. sp. - dents de plus en plus latérales en vue interne (voir légende).

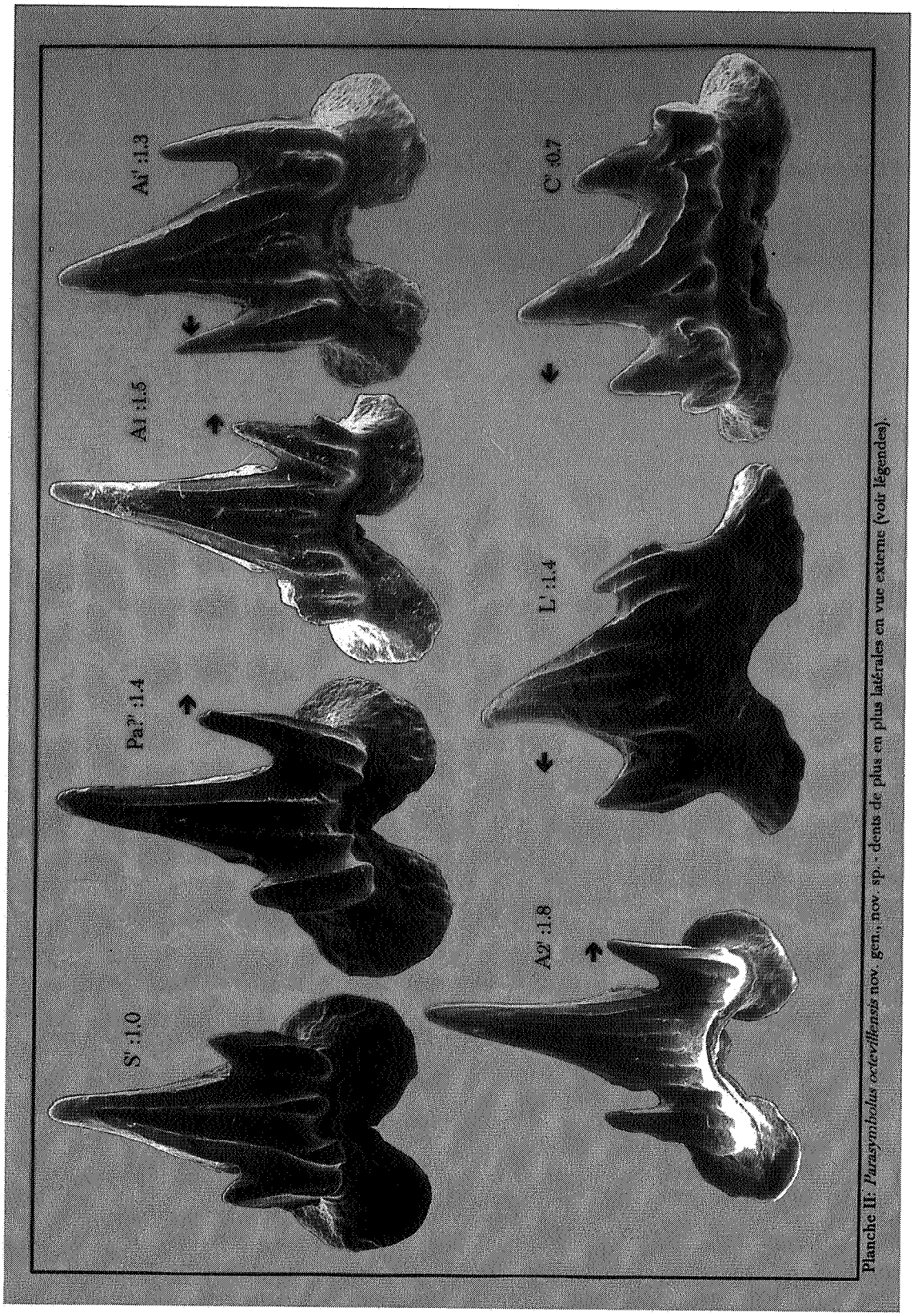


Planche II: *Parasymbolus octovillensis* nov. gen., nov. sp. - dents de plus en plus latérales en vue externe (voir légendes).

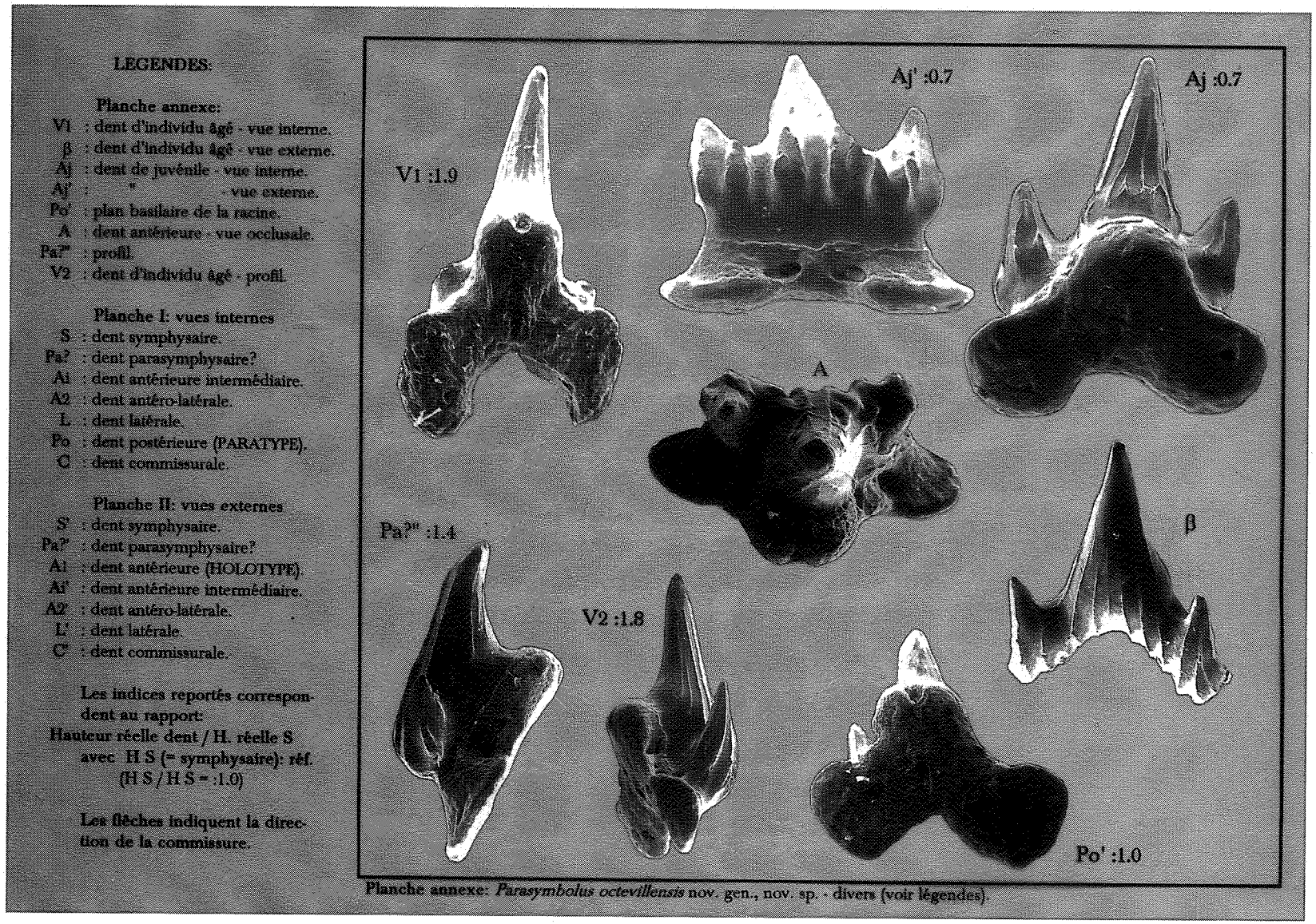


Planche annexe: *Parasymbolus octevillensis* nov. gen., nov. sp. - divers (voir légendes).

The palaeospinacid shark "*Synechodus*" *jurensis* SCHWEIZER, 1964 from the Late Jurassic of Germany

by C.J. DUFFIN (*)

Abstract : "*Synechodus*" *jurensis* SCHWEIZER, 1964, known on the basis of a single specimen from the Plattenkalk (Tithonian, Late Jurassic) of Nusplingen (Germany), is redescribed. Special attention is paid to the ontogenetic and non-linear gradient monognathic heterodonty. From these descriptions it is concluded that the specimen should be allocated to the genus *Paraorthacodus* GLYCKMAN, 1957. *P. jurensis* fed on the small chimaeroid *Ischyodus avitus* which it captured head first.

Keywords: Elasmobranchii, Odontology, Upper Jurassic, Germany.

Résumé : "*Synechodus*" *jurensis* SCHWEIZER, 1964, connu par l'unique spécimen découvert dans le Plattenkalk (Tithonien, Jurassique terminal) de Nusplingen (Allemagne), est réexaminé.Une attention toute particulière a été apportée à l'étude de sa dentition.Celle-ci présente une hétérodontie monognathique légère, à la fois ontogénique et non-linéaire.De cet examen, il apert que l'espèce pourrait être attribuée au genre *Paraorthacodus* GLYCKMAN, 1957. *P. jurensis* se nourrissait entre autre d'une petite chimère, *Ischyodus avitus*, qu'il capturait tête la première.

Mots-clefs: Elasmobranchii, Odontologie, Jurassique Supérieur, Allemagne.

Kurzfassung : "*Synechodus*" *jurensis* SCHWEIZER, 1964, bekannt durch ein einzelnes Exemplar aus dem Plattenkalk (Tithon, Oberer Jura) von Nusplingen (Deutschland) wird erneut beschrieben. Besondere Aufmerksamkeit gilt der ontogenetischen und nicht-linear laufenden monognathischen Heterodontie. Auf der Grundlage der Beschriebung wird gefolgert, dass die Individuum der Gattung *Paraorthacodus* GLYCKMAN, 1957 zuzuweisen ist *P. jurensis* frass den kleineren Chimaeriden *Ischyodus avitus*, der mit dem Kopf zuerst gefangen wurde.

Schlüsselwörter: Elasmobranchii, Odontologie, Ober Jura, Deutschland.

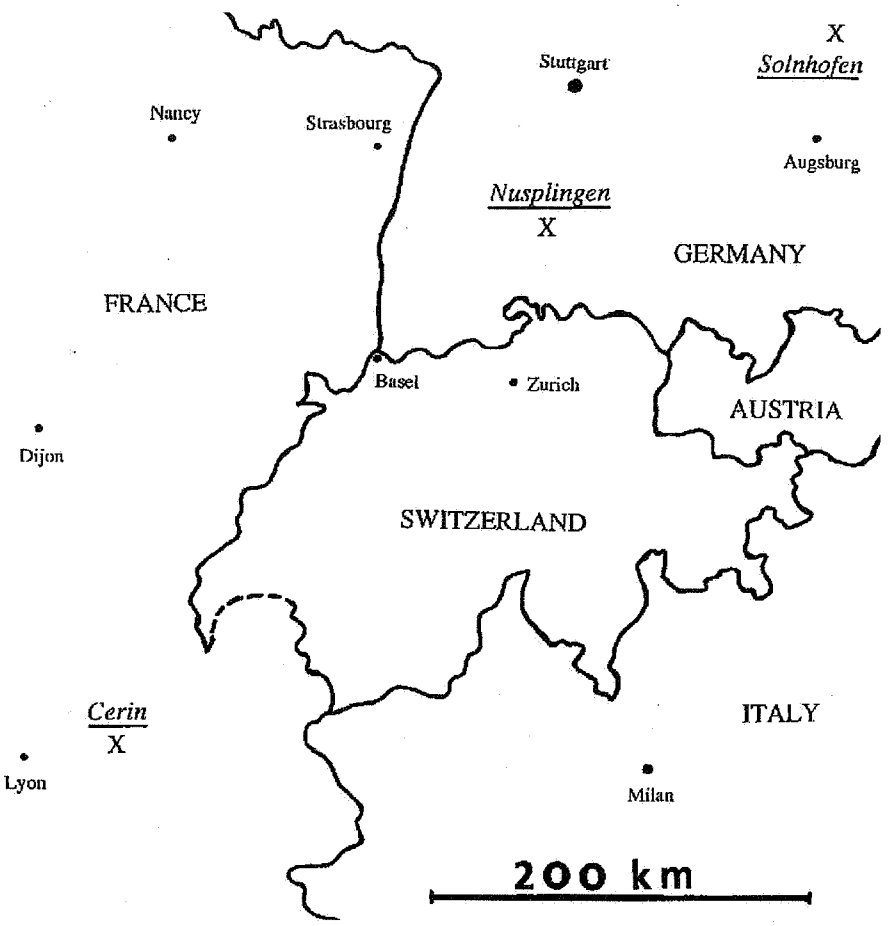
(*) C.J. DUFFIN, collaborateur du Service Géologique de Belgique,113 Shaldon Drive, MORDEN, Surrey SM4 4BQ, England.

1. INTRODUCTION

The lithographic limestones (Plattenkalk; Tithonian, Upper Jurassic) of the Solnhofen area in Bavaria, southern Germany have long been famous as a Lagerstätte containing a diverse vertebrate and invertebrate fauna (cf. BARTHEL, 1978; BARTHEL, SWINBURNE & CONWAY MORRIS, 1990). Similar fossiliferous Late Jurassic limestones are known from Nusplingen (Plattenkalk) in Württemberg (southern Germany; SCHWEIZER 1964), and Cerin in the Departement Ain, eastern France (THIOLLIERE, 1850; SAINT-SEINE, 1907) (Figure 1). Amongst the fossils described from these localities are a number of sharks and chimaeroids. These have received increasing attention recently with the discovery of Jurassic microvertebrate faunas. Shark teeth and holocephalan tooth plates often dominate such faunas, introducing the necessity for close comparison with articulated material.

The object of the present paper is to briefly review "*Synechodus*" *jurensis* SCHWEIZER, 1964, paying special attention to the dentition. This taxon is known on the basis of a single specimen from the Nusplingen Plattenkalk (Tithonian) of Baden-Württemberg, southern Germany. The accompanying fauna (SCHWEIZER, 1964) comprises the following sharks, rays and chimaeroids :

Heterodontus falcifer (WAGNER)
Notidanus serratus FRAAS
Notidanus intermedius WAGNER
Notidanus muensteri AGASSIZ
Sphenodus macer (QUENSTEDT)
Palaeoscyllium formosum WAGNER
Squatina acanthoderma FRAAS
Belemnobatis sismondae THIOLLIERE
Ischyodus schuebleri QUENSTEDT
Ischyodus avitus (VON MEYER)



Text-figure 1. Map to show the relative locations of the three Plattenkalk Lagerstatten cited in the text (Solnhofen, Nusplingen and Cerin)

2. SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Superclass Chondrichthyes HUXLEY, 1880
Class Elasmobranchii BONAPARTE, 1838
Cohort Euselachii HAY, 1902
Subcohort Neoselachii COMPAGNO, 1977
Superorder, Order, and Suborder incertae sedis

Family Palaeospinacidae REGAN, 1906

Synonymy : 1947 Synechodontidae; CASIER.
1960 Synechodontidae; SCHWEIZER.

Composite genera : *Synechodus, Paraorthacodus*

Genus *Paraorthacodus* GLYCKMAN, 1957

Diagnosis : Palaeospinacid shark with teeth in which the central cusp and lateral cusplets are sharply pointed, conical and well separated. joined on the crown by only a thin strip of enameloid. The labial crown base does not overhang the crown/root junction, ie. the labial faces of crown and root are flat and continuous in the same plane. The labial root face is deep. In posterior teeth the lateral cusplets remain high, upwardly-directed and relatively pointed. Extreme posterolaterals show lowering of the central cusp and lateral cusplets. The parasymphyseal teeth are greater than half the mesiodistal length of the anterolaterals.

Remarks : The genus was originally erected to accommodate what GLYCKMAN (1957) considered to be a distinct tooth morphotype originally described as *Synechodus recurvus* TRAUTSCHOLD, 1877. He later (GLYCKMAN, 1960: 166) described a second species, *Paraorthacodus turgaicus* from the Russian Paleocene. Although there has been much subsequent confusion and debate over the validity and distinction of *Synechodus* and *Paraorthacodus* from *Palaeospinax*, this division of the palaeospinacids has been generally accepted in several major reviews (CAPPETTA, 1973, 1987; HERMAN, 1977; but see THIES, 1991). More detailed treatment of this topic is outside the scope of the present paper, but is considered more fully by DUFFIN & WARD (in press), who note that *Palaeospinax* should be considered as a *nomen dubium.*

Paraorthacodus jurensis (SCHWEIZER, 1964)

1964 *Synechodus jurensis* SCHWEIZER; SCHWEIZER, 63, pl. 7 figs. 1-9. pl. 8 figs 5-6.
1973 *Synechodus jurensis*; REIF, 9, figs. 7e-k.
1979 *Synechodus jurensis*; REIF & GOTO, fig. 2e.
1985 *Synechodus jurensis*; MAISEY, 15.
1985 *Synechodus jurensis*; REIF, text-fig. C(e).

Diagnosis : Species based upon an articulated but incomplete single specimen. The vertebrae are of the radial asterospondylous type. The dentition shows non-linear gradient monognathic heterodonty. The upper parasymphseal teeth are symmetrical with three pairs of lateral cusplets, and a high upright central cusp bearing finer, non-bifurcating vertical ridges on the lower half of the labial face. Anterolateral teeth are asymmetrical with a distally inclined central cusp. Posterolateral teeth are symmetrical. Posterolateral teeth have a low central cusp with mesial inclination; there are two distal lateral cusplets but no mesial lateral cusplets. A double row of short vertical ridges is developed on the mesial part of the labial crown face in posterolateral teeth. Extreme posterolateral teeth have no central cusp or lateral cusplets.

Holotype : GPIT Pi 1210/1, the articulated remains the anterior part of a fish. The specimen is held in the Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, University of Tübingen, Sigwartstrasse 10, D-7000 Tübingen, Germany.

Locality : "Nusplingen". Nusplingen is a village 19km west of Rottweil in the Swabian Alps (Figure 1). Athough some material was collected from the area as early as 1830, the bulk of the more significant finds was made in the interval between about 1870 and 1920 (R. WILD, personal communication). TEMMLER (1960) shows that the WeissJura Zeta 1 limestone outcrops between Nusplingen and Egesheim on the Westerberg and Grosse Kirchbuhe hills, as well north of Egesheim. Both of the aforementioned hills are dotted with small pits and quarries originally worked for local roofing slates (with only limited success). It is not clear from the literature as to the precise locality from which *P. jurensis* was collected. One quarry, owned by the Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg remains open (Topographische Karten 7819 Messtetten - R.3491 375; H. 4831 775).

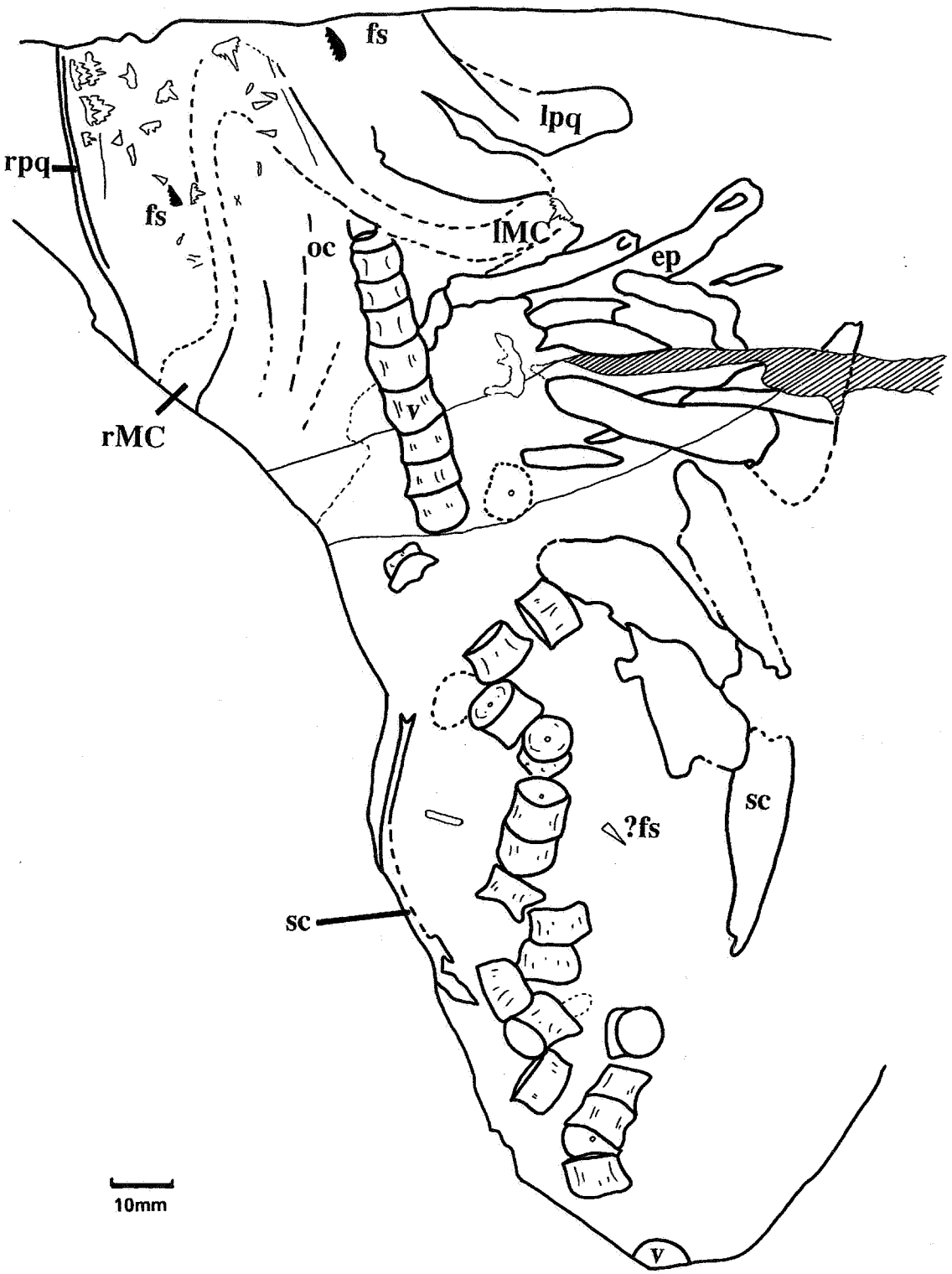
Horizon : Bed G, Plattenkalk, (oberen weiss Jura zeta 1) (cf. ALDINGER 1930:258 for stratigraphic profile).

Age : Tithonian, Late Jurassic.

Lithology : evenly-bedded, finely laminated lithographic limestone, 70cm thick (ALDINGER 1930).

DESCRIPTION.

The specimen is preserved in ventral view on a limestone block (without counterpart) and is dorso-ventrally flattened (Plate 1, Text-figure 2). 293mm of the anterior part is present, including the posterior part of the palatoquadrates, the meckelian cartilages, parts of the dentition, the branchial skeleton, scapulocoracoid, anterior part of the vertebral column, and possibly part of a dorsal fin spine. The snout, branchial skeleton of the right side and the posterior part of the fish are all missing.



Text-figure 2. Outline drawing of GPIT Pi 1210/1, the HOLOTYPE of *Paraorthacodus jurensis* (SCHWEIZER, 1964) from the Plattenkalk of Nusplingen to show distribution of anatomical characters. Abbreviations : ep - epibranchials; fs - fin spine tip from *Ischyodus avitus*; ?fs - possible fin spine; lMC - left meckelian cartilage; lpq - left palatoquadrate; rMC - right meckelian cartilage; rpq - right palatoquadrate; sc - scapulocoracoid; v - vertebra.

1. Vertebrae

The first nine vertebrae ("v" in Text-figure 2) are preserved in an articulated row, but vertebrae 11 to 29 are mildly disarticulated. Vertebra 1 is partly obscured by sediment. Vertebra 2 measures 6mm anteroposteriorly and 7mm across the lateral diameter. For comparison, vertebra 28 is 10mm anteroposteriorly, and vertebra 25 is 11mm across the diameter. Each vertebra is amphicoelous with a central notochordal canal of diameter 1.5mm. Vertebrae 10 (SCHWEIZER 1964, plate 7 figure 8) and 13 are broken and have been lightly polished to reveal internal organisation. They show clearly the circular inner notochordal calcification and the outer secondary calcifications. These latter structures are radiating and bifurcate centrifugally but do not invade the dorsolateral and ventrolateral uncalcified areas. This means that the vertebral structure corresponds to the radial asterospondylous type of WHITE (1937)(cf. also HASSE, 1879). Only the distal tip and inner lateral margins of the right scapulocoracoid (sc) are present. The left scapulocoracoid is virtually complete, measures over 100mm in length and lies with its proximal portion next to the 8th vertebra.

2. ? Finspine

Adjacent to vertebra 15 there is a small (5.5mm long) elongate triangular structure (SCHWEIZER, 1964 plate 7 figure 9) which SCHWEIZER interprets as a dorsal fin spine (?fs). The surface of the structure is broken revealing a longitudinal central canal. There is insufficient information present, however, to be confident of its identity.

3. Branchial skeleton

The branchial skeleton is visible on the left side with fragments of at least 5 gill arches. The epibranchials (ep) are slender and elongate (up to 52mm in length).

4. Jaws

The proximal 75mm of the right palatoquadrate (rpq) and 49mm of the left palatoquadrate (lpq) are preserved, together with some 75mm of the left and right Meckelian cartilages (MC). The meckelian symphysis is missing.

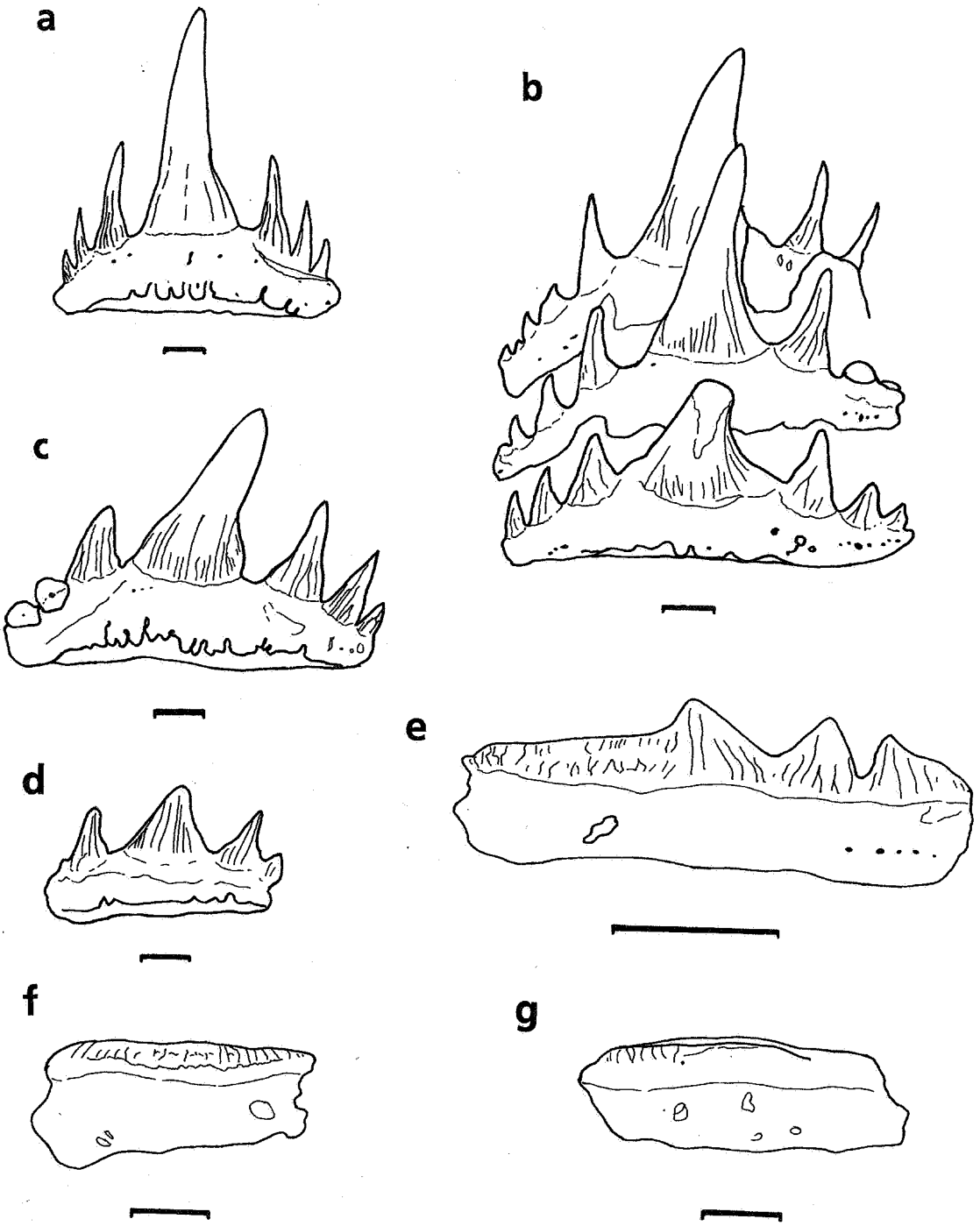
5. Dentition

Certain parts of the dentition are articulated and preserved with no post-mortem displacement (Plate 2); 3 lateral tooth rows of the right upper dentition are located close the margin of the block giving way to a jumbled mass of disarticulated upper and lower teeth medially. The derivation of some of the disarticulated teeth is possible to judge from their position and orientation. One upper symphyseal tooth is preserved medially close to the edge of the block (Plate 2; Text-Figure 3a). Some extreme posterior and posterolateral teeth lie on the proximal labial border of the right Meckel's cartilage. Most of the teeth are preserved in labial view, but some crowns and roots partially buried in sediment present the lingual surface for examination.

The symmetrical upper symphyseal tooth (Text-figure 3a; SCHWEIZER, 1964 fig. 1B, pl. 7 fig. 5) is preserved in labial view, and measures 7mm high and 7mm mesiodistally. The central cusp is high (5mm, as measured from the crown/root junction), upright and slender. The ratio of the central cusp height to length of its slightly expanded base is 1:0.41. Sparse, moderately fine, non-bifurcating vertical ridges ascend the cusp from a point just above the crown/root junction, terminating less than half the distance to the cusp apex.

Each of the three pairs of lateral cusplets is upright and slender, with a slightly expanded base. The first lateral cusplet is half the height of the central cusp, the second a quarter, and the third less than one-tenth. Coarse vertical ridges originating at the crown/root junction ascend the lateral cusplets, occasionally converging apically. They are more closely spaced than those on the central cusp. They are also longer, most terminating around two-thirds of the way up the labial side of the cusplet, and occasionally bifurcate basally.

The central cusp is strongly separated from the first lateral cusplet pair. The lateral cusplets themselves are also quite well separated at their bases. The enameloid covering the crown does not extend over the root surface to join adjacent cusplets and the central cusp. The crown/root junction is slightly incised. The lateral heels of the crown do not overlap the root.



Text-figure 3. Teeth of *Paraorthacodus jurensis* (SCHWEIZER, 1964) from the Late Jurassic of Nusplingen. a, upper symphyseal tooth in labial view; b, right upper anterolateral teeth, probably from row V, fully articulated and in labial view;. The functional tooth is the bottom-most one of the three; c, a right upper anterolateral tooth, probably from row VI, in labial view; d, a right upper lateral tooth, probably from row VII, in labial view; e, a ?right lower posterolateral tooth in labial view; f, an extreme posterolateral tooth in labial view; g, an extreme posterolateral tooth in labial view. Scale bar = 1mm throughout.

The labial root wall is of moderate depth, comprising just less than one fifth of the total tooth height, and slightly convex in an apico-basal direction. The basolabial margin is slightly arched mesiodistally. A row of vascular foramina enter the root along the basolabial margin, leaving pillars of root tissue between them. The basal face of the root is concave.

An articulated group of right upper anterolateral teeth is present on the palatoquadrate ramus toward the edge of the block (Text-figure 3b; Plate 2). Three tooth rows are represented (probably rows V to VII on the basis of extrapolation from tooth sizes and the judged position of the symphysis). Three teeth are present in Row V (Text-figure 3b), two in Row VI (Text-figure 3c) and one in Row VII. Each of the teeth represented in this region are asymmetical. In Row V the central cusp is distally inclined at 15° from the vertical; this increases to 25° from the vertical in rows VI and VII.

The teeth in row V are interesting in that they demonstrate small changes due to ontogeny. The functional tooth has the central cusp tip blunted by considerable antemortem wear, while the central cusp on the two succeeding teeth is pristine. The functional tooth has 3 lateral cusplets distally, as does each of the succeeding teeth. The three lateral cusplets mesial to the central cusp in the functional tooth give way to four and then five mesial cusplets in the later teeth. Furthermore. these cusplets tend to be slightly higher and more slender than those in the worn tooth. The precise number and extent of the vertical ridges varies from one tooth to the next, although in all cases the ornamentation is more extensive on the lateral cusplets than on the central cusp, with ridge bifurcation being uncommon.

The teeth of Row VI show a return to 3 mesial and 3 distal lateral cusplets, although the central cusp is slightly lower.

The tooth from Row VII (Text-figure 3d) is smaller than those of Rows V and VI both in terms of height and mesiodistal length. The central cusp is reduced to half the height of the tooth (as opposed to over two-thirds in the teeth of Rows V and VI), although this is accentuated by some antemortem wear. The lateral cusplets therefore appear relatively higher than in the teeth of the preceding rows. Lateral cusplet number is reduced to two pairs in this tooth.

Some posterolateral teeth (probably one from the lower dentition, and one from the upper, on the basis of attitude) are illustrated in Text-Figure 4. These teeth are almost symmetrical with a comparatively low (one half to two-thirds total tooth height) central cusp flanked by two lateral cusplet pairs. The vertical ridges on the central cusps of these teeth are rather longer than is the case for Rows V to VII, extending almost to the cusp apex labially, and approximately half way up the cusp lingually. Tooth length has diminished to 4mm.

A tooth from an even more posterolateral position (presumed to be from the right lower dentition) is illustrated in Text-figure 3e. 3.3mm in length, this tooth is exposed in labial view, and shows considerable contrast to more anterior teeth. The coronal profile is very low. The central cusp is squat, triangular with a slight mesial inclination. and forms half the total height of the tooth. The vertical ridges which ornament it terminate just below the cusp apex.

Two lateral cusplets are present distally; their bases are confluent with each other and with the central cusp. The first lateral cusplet is almost the same height as the central cusp, and inclined slightly distally. The second lateral cusplet is very slightly lower than the first, is upright, but has a very long base.

No mesial lateral cusplets are present. Instead, there is a long, low ridge surmounted by the occlusal crest. A horizontal longitudinal depression extends for the greater part of the mesial half of the tooth, effectively dividing this part of the crown into upper and lower halves. Vertical ridges arise from just above the crown/root junction along the length of the tooth. They are slightly more numerous mesially, and show more common bifurcation than is the case with more anterior teeth. Those vertical ridges on the mesial heel extend all the way to the occlusal crest. Those located closer to the central cusp terminate at the longitudinal depression. A second set of vertical ridges is then developed on the upper part of the labial crown face, attaining the occlusal crest.

The root is also modified in comparison to more anterior teeth. The labial face is relatively much deeper, and the impression is gained that the root as a whole is much more labio-lingually compressed, directly underlying the crown. Vascular foramina do not enter along the baso-labial border, but form an impersistent row almost half way up the labial root face. The baso-labial margin is straight, rather than arched, and no pillars of root tissue are developed between adjacent foramina.

The crown/root junction is minimally incised; the lateral heels overlap the junction to a small extent.

Several extreme posterolateral teeth are present on the block (Text-figures 3f, g). In these teeth, the coronal profile is very low; there is no sign of a central cusp or lateral cusplets. The occlusal crest forms the highest part of the crown. Crown depth is less than one third total tooth height. Fairly fine vertical ridges arise from the crown shoulder, at which a longitudinal ridge passes along the greater part of the crown length.

6. Heterodonty.

From the above descriptions, the heterodonty showed by this specimen of *Paraorthacodus jurensis* can be summarized as follows :

(1) Ontogenetic heterodonty.

Appreciation of this type of heterodonty is limited, being confined to only three successive teeth in Row V. Teeth in the same row have constant degrees of central cusp and lateral cusplet inclination. However, degree of crown asymmetry increases with age at functional use insofar as the number of mesial lateral cusplets increases from 3 to 5, while the number of distal cusplets is a constant 3. Lateral cusplets in later teeth tend to be slightly higher and more slender than examples which become functional earlier in life.

(2) Dignathic heterodonty.

There is no evidence of dignathic heterodonty in the dentition of this specimen, so far as can be judged from the teeth which are visible.

(3) Monognathic heterodonty.

Considerable monognathic heterodonty is present, best conforming to the non-linear type designated by DUFFIN & WARD (1983). Changes taking place from the symphysis. posteriorly through the dentition include the following :

(a) Increase in tooth length (mesiodistal) from 7mm in symphyseals, to 7.5mm in anterolaterals, and then decreasing to 3mm in extreme posterolaterals.

(b) Symphyseal teeth symmetrical, giving way to asymmetrical anterolaterals, returning to symmetrical form by about Row XII. Thereafter, asymmetry is re-established, followed by a return to full bilateral symmetry in extreme posterolaterals.

(c) Central cusp upright in symphyseal teeth, showing progressive increase in distal inclination (to a maximum of about 25 from the vertical in Row (VI), Central cusp upright in Row VII. becoming slightly mesially inclined in posterolaterals.

(d) Increase in tooth height from symphyseal teeth to anterolaterals, and then progressive reduction in coronal profile to extreme posterolaterals.

(e) Increase in central cusp height from symphyseal teeth to anterolaterals, and then progressive reduction in posterolaterals, until completely lost in extreme posterolaterals.

(f) Loss of mesial lateral cusplets in posterolaterals; loss of all lateral cusplets in extreme posterolaterals.

(g) Increase in extent of ornamentation of central cusp from sparse vertical ridges terminating around half way up the cusp in symphyseal teeth, to more numerous striations in anterolaterals, through to vertical ridges which terminate just below the cusp apex in posterolaterals.

(h) Lateral heels do not overlap crown/root junction, except to a small extent in some posterolateral teeth.

(i) Depth of labial root face increase from one quarter total tooth height in symphyseal teeth, to one third total tooth height in anterolaterals and one half total tooth height in extreme posterolaterals.

(j) Entrant vascular foramina perforate the root at the baso-labial root border in symphyseals and anterolaterals, but are located mid way up the labial root face in posterolaterals.

(k) Baso-labial root border arched in symphseal and anterolateral teeth, but straight in posterolaterals.

(l) Basal root face concave labiolingually, with elongate, sub-horizontal vascular foramina in symphyseal and anterolateral teeth. Basal root face flat in posterolaterals.

(m) Root lingually extended beneath the crown in symphyseal and anterolateral teeth, but directly underlying the crown in posterolaterals.

7. Dermal denticles.

The scales of *P. jurensis* have been briefly described by REIF (1973) and figured by REIF (1973, figs. 7e-k), REIF & GOTO (1979, fig. 2e) and REIF (1985, text-figure 1C(e)). The scales belong to the placoid morphotype, comprising a tetraradiate base connected to a posteriorly-directed cuspidate crown by a short neck or pedicel. The crown is ornamented by longitudinal ridges.

Scales near the mouth have a single median, posteriorly-directed cusp. The lateral wings of the crown are ornamented by at least one and usually two coarse, non-bifurcating ridges which extend from the anterolateral to the posterolateral scale margins in some cases (REIF 1973, fig. 7g). Paired median ridges may extend from the expanded anterior margin of the scale, converging and meeting posteriorly just before the cusp apex. Some scales in this region show shorter median ridges which do not coalesce posteriorly, but which bifurcate anteriorly. The cusp is considerably rounded in these examples (Plate 3, fig. e).

Belly scales show a more complex crown ornament (Plate 3, figs.c, d); the central or median ridge extends to the pointed apex of the cusp but trifurcates asymmetrically anteriorly. The lateral wings are surmounted by at least two and often three coarse ridges. A horizontal ridge is developed along the anterior crown shoulder.

Pectoral fin scales are most similar to those of the belly, although the lateral wings are better developed and the posterior cusp not so prominent (Plate 3, figs. a,b). The paired median ridges meet posteriorly and each bifurcates anteriorly. The lateral ridges meet at the cusp apex and also bifurcate anteriorly.

8. ? Food components.

A number of exotic fragments are located within the margins of the buccal cavity. SCHWEIZER (1964: 66) noted the presence of two small fin spine fragments (SCHWEIZER, 1964 plate 7 figs. 2, 7) which he identified as belonging to the small chimaeroid *Ischyodus avitus*. This species is known from Nusplingen and Solnhofen on the basis of a number of articulated specimens (SCHWEIZER, 1964:100, plate 12; DUFFIN, in preparation). MAISEY (1985: 15) comments that at least three fin spine tips are present, ornamented by thin longitudinal ribs on the lateral walls and a row of alternating downturned denticles on the posterior wall. MAISEY concludes that they belong to a hybodont shark, and that "Curiously, apart from the holotype of *H. fraasi*, these finspine fragments, scattered among the visceral skeleton of *S. jurensis*, constitute the only evidence of hybodont sharks in the Solenhofen Limestone" (MAISEY, 1985: 15).

The positions of the two dorsal finspine fragments (fs) are indicated in Text-figure 2. Each is surrounded by mildly disarticulated parts of the dentition. The smaller of the two spines is located in a posterolateral position on the right side, while the larger is close to the edge of the block, in lateral position on the left side. Each flanks and is parallel to the labial margin of the meckelian cartilage.

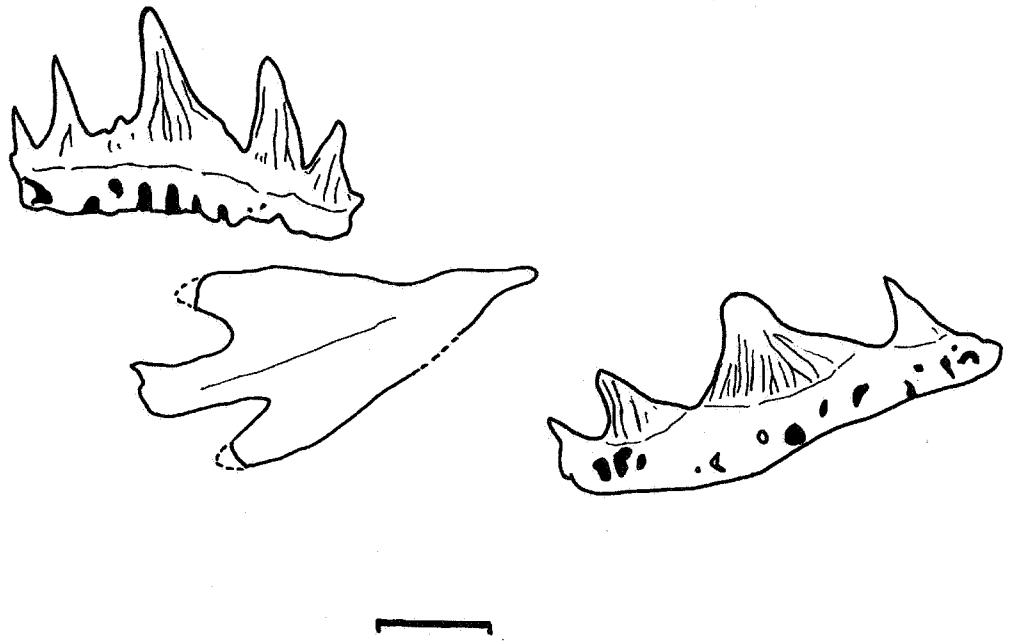
Following an extensive review of Plattenkalk chimaeroids (DUFFIN, in preparation), I concur with SCHWEIZER (1964) as to the identity of the finspines.

In a review of abnormalities in shark dentitions, GUDGER (1938) noted spines embedded in the dermal tissues and jaws of a number of extant sharks. He described sting-ray spines embedded in jaws of the Blacktip Reef Shark, *Carcharhinus melanopterus* (cited by GUDGER as *Carcharhinus commersonii*, but see COMPAGNO, 1980: 487), the Blacktip Shark (*Carcharhinus limbatus*), and the Tiger Shark, *Galeocerdo cuvier* (cited by GUDGER as *Galeocerdo tigrinus*; cf. COMPAGNO, 1980: 503; ANDRE, 1784; cf. also TOMES, 1923; JAMES, 1953: 424 fig. 2). In each of these cases, the stings are not parallel to the jaw axis, but normal or oblique to it.

The chimaeroid spines in the mouth of *P. jurensis*, by contrast, are parallel to the jaw axis. Furthermore, the tip of the sting is directed posteriorly in the mouth of the specimens described by GUDGER (1938), so that the lateral barbs on the spines always point lingually in the mouth of the predator (GUDGER, 1938: 268 figs. 13, 18; ANDRE, 1784 pl. 13). This suggests an attack obliquely or from behind.

The spines of *I. avitus* in the Jurassic specimen are both oriented so that the spine tip is directed toward the symphysis, ie. the spine denticles are directed posteriorly in the mouth of the fish. This suggests that *P. jurensis* took the chimaeroid prey in a head-on attack.

I. avitus has only one dorsal fin spine (MEYER, 1862), so the presence of two such structures in the buccal area is strong evidence that *P. jurensis* commonly preyed upon the chimaeroid. As in extant members of the Chimaeridae, *I. avitus* was probably an opportunistic bottom feeder, capable of only slow swimming speeds using its whiplash tail. Mature individuals of *I. avitus* measured up to 36cm long, as opposed to approximately 60cm for *P. jurensis*. The spines are incomplete, being broken at the base, so it is not possible to determine with certainty the maturity of the prey specimens; it is probable that they are the remains of juveniles.



Text-figure 4. Two posterolateral teeth of *Paraorthacodus jurensis* (SCHWEIZER, 1964) from the right side (probably one upper and one lower) with an associated trifid dermal scale of *Ischyodus avitus* in basal view. The group is located in a right posterolateral position on the block (cf. X in Text-figure 2). Bar scale = 1mm.

A further structure in the oral cavity, overlooked by previous authors, is a flat trifid plate measuring 3mm in length, located in a posterolateral position, amongst some mildly disarticulated teeth, slightly to the right of the midline (Text-figures 2, 4). This structure is almost certainly one of two denticle-like structures found between the dorsal fin and the caudal fin in the dorsal midline of chimaeroids. *I. avitus* has at least five such structures; two are located just behind the dorsal fin, and the other three at a break in the caudal fin, some 30% along its length.

The anterior part of the denticle base is directed posteriorly within the oral cavity of *P. jurensis*, providing further confirmation of the mode of feeding.

3. DISCUSSION

The teeth of *Paraorthacodus* are distinguished from those of *Synechodus* primarily on the following characters:

1. The cusps are well separated on the crown in *Paraorthacodus*, whereas they are not so in *Synechodus*.
2. The root and crown are flush in the same plane labially in *Paraorthacodus*. whereas the labial crown base overhangs the crown/root junction in *Synechodus*.
3. In *Paraorthacodus* the parasymphseal teeth are greater than half the length of the anterolaterals, whilst they are less than half the length of anterolaterals in *Synechodus*.

The teeth of *Paraorthacodus jurensis* described above agree with the generic definition of *Paraorthacodus* on all three counts.

From a review of palaeospinacid sharks based upon the Sinemurian (Early Jurassic) material of Lyme Regis (Dorset, England), DUFFIN & WARD (in press) have compiled the following list of nominal species for *Paraorthacodus*. intended to act as a basis for subsequent discussion :

P. kruckowi (THIES, 1983); Jurassic, Upper Aalenian.
P. sulcatus (DAVIS, 1888); Late Cretaceous, Campanian.
P. conicus (DAVIS, 1890); Late Cretaceous, Campanian.
P. andersoni (CASE, 1978); Late Cretaceous, Campanian.
P. striatus (CASE, 1978); Late Cretaceous, Campanian.
P. recurvus (TRAUTSCHOLD, 1877); Late Cretaceous, Senonian.
P. validus (CHAPMAN, 1918); Late Cretaceous, Senonian.
P. nerviensis (LERICHE, 1911); Late Cretaceous, Senonian-Maastrichtian.
P. patagonicus (AMEGHINO, 1893); Late Cretaceous.
P. hesbayensis (CASIER, 1903); Palaeocene, Thanetian.
P. subulatus (LERICHE, 1951); Palaeocene, Thanetian.
P. clarkii (EASTMAN, 1901); Palaeocene, Thanetian.
P. eocaenus (LERICHE, 1902); Palaeocene, Thanetian.
P. turgaicus (GLYCKMAN, 1960); Palaeocene, Thanetian.

It should be noted that HERMAN (1977: 39) has argued that *P. turgaicus* is a junior synonym of *P. eocaenus*, and that *P. subulatus* is a junior synonym of *P. hesbayensis* (HERMAN, 1977: 37). Also, the description and illustrations of *P. validus* given by CHAPMAN (1918) are insufficiently detailed to be of use in making comparisons.

The clearest differences between the teeth of *P. jurensis* and those of other species currently assigned to the genus are concerned with central cusp ornamentation. The teeth of *P. jurensis* have fine, generally non-bifurcating vertical ridges confined to the basal part of the central cusp. This contrasts with the condition in the following species, in which the vertical ridges are either much longer (1), coarser (2). more densely packed (3) or show common bifurcation (4)

P. kruckowi - (1) (4) - cf. THIES (1983 pl. 2, figs 1-2).
P. sulcatus - (2) (3) - cf. DAVIS (1888).
P. conicus - (2) (3) - cf. SIVERSON (1989, MS pl. 4).
P. hesbayensis - (1) (2) - cf. HERMAN (1977, pl. 1, fig. 10).
P. striatus - (2)(3)(4) - cf. CASE (1978, pl. 2, fig. 4).
P. clarkii - (1) (3) - cf. EASTMAN (1901 pl. 10, fig.5).
P. eocaenus - cf. CASIER (1967, pl. 5, figs 12-23), HERMAN (1977: 38 pl.1, fig. 11).
P. andersoni - (2)(3)(4) - cf. CASE (1978, pl. 2, figs. 2-3).
P. patagonicus - (2)(3)(4) - cf. DUFFIN & WARD (in press, text-fig. 2d).

The following species have no vertical ridges on the labial face of the central cusp :

P. nerviensis - cf. HERMAN (1977: 31 pl. 1, fig. 6).
P. recurvus - cf. DUFFIN & WARD (in press, text-fig. 2b).

The bulk of the species listed above is based upon small numbers of isolated teeth with little characterisation of heterodonty. Where variation is known to any degree, there appears to be reduction in size of the central cusp, lowering of the crown profile, some distal inclination of the central cusp, plus increasing coarseness, density and length of vertical ridges, moving posteriorly thrugh the dentition. This is the case with the teeth of *P. jurensis* and those of *Synechodus* spp.

The posterolateral teeth of *P. jurensis* are unique amongst palaeospinacids. however, in retaining a low central cusp and distal lateral cusplets, but suppressing mesial lateral cusplets.

4. ACKNOWLEDGMENTS

I am particularly grateful to Prof. Dr. F. WESTPHAL (Tübingen) for his permission to study the holotype of *P. jurensis*, and for his patience during the excessive gestation period of the study. I have benefitted greatly

from discussions with D.J. WARD (Orpington), who critically reviewed the manuscript, and Dr. M. SIVERSON (Lund). Prof. Dr. W.-E. REIF (Tübingen) kindly provided prints of the photographs of *P. jurensis*. Dr. R. WILD (Stuttgart) showed me great hospitality on my visits to Germany and discussed various aspects of Plattenkalk faunas.

5. BIBLIOGRAPHY

ALDINGER, H. (1930).- *Über die Entstehung der Kalkschiefer des oberen weissen Jura von Nusplingen in Württemberg*. Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **1930**: 257-267, 6 figs. Stuttgart.

AMEGHINO, F. (1893).- *Sobre la presencia de vertebrados de aspecto Mesozoico, en el Formacion Santacrucena de la Patagonia Austral*. Revista del Jardin Zoologico de Buenos Ayres, **1**: 76-84. Buenos Aires.

ANDRE. W. (1784). - *A Description of the Teeth of Anarrhichas lupus to which is added an Attempt to Prove that the teeth of Cartilaginous Fishes are Perpetually Renewed*. Philosophical Transactions of the Royal Society, **70**. London.

BARTHEL, K. W. (1978.- Solnhofen. Ein Blick in die Erdgeschichte. 393 pp., 64 pls., 50 text-figs. Ott Verlag: Thun.

BARTHEL, K. W., SWINBURNE, N. H. M. & CONWAY MORRIS, S. (1990). - Solnhofen. A study in Mesozoic palaeontology. ix + 236 pp. Cambridge University Press: Cambridge.

BONAPARTE, C. L. J. L. (1838).- *Selachorum tabula analytica*. Nuovi Annali delle Scienze Naturali, Bologna. **(1) 2**: 195-214. Bologna.

CAPPETTA, H. (1973). - *Selachians from the Carlile Shale (Turonian) of South Dakota*. Journal of Paleontology, **47 (3)**: 504-514. Chicago.

CAPPETTA, H. (1987). - Handbook of Paleoichthyology Volume 3B: Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. 193 pp., 148 figs. Gustav Fischer: Stuttgart.

CASE, G. R. (1978). - *A new selachian fauna from the Judith River Formation (Campanian) of Montana*. Palaeontographica A, **160 (1-6)**: 176-205, 6 pls. Stuttgart.

CASIER, E. (1943). - *Observations sur la faune ichthyologique du Landénien belge*. Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, **19 (36)**, 15pp. Brussels.

CASIER, E. (1947). - *Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii. 3. Evolution des principaux caractères morphologiques et conclusions*. Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique. **23 (15)**, 45 pp. Brussels.

CHAPMAN, F. (1918). - *Description and revision of the Cretaceous and Tertiary Fish remains of New Zealand*. Wellington Palaeontological Bulletin, **7**, 46 p., 9 pls. Wellington.

COMPAGNO, L. J. V. (1977). - *Phyletic relationships of living sharks and rays*. American Zoologist, **17**: 303-322. Utica, New York.

COMPAGNO, L. J. V. (1980). - FAO species Catalogue. Vol. 4. Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known to date. FAO Fish Synopses, (125) 4, 1-2, 655 pp. Rome.

DAVIS, J. W. (1888). - *On Fossil-Fish Remains from the Tertiary and Cretaceo-Tertiary Formations of New Zealand*. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society. **2, 4 (1)**: 1-62, pls. 1-7. Dublin.

DAVIS, J. W. (1890). - *On the Fossil Fish of the Cretaceous Formation of Scandinavia*. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society. **2, 4 (6)**: 363-434, pls. 38-46. Dublin.

DUFFIN, C. J. & WARD, D. J. (1983). - *Neoselachian sharks teeth from the Lower Carboniferous of Britain and the Lower Permian of the USA.* Palaeontology, **26 (1)**: 93-110, 6 figs., pls 13-10. London.

DUFFIN, C. J. & WARD, D. J. (in press, in this volume) - *The Early Jurassic Palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England.* Belgian Geological Survey, Professional Paper **264**, 45-52.

EASTMAN, C. R. (1901). - In CLARK, W.B. & MARTIN, G.C. The Eocene deposits of Maryland. Maryland Geological Survey. 58-110, pls. 12-15. Baltimore.

GLYKMAN, L. S. (1957). - *On the relationships between the families Lamnidae and Odontaspidae and on new lamnid genera from the Late Cretaceous.* Trudy Geologicheskogo Muzeja imeni "A.P. Karpinskogo". Akademiya Nauk SSSR. **1**: 110-117, 2 figs. Moscow-Leningrad. (In Russian).

GLYCKMAN, L. S. (1964). - Akuly paleogena i ikh stratigraphicheskoeznachenie. Akademii Nauk Soyuza Sovetskikh Sotsialisticheskikh Respublik, 1-228. Moscow.

GUDGER, (1938). - *Abnormal dentition in sharks, Selachii.* Bulletin of the American Museum of Natural History. **73 (2)**: 249-280, 21 figs. New York.

HAY, O. P. (1902). - *Bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America.* Bulletin of the United States Geological Survey. **179**: 1-868. Washington.

HERMAN, J. (1977). - *Les Sélaciens des terrains néocrétacés & paléocènes de Belgique & des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale.* - Mémoires pour servir à l'explication des Cartes géologiques et minières de la Belgique. **15**: 1-405, 25 figs., 21 pls. Brussels.

JAMES, W. W. (1953). - *The succession of teeth in Elasmobranches.* Proceedings of the Zoological Society of London. **123 (2)**: 419-474, pls. 1-12. London.

LERICHE, M. (1902). - *Les Poissons paléocènes de la Belgique.* Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique. **22**: 1-48, pls. 1-3. Brussels.

LERICHE, (1929). - *Les Poissons du Crétacé marin de la Belgique et du Limbourg hollandais (note préliminaire). Les résultats stratigraphiques de leur étude.* Bulletin de la Société Belge de Géologie, de Paléontologie et d' Hydrologie. **37**: 199-299, figs. 1-19. Brussels.

LERICHE, (1951). - *Les Poissons Tertiaires de la Belgique (supplément).* Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. **118**: 475-600, pls. 42-47. Brussels.

MAISEY, J. G. (1985). - *Cranial Morphology of the Fossil Elasmobranch Synechodus dubrisiensis.* American Museum Novitates. **2804**: 1-24, 9 figs. New York.

REGAN, C. T. (1906). - *A Classification of the Selachian Fishes.* Proceedings of the Zoological Society of London. **1906 (2)**:722-758,figs. 115-120. London.

REIF, W.-E. (1973). - *Ontogenese des Hautskelettes von Heterodontus falcifer (Selachii) aus dem Unter Tithon.* Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B. **7**: 1-16. Stuttgart.

REIF, W.-E. (1985). - *Squamation and Ecology of Sharks.* Courier Forschungsintstitut Senckenberg. **78**: 1-255. Frankfurt-am-Main.

REIF, W.-E. & GOTO, M. (1979). - *Placoid scales from the Permian of Japan.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte. **1979 (4)**: 201-207. Stuttgart.

SAINT-SEINE, P., de (1949). - Les poissons des calcaires lithographiques de Cerin (Ain). Nouvelles Archives du Museum d'Histoire Naturelle de Lyon. 71 pp., 4 pls. Lyon.

SCHWEIZER, R. (1964). - *Die Elasmobranchier und Holocephalen aus den Nusplinger Plattenkalken.* Palaeontographica A. **123**: 58-110, pls. 7-12, 14 figs. Stuttgart.

SIVERSON, M. (1989, MS). - *Palaeospinacid selachians from the Late Cretaceous of the Kristianstad Basin, Skane, Sweden.* Examensarbeten 1 Geologi vid Lunds Universitet. **30**, 24pp., 4 pls. Lund.

TEMMLER, H. (1960). - *Über die Schiefer und Plattenkalke des Weissen Jura der Schwabischen Alb (Württemberg).* - Arbeiten der Geologischen-Paläontologischen Institut TH Stuttgart. **43**: 1-106. Stuttgart.

THIES, D. (1983). - *Jurazeitliche Neoselachier aus Deutschland und S-England.* Courier Forschungsinstitut Senckenberg. **58**: 1-116, 11 text-figs. Frankfurt-am-Main.

THIOLLIERE, V. (1854). - Descriptions des Poissons fossiles provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. Ire livraison. 4, 27 pp. 10 pls. Paris.

TOMES, C. S. (1923). - A manual of dental anatomy, human and comparative. 8th Edition. H.W.Marett Tims & C.B. Henry: London.

TRAUTSCHOLD, H. (1877). - *Über Kreidefossilien Russlands.* Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou. **52 (1)**: 332-349, pls. 5-6.



Plate 1. GPIT Pi 1210/1, the HOLOTYPE of *Paraorthacodus jurensis* (SCHWEIZER, 1964) from the Plattenkalk (Late Jurassic) of Nusplingen , Germany. Whole specimen x 1.



Plate 2. GPIT Pi 1210/1, the HOLOTYPE of *Paraorthacodus jurensis* (SCHWEIZER, 1964) from the Plattenkalk (Late Jurassic) of Nusplingen , Germany. Detail of the dentition x3.

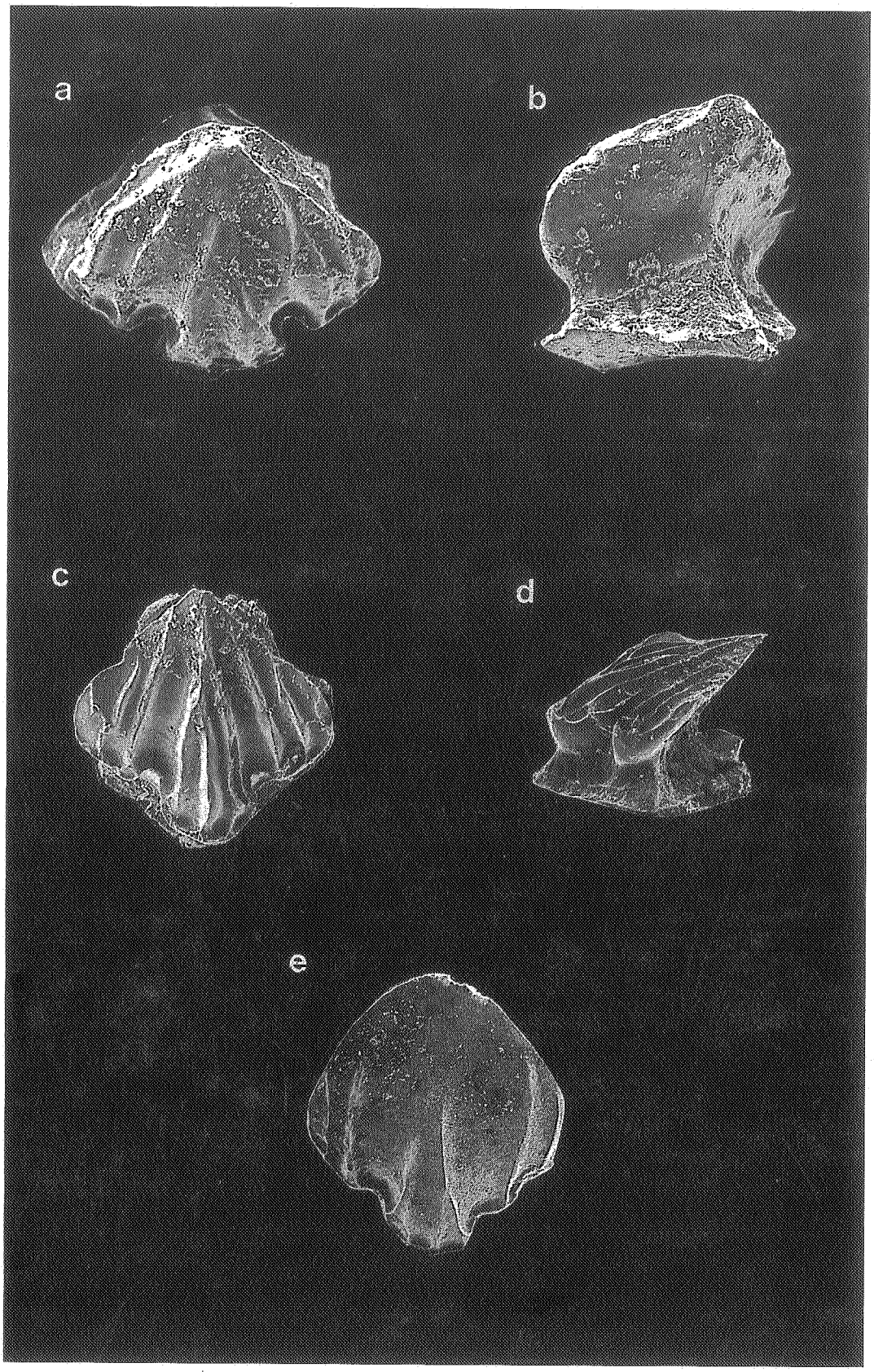


Plate 3. Scales of *Paraorthacodus jurensis* (SCHWEIZER, 1964). a, scale from the pectoral fin in crown view, x200; b, pectoral fin scale in oblique posterior view, x200; c, belly scale in crown view, x200; d, belly scale in oblique lateral view, x160; e, scale from the mouth region, x200.

Fossil Shark Teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco.

by C.J. DUFFIN (*) & Denise SIGOGNEAU-RUSSELL (**)

Abstract : A fossiliferous marine limestone lens within the largely continental "Couches rouges" of the Anoual Syncline (eastern High Atlas Mountains, Morocco) has yielded a rich fauna of therian and non-therian mammals. The accompanying hybodontoid shark teeth are described as *Lissodus marocensis* sp. nov. and *Egertonodus basanus* (EGERTON, 1845). The latter species suggests an age within the Early Cretaceous, most probably Valanginian to Aptian, for the fauna.

Keywords : Euselachii, Odontology, Lower Cretaceous, Morocco.

Résumé : Une couche calcaire marine fossilifère incluse dans la série continentale des "Couches Rouges" du synclinal d'Anoual (Haut-Atlas Oriental, Maroc) a produit une riche faune de mammifères eothériens et thériens. Les requins hybodontoïdes rencensés qui accompagnent ces mammifères sont: *Lissodus marocensis* sp. nov. et *Egertonodus basanus* (EGERTON, 1845). Cette dernière espèce permetterait de proposer un âge compris entre le Valanginien et l'Aptien pour ce niveau.

Mots-clefs : Euselachii, Odontologie, Crétacé Inférieur, Maroc.

Kurzfassung : Eine fossilfuhrende marine Kalksteine-Linse innerhalb der uberwiegend kontinentalen "Couches Rouges" der Anoual-Synkline (ostliche Berge des Hohen Atlas, Marokko) lieferte eine reiche Fauna von Saugetieren (Theria und Nicht-Theria). Die begleitenden Hai-Zahne eines Hybodontiden werden als *Lissodus marocensis* n. sp. und *Egertonodus basanus* (EGERTON, 1845) beschrieben. Die letztere Art deutet ein fruh-kreidezeitliches Alter an, am wahrscheinlichsten, Valangin bis Apt, fur die Fauna.

Schlüsselwörter : Euselachii, Odontologie, Unter Kreide , Morocco.

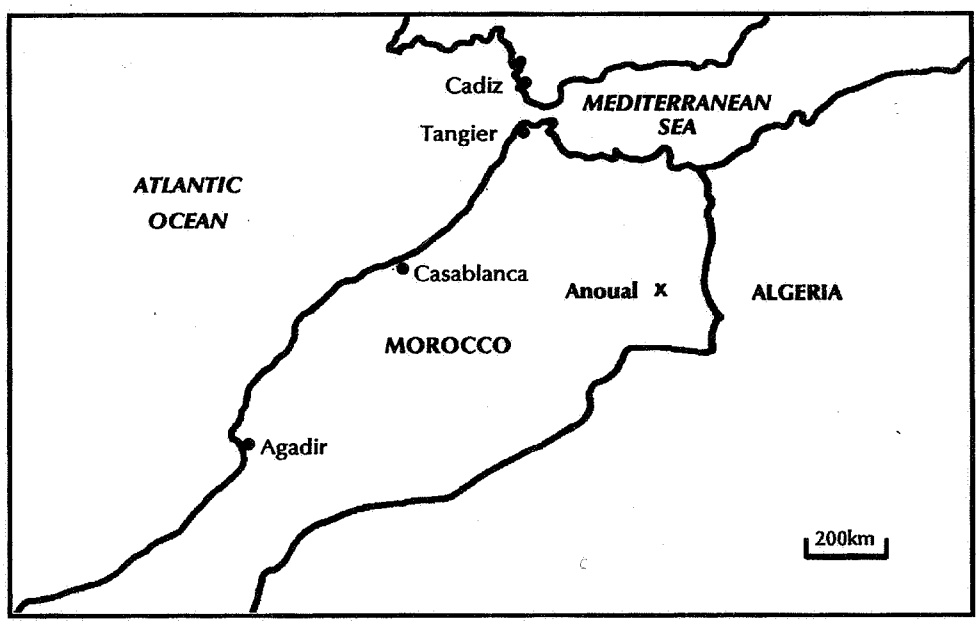
(*) C.J. DUFFIN, collaborateur du Service Géologique de Belgique, 113 Shaldon Drive, Morden, Surrey SM4 4BQ, England.
(**)Denise SIGOGNEAU-RUSSELL, Institut de Paléontologie, Museum National d'Histoire Naturelle, Unité Associée 12 du C.N.R.S., 8 Rue Buffon, F-75005 Paris, France.

1. INTRODUCTION

In 1988 SIGOGNEAU-RUSSELL, MONBARON & RUSSELL published a preliminary report on the first Mesozoic mammals to be discovered in north Africa. The mammals form part of a diverse microvertebrate assemblage from a fossiliferous lens within the "Couches rouges" (DU DRESNAY 1963, 1969) of the Anoual Syncline in the High Atlas of Morocco (Text-figure 1). The sequence was deposited on the margin of the post-Hercynian Saharan Platform, to the south of the Tethyan Ocean (DERCOURT et al. 1985).
The pilot study of SIGOGNEAU-RUSSELL et al. (1988) involved processing approximately 30kg of a highly indurated calcareous sediment with 10% formic acid. The residue was sieved to 0.5mm, picked under a binocular microscope and yielded two mammal teeth. With extension of the study, the following fauna has been obtained from 200kg of matrix (SIGOGNEAU-RUSSELL et al. 1988; SIGOGNEAU-RUSSELL, MONBARON & KAENEL 1990; SIGOGNEAU-RUSSELL 1989, 1991a, 1991b in press):

1. Mammals

-a dryolestoid pantothere: *Docodon perscriptoris* (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1991b)
-a triconodontid
-an amphilestid triconodont
-a ?gobiconodontid
-a ?peramurid
-two tribosphenic mammals: *Tribotherium africanum* (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1991c) and *Hypomylos phelizoni* (SIGOGNEAU-RUSSELL, in press)
-three symmetrodonts: *Thereudon dahmanii* (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1989), *Atlasodon monbaroni* (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1991b) and *Microderson laaroussii* (SIGOGNEAU-RUSSELL, 1991b)



Text-figure 1. Map to show the location of the Anoual Syncline, Morocco.

2. Reptiles

-two crocodilians
-a ramphorhynchoid pterosaur
-ornithischian dinosaurs
-saurischian dinosaur teeth
-a chelonian

3.Amphibians

-an undetermined urodele
-a salamander

4. Fishes

-one semionotid: *Lepidotes* sp.
-pycnodont teeth
-one ?Lepisosteid
-cypriniform remains
-?coelacanths
-osteoglossomorph teeth and scales
-ptychoceratodontid lungfishes
-selachian teeth

A study of the calcareous nannofossils: *Pseudoconus* sp.; *Thoracosphaera* spp.; ?*Eprolithus* sp.; *Nannoconus* sp.; *Polycostella beckmannii* THIERSTEIN, 1971; *Polycostela senaria* THIERSTEIN, 1971; *Micrantholithus obtusus* STRADNER, 1963 and *Watznaueria barnesae* PERCH-NIELSEN, 1968 suggests that the age of the sediments is Early Cretaceous, possibly Berriasian (SIGOGNEAU-RUSSELL, MONBARON & KAENEL, 1990).

The elasmobranch component of the fauna was originally reported as including the hybodont genera *Hybodus* and *Polyacrodus* (SIGOGNEAU-RUSSELL et al., 1990: 470). The material is described below.

2.SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Class Chondrichthyes HUXLEY, 1880
Subclass Elasmobranchii BONAPARTE, 1838
Cohort Euselachii HAY, 1902
Superfamily Hybodontoidea OWEN, 1846

Family Polyacrodontidae GLUCKMAN, 1964

Genus *Lissodus* BROUGH, 1935
Type species : *Lissodus africanus* (BROOM, 1909)

Lissodus marocensis sp. nov.
(Text-figures 2, 3, 4, Plate 1 figures a-e)

Holotype : MCM 108; Institut de Paléontologie, Museum National d'Histoire naturelle, 75005 Paris, France (MNHN), Text-figure 2a-d; Plate 1 figures a-e.

Other material : 22 isolated crown fragments, 13 of which are catalogued together under MCM 111. The following specimens are figured: MCM 101 (Text-figures 3a-c); MCM 102 (Text-figures 3d-g), MCM 103 (Text-figure 3l), MCM 104 (Text-figures 3h-k), MCM 105 (Text-figures 3m-n), MCM 106 (Text-figure 4i), MCM 107 (Text-figures 3o), MCM 109 (Text-figures 4a-d), MCM 110 (Text-figures 4e-h).

Locality : Anoual Syncline, Talsinnt Province, eastern High Atlas Mountains, Morocco, north-west Africa (SIGOGNEAU-RUSSELL, MONBARON & KAENEL, 1990: 471).

Age : ?Berriasian to ?Aptian, Early Cretaceous.

Stratigraphic Unit : sequence B of the "Couches rouges" (SIGOGNEAU-RUSSELL, MONBARON & KAENEL, 1990:472).

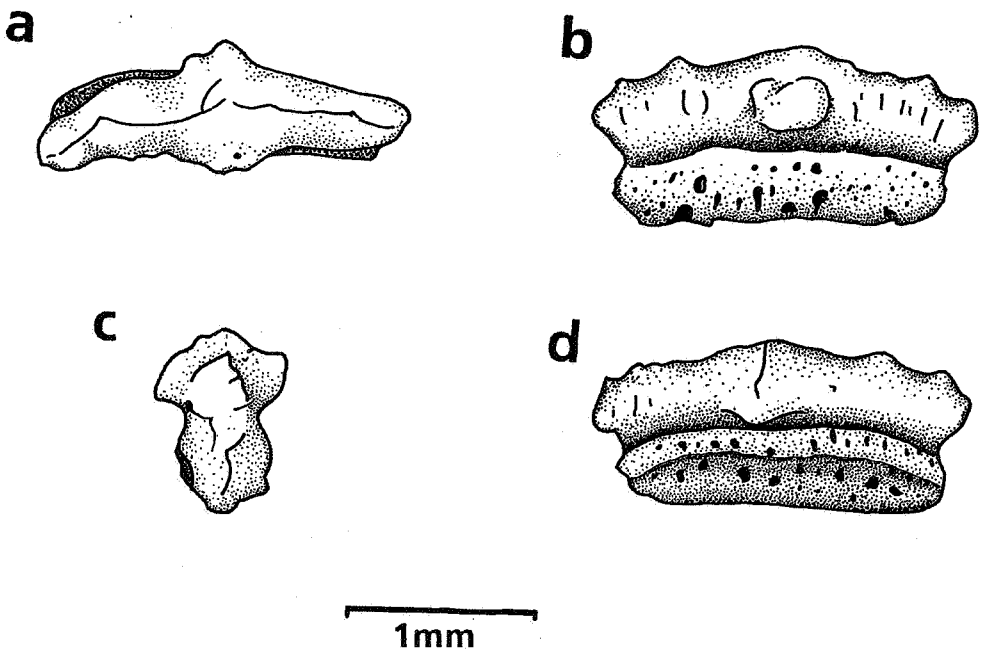
Lithology : Lenticular fossiliferous limestone.

Derivation of name : named after Morocco (=Maroc), the country in which the material was found.

Diagnosis : Teeth of *Lissodus* measuring 1.77mm to 4.26mm in length (mesiodistally). The central cusp varies from low to moderately high and is flanked by up to two pairs of lateral cusplets. The occlusal crest is crenulate in some specimens. The labial peg varies from weak to strong, and is expanded basally in some specimens. It is surmounted by a vertical ridge but lacks an accessory cusplet. Occasional short vertical ridges descend the crown from the central cusp and lateral cusplet apices in some specimens fine, short vertical ridges are present at the labial and lingual crown shoulders. The base of the central cusp may be considerably expanded lingually with an upturned surface bearing a tiny accessory cusplet.

Description of the holotype : MCM 108 (Text-figure 2, Plate 1) is a complete, symmetrical isolated tooth measuring 2.13mm mesiodistally, 0.95mm high and 0.74mm labiolingually. The occlusal crest is moderately well developed. The upright central cusp is low, and flanked by two pairs of very low lateral cusplets, subequal to the central cusp in height. The labial peg is moderately well developed, and flanked by a single labial node (Text-figure 2a, b; Plate 1 figure c). A vertical ridge ascends the crest of the labial peg to the central cusp apex. Three short, fine vertical ridges are developed at the labial crown shoulder on one side only (Text-figure 2b). These ridges do not attain the occlusal crest.
The base of the central cusp is inflated on the lingual side, forming an upturned projection of similar size to the labial peg, and surmounted by an accessory cusplet (Text-figure 2c; Plate 1 figure c). The lingual face of the crown is ornamented by a series of fine, short vertical ridges which are confined to the lingual shoulder (Text-figure 2d).
The crown/root junction is incised around the whole tooth. The mesial and distal extremities are slightly falciform and extend well beyond the crown/root junction.

The root forms half the total tooth height, and is slightly shorter than the mesiodistal length of the crown. The root projects lingually from the crown underside (Plate 1 figure e). The upper labial root face is mildly convex in lateral view (Text-figure 2c), comprises one-third of the total root height and bears a single row of small vascular foramina (Plate 1 figures a, d). The lower labial root face is concave and bears a number of slightly larger foramina roughly organised into two longitudinal rows. The basal face of the root is slightly convex labio-lingually. The lingual root face is convex in lateral view bearing a number of vascular foramina, the majority of which are roughly organised into two longitudinal rows (Plate 1 figure b).



Text-figure 2. The Holotype of *Lissodus marocensis* sp. nov., an isolated tooth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. MCM 108 a, occlusal view; b, labial view: c, lateral view; d, lingual view.

Variation : The complete crowns in the sample vary from 1.77mm (MCM 101) to 4.26mm in length (MCM 110). The central cusp may be very low as in the holotype (Text-figures 4e-h), or moderately high (Text-figures 3g-i, 4a-d). In general, the smaller teeth have a higher central cusp than larger specimens.

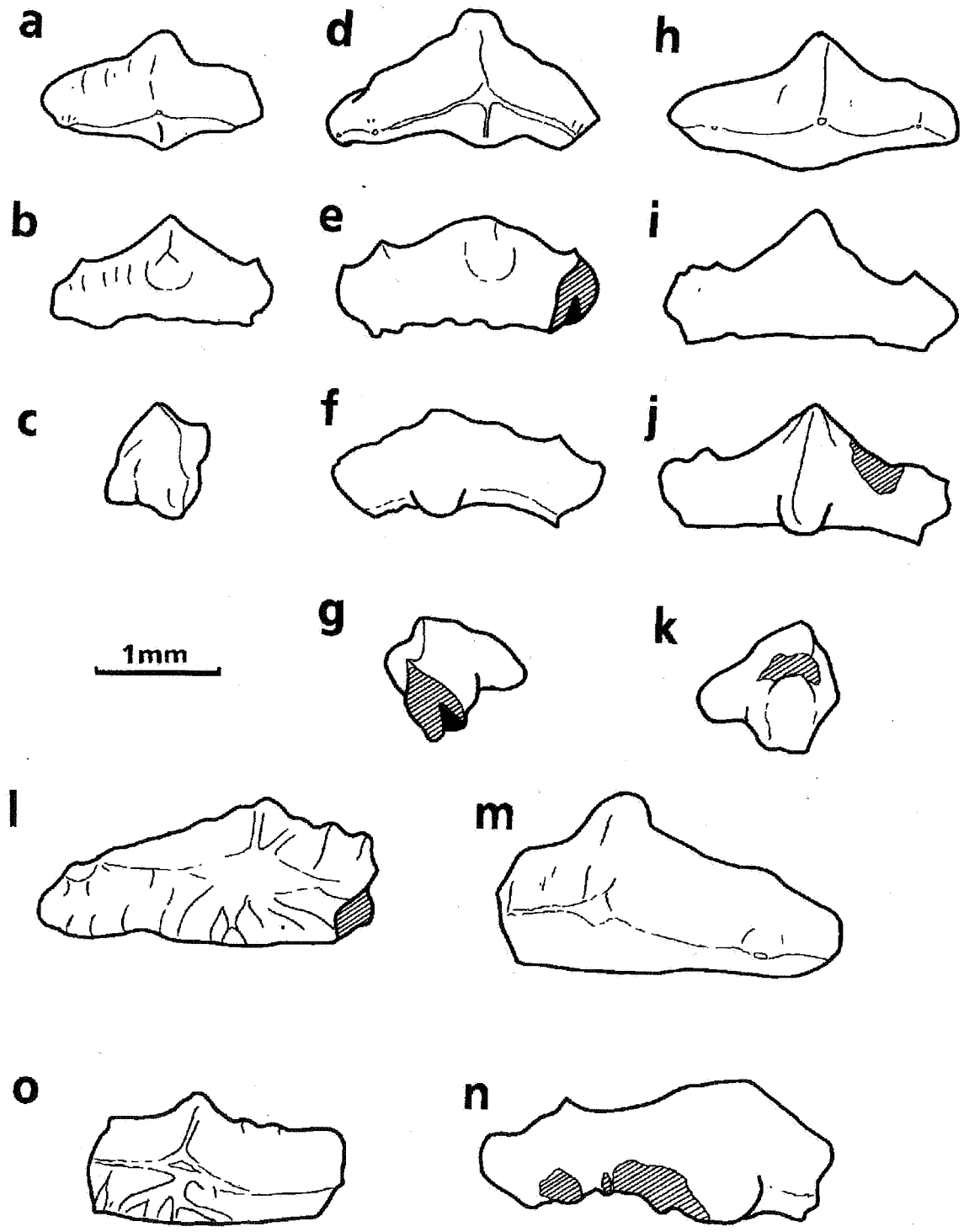
The majority of the teeth have two well defined pairs of lateral cusplets (Text-figures 3d-g, 4i). In some specimens the lateral cusplets are so low and ill-defined as to give rise to a crenulate occlusal crest (Text-figures 4f-g). In one tooth (MCM 104; Text-figure 3i-j) the distribution of lateral cusplets is asymmetrical, with one well developed cusplet on one flank of the central cusp, and three on the other.

The lateral cusplets are devoid of ornament except for short vertical ridges descending the apices in one specimen (MCM 103; Text-figure 3l).

The labial peg is weak (Text-figure 4l) to well developed (Text-figure 4d, 3g). In some cases it is expanded close to the crown/root junction (Text-figures 3k, 3c, 3g). The labial node flanking the labial peg in the holotype is not present in any other specimen. The vertical ridge surmounting the labial peg is present in all specimens, but may vary in length (compare MCM 105 with MCM 104; Text-figures 3m and 3j). Up to two additional short vertical ridges may descend the crown from the central cusp apex (MCM 105, MCM 104). In one specimen (MCM 103; Text-figure 3l) these ridges show complex branching, but in all other cases they do not bifurcate. Short, fine vertical striations confined to the labial crown shoulder are present in most specimens.

The base of the central cusp is lingually expanded, with an upturned crest and accessory cusplet in several specimens (Text-figures 3g, 3c, 3k), but this feature is not universal throughout the sample. Accessory cusplets are unknown elsewhere on the crown. Short vertical striations confined to the lingual crown shoulder, as in the holotype, are present in several specimens (eg. MCM 101). They are absent in others (eg. MCM 110, 104),yet

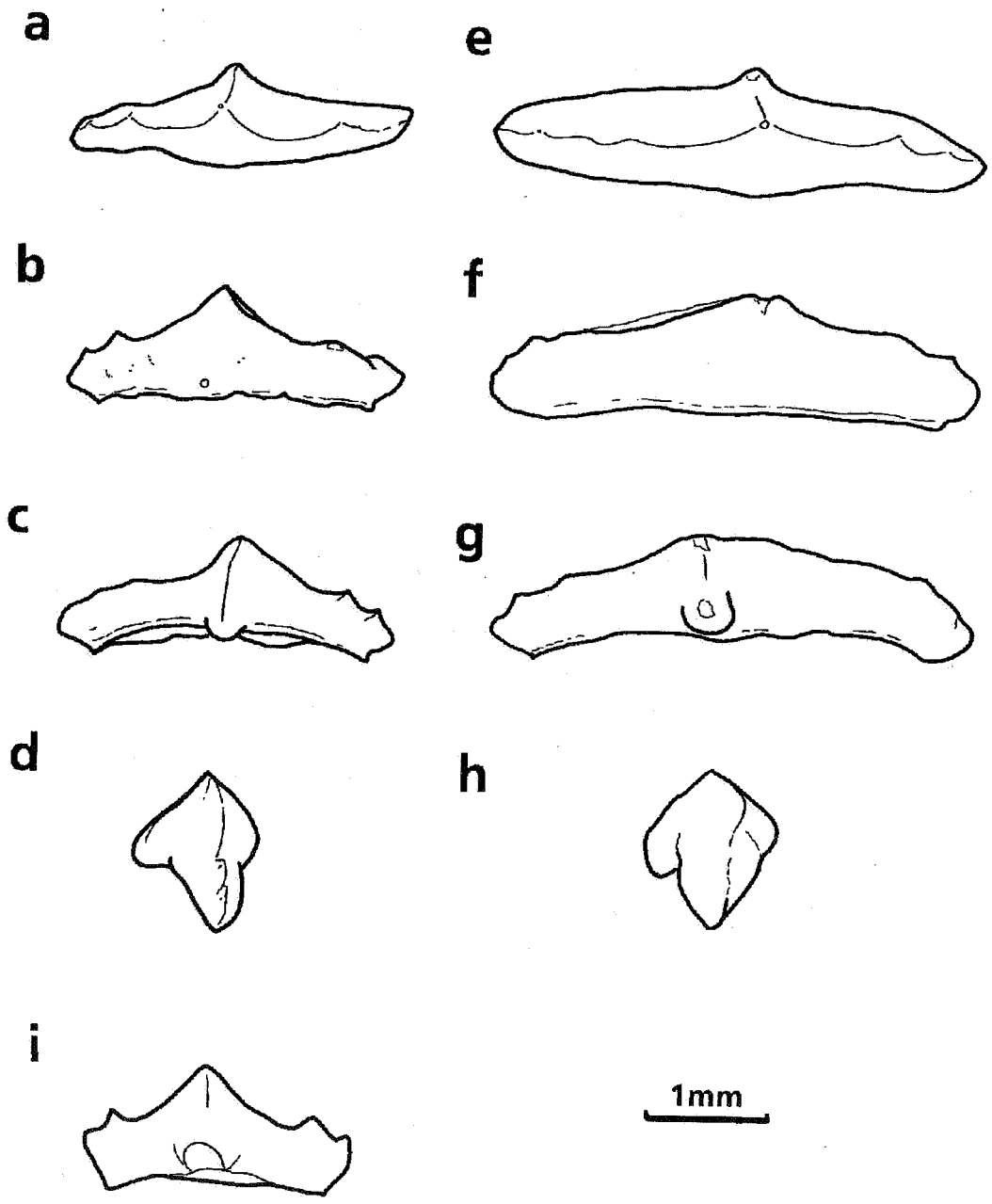
in some specimens become coarse and branching, attaining the central cusp or nearing the occlusal crest (Text-figures 3l, 3o).The holotype is the only specimen so far recovered in which the root is preserved.



Text-figure 3. Isolated crowns of *Lissodus marocensis* sp. nov. from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. MCM 101, figures a-c; MCM 102, figures d-g; MCM 104, figures h-k; MCM 103, figure I; MCM 105, figures m-n; MCM 107. figure o. Occlusal view, figures a, d, h, I, m, o; Lingual views, figures b, e, i, n; Labial views, figures f, j; Lateral views, figures c, g, k. Cross hatching represents breakage surfaces.

Discussion of *L. marocensis*.

The stratigraphic record of *Lissodus* extends from the Early Carboniferous to the Late Cretaceous (DUFFIN 1985, 1989), with over 25 species described to date.



Text-figure 4. Isolated crowns of *Lissodus marocensis* sp. nov. from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. MCMB, figures a-d; MCM 110, figures e-h; MCM 106, figure i. Occlusal views, figures a, e; Lingual views, figures b, f; Labial views, figures c, g, i; Lateral views, figures d, h.

The lack of a labial root buttress and longitudinal ridge along the top of the crown shoulder clearly distinguishes *L. marocensis* from the following species:

L. wirksworthensis DUFFIN, 1985 - Early Carboniferous, Britain.
L. lacustris GEBHARDT, 1988 - Late Carboniferous, Germany.
L. angulatus (STENSIO, 1921) - Early Triassic, Spitsbergen.
L. lepagei DUFFIN (in press) - Late Triassic, Grand Duchy of Luxembourg.
L. minimus (AGASSIZ, 1834) - Late Triassic, north-west Europe.

The lack of accessory cusplets, other than on the lingually expanded base of the central cusp in *L. marocensis* distinguishes it from the following species:

L. humblei (MURRY, 1981) - Late Triassic, USA.
L. pustulatus (PATTERSON, 1966) - Early Cretaceous, Britain.
L. grewingki (DALINKEVICIUS, 1935) - Early Cretaceous, Lithuania.

The absence of a cusplet surmounting the labial peg in the Moroccan species distinguishes it from the following:

L. nodosus (SEILACHER, 1943) - Late Triassic, Germany.
L. striatus (PATTERSON, 1966) - Early Cretaceous, Britain.
L. griffisi CASE, 1987 - Late Cretaceous, USA.

The presence of vertical ridges ornamenting the crown in *L. marocensis* distinguishes it from the following:

Lissodus sp. TWAY & ZIDEK (1983) - Late Carboniferous, USA.
Lissodus sp. SOLER-GIJON (in press) - Late Carboniferous, Spain.
L. zideki (JOHNSON, 1981) - Early Permian, USA.
L. africanus (BROOM, 1909) - Early Triassic, South Africa.
L. cassangensis (TEXEIRA, 1956) - Early Triassic, Angola.
L. delsatei GUENNEGUES & BIDDLE, 1989 - Early Jurassic, France.
L. breve (PATTERSON, 1966) - Early Cretaceous, Britain.
L. anitae (THURMOND, 1972) - Early Cretaceous, USA.
L. babulskii (CAPPETTA & CASE, 1975) - Late Cretaceous, USA.
L. selachos (ESTES, 1964) - Late Cretaceous, USA.
L. microselachos (ESTES & SANCHEZ, 1982) - Early Cretaceous, Spain.

The absence of lingual nodes in the Moroccan species distinguishes it from teeth of the following:

L. pattersoni DUFFIN, 1985 - Middle Jurassic, Britain.
L. weltoni DUFFIN, 1985 - Late Cretaceous, USA.

The fact that *L. marocensis* has a maximum of two pairs of lateral cusplets distinguishes it from the following species, in which lateral cusplets are either absent or whose teeth possess more than two pairs :

L. rugianus ANSORGE, 1989 - Early Cretaceous, Germany.
L. wardi DUFFIN, 1985 - Middle Jurassic, Britain.
L. leiodus (WOODWARD, 1887) - Middle Jurassic, Britain.
L. heterodon (PATTERSON, 1966) - Early Cretaceous, Britain.
L. crenulatus (PATTERSON, 1966) - Early Cretaceous, Britain.
L. levis (WOODWARD, 1887) - Early Cretaceous, Britain.

Furthermore, the presence of a lingually expanded base to the central cusp, with an upturned occlusal surface bearing a small accessory cusplet distinguishes *L. marocensis* from all other species of *Lissodus*.

Family Hybodontidae OWEN, 1846

Genus *Egertonodus* MAISEY, 1987

Type species : *Egertonodus basanus* (EGERTON, 1845)

Remarks : *Egertonodus* is a genus originally erected by MAISEY (1987) for *E. basanus* (EGERTON) and possibly also *"Hybodus" fraasi* (BROWN, 1900) from the Late Jurassic of Solnhofen in southern Germany

(MAISEY, 1986; 1987:27). The genus has been defined upon non-dental characters. namely ethmopalatine articulation extending only onto the anterior part of the orbitonasal lamina; trigeminofacialis fossa not overlain by postorbital process; shallow grooves for lateral dorsal aorta; single (posterior) pair of cephalic spines; only non-growing dermal denticles on body and in oropharynx; groove on Meckel's cartilage for anterior lower labial cartilage (MAISEY, 1987:27). MAISEY also includes the presence of multicuspid osteodont teeth as a diagnostic feature, but this character is found in other hybodontoid genera including *Hybodus* and *Polyacrodus*. The range of tooth morphology shown by *E. basanus* falls within that normally accepted for *Hybodus*; the two genera cannot currently be distinguished on dental characters.

Egertonodus basanus (EGERTON, I845)

(Text-figures 5a-g)

1837 *Hybodus sulcatus* AGASSIZ; AGASSIZ, 3. 44, pl. xb figs. 5, I6.
1845 *Hybodus basanus*; EGERTON, 197, pl. 4.
1886 *Hybodus basanus*; WOODWARD, 258.
1889 *Hybodus basanus*; WOODWARD, 273, pl. 12 figs. 1-5.
1891 *Hybodus basanus*; WOODWARD, 63, pl.l, pl. 2 fig. 1.
1898 *Orthybodus basanus* (EGERTON); JAEKEL, 139.
1916 *Hybodus basanus*; WOODWARD, 5, pl.1 figs. 1-2; text-figs. 3-5.
1919 *Hybodus basanus*; WOODWARD, 139, pl. 26 fig. 3.
1966 *Hybodus basanus*; PATTERSON, 288, pl. 1 fig. 1, text-figs. 1-3.
1983 *Hybodus basanus*; MAISEY, 7, figs. 2-9. 13A, 14A, 18, 21-24.
1987 *Egertonodus basanus* (EGERTON); MAISEY, 27.
1987 *Hybodus basanus*; CAPPETTA, figs. 38A-B.
1988 *Hybodus basanus*; BIDDLE & LANDEMAINE, 6.
1990 *Egertonodus basanus*; BATCHELOR & WARD, 184, pl.1 fig.1.

Holotype : GSM 27973 (Geological Survey, Keyworth, Nottinghamshire).

Moroccan material : 16 isolated crown fragments catalogued under MCM 115, plus three isolated crowns: MCM 112 (Text-figures 5a-c), MCM 114 (Text-figures 5d-e) and MCM 110 (Text-figures 5f-g).

Locality : Anoual Syncline, Talsinnt Province, eastern High Atlas Mountains, Morocco, north-west Africa.

Age : ?Berriasian to ?Aptian, Early Cretaceous.

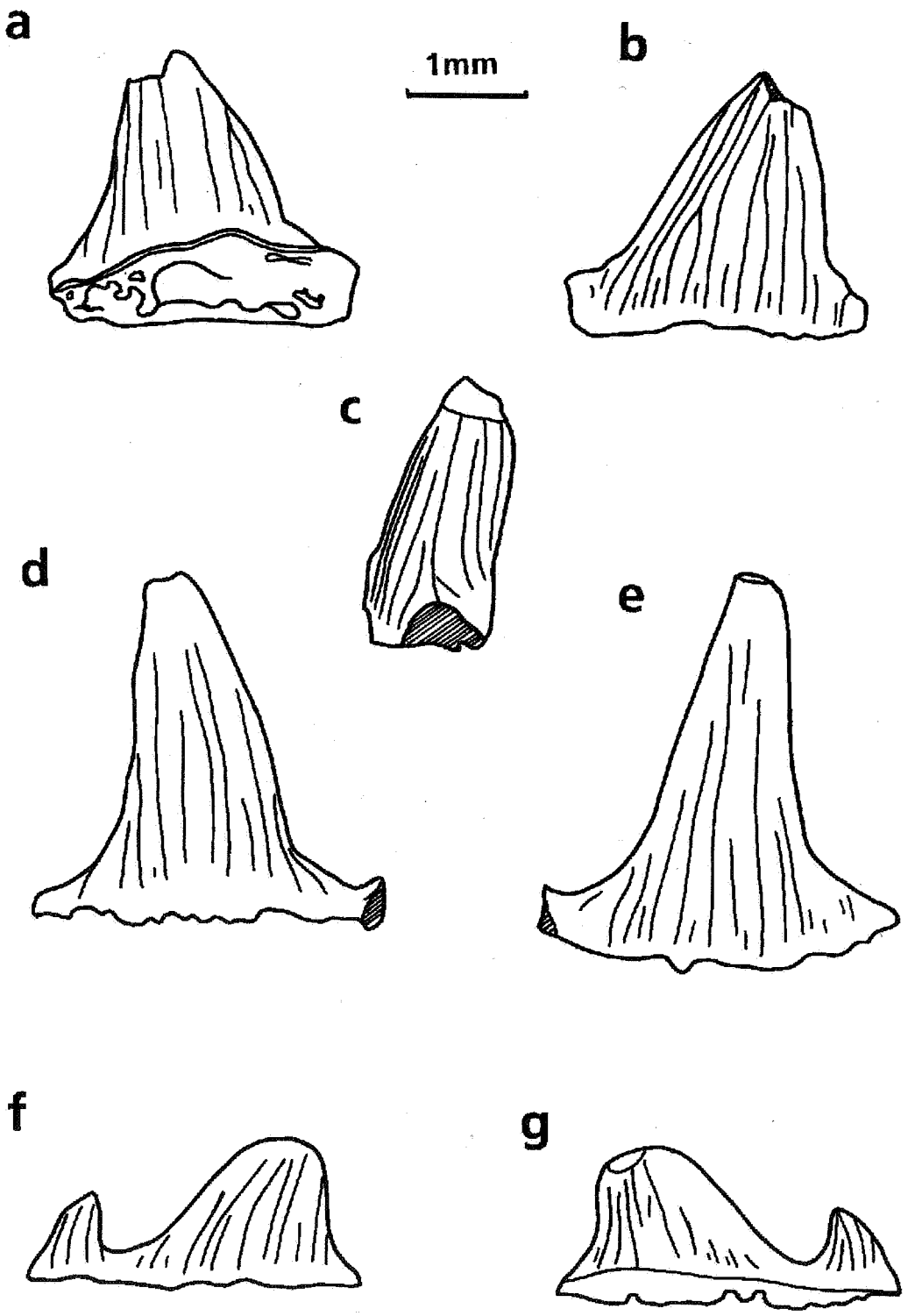
Stratigraphic Unit : sequence B of the "Couches Rouge" (SIGOGNEAU-RUSSELL, MONBARON & KAENEL, 1990:072).

Lithology : lenticular fossiliferous limestone.

Description : the largest of the isolated crown fragments (MCM 113: Text-figures 5d, 5e) is 3mm in length (mesiodistally) and 2.9 mm high. As with all other Moroccan specimens so far recovered belonging to this taxon the root, and mesial and distal parts of the crown are lacking.

MCM 113 (Text-figures 5d, 5e), an anterior tooth, has a high, upright, broadly triangular central cusp with the occlusal crest developed to form lateral cutting edges. The central cusp shows slight lingual inclination and is ornamented by moderately coarse vertical ridges on both labial and lingual faces. The ridges arise from just above the crown/root junction on each side of the cusp, and extend for the greater part of the central cusp, terminating just below the apex. None of the ridges reaches the occlusal crest. The vertical ridges are evenly spaced and do not bifurcate or anastomose. Some of the vertical ridges on the labial face are relatively short and restricted to the central cusp base.The remains of at least one lateral cusplet are obvious on the specimen. Amongst the other specimens, MCM 112 (Text-figures 5a, 5b) shows a lower, broader-based central cusp with slight distal inclination and must be from a lateral position in the dentition. It differs from MCM 113 in having more closely spaced vertical ridges on the labial face, one of which shows bifurcation basally.

MCM 114 (Text-figures 5f, 5g) is a posterolateral tooth. The central cusp, although worn, is much lower than either MCM 112 or MCM 113, and is more steeply inclined distally than MCM 112. The ornamentation of the central cusp is as in MCM 113. A single complete lateral cusplet is present (presumed mesial, on the basis of the inclination of the central cusp) and is ornamented by vertical ridges, some of which reach the cusplet apex and occlusal crest, on both labial and lingual faces.



Text-figure 5. Isolated fragmentary crowns of *Egertonodus basanus* (EGERTON, 1845) from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. a, MCM 112 in lingual view; b, MCM 112 in labial view; c, MCM 112 in mesial view; d, MCM 113 in lingual view; e, MCM 113 in labial view; f, MCM 114 in labial view; g, MCM 114 in lingual view. Cross hatching represents breakage surfaces.

Discussion of *E. basanus*.

The Moroccan specimens are best allocated to *Egertonodus basanus*, first recorded from the Weald Clay (Valanginian to Early Aptian, Early Cretaceous) of south-east Britain (EGERTON, 1845; PATTERSON, 1966; MAISEY, 1983). On the basis of the occurrence of the ostracod *Cypridea wicheri torosa* ANDERSON in the matrix of an *Egertonodus basanus* skull from Bexhill, MAISEY (1983: 5) concluded that it may have been able to tolerate a wide range of salinities, from fully marine (occurrences in the Atherfield Clay) to virtually fresh water (Ashdown Sand).

The teeth of *E. basanus* are typically high-cusped, with vertical ridges ascending half way up the central cusp, and reaching the apices of the lateral cusplets, of which there are up to three pairs. In some anterior and posterior tooth files (MAISEY 1983, figure 18) the vertical ridges may extend for the greater part of the height of the central cusp, as in the specimens described above from Anoual.

This contrasts with *Hybodus ensis* WOODWARD, 1916 (Middle Purbeck Formation to Grinstead Clay, Late Jurassic to Early Cretaceous, Britain) in which the vertical ridges are restricted to the basal part of the labial face of the central cusp, and the lower half of the lingual face. Also, the central cusp in this species has a much wider base than in *E. basanus* and the Moroccan material. *Hybodus* sp. (ALBERS & WEILER, 1964 fig. 1) from the Campanian (Late Cretaceous) of Aachen also has a more extensive ornament of closely packed vertical ridges than is the case in *E. basanus*.

The teeth of *Hybodus parvidens* (Middle Purbeck to Weald Clay, Late Jurassic to Early Cretaceous, Britain) have a more extensive ornament in which the vertical ridges reach the central cusp apex. Furthermore, the species is characterised by a labial node or accessory cusplet developed on a major vertical ridge at the base of the central cusp, a feature absent from *E. basanus* and the Moroccan material.

As with *E. basanus*, the Moroccan material can be distinguished from *Hybodus* sp. (Stockade Beaver Member, Sundance Formation; Bathonian, Middle Jurassic) of the western USA (SCHAEFFER & PATTERSON, 1984), and *H. grossiconus* AGASSIZ, 1843 from the Bathonian and Oxfordian of Europe (WOODWARD, 1889; PRIEM, 1911) in that the vertical ridges in the latter two species are much more closely packed.

The teeth of *H. butleri* THURMOND, 1972 from the Butler farm local fauna (?Aptian to Albian) of Texas have similar ornament to those of *E. basanus*, but lack lateral cusplets.

The Early Jurassic species of *Hybodus* (*H. cloacinus* QUENSTEDT, 1858; *H. raricostatus* AGASSIZ, 1843; *H. delabechei* CHARLESWORTH, 1839; *H. medius* AGASSIZ, 1843), with the exception of *H. reticulatus*, the type species, can all be distinguished from *E. basanus* and the Moroccan material in possessing labial nodes (DUFFIN, in press 2). The teeth of *H. reticulatus* possess a much more slender central cusp than those of *E. basanus* (DUFFIN, in press 2).

Teeth of *Hybodus* sp. 1 and *Hybodus* sp. 2 (CAPPETTA & CASE, 1975) from the Campanian to Maastrichtian (Late Cretaceous) of New Jersey, USA, and *Hybodus* sp. from the Upper Chalk (Campanian) of Aachen (ALBERS & WEILER, 1964 fig. 2) have a much more restricted ornament than *E. basanus*. The same is also true of the teeth of *H. montanensis* CASE, 1978 from the Campanian (Late Cretaceous) of Montana, USA, and *H. wyomingensis* CASE, 1987 from the Campanian (Late Cretaceous) of Wyoming, USA.

PATTERSON (1966: 292) has indicated that the record of *E. basanus* from the Cretaceous of Japan (YABE & OBATA, 1930) is a misidentification of a ?*Synechodus* tooth, and that the fin spine fragment from the Early Neocomian of the Paris Basin which has been allocated to *E. basanus* by LERICHE (1911) is doubtful.

BATCHELOR & WARD (1990: 184) recently described teeth of *E. basanus* from the Hythe Beds (Aptian, Early Cretaceous) of Surrey, England, concluding that the specimens may have been derived from older strata.

The only record of *E. basanus* outside Britain and Morocco is that of BIDDLE & LANDEMAINE (1988) from the Upper Barremian of Troyes, Departement Aube, France.

3. CONCLUSIONS

As is so often the case with Mesozoic mammal faunas, the Anoual collection presents difficulties when it comes to age determination. The sequence as a whole exposes rocks of Bathonian to Cenomanian age, on the basis of the invertebrate fauna and sedimentological criteria.

The mammalian assemblage, with accompanying selachians, is situated near the top of a mostly continental sequence with occasional marine bands. The marine rocks are represented by deltaic deposits accumulating in a very unstable region, suffering from irregular subsidence. As a result, the marine deposits are found as intercalations within a larger series of red beds. The age of the fauna has been suggested as being Early Cretaceous (?Berriasian) on the basis of calcareous nannofossils (see SIGOGNEAU-RUSSELL, MONBARON & DE KAENEL, 1990 for a detailed discussion).

The contribution of the shark teeth to a discussion of the age of the fossiliferous lens can now be assessed. The presence of *Lissodus*, a selachian genus ranging from Early Carboniferous (Visean) to Late Cretaceous (Maastrichtian), although a typical representative of brackish/freshwater conditions, adds no refinement to previous suggestions. Indeed, the teeth belong to a new species currently restricted to Anoual.

The presence of *E. basanus* is a little more helpful. It is known to range from Valanginian to Aptian (Early Cretaceous) in Europe. This tends to confirm an Early Cretaceous age for the deposit, but does not permit full corroboration of previous suggestions of a Berriasian (=Ryazanian) age.

ACKNOWLEDGMENTS

Mr. O. LANDEMAINE (Nanterre) first drew the attention of CJD to the material. The manuscript was critically read by Dr. D.J. WARD (Orpington) and Dr. C. PATTERSON (London, BMNH), to whom our thanks are extended. Dr. D.J. WARD was also kind enough to allow us the use of his Xerox Desk-top Publisher. Mr. J.P. BIDDLE (Bonnelles) discussed aspects of Early Cretaceous hybodont palaeobiogeography.

BIBLIOGRAPHY

AGASSIZ, L. (1833-1844): Recherches sur les Poissons fossiles. 5 vols. 1420 pp. suppl. Neuchatel.

ALBERS, H. & WEILER, W. (1964): *Eine fischfauna aus der oberen Kreide von Aachen und neuere funde von fischresten aus dem Maestricht des angrenzenden belgisch-hollandischen Raumes.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **120 (1)**: 1-33. Stuttgart.

ANSORGE, J. (1989): *Fischreste (Selachii, Actinopterygii) aus der Wealdentonscholle von Lobber Ort (Monchgut/Rugen/DDR).* Palaontologisches Zeitschrift, **64 (1/2)**: 133-144, 18 figs. Stuttgart.

ANTUNES, M.T., MAISEY, J.G., MARQUES, M.M., SCHAEFFER, B. & THOMSON, K.S. (1990): *Triassic fishes from the Cassange Depression (R.P. de Angola).* Ciencias da Terra (UNL), **1990**: 1-64, 11 pls. Lisbon.

BATCHELOR, T.J. & WARD, D.J. (1990): *Fish remains from a temporary exposure of Hythe Beds (Aptian - Lower Cretaceous) near Godalming, Surrey.* Mesozoic Research, **2 (4)**: 181-203, 3 pls., 3 text-figs., 3 tables. Leiden.

BIDDLE, J,-P., & LANDEMAINE, O. (1988): Contribution à l'étude des Sélaciens du Crétacé du Bassin de Paris. Découverte de quelques nouvelles espèces associées à une faune de type wealdien dans le Barrémien supérieur (Crétacé inférieur) des environs de Troyes (Aube). 22 pp., 4 text-figs., 5 pls. Musée de Saint-Dizier; Saint-Dizier.

BROOM, R. (1909): *Fossil fishes of the Upper Karoo Beds of South Africa.* Annals of the South African Museum, **7 (3)**: 251-269. pls.12-13.Cape Town.

BROWN, C. (1900): *Über das Genus Hybodus und seine systematische Stellung.* Palaeontographica, **46**: 149-174. Stuttgart.

CAPPETTA, H. (1987): Handbook of Paleoichthyology. Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. 193 pp., 148 figs. Gustav Fischer: Stuttgart.

CAPPETTA, H. & CASE, G.R. (1975): *Contribution à l'étude des sélaciens du Groupe Monmouth (Campanien-Maestrichtian) du New Jersey.* Palaeontographica A, **151**: 1-46, 9 pls. Stuttgart.

CASE, G.R. (1978): *A new Selachian fauna from the Judith River formation (Campanian) of Montana.* Palaeontographica A, **160 (1-6)**: 176-205, 6 pls. Stuttgart.

CASE, G.R. (1987): *A new Selachian fauna from the Late Campanian of Wyoming (Teapot Sandstone Member, Mesaverde formation, Big Horn Basin).* Palaeontographica A, **197 (1-3)**: 1-37, 15 pls. Stuttgart.

CHARLESWORTH, E. (1839): *Illustrated zoological notices. On the remains of a species of Hybodus from Lyme Regis.* Annals and Magazine of Natural History, new series, **3**: 242-248. London.

DALINKEVICIUS, J.A. (1935): *On the fossil fishes of the Lithuanian Chalk. 1. Selachii.* Vytauto Didziojo Universteto Matematikos-Gamtos fakulteto Darbai, **9**: 3-63, 5 pls. Vilnius.

DAY, E.C.H. (1864): *On Acrodus anningae; with remarks upon the affinities of the genera Acrodus and Hybodus.* Geological Magazine, **1**: 57-65. London.

DERCOURT, J., ZONENSHAIN, L.P., RICOU, L.-E., KAZMIN, V.G., LE PICHON, X., KNIPPER, A.L., GRANDJACQUET, C., SBORSCHIKOV, I.M., BOULIN, J., SOROKHTIN, O., GEYSSANT, J., LEPVRIER, C., BIJU-DUVAL, B., SIBUET, J.C., SAVOSTIN, L.A., WESTPHAL, M., & LAUER, J.P. (1985): *Présentation de 9 cartes paléogeographiques au 1/20.000.000 s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la Période du Lias à l'Actuel.* Bulletin de la Société Géeologique de France, 8 ser, **1 (5)**: 1985, 637-652. Paris.

DRESNAY, R. du (1963): *La stratigraphie du jbel Mechkakour (Haut-Plateaux du Maroc oriental).* C. r. somm. Soc. Géol. Fr. 17 Juin, **7**: 238-240. Paris.

DRESNAY, R. du (1969): *Discussions stratigraphiques sur les conditions de gisements de bois fossiles mésozoiques du Maroc, étudiés par Mlles. Attima, F. Cremier & F. Gazeau.* Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc, **210**: 121-178. Casablanca.

DUFFIN, C.J. (1985): *Revision of the Hybodont Selachian Genus Lissodus BROUGH (1935).* Palaeontographica A, **188 (4-6)**: 105-152, 7 pls. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. (1989): *Comments on the Mesozoic record of Lissodus (Selachii, Hybodontidae).* Mesozoic Research. **2 (2)**: 83-90. Leiden.

DUFFIN, C.J. (in press 1): *Mesozoic Chondrichthyan faunas 1. Middle Norian (Upper Triassic) of Luxembourg.* Palaeontographica A. Stuttgart.

DUFFIN, C.J. (in press 2, in this volume): *Teeth of Hybodus (Selachii) from the Early Jurassic of Lyme Regis (southern England)*: preliminary note.

EGERTON, P.M.G. (1845): *Description of Hybodus found by Mr. Botscawen Ibbetson in the Isle of Wight.* Quarterly Journal of the Geological Society of London, **1**: 197-199. London.

ESTES, R. (1964): *Fossil Vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation, Eastern Wyoming.* University of California Publications, geological Sciences, **49**: 1-187. Berkeley.

ESTES, R. & SANCHEZ, R. (1982): *Early Cretaceous lower vertebrates from Galve (Teruel), Spain.* Journal of Vertebrate Paleontology, **2 (1)**: 21-39. Oklahoma.

GEBHARDT, U. (1988): *Taxonomie und Palökologie von Lissodus lacustris n. sp. (Hybodontoidea) aus dem Stefan C (Oberkarbon) der Saalesenke.* Freiberger Forschungshefte, **C419**: 38-41. 2 pls. Freiberg.

GUENNEGUES, & BIDDLE, J.-P. (1989): Recherches sur les Elasmobranches Jurassiques du Bassin de Paris. Saga. 22-25.

JAEKEL, O. (1898): *Ueber Hybodus Ag.* Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender freunde zu Berlin, **1898**: 135-146, 3 figs. Berlin.

JOHNSON, O.D. (1981): *Hybodontoidei (Chondrichthyes) from the Wichita-Albany Group (Early Permian) of Texas.* Journal of Vertebrate Paleontology, **1 (1)**: 1-41. Oklahoma.

LERICHE, M. (1911): *Sur quelques poissons du Crétacé du Bassin de Paris.* Bulletin de la Société géologique de France, **(4) 10**: 455-474, pl. 6. Paris.

MAISEY, J.G. (1983): *Cranial Anatomy of Hybodus basanus Egerton from the Lower Cretaceous of England.* American Museum Novitates, **2758**: 1-64. New York.

MAISEY, J.G. (1986): *Anatomical Revision of the fossil Shark Hybodus fraasi (Chondrichthyes: Elasmobranchii).* American Museum Novitates, **2857**: 1-16, 9 figs. New York.

MAISEY, J.G. (1987): *Cranial Anatomy of the Lower Jurassic Shark Hybodus reticulatus (Chondrichthyes: Elasmobranchii), with Comments on Hybodontid Systematics.* American Museum Novitates, **2878**: 1-39. N.Y.

MURRY, P. (1981): *A new species of freshwater hybodont from the Dockum Group (Triassic) of Texas.* Journal of Paleontology, **55 (3)**: 603-607. Chicago.

PATTERSON, C. (1966): *British Wealden Sharks.* Bulletin of the British Museum (Natural History) (Geology), **11 (7)**: 283-350, 5 pls. London.

PERCH-NIELSEN, K. (1968): *Der feinbau und die Klassification der Coccolithen aus dem Maastrichtien von Denmark.* Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs, Biologiske Skrifter. **16 (1)**: 1-96. Copenhagen.

PRIEM, F. (1911): *Etude des poissons fossiles du Bassin parisien (supplément).* Annales de Paleontologie, **6**: 1-44. Paris.

QUENSTEDT, F.A. (1858): Der Jura. VI + 842 pp. 42 figs, 100 pls. Tübingen.

SCHAEFFER, B. & PATTERSON, C. (1984): *Jurassic fishes from the Western United States, with Comments on Jurassic fish Distribution.* American Museum Novitates, **2796**: 1-86. New York.

SEILACHER, A. (1943): *Elasmobranchier-Reste aus dem oberen Muschelkalk und dem Keuper Wurttembergs.* Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte, **B (10)**: 256-271. Stuttgart.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1989): *Découverte du premier Symmétrodonte (Mammalia) du continent africain.* Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris. (Ser II) **309** : 921-926. Paris.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1991a): *First evidence of Multituberculata (Mammalia) in the Mesozoic of Africa.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, **1991**: 119-125. Stuttgart.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1991b): *Nouveaux Mammifères thériens du Crétacé inférieur du Maroc.* Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris. (Ser II) **313**: 279-285. Paris.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (1991c): *Découverte du premier mammifère tribosphénique du Mésozoique africain.* Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris. (Ser II) **313**: 1635-1640. Paris.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. (in press): *Hypomylos phelizoni, une stade précoce de l'évolution de la molaire tribosphénique.* Geobios. Paris.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D., MONBARON, M. & DE KAENEL, E. (1990): *Nouvelles données sur le gisement à mammifères Mésozoiques du Haut-Atlas Marocain.* Geobios, **23 (4)**: 461-483. Paris.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D., MONBARON, M. & RUSSELL, D.E. (1988): *Découverte de Mammifères dans le Mésozoique moyen d'Afrique.* Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris. (Ser II) **307**: 1045-1050. Paris.

SOLER-GIJON, R. (1993): Presencia del Genero *Lissodus* Brough 1935 (Chondrichthyes: Selachii) en el Carbonifero Superior (Estefaniense B Alto/C Bajo) de Puertollano, Ciudad Real: Implicaciones Paleoecologicas. Revista Espanola de Paleontologia, N° Extraordinario, 118-129. Madrid.

STENSIO, E.A. (1921): Triassic fishes from Spitsbergen. Part 1. 307pp. Vienna.

STRADNER, H. (1963): *New contribution to Mesozoic stratigraphy by means of nannofossils.* Proceedings of the 6th World Petroleum Congress, (Frankfurt am Main 1963), **1 (4)**: 1-16.

TEXEIRA, C. (1956): *Sur un Hybodontide du Karroo de l' Angola.* Revista da faculdade de Ciencias, Lisboa. 2 ser. C, Ciencias Naturais, **5 (1)**: 135-136. Lisbon.

THIERSTEIN, H.R. (1971): *Tentative Lower Cretaceous calcareous nannoplankton zonation.* Eclogae geologicae Helvetiae, **64 (3)**: 459-488. Basel.

THURMOND, J.T. (1972): *Cartilaginous fishes of the Trinity Group and related rocks (Lower Cretaceous) of north central Texas.* Southeastern Geology, **13 (4)**: 207-227. Durham.

TWAY, L. & ZIDEK, J. (1983): *Catalog of Late Pennsylvanian Ichthyoliths, Part II.* Journal of Vertebrate Paleontology, **2 (4)**: 414-438. 82 figs. Norman.

WOODWARD, A.S. (1887): *Notes on some post-Liassic species of Acrodus.* Geological Magazine, **(3) 4**: 101-105. London.

WOODWARD, A.S. (1889): Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History); Part 1. Brit. Mus. (Nat. Hist.), xlvii + 474 pp. London.

WOODWARD, A.S. (1891): Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History); Part 2. Brit. Mus. (Nat. Hist.), xliv + 567 pp. London.

WOODWARD, A.S. (1916): The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formations, Part 1. Palaeontographical Society Monograph, 105-148. London.

WOODWARD, A.S. (1919): The fossil fishes of the English Wealden and Purbeck formatins. Part III. Palaeontographical Society Monograph, 105-148, pls. 21-26. London.

YABE, H. & OBATA, T. (1930): *On some fossil fishes from the Cretaccous of Japan.* Japanese Journal of Geology and Geography, **8**: 1-7. pls. 1-2. Tokyo.

Note added in press

Since this paper was accepted for publication *Lissodus palustris* has been described from the lacustrine Early Cretaceous of Montsec (Lerida, Spain) by GOMEZ PALLEROLA (1992). The teeth of *L. palustris* differ from those of *L. marocensis* in that they possess accessory cusplets distributed along longitudinal ridges at the level of the crown shoulder.

GOMEZ PALLEROLA, F. (1992): *Nota sobre los tiburones hybodontos de las calizas litograficas del Cretacico Inferior del Montsec (Lerida).* Boletin Geologico y Minero, **103-105**: 783-813. Madrid.

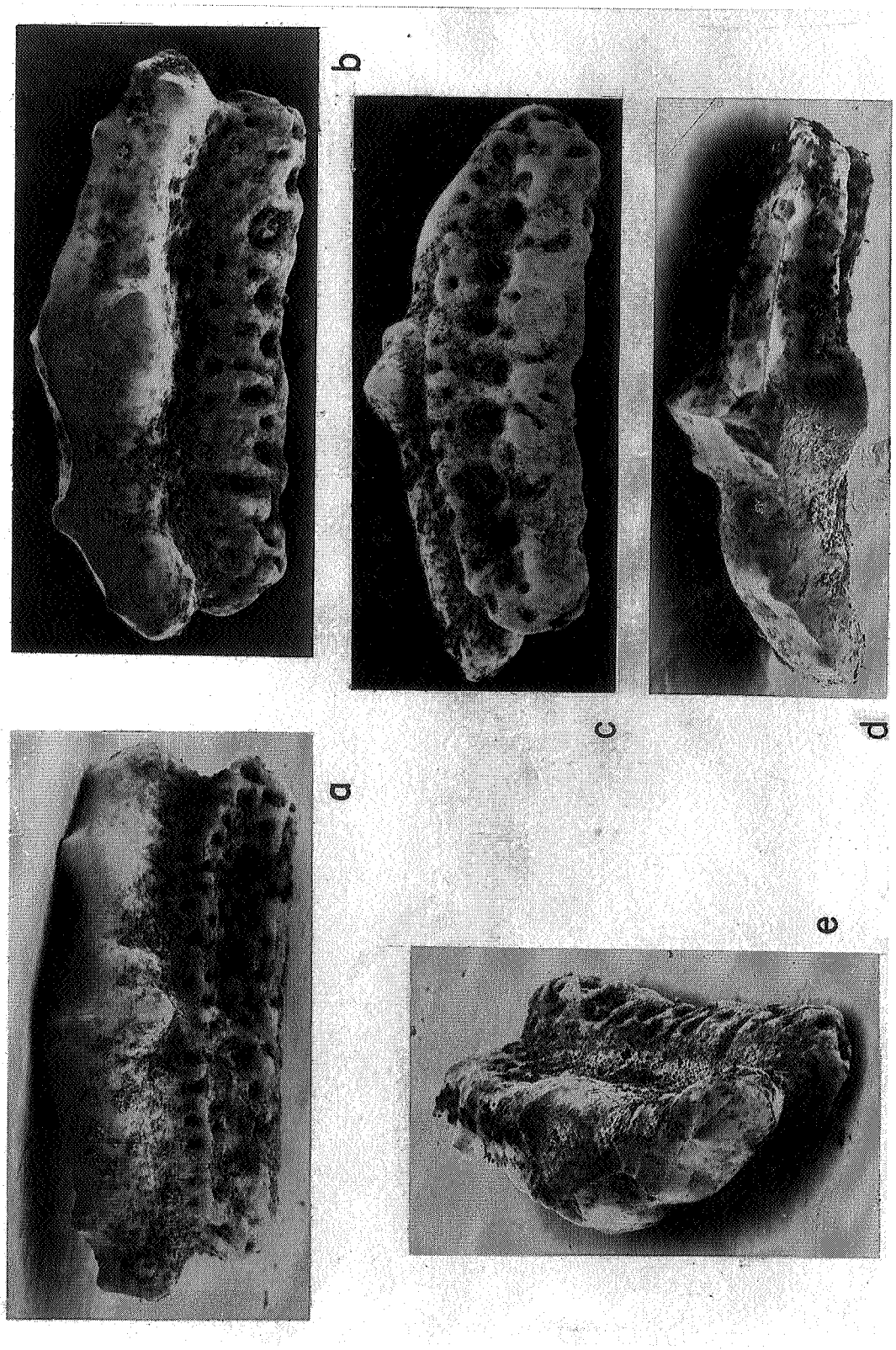


Plate 1. MCM 108, the Holotype of *Lissodus marocensis* sp. nov. from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco, in a, labial view; b, lingual view; c, occlusal view; d, basal view; e, lateral view. Bar scale = 1 mm.

Les Elasmobranches de l'Albien inférieur et moyen (Crétacé inférieur) de la Marne et de la Haute-Marne (France).

par J.P. BIDDLE(*)

Résumé :Diverses recherches dans l'Albien (Crétacé inférieur) de la région de Saint-Dizier (nord-est de la France) ont permis de recueillir une importante faune d'élasmobranches, contenant notamment *Squatirhina thiesi* nov. sp.. La faune de Saint-Dizier permet de mettre pour la première fois en évidence, la présence des taxons suivants dans le Bassin de Paris : *Lissodus levis* (WOODWARD, 1887); *Squatina decipiens* DALINKEVICIUS, 1935; *Heterodontus upnikensis* (DALINKEVICIUS, 1935); *Carcharias striatula* (DALINKEVICIUS, 1935); *Anomotodon principialis* CAPPETTA, 1975; *Scapanorhynchus praeraphiodon* SOKOLOV, 1978; ?*Cretodus* sp.; *Squalicorax primaevus* (DALINKEVICIUS, 1935); ?*Microcorax* sp. et *Synechodus tenuis* WOODWARD, 1889.

Mots-clefs : Elasmobranchii, Odontologie, Crétacé Inférieur, Albien, France.

Abstract :Diggings in the Albian (Early Cretaceous) of the Saint-Dizier region (north-east France) has yielded a large elasmobranch fauna, which includes *Squatirhina thiesi* nov. sp.. The Saint-Dizier fauna provides the first records for the Paris Basin of the following taxa : *Lissodus levis* (WOODWARD, 1887); *Squatina decipiens* DALINKEVICIUS, 1935; *Heterodontus upnikensis* (DALINKEVICIUS, 1935); *Carcharias striatula* (DALINKEVICIUS, 1935); *Anomotodon principialis* CAPPETTA, 1975; *Scapanorhynchus praeraphiodon* SOKOLOV, 1978; ?*Cretodus* sp.; *Squalicorax primaevus* (DALINKEVICIUS, 1935); ?*Microcorax* sp. and *Synechodus tenuis* WOODWARD, 1889.

Keywords : Elasmobranchii, Odontology, Lower Cretaceous, Albian, France.

Kurzfassung : Verschiedene Untersuchungen in der Unter Kreide von Saint-Dizier lieferten eine wichtige Fauna mit eine neuen Spezies: *Squatirhina thiesi*. In dieser Fauna wurden zum ersten Mal für die Umgebung von Saint-Dizier die folgenden Taxa gefunden :*Lissodus levis* (WOODWARD, 1887); *Squatina decipiens* DALINKEVICIUS, 1935; *Heterodontus upnikensis* (DALINKEVICIUS, 1935); *Carcharias striatula* (DALINKEVICIUS, 1935); *Anomotodon principialis* CAPPETTA, 1975; *Scapanorhynchus praeraphiodon* SOKOLOV, 1978; ?*Cretodus* sp.; *Squalicorax primaevus* (DALINKEVICIUS, 1935); ?*Microcorax* sp. and *Synechodus tenuis* WOODWARD, 1889.

Shlüsselwörter : Elasmobranchii, Odontologie, Unter Kreide, Alb, Frankreich.

(*) Collaborateur du Service Géologique de Belgique. Ferme des Clos, 78830, BONNELLES, FRANCE.

INTRODUCTION

Les faunes d'élasmobranches du Crétacé inférieur du Bassin de Paris ne semblent pas avoir motiver des recherches systématiques de la part des anciens auteurs. La majorité des connaissances disponibles se limitait encore à quelques dents de taille suffisamment grande pour avoir été recueillies à vue. Les faunes de l'Albien n'échappent pas à cette règle. Seul, CAPPETTA (1977) fait mention de quelques petites espèces obtenues par lavage-tamisage dans l'Albien supérieur de Wissant. Depuis 1986, le programme de recherche entrepris par l'auteur et ses associés dans le Crétacé inférieur de la région de Saint-Dizier, a permis de recolter une importante quantité de dents d'élasmobranches d'âge albien.

Un lavage-tamisage d'environ trois tonnes de sédiment, provenant de plusieurs horizons, a été réalisé sur maille de 0,5 mm.

La richesse et la diversité de la faune ainsi mise en évidence sont remarquables. La connaissance des élasmobranches de l'Albien du Bassin de Paris s'en trouve ainsi sensiblement augmentée.

LES GISEMENTS

A - Pargny-sur-Saulx (x: 784,35 y: 120,35) et Maurupt-le-Montois (x: 783,75 y: 119,60), Marne.

Ces argilières recoupent, sur une dizaine de mètres, les argiles tégulines (Albien Moyen).
Elles présentent, dans l'ensemble, la même succession lithologique. L'argile, extraite, est utilisée pour la fabrication de tuiles dans l'entreprise HUGUENOT-FENAL. La méthode employée dans ces argilières consiste à extraire rapidement une grande quantité d'argile et l'accumuler en tas de "compactages" en attendant une utilisation ultérieure. Après météorisation,ces tas ont permis de recueillir à vue quelques grandes dents.
Les recherches systématiques dans les horizons in-situ n'ont pû être réalisées que pendant de brèves périodes. Celles-ci sont fonction du rythme de l'exploitation. En effet, les fronts de taille d'une argilière se dégradent rapidement et les dépressions se remplissent très rapidemnt d'eau. Pour cette dernière raison, certains horizons (Pargny H1 notamment) n'ont pu être échantillonnés de façon satisfaisante.
La coupe présentée fig. 1 est élaborée à partir d'assemblage de plusieurs observations ponctuelles. Aucune coupe continue, aussi stratigraphiquement étendue , n'est observable dans la région de Saint-Dizier. Afin d'augmenter la lisibilité de la figure, les proportions n'ont pas été respectées.

Description et datation

Il convient de noter que l'identification des foraminifères et l'interprétation stratigraphique déduite, sont dues à Mme F. MAGNIEZ du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne à Dijon (URA CNRS 157).

De bas en haut :

- Horizon 0 : A approximativement 4 mètres au-dessus du contact des argiles de l'Albien sur le sable azoïque du Gargasien (Aptien supérieur), un horizon argilo-sableux d'à peine 2 cm d'épaisseur interrompt nettement une sédimentation argileuse de couleur beige. Cet horizon sableux est très riche en glauconie et les fossiles sont concentrés par poches dans les premiers centimètres. Ils sont parfois mêlés à quelques gros nodules phosphatés de couleur beiges de l'argile sous-jacente.
Un lessivage d'une partie de cette masse argileuse a eu lieu lors de la mise en place de l'horizon H0.
Il est intéressant de noter que les fossiles de vertébrés sont majoritaires dans cet horizon. L'emploi du terme "Bone-Bed" peut être envisagé pour qualifier l'horizon H0.
La rare faune d'invertébrés se compose de quelques *Exogyra* et de quelques foraminifères: *Lenticulina* sp. et *Palmula* sp.., non significatifs stratigraphiquement. Un âge Albien inférieur est présumé pour cet horizon.

- Horizon 1 : La base des argilières de Pargny et de Maurupt présente un véritable horizon conglomératique d'environ 30 cm constitué presque exclusivement de débris phosphatisés d'organismes invertébrés. La glauconie y est abondante. Cet horizon se subdivise quelquefois en un petit nombre de "micro-horizons" phosphatés, séparés par une épaisseur variable d'argile.
Leur contenu paléontologique ne varie pratiquement pas. Seule la variation de l'abondance des restes de vertébrés mérite d'être signalée. Les foraminifères récoltés, *Lenticulina* sp. et *Tritaxia pyramidata* REUSS, ne sont pas des formes stratigraphiquement significatives. Un âge Albien moyen basal est présumé pour cet horizon (probablement zone d'ammonite à *Isohoplites eodentatus*).

- Couche 2 : C'est une masse d'argile gris-bleutée d'environ 2 m d'épaisseur contenant quelques nodules phosphatés de couleur beige et des fossiles d'invertébrés (crustacés, ammonites...) épars. Aucune concentration significative de vertébrés n'y a été découverte.

- Horizon 3 : Cet horizon phosphaté, de plus ou moins 5 cm d'épaisseur, interrompt la sédimentation monotone de la masse précédente. Il est constitué de nodules phosphatés de couleur beige. Les fossiles d'invertébrés y sont majoritaires. Les restes de crustacés, tel que *Notopocorystes* et *Ethyus,* y sont bien conservés. L'appellation "Couche à crabes" sera donc réservée à cet horizon.
Malgré la forte concentration d'organismes, les restes de vertébrés y sont très peu abondants.

- Horizon 4 : Cet horizon de 5 à 10 cm est riche en fossiles et succède à une argile grise dont les 2 m de stampe n'ont livré aucun fossile. Il est constitué d'un lit dense de nodules phosphatés remaniés de couleur noire. Le coelentré *Trochocyathus* fait son apparition. Les otolithes y sont très abondants. Les dents d'élasmobranches sont souvent fracturées, mais leur état de conservation est généralement très bon.

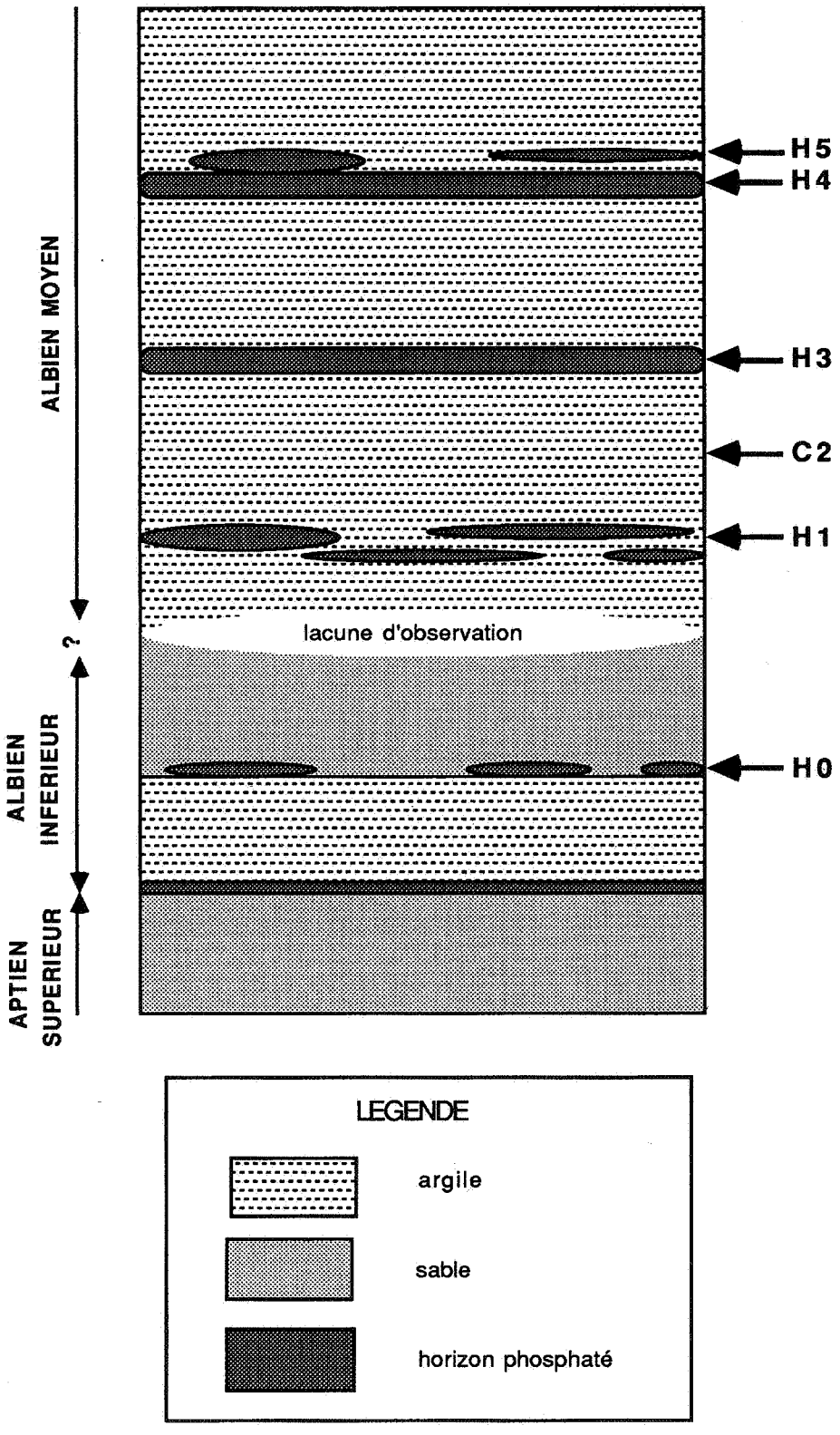


Figure 1. Coupe synthétique de l'Albien à Pargny-sur-Saulx.

- Horizon 5 : Cet horizon de maximum 2 cm est lenticulaire. Il peut se trouver au contact du précédent ou en être séparé par une épaisseur d'argile fortement rubéfiée. Il est constitué d'un lit discontinu de nodules phosphatés de couleur beige.
Les foraminifères récoltés , *Citharina d'orbignyi* MARIE et *Citharina mariei* KHAN, indiquent un âge albien moyen basal (extrême base exclue) correspondant aux zones d'ammonites à *Lyelliceras lyelli* pro parte ou *Hoplites dentatus-spathi*. Ces deux biozones ne sont pas dissociables sur l'unique base des foraminifères. Hormis une différence de constitution des nodules phosphatés, le contenu paléontologique de ces deux derniers horizons diffère peu.

HORIZONS	SOUS-ZONES	ZONES	AGE
H5 H4	*lyelli* ou *dentatus-spathi*	*dentatus*	ALBIEN MOYEN
H3 C2 H1	*eodentatus*		
H0	?	?	ALBIEN INFERIEUR

Figure 2. : Tableau récaptitulatif de l'âge présumé des horizons.

B - Le gisement de la Presqu'Ile de Nemours (x: 782,37 y: 100,50), Haute-Marne.

Les berges de la vaste retenue d'eau artificielle du Der sont constituées, localement, de depôts quaternaire. Ces sédiments incluent de nombreux fossiles remaniés des argiles albiennes sous-jacentes. L'état de conservation de ces fossiles est plutôt médiocre. Seuls, les restes de vertébrés ont supporté ce remaniement de façon satisfaisante. Le mode de récolte principal fut la récolte à vue. De nombreux lavages ont toutefois été réalisés. Les rares restes d'ammonites recueillis indiquent un âge Albien moyen (zone d'ammonite à *dentatus* sans plus de précision).

HISTORIQUE

La première liste d'élasmobranches de l'Albien du Bassin de Paris est due à M. LERICHE (1906). Dans son mémoire sur les poissons du nord de la France, cet auteur résume et synthétise les études de ses prédécesseurs. Les plus significatives d'entres elles sont celles de SAUVAGE (1867) et de BARROIS (1874):

Squatina sp.
Scapanorhynchus raphiodon
Scapanorhynchus gracilis
Lamna appendiculata
Oxyrhina mantelli
Oxyrhina macrorhiza
Ischyodus thurmanni
Edaphodon sedgwicki

F. PRIEM (1908, 1911) cite, à son tour, quelques dents provenant de l'Albien du Bassin de Paris.
Ce travail de synthèse, basé principalement sur l'examen des nombreuses collections privées de l'époque, étoffe singulièrement la liste établie par LERICHE:

Strophodus af. reticulatus
Strophodus sp.

Squatina sp.
Myliobatis sp.
Scapanorhynchus subulatus
Scapanorhynchus macrorhizus
Scapanorhynchus af. gigas
Oxyrhina mantelli
Oxyrhina subinflata
Oxyrhina macrorhiza
Lamna appendiculata
Otodus sulcatus
Synechodus sp.
Ischyodus thurmanni
Edaphodon sedgwicki

J. HOUDARD (1939) mentionne quelques dents provenant de l'Albien des environs de Saint-Dizier et signale l'abondance des restes de poissons recueillis dans les argilières de Pargny:

Lamna appendiculata
Scapanorhynchus raphiodon
Scapanorhynchus subulatus
Odontaspis macrohiza

H. GAMBLE (1976) signale la présence d'un Paleospinacidae dans le Gault du Pays de Bray:

Synechodus recurvus

Tous ces travaux pêchent par un même point : le manque de figuration du matériel étudié. Cette lacune est vraisemblablement imputable à l'habituelle mauvaise conservation de ces dents. Ce manque de figuration rend très incertaine la réactualisation taxonomique de ces listes.

H. CAPPETTA (1977) est le premier à décrire quelques espèces d'élasmobranches de petite taille.
Ses récoltes proviennent de recherches systématiques dans l'Albien supérieur de Wissant (Pas-de-Calais):

Protosqualus sigei
Orectoloboides parvulus
Scyliorhinus destombesi

Un ouvrage collectif (COLLETE & alii, 1982) figure et cite quelques dents provenant de l'Albien de l'Aube:

Lamna appendiculata
Lamna semiplicata
Oxyrhina sp.
Scapanorhyndus sp.
Synechodus sp.
Ischyodus thurmanni

J.P. BIDDLE & O. LANDEMAINE (1989), à l'occasion d'une étude concernant des élasmobranches du Barrémien, signalent la présence de deux petites espèces d'élasmobranches dans l'Albien moyen de la Haute-Marne:

Protoscyliorhinus sp.
Rhinobatos halteri

Une liste synthétique peut être élaborée à partir de l'ensemble des données disponibles à ce jour.
Mais il conviendrait de la considérer prudemment. Comme évoqué précédemment, le manque de figuration en a sensiblement limité l'étendue. Certaines de ces données paraissaient peu crédibles et ont ainsi été écartées.

La liste la plus plausible des élasmobranches de l'Albien du Bassin de Paris se présente comme suit:

Strophodus sp. (? *Heterodontus* sp.)
Protosqualus sigei
Squatina sp.
Scapanorhynchus sp.
Oxyrhina mantelli
Oxyrhina macrorhiza
Lamna appendiculata
Otodus sulcatus
Orectoloboides parvulus
Scyliorhinus destombesi
Protoscyliorhinus sp.
Synechodus recurvus
Synechodus sp.
Rhinobatos halteri
Ischyodus thurmanni
Edaphodon sedgwicki

ETUDE SYSTEMATIQUE

La classification et la terminologie sont celles proposées par CAPPETTA (1987).

Remarque : Les "dents" d'élasmobranches ne sont pas à proprement parler de véritables dents, mais plutôt le résultat de la transformation de denticules cutanés. Il serait donc plus raisonnable de qualifier leurs "racines dentaires" de plaques basales (opinion de l'auteur). Ce fait déborde le sujet de la présente étude et sera traité ultérieurement.

ELASMOBRANCHII
EUSELACHII
Superfamille : HYBODONTOIDEA
Famille : HYBODONTIDAE OWEN, 1846

Les conditions paléoécologiques particulières des faciès continentaux wealdiens ont permis le fort développement des représentants de cette famille (PATTERSON, 1966). Ils sont particulièrement bien représentés dans le Barrémien du Bassin de Paris (BIDDLE & LANDEMAINE, 1989).
Par contre, l'établissement du domaine marin de l'Albien en Marne et en Haute-Marne y a très peu favorisé la survie des hybodontes. Leurs dents représentent moins de 0,5% de l'ensemble de celles des élasmobranches recueillies.

Genre : *Hybodus* AGASSIZ, 1837
Espèce type : *Hybodus reticulatus* AGASSIZ, 1837

Hybodus sp.
pl. 6, fig. 2

Matériel : Une dent unique privée de racine dentaire. Pargny H 1.

Age : Albien moyen.

Description :
La dent (pl. 6, fig. 2) mesure 6 mm de long et 4 mm de haut. Elle est très incomplète. La racine dentaire est absente et la couronne est brisée à environ mi-hauteur. La couronne est constituée d'une cuspide principale de section elliptique et de deux expansions latérales. La base de la couronne présente, en face labiale, quelques plis d'émail peu étendus. La face linguale est lisse.

Discussion :
Il est malaisé de proposer une détermination spécifique sur la base d'un si modeste reste. Sa cuspide élevée n'est pas un caractère morphologique partagé par les dents des deux autres espèces d'hybodontes présentes dans l'Albien de la Marne et de la Haute-Marne. La morphologie particulière de cette dent permet tout juste de l'attribuer au genre *Hybodus*. Récemment, MAISEY (1987) a érigé le genre *Egertonodus* extrayant ainsi l'espèce *basanus* EGERTON, 1845 du genre *Hybodus* auquelle elle était généralement attribuée.
Cette différenciation n'est pas réalisable sur la base de restes dentaires. L'unique dent découverte n'apporte aucun argument à cette modification taxonomique. Si sa présence se confirme, la découverte du genre *Hybodus* dans l'Albien moyen de la Marne étendrait sa répartition stratigraphique dans le Bassin de Paris.

Famille : POLYACRODONTIDAE GLYCKMAN, 1964
Genre : *Polyacrodus* JAEKEL, 1889
Espèce type : *Hybodus polycyphus* AGASSIZ, 1837

Polyacrodus sp.
pl. 6, fig. 1

Matériel : Trois dents, dont une complète et deux dents privées de racine dentaire. Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Description :
La dent (pl. 6, fig. 1) mesure 20 mm de long et 9 mm de haut. Elle est étirée mésio-distralement et son profil est bas. Les cuspides principales et latérales sont peut individualisées et peu élevées.
Le tranchant occlusal est net. La couronne comporte, en face labiale, trois processus saillants, situés sous chaque cuspide. Ces extrémités mésio-distales comportent, en face linguale, quelques petites nodosités. La couronne est affectée d'une ornementation constituée de quelques forts plis d'émail.
La racine dentaire est épaisse et plus haute que la couronne. La vascularisation consiste en de nombreux petits pores disposés sans ordre apparent. Une rangée irrégulière de pores plus importants se remarque à mi-hauteur de la racine dentaire, en face labiale et en face linguale.

Discussion :
D'après PATTERSON (1966, p.302-303, fig.10, 11), il s'agirait d'une dent latérale de la mâchoire supérieure. La morphologie de cette dent n'est pas sans rappeler celle de la dent figurée par cet auteur (1966, p. 307, fig.13A) et attribuée à une dent juvénile de *Polyacrodus brevicostatus* (PATTERSON, 1966). Cette espèce est présente dans le Wealdien d'Angleterre et de l'Hauterivien au Barrémien du Bassin de Paris (BIDDLE & LANDEMAINE, 1989; BIDDLE, à paraitre). Il est difficile d'envisager la subsistance de cette espèce dans l'Albien, et ce, bien que le caractère eurhyalin des hybodontes eut été très développé. En effet, cette espèce aurait eut à surmonter le retour du domaine marin et, surtout, l'importante compétition imposée par les espèces nouvelles venues dans le Bassin de Paris.
Il paraît plus plausible d'imaginer que la dent étudiée provienne d'une espèce marine, n'ayant, comme relation, avec *P. brevicostatus*, qu'un lien ancestral. Les similitudes de la morphologie dentaire de ces espèces suggérent cependant l'existence entre elles d'un lien phylétique étroit. Ces remarques ne permettent pas d'attribuer les dents recueillies dans l'Albien à *P. brevicostatus*. Cette espèce n'aurait pas survécu au retour du domaine marin. Le petit nombre de dents recueilli ne permet pas de cerner l'entité spécifique de cette espèce, en vue de la comparer avec les autres espèces attribuables à ce genre. Aucune détermination spécifique ne peut être proposée.
La découverte du genre *Polyacrodus* dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier permet tout juste d'étendre la répartition stratigraphique de ce genre à l'Albien moyen du Bassin de Paris.

Genre : *Lissodus* BROUGH, 1935
Espèce type : *Hybodus africanus* BROOM, 1909

Lissodus levis (WOODWARD, 1887)
pl. 6, fig. 3-4

1887, *Acrodus levis*, WOODWARD, p. 103, fig. 2, 3.
1889, *Acrodus levis* WOODWARD, WOODWARD, p. 296, pl. 14, fig. 5-7.
1985, *Lissodus levis* (WOODWARD), DUFFIN, p. 127-129, pl. 4, fig. 5, 6, fig. 16 ,17.

Matériel : 26 dents privées de racine dentaire. Pargny H 1, H 3, H 4; Maurupt H 1; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Description :
Ce lot de dents est homogène. La plus grande (pl. 6, fig. 4) mesure 12 mm de long et 4 mm de haut.
Ces dents sont étirées mésio-distalement et ont un profil bas. Les cuspides principales et latérales sont très peu élevées. Certaines dents présentent une cuspidie accentuée : il doit s'agir de dents antérieures. La couronne comporte généralement, en position médiane, un processus labial peu saillant. L'émail est affecté de quelques rares plis, principalement localisés en position médiane et près des cuspides latérales.

Discussion :
Lissodus levis n'est connu que de quelques dents provenant de l'Albien d'Angleterre. Le lot de dents de Pargny se distingue uniquement de ces dernières par deux critères morphologiques apparement peu significatifs, vu l'habituel polymorphisme des dents de cette famille:

- Les dents de Pargny sont plus étirées mésio-distalement
- Elles sont moins ornementées

Ces différences morphologiques semblent entrer dans le domaine de variation morphologique de cette espèce. Il est acceptable d'imaginer qu'une petite population de *L. levis*, à dents plus étirées et moins ornementées que celles d'Angleterre, se soit développée dans le Bassin de Paris.
Bien que peu abondante, cette espèce est présente dans tous les horizons investis sans aucune variation morphologique notable. Ce fait accrédite l'hypothèse de l'existence et la persistance d'une petite population endémique à la région de Saint-Dizier. Cette hypothèse s'appliquerait sans doute à une autre espèce dont la morphologie dentaire est assez comparable à celle de *Lissodus levis* : *"Hybodus" brabanticus* LERICHE, 1929 du Turonien au Santonien de la Belgique. Il ne fait aucun doute qu'un lien phylétique relie ces espèces.
La découverte de *Lissodus levis* dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre sa répartition paléogéographique au Bassin de Paris.Cette espèce est également présente dans l'Albien moyen de l'Aube.

NEOSELACHII
Superordre : SQUALOMORPHII
Ordre : SQUALIFORMES
Famille : SQUALIDAE BONAPARTE, 1834

Genre : *Protosqualus* CAPPETTA, 1977
Espèce type : *Protosqualus sigei* CAPPETTA, 1977

Protosqualus sigei CAPPETTA, 1977
pl. 1, fig. 1

1935, *Acanthias appendiculatus* LERICHE, DALINKEVICIUS, p. 247-248, fig. 1-3, pl. 1, fig. 1-4.
1977, *Protosqualus sigei*, CAPPETTA, p. 969-970, pl. 1, fig. 7-11.
1991, *Protosqualus* cf. *sigei* CAPPETTA, MULLER & DIEDRICH, p. 17-19, pl. 2, fig. 1-7, pl. 3, fig. 1-4, pl. 4, fig. 1-2, pl. 15, fig. 5-6.

Matériel : 24 dents. Pargny H 0, H 1, H 4 ; Maurupt H 1 ; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Discussion :
Ces dents ne peuvent être distinguées de celles de *Protosqualus sigei* de l'Albien supérieur de Wissant. Les dents de cette espèce sont peu abondantes dans l'Albien de la région de Saint-Dizier, alors qu'elles pullulent dans sa localité type (18% de la faune, observation personnelle).
Cette dispersion semble être davantage imputable à des faits paléoécologiques (bathymétrie, température...) propres à ces deux régions plutôt qu'à la simple stratigraphie et ce, bien que ces deux causes soient intimement liées à l'Albien (transgression).

La découverte de *Protosqualus sigei* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier étend quelque peu sa répartition stratigraphique.
Le Barrémien du nord-ouest de l'Allemagne héberge une autre espèce attribuable à ce genre : *Protosqualus albertsi* THIES, 1981. Sa morphologie est très proche de celle de *P. sigei*. Ces deux espèces représentent un segment d'une lignée évolutive des Squaliformes ancestraux.

Ordre : SQUATINIFORMES
Famille : SQUATINIDAE BONAPARTE, 1838

Genre : *Squatina* DUMERIL, 1806
Espèce type : *Squalus squatina* LINNAEUS, 1758

Squatina cranei WOODWARD, 1888
pl. 1, fig. 2

1888, *Squatina cranei*, WOODWARD, p. 144-145, pl. 7, fig. 1-6.
1889, *Squatina cranei* WOODWARD, WOODWARD, p. 70.
1912, *Squatina cranei* WOODWARD, WOODWARD, p. 224, pl. 47, fig. 7-12.
1975, *Squatina cranei* WOODWARD, CAPPETTA, p. 124, fig. 8.
1977, *Squatina cranei* WOODWARD, HERMAN, p. 123, pl. 5, fig. 2.
1991, *Squatina cranei* WOODWARD, MULLER & DIEDRICH, p. 21-22.

Matériel : 54 dents. Pargny H 0, H 1, H 4 ; Maurupt H 1 ; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Description :
Ces dents sont de petite taille et d'allure gracile. La dent (pl. 1, fig. 2) mesure 3 mm de haut et 5 mm de large; c'est une dent antérieure.La couronne est constituée d'une cuspide principale accuminée de section elliptique et de deux expansions latérales étirées fines et peu élevées. Le tranchant occlusal est net et continu. La face labiale de la couronne surplombe la racine dentaire sur toute sa longueur. Il y a présence d'un tablier individualisé.
La racine dentaire est peu élevée. Elle est excentrée lingualement et fortement comprimée. Son profil basilaire est sub-losangique. La région médiane est déprimée en face labiale. La vascularisation consiste principalement en un foramen ouvert dans la dépression médiane. Quelques pores auxiliaires sont visibles.

Discussion :
Cette morphologie est incontestablement celle des dents du genre *Squatina*. L'attribution des dents recueillies à *S. cranei* est difficilement argumentable d'un point de vue morphologique. Cette espèce, comme la majeure partie des espèces de ce genre, n'a qu'une valeur d'espèce statigraphique. C'est la seule espèce de petite taille et d'allure gracile connue du Crétacé moyen.
La découverte de *Squatina cranei* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier étend sa répartition stratigraphique. Cette espèce était déjà connue du Cénomano-Turonien du Bassin de Paris (HERMAN, 1977).

Squatina decipiens DALINKEVICIUS, 1935
pl. 1, fig. 3-4

1935, *Squatina decipiens*, DALINKEVICIUS, p. 249-251, pl. 1, fig. 10-17.
1975, *Squatina decipiens* DALINKEVICIUS, HERMAN, p. 123-124, pl. 5, fig. 2.

Matériel : 3 dents. Pargny H 1.

Age : Albien moyen.

Discussion :
Quelques dents recueillies sont de dimensions plus importantes que celles des dents de *S. cranei*. La plus grande dent (pl. 1, fig. 3) mesure 8 mm de haut et 9 mm de large. Leur morphologie ne peut être séparée de celle des

dents de l'espèce précedente, hormis cette nette différence de taille. Aucune dent de taille intermédiaire n'a été recueillie.
L'unité spécifique des dents du genre *Squatina* est généralement très floue. Leur morphologie dentaire est si stable dans le temps qu'un caractère aussi perceptible qu'un net accroissement de la taille, permet de mettre en évidence l'apparition d'une nouvelle lignée évolutive.
Il est vraisemblable, qu'au sein de la population de *S. cranei*, les trois dents recueillies préfigurent *Squatina decipiens* et y sont donc attribuées. Ainsi que l'a déjà suggéré HERMAN (1977, p. 124), *S. decipiens* succéderait à *S. cranei* et le seul critère de différenciation notable est un accroissement de la taille de ses dents. Cet auteur, par contre, ne signale pas la coexistence de ces deux espèces dans les formations crétacées belges.
Localement, elle représente un timide prémice de ce renouvellement. La découverte de *Squatina decipiens* dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier étend sa répartition paléogéographique et stratigraphique. C'est la plus ancienne présence connue de cette espèce.

"Squatina" mülleri REUSS, 1846
pl. 1, fig. 5

1845, *Squatina mülleri* REUSS, p. 100, pl. 21, fig. 18-20.
1878, *Squatina mülleri* REUSS, FRITSCH, p. 10, fig. 18-19.
1977, *Squatina mülleri* REUSS, HERMAN, p. 122, pl. 5, fig. 1.

Matériel : 20 dents. Pargny H 0, H 1, H 4; Maurupt H 1; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Description :
La dent (pl. 1, fig. 5) est une dent latérale. Elle mesure 2 mm de haut et 5 mm de large. Son aspect est solide et massif. Elle est étirée mésio-distalement et sa cuspidie est peu élevée. La cuspide principale est peu individualisée. Sa section est elliptique. Les expansions latérales de la couronne sont élevées, épaisses et convexes à la base. La face linguale comporte de nombreux petits plis d'émail. Ce caractère est inconstant, l'ornementation peut être localisée aux extrémités mésio-distales ou être absente. Le tranchant occlusal est net et continu. Le tablier est volumineux et solidaire de la couronne.La racine dentaire est excentrée lingualement. Elle est épaisse et il n'y a aucune dépression médiane. La vascularisation consiste principalement en un foramen communiquant entre la protubérance linguale et la face basiliaire, en position médiane. Quelques pores auxiliaires sont visibles.

Discussion :
La morphologie particulière des dents de cette espèce permet de les séparer aisément des dents de *S. cranei* et de *S. decipiens* :

- Ces dents sont massives.
- Les expansions latérales peuvent être lingualement ornementées.
- Leurs racines dentaires sont épaisses et non déprimées en position médiane.

Ces dents partagent de nombreux caractères morphologiques avec *Squatina mülleri* du Cénomano-Turonien de Bohême. Elles sont donc attribuées à cette espèce. Ces différences morphologiques sont si importantes qu'elles autoriseraient une séparation d'ordre générique. C'est sous réserve, que ces dents sont attribuées à ce genre. Ces dents pourraient appartenir à une lignée ancienne anonciatrice du genre *Squatina*. HERMAN avait déjà conclu à un aspect "éminemment primitif" des dents de cette espèce (1977, p. 122).

Une autre espèce : *Squatina havreensis* HERMAN, 1977 du Campanien de Belgique et de France présente de forte similitudes morphologiques avec *"Squatina" mülleri*. Il ne fait aucun doute que ces deux espèces sont phylétiquement liées et représentent un segment d'une lignée évolutive parallèle à la lignée *Squatina*.
La découverte de *"Squatina" mülleri* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier étend sa répartition stratigraphique. C'est la plus ancienne présence connue de cette espèce.

Superorder : GALEOMORPHII
Ordre : HETERODONTIFORMES
Famille : HETERODONTIDAE GRAY, 1851

Genre : *Heterodontus* BLAINVILLE, 1816
Espèce type : *Squalus philipi* SCHNEIDER, 1801

Heterodontus canaliculatus (EGERTON in DIXON, 1850)
pl. 2, fig. 1

1889, *Cestracion canaliculatus* EGERTON, WOODWARD, p. 334, pl. 11, fig. 24-25.
1912, *Cestracion canaliculatus* EGERTON, WOODWARD, p. 214-216, pl. 45, fig. 1-5.
1975, *Heterodontus* cf. *canaliculatus* (EGERTON), CAPPETTA, p. 118-119, fig. 5, pl. 1, fig. 21-23.
1977, *Heterodontus canaliculatus* (EGERTON), HERMAN, p. 84-85, pl. 3, fig. 1.
1991, *Heterodontus canaliculatus* (EGERTON), MULLER & DIEDRICH, p. 22, pl. 5, fig. 7.

Matériel : 19 dents antérieures et 30 dents latérales. Pargny H 1, H 4; Maurupt H 1; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Discussion :
Le lot de dents recueilli est relativement homogène.Les principaux caractères morphologiques de ces dents de petite taille peuvent se résumer comme suit:

- Absence d'ornementation de la région basale en face labiale.
- Dents antérieures : deux cuspides latérales individualisées et divergentes.
- Dents latérales : proéminence de la région médiane de la couronne.

Ces dents partagent un grand nombre de caractères morphologiques avec les dents de *Heterodontus canaliculatus* et peuvent y être attribuées. La hauteur des dents antérieures est sensiblement la même que celle des dents du Cénomano-Turonien décrites par J. HERMAN (1977). La longueur des dents latérales est cependant inférieure pour les dents albiennes. Aucune donnée d'importance ne vient compléter la connaissance de cette espèce classique.
La découverte de *Heterodontus canaliculatus* dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre sa répartition stratigraphique.

Heterodontus upnikensis (DALINKEVICIUS, 1935)
pl. 2, fig. 2-3

1935, *Cestracion upnikensisi*, DALINKEVICIUS, p. 255, fig. 29-33.
1977, *Heterodontus upnikensis* (DALINKEVICIUS), HERMAN, p. 86.

Matériel : 15 dents (antérieures ?). Pargny H 0, H 1, H 4; Maurupt H 1.

Age : Albien inférieur et moyen.

Description :
La dent figurée (pl. 2, fig. 2) mesure 1,1 mm de haut et 1,2 mm de large.Sa couronne a un aspect triangulaire. Elle est constituée d'une cuspide principale acuminée de section elliptique. La base de la couronne est massive et convexe. La compression labio-linguale des expansions latérales n'est perceptible qu'en face linguale. La couronne surplombe la racine dentaire en face labiale. Le tranchant occlusal est net et continu. La racine dentaire est peu élevée et excentrée lingualement. Son profil basilaire est sub-triangulaire. Elle comporte une profonde dépression en position mésio-labiale. La vascularisation consiste essentiellement en un foramen situé entre la protubérance linguale et la dépression mésio-labiale.
La seconde dent figurée (pl. 2, fig. 3) mesure 0,9 mm de haut et 1,4 mm de long. Elle présente une morphologie générale similaire à celle de la précédente, hormis le grand développement de l'expansion mésiale.

Discussion :
Ces dents dont la morphologie dentaire est très singulière ne peuvent être attribuées qu'à *Heterodontus upnikensis*. Cette espèce est encore imparfaitement connue. Ses dents antérieures sont seules caractéristiques. Les dents latérales proposées par DALINKEVICIUS ne sont pas convaincantes et semblent appartenir à *H. canaliculatus*. Parmis les dents recueillies, celle figurée (pl. 2, fig. 3) est la plus étirée mésio-distalement.
Sa couronne ne comporte aucune trace d'ornementation. Ce fait troublant conduit à penser que la denture *H. upnikensis* comporterait principalement des dents éffilées et quelques dents étirées non ornementées. Ce schéma dentaire n'est pas classique chez *Heterodontus*.De futures découvertes sont souhaitables.
La découverte de *Heterodontus upnikensis* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre sa répartition paléogéographique et stratigraphique. C'est la plus ancienne présence connue de cette espèce.

Heterodontus sp.
pl. 2, fig. 4

Matériel : 2 dents antérieures et 3 dents latérales. Pargny H 1 ; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Discussion :
Ces dents sont de grande taille. La dent (pl. 2, fig. 4) mesure 11 mm de long. Les trois dents latérales (non figurées) ne présentent aucune proéminence de la région médiane de la couronne. Les dents antérieures présentent quelques plis sur la base de la région labiale de la couronne. Les cuspides latérales sont complètement fusionnées.
Ces dents ont une morphologie différente de celles des dents de *Heterodontus canaliculatus* et ne peuvent être directement attribuées à cette espèce, bien qu'une telle morphologie suggèrerait un stade ontogénique plus avancé (voir REIF, 1976). Dans ce cas, il s'agirait d'individus adultes ou séniles.
Cette morphologie dentaire n'est pas sans rappeler celle de *Heterodontus lepagei* BIDDLE (à paraitre), de l'Hauterivien au Barrémien du Bassin de Paris. Il est plausible que cette espèce subsiste encore à l'Albien. Seule, la découverte de nouveau matériel permettrait de se prononcer catégoriquement.

Ordre : ORECTOLOBIFORMES
Famille : ORECTOLOBIDAE JORDAN & FOWLER, 1903

Genre : *Orectoloboides* CAPPETTA, 1977
Espèce type : *Ginglymostoma parvula* DALINKEVICIUS, 1935

Orectoloboides parvulus (DALINKEVICIUS, 1935)
pl. 1, fig. 7-8

1935, *Ginglymostoma parvula*, DALINKEVICIUS, p. 254, pl. 1, fig. 21.
1975, *Orectoloboides parvula* (DALINKEVICIUS), CAPPETTA, p. 968-969, pl. 1, fig. 1-2.

Matériel : 5 dents. Pargny H 0, H 1 ; Maurupt H 1.

Age : Albien inférieur et moyen.

Discussion :
Ces dents sont de très petite taille; elles n'excèdent pas 1 mm de haut. Leur morphologie calque, en tout point, celle des dents décrites de l'Albien supérieur de Wissant.
Les dents recueillies présentent un polymorphisme de position comparable à celui mis en évidence par CAPPETTA. Aucune donnée suplémentaire ne vient compléter la connaissance de cette espèce.
Une autre espèce est attribuable à ce genre : *Orectoloboides glashoffi* THIES, 1981 de l'Aptien supérieur du nord-ouest de l'Allemagne. Cette espèce se différencie de *O. parvulus* par sa racine dentaire hémi-aulacorhize et sa couronne monocuspidée.
La découverte de *Orectoloboides parvulus* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier étend sa répartition statigraphique. C'est la plus ancienne présence connue de cette espèce.

Genre : *Cretorectolobus* CASE, 1978
Espèce type : *Cretorectolobus olsoni* CASE, 1978

Cretorectolobus sp.
pl. 1, fig. 6

Matériel : 1 dent, Pargny H 4.

Age : Albien moyen.

Description :
Cette unique dent est de petite taille et son aspect est massif. Elle mesure 2 mm de haut et 2.5 mm de large. Sa morphologie générale est squatinoïde. La couronne est constituée d'une cuspide principale, solide, de section elliptique et de deux expansions latérales élevées et épaisses. Le tranchant occlusal est net et continu. Il y a présence d'un tablier volumineux et solidaire de la couronne. L'émail est complètement lisse.
La racine dentaire est excentrée lingualement. Elle est épaisse et légèrement déprimée en position médiane. Son profil basilaire est sub-triangulaire. la vascularisation est constituée, en face basilaire, d'un pseudo-sillon ouvert entre la protubérance linguale et un foramen médian. Deux pores sont visibles dans ce foramen. Deux foramens latéraux sont visibles, en face linguale, de part et d'autre de la protubérance.

Discussion:
Cette morphologie générale est d'apparence squatinoïde. Cependant, le degré d'évolution de la racine dentaire éloigne cette dent de celles des squatiniformes. Cette vascularisation particulière est, en fait, caractéristique des Orectolobiformes.
Cette dent partage de nombreux caractères morphologiques avec les dents du genre *Cretorectolobus* et y est attribuée. Ce genre ne comprenderait qu'une seule espèce : *Cretorectolobus olsoni* du Campanien du Montana. L'unicité de l'exemplaire, et le laps de temps important qui sépare l'Albien du Campanien, n'autorisent pas l'attribution de la dent albienne à cette espèce.

La présence du genre *Cretorectolobus* dans le Crétacé inférieur de la région de Saint-Dizier est maintenant incontestable. Elle a déjà été mise en évidence à l'Hauterivien (BIDDLE, à paraitre). Malheureusement, les traces de ce genre sont trop peu abondantes pour permettre, ici, la description de cette très probable nouvelle espèce, sédentaire au Bassin de Paris.
La découverte de *Cretorectolobus* sp. dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre la répartition stratigraphique et de confirmer la présence de ce genre dans le Bassin de Paris. Ce genre n'y était connu que de l'Hauterivien.

Ordre : LAMNIFORMES
Famille : ODONTASPIDIDAE MÜLLER & HENLE, 1839

Genre : *Carcharias* RAFINESQUE, 1810
Espèce type : *Carcharias taurus* RAFINESQUE, 1810

Ce genre a récemment été remis en vigueur par l'ICZN et ce, à la demande de COMPAGNO et de FOLLET. Le nom générique *Synodontaspis* WHITE, 1931 doit s'incliner devant *Carcharias* (voir WARD,1989).

Carcharias striatula (DALINKEVICIUS, 1935)
pl. 3, fig. 1-4

1935, *Odonstaspis striatula*, DALINKEVICIUS, p. 268-269, pl. 4, fig. 84-95.
1975, *Odontaspis striatula* DALINKEVICIUS, CAPPETTA, p. 122, pl. 1, fig. 1-7.
1977, *Palaeohypotodus striatula* (DALINKEVICIUS), HERMAN, p. 229, pl. 10, fig. 1.

Matériel : 130 dents. Pargny H 0, H 1, H 3, H 4, H 5; Maurupt H 1; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Description :
Ces dents sont de taille moyenne et d'aspect gracile. Elles n'excèdent pas 12 mm de haut. La couronne est constituée d'une cuspide principale acuminée de profil très légèrement sigmoïdal et d'une paire de cuspides latérales fines et assez individualisées. La couronne surplombe la racine dentaire, surtout sur les dents antérieures. L'ornementation de la couronne est particulière. Elle consiste de façon générale en un réseau de forts replis d'émail, peu élevés et localisés particulièrement à la base de la couronne. En face linguale, c'est un réseau plus ou moins accentué de fin plis d'émail assez étendu.La racine dentaire est peu élevée. Les expansions radiculaires, très divergentes, sont digitiformes et légèrement comprimées labio-lingualement. La protubérance linguale est saillante. Un sillon net y est visible.

Discussion :
Ce lot de dents, relativement homogène, présente une proportion équivalente de dents parasymphysaires et de dents intermédiaires. Cette observation est précieuse car il est très délicat de situer génériquement les espèces de la famille des Odontaspididae. Ce schéma dentaire rappelle celui de *Carcharias taurus*, hypothèse déjà proposée par DALINKEVICIUS. La morphologie de ces dents ne peut être séparée de celle des dents de l'espèce *striatula* du "Cénomanien" de Lituanie.
Cette espèce représenterait avec les deux espèces suivantes, la base d'une arborescence évolutive incluant les Odontaspididae et les Mitsukurinidae. Le degré de différenciation y est encore peu élevé, leurs unités spécifiques ne sont pas encore nettement séparables.
La découverte de *Carcharias striatula*, dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre, avec certitude, sa répartition paléogéographique et stratigraphique.
Sa présence dans le Bassin de Paris n'est certainement pas inédite, les dents de cette espèce peuvent avoir été confondues par les anciens auteurs avec des dents de *Scapanorhynchus*.

Famille : MITSUKURINIDAE JORDAN, 1898

Genre : *Anomotodon* ARAMBOURG, 1952
Espèce type : *Anomotodon plicatus* ARAMBOURG, 1952

Anomotodon principialis CAPPETTA, 1975
pl. 3, fig. 5-8

1975, *Anomotodon principialis*, CAPPETTA, p. 121-122, pl. 1, fig. 8-13.
1982, *Oxyrhina* sp., COLLETE & col., pl. 29, fig. 1.

Matériel : 47 dents. Pargny H 0 (une seule dent), H 4, H 5; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Discussion :
Ce lot de dents est homogène.Leur hauteur n'excède pas 15 mm. Leur morphologie peut se résumer comme suit:

- Dents de taille moyenne.
- Cuspide principale acuminée, à profil sigmoïdal.
- Absence de cuspide latérale.
- Ornementation linguale élevée.
- Racine dentaire peu élevée, pourvue d'un sillon net.
- Expansions radiculaires divergentes et légèrement comprimées labio-lingualement.

Ces dents ne se différencient pas de celles de *A. principialis* et y sont, par conséquent, attribuées.
Le petit nombre de dents recueilli n'a pas permis de mettre en évidence des dents attribuables aux files parasymphysaire ou intermédiaire. Aucune donnée supplémentaire ne peut donc être apportée en se qui concerne la connaissance du schéma dentaire de cette espèce. Cette morphologie dentaire évoque celle des Mitsukurinidae.
La découverte de *Anomotodon principialis* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre sa répartition paléogéographique et stratigraphique. Il ne fait aucun doute que certaines présences du genre *Scapanorhynchus* signalées par les anciens auteurs doivent être attribuables à cette espèce.

Genre : *Scapanorhynchus* WOODWARD, 1889
Espèce type : *Rhinognathus lewisii* DAVIS, 1887

? *Scapanorhynchus praeraphiodon* SOKOLOV, 1978
pl. 3, fig. 9-10

1937, *Scapanorhynchus raphiodon* AGASSIZ var. *tenuis* DAVIS, DALINKEVICIUS, p. 266-267, pl. 3, fig. 72-75.
1978, *Scapanorhynchus praeraphiodon*, SOKOLOV, p. 38-39, pl. 9, fig. a-b.

Matériel : 85 dents. Pargny H 4, H 5; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Discussion :
Ces dents sont attribuées avec réserve à cette espèce. Elles se distinguent assez difficilement de celles d' *Anomotodon principalis* et de *Carcharias striatula*. Leur entité spécifique est imprécise. Ces dents partagent quelques caractères morphologiques avec celles de ces deux espèces.
Les différences morphologiques majeures peuvent se résumer ainsi :

- La présence de cuspides latérales plus ou moins résorbées.
- La couronne ne surplombe pas la racine dentaire labialement.
- L'ornementation linguale élevée.
- L'ornementation labiale vestigiale.

Ces dents sont inséparables de celles de *C. striatula* dans les horizons inférieurs (H 0 et H 1). SOKOLOV décrit *Scapanorhynchus praeraphiodon* du Vraconien au Cénomanien de Russie et la propose comme forme primitive de l'espèce cosmopolite : *S. raphiodon* (AGASSIZ, 1844).
Hormis leurs dimensions légèrement inférieures, les dents albiennes présentent, une morphologie similaire à celle des dents de *S. praeraphiodon,* et y sont donc attribuées.
Le faible degré de différenciation de ces espèces suggère naturellement qu'un lien phylétique étroit les relie. Quelques découvertes complémentaires seraient souhaitables pour tenter de proposer un cladogramme acceptable. Seul, le lien entre *S. praeraphiodon* et *S. raphiodon* semble actuellement plausible.
Si sa présence se confirme, la découverte de *Scapanorhynchus praeraphiodon* dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier permettrait d'étendre sa répartition paléogéographique et stratigraphique.

Famille : CRETOXYRHINIDAE GLYCKMAN, 1958

Genre : *Cretoxyrhina* GLYCKMAN, 1957
Espèce type : *Isurus denticulatus* GLYCKMAN, 1957

Cretoxyrhina woodwardi (HERMAN, 1977) nov. comb.
pl. 3, fig. 11-19

1911, *Lamna appendiculata* AGASSIZ, WOODWARD, p. 206-208, fig. 63-64, pl. 44, fig. 6.
1977, *Cretolamna woodwardi*, HERMAN, p. 207-209, pl. 9, fig. 1.
1982, *Lamna appendiculata* AGASSIZ, COLLETE & col., pl. 28, fig. 7-8.

Matériel : 65 dents. Pargny H 1, H 2; Maurupt H 1; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Discussion :
Ces dents sont de grande taille, mais n'excèdent pas une hauteur de 27 mm. La morphologie de ces dents est indissociable de celle de la série dentaire typique proposée par HERMAN (1977), reprise de WOODWARD (1911, fig. 64).

Les principaux caractères sont :

- Dents de grande taille et d'aspect solide.
- Présence de fortes cuspides latérales divergentes.
- Racine dentaire anaulacorhize stricte.
- Expansions radiculaires digitiformes et peu comprimées.

Les dents recueillies sont attribuées sans aucun doute à cette espèce. Toutefois, l'attribution de ces dents au genre *Cretolamna* mérite d'être révisée. En effet, la racine dentaire des dents de *Cretolamna* est comprimée labio-lingualement et son contour est quadrangulaire. Ce caractère est d'une grande stabilité dans le temps. Cette différence devrait autoriser de soustraire l'espèce *woodwardi* du genre *Cretolamna.*
Hormis la présence de cuspides latérales, la morphologie des dents de cette espèce n'est pas sans rappeler celle des dents de *Cretoxyrhina mantelli* (AGASSIZ), espèce cosmopolite, du Cénomano-Turonien au Campanien. Ceci conduit à proposer l'ébauche d'un schéma phylétique liant ces deux espèces. Dans un premier temps, il est très plausible d'envisager que *C. mantelli* succède à l'espèce *woodwardi* par simple résorption des cuspides latérales accompagnée d'un accroissement de la taille. Ces phénomènes évolutifs sont usuels chez les Lamniformes.
Dans un second temps, il faut constater la non existence d'espèce attribuable avec certitude au genre *Cretolamna* avant le Cénomanien. Or, dès l'Albien, l'espèce *woodwardi* est déjà fort engagée dans la voie de l'accroissement de la taille.
Ces observations permettent de supposer que l'espèce *woodwardi* appartient à la même lignée que *C. mantelli.*Une nouvelle hypothèse concernant l'origine vraisemblable de la lignée sera proposée plus loin.Celle-ci serait à l'origine du genre *Cretolamna.*
Ceci permettrait d'abttribuer au genre *Cretoxyrhina* l'espèce *woodwardi.*

Les ressemblances avec le genre *Cretolamna* auraient pour seule raison une convergence morphologique.
Quelques dents présentent une ornementation résiduelle, localisée aux extrémités mésio-distales de la face labiale et de la base de la face linguale. Ce caractère, particulièrement net sur les dents commissurales, suggère une forme ancestrale ornementée. La grande taille de ces dents indique que cette espèce a déjà une longue histoire. La découverte de *Cretoxyrhina woodwardi* dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier étend sa répartition stratigraphique. C'est la plus ancienne présence connue de ce genre. Cette découverte permet de compléter la connaissance de cette grande espèce.

Genre : *Archaeolamna* SIVERSON, 1992
Espèce type : *Odontaspis kopingensis* DAVIS, 1890

Archaeolamna kopingensis (DAVIS, 1890)
pl. 4, fig. 1-4

1906, *Lamna arcuata* WOODWARD, LERICHE, p. 85.
1911, *Lamna arcuata* WOODWARD, WOODWARD, p. 208, pl. 44, fig. 8-9.
1935, *Lamna appendiculata* WOODWARD, DALINKEVICIUS, p. 271, pl. 5, fig. 104-109.
1937, *Odontaspis arcuata* (WOODWARD), van de GEYN, p. 30-31, fig. 102-116.
1977, *Plicatolamna arcuata* (WOODWARD), HERMAN, p. 203-205, pl. 8, fig. 4.
1991, *Cretolamna? arcuata* (WOODWARD), MULLER & DIEDRICH, p. 32-33, pl. 7, fig. 6. pl. 8, fig. 1-3.
1992, *Archaeolamna kopingensis* (DAVIS), SIVERSON, p. 529-533, pl. 2, fig. 1-15.

Matériel : 150 dents. Pargny H 0, H 1, H 4, H 5; Maurupt H 1; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Description :
Ces dents sont de taille moyenne. La couronne est constituée d'une cuspide principale de profil sub-rectiligne. Sa face linguale est convexe et sa face labiale est presque plane. La couronne comporte une paire de cuspides latérales. Elles sont assez individualisées et peu divergentes. Elles sont disposées dans le même plan que celui de la cuspide principale.

Ces dents sont généralement lisses. Elles comportent toutefois, de façon vestigiale, une ornementation linguale sur les dents d'individus juvéniles et une ornementation labiale limitée aux extrémités mésio-distales de quelques rares exemplaires.
La racine dentaire est solide et légèrement comprimée labio-lingualement. La protubérance linguale est peu individualisée. Il y a présence d'un sillon vestigial. Les expansions radiculaires sont digitiformes et comprimées labio-lingualement.

Discussion :

Ces dents partagent un grand nombre de caractères morphologiques avec *Archaeolamna kopingensis*.
L'abondance relative des restes recueillis et attribuables à cette espèce permet de formuler quelques observations:

- En accord avec la morphologie assymétrique (protubérance linguale excentrée mésialement) de leur racine dentaire, il y a indiscutablement présence, dans l'échantillon, de dents de position intermédiaire. Ce fait renforce l'hypothèse de la position systématique du genre *Archaeolamna* au sein de la famille des Cretoxyrhinidae.

- Quelques grandes dents présentent une morphologie à peine distinguable de celles attribuables à des individus juvéniles de *Cretoxyrhina woodwardi*. Ce fait suggèrerait que ces deux espèces soient phylétiquement liées. On peut envisager que *C. woodwardi* dériverait d'une population ancestrale de *A. kopingensis*.

- Quelques dents présentent une forte compression labio-linguale des extrémités radiculaires.
Le contour basilaire ainsi obtenu n'est pas sans rappeler le contour quadrangulaire des dents de *Cretolamna appendiculata*. Il est vraisemblable que cette espèce puisse dériver, elle aussi, d'une population de *Archaeolamna kopingensis*. Ce fait expliquerait la confusion dans la détermination de certains anciens auteurs.
Si ces deux dernières suggestions se vérifient, *A. kopingensis* pourrait avoir joué un rôle important dans le peuplement des mers crétacées, en ayant généré deux genres très signifiants : *Cretoxyrhina* et *Cretolamna*. Cette espèce vigoureuse subsiste elle-même jusqu'au Maestrichtien (HERMAN, 1977).
La découverte de *Archaeolamna kopingensis* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier permet de compléter la connaissance de cette espèce. Sa répartition stratigraphique est étendue. C'est la plus ancienne présence connue de cette espèce.

Genre : *Cretodus* SOKOLOV, 1965
Espèce type : *Otodus semiplicatus* MÜNSTER in AGASSIZ, 1843

?Cretodus sp.
pl. 4, fig. 9

Matériel : 3 dents. Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Description :
Ces dents sont de taille moyenne. La dent figurée mesure 18 mm de haut. La couronne est constituée d'une cuspide principale élancée à profil faiblement sigmoïdal. La face linguale est convexe. La face labiale est presque plane. La couronne comporte une ou deux paires de cuspides latérales. Elles sont assez solides, bien individualisées, divergentes et disposées dans le même plan que celui de la cuspide principale. Ces dents possèdent une ornementation constituée de plis d'émail très prononcés à la base. En face linguale, elle s'étend sur environ deux tiers de la couronne. En face labiale, elle se localise à la base de la couronne.
La racine dentaire est volumineuse. Un sillon vestigial y est visible. Les expansions radiculaires sont étirées, digitiformes et comprimées labio-lingualement.

Discussion :
Ces quelques dents se différencient assez aisément de celles d'une espèce morphologiquement voisine : *Leptostyrax macrorhiza* (COPE, 1875).

Les trois principaux caractères de différenciations sont :

- Ces dents sont massives, celles de *L. macrorhiza* sont graciles.
- Les cuspides latérales sont disposées dans le même plan que celui de la cuspide principale. Celles de *L. macrorhiza* se trouvent dans un plan décalé.
- Les plis de l'émail sont forts, surtout à la base de la couronne.

La morphologie de ces dents rappele celle de *Cretodus semiplicatus*. La plus ancienne présence connue de cette espèce serait de l'Albien du Texas (CAPPETTA, 1987). Toutefois, l'élancement de la cuspide principale des quelques dents ici étudiées ne permet pas de les attribuer à cette espèce.
En effet,dès l'Albien,les dents de *C. semiplicatus* présentent une cuspide principale massive.
Ces dents sont attribuées, avec réserve, au genre *Cretodus*; ceci pour souligner leur unité morphologique et les extraire ainsi du lot de dents attribuables à *L. macrorhiza.*
Si sa présence se confirme, la découverte de ?*Cretodus* sp. dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier permettrait d'étendre sa répartition paléogéographique et stratigraphique.

Famille de position systématique incertaine

Genre : *Leptostyrax* WILLISTON, 1900
Espèce type : *Leptostyrax bicuspidatus* WILLISTON, 1900

Leptostyrax macrorhiza (COPE, 1875)
pl. 4, fig. 5-8

1889, *Lamna macrorhiza* COPE, WOODWARD, p. 399-400.
1900, *Lamna macrorhiza* COPE, WILLISTON, p. 249.
1902, *Odontaspis macrorhiza* (COPE), LERICHE, p. 109-110, pl. 3, fig. 18-27.
1906, *Odontaspis macrorhiza* (COPE), LERICHE, p. 83.
1935, *Odontaspis macrorhiza* (COPE), DALINKEVICIUS, p. 269-270, pl. 4, fig. 96-101.
1964, *Odontaspis macrorhiza* (COPE), GLYCKMAN, pl. 3, fig. 2.
1975, *Odontaspis macrorhiza* (COPE), CAPPETTA, p. 112-113, pl. 1, fig. 15-20.
1977, *Plicatolamna macrorhiza* (COPE), HERMAN, p. 201-203, pl. 8, fig. 3.
1978, *Megarhizodon macrorhiza* (COPE), SOKOLOV, P. 43, pl. 11-12.

Matériel : 153 dents. Pargny H 0, H 1, H 2, H 4, H 5; Maurupt H 1; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Description :
Ces dents sont de taille moyenne. Elles présentent une forte compression mésio-distale. La couronne est constituée d'une cuspide principale acuminée à profil sigmoïdal. La face labiale est presque plane. La couronne ne comporte généralement qu'une paire de cuspides latérales, parfois deux. Elles sont fines et assez individualisées. Elles sont divergentes et disposées dans un plan décalé labialement par rapport à celui de la cuspide principale. Ces dents présentent une ornementation labio-linguale constituée de fins plis d'émail. En face linguale, elle s'étend presque jusqu'à l'apex, alors qu'en face labiale, elle ne s'étend pas sur plus de la moitié de la hauteur de la cuspide. La racine dentaire est volumineuse mais d'aspect gracile. Elle peut être aussi élevée que la couronne.
La protubérance linguale est importante. Un sillon vestigial y est visible, davantage sur les dents très comprimées. Les expansions radiculaires sont digitiformes.

Discussion :
Le lot de dents recueilli est relativement homogène. L'ornementation labio-linguale prononcée et la forte compression mésio-distale de ces dents permettent de les séparer rapidement d'une espèce morphologiquement voisine : *Archaeolamna kopingensis*. Ces dents sont donc attribuées à *Leptostyrax macrorhiza* (nouvelle combinaison taxonomique déjà proposée par CAPPETTA, 1980). L'entité spécifique de cette espèce a toujours été assez floue.

La reconstitution de la mâchoire de cette espèce (SOKOLOV, 1978, p. 42) propose la présence de files parasymphysaires et intermédiaires multiples. Cette hypothèse est satisfaisante car elle est bien représentative de l'échantillon albien ci-étudié. Cet important caractère de différenciation d'ordre supra-générique, suggère que le genre *Leptostyrax* ne peut appartenir à la famille des Cretoxyrhinidae. Cette famille se caractérise, en particulier, par l'absence de file parasymphysaire et la présence de file intermédiaire simple.
La découverte de *Leptostyrax macrorhiza* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier n'apporte pas d'élément important à la connaissance de cette espèce. Sa présence a déjà été signalée dans l'Albien du Bassin de Paris.

Remarque :
Soucieux de clarifier l'origine des Lamniformes, CAPPETTA propose le genre *Protolamna* sur base d'un petit lot de dents de l'Aptien du sud de la France (CAPPETTA, 1980).
Les dents de ce nouveau genre ne s'éloignent guère de celles du genre *Leptostyrax*. Les différences morphologiques observées par CAPPETTA lui permettant de proposer le genre *Protolamna* pourraient n'être que des critères de différenciation d'ordre spécifique. Cette remarque suggère que ces deux genres pourraient être synonymes. Dans ce cas, par respect de la loi de priorité, *Protolamna* devrait s'incliner devant *Leptostyrax*.

Genre : *Paraisurus* GLYCKMAN, 1957
Espèce type : *Oxyrhina macrorhiza* PICTET & CAMPICHE, 1858

Paraisurus macrorhiza (PICTET & CAMPICHE, 1858)
pl. 4, fig. 10-11

1858, *Oxyrhina macrorhiza,* PICTET & CAMPICHE, p. 83, pl. 10, 6-10.
1889, *Oxyrhina macrorhiza* PICTET & CAMPICHE, WOODWARD, p. 381.
1902, *Oxyrhina macrorhiza* PICTET & CAMPICHE, LERICHE, p. 118-119, pl. 3, fig. 54-58.
1957, *Paraisurus macrorhiza* (PICTET & CAMPICHE), GLYCKMAN, p. 115-116, pl. 1, fig. 14-15.
1977, *Paraisurus macrorhiza* (PICTET & CAMPICHE), HERMAN, p. 195-196.
1987, *Paraisurus macrorhiza* (PICTET & CAMPICHE), CAPPETTA, p. 101-102, fig. 87D-F.

Matériel : 11 dents. Pargny H 1, H 2; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Discussion :
Ces dents sont de grande taille; une hauteur maximale de 29 mm a été observée. La morphologie générale des dents de *Paraisurus macrorhiza* est très singulière. Peu de Lamniformes du Crétacé ont une morphologie aussi caractéristique. Elle peut se résumer ainsi :

- Dents de grande taille.
- Forte compression mésio-distale.
- Absence de cuspide latérale.
- Racine dentaire anaulacorhize stricte.
- Extrême développement de la protubérance linguale.

Les 11 dents présentent la même forte compression mésio-distale. Ce fait étaye l'hypothèse proposée par CAPPETTA (1987) selon laquelle cette espèce possèderait une denture homodonte. Les dents d'individus juvéniles ne présentent aucun caractère résiduel évocateur d'un quelconque cousinage. Cette espèce énigmatique est encore très isolée phylétiquement.
La découverte de *Paraisurus macrorhiza* dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier n'apporte aucune donnée supplémentaire à la connaissance de cette grande espèce. Sa présence était déjà connue dans l'Albien du Bassin de Paris.

Genre : *Paranomotodon* HERMAN, 1975
Espèce type : *Oxyrhina angustidens* REUSS, 1845

Paranomotodon angustidens (REUSS, 1845)
pl. 4, fig. 12-13

1845, *Oxyrhina angustidens*, REUSS, p. 6-7, pl. 3, fig. 7-13.
1878, *Oxyrhina angustidens* REUSS, FRITSCH, p. 8, fig. 13.
1889, *Oxyrhina angustidens* REUSS, WOODWARD, p. 380-381.
1902, *Oxyrhina angustidens* REUSS, LERICHE, p. 117-118, pl. 3, fig. 59-65.
1911, *Oxyrhina angustidens* REUSS, WOODWARD, p. 204-205, pl. 43, fig. 16-20.
1935, *Oxyrhina* cf. *angustidens* REUSS, DALINKEVICIUS, p. 273, pl. 5, fig. 119-120.
1977, *Paranomotodon angustidens* (REUSS), HERMAN, p. 189-191, pl. 7, fig. 7.
1991, *Paranomotodon angustidens* (REUSS), MULLER & DIEDRICH, p. 38-39, pl. 7, fig. 1-3.

Matériel : 14 dents. Pargny H 0, H 1, Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Description :
Ces dents sont de taille moyenne et d'aspect élancé. Une hauteur maximale de 17 mm a été notée. La couronne est constituée d'une cuspide principale acuminée à profil légèrement sigmoïdal. Les expansions mésio-distales sont des lames peu élevées. La couronne est généralement lisse, quelques plis ténus sont cependant visibles en face linguale.
La racine dentaire est peu élevée. La protubérance linguale est assez développée. Un net sillon y est visible. Les expansions radiculaires sont digitiformes et comprimées labio-lingualement sur les dents de files latérales.

Discussion :
Cette espèce classique, tantôt rapprochée des Mitsukurinidae ou bien des Alopiidae, est encore phylétiquement isolée. Sa morphologie dentaire ne se différencie que très légèrement des dents attribuables à *Anomotodon principialis*. Seuls, quelques caractères peu significatifs permettent d'isoler quelques dents de celles de cette dernière espèce. Celles de *P. angustidens* sont de dimension supérieure et leurs couronnes sont lisses ou très légèrement ornementées. L'entité spécifique de cette espèce apparait assez imprécise à l'Albien. Cette difficulté de séparation pourrait s'expliquer par le fait que *P. angustidens* dériverait d'une population de *A. principialis*. Cette séparation aurait eu lieu durant l'Albien. Les dents recueillies seraient donc celles de variants imparfaitement différenciés, mais néanmoins annonciateurs de *P. angustidens*. Cette hypothèse est assez séduisante. Si elle se vérifie, la position systématique de cette espèce serait clairement établie. Il ne faut cependant pas négliger la difficulté de séparation liée à l'effet d'une convergence morphologique entre deux lignées parallèles. Cette morphologie dentaire est déjà très teintée de "modernisme". Cette direction évolutive a peut-être été empruntée par quelques autres Lamniformes du Crétacé inférieur.
La découverte de *Paranomotodon angustidens* dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier permet seulement d'étendre sa répartition stratigraphique. C'est la plus ancienne présence connue de cette espèce.

Famille : ANACORACIDAE CASIER, 1947

Genre : *Squalicorax* WHITLEY, 1939
Espèce type : *Corax pristodontus* AGASSIZ, 1843

Squalicorax primaevus (DALINKEVICIUS, 1935) nov. comb.
pl. 4, fig. 14-17

1935, *Oxyrhina primaeva,* DALINKEVICIUS, p. 272-273, pl. 5, fig. 114-118.
1978, *Palaeoanacorax falcatus praecursor*, SOKOLOV, p. 20-22, pl. 3, fig. a-b.
1991, *Pseudocorax primulus*, MULLER & DIEDRICH, p. 40-41, pl. 22, fig. 1-5.

Matériel : 42 dents. Pargny H 0, H 1, H 4; Maurupt H 1; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Description :
Ces dents sont de taille moyenne et ont un aspect assez gracile. Elles sont étirées mésio-distalement.
Une hauteur maximale de 11 mm a été notée. La couronne est constituée d'une cuspide principale accuminée fortement incurvée distalement. Elle présente généralement une légère torsion hélicoïdale. Quelques rares dents présentent des cuspides latérales partiellement résorbées. L'expansion mésiale est fortement solidaire de la cuspide principale, alors que l'expansion distale est assez individualisée. Le tranchant est net. La face labiale est légèrement convexe.
La racine dentaire anaulacorhize est solide et comprimée labio-lingualement. Les expansions radiculaires sont divergentes mais peu individualisées.

Discussion :
Ces dents ont une morphologie particulière, similaire à celle des dents de *Squalicorax falcatus* (AGASSIZ, 1843) mais s'en distinguent par leur taille inférieure et par l'absence de crénelure sur leur tranchant. L'acquisition de la crénelure est un phénomène évolutif très signifiant du point de vue taxonomique. Ce fait n'autorise donc pas l'attribution des dents albiennes à cette espèce.
Certaines dents ont une morphologie similaire à celles décrites par DALINKEVICIUS (1935) provenant des "Greenish black muds of the Sventoji and Neris beds". Les autres dents présentent des similitudes morphologiques avec celles décrites par SOKOLOV (1978) du Vraconien de Russie et celles décrites par MULLER & DIEDRICH (1991) du Cénomanien d'Allemagne. Ces trois descriptions concernent vraissemblablement la même espèce : *Squalicorax primaevus*. Tous les intermédiaires morphologiques sont visibles dans l'Albien de la région de Saint-Dizier. L'attribution de ces dents à cette espèce ne fait aucun doute.
La découverte de quelques dents présentant des cuspides latérales partiellement résorbées donne une indication sur la phylogénie de cette famille. Sa forme ancestrale devait être pourvue de cuspides latérales. Cependant, son origine est encore bien obscure. La découverte de *Squalicorax primaevus* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre sa répartition paléogéographique et stratigraphique. C'est la plus ancienne présence connue de cette espèce.

Genre : *Microcorax* CAPPETTA & CASE, 1975
Espèce type : *Microcorax crassus* CAPPETTA & CASE, 1975

? *Microcorax* sp.
pl. 4, fig. 19-20

Matériel : 4 dents. Pargny H 1.

Age : Albien moyen.

Discussion :
La morphologie particulière de ces 4 dents s'éloigne sensiblement de celle des dents de *Squalicorax primaevus*. Ces différences peuvent se résumer ainsi :

- Absence ou très faible présence du tranchant mésio-distal.
- Section sub-circulaire de la couronne.
- Couronne surplombant la racine dentaire en face labiale.
- Racine dentaire massive.

Cette morphologie rappelle celle des dents de *Microcorax*, mais se différencie légèrement de la seule espèce connue : *M. crassus* du Cénomanien du Texas. En effet, les dents albiennes sont de dimension supérieure et présentent un tranchant mésio-distal très peu prononcé.

La faible connaissance de la morphologie dentaire de cette espèce ne permet pas d'attribuer avec certitude les dents albiennes à *M. crassus*. Le petit nombre de dents recueilli ne permet pas plus de cerner leur entité spécifique. Quelques découvertes supplémentaires seront nécessaires.
Si sa présence se confirme, la découverte de ?*Microcorax* sp. dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier permettrait d'étendre sa répartition paléogéographique et stratigraphique de ce genre.

Ordre : CARCHARHINIFORMES
Famille : SCYLIORHINIDAE GILL, 1862

Genre : *Scyliorhinus* BLAINVILLE, 1816
Espèce type : *Squalus canicula* LINNAEUS, 1758

Scyliorhinus destombesi CAPPETTA, 1975
pl. 6, fig. 6-7

1975, *Scyliorhinus destombesi,* CAPPETTA, p. 968, pl. 1, fig. 3-6.
1991, *Scyliorhinus destombesi* CAPPETTA, MULLER & DIEDRICH, p. 41-42, pl. 12, fig. 3-4, pl. 13, fig. 1-4, pl. 19, fig. 1,3.

Matériel : 11 dents. Pargny H 0, H 1.

Age : Albien inférieur et moyen.

Discussion :
Ces dents sont de très petite taille. Elles n'excèdent pas 1 mm de haut. La morphologie générale de ces dents ne permet pas de les séparer des dents décrites de l'Albien supérieur de Wissant.
La découverte de *Scyliorhinus destombesi* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier étend sa répartition stratigraphique. C'est la plus ancienne présence connue de cette espèce.

Genre : *Protoscyliorhinus* HERMAN, 1977
Espèce type : *Protoscyliorhinus bettrechiensis* HERMAN, 1977

Protoscyliorhinus lamaudi BIDDLE & LANDEMAINE, 1989
pl. 6, fig. 5

1989, *Protoscyliorhinus lamaudi*, BIDDLE & LANDEMAINE, p. 11-12, pl. 4, fig. 1a-1c.

Matériel : 15 dents. Pargny H 0, H 1, Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Discussion :
Ces dents ont un aspect scyliorhinoïde. Elles n'excèdent pas une hauteur de 3 mm. Leur morphologie générale s'éloigne très peu de celle des dents de *Protoscyliorhinus lamaudi* du Barrémien de la région d'Unienville. Seule, l'extension de l'ornementation labio-linguale est moins accentuée sur les dents albiennes. Cette morphologie dentaire indique un stade évolutif situé entre *P. lamaudi* et *P. bettrechiensis* du Cénomano-Turonien. Les dents de cette dernière espèce sont de dimension supérieure et l'ornementation de leur couronne est résiduelle. La logique évolutive ainsi évoquée est illustrée, principalement, par l'accroissement de la taille des dents et par la résorption de l'ornementation de la couronne.
D'une façon générale, les limites inter-spécifiques d'une lignée évolutive sont souvent très floues du fait de la modification graduelle de la morphologie dentaire. Dans le cas présent, les dents albiennes sont plutôt attribuées à *P. lamaudi*. Cette population présente, au Crétacé inférieur, une relative stabilité morphologique, puisqu'aucune modification significative n'est observable depuis le Barrémien.
La position systématique de ce genre est encore incertaine. Une relation phylétique avec les Paleospinacidae n'est pas inconcevable, ceci en accord avec la morphologie générale de la couronne de ses dents. Cette relation a déjà

été suggérée (BIDDLE & LANDEMAINE, 1989) mais aucune donnée nouvelle ne vient confirmer ou infirmer cette hypothèse.
La relation du genre *Protoscyliorhinus* avec les Scyliorhinidae n'est pas très évidente car l'absence de cavité pulpaire de la racine dentaire écarte très nettement ces dents de celles des Carchariniformes.
De futures découvertes dans la base du Crétacé inférieur permettront peut-être d'éclaircir l'origine de ce genre.
La découverte de *Protoscyliorhinus lamaudi* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre sa répartition stratigraphique.

Ordre : INCERTAE ORDINIS
Famille : PALEOSPINACIDAE REGAN, 1906

Genre : *Paraorthacodus* GLYCKMAN, 1957
Espèce type : *Sphenodus recurvus* TRAUTSCHOLD, 1877

Paraorthacodus recurvus (TRAUTSCHOLD, 1877)
pl. 5, fig. 5

1889, *Synechodus recurvus* (TRAUTSCHOLD), WOODWARD, p. 329-330, pl. 11, fig. 22-23.
1911, *Synechodus recurvus* (TRAUTSCHOLD), WOODWARD, p. 221, pl. 43, fig. 8.
1911, *Synechodus* sp., F. PRIEM, p. 14, fig. 1, 2.
1935, *Synechodus recurvus* (TRAUTSCHOLD), DALINKEVICIUS, p. 259-261, pl. 2, fig. 50-58.
1957, *Paraorthacodus recurvus* (TRAUTSCHOLD), GLYCKMAN, p. 115, pl. 1, fig. 6-13.
1976, *Synechodus recurvus* (TRAUTSCHOLD), GAMBLE, p. 45.
1977, *Synechodus recurvus* (TRAUTSCHOLD), HERMAN, p. 30.
1982, *Synechodus* sp., COLLETE & col., pl. 29, fig. 2a.

Matériel : 27 dents. Pargny H 0, H 1, H 4; Maurupt H 1, H 4; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Description :
Ces dents sont de grande taille et ont une allure gracile. La dent figurée (pl. 5, fig. 5) mesure 12 mm de long et 9 mm de haut. La couronne est constituée d'une cuspide principale acuminée, à profil légèrement sigmoïdal, et de deux paires de cuspides latérales très individualisées. La section de ces cuspides est elliptique. Le tranchant mésio-distal est net et continu. La face linguale est le face la plus convexe. La zone basilaire de la couronne comporte, en face labiale, un réseau de petits plis fins d'émail. Cette ornementation est plus étendue en face linguale. La face linguale est la plus convexe.La partie labiale est déprimée en position médiane. Quelques pseudo-sillons sont ouverts localement. La face linguale de la racine dentaire comporte quelques pores.

Discussion :
La morphologie dentaire du genre *Paraorthacodus* est très singulière. La détermination générique de ses dents ne pose aucun problème. Elles ne peuvent être confondues avec des dents attribuables au genre *Synechodus*. Trois différences morphologiques majeures permettent de séparer les dents de *Paraorthacodus* des dents de *Synechodus:*

- Les couronnes des dents de *Paraorthacodus* ne surplombent pas la racine dentaire.
- Leurs cuspides latérales sont très individualisées.
- Leurs tranchants sont nets.

Ce genre, présent dès le Jurassique (THIES, 1983), subsiste jusque dans le Paléocène (LERICHE, 1902), sans modification morphologique notable.

Cette stabilité morphologique fait que toute distinction spécifique au sein de ce genre semble difficilement soutenable. De ce fait, et par respect de l'avis des anciens auteurs, les dents recueillies dans l'Albien de la région de Saint-Dizier seront attribuées à la seule espèce *P. recurvus* du Cénomanien de Saratov (U.R.S.S.).
La découverte de *Paraorthacodus recurvus* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier n'apporte aucune donnée supplémentaire à la connaissance de cette espèce cosmopolite. Sa présence dans l'Albien était déjà connue du Bassin de Paris.

Genre : *Synechodus* WOODWARD, 1888
Espèce type : *Hybodus dubrisiensis* MACKIE, 1863

Synechodus dubrisiensis (MACKIE, 1863)
pl. 5, fig. 1-3

1888, *Synechodus dubrisiensis* (MACKIE), WOODWARD, p. 496-499.
1889, *Synechodus dubrisiensis* (MACKIE), WOODWARD, pl. 327, fig. 12, pl. 11, fig. 17-20, pl. 12, fig. 6.
1912, *Synechodus dubrisiensis* (MACKIE), WOODWARD, p. 217-219, pl. 45, fig. 6-7, pl. 46, fig. 1-2.
1935, *Synechodus nitidus*, DALINKEVICIUS, p. 257-259, pl. 2, fig. 39-49.
1977, *Synechodus dubrisiensis* (MACKIE), HERMAN, p. 28-29.
1982, *Synechodus* sp., COLLETE & col., pl. 29, fig. 2b.
1990, *Synechodus dubrisiensis* (MACKIE), BATCHELOR & WARD, p. 191, pl. 1, fig. 7-8.
1991, *Synechodus dubrisiensis* (MACKIE), MULLER & DIEDRICH, p. 46-47, pl. 22, fig. 8-10.

Matériel : 295 dents. Pargny H 0, H 1, H 4, H 5, Maurupt H 1, Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien inférieur et moyen.

Description :
Ces dents sont de petite taille. Les dents antérieures sont acuminées et graciles. Les dents latéro-antérieures et latérales sont généralement étirées mésio-distalement et ont un profil bas. La dent figurée (pl. 5, fig. 1) doit être une dent de position symphysaire.La couronne est constituée d'une cuspide principale plus ou moins acuminée et de 3 à 5 paires de cuspides latérales peu individualisées. Les cuspides ont une section sub-circulaire. Le tranchant mésio-distal est peu accentué sur les dents antérieures. Il est davantage accentué sur les dents latéro-antérieures et latérales. La couronne surplombe la racine dentaire en face labiale. La partie basale de la couronne des dents de ces positions est affectée d'une ornementation. Elle consiste, de façon générale, en un réseau de plis d'émail anastomosés et de quelques plis s'élevant sur les cuspides. Les plis anastomosés sont plus développés en face labiale. L'ornementation en face linguale est plutôt constituée de plis s'élevant sur la couronne, la base y est cependant légèrement anastomosée. Cette ornementation s'estompe sur les dents antérieures. Il ne subsiste, en face labiale, que quelques plis localisés à l'extrême base de la couronne et cela parfois seulement aux extrémités mésio-distales. La face linguale comporte quelques plis très peu accentués. La racine dentaire est comprimée. Son profil basilaire est elliptique. La face linguale est la face la plus convexe. La dépression médiane affecte une surface importante de la racine dentaire. Quelques pseudo-sillons assez profonds y sont observables. La face linguale comporte quelques pores.

Discussion :
Ces dents ne se différencient pas de celles de *Synechodus dubrisiensis* et doivent donc y être attribuées (voir WOODWARD, 1888). Cette espèce pullule dans l'horizon H0 de Pargny. Elle se raréfie progressivement dans les horizons suivants.
La figuration d'une dent de position symphysaire et d'une dent de position commissurale complète quelque peu la connaissance de la morphologie dentaire de cette espèce.
La découverte de cette espèce dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier n'apporte aucune donnée importante à sa connaissance. Néanmoins, cette espèce présente localement un net intérêt stratigraphique (voir fig. 5).Sa présence dans l'Albien du Bassin de Paris avait déjà été mentionnée (HERMAN, 1977).

Synechodus tenuis WOODWARD, 1889
pl. 5, fig. 4

1889, *Synechodus tenuis*, WOODWARD, p. 329, pl. 11, fig. 21.
1990, *Synechodus tenuis* WOODWARD, BATCHELOR & WARD, p. 191, pl. 1, fig. 9.

Matériel : 4 dents. Pargny H 4 ; Presqu'Ile de Nemours.

Age : Albien moyen.

Description :
Ces dents ont une allure robuste et sont de grande taille. La dent (pl. 5, fig. 4) mesure 12 mm de long et 9 mm de haut. La couronne est constituée d'une cuspide principale acuminée et de quatre paires de cuspides latérales très peu individualisées. La section de la cuspide principale est sub-circulaire.
Le tranchant mésio-distal est continu mais peu accentué. Les faces labiale et linguale sont d'égale convexité. Les extrémités mésio-distales de la couronne comportent quelques très petits plis d'émail en face labiale. La face linguale est absolument lisse. La couronne surplombe la racine dentaire en face labiale. La racine dentaire est comprimée. Les expansions latérales sont comprimées labio-lingualement.
Le profil basilaire lingual n'est semi-circulaire qu'en position médiane. La dépression médiane est importante. Elle laisse apparaître cinq pseudo-sillons bien nets. La face linguale comporte quelques pores.

Discussion :
Les dents de cette espèce sont bien moins abondantes dans la région de Saint-Dizier que celles de *S. dubrisiensis*. Trois différences majeures, dans la morphologie dentaire de *Synechodus tenuis*, permettent de séparer aisément cette espèce de *S. dubrisiensis*:

- Les dents de *S. tenuis* sont plus grandes et plus robustes.
- Leurs cuspides latérales sont bien moins individualisées.
- Leur couronne est très peu ornementée.

Ces critères semblent évoquer, pour les dents de *S. tenuis*, un stade ontogénique plus avancé que celui de *S. dubrisiensis*. Cependant, aucun intermédiaire morphologique n'a pû être mis en évidence et ce, malgré le grand nombre de dents recueillies et attribuables au genre *Synechodus*. Ce fait accrédite l'entité spécifique de cette espèce.
La découverte de *Synechodus tenuis* dans l'Albien moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre la répartition paléogéographique et stratigraphique de cette espèce. Cette espèce n'était connue que du Lower Greensand (Aptien) d'Angleterre.

Superordre : BATOMORPHII
Ordre : RAJIFORMES
Subordre : RHINOBATOIDEI
Famille : RHINOBATIDAE MULLER & HENLE, 1838

Genre : *Spathobatis* THIOLIERE, 1854
Espèce type : *Spathobatis bugesiacus* THIOLIERE, 1854

" Spathobatis" halteri (BIDDLE & LANDEMAINE, 1989) nov. comb.
pl. 6, fig. 8

1989, *Rhinobatos halteri*, BIDDLE & LANDEMAINE, p. 13-14, pl. 5, fig. 1a-1f.

Matériel : 17 dents. Pargny H 0, H 1, H 5 ; Maurupt H 1.

Age : Albien inférieur et moyen.

Discussion:
Hormis leur dimension sensiblement supérieure, ces dents ne peuvent être différenciées de celles du Barrémien de la région de Unienville. Elles sont donc attribuées à l'espèce *halteri.*
Cependant, l'attribution au genre *Rhinobatos* mérite d'être révisée. En effet, la couronne des dents de ce genre comporte deux uvula latéro-linguales. Ce caractère morphologique important est un critère de différenciation de niveau générique. Il est absent sur les dents barrémiennes et albiennes. Ces dents ne peuvent donc être celles d'un *Rhinobatos*. La morphologie dentaire du genre *Spathobatis* est encore mal connue, mais ses dents ne comporteraient pas l'uvula latérale (THIES, 1983 et communications personnelles). L'attribution, avec doute, de ces dents à ce genre, est artificielle puisqu'aucune comparaison directe ne peut encore être tentée : ce genre est basé sur un reste squelettique.
La découverte de *"Spathobatis" halteri* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre sa répartition stratigraphique. Cette découverte n'apporte aucune donnée permettant d'apprécier l'hypothèse d'un lien phylétique entre les genres *Spathobatis* et *Rhinobatos*. Si son attribution générique se confirme, *"Spathobatis" halteri* serait la plus récente présence connue du genre *Spathobatis*. Ce genre n'était connu que du Jurassique.

Genre : *Squatirhina* CASIER, 1947
Espèce type : *Squatirhina lonzeensis* CASIER, 1947

Squatirhina thiesi nov. sp.
pl. 6, fig. 9-11

Etymologie : Espèce dédiée au Docteur Detlev THIES de Hannovre pour ses travaux sur les micro-dents d'élasmobranches fossiles.
Matériel : 23 dents. Pargny H 0, H 1, H 3 ; Maurupt H 1 ; Presqu'Ile de Nemours.
Holotype : La dent figurée (pl. 6, fig. 9), déposée ainsi que les 2 dents paratypes figurées (pl. 6, fig. 10-11) dans les collections paléontologiques de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique.

Age : Albien inférieur et moyen.

Diagnose :
Espèce de petite taille décrite sur la base de reste dentaire. Les rebords marginaux mésio-distaux de la couronne des dents antérieures sont profondément affectés par des replis saillants de l'émail.

Descriptions :
L'holotype P5972 (pl. 6, fig. 9) est une dent antérieure. Elle mesure 2,1 mm de haut et 1,5 mm de large. Elle est comprimée mésio-distalement et étirée labio-lingualement. La couronne est constituée d'une cuspide principale de section elliptique et orientée lingualement. La face labiale est convexe et très développée. La couronne comporte un uvula qui s'étend sur la racine dentaire et un fort tablier de profil sub-quadrangulaire. Celui-ci est très solidaire de la couronne et surplombe largement la racine dentaire. Les rebords marginaux de la couronne ont un aspect déformé, par la présence de forts replis d'émail peu élevés. Cette ornementation affecte principalement les régions mésio-distales. Le tranchant mésio-distal est net et continu, uniquement sur la cuspide principale.
La racine dentaire est peu élevée et excentrée lingualement. Elle est étranglée en dessous de la couronne. Son profil basilaire est pyriforme, du fait de la forte compression mésio-distale de cette dent. Un profond sillon sépare la racine dentaire en deux lobes convexes. Deux foramens y sont visibles en position médiane. Les deux foramens complémentaires sont visibles de part et d'autre de l'uvula.

Les paratypes sont des dents latérales. La dent P5973 (pl. 6, fig. 10) mesure 1,1 mm de haut et 1,4 mm de large. Sa morphologie générale est similaire à celle de la dent holotypique. Elle s'en différencie par deux caractères liés à sa position dans la mâchoire : cette dent est moins comprimée mésio-distalement et sa cuspidie est moins élevée. Les expansions latérales de la couronne sont deux cuspides latérales très peu individualisées. Le tranchant mésio-distal est complet.
L'ornementation de la région marginale de la couronne est peu accentuée sur cette dent. le profil basilaire est sub-triangulaire. Les expansions latérales de la racine dentaire sont plus étirées que celles de la couronne.

La dent P5974 (pl. 6, fig. 11) doit être une dent d'individu juvénile. Elle mesure 0,9 mm de haut et 0,9 mm de large.

Discussion :
La morphologie de ces dents est indifférenciable de celle des dents du genre *Squatirhina*. Ce genre comprend trois espèces : *S. lonzeensis* CASIER, 1947 du Cénomano-Turonien au Santonien, *S. wesfalica* MULLER & DIEDRICH, 1991 du Cénomanien et *S. kannensis* HERMAN, 1975 du Campanien au Maestrichtien. Aucune comparaison de valeur ne peut être tentée car les bonnes figurations manquent. Les dents albiennes présentent, dans l'ensemble, une morphologie similaire à celle des dents de deux espèces très proches morphologiquement: *S. lonzeensis* et *S. wesfalica* . Elles s'en différencient toutefois par leurs dimensions sensiblement inférieures et par la forte accentuation de l'ornementation marginale de certaines dents. Les dents latérales des trois espèces connues présentent une morphologie "rhinobatoïde".Les dents latérales de *S. thiesi* nov. sp. ne présentent pas une telle morphologie et sont assez cuspidées.
L'entité spécifique de *S. thiesi* nov. sp. est imprécise car ses particularités morphologiques ne sont pas très importantes. L'argument majeur de différenciation est certainement le laps de temps qui sépare ces espèces. La lignée *Squatirhina* présente un accroissement régulier de la taille de ses dents, de l'Albien au Maestrichtien.
Cette morphologie singulière ne suggère encore aucun lien phylétique évident avec l'ensemble des néosélaciens connus du Jurassiques. De futures découvertes seraient souhaitables.
La découverte de *Squatirhina thiesi* nov. sp. dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier permet d'étendre la répartition paléogéographique et stratigraphique de ce genre. C'est sa plus ancienne présence connue.

HOLOCEPHALI

CHIMAERIFORMES
Sous-ordre : CHIMAERIDEI

Avertissement :
Les quelques triturateurs découverts dans l'Albien de la région de Saint-Dizier sont souvent très incomplets. Ces restes ne sont pas très fréquents, mais ont été recueillis ça-et-là dans tous les horizons investis.
Dr. C. DUFFIN (Morden, Angleterre) signale la présence d'au moins deux espèces identifiables sur la base de triturateurs sub-complets (communication personnelle):

Ischyodus thurmanni PICTET & CAMPICHE, 1858
Edaphodon sedgwicki (AGASSIZ, 1843)

Quelques fragments d'aiguillons dorsaux ont également été découverts. Leur valeur taxonomique est très faible.

Discussion :
A la vue de la démarche particulière dans l'étude de ces restes de chiméroides, il ne sera fait aucun commentaire. Seule, la présence de *I. thurmanni* et de *E. sedgwicki* dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier mérite d'être signalée.
Ces deux espèces sont déjà connues de l'Albien du Bassin de Paris. Leur découvertes confirment les déterminations de LERICHE (1906).

CONCLUSIONS

COMPOSITION FAUNIQUE

Le résultat global de l'ensemble des découvertes de dents d'élasmobranches dans l'Albien de la région de Saint-Dizier est exposé sous la forme d'un tableau (fig. 3). Trente espèces ont été mises en évidence.
Une espèce est nouvelle : *Squatirhina thiesi* nov. sp..
Dix espèces voient leur répartition paléogéographique étendue au Bassin de Paris:

Lissodus levis
Squatina decipiens
Heterodontus upnikensis
Carcharias striatula
Anomotodon principialis
Scapanorhynchus praeraphiodon
?Cretodus sp.
Squalicorax primaevus
?Microcorax sp.
Synechodus tenuis

Vingt espèces voient leur répartition stratigraphique étendue à l'Albien inférieur et moyen du Bassin de Paris:

Polyacrodus sp.
Protosqualus sigei
Squatina cranei
Squatina decipiens
"Squatina" mulleri
Heterodontus canaliculatus
Heterodontus upnikensis
Orectoloboides parvulus
Anomotodon principialis
Scapanorhynchus praeraphiodon
Cretoxyrhina woodwardi
Archaeolamna kopingensis
?Cretodus sp.
Squalicorax primaevus
?Microcorax sp.
Paranomotodon angustidens
Scyliorhinus destombesi
Protoscyliorhinus lamaudi
Synechodus tenuis
"Spathobatis" halteri

Les déterminations ambigües des anciens auteurs obligent à formuler quelques réserves sur la réalité de la présence de certaines espèces, telles que *0. mantelli, L. appendiculata* et *O. sulcatus*. Ces espèces, tout à fait valides et classiques du Crétacé supérieur, n'ont pas été reconnues dans le matériel albien.
Il convient de noter que la présence des genres *Cretodus* et *Microcorax* doit, elle aussi, être considérée avec prudence.

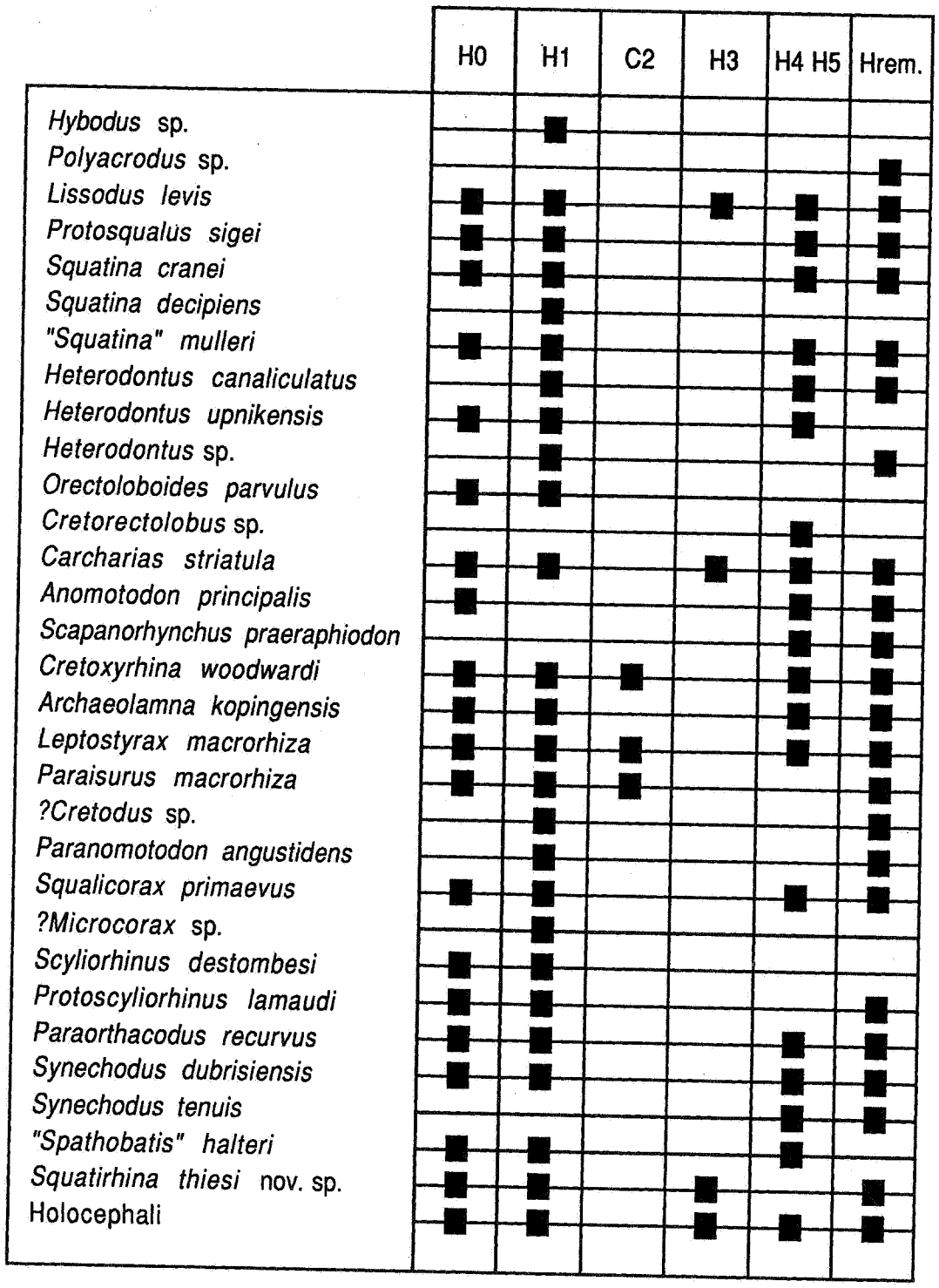


Figure 3.: Tableau récapitulatif des élasmobranches découverts dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier (Hrem : horizons remaniés de la Presqu'Ile de Nemours).

RELATIONS AVEC LES FAUNES DU CRETACE INFERIEUR

- Le Bassin de Paris.

Les données sur les faunes aptiennes du Bassin de Paris sont très incomplètes. Aucune association faunique n'y a été décrite.
L'essentiel des données disponibles provient d'horizons inférieurs à l'Aptien. Neuf genres présents dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier l'étaient déjà à l'Hauterivien et au Barrémien du Bassin de Paris:

Hybodus
Polyacrodus.
Lissodus
Heterodontus
Cretorectolobus
Carcharias
Leptostyrax
Protoscyliorhinus
"Spathobatis"

- L'Angleterre.

Le domaine wealdien et l'Aptien du sud de l'Angleterre communiquent avec le Bassin de Paris. Leurs faunes présentent, de ce fait, de grandes affinités. Cependant, la faune variée d'élasmobranches de l'Aptien de Godstone comporte deux genres non mis en évidence dans les horizons inférieurs à l'Albien inférieur du Bassin de Paris:

Squatina
Synechodus

Ce fait souligne davantage la lacune de connaissances des faunes aptiennes du Bassin de Paris.

- Le domaine "nordique".

Les faunes du Crétacé inférieur du nord-ouest de l'Allemagne sont encore imparfaitement connues.
Elles connaissent, jusqu'à l'Albien, d'un relatif isolement paléoécologique. Deux genres très singuliers y sont présents:

Protosqualus
Orectoloboides

- Le sud de la France.

Le Crétacé inférieur du Bassin de Paris communique par le seuil morvano-vosgien avec le domaine méditerrannéen. Les faunes du Bassin de Paris et celles du sud de la France présentent naturellement de fortes affinités.
Un genre caractéristique de ce domaine marin est présent dans le Gargasien de Gargas:

Anomotodon

Ces données montrent une partie de l'origine de l'enrichissement faunique de la faune albienne du Bassin de Paris. La grande transgression de la partie moyenne du Crétacé a favorisé la communication entre les différents domaines marins.
La composition de la faune albienne du Bassin de Paris est une résultante complexe, nécessairement constituée, d'une part, de taxons indigènes du Bassin de Paris et d'autre part, de taxons nouveaux venus.
Cette dernière catégorie a deux origines :

- les taxons migrants.
- les nouveaux taxons dérivés des faunes indigène et migrantes.

Seul, un genre peut être considéré comme dérivé phylétique:

Paraisurus (dérivé présumé de *Leptostyrax*).

Malgré ces observations, dix genres ont une origine inconnue:

Scapanorhynchus
Cretoxyrhina
Archaeolamna
Cretodus
Paranomotodon
Squalicorax
Microcorax
Scyliorhinus
Paraorthacodus
Squatirhina

Ceci doit être la conséquence de la connaissance incomplète de certaines faunes et aussi, certainement, de la méconnaissance totale des faunes de certains domaines marins du Crétacé inférieur.

RELATIONS AVEC LES FAUNES DU CRETACE SUPERIEUR

Le tableau (fig. 4) montre les relations des faunes albiennes de la région de Saint-Dizier avec les faunes du "Cénomanien" de Lituanie (d'après DALINKEVICIUS, 1935, p. 280), du Cénomanien du Texas (d'après MEYER, 1974), du Cénomanien d'Allemagne (d'après MULLER & DIEDRICH, 1991) et du Cénomano-Turonien du nord de la France et de Belgique (d'après HERMAN, 1977).
Un fait important concernant l'âge des "Greenish black muds of the Swentoij river and Neris" mérite d'être exposé ici. En effet, DALINKEVICIUS signale que cette formation ne livre aucun fossile autre que des dents de vertébrés (1935, p. 277). Il attribue artificiellement un âge Cénomanien au "Greenish black muds" (1935, p.280).
La faune "cénomanienne" de Lituanie présente une très forte affinité avec les faunes albiennes de la région de Saint-Dizier. En effet, quinze genres y sont communs. Parmi les genres non communs, cinq d'entre eux présentent des dents de petite taille et auraient pu ainsi échapper aux investigations de DALINKEVICIUS.
Les cinq autres genres pourraient ne pas avoir investi la mer des "Greenish black muds" pour une simple cause paléoécologique tel que la faible température de cette mer.
Ils y a de fortes présomptions que cette formation soit plutôt d'âge Albien et non Cénomanien. Une telle hypothèse a déjà été suggérée par CAPPETTA (1980, p. 219).
Ce tableau (fig. 4) démontre l'importance de la faune albienne dans le peuplement des mers crétacées. Dix-huit genres, présents dans l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier, subsistent encore après le Cénomano-Turonien.

Deux genres ne dépassent pas l'Albien (incluant le "Cénomanien" de Lituanie):

Orectoloboides
Paraisurus (quelques exemplaires vraconiens d'après SOKOLOV)

Quatre genres ne dépassent pas le Cénomano-Turonien:

Polyacrodus
Protosqualus
Microcorax
Protoscyliorhinus

En revanche, ce tableau démontre aussi combien les faunes albiennes sont peu caractéristiques.
Il serait très peu fiable d'essayer de caractériser cet étage par la présence absolue de tel ou tel taxon, ceci par manque de singularité faunique. Ce point de vue sera développé plus loin.

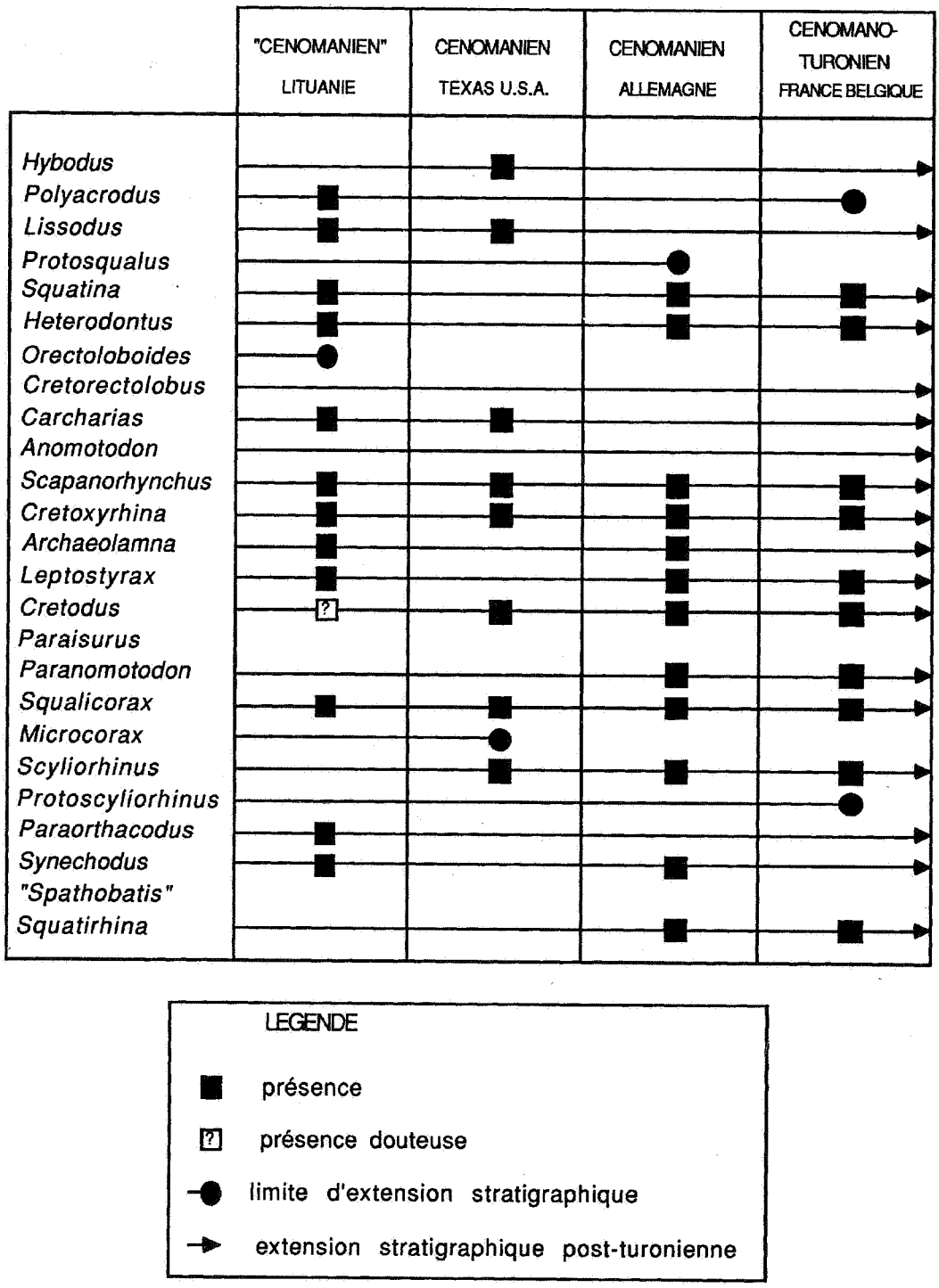


Figure 4.: Relations entre les faunes albiennes et celles des étages crétacés suivants.

EVOLUTION DES FAUNES ALBIENNES DU POINT DE VUE PALEOECOLOGIQUE

Le tableau (fig. 5) présente, sous forme de pourcentages la proportion des grands groupes d'élasmobranches en fonction des trois ensembles d'horizons investis.
Les horizons remaniés sont figurés pour mémoire. Leur emploi stratigraphique est très limité, ceci du fait de l'hétérogénéité de leur composition.

Les assemblages fauniques de l'Albien évoluent dans le temps, mais la fréquence des dents de Lamniformes reste toujours très importante. Il ne faut pas perdre de vue que ce groupe est représenté par onze espèces.
Ce sont les modifications paléoécologiques dues à la transgression albienne qui sont responsables de la variation des assemblages fauniques de ces ensembles d'horizons. L'approfondissement de la tranche d'eau et l'installation progressive d'un régime marin franc bouleversèrent sensiblement la composition des assemblages fauniques.
Les données palaéoécologiques concernant les élasmobranches du Crétacé inférieur sont très peu connues.
Hormis quelques reliques (*Squatina, Heterodontus*), la majorité des genres d'élasmobranches albiens n'existe plus de nos jours. Il serait peu prudent d'essayer d'en tirer des conclusions significatives. Cependant, quelques observations méritent d'être signalées.
L'importante concentration de dents, attribuables à *Synechodus*, dans l'horizon H 0 complète la connaissance de la paléoécologie de ce genre. Cet horizon appartient à la formation des Sables verts albiens.
Cette formation traduit la reprise de la transgression sur les Sables blancs du Gargasien. Localement, cette formation est considérée littorale. *Synechodus* y pullule. Son milieu de vie préférentiel devait être marin-côtier voire même laguno-continental.
Cette hypothèse semble être vérifiée par sa raréfaction graduelle, au fur et à mesure de l'installation du domaine marin franc. Cet horizon présente certainement, pour la région de Saint-Dizier, une bonne valeur stratigraphique locale. Ce phénomène, lié à la paléoécologie du site, ne peut, en aucun cas, être employé pour une corrélation à plus longue distance.
Ce genre se raréfie dans les horizons suivants, ceci à l'avantage des Squaliformes, Squatiniformes, Heterodontiformes et des Lamniformes. Parmi ces Lamniformes, *Anomotodon principialis* et *Scapanorhynchus praeraphiodon* sont des espèces qui se rencontrent presqu'exclusivement dans les horizons H 4 et H 5.
Le milieu de vie préférentiel de ces deux espèces devait se situer sous une tranche d'eau plus importante. Cette hypothèse semble être vérifiée par leur arrivée tardive dans la région de Saint-Dizier.
Cette remarque s'applique également à *Protosqualus sigei*, et dans une moindre mesure à *Squatina* et à *Heterodontus*.
Par contre, l'extrême rareté des dents d'Orectolobiformes et Carchariniformes ainsi que celle des dents de Batoides dans les horizons albiens de la région de Saint-Dizier, permet de supposer que ces élasmobranches ne devaient pas avoir trouvé les conditions de vie locale très hospitalières.
L'amorce générale du déclin des hybodontes s'observe très nettement.

INTERET STRATIGRAPHIQUE

Un bon outil biostratigraphique serait une espèce restrictive à un horizon, facile à déterminer et présente dans un échantillonnage quantitativement modeste. Cette espèce caractériserait ainsi cet horizon.
Cependant, les dents d'élasmobranches ne sont généralement pas de bons outils biostratigraphiques, car leurs extensions stratigraphiques sont assez longues. Il faut renoncer à l'idée de caractériser un horizon par la présence de telle ou telle espèce d'élasmobranches, comme cela se fait avec les Invertébrés. Par contre, l'aspect qualitatif d'un assemblage faunique peut, s'il est judicieusement choisi, caractériser plus finement un horizon, et ce bien mieux que quelques taxons considérés isolément (voir HERMAN, 1977). D'une façon générale, la variation qualitative d'un tel assemblage ne peut être liée qu'à la variation de la stratigraphie.
Ce choix doit éliminer tous les taxons rares, les taxons inféodés à certains biotopes particuliers et les taxons dont la détermination est délicate.
La variation de l'aspect quantitatif d'un assemblage traduirait une modification d'ordre paléogéographique plutôt que stratigraphique, bien qu'une relation étroite lie ces deux phénomènes lors des phénomènes de transgression et de régression. Il est vrai que, pour des étendues stratigraphiques réduites, une variation quantitative peut prendre une réelle valeur biostratigraphique.
Une observation simple de la composition des assemblages fauniques de l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier permet d'envisager une possibilité de caractérisation.
La présence simultanée des genres *Paraorthacodus* et *Synechodus* est exceptionnelle dans le Crétacé (HERMAN, 1977). Hormis l'Albien, ces deux genres ne semblent coexister qu'au Campanien (Craies de Trivières et d'Obourg, Belgique).
Les genres *Heterodontus* et *Squalicorax* sont présents dans l'Albien inférieur et moyen ainsi que dans la Craie d'Obourg.
Les espèces albiennes *Heterodontus canaliculatus* et *Squalicorax primaevus* sont aisémment différenciables des deux espèces du Campanien, *Heterodontus rugosus* et *Squalicorax kaupi*.

Le genre *Orectoloboides* est trop rarement rencontré pour pouvoir présenter un véritable intérêt stratigraphique. Ce fait est regrettable car, jusqu'à ce jour, *O. parvulus* serait restrictif aux horizons albiens. Si sa présence avait été plus abondante, la valeur stratigraphique de cette espèce aurait été très importante.
Il reste néanmoins possible de proposer un assemblage faunique minimale caractéristique de l'Albien inférieur et moyen:

Heterodontus canaliculatus
Squalicorax primaevus
Paraorthacodus recurvus
Synechodus dubrisiensis

	H0	H1 C2 H3	H4 H5	Hrem.
Hybodontiformes	0%	0,25%	0,25%	0,75%
Squaliformes	0%	0%	0,5%	1,25%
Squatiniformes	1%	1,75%	4,25%	4,25%
Heterodontiformes	0%	0,25%	1,25%	2,5%
Orectolobiformes	0%	0%	0%	0%
Lamniformes	63%	89,75%	88%	80%
Carchariniformes	0,25%	0%	0%	0,25%
Paleospinacidae	34,75%	7%	4,25%	10%
Batoïdes	0,25%	0%	0,5%	0%

Figure 5. : Proportions des principaux groupes d'élasmobranches albiens en fonction des horizons.

PHENOMENE DES CUSPIDES ISOLEES

Un des aspects les plus spectaculaires que présentent les résidus de tri des horizons H 1 est l'extraordinaire quantité de cuspides de Lamniformes isolées.
L'origine de ce phénomène est certainement complexe et encore bien énigmatique. Deux principales hypothèses sont proposées et discutées.

- Dans le cas d'un fractionnement *post-mortem* de ces dents, par exemple, lors de la mise en place de l'horizon ou de son remaniement sous-marin énergique, il devrait être découvert de nombreux fragments de racines dentaires. Or, la quantité de fragments de racines dentaires récoltés n'est absolument pas en relation avec celle des cuspides isolées.
Des phénomènes de dissolution des racines dentaires, favorisée par la porosité de leur structure, auraient pu intervenir durant la fossilisation. Ce phénomène a certainement eut lieu, mais dans une petite mesure, car ces horizons livrent de nombreuses dents parfaitement conservées.

- Une autre alternative est envisagée :

Les foraminifères encroutants sont fréquents sur les zones de fracture des cuspides. Ce fait indique que certains de ces traumatismes sont survenus suffisamment avant l'enfouissement de ces dents pour permettre le développement de ces organismes.

De nombreuses fractures se seraient produites *in-vivo*. Ce phénomène serait peut-être le résultat de l'acharnement qu'auraient eu les Lamniformes à s'attaquer à des proies trop dures, telles que les grandes ammonites. Cette modeste hypothèse expliquerait, au moins, l'apparente rareté des racines dentaires dans les résidus de tri.

CONCLUSIONS GENERALES

Des échantillonnages réalisés sur cinq ensembles d'horizons successifs et d'un horizon remanié ont permis de rassembler une importante quantité d'informations sur les faunes d'élasmobranches de l'Albien inférieur et moyen de la région de Saint-Dizier. Trente espèces ont été déterminées.

Une espèce est nouvelle *Squatirhina thiesi* nov. sp..

La phase transgressive de la partie moyenne du Crétacé a mis en communication différents domaines marins, lesquels possédaient, chacun, un assemblage faunique particulier. La composition des faunes albiennes est la résultante de la communication des différents domaines marins et de l'interaction de ces assemblages fauniques. En dehors d'une composante faunique initiale du Bassin de Paris, trois origines fauniques ont été mises en évidence :

- Le domaine wealdien et l'Aptien du sud de l'Angleterre
- Le domaine "nordique"
- Le domaine méditerrannéen

Cette liste d'origines n'est certainement pas exhaustive, car quelques taxons semblent faire leur apparition dans l'Albien inférieur et moyen, sans qu'aucune dérivation phylétique ne puisse être proposée avec les autres taxons connus. Ceci traduit, certainement, une lacune dans la connaissance des faunes d'élasmobranches du Crétacé inférieur.

Il semble fort probable que les "Greenish black muds of the Swentoij river and neris" soient d'âge Albien et non Cénomanien, du fait de la remarquable similitude de leurs assemblages fauniques avec ceux de l'Albien du Bassin de Paris.

REMERCIEMENTS

Dr. C. DUFFIN de Morden (Angleterre), Dr. J. HERMAN de Bruxelles (Belgique), Mme MAGNIEZ de Dijon (France) pour le soutien scientifique; Mr. S. GUENNEGUES de Noisy-le-Grand (France), Dr. D. THIES de Hannovre (Allemagne), et Dr. D.J. WARD de Orpington (Angleterre) pour leur aide appréciable dans la recherche de documents; Mme J. BAUT de Marcoussis (France) pour l'arrangement du texte. Mr. J. CILLIS de Bruxelles de Belgique pour la réalisation des clichés M.E.B.; Mr. J. MEURGEY, directeur des Tuileries HUGUENOT-FENAL de Pargny-sur-Saulx (France) pour l'autorisation et les facilités d'échantillonages accordées.

BIBLIOGRAPHIE

BATCHELOR, T.J. & WARD, D.J. (1990). - *Fish remains from a temporary exposure of Hythe Beds (Aptian-Lower Cretaceous) near Godstone, Surrey.* Mesozoic Researches, Leiden, **2(4)**: 181-203.

BIDDLE, J.P. & LANDEMAINE, O. (1989). - *Contribution à l'étude des Sélaciens du Crétacé du Bassin de Paris. Découverte de quelques espèces nouvelles associées à une faune de type wealdien dans le Barrémien supérieur (Crétacé inférieur) des environs de Troyes (Aube).* Musée de Saint-Dizier, Saint-Dizier, Cahier **n°2**: 1-22.

BIDDLE, J.P. (à paraître). - *Description de quelques espèces d'élasmobranches dans l'Hauterivien(Crétacé inférieur) des environs de Saint-Dizier (Haute-Marne).*

CAPPETTA, H. (1975). - *Sélaciens et Holocéphales du Gargasien de la région de Gargas (Vaucluse).* Géologie méditerranéenne, **2(3)**: 115-134.

CAPPETTA, H. (1977). - *Sélaciens nouveaux de l'Albien supérieur de Wissant (Pas-de-Calais).* Géobios, Lyon, **10(6)**: 967-973.

CAPPETTA, H. (1980a). - *Les sélaciens du Crétacé supérieur du Liban. II : Batoides.* Palaeontographica, Stuttgart, abt. A, **168**: 149-229.

CAPPETTA, H. (1980b). - *Modification du Statut générique de quelques espèces de Sélaciens crétacés et tertiaires.* Palaeovertebrata, Montpellier, **10(1)**: 29-42.

CAPPETTA, H. (1987). - chondrichtyes. II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. in SCHULTZE, Handbook of Palaeoichtyology, 38: 1-193.

CAPPETTA, H & CASE, G.R. (1975). - *Sélaciens nouveaux du Crétacé du Texas.* Géobios, Lyon, **8(4)**: 303-307.

CASE, G.R. (1978). - *A new selachian fauna from the Judith River Formation (Campanian) of Montana.* Palaeontographica, Stuttgart, abt. A, **160** : 176-205.

COLLETE, C. & col. (1982). - *Les fossiles de l'Albien de l'Aube.* Association géologique auboise, Troyes: 1-99.

DALINKEVICIUS, I.A. (1935). - *On the fossil fishes of the Lithuanian Chalk.* Mémoire de la Faculté des Sciences de l'Université de Vytautas le Grand, Kaunas, **10** : 243-307.

DUFFIN, C.J. (1985). - *Revision of the hybodont selachian genus Lissodus BROUGH (1935).* Palaeontographica, Stuttgart, abt. A, **188**: 105-152.

FRITSCH, A. (1878). - Reptilien und fische der Bömischen Kreideformation.Verlag des Verfassers Prague: 1-44.

GAMBLE, H. (1976). - *New records of rare Selachian teeth from the lower Cretaceous of Seine-Maritime.* Proceedings of the Geologists Association, London, **88**: 45-46.

GEYN, W. van de (1937). - *Les élasmobranches du Crétacé marin du Limbourg hollandais.* Natuurhistorisch Maandblad, Maastricht, **26**: 16-69.

GLYCKMAN, L.S. (1957). - Relations génétiques entre Lamnidae et Odontaspidae et nouveaux genres de Lamnides du Crétacé supérieur (en russe). Trudy Geologicheskogo Muzeya imeni A.P. Karpinskogo, 1: 110-117.

GLYCKMAN, L.S. (1964). - Akuly paleogena i ikh stratigraphicheskoe znachenie. Akademii Nauk S. S. S. R., Moscow: 1-228.

HERMAN, J. (1977). - *Les Sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale.* Mémoire pour servir à l'explication des cartes géologiques et minières de la Belgique. **15**, Bruxelles: 1-450.

HOUDARD, J. (1939). - *L'étage Albien et sa faune aux environs de Saint-Dizier (Haute-Marne).* Bulletin de la Société géologique de France, Paris, **5(9)**: 625-636.

LERICHE, M. (1902). - *Révision de la faune ichtyologique des terrains crétacés du Nord de la France.* Annales de la société géologique du Nord, Lille, **31**: 87-154.

LERICHE, M. (1906). - *Contribution à l'étude des Poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines.* Mémoire de la Société géologique du Nord, Lille, **55**: 9-430.

MAISEY, J.G. (1987). - *Cranial anatomy of the lower Jurassic Shark Hybodus reticulatus (Chondrichtyes : Elasmobranchii),with comments on Hybodontid systematics.* American Museum Novitates, New York,**2878**: 1-39.

MEYER, R.L. (1974). - *Late cretaceous elasmobranchs from the Mississippi and East Texas embayement of the gulf coastal plain.* (Thèse non publiée). Faculty of the Graduate School of Southern Methodist University, **7774**, Arlington: 1-149.

MULLER, A. & DIEDRICH, C. (1991). - *Selachier (Pisces, Chondrichtyes) aus dem Cenomanium von Ascheloh am Teutoburger Wald (Nordrhein-Westfalen, NW-Deutschland).* Geologie und Paläontologie in Westfalen, Münster, **20**: 1-110.

PATTERSON, C. (1966). - *British wealden sharks.* Bulletin of the british Museum (Natural History), London, **11(7)**: 251-350.

PICTET, F.J. & CAMPICHE, G. (1858). - Description des fossiles du terrain Crétacé des environs de Sainte-Croix. Matériaux pour la Paléontologie suisse, Genève: 1-380.

PRIEM, F. (1908). - **Etude des Poissons fossiles du Bassin parisien.** Annales de Paléontologie, Paris, **6**: 1-144.

PRIEM, F. (1911). - *Etude des Poissons fossiles du Bassin parisien. (supplément),* Annales de Paléontologie, Paris, **6**: 1-44.

REIF, W.E. (1976). - *Morphogenesis, Pattern Formation and Function of the dentition of Heterodontus (Selachii).* Zoomorphologie, **83**: 1-47.

REUSS, A. E. (1845-1846). - Die Versteinerungen der bömischen Kreideformation. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung und Druckerei, Stuttgart: 1-58.

SIVERSON, M. (1992). - *Biology, dental morphology and taxonomy of Lamniform Sharks from the Campanian of the Kristianstad Basin, Sweden.* The Palaeontological Association, **35**: 519-554.

SOKOLOV, M. N. (1978). - *Requins comme fossiles-guides pour la zonation et la subdivision des couches crétacées de Tourousk.* (en russe). Niedra: 1-61.

THIES, D. (1981). - *Vier neue Neoselachier-Haiarten aus der N.W. deutschen Unterkreide.* Neues Jahrbuch für Geologie und Paläeontologie, Monatschefte, Stuttgart, **5**: 272-278.

WARD, D. J. (1989). - *Hypotodus verticalis (Agassiz, 1843), Hypotodus robustus (Leriche, 1921) and Hypotodus heinzelini (Casier, 1967), Chondrichtyes, Lamniformes, junior synonyms of Carcharias hopei (Agassiz, 1843).* Tertiary researches, Leiden, **10(1)**: 1-12.

WILLISTON, S. W. (1900). - *Some fish teeth from the Kansas cretaceous.* Bulletin of the University of Kansas, **1(2)**: 27-42.

WOODWARD, A. S. (1887). - *Notes on some post-liassic species of Acrodus.* Geological Magazine, London, **3(4)**: 101-105.

WOODWARD, A. S. (1888). - *On some remains of Squatina cranei sp. nov. and the mandible of a Belonostomus cinctus, from the chalk of Sussex, preserved in the collection of H. Willett.* Quarterly Journal of the Geological Society of London, London, **44**: 144-147.

WOODWARD, A. S. (1888). - *On the Cretaceous Selachian genus Synechodus.* Geological Magazine, London, **3(5)**: 496-499.

WOODWARD, A. S. (1889). - Catalogue of the fossils fishes in the British Museum (Natural History).1 Elasmobranchii, London: 1-474.

WOODWARD, A. S. (1902-1912). - The fossils Fishes of the English Chalk. Palaeontographical Soceity Memoir: 1-264.

PLANCHE 1

fig. 1 : *Protosqualus sigei* CAPPETTA, 1977, dent latérale, (x32), Maurupt H1, Coll. HERMAN.
1a : face labiale, 1b : face basilaire, 1c : face linguale.

fig. 2 : *Squatina cranei* WOODWARD, 1888, dent latérale, (x11), Pargny H4.
2a : face labiale, 2b : face basilaire, 2c : face linguale.

fig. 3 : *Squatina decipiens* DALINKEVICIUS, 1935, dent latérale, (x3,6), Pargny H1.
3a : face labiale, 3b : face linguale.

fig. 4 : *Squatina decipiens* DALINKEVICIUS, 1935, dent antérieure, (x3,6), Pargny H1.
4a : face labiale, 4b : face basilaire, 4c : face linguale.

fig. 5 : *"Squatina" mülleri* REUSS, 1846, dent latérale (x11), Pargny H1.
5a : face labiale, 5b : face basilaire, 5c : face linguale.

fig. 6 : *Cretorectolobus* sp., dent antérieure, (x15), Pargny H4.
6a : face labiale, 6b : face basilaire, 6c : face linguale.

fig. 7 : *Orectoloboides parvulus* (DALINKEVICIUS, 1935), dent antérieure, (x33), Pargny H1.
7a : face labiale, 7b : face basilaire, 7c : face linguale.

fig. 8 : *Orectoloboides parvulus* (DALINKEVICIUS, 1935), dent latérale, (x37), Pargny H1.
8a : face labiale, 8b : face basilaire, 8c : face linguale.

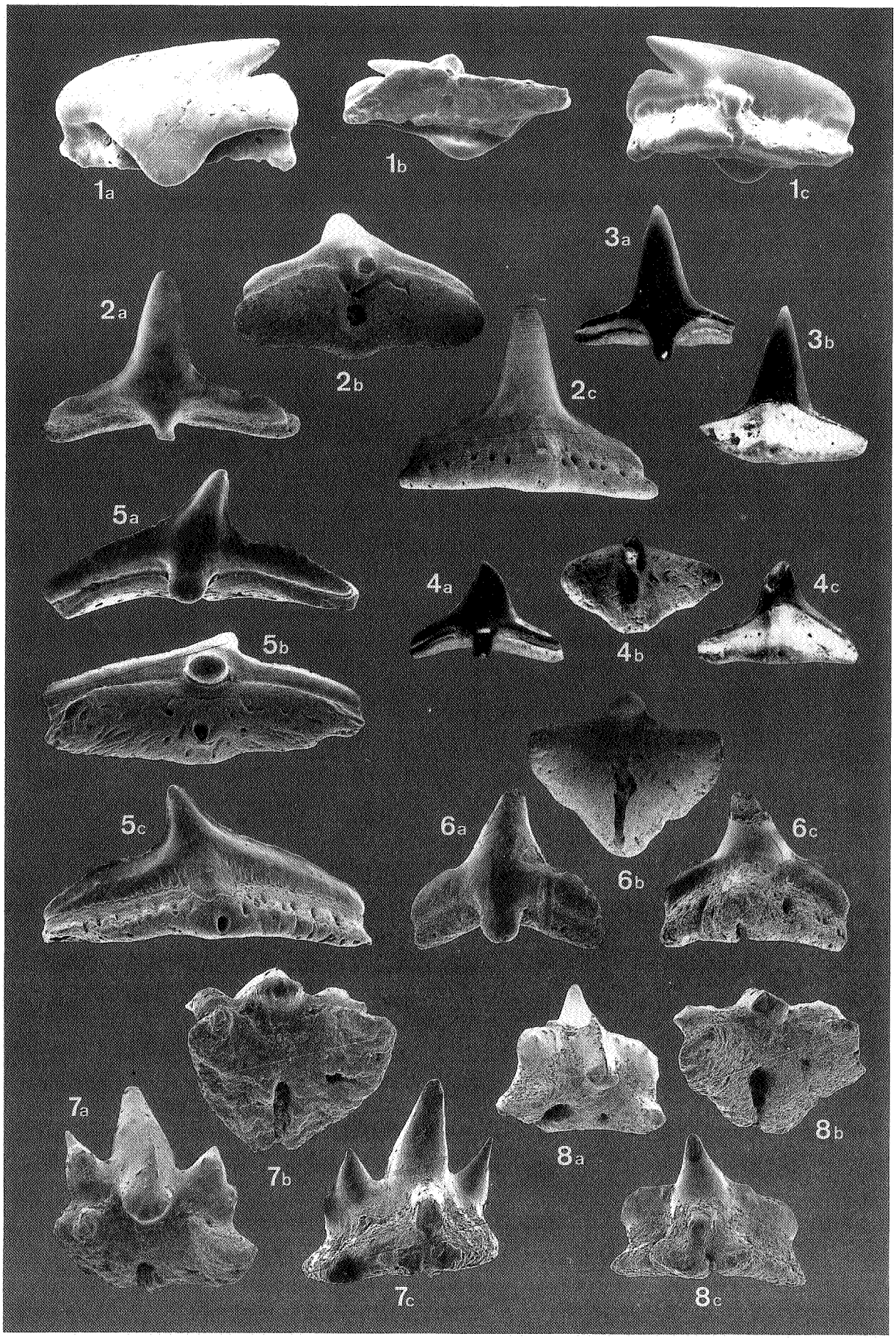

1a
1b
1c
2a
2b
2c
3a
3b
4a
4b
4c
5a
5b
5c
6a
6b
6c
7a
7b
7c
8a
8b
8c

PLANCHE 2

fig. 1 : *Heterodontus canaliculatus* (EGERTON, 1850), dent antérieure, (x15), Pargny H1.
1a : face labiale, 1b : face linguale, 1c : face basilaire.

fig. 2 : *Heterodontus upnikensis* (DALINKEVICIUS, 1935), dent antérieure, (x44), Maurupt H1, Coll. HERMAN. 2a : face labiale, 2b : face linguale, 2c : face basilaire.

fig. 3 : *Heterodontus upnikensis* (DALINKEVICIUS, 1935), dent latérale ?, (x46), Maurupt H1, Coll. HERMAN. 3a : face labiale, 3b : face basilaire, 3c : face occlusale, 3d : face linguale.

fig. 4 : *Heterodontus* sp., dent antérieure, (x10), Pargny H1.
4a : face labiale, 4b : face linguale, 4c : face basilaire.

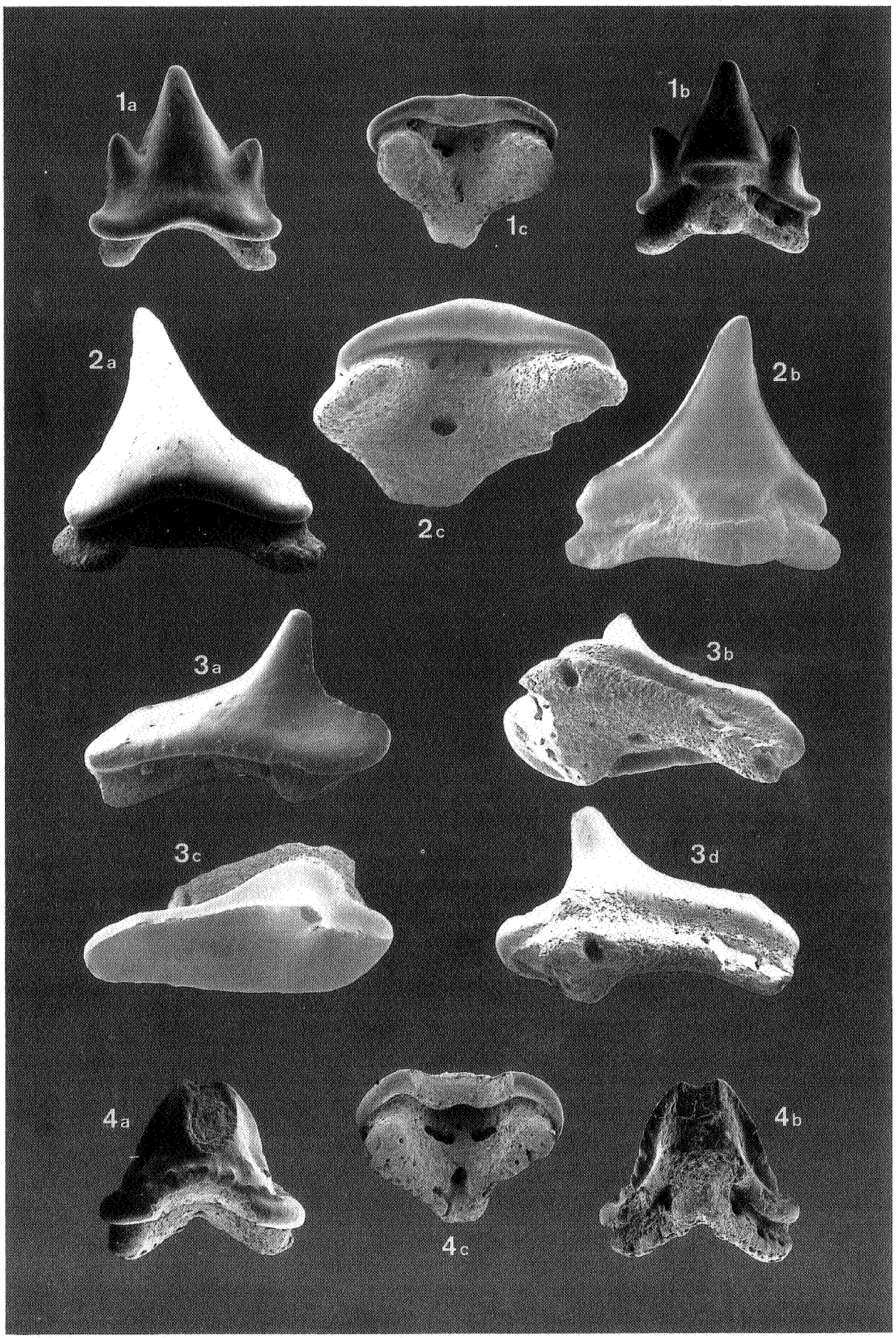

1a
1b
1c
2a
2b
2c
3a
3b
3c
3d
4a
4b
4c

PLANCHE 3

fig. 1 : *Carcharias striatula* (DALINKEVICIUS, 1935), dent antérieure, (x3,5), Presqu'Ile de Nemours. 1a : face labiale, 1b : face linguale.

fig. 2 : *Carcharias striatula* (DALINKEVICIUS, 1935), dent latéro-antérieure, (x3,5), Presqu'Ile de Nemours. 2a : face labiale, 2b : face linguale.

fig. 3 : *Carcharias striatula* (DALINKEVICIUS, 1935), dent latérale inférieure, (x3,5), Presqu'Ile de Nemours. 3a : face labiale, 3b : face linguale.

fig. 4 : *Carcharias striatula* (DALINKEVICIUS, 1935), dent latérale supérieure, (x3,5), Presqu'Ile de Nemours. 4a : face labiale, 4b : face linguale.

fig. 5 : *Anomotodon principialis* CAPPETTA, 1975, dent latérale supérieure, (x3,5), Presqu'Ile de Nemours. 5a : face labiale, 5b: face linguale.

fig. 6 : *Anomotodon principialis* CAPPETTA, 1975, dent latéro-antérieure, (x3,5), Presqu'Ile de Nemours. 6a : face labiale, 6b : face linguale.

fig. 7 : *Anomotodon principialis* CAPPETTA, 1975, dent antérieure avec résidus de cuspides latérales, (x3,5), Presqu'Ile de Nemours. 7a : face labiale, 7b : face linguale.

fig. 8 : *Anomotodon principialis* CAPPETTA, 1975, dent antérieure, (x3,5), Presqu'Ile de Nemours. 8a : face labiale, 8b : face linguale.

fig. 9 : *Scapanorhynchus praeraphiodon* SOKOLOV, 1978, dent latéro-antérieure, (x3), Presqu'Ile de Nemours. 9a : face labiale, 9b : face linguale.

fig. 10 : *Scapanorhynchus praeraphiodon* SOKOLOV, 1978, dent latérale supérieure, (x3), Presqu'Ile de Nemours. 10a : face labiale, 10b : face linguale.

fig. 11 : *Cretoxyrhina woodwardi* (HERMAN, 1977), dent para-symphysaire?, (x1,7), Presqu'Ile de Nemours. 11a : face labiale, 11b : face linguale.

fig. 12 : *Cretoxyrhina woodwardi* (HERMAN, 1977), dent latéro-antérieure, (x1,7), Pargny C2. 12a : face labiale, 12b : face linguale.

fig. 13 : *Cretoxyrhina woodwardi* (HERMAN, 1977), dent antérieure, (x1,6), Maurupt H1. 13a : face labiale, 13b : face linguale.

fig. 14 : *Cretoxyrhina woodwardi* (HERMAN, 1977), dent antérieure, (x1,7), Presqu'Ile de Nemours. 14a : face labiale, 14b : face linguale.

fig. 15 : *Cretoxyrhina woodwardi* (HERMAN, 1977), dent intermédiaire, (x1,7), Presqu'Ile de Nemours. 15a : face labiale, 15b : face linguale.

fig. 16 : *Cretoxyrhina woodwardi* (HERMAN, 1977), dent latérale inférieure avec ornementation labiale résiduelle, (x1,8), Pargny H1. 16a : face labiale, 16b : face linguale.

fig. 17 : *Cretoxyrhina woodwardi* (HERMAN, 1977), dent latéro-antérieure, (x1,7), Presqu'Ile de Nemours. 17a : face labiale, 17b : face linguale.

fig. 18 : *Cretoxyrhina woodwardi* (HERMAN, 1977), dent latéro-antérieure supérieure, (x1,7), Presqu'Ile de Nemours, Coll. HALTER. 18a : face labiale, 18b : face linguale.

fig. 19 : *Cretoxyrhina woodwardi* (HERMAN, 1977), dent latérale inférieure, (x1,7), Presqu'Ile de Nemours. 19a : face labiale, 19b : face linguale.

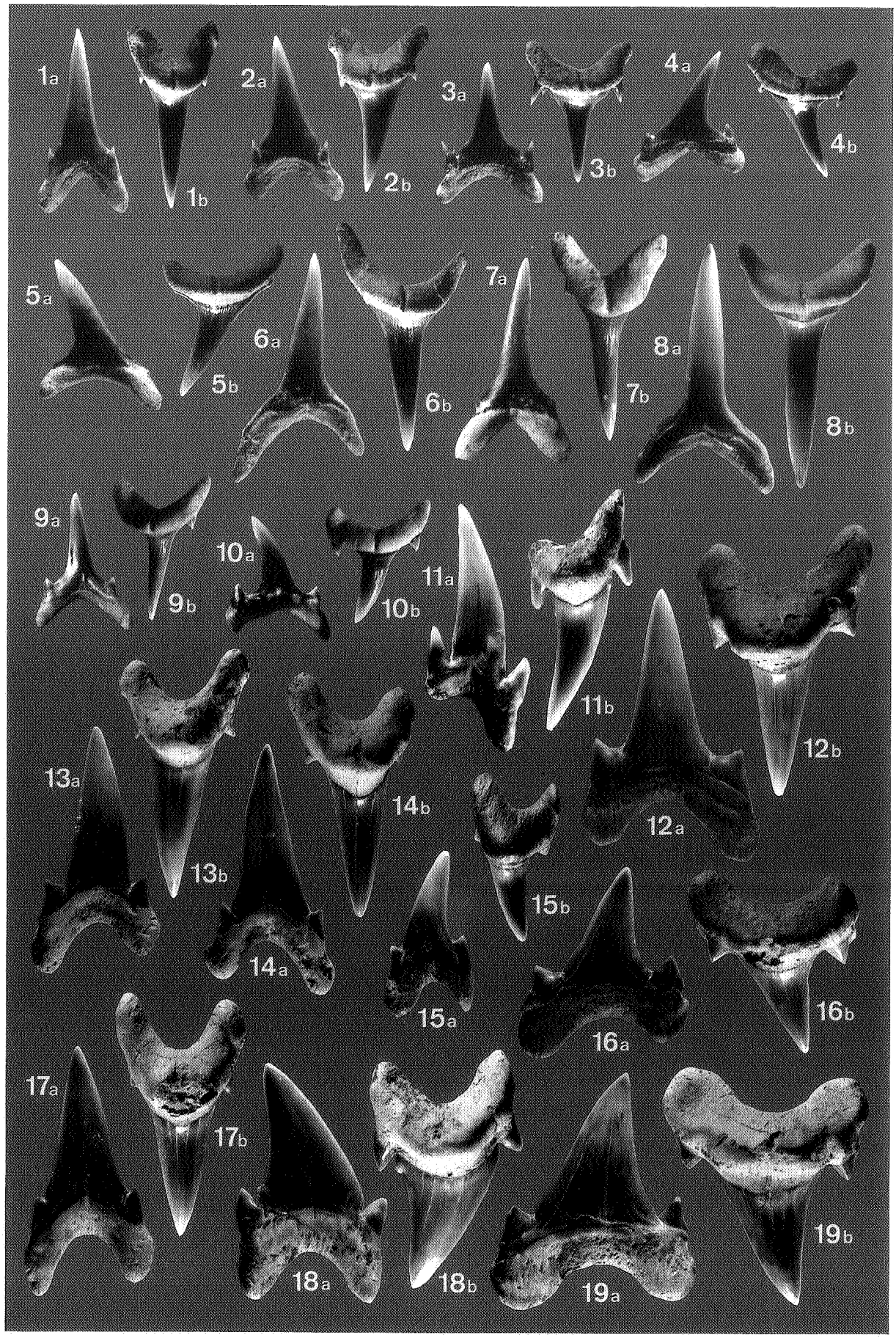

1a
1b
2a
2b
3a
3b
4a
4b
5a
5b
6a
6b
7a
7b
8a
8b
9a
9b
10a
10b
11a
11b
12a
12b
13a
13b
14a
14b
15a
15b
16a
16b
17a
17b
18a
18b
19a
19b

PLANCHE 4

fig. 1 : *Archaeolamna kopingensis* (DAVIS, 1890), dent antérieure, (x2,8), Presqu'Ile de Nemours.
1a : face labiale, 1b : face linguale.

fig. 2 : *Archaeolamna kopingensis* (DAVIS, 1890), dent intermédiaire, (x2,5),
Presqu'Ile de Nemours. 2a : face labiale, 2b : face linguale.

fig. 3 : *Archaeolamna kopingensis* (DAVIS, 1890), dent latérale inférieure, (x2,8),
Presqu'Ile de Nemours. 3a : face labiale, 3b : face linguale.

fig. 4 : *Archaeolamna kopingensis* (DAVIS, 1890), dent latérale supérieure, (x2,8),
Presqu'Ile de Nemours. 4a : face labiale, 4b : face linguale.

fig. 5 : *Leptostyrax macrorhiza* (COPE, 1875), dent para-symphysaire, (x3), Presqu'Ile de Nemours.
5a : face labiale, 5b : face linguale, 5c : profil mésial.

fig. 6 : *Leptostyrax macrorhiza* (COPE, 1875), dent latérale inférieure, (x6,2),
Presqu'Ile de Nemours. 6a : face labiale, 6b : face linguale.

fig. 7 : *Leptostyrax macrorhiza* (COPE, 1875), dent latérale supérieure, (x2,4),
Presqu'Ile de Nemours. 7a : face labiale, 7b : face linguale.

fig. 8 : *Leptostyrax macrorhiza* (COPE, 1875), dent antérieure, (x3), Presqu'Ile de Nemours.
8a : face labiale, 8b : face linguale.

fig. 9 : *? Cretodus* sp., dent latéro-antérieure inférieure, (x2,2), Presqu'Ile de Nemours.
9a : face labiale, 9b : face linguale.

fig. 10 : *Paraisurus macrorhiza* (PICTET & CAMPICHE, 1858), dent antérieure, (x2,5), Pargny H1.
10a : face labiale, 10b : face linguale, 10c : profil mésial.

fig. 11 : *Paraisurus macrorhiza* (PICTET & CAMPICHE, 1858), dent latérale, (x1,8),
Presqu'Ile de Nemours. 11a : face labiale, 11b : profil distal.

fig. 12 : *Paranomotodon angustidens* (REUSS, 1845), dent antérieure, (x3,1), Presqu'Ile de Nemours.
12a : face labiale, 12b : face linguale.

fig. 13 : *Paranomotodon angustidens* (REUSS, 1845), dent latérale supérieure, (x3,1),
Presqu'Ile de Nemours. 13a : face labiale, 13b : face linguale.

fig. 14 : *Squalicorax primaevus* (DALINKEVICIUS, 1935), dent antérieure, (x3,7),
Presqu'Ile de Nemours. 14a : face labiale, 14b : face linguale.

fig. 15 : *Squalicorax primaevus* (DALINKEVICIUS, 1935), dent latéro-antérieure avec résidus de cuspides latérales, (x3,8), Pargny H1. 15a : face labiale, 15b : face linguale.

fig. 16 : *Squalicorax primaevus* (DALINKEVICIUS, 1935), dent latérale, (x3,6), Pargny H4.
16a : face labiale, 16b : face linguale.

fig. 17 : *Squalicorax primaevus* (DALINKEVICIUS, 1935), dent latérale, (x3,7), Presqu'Ile de Nemours.
17a : face labiale, 17b : face linguale.

fig. 19 : *? Microcorax* sp., dent antérieure, (x3,8), Pargny H1.
19a : face labiale, 19b : profil mésial.

fig. 20 : *? Microcorax* sp., dent latéro-antérieure, (x3,8), Pargny H1.
20a : face labiale, 20b : face linguale.

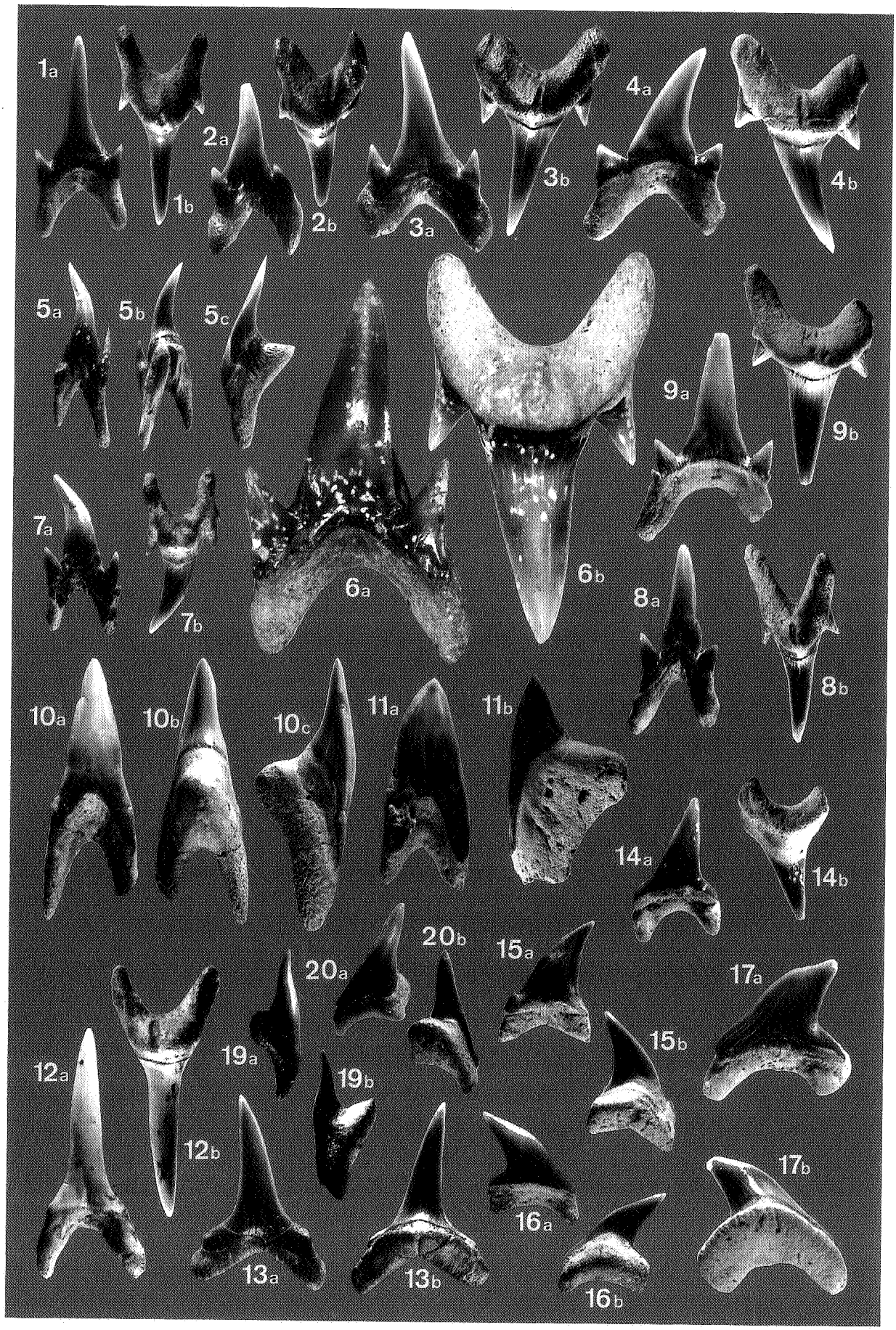

1a
1b
2a
2b
3a
3b
4a
4b
5a
5b
5c
6a
6b
7a
7b
8a
8b
9a
9b
10a
10b
10c
11a
11b
12a
12b
13a
13b
14a
14b
15a
15b
16a
16b
17a
17b
19a
19b
20a
20b

PLANCHE 5

fig. 1 : *Synechodus dubrisiensis* (MACKIE, 1863), dent symphysaire, (x45), Pargny H0.
1a : face labiale, 1b, face basilaire, 1c : face linguale.

fig. 2 : *Synechodus dubrisiensis* (MACKIE, 1863), dent latéro-antérieure, (x5), Pargny H1.
2a : face labiale, 2b : face basilaire, 2c : face linguale.

fig. 3 : *Synechodus dubrisiensis* (MACKIE, 1863), dent commissurale, (x27), Maurupt H1,
Coll. HERMAN. 3a : face occlusale, 3b : face labiale, 3c : face basilaire, 3d : face linguale.

fig. 4 : *Synechodus tenuis* WOODWARD, 1889, dent antérieure, (x5), Pargny H4.
4a : face labiale, 4b : face basilaire, 4c : face linguale.

fig. 5 : *Paraorthacodus recurvus* (TRAUTSCHOLD, 1877), dent latérale, (x4),
5a : face labiale, 5b : face basilaire, 5c : face linguale.

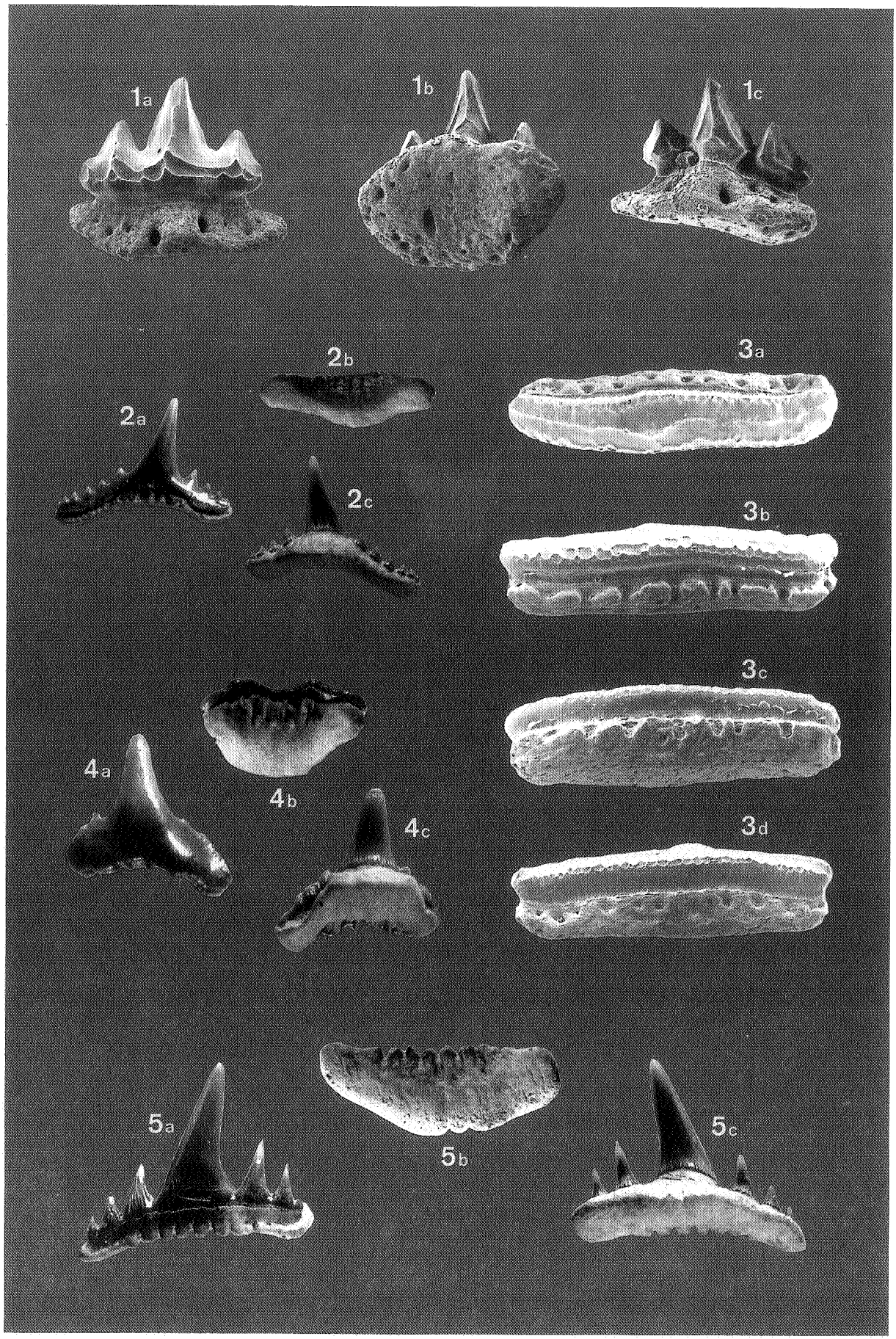

1a
1b
1c
2b
3a
2a
2c
3b
3c
4a
4b
4c
3d
5a
5b
5c

PLANCHE 6

fig. 1 : *Polyacrodus* sp., dent latérale, (x2,8), Presqu'Ile de Nemours.
1a : face labiale, 1b : face linguale.

fig. 2 : *Hybodus* sp., dent antérieure, (x4), Pargny H1.
2a : face labiale, 2b : face linguale.

fig. 3 : *Lissodus levis* (WOODWARD, 1887), dent latérale, (x3,7), Pargny H1.
3a : face labiale, 3b : face linguale.

fig. 4 : *Lissodus levis* (WOODWARD, 1887), dent antérieure, (x3,5), Presqu'Ile de Nemours.
4a : face labiale, 4b : face linguale.

fig. 5 : *Protoscyliorhinus lamaudi* BIDDLE & LANDEMAINE, 1989, dent latérale, (x18), Pargny H0.
5a : face labiale, 5b : face linguale, 5c : face basilaire.

fig. 6 : *Scyliorhinus destombesi* CAPPETTA, 1975, dent latérale, (x30), Pargny H1.
6a : face labiale, 6b : face linguale, 6c : face basilaire.

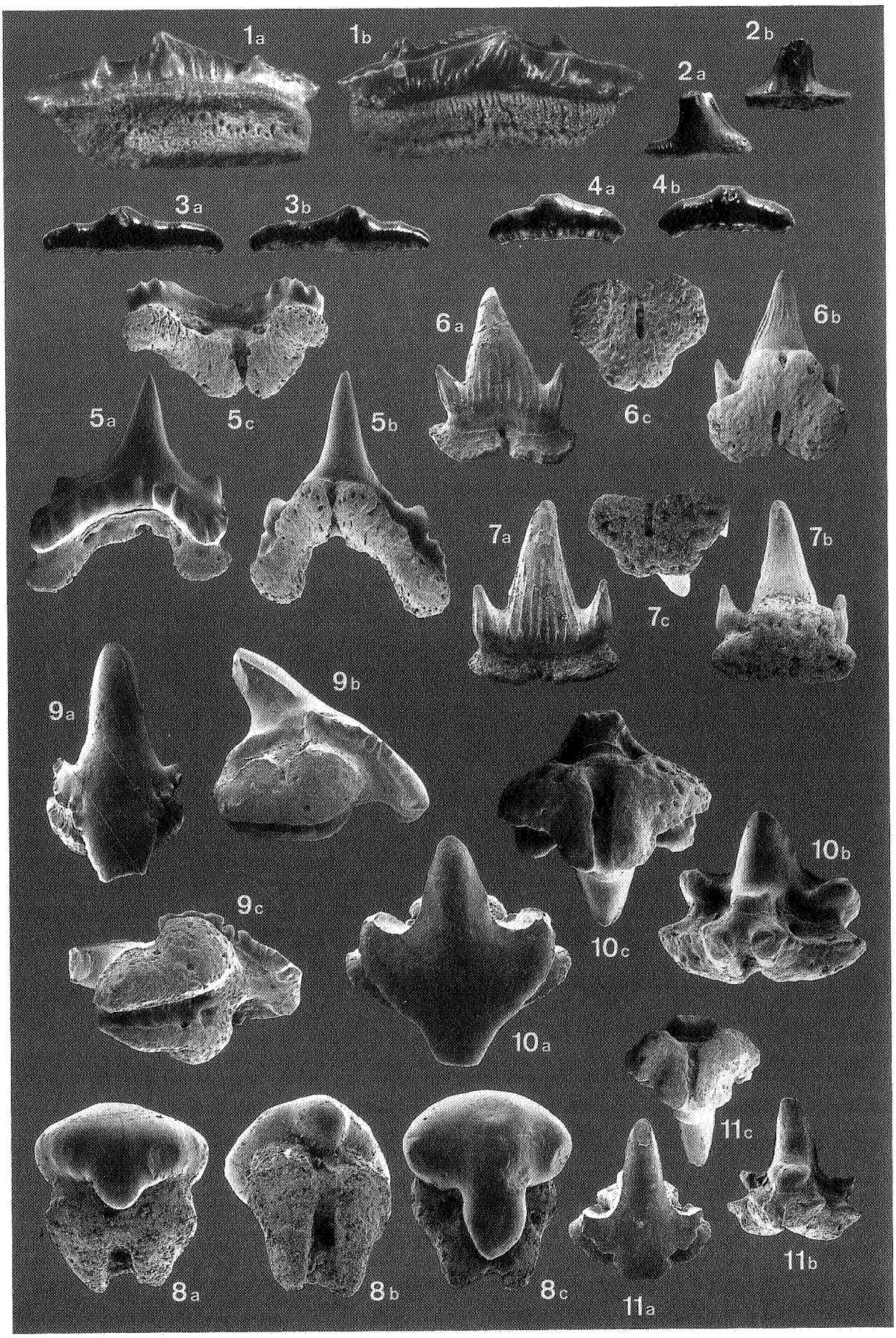
fig. 7 : *Scyliorhinus destombesi* CAPPETTA, 1975, dent antérieure, (x30), Pargny H1.
7a : face labiale, 7b : face linguale, 7c : face basilaire.

fig. 8 : *"Spathobatis" halteri* (BIDDLE & LANDEMAINE, 1989), (x36), Pargny H0.
8a : face labiale, 8b : face basilaire, 8c : face occlusale.

fig. 9 : *Squatirhina thiesi* nov. sp., (Holotype), P5972, dent antérieure, (x18), Pargny H1.
9a : face labiale, 9b : profil, 9c : face basilaire.

fig. 10 : *Squatirhina thiesi* nov. sp., (Paratype), P5973, dent latérale, (x30), Pargny H1.
10a : face labiale, 10b : face linguale, 10c face basilaire.

fig. 11 : *Squatirhina thiesi* nov. sp., (Paratype), P5974, dent latérale d'un individu juvénile?, (x40), Pargny H1. 11a : face labiale, 11b : face linguale, 11c : face basilaire.


1a
1b
2b
2a
3a
3b
4a
4b
6a
6b
6c
5a
5c
5b
7a
7b
7c
9b
9a
10b
9c
10c
10a
11c
11b
8a
8b
8c
11a

BELGIAN GEOLOGICAL SURVEY. Professional Paper, **264**: Elasmobranches et Stratigraphie, 241-258, 1993.

The vascularization system in teeth of Selachii.

by D.C.HOVESTADT & Maria HOVESTADT-EULER (*)

Abstract: All vascularization types of selachian teeth, known so far, are reviewed, described and illustrated. Orthodonty with all its variations is redefined. Osteodonty is reexamined, revealing a typical vascularization system, and teeth of species of almost all genera concerned are described and illustrated. The development of osteodonty and orthodonty is discussed and compiled in a scheme.

Keywords: Selachii - Odontology - Histology - Vascularization - Orthodentine - Osteodentine.

Résumé: Tous les types de vascularisation dentaire des sélaciens actuels sont revus, décrits et figurés. L'orthodontie et toutes ses variantes sont redéfinies. L'ostéodontie est reconsidérée dans son ensemble. Elle révèle un système particulier de vascularisation. Les principaux genres concernés sont examinés. Les développements respectifs de l'ostéodontie et l'orthodontie sont synthétisés.

Mots-clés: Selachii - Odontologie - Histologie - Vascularisation - Orthodentine - Osteodentine

Kurzfassung: Alle bisher bekannten Zahngefäßversorgungssysteme der Haie, wurden erneut untersucht, beschrieben und illustriert. Die Orthodontie, inklusief seiner Varianten wurden erneut definiert. Ebenso wurde die Osteodontie erneut untersucht und zeigte ein typisches Zahngefäßsystem, was von den meisten zutreffenden Gattungen beschrieben und illustriert würde. Die Entwicklung von Osteodontie und Orthodontie wird diskutiert und presentiert in einem hypothetischen Schema.

Schlüsselwörter: Selachii - Odontologie - Histologie - Vaskularisation - Orthodontie - Osteodontie.

(*) Collaborateurs du Service Géologique de Belgique. Merwedelaan 6, NL - 4535ET Terneuzen, The Netherlands.

Introduction

The histology of selachian teeth has been the subject of several studies. However, these mainly deal with the material structures of the teeth and with small taxonomic units only. A major summary was presented by ZANGERL(1981). For the terminology concerning histology we refere to RADINSKY (1961). If circumpulpar dentine is absent in the tooth, this is called osteodont, and if present, this is called orthodont. The arrangements of orthodentine, osteodentine, pulp cavity and external foramina display the different vascularization systems in orthodontid teeth. They were for the first time recognized by CASIER(1947 & 1961). He has distinguished four separate orthodontid vascularization systems: Anaulacorhizy, Hemiaulacorhizy, Holaulacorhizy and Polyaulacorhizy (the latter applying to batoids only). Additional studies to the series: Contribution to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of chondrichthyan fishes Part A, no.1, 1b, 2a, 2b, 2c, 3, 4, 5 and 6, Ed.M.Stehmann has revealed sufficient information on the vascularization of the teeth to compile an overview of the different types.
A complementary study was conducted on the variations of orthodont, as well as osteodont vascularization canal systems, yealding new information on evolutionary trends within the given three vascularization types.
This contribution may offer researchers comparative information to elucidate the vascularization of fossil selachian teeth.

Vascularization types

Orthodentine and osteodentine are the basic elements of histology in teeth of Selachii. Orthodentine, consisting of circumpulpar and pallial dentine, is mainly present in the peripheral area of the crown. Osteodentine, consisting of dental osteons surrounded by interosteonal tissue, is mainly present in the root area. The three vascularization types proposed by Casier (1947): anaulacorhizy, hemiaulacorhizy and holaulacorhizy, are clearly distinguishable in teeth of the living sharks. However, the following adapted forms of modification of these

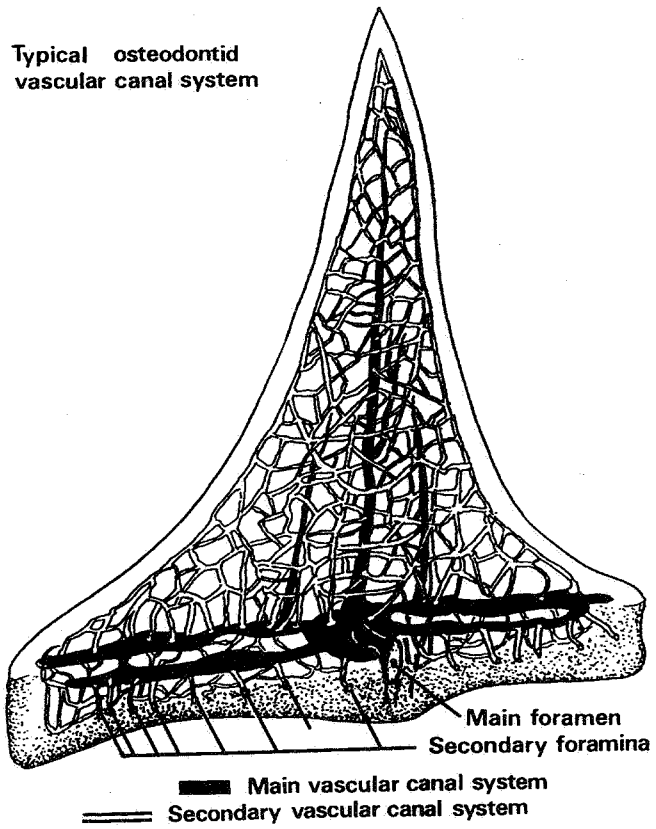
types of vascularization were observed and will be described and illustrated below: Modified anaulacorhizy (Casier, 1961), hemiaulacorhizy intruded with osteodentine (in several degrees) (Herman, Hovestadt & Hovestadt,1992, secondary hemiaulacorhizy (Cappetta,1987), neoholaulacorhizy (Herman, Hovestadt & Hovestadt,1991) and neoholaulacorhizy with intrusion of osteodentine (Herman, Hovestadt & Hovestadt, 1991). So far osteodonty has been considered to be a randomly scattered vascularization system. However detailed study of this vascularization system of species of almost all genera concerned, revealed a typical osteodont vascularization structure and specific variations related to the families and genera.

Method

The orthodont teeth were split in sagittal direction, about two millimetres from the mid section. A two millimetres thick thin sections was cut in sagittal direction of the larger part. When cutting osteodont teeth, a transversal thin section was produced of one of the remaining part (with the exception of *Cetorhinus*). Both sagittal and transversal sections were polished and soaked in warmed oil. This makes the sections translucent, and, viewed against the light, the canals of the vascularization become visible under the microscope. Only one internal two dimensional view can be focused on at a time, which made it impossible to photograph all canals of the vascularization with one exposure. Therefore a selection was made to give an impression of the most important characters. (however, the reticulated secondary canal system of osteodont teeth was not always visible on the photographs).

Further, one osteodont fossil tooth was photographed with transmittent light. Being almost transparent by its extraordinary fossilization, the crown section revealed a full view of the reticulated secondary canal system, and the vertical canal of the main canal system (see plate 3).

Description of the orthodont vascularization types:



Text-figure 1.

Orthodonty

Orthodonty is mainly characterized by the following features:

- A pulp cavity, included in the root section, is surrounded by circumpulpar dentine in the crown section. A vertical string of fine parallel canals arises from the pulp cavity, piercing into the central crown section. Several foramina of the root lead the vascular strings into the pulp cavity, forming the primary system of the vascularization.
- The numerous canaliculi of the circumpulpar dentine serve as capillary tubes for the vascularization, forming the secondary system.

Orthodonty is displayed by the three basic vascularization types anaulacorhizy, hemiaulacorhizy and holaulacorhizy. The hypothesis of CASIER (1947) is followed, that hemiaulacorhizy developed from anaulacorhizy, and holaulacorhizy from hemiaulacorhizy and will not be discussed here further. Textfig. 1 presents a summary of all orthodontid vascularization types in a hypothetical order of their possible evolution.

Anaulacorhizy

(Plate 1: fig.1)

This type of vascularization is presented in the teeth of the living species of the families Heterodontidae and Pristiophoridae only. The crown cavity is completely filled with orthodentine. Other than in teeth of pristiophorid, and anterior teeth of heterodontid specimens the lateral teeth of heterodontid specimens present several vascular strings surrounded by large patches of circumpulpar dentine arising from an enlarged pulp cavity. The root consists of osteodentine and includes the pulp cavity, which is connected to numerous, foramina, horizontally lined up on the inner and outer part of the root.

The root of anaulacorhizid teeth is often broad and shows a flatted base.(HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT,1993).

Modified anaulacorhizy

(Plate 1: figs.2 and 3)

The squaliform, hexanchiform and echinorhiniform species have a modified anaulacorhizid type of vascularization. They have in inner-outer direction extremely compressed roots. Due to this compression, the osteodentine has partly replaced the orthodentine. The latter is only present at the peripheral part of the crown, just above a small but broad pulp cavity. The pulp cavity in squaliform species is connected to defined foramina on inner and outer parts of the root (HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT,1989), while the fine vascular strings of hexanchiform and echinorhiniform species enter through numerous fine, vertical canals.

Hemiaulacorhizy

(Plate 4: fig.4)

This type of vascularization is present in the orectolobiform genera *Brachaelurus, Hemiscyllium, Parascyllium, Stegostoma* and *Rhiniodon*, as well as the in hexanchiform species *Chlamydoselachus*. The crown cavity is filled with orthodentine and the root consists of osteodentine, including a relatively small pulp cavity, which is connected to a large basal, central foramen, a smaller inner one and a mesial and distal lateral, inner foramen. One or sometimes both lateral foramina, as well as one of the central ones may be absent in *Rhiniodon* (HERMAN, HOVESTADT-EULER & HOVESTADT, 1992). A vertical string of vascular canals, surrounded by numerous canaliculi of the circumpulpar dentine, arises from the pulp cavity.

Hemiaulacorhizy with intrusion of osteodentine

(Plate 1.: figs.4, 6 and 7)

The squatiniform species and the orectolobiform genera *Eucrossorhinus, Ginglymostoma, Nebrius, Orectolobus* and *Sutorectus* possess this type of vascularization. The orthodentine in the crown cavity is partly replaced by osteodentine, including the vertical string of canals. The pulp cavity is still present in *Ginglymostoma* and *Nebrius*, but is replaced by coarse horizontal canals in *Eucrossorhinus, Orectolobus, Sutorectus* and the squatiniform species (HERMAN, HOVESTADT & HOVESTADT-EULER, 1992). The central basal and inner foramina, as well as the inner, lateral mesial and distal foramina are still present on the root and are still connected to the pulp cavity or horizontal canals, respectively.

Holaulacorhizy

(Plate 2: fig.1)

This type of vascularization is present in the triakid genera *Triakis (Triakis), Triakis (Cazon), Rhinotriacis, Mustelus, Iago, Galeorhinus, Hypogaleus, Hemitriacis, Gogolia and the hemigaleid genera, Hemigaleus,*

Paragaleus, Chaenogaleus and *Furgaleus* (HERMAN, HOVESTADT & HOVESTADT-EULER, 1991). The crown cavity is filled with orthodentine and the root consists of osteodentine, including a relatively small pulp cavity, which is connected to one or two central basal foramina, included in a median groove, and a mesial and distal, lateral, inner foramen. A vertical string of vascular canals, surrounded by numerous canaliculi of the circumpulpar dentine, arises form the pulp cavity.

Secondary hemiaulacorhizy
(Plate 2: fig.2)

The triakid genus *Rhinotriacis* and the leptochariid, scyliorhinid and pseudotriakid genera present this type of vascularization (HERMAN, HOVESTADT & HOVESTADT-EULER,1991). The crown cavity is filled with orthodentine and the root consists of osteodentine, including a relatively small pulp cavity, which is merged with the tube, formed by partly, or fully closing of the median groove. A central, basal foramen on the inner part of the root and a mesial and distal, lateral, inner foramen lead the vascular strings into the pulp cavity. A vertical string of vascular canals, surrounded by numerous canaliculi of the circumpulpar dentine, arises from the pulp cavity.
The term "secondary hemiaulacorhizy" was introduced by CAPPETTA (1987) and suggests a regressive development to hemiaulacorhizy. However, the internal morphology of the teeth concerned does not meet the characteristics of hemiaulacorhizy.

Neoholaulacorhizy
(Plate 2: fig.3)

This type of vascularization is present in sphyrnid and carcharhinid species, except for *Hemipristis* (HERMAN, HOVESTADT & HOVESTADT, 1991). The orthodentine in the crown cavity is partly replaced by a greatly enlarged pulp cavity. The root consists of osteodentine, and the canal system connects the pulp cavity with numerous tiny foramina, scattered over inner and outer root surfaces, a series of larger, horizontally lined up, outer foramina as well as a large central inner foramen. The distal and mesial inner foramina have been lost.

Neoholaulacorhizy intruded by osteodentine
(Plate 2: fig.4)

Only *Hemipristis elongata* shows this type of vascularization (HERMAN, HOVESTADT & HOVESTADT-EULER, 1991). The orthodentine the crown cavity is partly replaced by an enlarged pulp cavity, completely filled up with osteodentine with rather coarse, vertical canals and surrounded by the canaliculi of the interosteonal dentine. The root also consists of osteodentine. Coarse, horizontal canals connect the vertical canals with numerous tiny foramina, scattered over inner and outer root surfaces, a series of larger, horizontally lined up, outer foramina and a large central inner foramen. The distal and mesial inner foramina have been lost. The fossil ancestor of *Hemipristis elongata, H.serra* from miocene deposits, has its pulp cavity half filled with osteodentine, as was discovered by APPLEGATE (COMPAGNO, 1988).

Description of the osteodont vascularization:

Teeth of species of the shark order Lamniformes are known to be osteodont. This order comprises the families: Alopiidae, Cetorhinidae, Lamnidae, Megachasmidae, Mitsukurinidae, Odontaspididae and Pseudochariidae. To elucidate osteodonty, almost all known osteodont species were examined in detail.

Material

Teeth of the following species and families were examined:
Alopiidae: *Alopias vulpines*, Cetorhinidae: *Cetorhinus maximus*, Lamnidae: *Carcharodon carcharias, Isurus oxyrhinchus* and *Lamna nasus*, Megachasmidae: *Megachasma pelagios*, Mitsukurinidae: *Mitsukurina owstoni*, Odontaspididae: *Eugomphodus taurus* and *Odontaspis ferrox*. The type species of the Pseudochariidae: *Pseudocharias kamoharai* was not available for examination.

Family: Alopiidae

Alopias vulpines (BONNATERRE, 1788)
(Plate 6: figs.2a and 2b)

The root shows a horizontally running, primary system of wide canals, which is more or less arched like the shape of the root in transversal view. These canals are connected to a rather large central foramen just below the inner crown base. Additionally, several, irregularly shaped, narrower canals run from the primary canal system toward the apex of the crown cavity. A reticulated secondary system of fine canals fills the inner crown space and is connected to the both, horizontal and vertical canals of the primary system.

Family: Cetorhinidae

Cetorhinus maximus GUNNERUS, 1765
(Plate 5: figs.2a and 2b)

The root shows a horizontally running, primary system of obviously wide canals, which is connected to numerous rather large foramina on the outside of the root. Vertical canals are absent. A reticulated secondary system of also wide canals fills the inner crown cavity and is connected to both, horizontal and vertical canals of the primary system.

Family: Lamnidae

Carcharodon carcharias (LINNAEUS, 1758)
(plate 5: figs.1a and 1b)

The root shows a horizontally running primary system of wide canals. These canals are connected to a very large, central foramen at the inner crown base, located in a short, shallow median groove, and to several outer secondary, smaller foramina. Additionally, a rather straight, narrower canal runs vertically from the horizontal canals toward the apex of the crown, flanked by a shorter one at each side. A reticulated, rather regular secondary system of fine canals fills the inner crown cavity and is connected to both, horizontal and vertical canals of the primary system.

Isurus oxyrhinchus RAFINESQUE, 1809
(Plate 7: figs.1a and 1b)

The root shows a horizontally running, primary system of wide canals. These canals are connected to a very large, central foramen just below the inner crown base, located in a short, shallow meian groove, and to several outer foramina. Additionally, a rather straight, narrower canal runs vertically from the horizontal canals toward the apex of the crown. A reticulated secondary system of fine canals fills the inner crown cavity and is connected to both, horizontal and vertical canals of the primary system.

Lamna nasus Bonnaterre, 1788
(Plate 4: Figs.1a and 1b)

The root shows a horizontally running, primary system of wide canals, which is more or less arched in transversal view like the shape of the root. These canals are connected to a very large central foramen just below the inner crown base, located in a short, shallow median groove, and to several outer foramina. Additionally, a rather straight, narrower canal runs vertically from the horizontal canals toward the apex of the crown. A reticulated system of fine canals fills the inner crown cavity and is connected to both, horizontal and vertical canal of the primary system.

Family: Megachasmidae

Megachasma pelagios TAYLOR, COMPAGNO & STRUHSAKER, 1983
(Plate 6: figs.1a and 1b)

The root shows a horizontally running primary system of extremely wide canals. A irregularly secondary canal system fills the whole crown space, which is wide in the lower crown part and narrower in the upper crown part, and is connected with the horizontal canal system. Broad patches of interosteonal dentine are present.
The primary canal system is connected to one or sometimes three rather large foramina, which mostly are located in separate basal grooves. Numerous scattered secondary foramina are connected to the horizontal primary canal system. Vertical canals are absent.

Family: Mitsukurinidae

Mitsukurina owstoni JORDAN, 1898
(Plate 4:figs.2a and 2b)

The root shows a horizontally running primary system of wide canals, and is more or less arched in transversal view like the shape of the root. These canals are connected to a very large, central foramen just below the inner crown base, which is included in a short, shallow median groove, and to several outer foramina. Additionally several broad, rather irregularly shaped, canal runs from the horizontal canals toward the apex of the crown, separated by interosteonal dentine. A reticulated secondary system of fine canals is absent.

Family: Odontaspididae

Eugomphodus taurus RAFFINESQUE, 1810
(Plate 7: figs.2a and 2b)

The root shows a horizontally running primary system of wide canals, and is more or less arched in transversal view like the shape of the root. These canals are connected to a very large, central foramen just below the inner crown base, located in a short, shallow median groove, and to several outer foramina. Additionally, a rather straight, narrower canal runs vertically from the horizontal canals toward the apex of the crown, flanked by one or two shorter ones. A reticulated secondary system of fine canals fills the inner crown space and is connected to both, horizontal and vertical canals of the primary system.

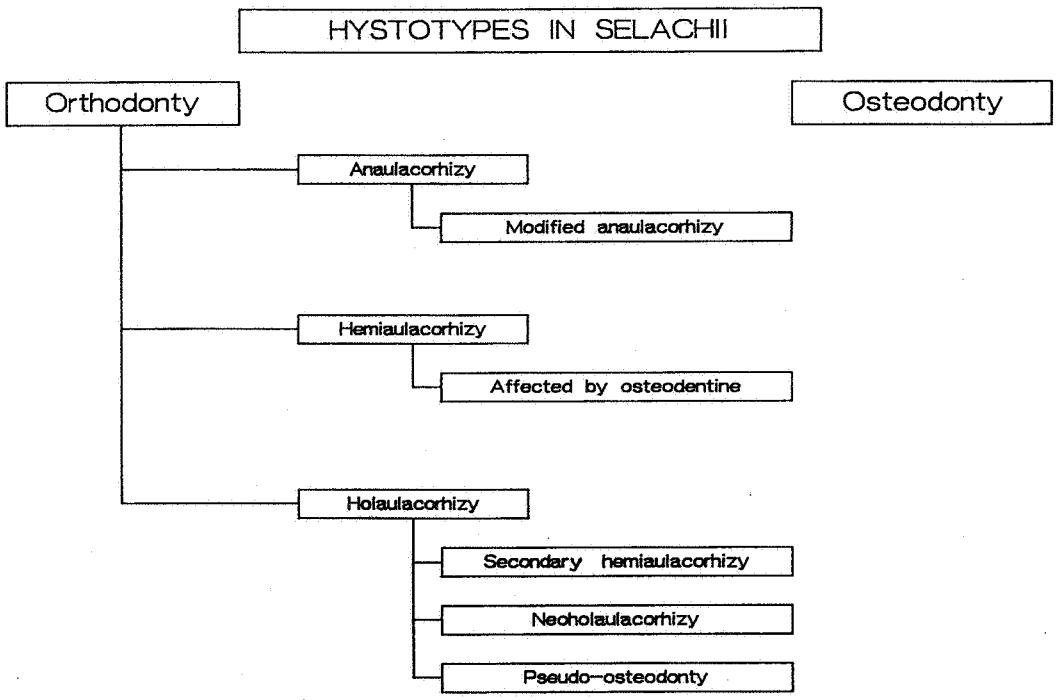
Odontaspis ferox RISSO, 1810
(Plate 8: figs.1a and 1b)

The root shows a horizontally running primary system of wide canal, and is more or less arched in transversal view like the shape of the root. These canals are connected to a very large, central foramen just below the inner crown base, located in a short, deep median groove, and to several outer foramina. Additionally, a rather straight, narrower canal runs from the horizontal canals toward the apex of the crown, flanked by one or two shorter ones. A reticulated secondary system of fine canals fills the inner crown space and is connected to both, horizontal and vertical canals of the primary system.

Diagnosis

Osteodonty
In principle osteodonty is based on two vascular canal systems also (see textfig.2):
- The primary vascular canal system horizontally is spread inside the root section, including one or more narrower vertical canals, that run vertically from the horizotal canals toward the apex of the crown. The number of vertical canals is depending on the width of the tooth. They are connected to the foramina on the root surface. Always one or two main, large foramina lead the main vascular strings into the largest canal of the system, while smaller secondary foramina support the vascularization halfway along the main vascular system.

- The secondary vascular canal system, which is reticulated, consisting of narrow tubes. The system is randomly connected with both, horizontal and vertical canals of the main system.
The teeth of both filter feeding sharks *Cetorhinus maximus* and *Megachasma pelagios* differ from the typical vascular canal system by wider canals in the secondary system and the absence of vertical canals in the primary system. Adapting to filter feedings appears to affect the osteodonty.
Mitsukurina differs from the the typical vascularization in having wide, irregularly shaped, vertical canals, separated by interosteonal dentine and lacking a reticulated canal system.



Text-figure 2.

Conclusions

Orthodentine is always present in the peripheral crown part and osteodentine in the root part. The development of the orthodont tooth vascularization depends on the dominance of orthodentine or osteodentine, which act as counter forces.
In most cases, there exists an equilibrium, in which orthodentine is dominant, displayed by anaulacorhizy, hemiaulacorhizy and holaulacorhizy. If this equilibrium is disturbed it can lead to full replacement, or to a certain extend of the orthodentine by osteodentine, which is presented in the adapted forms, and should not be confused with osteodonty.

Osteodonty is characterized by the presence of a primary and a secondary vascular canal system.
Orthodentine is mostly absent or little can be present in the peripheral crown part.
Osteodonty presents also adapted forms:
- Due to adaptation to filter feeding the teeth of *Cetorhinus* and *Megachasma* show a deviant vascularization, in which primary and secondary vascular canal system is affected.
- *Mitsukurina* has an adapted kind of vascularization also, in which a number of vertical canals of the primary vascular canal system replaces the reticulated secondary system. The reason of this adaption is not clear.

Discussion

Comparing the vascular canal systems of both orthodont and osteodont teeth, some similarities can be observed:

- A pulp cavity with a vertical string of fine canals in orthodonty and the horizontal, wide canals of the primary system with one or more vertical canals in osteodonty.

- Numerous fine canaliculi radiating into the orthodentine in orthodonty and the reticulated secondary canal system in osteodonty.

This allows the hypothesis, that osteodonty has developed from orthodonty. Considering all the variations of anaulacorhizy, hemiaulacorhizy and holaulacorhizy, in which the osteodentine has become dominant, it could well be possible, that anaulacorhizy, hemiaulacorhizy and holaulacorhizy have produced full osteodonty. The development of *Hemipristis* from neoholaulacorhizy to almost fully osteodont, is a striking example of an early stage of osteodonty.

Acknowledgements

We would like to thank Dr. J.Herman for giving support to this study and providing specimens at his disposal. We also like to thank Dr. D.Nolf, Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Brussels, Mr. J.A.Seigel, Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles, Dr. M.J.P.van Oijen, Rijksmuseum voor Natuurlijke Historie, Leiden and Dr. B.Seret, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris for permission to examine specimens at their disposal and Dr. M.Stehmann, Institut für Seefischerei, Hamburg, for critically reading the manuscript.

Bibliography

CASIER, E.(1947) - *Constitution et évolution de la racine dentaire des Euseachii.* Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, Bruxelles, **23**: 13, 14, 15: 15, 32 and 45pp.

CASIER, E.(1961) - *Transformations des systèmes de fixation et de vascularisation dentaires dans l'évolution des sélaciens du sous-ordre des Squaliformes.* Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, Bruxelles, **2 (65)**: 61pp.

HERMAN,J. HOVESTADT-EULER,M. and HOVESTADT,D.C.(1987) - *Contributions to the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes, Part A: Selachii No.1. Order: Hexanchiformes, family: Hexanchidae.* Ed. Stehmann,M. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. Biologie, **57**: 43-56. Bruxelles.

HERMAN,J. HOVESTADT-EULER,M. and HOVESTADT,D.C.(1988) - *Contributions to the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Part A: Selachii No.2a. Order: Carcharhiniformes, family:Triakidae.* Ed. Stehmann,M. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. Biologie, **58**: 99-126. Bruxelles.

HERMAN,J. HOVESTADT-EULER,M. and HOVESTADT,D.C.(1990) - *Contributions to the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes, Part A: Selachii No.3. Order: Squaliformes, families:Echinorhinidae, Oxynotidae and Squalidae.* Ed. Stehmann, M. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. Biologie, **59**: 101-157. Bruxelles.

HERMAN,J. HOVESTADT-EULER,M. and HOVESTADT,D.C.(1991) - *Contributions to the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes, Part A: No.2b.Order: Carcharhiniformes, family:Scyliorhinidae.* Ed. Stehmann,M. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. Biologie, **60**: 181-230. Bruxelles.

HERMAN,J. HOVESTADT-EULER,M. and HOVESTADT,D.C.(1991) - *Contributions to the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes, Part A: No.2c Order: Carcharhiniformes, families:Proscylliidae, Hemigaleidae, Pseudotriakidae, Leptochariidae and Carcharhinidae.* Ed. Stehmann,M. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. Biologie, **61**: 73-120. Bruxelles.

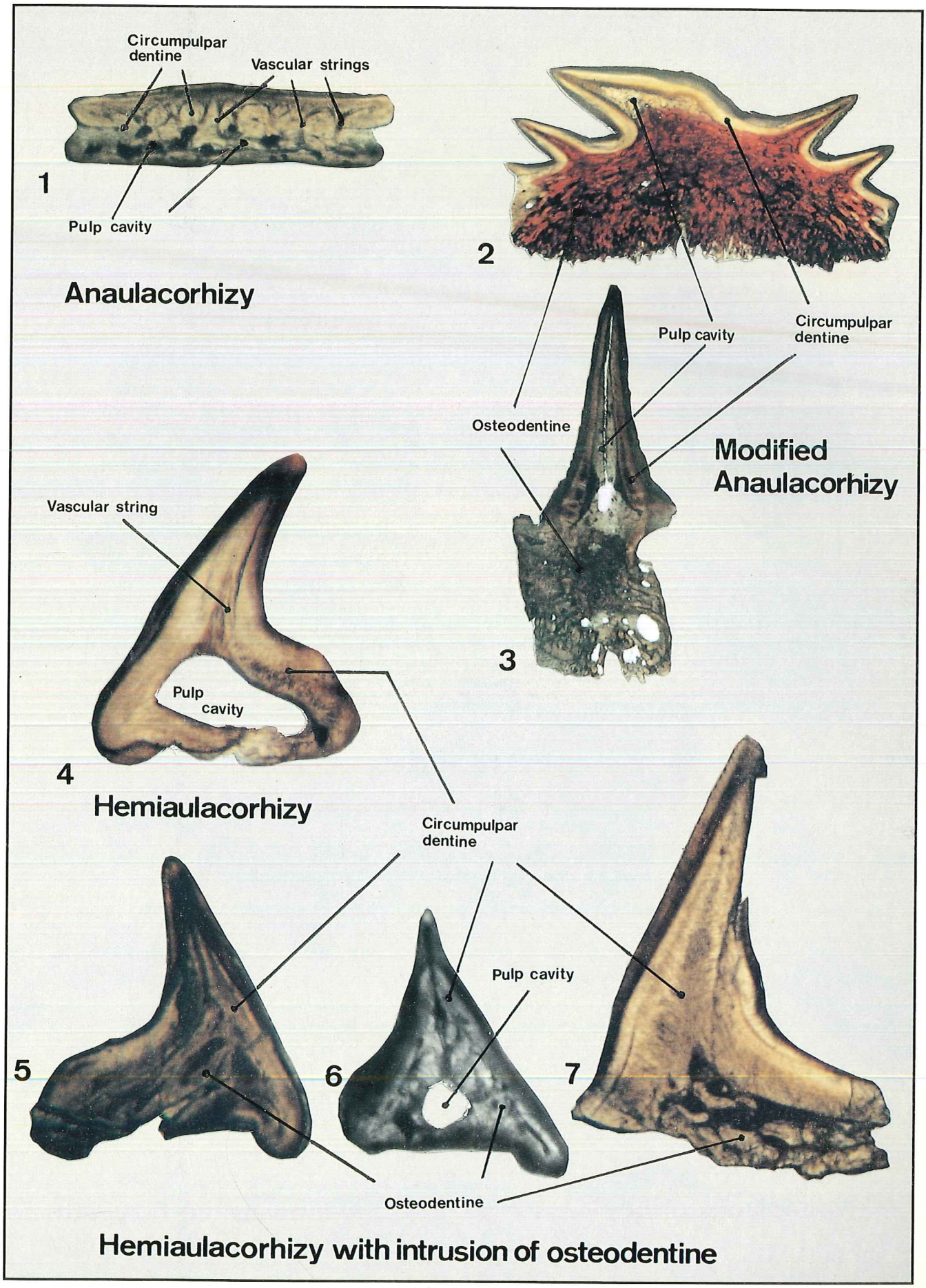
HERMAN,J. HOVESTADT-EULER,M. and HOVESTADT,D.C.(1992) - *Contributions to the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes, Part A: No.4. Order: Orectolobiformes, families:Brachaeluridae, Ginglymostomatidae, Hemiscylliidae,Orectolobidae, Parascylliidae, Rhiniodontidae, Stegostomatidae. Order: Pristiophoriformes, family: Pristiophoridae. Order: Squatiniformes,family: Squatina.* Ed. Stehmann,M. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. Biologie, **62**: 193-254. Bruxelles.

HERMAN,J. HOVESTADT-EULER,M. and HOVESTADT,D.C.(1992) - *Contributions to the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes, Part A: Selachii No.1b. Order: Heterodontiformes, family:Heterodontidae;Order: Hexanchiformes, family:Chlamydoselachidae;Order: Lamniformes, families: Cetorhinidae and Megachasmidae;Addendum to the order: Orectolobiformes, family:Orectolobidae;Addendum to the order: Squaliformes, family:Squalidae.* Ed. Stehmann,M. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. Biologie. (in press) Bruxelles.

RADINSKY, L.(1961) - *Tooth histology as a taxonomic criterion for catilaginous fishes.* The journal of morphology. **109 (1)**: 73-92.

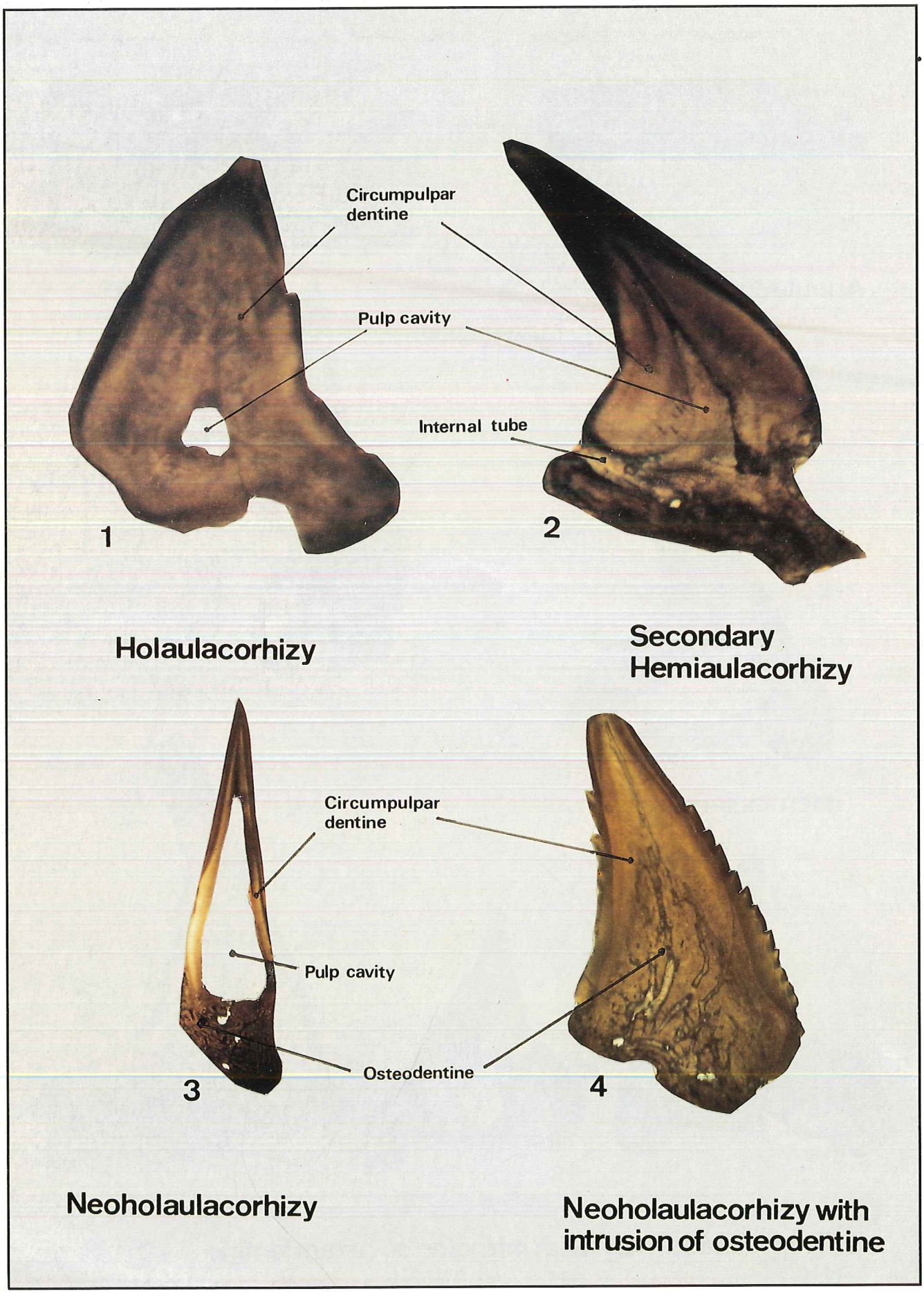
ZANGERL, R.(1981) - *Palaeozoic Elasmobranchii. Chondrichthyes 1.* in Handbook of Palaeoichthyology (ed. H.P.Schulze). Vol.3A: 116pp.

PLATES



Sagittal sections of: 1. *Heterodontus quoyi* Freminville, 1940: lower lateral tooth, x 11; 2. *Echinorhinus brucus* (Bonnaterre, 1788): lower anterior tooth x 4.5; 3. *Scymnodon ringens* Bocage & Capello, 1864: lower anterior tooth x 6.5; 4. *Stegostoma fasciatum* (Hermann, 1783): lower lateral tooth x 27; 5. *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788): upper lateral tooth x 18; 6. *Nebrius ferrugineus* (Lesson, 1830): upper lateral tooth x 18; 7. *Eucrossorhinus dasypogon* (Bleeker, 1867): lower anterior tooth x 14.5.

Plate 2.

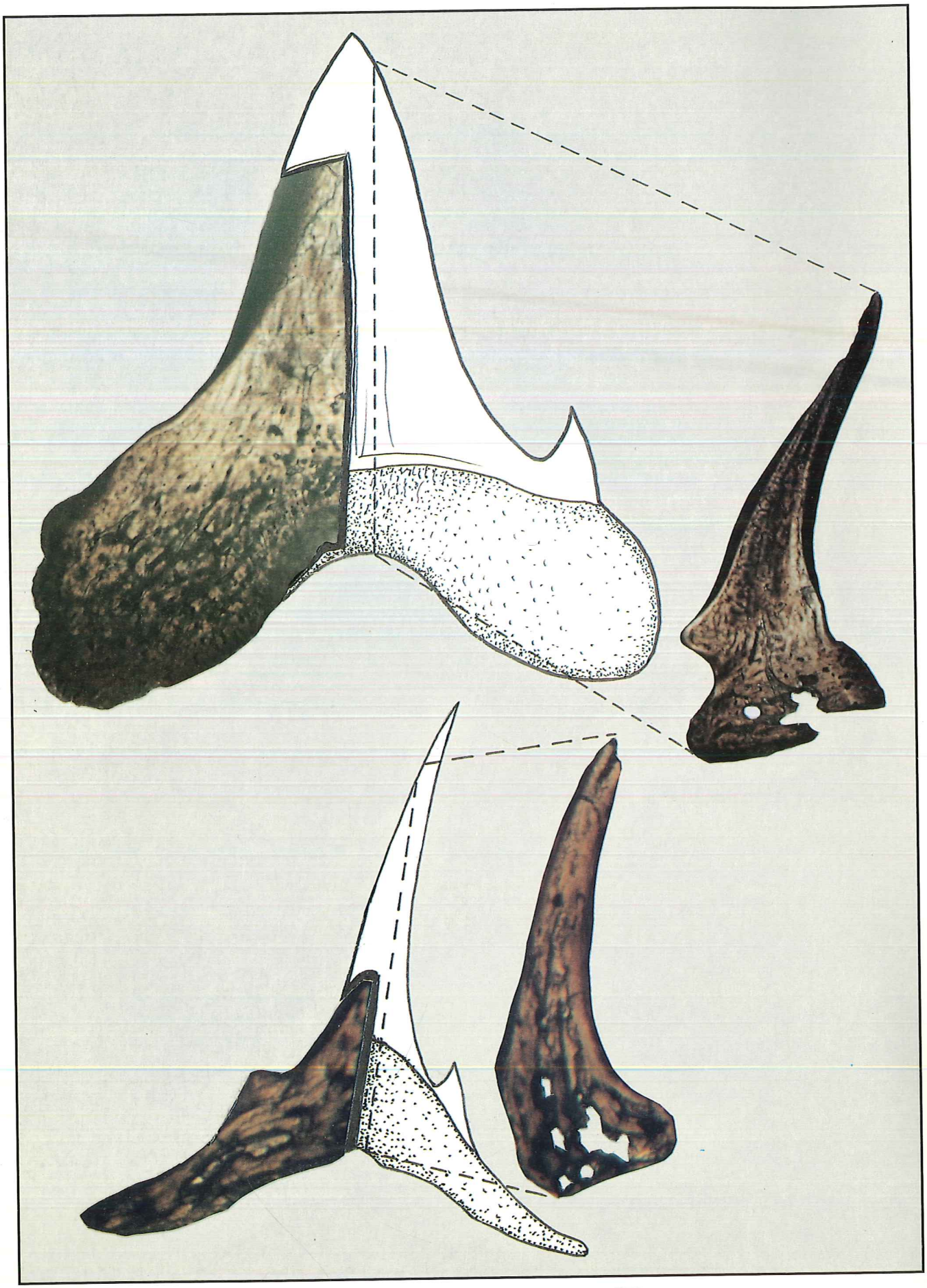


Sagittal sections of: 1. *Triakis semifasciata* Girard, 1854: lower lateral tooth x 27; 2. *Scyliorhinus stellaris* (Linnaeus, 1758): lower anterior tooth x 25.5; 3. *Carcharhinus amboinensis* (Müller & Henle, 1837): lower anterior tooth x 4.5.
Transversal section of: 4.*Hemipristis elongatus* (Klunzinger, 1871): upper lateral tooth x 7.

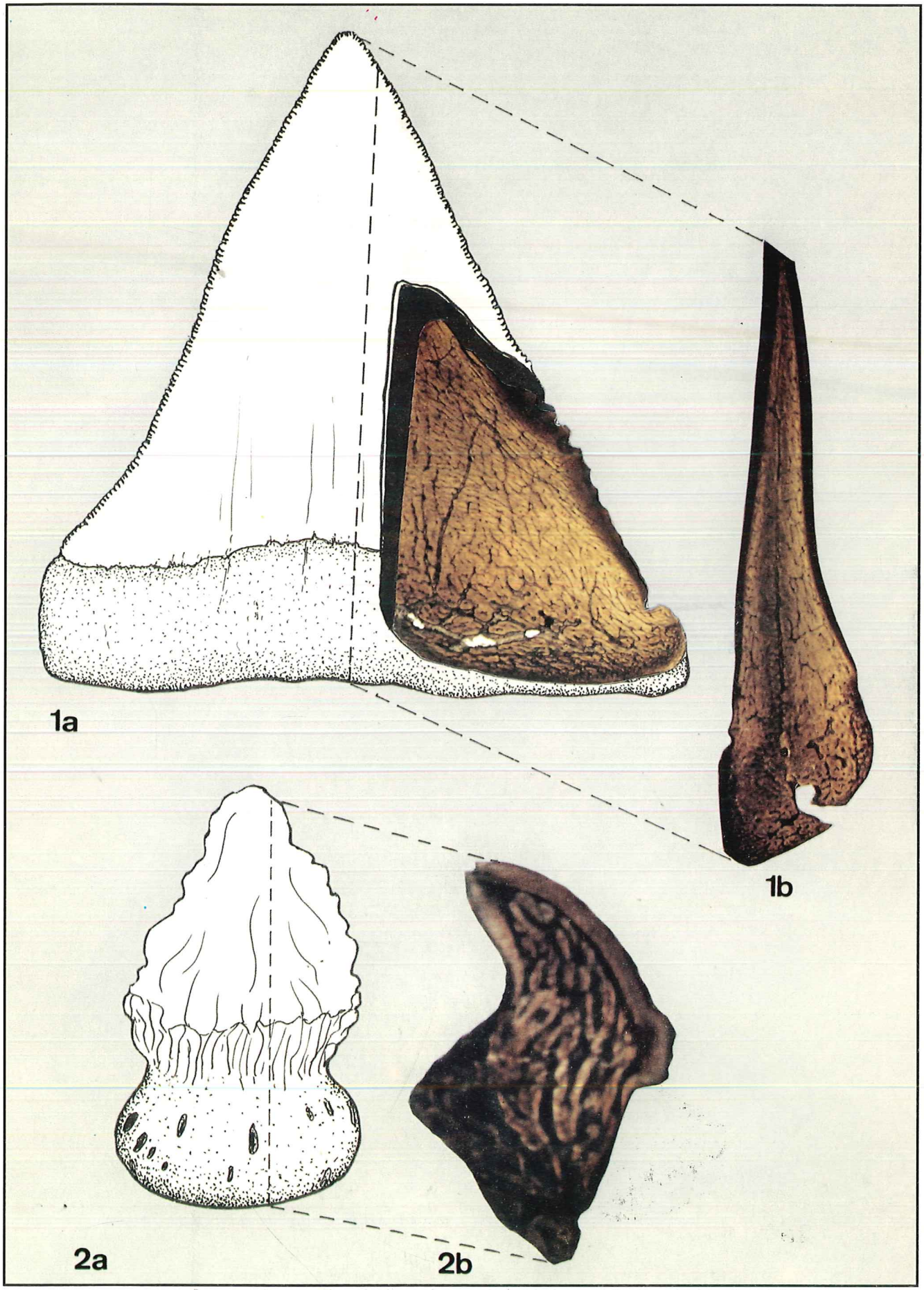


Lamna lerichei Casier, 1945: transversal sections of crown part. Transparent view, focused on the broadest section and focused in the mid section of the vascular canal system (upper fossilized tooth from Upper Eocene x 22.5).

Plate 4.

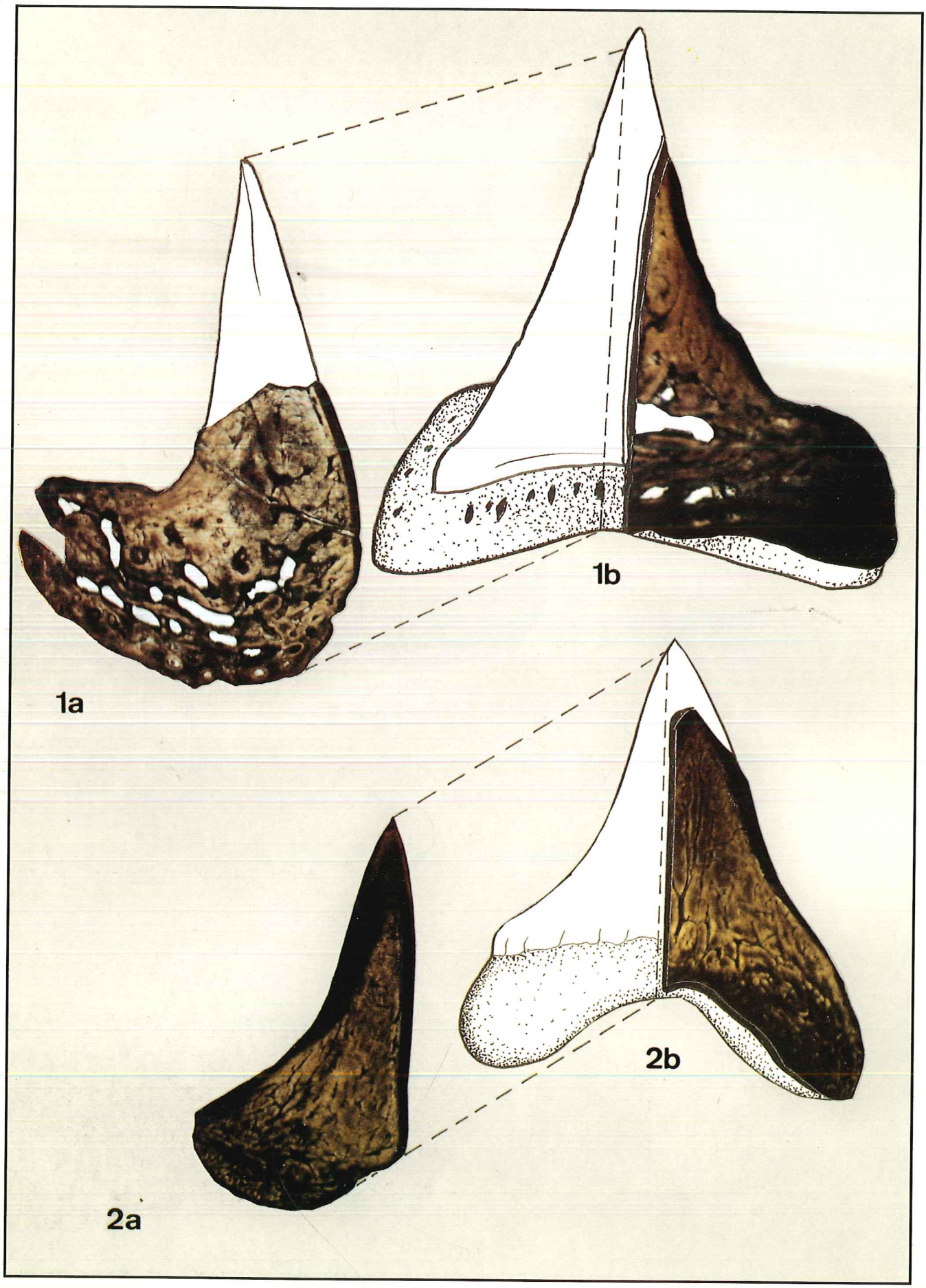


1. *Lamna nasus* Bonnaterre, 1788: sagittal and transversal sections of the right tooth half respectively (lower lateral tooth x 8).
2. *Mitsukurina owstoni* Jordan, 1898: sagittal and transversal sections of the right tooth half respectively (lower lateral tooth x 20).

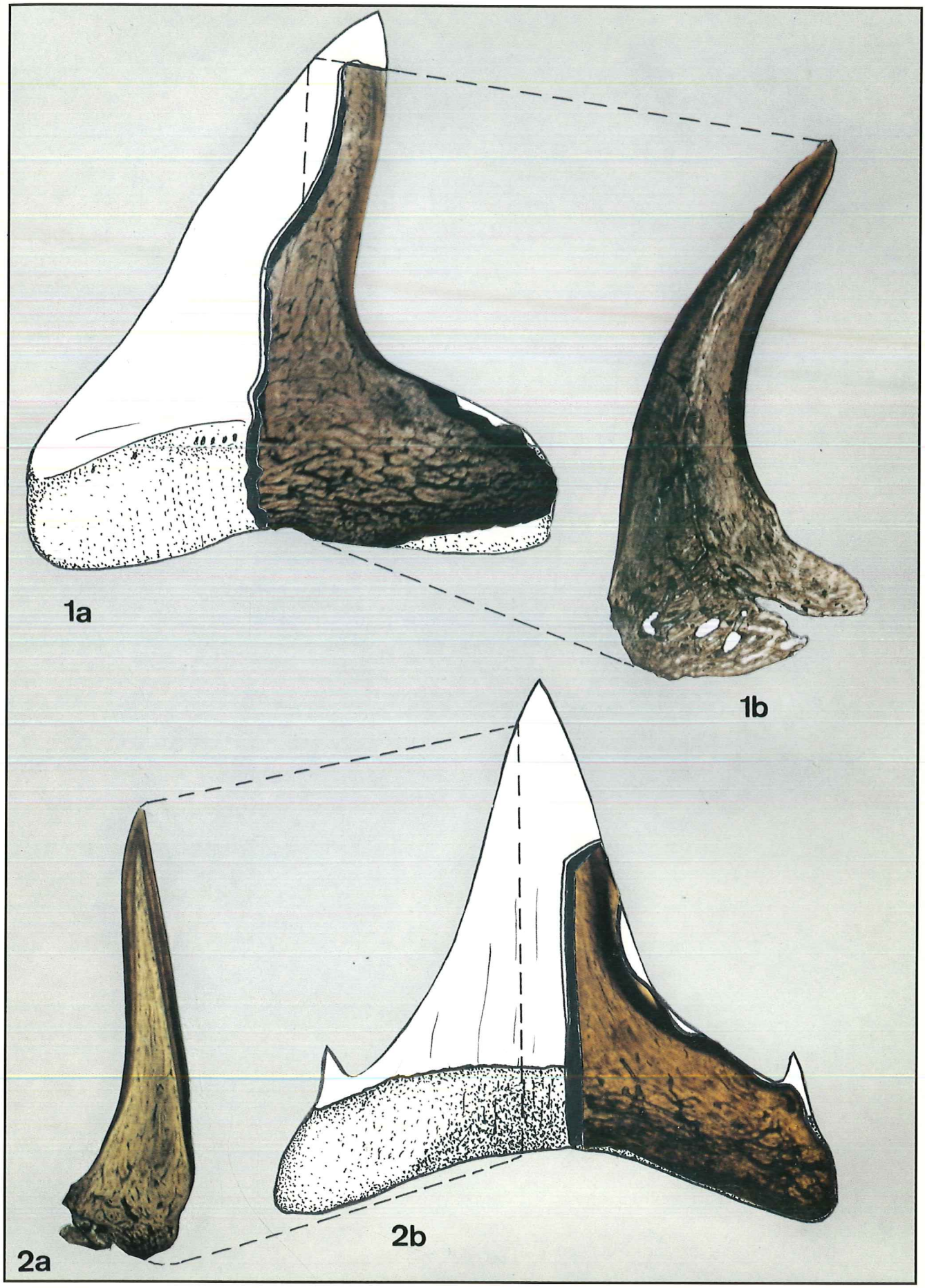


1. *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758): a. sagittal section, b. transversal section of the right tooth half (upper anterior tooth x 9).
2. *Cetorhinus maximus* (Gunnerus, 1765): a. outer view, b. sagittal section (lower lateral tooth x 22.5).

Plate 6.

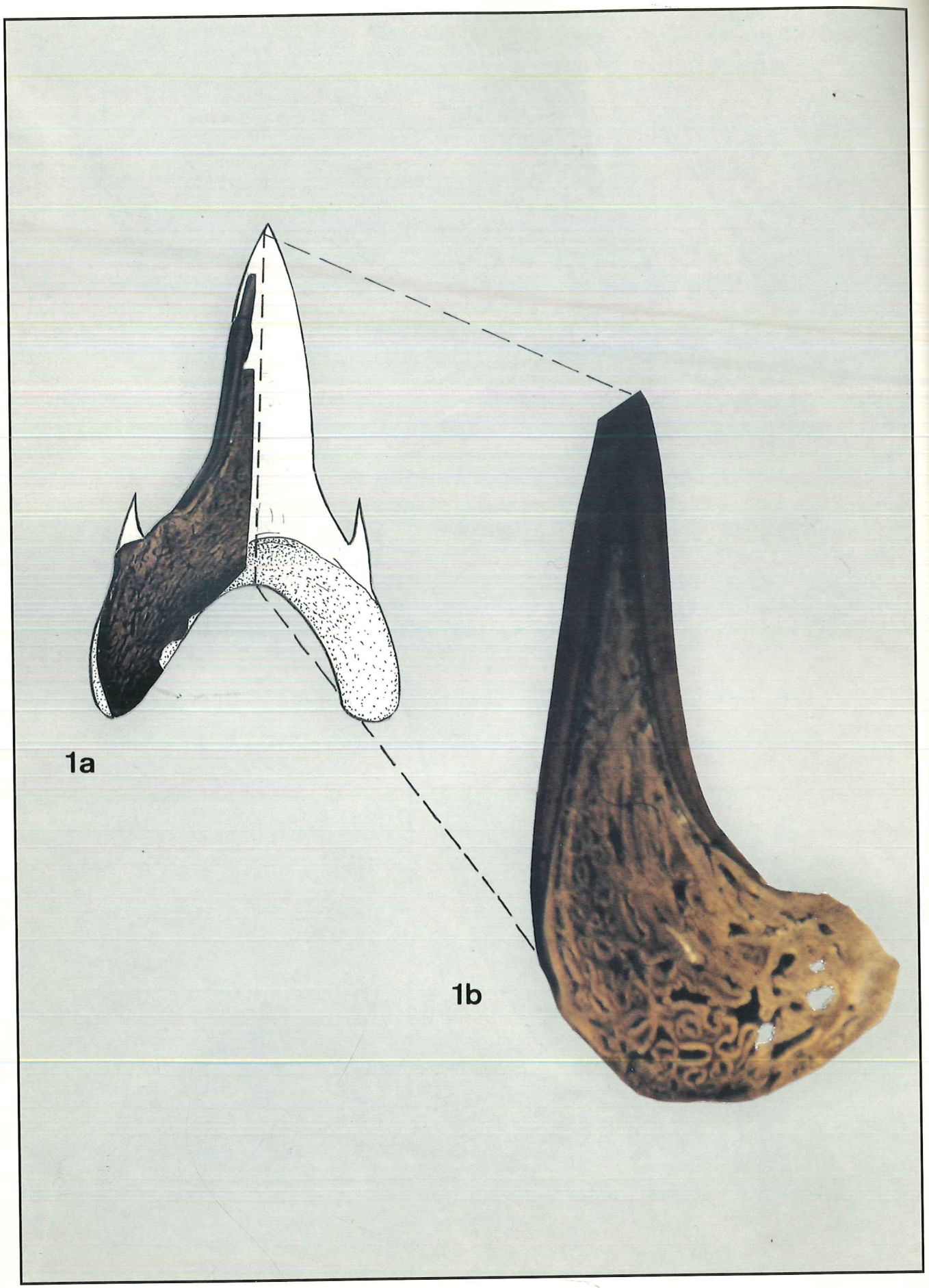


1. *Megachasma pelagios* Taylor, Compagno & Struhsaker, 1983: transversal (a) and sagittal (b) sections of the right tooth half (lower lateral tooth x 12.5).
2. *Alopias vulpines* (Bonnaterre, 1788):transversal (a) and sagittal (b) sections of the right tooth half (lower anterior tooth x 9).



1. *Isurus oxyrhinchus* Rafinesque, 1809: transversal (a) and sagittal (b) sections of the right tooth half (upper lateral tooth x 6.5).
2. *Eugomphodus taurus* (Rafinesque, 1810): transversal (a) and sagittal (b) sections of the right tooth half (upper lateral tooth x 9).

Plate 8.



1. *Odontaspis ferox* (Risso, 1810): sagittal (a: x 5.5) and transversal (b: x 9) sections (upper lateral tooth).

SOMMAIRE

Dédicace
* Editeurs et auteurs V

Introduction
* J. Herman VII

New Record of the phoebodontid chondrichthyan *Thrinacodus ferox* (TURNER, 1982) from the Carboniferous of England.
* C.J. Duffin 1

Late Triassic sharks teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Saint-Nicolas-de-Port (north-east France).
* C.J. Duffin 7

The age of the Upper Triassic vertebrate fauna from Attert (Province of Luxembourg, Belgium).
* C.J. Duffin & D. Delsate 33

Teeth of *Hybodus* (Selachii) from the Early Jurassic of Lyme Regis, Dorset (southern England): preliminary note.
* C.J. Duffin 45

The Early Jurassic Palaeospinacid sharks of Lyme Regis, southern England.
* C.J. Duffin & D.J. Ward 53

Chondrichthyens du Sinémurien de Belgique.
* D. Delsate & C.J. Duffin 103

New Evidence of *Annea* and *Jurobatos*, two rare neoselachians (Pisces, Chondrichthyes) from the Jurassic of Europe.
* D. Thies 137

Découverte de *Parasymbolus* gen. et sp. nov. (Scyliorhinidae - Elasmobranchii) dans le Kimméridgien de Normandie, France.
* L. Candoni 147

The palaeospinacid shark «*Synechodus*» *jurensis* SCHWEIZER, 1964 from the Late Jurassic of Germany.
* C.J. Duffin 157

Fossil Shark Teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco.
* C.J. Duffin & Denise Sigogneau-Russell 175

Les Elasmobranches de l'Albien inférieur et moyen (Crétacé inférieur) de la Marne et de la Haute-Marne (France).
* J.P. Biddle 191

The vascularization system in teeth of Selachii.
* D.C. Hovestadt & Maria Hovestadt-Euler 241

Remerciements des éditeurs 259