

# LE SQUELETTE TALÉOLAIRE. RÉFLEXIONS SUR LA STRUCTURE DES BRACHIOPODES ET DES BRYOZAIRES TUBULAIRES

HENRI TERMIER et GENEVIÈVE TERMIER

Laboratoire de Géologie structurale  
Université de Paris VI

## *Introduction*

La ressemblance entre le test des Bryozoaires Tubulaires paléozoïques et celui de certains Brachiopodes n'a échappé à personne (WILLIAMS, 1968, p. 42, TAVENER-SMITH, 1969). Nous voudrions essayer d'aller un peu plus loin et d'en tirer les conclusions qui s'imposent.

La comparaison portera sur les parties communes du zoarium des Ectoproctes paléozoïques avec les valves de certains Pygocauls Collophides, les Strophoménoides et les Productoides. Chez ces Brachiopodes, dont l'origine néoténique est probable (H. et G. TERMIER, 1968, pp. 72 et 115-116), le test est composé de lamelles ou de fibres (couche secondaire de A. WILLIAMS) coupées de taléoles, poutrelles de calcite, de forme cylindrique. Ces taléoles sont enrobées dans le test fibreux et, dans de nombreux genres, font saillie à l'intérieur de la coquille, tandis que, dans d'autres, elles restent enfouies dans la masse fibreuse et ne sont décelées que par des puncturations, les pseudopunctae, définies par l'ensemble d'une taléole et des fibres qui la délimitent. On peut penser que ces structures étaient les points d'attache du manteau (MUIR-WOOD et COOPER, 1960, p. 8). Les taléoles se manifestent par des tubercules ou de fines épines, soit au sein du test, soit à sa surface interne où elles constituent les endospines. Celles-ci peuvent s'aligner en longeant les côtes ornementales externes ou

les sinus vasculaires internes, soit former des cercles à la limite de l'aire viscérale et de la chape.

Les dimensions et la texture des acanthopores des Bryozoaires Ectoproctes du Paléozoïque sont pratiquement identiques à celles des taléoles des Collophides. Ils sont toujours orientés vers l'extérieur du zoarium, mais en fait cela signifie qu'ils sont dirigés vers la face interne du manteau qui le tapisse. Nous venons de voir que c'est l'un des caractères des taléoles des Collophides. Si l'ensemble d'un squelette de Productoïde est externe, et si celui d'un Tubulaire paléozoïque est interne, il s'agit en réalité d'un phénomène unique: la sécrétion de calcaire par le manteau sous la forme d'un squelette cuticulaire externe traversé par des taléoles, piliers calcaires d'origine différente.

Les squelettes cuticulaires peuvent se référer à plusieurs schèmes. Ceux des Brachiopodes et des Bryozoaires paléozoïques se rapprochent des cuticules des Annélides et des coquilles de Mollusques, formations fréquemment associées au système nerveux périphérique et pénétrées par des organes sensoriels.

## *Taléoles*

Chez les Brachiopodes, l'épithélium externe ou épiderme est la partie du manteau qui est plaquée contre la coquille, et l'épithélium interne ou cœlomique est situé contre le corps

de l'animal. Entre les deux se trouve une substance interstitielle qui, associée à des fibres musculaires et élastiques, constitue un tissu conjonctif. Ce tissu est creusé, symétriquement par rapport au plan de symétrie de la coquille, par deux diverticules cœlomiques ramifiés, les sinus palléaux. Chaque branche de ces sinus offre une crête médiane, épithéliale du côté de la coquille et portant des fibres musculaires du côté du corps de l'animal.

La coquille des Brachiopodes, telle qu'il ressort de son étude au stéréoscan par A. WILLIAMS (1968), se montre composée de plusieurs couches fondamentales, soit, de l'extérieur vers l'intérieur: 1° un périostracum non minéralisé, présent chez les formes actuelles mais non conservé chez les fossiles. Il est possible que, initialement, ait existé un stade où le manteau n'ait eu pour seule protection qu'un périostracum sans sécrétion de calcaire ni de phosphate de chaux. Chez les Inarticulés, il semble que la coquille soit toujours sécrétée par couches alternantes, minérales et organiques. 2° une partie calcaire, conservée par la fossilisation. Elle est composée de couches primaires et secondaires.

Les couches dites secondaires se différencient par un système de lames protéiniques interconnectées, ségrégeant le carbonate déposé simultanément sous forme de lames et de fibres. Ce système suggère un ensemble d'ancrages protoplasmiques, linéaments et caeca traversant la coquille, à partir de la zone convoyeuse (conveyor belt) de l'expansion palléale (WILLIAMS, p. 3, fig. 15). Il suggère aussi des changements de phase dans le régime sécréteur de chacune des cellules épithéliales. Ce cas primitif est celui des Inarticulés (*Lingula*, *Crania*), et de certains Articulés (Orthidés, Pentaméridés, Rhynchonellidés).

Entre le périostracum et la coquille secondaire s'insère la coquille dite primaire. Ou bien, comme le pense WILLIAMS, c'est la première couche calcaire organisée apparue pendant l'évolution des Brachiopodes, et alors la séquence de sécrétion, suivie par les cellules épithéliales externes pendant l'ontogénie, récapitule la phylogénie: une telle couche n'est pas différenciée chez les Inarti-

culés et elle est peu développée chez les Orthidés. Ou bien ce pourrait plutôt être une innovation et l'apparition du squelette calcaire se serait faite sous forme de fibres prismatiques enchâssées dans la protéine. Cette dernière supposition nous paraît plus facilement acceptable, mais, dans ce cas, le terme « primaire » serait peu justifié.

Les endopunctae, que l'on connaît dans la plupart des groupes de Brachiopodes, mais pas dans tous les genres, sont des canaux microscopiques traversant la couche secondaire et la couche primaire, jusqu'à aboutir sous une calotte calcitique recouverte par le périostracum. Ces canaux aveugles abritent des diverticules ou caeca, limités par l'épithélium externe (épiderme). D'autres formations liées à l'épithélium externe sont les soies et les épines qui ont un rôle sensoriel au moins lorsqu'elles sont encore près du bord frontal de la coquille. Ces divers éléments paraissent, comme les organes cuticulaires, accomplir plus ou moins des fonctions de réception sensorielles. Ils sont dirigés vers l'extérieur de la coquille.

Il en va différemment du matériel taléolaire qui est dirigé vers l'intérieur de la coquille (fig 1).

Les Strophoménides constituent un groupe particulier pour l'activité sécrétrice du manteau. Chez les Plectambonitacés, la structure est de type normal, avec cependant une couche primaire laminaire. Celle-ci résulterait, d'après WILLIAMS, d'une modification cœnogénétique des activités du lobe palléal externe d'Orthidés primitifs. Une néoténie aurait ensuite amené la suppression de la coquille secondaire, ce qui est réalisé entre autres chez les Strophoménacés. Les taléoles pénètrent vers l'intérieur la couche secondaire quand elle existe, et émergent au dedans de la coquille. Elles sont donc sécrétées indépendamment des fibres, par des cellules analogues à celles des bases musculaires, et leur croissance en épaisseur se montre plus rapide que celle du reste de la coquille; peut-être aussi se fait-elle pendant un temps plus long parce qu'elles servent d'attaches fixes à des tonofibrilles appartenant à un autre système de références. A notre avis, la puissance sécrétrice des cel-

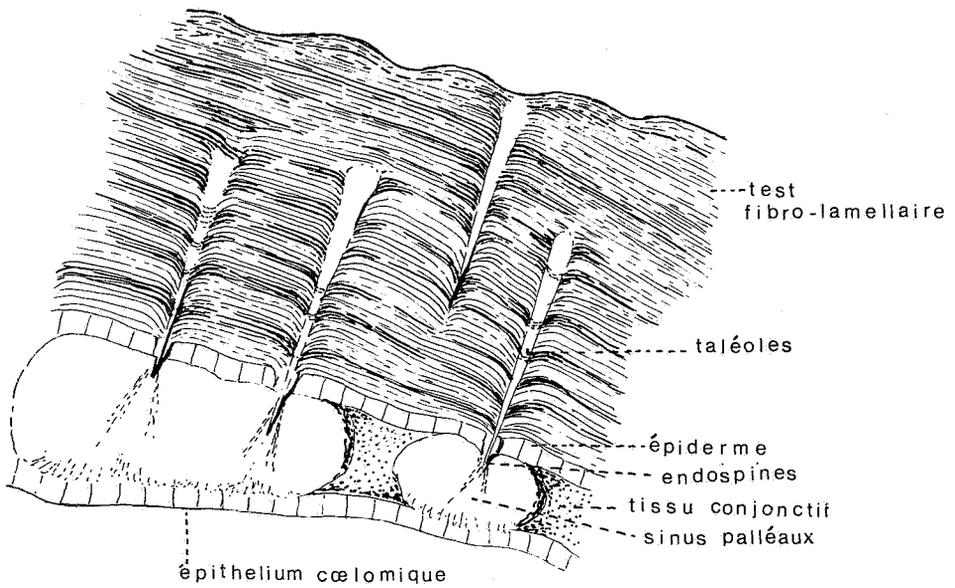


Fig. 1. — Schéma des rapports possibles entre le manteau et le test chez un Productoïde.

lules taléolaires ne se terminait pas en même temps qu'avancait le système convoyeur du manteau après avoir sécrété chaque lamelle d'accroissement. Il s'agit en fait des éléments diffus d'un myotest palléal.

Dans l'esprit d'A. WILLIAMS, les taléoles, qui ne se rencontrent pas chez tous les Plectambonitides, mais sont présentes chez tous les Strophoménides, sont des tubercules associés à des muscles ou à des tonofibrilles. Il en est de même pour quelques exemples de pseudopunctae dépourvues de leur cœur taléolaire. Leur répartition chez les divers types de Productoïdes pose des problèmes sur lesquels nous nous étendrons.

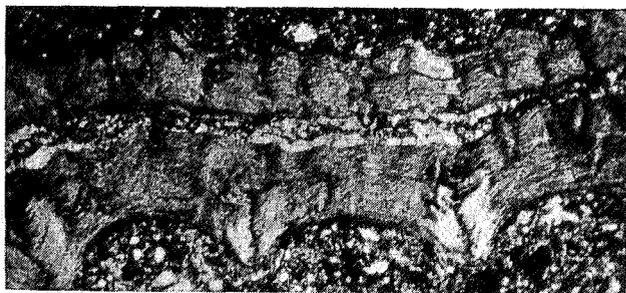
Une approche de ces problèmes a déjà été réalisée en 1968 par R.E. GRANT, à propos des Marginiféridés permien de la Salt Range. Cet auteur remarque alors que les pseudopunctae se terminent en petits tubercules tapissant l'intérieur des valves, sauf au niveau des aires musculaires et des aires brachiales; et il explique l'existence des tubercules, que nous préférons nommer endospines, comme la protrusion des extrémités des taléoles, marquant le siège de fibres musculaires qui activaient les évaginations

épidermiques du manteau projetées en tant que papilles ciliées ou comme les follicules allongés de soies. Ils fonctionneraient comme écrans et canalisateurs de courants, comme éléments sensoriels de la présence de particules dangereuses ou trop abondantes dans la cavité viscérale, et enfin comme créateurs et canalisateurs des courants rejetant ces particules. De grandes papilles sont, en outre, concentrées au voisinage de l'emplacement de la bouche.

J.B. WATERHOUSE a montré que, chez *Anidanthus* et *Kuvelousia* (1968), les taléoles sont localisées dans les couches externes du test tandis que, chez *Stepanoviella* (1970), les taléoles sont au contraire rares dans les parties externes du test.

Ayant étudié de nombreux Strophoménoïdes et Productoïdes s'étageant du Silurien au Djouffien, nous avons pu reconnaître l'importance, pour une systématique logique, de la distribution, tant près de la surface des valves que dans leur épaisseur, des pseudopunctae et des taléoles, dont l'ensemble constitue ou induit l'essentiel de la microsculpture.

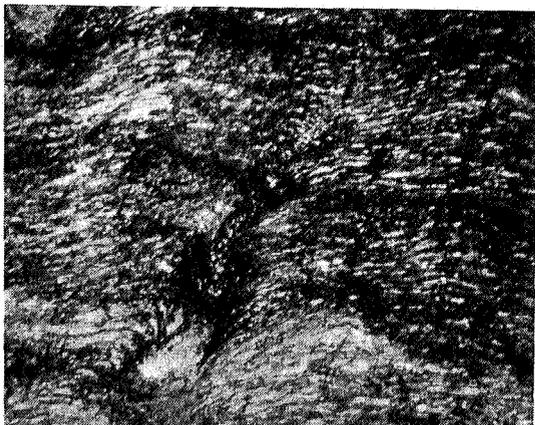
Un Strophoménoïde tel qu'on en observe des sections dans le Siluronien de Saint-Alban



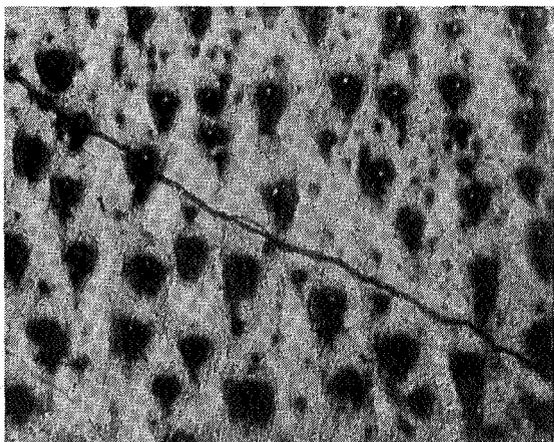
1



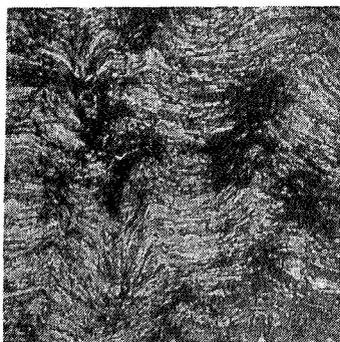
2



3



4



5

## PLANCHE I

- 1 — Section transversale dans un Strophoménoïde du Siluronien XVI de Saint-Alban (Gaspésie).  $\times 50$ .  
On voit ici une section des deux valves offrant chacune des taléoles et des côtes.
- 2 — Section tangentielle dans une valve du Chonetoïde *Megachonetes Siblyi* (I. THOMAS) du Mississipien XXIV (Viséen) du Tizi ben Zizouit (Dchar-Aït-Abdallah, Maroc central).  $\times 50$ .  
On distingue ici les épines taléolaires couchées dans le test.
- 3-5 — Sections dans une valve du Chonetoïde *Delepinea comoides* du Mississipien XXIV (Viséen) du Tizi ben Zizouit (Dchar-Aït-Abdallah, Maroc central).  $\times 50$ .
- 3 — section transversale montrant une taléole perforée et des tubes papilleux.
- 4 — section transversale.
- 5 — section tangentielle montrant les perforations des taléoles.

en Gaspésie (Québec), montre une texture de taléoles tournées vers l'intérieur, dans les deux valves, tandis qu'une structure de plus grandes dimensions compose une ornementation de côtes majeures (pl. I, fig. 1). Il faut noter que ces structures sont pratiquement symétriques d'une valve à l'autre. En résumé, ici, un seul programme détermine le dessin, l'ornementation externe et la microsculpture interne: l'alignement des taléoles est disposé parallèlement aux côtes.

Chez les Chonétoïdes, la distribution des pseudopunctae constitue également des alignements radiaires formant des côtes discontinues à différents niveaux du test: niveau externe, niveaux intracoquilliers, niveau interne où les taléoles aboutissent à des endospines. Si nous choisissons *Delepinea comoides* (Sowerby) (pl. I, fig. 3-5) à cause de l'épaisseur considérable (atteignant le centimètre) de son test, on peut y noter le tissu squelettique fibro-lamellaire s'infléchissant au niveau de chaque taléole, celle-ci se trouvant réduite sur une partie de son trajet à une pseudopuncta perforée, remplie par de la gangue, mais aboutissant tout de même à une endospine. Cette association est également bien visible chez (*Megachonetes Siblyi* (I. THOMAS), l'endospine étant même incluse, en position couchée, dans le test. Chez *Delepinea*, nous observons en outre des tubes capillaires très fins, subparallèles aux pseudopunctae, qui sont comparables à des papilles.

Nous avons été conduits à grouper dans une famille des *Tyloplectidae* (H. TERMIER et G. TERMIER 1970) certains Productacés de dimensions assez grandes dont l'ornementation grossièrement semiréticulée sur la zone viscérale rappelle celle des Dictyoclostidés, mais dont les côtes corticales sont elles-mêmes striées par de fines costules, les capilles, lesquelles passent en profondeur à une microsculpture composée d'alignements de taléoles. Nous rangeons dans cette famille les genres *Tylopecta*, *Costiferina*, *Araxilevis*, et *Choanoproductus*. Les côtes fines qui composent l'ornementation du genre sicilien *Lercarella* (MASCLE et TERMIER, 1970) et qui correspondent en profondeur à des alignements de taléoles (pl. II; fig. 2-3) sont

aussi des capilles. Rappelons que MUIR-WOOD et COOPER (1960) ont défini les "capillae" (= cheveux) comme de fines lignes radiales sur l'extérieur de chaque valve (au nombre de plus de 25 pour 10 mm) recouvrant généralement les côtes ou d'autres caractères externes. La capillation peut aussi se rencontrer sur des test décortiqués: c'est le cas des fines côtes de tous les Linoproductidés, dont *Lercarella* est d'ailleurs voisin. Les capilles des Tyloplectidés sont particulièrement fines.

On constate que l'ornementation externe, la microsculpture et la structure interne des valves au niveau de la chape offrent une parfaite congruence entre les alignements de taléoles et les sinus vasculaires les plus fins de la région antérieure de l'animal. Nous sommes donc amenés à considérer les taléoles comme un myosquelette élémentaire, et même comme un squelette mésodermique inclus dans le squelette cuticulaire externe. Leurs sites, bien repérés, les montrent liées aux sinus cœlomiques du tissu conjonctif, probablement même aux fibrilles musculaires qui leur sont associées. Là se tient donc l'ancrage de la paroi vivante de l'animal, le manteau. (fig. 2)

Toute l'ornementation externe des Produc-

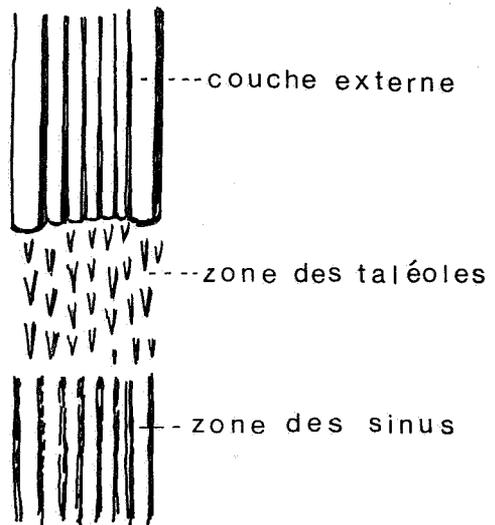
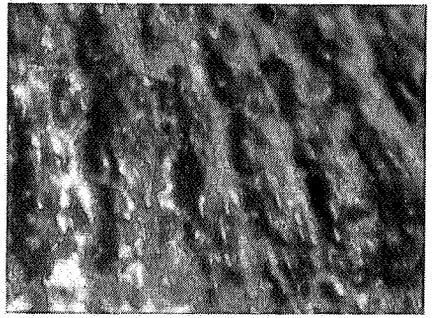


Fig. 2. — Diverses couches formant le test d'un Productoïde.



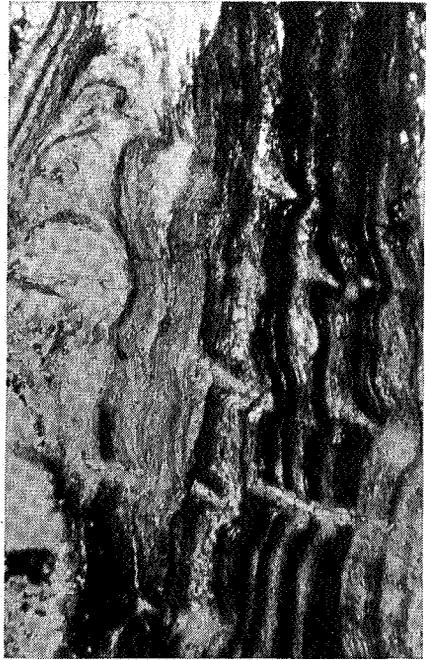
2



1



4



3

## PLANCHE II

- 1 — Surface excoriée de *Lercarella sicana* MASCLE et TERMIER, montrant les alignements de taléoles le long des capilles.  $\times 6$  env. Lercara Friddi (Sicile)
- 2 — Section dans le test de *Lercarella sicana* MASCLE et TERMIER, montrant plusieurs taléoles.  $\times 50$  Lercara Friddi (Sicile).
- 3 — Section dans le test d'un Productoïde provenant du Maroc central (Tichout Fatma bou Azza).. On voit bien les taléoles coupant le test lamelleux.  $\times 50$ .
- 4 — Coupe dans le myotest d'un Brachiopode du Dinantien d'Afghanistan.  $\times 14$ .

toïdes se trouve ainsi étroitement liée aux taléoles et aux sinus qui constituent la structure fonctionnelle sur laquelle se moule l'ornementation selon la superposition suivante:

- 
- 1) périostracum
  - 2) face externe de la coquille portant côtes et capilles
  - 3) alignements de taléoles
  - 4) face interne de la coquille portant endospines et sinus cœlomiques
- 

Cette superposition, dans laquelle peuvent se produire des répétitions, se rencontre dans de nombreux exemples typiques (*Stenoviella*, *Lercarella*).

Les taléoles sont donc, chez les Productoïdes, un matériel à tout faire. Leur forme, modelée par le manteau, explique que leur rôle puisse être l'expression des potentialités de celui-ci, plus particulièrement de celles qui ont trait à sa motricité. Le développement des endospines produit des cribles tamisant les apports de particules qu'on observe chez des Marginiféridés comme *Echinauris* et aussi chez les Richthofénidés; au niveau de la chape, la liaison avec le système sinusaire paraît évidente, probablement dans le convoyage et le guidage des courants de liquide cœlomique et des produits génitaux qui sont entreposés dans les sinus. WILLIAMS et ROWELL (1965), puis WILLIAMS (1968) ont envisagé que les taléoles, insertions de fibres musculaires palléales, servaient de points d'appui à la rétraction du manteau. Cette suggestion n'a pas été admise par GRANT (1968) pour qui, dans ce cas, elles auraient été disposées concentriquement, alors que chez *Marginifera*, elles sont en rangées longitudinales. Cependant WATERHOUSE (1970) a observé des Productides où de fait, elles sont concentriques. Pour nous qui avons observé les deux modes d'arrangement: les taléoles ordonnées parallèlement aux côtes, et un cercle d'endospines à la limite postérieure de la chape, les deux vocations coexistent.

### *Matériel squelettique des Ectoproctes Tubulaires Paléozoïques*

On peut inclure dans un groupe unique les Bryozoaires Tubulaires du Paléozoïque: ce sont les *Stenolaemata* BORG 1926 (em. BOARDMANN et CHEETHAM 1969) caractérisés par leurs zoécies en forme de tubes. De cette classe, un seul ordre, celui des Cyclostomes, est représenté dans les mers actuelles. En revanche deux ordres, les Trépostomes et les Cryptostomes, ont été décrits comme exclusivement du Paléozoïque et du Trias.

En fait, il existe un air de famille entre les trois groupes paléozoïques, si bien qu'on hésite souvent à classer une famille ou un genre dans l'un ou dans l'autre. Nous adoptons ici une classification légèrement différente de celle proposée par P. BRIEN dans le Traité de Zoologie: pour nous, les Sténolèmes correspondent non seulement aux Cyclostomes, y compris les Trépostomes, mais encore ils renferment les Cryptostomes.

La sécrétion du squelette chez les Ectoproctes est en étroite liaison avec la structure de la paroi extérieure du corps. Celle-ci est assez différente chez les Cheilostomes et les Cyclostomes. Ces derniers seuls nous intéressent, et, à leur propos, nous utiliserons les travaux de BORG (1926).

La paroi du corps d'un Ectoprocte possède un ectoderme ou épiderme (épithélium frontal), revêtu extérieurement d'une cuticule ou ectocyste qui peut ou non être calcifiée; l'ectoderme est exactement doublé sur sa face interne par un épithélium cœlomique somatopleural (péritoine) très mince. Chez les Cyclostomes, une paroi de structure identique, l'épithélium interne, fait face à l'épiderme. Sa couche ectodermique sécrète le cryptocyste, lame calcaire qui constitue la zoécie. Entre l'épithélium interne et l'épithélium frontal, s'étend une cavité continue, limitée par les minces doublures péritonéales: c'est le cœlome hypostégale. En ce qui concerne les Ectoproctes paléozoïques, BORG, en 1926, a généralisé cette notion: pour lui, un cœlome hypostégale sans interruption recouvrait l'ensemble de la colonie zoariale dont il assurait l'unité.

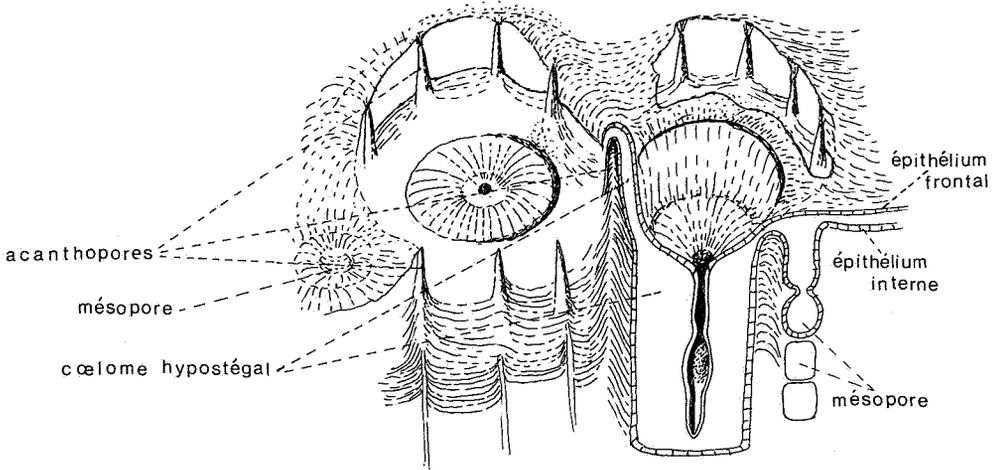


Fig. 3. Essai de reconstitution des rapports entre le cœlome hypostégale et le zoarium d'un Ectoprocte Tubulaire du Paléozoïque.

La cuticule de l'épithélium frontal ne peut guère avoir été conservée chez les fossiles, qui ne nous apportent finalement que le seul zoarium laissé par l'épithélium interne. Mais le zoarium présente les alvéoles des zooïdes et diverses structures que l'on peut attribuer soit à des zooïdes (les autopores) soit à des diverticules du cœlome hypostégale (les mésopores).

Composé de fibres lamellaires tangentielles à sa surface, le test est traversé par des éléments nommés poutrelles et acanthopores. Au niveau de ces derniers, les fibres lamellaires s'infléchissent fortement et accentuent le dessin d'épines dont le centre est une sorte de baguette qui donne l'impression d'être creuse (d'où le nom d'acanthopores). Ces structures ne se rencontrent que dans la partie externe des zoariums massifs ou ramifiés, partie dite mature, tandis qu'à l'intérieur de ces ensembles les parois des tubes demeurent minces. Chez les formes encroûtantes, la zone mature existe seule.

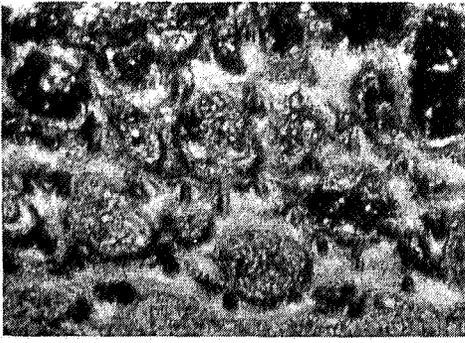
#### *Caractère colonial et structures communes.*

— L'histologie du squelette des Bryozoaires Tubulaires paléozoïques pose le problème de leur caractère colonial. Si on se place à ce point de vue, on peut considérer les *Tubuli-*

*porines* comme des agrégats de zooécies tubulaires banales, bien délimitées, mais groupées dans des zoariums caractérisés par des formes définies. Chez les Trépostomes *Integrata*, le groupement des tubes est plus serré, aboutissant à des formes prismatiques, mais chaque tube conserve des parois indépendantes, et entre ceux-ci apparaissent des structures communes, acanthopores et mésopores. Chez les *Amalgamata* également rangés parmi les Trépostomes, la structure de base montre une continuité absolue du squelette entre les ouvertures, sans qu'il soit en général possible d'y déceler des limites zooéciales. Les acanthopores, en particulier, sont des structures communes.

#### *Acanthopores*

Parmi les structures communes, notre attention s'appliquera particulièrement aux acanthopores. Leur texture s'observe très bien dans les sections axiales de zoaria qui les coupent longitudinalement. De telles sections sont visibles pl. III, fig. 2 et 3. En surface, les acanthopores font saillie comme des épines. Leur disposition se révèle assez homo-



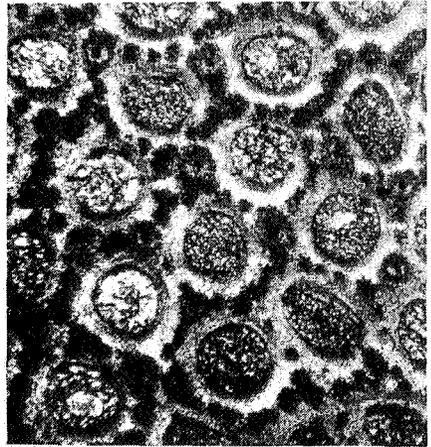
1



2



3



4

### PLANCHE III

1-2 — Sections dans *Tabulipora chaetiformis* WAAGEN et WENTZEL, du Murghabien de la chaîne d'Altimur, Afghanistan. (Coll. G. Mennessier).

1 — Section oblique tangentielle montrant la disposition des acanthopores (épines) autour des ouvertures.  $\times 50$ .

2 — Section longitudinale de plusieurs acanthopores.

3 — Section longitudinale d'acanthopores de *Dyscritella lapparenti* TERMIER et TERMIER, de l'Artinskien de la vallée de Chaghna, montrant la structure granulaire autour de l'axe. (Coll. A.F. de Lapparent).  $\times 50$ .

4 — Section tangentielle de *Rhombotrypella boulangei* TERMIER et TERMIER, de l'Artinskien à 8 km à l'Ouest de Tezak (Afghanistan), montrant les couronnes d'acanthopores autour des zooïdes (les plus grands des organes communs sont des mésopores). (Coll. A.F. de Lapparent).  $\times 50$ .

gène chez les *Amalgamata*, tels que *Dyscritella* et *Tabulipora*, ainsi que chez des Cryptostomes, les Rhabdomésoïdes, pourvus d'un cylindre central immature prenant les caractères d'un axe comparable, mécaniquement parlant, à celui des Gorgones. Dans ces deux groupes en effet, les acanthopores sont disposés en couronne autour des zooïdes, si bien que les sections tangentielles ne permettent que difficilement de déterminer l'appartenance exacte d'un individu (pl. III, fig. 1 et 4). Dans la structure d'un Bryozoaire à coelome hypostégale, il est nécessaire de concevoir le squelette zoarial non seulement dans son origine cuticulaire, mais encore dans les rapports étroits avec le mésoderme que lui procure sa contiguïté avec le coelome. La disposition des acanthopores, qui paraît si souvent comme normalisée, nous incite à mettre l'accent sur l'importance de ces organes pour la vie des Ectoproctes Tubulaires du Paléozoïque.

Immobilisés autour des autopores, les acan-

### Comparaisons

Tout d'abord se pose la question de la légitimité d'établir des comparaisons entre les parois et le squelette de certains Brachiopodes avec certains Bryozoaires Ectoproctes. Zoologiquement on sait que les ressortissants de ces deux phylums sont très voisins. Écologiquement, ils sont tous fixés et microphages.

La principale différence semble résider dans le caractère toujours individuel des Brachiopodes, opposé au caractère toujours bourgeonnant des Ectoproctes. Ce dernier entraîne, chez les Bryozoaires, l'absence quasi totale de muscles moteurs comme il en existe chez les Brachiopodes (adducteurs, diducteurs), et en contre-partie la présence d'éléments communautaires. Ces deux différences sont bien visibles sur le squelette.

Pour préciser notre pensée, essayons de comparer les parois et le squelette des deux groupes.

Brachiopodes collolophides	Ectoproctes tubulaires
Périostracum Face externe de la coquille portant côtes et capilles, épines et caeca sensoriels	Zone immature interne, formant axe de soutien
Taléoles, endospines Face interne de la coquille creusée par les sinus coelomiques	Acanthopores et poutrelles Surface externe du zoarium mature mésopores

thopores ont été généralement considérés comme des épines protectrices ou aussi (Taverner-Smith, 1969) comme pouvant avoir aidé à stabiliser la membrane frontale d'une colonie.

Nous pensons pouvoir aller plus loin dans l'interprétation des acanthopores des Ectoproctes paléozoïques en établissant leur comparaison avec les taléoles des Brachiopodes Collolophides.

La partie externe de la coquille d'un Brachiopode ne peut trouver de terme de comparaison avec le zoarium d'un Bryozoaire par le fait même que la zone correspondante se situerait du côté immature de celui-ci. La partie immature d'un Ectoprocte, complètement isolée du milieu extérieur, devient en fait un tissu de soutien; alors que le cortex d'un Brachiopode fournit à celui-ci des indications sur le milieu par divers organes

sensoriels liés vraisemblablement aux caeca et aux épines.

La partie interne de la coquille, en contact direct avec les sinus célomiques, paraît pouvoir être comparée à la surface du zoarium en contact avec le cœlome hypostégal dont les mésopores sont vraisemblablement des diverticules. Dans cette hypothèse, les acanthopores, qui traversent la partie externe (mature) du zoarium ont la même disposition que les endospines taléolaires des cololophides.

Nous avons constaté que, chez les Productoïdes, les taléoles s'alignent sur le trajet des sinus palléaux. Il est admis, d'autre part, qu'elles sont les insertions de fibres musculaires attachant le manteau d'une façon assez lâche à la coquille.

La paroi des sinus palléaux des Brachiopodes renferme des fibres musculaires, et nous avons avancé l'hypothèse que les taléoles pourraient avoir été leurs ancrages dans le test. La paroi des Phoronidiens, lophophoriens voisins des Bryozoaires, présente, de l'extérieur vers l'intérieur, une cuticule « chitineuse », l'épiderme, qui la sécrète, une membrane basale, enfin une musculature circulaire étroitement associée à un très mince péritoine. Dans les Ectoproctes primitifs, il semble logique de penser que le péritoine du cœlome hypostégal fut également riche en fibres musculaires.

Il nous paraît vraisemblable que les acanthopores, si comparables aux taléoles, furent également des ancrages pour le manteau lâche constitué par l'épithélium frontal. La poutrelle axiale de l'acanthopore serait alors un élément du squelette mésodermique enchâssé dans le squelette endodermique du zoarium.

L'existence des acanthopores qui, si souvent, dessinent une couronne d'épines autour des zoécies, s'explique, dans cette hypothèse, par la nécessité de soutenir l'épithélium frontal avec plus de précision en cette zone où le zoïde effectuait des protrusions fréquentes.

Chez les Fenestelloïdes, qui sont des Cryptostomes très particuliers, divers auteurs avaient primitivement homologué les nodo-

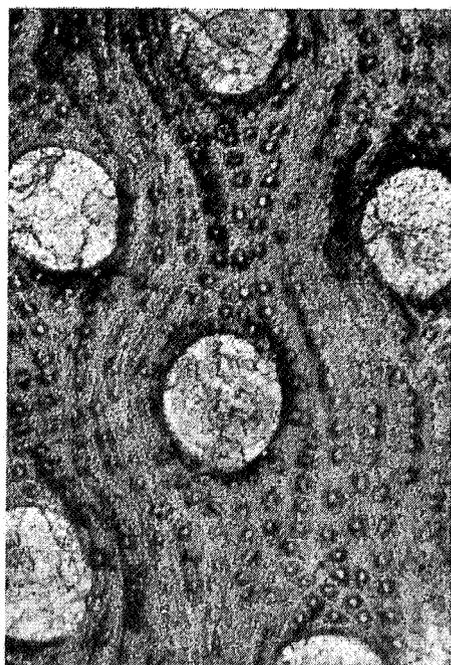
sités carénales de *Fenestella* à des acanthopores. Malgré l'évidente ressemblance des deux structures, TAVENER-SMITH (1969) y apporta quelque doute, car les nodosités sont en continuité avec le squelette primaire hyalin et tout à fait antérieures aux lames secondaires qui enrobent l'ensemble; cette disposition est fondamentalement différente de celle d'un acanthopore où la sécrétion est contemporaine. En revanche, le même auteur compare aux acanthopores les poutrelles (skeletal rods) dont l'axe est également solide et qui percent une structure cone-in-cone qu'il compare également aux taléoles des Strophomenides. Ces poutrelles taléolaires traversent le seul squelette laminaire. Il est intéressant de savoir que le squelette des Fénestelloïdes se trouve composé de plusieurs couches: couche primaire centrale entourant les zoécies (elles-mêmes recouvertes d'une mince pellicule lamelleuse), formée, de calcite granulaire transparente et dont les expansions constituent les nodosités. Cette couche interne est enveloppée par une couche externe lamelleuse, particulièrement épaisse sur la face aveugle. Il semble que, sur le vivant, les lamelles calcitiques y aient alterné avec des films protéiniques; c'est elle qui est traversée par les poutrelles, lesquelles, issues de la couche primaire, se dirigent vers la surface externe.

On retrouve donc, chez les Fénestelloïdes, un squelette taléolaire banalisé qui, comme chez les Productoïdes, devient un matériel à tout faire.

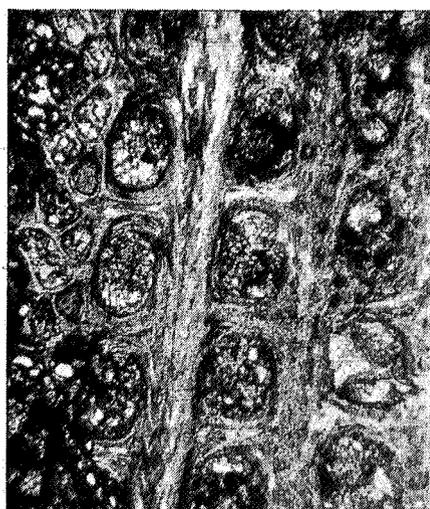
Il semble même qu'à la limite on puisse établir une certaine correspondance entre le squelette taléolaire diffus et les myotest concentrés des Brachiopodes. La comparaison est particulièrement frappante avec les disséparlements des Fénestelloïdes. A cet effet, on peut se reporter aux figures suivantes: pl. II, fig. 4 et pl. IV fig. 2.

### Conclusions

La principale différence entre les structures des Brachiopodes Cololophides et celles



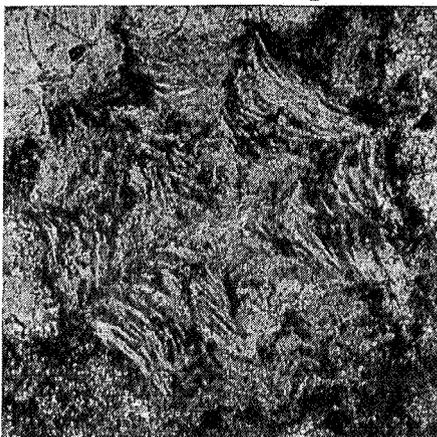
1



4



3



2

#### PLANCHE IV

- 1 — Section tangentielle à la face supérieure de *Polypora consanguinea* BASSLER montrant les alignements de pustules correspondant à des baguettes taléolaires s'infléchissant autour des ouvertures. × 146.
- 2 — Section dans un dissépinement de Fénéstellide, Murghabien (Permien supérieur) d'Afghanistan, montrant la disposition des baguettes taléolaires. × 146.
- 3 — Section transversale dans un rameau de *Polypora* sp. montrant les baguettes taléolaires dans la face aveugle. Tournaisien d'Afghanistan. × 146.
- 4 — Section tangentielle dans *Fenestella* sp., montrant la double rangée de nodosités qui longe la carène. Zygharien de la vallée de Chaghna. (Coll. A.F. de Lapparent).

des Bryozoaires Ectoproctes Tubulaires du Paléozoïque réside dans le caractère isolé des premiers et le caractère colonial des seconds. Mais le fait de l'unité du cœlome hypostégal milite en faveur de l'individualité du zoarium qu'il enveloppe, le bourgeonnement n'aboutissant pas forcément à des individus distincts capables de vivre isolément.

Un Bryozoaire Tubulaire du Paléozoïque se présente comme une larve de Brachiopode qui aurait bourgeonné à la manière de ce qui se passe chez les Phoronidiens. La différenciation se serait produite vers le début de l'Ordovicien, en même temps que sont apparus les Collophoridés et approximativement dans les mêmes milieux carbonatés. Les uns et les autres ont conservé une étroite association dans les faciès calcaires et ont eu à peu près la même répartition stratigraphique.

Le type de sécrétion de la coquille se présente d'une part comme cuticulaire en ce qui concerne le test lamellaire, mais il s'y ajoute un myotest en grande partie diffus, lié à la zone cœlomique, et se traduisant couramment par la présence de taléoles perçant le squelette lamellaire et n'ayant pas du tout la même orientation de croissance.

La présence de taléoles est limitée dans le monde des Coelomates aux deux groupes qui font l'objet de ce mémoire. Ils correspondent donc à un facteur génétique qui leur est propre. Ce facteur entre à la fois dans le patrimoine héréditaire des Collophoridés et des Tubulaires Paléozoïques, dont l'apparition semble avoir été presque simultanée, au début de l'Ordovicien. Ce facteur génétique que nous nommerons *taléolaire* semble donc être apparu à la suite d'une mutation contemporaine de l'apparition des Collophoridés issus par néoténie de certains Orthacés. Cela nous paraît apporter un élément de poids pour suggérer que les Ectoproctes Tubulaires ont pris naissance d'un phylum de Collophoridés ordoviciens. Cette hypothèse rend compte du fait que la larve pélagique des Ectoproctes actuels Cheilostomes, la Cyphonaute, sécrète une petite coquille bivalve qui l'enveloppe. Ce serait le dernier lien, très ténu, unissant les Cheilostomes à leurs ancêtres Brachiopodes.

Pour résumer ces conclusions, le tableau suivant tente de montrer comment aurait procédé l'évolution, en réponse sans doute à la toxicité des milieux calcaires, au début de l'Ordovicien.

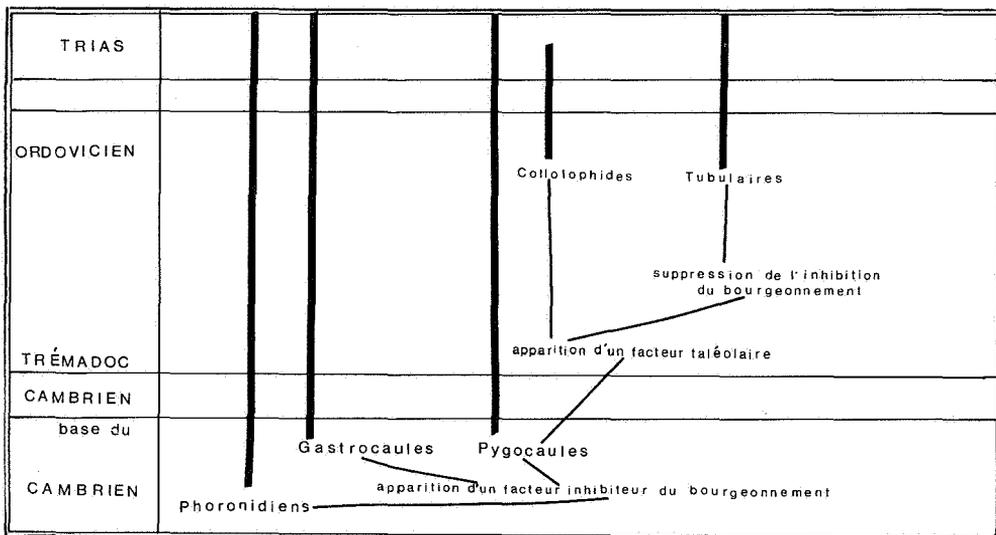


TABLEAU I. Schéma des grandes lignes de évolution dans les Lophophoriens

- BOARDMAN, R.S. et CHEETHAM, A.H. 1969 — Skeletal growth, intracolony variation and evolution in Bryozoa: a review. *Journ. of Pal.* 43 (2), pp. 205-233.
- BORG, F. 1926. On the body-wall in bryozoa. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, N.S. 70 (4) pp. 595-615.
- BRIEN, P. 1960. Classe des Bryozoaires. *Traité de Zoologie*, dir. P.P. Grassé. Masson. Paris.
- GRANT, R.E. 1968. Structural adaptation in two permian Brachiopod genera, Salt Range, West Pakistan. *Journ. of Pal.*, 42, (1), pp. 1-32.
- MASCLE, et G. TERMIER, G. 1970. Nouvelles données paléontologiques sur le Permo-Carbonifère de Lercara Friddi (Sicile). *Riv. Ital. Paleont. e Stratigrafia*, Milan; 76, no 2, pl. 17-18.
- MUIR-WOOD, H.M. & COOPER, G.A. 1960. Morphology, Classification and life habits of the Productoidea (Brachiopoda). *Geol. Soc. America Mem.* 81.
- TAVENER-SMITH, R. 1969. Wall structure and acanthopores in the Bryozoan *Leioclema asperum*. *Lethaia*, vol. 2, pp. 89-97.
- TAVENER-SMITH, R. 1969. Skeletal structure and growth in the Fenestellidae (Bryozoa). *Palaeontology*, 12 (2), pp. 281-309.
- TERMIER H. & TERMIER G. 1968. Evolution et Biocinèse. Masson. Paris.
- TERMIER H. et TERMIER G. 1970. Les Productoïds du Dj'ouffien (Permien supérieur) dans la Téthys orientale = essai sur l'agonie d'un phylum, *Ann. Soc. Geol. Nord. Centenaire*. XC pp. 443-461.
- TERMIER H. & TERMIER G. 1970. Bryozoaires du Paléozoïque supérieur d'Afghanistan. *Documents Lab. Pal. Lyon (Sous presse)*
- WATERHOUSE, J.B. 1968. New species of *Megousia* MUIR-WOOD and COOPER and allied new genus from the Permian of Australia and North America. *Journ. of Pal.* 42 (5) pp. 1171-1185.
- WATERHOUSE J.B. 1970. Gondwanan occurrences of the upper Palaeozoic brachiopod *Stepanoviella*. *Journ. of Pal.* 44 (1) pp. 37-50.
- WILLIAMS A. 1968. Evolution of the shell structure of Articulate Brachiopods. *Spec. Pap. in Palaeontology*, 2.
- WILLIAMS A. & ROWELL A.J. 1965. Treatise on Invertebrate Paleontology, Brachiopoda. Part H vol 1.

Communication présentée le 14 juillet 1970