

## LA QUESTION DU GENRE *SPIRIFER* S. STR. ET DES GENRES VOISINS

PAR

Antoine VANDERCAMMEN (Bruxelles) et Gerhard PLODOWSKI (Bonn)

### TABLE DES MATIERES.

Introduction .....	1
<i>Spirifer</i> s. str. ....	3
Genre <i>Fusella</i> F. MC. COY .....	3
Genre <i>Grandispirifer</i> YANG CHI PU .....	3
Genre <i>Unispirifer</i> K. S. W. CAMPBELL .....	4
Genre <i>Prospira</i> W. G. H. MAXWELL .....	4
Genre <i>Imbrexia</i> D. V. NALIVKIN .....	4
Genre <i>Neospirifer</i> G. FREDERICKS .....	4
Genre <i>Cyrtospirifer</i> D. V. NALIVKIN .....	5
Appareil apical de <i>Spirifer</i> s. str. ....	6
Genre <i>Spirifer</i> s. str. ....	8
Conclusions .....	9
Résumé .....	9
Index bibliographique .....	9

### INTRODUCTION.

Le genre *Spirifer* a été créé par J. SOWERBY en 1816 pour désigner « ...à peu près toutes les coquilles pourvues d'un sinus triangulaire..., dont le sommet du crochet n'est point perforé et qui jusqu'à présent ont été rangées parmi les *Térébratules*... qui présentent à l'intérieur les appendices en spirales... » (Traduction E. DESOR, 1845, p. 174).

L'espèce *Conchylolithus (Anomia) striatus* W. MARTIN, 1809, a été choisie comme génotype et fixée par une décision internationale (Opinion 100, 1928).

Le type de W. MARTIN a malheureusement disparu; cependant I. A. BROWN a signalé en 1953 (p. 58) l'existence d'une Collection

« Types of Martin » déposée au Department of Geology, Manchester University, et qui possède « a specimen which exactly matched in appearance and dimensions that illustrated by MARTIN (1809, T. 23, fig. 1-2) ».

Après avoir pris des informations à Manchester, il semble qu'il n'y ait pas de collection W. MARTIN à l'Université.

La création de *Spirifer* a eu pour effet d'attribuer anciennement à ce genre de nombreuses espèces qu'il a d'ailleurs fallu par la suite séparer en créant d'autres genres. Ce fut notamment le cas de *Syringothyris* qui, considéré d'abord comme synonyme, fut détaché et rendu autonome (C. W. STILES, 1923, p. 473 — Opinion n° 100, 1935). Le genre *Spirifer* déjà mieux défini fut divisé en sous-genres, élevés depuis au rang de genres. Ces derniers ont été basés soit sur des caractères morphologiques, soit sur des caractères internes qui n'ont pas toujours été suffisamment observés.

Il en résulte que le genre *Spirifer* s. str. a fait l'objet depuis sa création de multiples définitions et notamment celles de :

- J. SOWERBY, 1845; Trad. E. DESOR, p. 174.
- T. DAVIDSON, 1851-55, p. 79.
- J. HALL et J. CLARKC, 1894, p. 1.
- H. SCUPIN, 1900, p. 208.
- G. FREDERICKS, 1926, p. 405.
- K. ZITTEL, 1927, p. 410.
- Y. T. CHAO, 1929, p. 5.
- W. PAECKELMANN, 1931, p. 35.
- A. GRABAU, 1931, p. 208.
- C. O. DUNBAR et G. E. CONDRA, 1932, p. 317.
- B. V. MILORADOVITCH, 1936, p. 6 et 50.
- G. A. COOPER, 1947, p. 325.
- E. A. IVANOVA, 1960, p. 269.
- W. PITRAT, 1965, p. H 704.

Il serait trop long et fastidieux de reprendre ici la teneur des interprétations, mais on peut en tirer les caractères suivants :

- test imperforé,
- flancs, sinus et bourrelet costulés,
- généralement aliformes, mégathyrides,
- généralement brachythyrides,
- côtes radiaires simples, ou dichotomes, rarement et faiblement fasciculées,
- côtes sinales simples, ou dichotomes,
- microcostules subradiaires,
- microcostules d'accroissement,
- lamelles dentaires,
- pas de septum ventral médian,
- plaque delthyriale présente, peu développée ou absente,
- pas de lamelles apicales dorsales.

On constate immédiatement que certains de ces caractères sont contradictoires et méritent une sévère vérification.

Le problème paraissait facile à résoudre et cependant nous nous sommes trouvés devant de grosses difficultés. Tout d'abord, aucune référence possible au type, celui-ci ayant disparu. Ensuite les dessins reproduisant l'espèce sont rudimentaires (W. MARTIN, 1809, Pl. 23, fig. 1 et 2; J. SOWERBY, 1818, Pl. 28, fig. 1 et 2 — 1845, Pl. 180, n° 270) ou plus ou moins idéalisés (T. DAVIDSON, 1858-1863, Pl. II, fig. 12 à 21 et Pl. III, fig. 2 à 6; W. H. BAILY, 1875, Pl. 38, fig. 1 a-b). Une seule photographie d'un topotype a été heureusement publiée par I. A. BROWN (1953, Pl. V, fig. 6). Le spécimen est sensiblement plus petit que le type et présente un contour beaucoup plus arrondi si on compare les arrêts de croissance avec ceux du dessin de W. MARTIN. Qu'il nous soit permis, en passant, de faire remarquer combien la récolte de topotypes est devenue indispensable, dans le cas de révision. Il est de règle que l'holotype reste intact et que les caractères internes de l'espèce soient étudiés dans les paratypes ou dans les topotypes. La récolte de ces derniers devrait se faire non seulement dans la localité type mais aussi dans le banc même où le type a été prélevé, ce qui n'est que très rarement indiqué par les auteurs.

Une carrière considérée à l'époque comme un ensemble, peut s'étendre à l'heure actuelle sur plusieurs niveaux stratigraphiques dont chacun est susceptible d'être celui du holotype. Ajoutons à cela que les spécimens choisis et décrits naguère sont en général des individus exceptionnels et qu'ils ne représentent pas du tout l'espèce dont ils font partie. Certains sont uniques, ce sont des cas de pathologies, de tératologies ou simplement le résultat de déformations post mortem (« espèces tectoniques, H. BREDIN, 1956).

Enfin, dans un même banc peuvent exister plusieurs espèces de morphologie très voisines mais appartenant par leurs caractères internes à des genres différents. Dans ce cas il faut rechercher à tout prix quels sont les critères discriminatoires et les comparer avec l'holotype. Si ce dernier a disparu et s'il n'existe pas de paratypes, il faut alors prendre une décision et rattacher à l'espèce la population topotypique qui se rapproche le plus de l'iconographie originelle.

### *Spirifer* s. str. et les genres voisins

La littérature a fourni plusieurs genres ou sous-genres qui dérivent de *Spirifer* s. str. mais qui ne s'en séparent souvent que par des caractères quantitatifs peu convaincants et discutables.

Genre *Fusella* F. MC COY, 1844 : est un genre trop mal défini et devrait être, à notre avis, rejeté (voir W. G. H. MAXWELL, 1961, p. 89).

Genre *Grandispirifer* YANG CHI PU, 1959 : est très voisin du groupe de *Spirifer striatus* et n'en différerait d'après l'auteur que par l'absence

de lamelles dentaires. Nous pensons que cette absence n'est qu'apparente et due au fait que les cavités apicales sont colmatées par du callotest qui a enrobé complètement les lamelles dentaires. Ce callotest a subi une importante recristallisation. La présence des lamelles dentaires n'est plus attestée dans les coupes que par de courts fragments du prismotest. Ce « caractère » se trouve quelquefois dans *Spirifer* s. str. et par conséquent on ne peut pas lui donner une valeur générique. De plus, d'après les figures, il y a tout lieu de croire à la présence d'une plaque delthyriale ce qui rapproche encore *Grandispirifer* de *Spirifer* s. str. Enfin, la costulation est semblable de sorte que tenant compte de tous les critères, *Grandispirifer* est à notre avis synonyme de *Spirifer* s. str.

Genre *Unispirifer* K. S. W. CAMPBELL, 1957 : est basé principalement sur l'extension de la ligne cardinale et sa prolongation fréquente en mucronations, ainsi que sur une formule sinale simple. Nous avons constaté, grâce à des topotypes de *striatoconvolutus* que K. S. W. CAMPBELL a bien voulu nous procurer et pour lesquels nous lui sommes vivement reconnaissants, que les stades jeunes sont brachythyrides (comme d'ailleurs dans d'autres espèces attribuées à *Unispirifer* et par exemple *tornacensis*) alors que la mégathyridie suivie de mucronations apparaissent un peu plus tard. Nous avons également constaté que la formule sinale n'est valable qu'à une courte distance (10 à 15 mm) de la pointe du crochet et qu'au delà elle est sujette à de nombreuses variations individuelles. Établie dans ces conditions, elle est la même que dans un grand nombre d'espèces attribuées à *Spirifer* s. str. Les *striatoconvolutus* nous ont révélé la présence d'une plaque delthyriale nettement individualisée, mais enrobée dans une callosité apicale centrale en voie de recristallisation.

L'aréa ventrale est très variable et montre très souvent des bords « subparallèles » comme dans le *striatus* figuré par W. MARTIN (holotype).

L'ensemble des caractères invoqués pour séparer *Unispirifer* de *Spirifer* sensu stricto ne nous paraissent pas discriminatoires et nous pensons que ces deux genres sont synonymes.

Genre *Prospira* W. G. H. MAXWELL, 1954 : ce genre ne diffère de *Unispirifer* que par des caractères quantitatifs. Nous lui faisons les mêmes remarques que pour *Unispirifer*.

Genre *Imbrexia* D. V. NALIVKIN, 1937 : malgré sa ressemblance avec *Spirifer* s. str., ce genre semble tout à fait particulier par sa microsculpture constituée uniquement par des lamelles de croissance imbriquées.

G. A. BIZNOVA (1959, p. 57) signale la présence d'une plaque delthyriale seulement dans les stades jeunes.

Genre *Neospirifer* G. FREDERICKS, 1924 : En général les *Neospirifer* se séparent aisément de *Spirifer* s. str. par leurs fasciculations situées sur de gros plis radiaires. Cependant, nous avons observé que dans le Viséen la limite entre les deux genres est quelquefois difficile à établir. Il semblerait qu'il y ait un passage graduel d'un genre dans l'autre. La macro-

sculpture de *Neospirifer* se développe lentement et graduellement, on voit apparaître d'abord les fasciculations, puis les gros plis radiaires. Les fasciculations se produisent en premier lieu sur les côtes voisines du sinus et du bourrelet. Elles s'étendent ensuite vers les extrémités cardinales au moment même où les premiers gros plis radiaires apparaissent à côté du sinus et du bourrelet. En général, la microsculpture de *Neospirifer* est lamelleuse ou à chevrons avec des microcostules subradiaires qui semblent en voie de disparition. Il nous faut signaler aussi la présence d'une plaque delthyriale bien développée dans une dizaine d'espèces de *Neospirifer*.

Genre *Cyrtospirifer* D. V. NALIVKIN (in G. FREDERICKS, 1919-1924) : *Spirifer* s. str. différencierait d'après W. PAECKELMANN (1931, p. 59) par l'absence de plaque delthyriale. Or, déjà en 1868 W. KING (p. 18) avait remarqué une « transverse plate » dans un *Spirifer striatus* (W. MARTIN). En 1913, F. J. NORTH confirme que dans *Spirifer duplicicosta* J. PHILLIPS et *Spirifer striatus* (W. MARTIN) il existe une plaque delthyriale, confirmation qu'il répétera dans son travail de 1920 (p. 187). B. V. MILO-RADOVICH la signale également dans sa diagnose du *striatus* en 1936 (p. 6 et 50). Nous avons vérifié la présence de cette plaque dans plusieurs *striatus* provenant du Derbyshire, Yorkshire et Irlande. Elle ne constitue donc pas un critère de discrimination. *Cyrtospirifer* diffère cependant de *Spirifer* s. str. par d'autres caractères dont nous avons pu apprécier la valeur séparatrice :

### Cyrtospirifer

- 1) côtes radiaires fines et nombreuses, généralement adichotomes;
- 2) formule sinale à complication rapide;
- 3) présence d'épines sur les microcostules pseudoradiaires ou subradiaires;
- 4) myoglyphe généralement non excavé;
- 5) cavités apicales latérales ouvertes;
- 6) microcostules transversales de l'aréa fines, très nombreuses, se joignant par paires ou par faisceaux pour en former de plus grosses.

### Spirifer s. str.

- 1) côtes radiaires plus grosses, moins nombreuses, avec tendance à la bifurcation;
- 2) formule sinale plus simple;
- 3) absence d'épines dans la microsculpture;
- 4) myoglyphe généralement excavé;
- 5) cavités apicales centrale et latérales souvent colmatées;
- 6) microcostules transversales de l'aréa grosses, sinueuses, irrégulièrement espacées, peu nombreuses.

Appareil apical de *Spirifer* s. str. — L'un de nous (A. VANDERCAMMEN, 1961) a décrit les trois possibilités de formation de l'appareil apical à savoir, la callosité apicale simple, le coussinet septal et la plaque delthyriale. Si ces trois aspects sont en général aisément reconnaissables en sections polies dans les genres dévoniens, il n'en est pas toujours de même dans les genres carbonifères, où on constate non seulement un colmatage souvent complet des cavités apicales, mais aussi une recristallisation partielle ou totale des masses callotestaires. L'appareil apical de *Spirifer* s. str. peut présenter en section polie des aspects très différents, mais les éléments n'en restent pas moins les mêmes c'est-à-dire les lamelles dentaires reliées par la plaque delthyriale. Celle-ci ne se présente pas toujours dans la forme biconcave classique comme dans *Cyrtospirifer*. Elle est le plus souvent concavo-convexe et peut disparaître graduellement dans le callotest qui finit par colmater la cavité apicale centrale. Il faut peut-être voir là la raison pour laquelle si peu d'auteurs en ont signalé l'existence. Ensuite se produit un phénomène de recristallisation détruisant les structures fibreuses avec formation au stade final de rhomboédres. Seul le prismotest dans les lamelles dentaires résiste plus longtemps à cette lente transformation et laisse des traces visibles dans les sections polies. Il peut cependant être attaqué à son tour et disparaître au stade final. Nous avons essayé d'interpréter et d'expliquer les formations apicales que nous avons observées sur des *Spirifer* s. str. à divers stades de colmatage et de recristallisation.

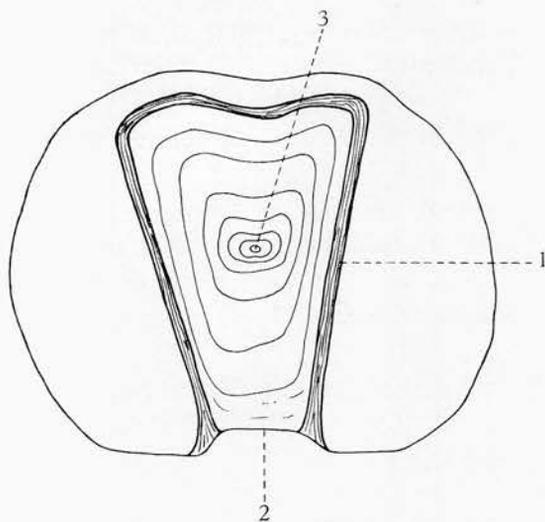


Fig. 1.— Processus schématisé de colmatage de la cavité post-delthyriale.  
1 : lamelle dentaire; 2 : plaque delthyriale; 3 : cavité apicale centrale (post-delthyriale).

## Processus de colmatage.

1) Premier cas. La cavité apicale centrale se colmate par adjonction de couches concentriques callotestaires comparables à des cônes emboîtés les uns dans les autres, la pointe dirigée vers le crochet. Nous avons observé que ce phénomène se produit généralement dans le cas où le pédonculaire médian est peu saillant. Lorsque la cavité post-delthyriale est entièrement fermée et que la recristallisation a commencé son œuvre, le calcaire perd sa fibrosité et devient opaque. Les flancs des lamelles dentaires et la plaque delthyriale ne se distinguent plus des couches concentriques de la callosité apicale puisque tout est d'origine callotestaire.

Il est évident que si on pousse l'usure du crochet plus loin, la cavité post-delthyriale réapparaît, remplie de sédiment et la distinction de la plaque delthyriale est à nouveau possible. Cependant si la cavité post-delthyriale est tout à fait colmatée et si le niveau de la coupe dépasse l'arc basal de la plaque delthyriale, cette dernière passera pour inexistante.

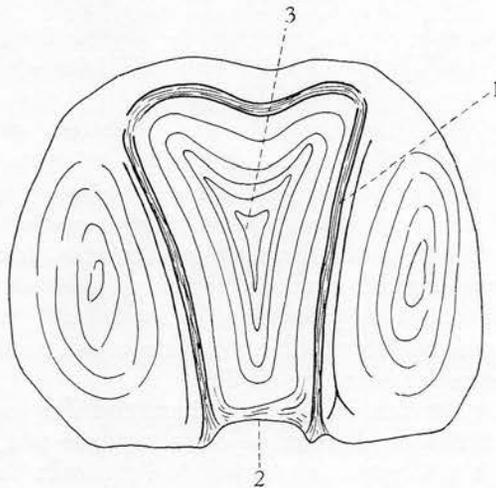


Fig. 2. — Processus schématisé de colmatage de la cavité post-delthyriale par dépôts successifs de callotest sur les lamelles dentaires et sur le pédonculaire médian plus développé.

1 : lamelle dentaire; 2 : plaque delthyriale; 3 : cavité post-delthyriale en Y.

2) Deuxième cas. Ici le colmatage est conditionné d'abord par un pédonculaire médian plus ou moins élevé qui modifie la forme de la cavité post-delthyriale ainsi que par les couches bombées qui tapissent les lamelles dentaires. L'adjonction de couches concentriques amène la cavité post-delthyriale à prendre finalement la forme d'un Y et on pourrait confondre cet appareil avec un coussinet septal.

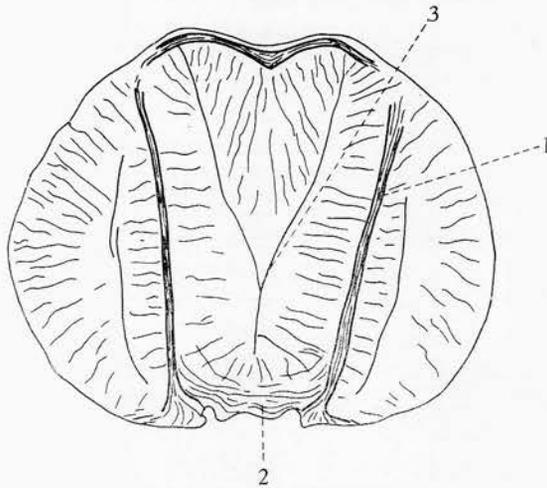


Fig. 3. — Processus schématisé de recrystallisation après colmatage total de la cavité post-delthyriale en forme de Y et formation d'un « faux coussinet septal ».

1 : reste de prismotest (mediotest) des lamelles dentaires;  
2 : plaque delthyriale; 3 : cavité post-delthyriale colmatée en Y.

Lors de la recrystallisation les traces des fibres font place à des lignes plus ou moins perpendiculaires correspondant au plan de clivage des rhomboèdres qui se sont formés. La cavité post-delthyriale est devenue linéaire et prend la forme d'un Y. La callosité apicale semble divisée en deux massifs faisant partie des lamelles dentaires donnant à celles-ci une épaisseur considérable. On se croirait en présence d'un coussinet septal. Nous appelons cette formation faux coussinet septal.

Le contour du pédonculaire médian a disparu et est enrobé dans un massif triangulaire entre les branches de l'Y.

Dans la plupart des cas, la ligne de séparation des lamelles dentaires n'atteint pas le niveau du delthyrium et ne traverse pas ce qui reste de la plaque delthyriale. C'est le seul indice de l'existence de cette dernière.

### Genre *Spirifer* s. str.

**Diagnose.** — Test imperforé. Contour variable, de brachythyride à mégathyride mucroné. Flancs costulés, côtes radiaires simples ou dichotomes, très rare tendance à la fasciculation. Sinus et bourrelet costulés. Formule sinale simple. Aréa ventrale généralement basse. Microsculpture constituée par des microcostules concentriques subradiaires ne portant pas d'épines. Microcostules transversales des aréas ventrale et dorsale grosses, sinueuses et irrégulières. Lamelles dentaires et plaque delthyriale courte généralement avec callosité apicale. Pas de lamelles apicales dorsales. Myoglyphe généralement excavé.

## CONCLUSIONS.

Des observations que nous avons faites, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

- 1) le remplissage des cavités apicales s'est opéré tout au long de la vie de l'animal;
- 2) la transformation due à la recristallisation s'est faite pendant la diagenèse et n'a pas affecté la morphologie de la coquille. Seule, la structure interne des organes de l'appareil apical a été atteinte. L'épaisseur des lamelles dentaires est modifiée et la plaque delthyriale tend à disparaître dans la callosité apicale;
- 3) un faux coussinet septal est le résultat de la recristallisation du colmatage apical central;
- 4) la structure fibreuse se retrouve encore longtemps après le début de la recristallisation, ce n'est que dans les stades ultimes que toute fibrosité disparaît;
- 5) nous considérons les genres : *Grandispirifer*, *Unispirifer*, *Prospira* comme synonymes de *Spirifer* s. str.

## RESUME.

Les auteurs ont révisé les caractères du genre *Spirifer* s. str. et discuté les formations apicales qu'on peut y rencontrer. Ils mettent les genres *Grandispirifer*, *Unispirifer* et *Prospira* en synonymie avec *Spirifer* s. str.

## ESPERANTA RESUMO.

La aŭtoroj revizis la karakterizojn de la genro *Spirifer* s. str. kaj diskutis la diversajn apikalajn strukturojn. Ili deklaras ke la genroj *Grandispirifer*, *Unispirifer* kaj *Prospira* estas sinonimaj de *Spirifer* s. str.

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

BAILY W. H.

1875. *Figures of characteristic British Fossils with descriptive remarks.* (Vol. 1. Palaeozoic London.)

BEZNOSOVA, G. A.

*Brachiopodes du Carbonifère inférieur du Bassin de Kusnetsk.* (Trud. Paleont. Inst. T. 75.)

BOUCOT, A. J., JOHNSON, J. G., PITRAT, C. W. et STATON, R. D.

1965. *Treatise on Invertebrate Paleontology Part H. Brachiopoda Vol. 2.*

- BREDDIN, H.  
1956. *Die tektonische Deformation der Fossilien im Rheinischen Schiefergebirge.* (Z. deutsch. geol. Gesll. Bd. 106, T. 2, pp. 227-305.)
- BROWN, I. A.  
1953. *Permian Spirifers from Tasmania.* (Journ. Proc. R. Soc. N. S. W. Vol. 86, pt. 2, pp. 55-63.)
- CHAO, Y. T.  
1929. *Carboniferous and Permian Spiriferids of China.* (Pal. Sinica Ser. B, Vol XI, fasc. 1.)
- COOPER, G. A.  
1947. *Index fossils of North America.* (H. W. SHIMER et R. R. SHROCK, New York.)
- DAVIDSON, T.  
1851-1855. *British Fossil Brachiopods.* (London. Vol. I.)
- DUNBAR, C. O. et CONDRA, G. E.  
1932. *Brachiopoda of the Pennsylvanian System in Nebraska.* (Nebraska Geol. Surv. Bull. 5, 2d ser.)
- FREDERICKS, G.  
1926. *Tableaux de détermination des genres de la famille Spiriferidae KING.* (Bull. Acad. Sci. U. R. S. S. 6 ser. T. XX, pp. 393-423.)
- GRABAU, A.  
1931. *Devonian Brachiopoda of China.* (Palaeont. Sinica, B, III, 5.)
- HALL, J. et CLARKE, J. M.  
1894. *An introduction to the study of the genera of the Palaeozoic Brachiopoda.* (Palaeont. New York, VIII, 2, 2.)  
*International Rules of Zoological Nomenclature. Congress of Zoology 1935.* (Brussel 1943, p.30.)
- IVANOVA, E. A.  
1960. *Principes de Paléontologie.* (Moscou.)
- KING, W.  
1850. *A monograph of the Permian Fossils of England.* (Pal. Soc. London.)  
1868. *Monograph of Spirifer cuspidatus (Syringothyris cuspidata, MARTIN).* (Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 4, vol. II, pp. 1-23.)
- MARTIN, W.  
1809. *Petrefacta Derbiensia.* (London.)
- MC. COY, H.  
1844. *A Synopsis of the characters of the Carboniferous limestone fossils of Ireland.* (Dublin.)
- MAXWELL, W. G. H.  
1954. *Upper Palaeozoic Formations in the Mt Morgan District — Faunas.* (Dept. Geol. Univ. Queensland, Vol. IV, n° 5.)  
1961. *Lower Carboniferous Brachiopod Faunas from Old Cannindah. — Queensland.* (Journ. Pal., V. 35, n° 1.)
- MILORADOVITCH, B. V.  
1936. *Quelques Spiriferidae du Carbonifère inférieur et moyen de Timan.* (Trans. Arctic. Inst. 30, pp. 5-70.)
- NALIVKIN, D. V.  
1937. *Brachiopoda of the Upper and Middle Devonian and Lower Carboniferous of North — Eastern Kazhakstan.* (Trans. Cent. Geol. Prosp. Inst., 99.)
- NORTH, F. J.  
1913. *On the genus Syringothyris WINCHELL.* (Geol. Mag. Dec. V., Vol. X, n° IX, pp. 393-401.)  
1920. *On Syringothyris WINCHELL ...* (Quart. J. Geol. Soc. London, Vol. 76, part 2, pp. 162-227.)

PAECKELMANN, W.

1932. *Versuch einer zusammenfassenden Systematik des Spiriferidae KING.* (Neues Jhb. f. Miner. BB, B, 67, pp. 1-64.)

SCUPIN, H.

1900. *Die Spiriferen Deutschlands.* (Pal. Abh. N. F. Bd. IV, Hft. 3, pp. 207-344.)

SOWERBY, J.

- 1812-1845. *The mineral Conchology of Great Britain.*

STILES, C. W.

1923. *Zoological Nomenclature: Spirifer and Syringothyris.* (Nature n° 2813, Vol. 112, p. 473.)

VANDERCAMMEN, A.

1961. *Utilité fonctionnelle de la callosité apicale des Spiriferidae.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. T. 37, n° 36.)

1962. *Les denticulations cardinales des Spiriferidae.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. T. 38, n° 2.)

YANG CHI PU.

1959. *Nouveau genre de Spiriferidae Viséen: Grandispirifer nov. gen.* (Acta. Pal. Sinica, 7, 2.)

ZITTEL, K.

1927. *Text-book of Paleontology.* (Vol. 1, London.)

