ESSAI

D'ÉTUDE STATISTIQUE DES CYRTOSPIRIFER du frasnien de la belgique

CHAPITRE PREMIER.

1. DISCUSSION DU GENRE.

Les genres et sous-genres auxquels ont été rattachés les spirifères du groupe verneuili sont nombreux. Les plus anciens n'ont qu'une valeur historique, tels que Terebratula in J. B. LAMARCK, 1819 et Trigonotreta KOENIG, 1825.

Spirifer J. SOWERBY, 1814-1818. — Appelé aussi Spiriferus par H. M. D. DE BLAINVILLE (1827) et Spirifera par J. PHILLIPS (1841) et F. B. MEEK (1860), ce genre a été utilisé pour désigner toutes les formes rappelant le génotype Anomites striatus W. MARTIN, 1809.

Trigonotreta KOENIG, 1825. — Mal défini, ce genre a été l'objet d'interprétations multiples et confondu avec Choristites G. FISCHER DE WALDHEIM, 1825, Delthyris J. W. DALMAN, 1828, Spiriferina A. D'ORBIGNY, 1847 et Brachythyris McCoy, 1844. Il a été discuté par W. PAECKELMANN (1931, p. 36) et serait synonyme de Spirifer s.s. Trigonotreta a été utilisé en sous-genre par H. YABE et M. NODA (1933, p. 521) pour Sp. verneuili sans expliquer le choix de cette détermination subgénérique. I. BROWN (1953, p. 57) après son intéressante discussion maintient le genre qui serait Permien.

Delthyris J. W. DALMAN, 1828. — T. A. CONRAD (1841) et J. HALL (1843) l'ont employé pour des espèces voisines de Sp. verneuili. Interprété diversement, il a été amendé par W. PAECKELMANN (1931, p. 29) et réservé à des spirifères primitifs à sinus et bourrelet lisses. Delthyris est donc très différent de Cyrtospirifer, aucune confusion n'est plus possible.

Cyrtia J. W. DALMAN, 1828. — Ce genre a été discuté par W. PAECKELMANN (1931, p. 27) qui le considère comme sous-genre d'*Eospirifer* C. SCHUCHERT, 1913. Il le réserve à des spirifères primitifs du Silurien supérieur et du Dévonien inférieur. *Cyrtia* diffère de *Cyrtospirifer* par sa macrosculpture (Riefenskulptur).

A. VANDERCAMMEN. — ESSAI D'ÉTUDE STATISTIQUE

Cyrtospirifer D. NALIVKIN, 1930. — Spirifer verneuili est le génotype de ce sous-genre. Les caractères distinctifs sont, d'après la diagnose originale : sinus et bourrelet plissés, plaque delthyriale ou callosité apicale, delthyrium entièrement ou partiellement obturé par un pseudodeltidium. W. PAECKELMANN (1931, pp. 42 et 60) n'y a guère apporté de modifications; cependant, en 1942 (p. 49) il y ajoute un sinus triplissé et pas de deltidium. L'absence de cet organe constitue pour lui la distinction avec Cyrtiopsis d'A. GRABAU. Or de nombreux spirifères, dont la détermination ne laisse aucun doute, sont porteurs d'un deltidium bien conservé ou fragmentaire, mais qui n'apparaît le plus souvent qu'après un dégagement long et délicat. Le sous-genre Theodossia D. NALIVKIN, 1925, proche de Cyrtospirifer par la morphologie, en diffère par l'absence de plaque delthyriale.

Cyrtiopsis A. GRABAU, 1925. — Cyrtiopsis aurait dans le jeune âge une allure de spirifère aliforme et n'en différerait qu'à l'âge adulte par le contour et un pseudodeltidium foraminé. J'ai montré dans la discussion précédente que Cyrtospirifer et Cyrtiopsis semblent synonymes. B. V. MILORADOVITCH (1937, pp. 509-513) et E. MAILLIEUX (1941, p. 5) ont déjà exprimé la même opinion.

Platyrachella C. L. FENTON et M. A. FENTON, 1924. — Ce genre a des caractéristiques de Cyrtospirifer et W. PAECKELMANN (1931, p. 42) les fait tomber en synonymie. Le génotype Spirifer macbridei S. CALVIN, 1883, ne présente pas de costulation sinale. La description de S. CALVIN et la figure 10, planche XXV de J. HALL (1894) confirment cette absence de côtes dans le sinus et sur le bourrelet. Tout au plus y est-il signalé une petite élévation arrondie au milieu du sinus. Platyrachella pulchra C. L. FENTON et M. A. FENTON présente la même particularité. Il s'agirait donc de spirifères à bourrelet et sinus lisses, qu'il faudrait classer dans un autre groupe de spiriféridés auquel appartiennent également les sous-genres Spinocyrtia G. FREDERICKS, 1916, Tylothyris F. J. NORTH, 1920, Australospirifer K. F. CASTER, 1939, Licharewia O. L. EINOR, 1939. Platyrachella cyrtinaformis (J. HALL et R. P. WHITFIELD, 1872) et Platyrachella alta C. L. FENTON et M. FENTON, 1924 appartiendraient réellement à Cyrtospirifer par leur grosse costulation sinale. Ces espèces se rapporteraient au groupe du Sp. verneuili.

Sinospirifer A. GRABAU, 1931. — D'après A. GRABAU lui-même, le groupe du Spirifer sinensis est pratiquement inséparable de celui du Spirifer verneuili. Aussi W. PAUKELMANN (1942, p. 47) et E. MAILLIEUX (1941, p. 4) ont-ils considéré Sinospirifer comme synonyme de Cyrtospirifer. C. C. TIEN (1938, p. 110) y avait cependant apporté un amendement en voyant dans Sinospirifer un septum médian ventral (pl. XVI, fig. 2 et 3). Or, le « septum » n'est en réalité que la pointe du myoglyphe du pédonculaire médian. Sinospirifer aurait le sinus triplissé, c'est-à-dire divisé en trois parties par deux côtes primaires. Cette particularité n'est pas constante et insuffisante pour séparer les sous-genres.

Tenticospirifer C. C. TIEN, 1939. — Spirifer tenticulum M. V. K., 1845, est le génotype de ce sous-genre caractérisé par une grande aréa, l'absence de septum médian ventral, l'absence de callosité apicale et la présence d'un septum médian dorsal. L'aréa n'est pas toujours d'élévation suffisante pour constituer un caractère constant. La callosité apicale, n'est pas régulièrement absente, bien que peu développée. Quant au septum médian dorsal, des sections polies successives m'ont montré qu'il n'existait pas mais que le talon du processus cardinal, sensiblement plus épais que les bas-côtés, persistait encore, alors que les fossettes latérales étaient déjà largement ouvertes, simulant ainsi une colonne qui, en s'amincissant au fur et à mesure du polissage, donnait l'impression d'un important septum. L'expérience répétée sur des verneuili et sur des grabaui typiques m'a donné exactement les mêmes résultats. Je me rallie à l'avis d'E. MAILLIEUX (1941, p. 4) et de W. PAECKELMANN (1942, p. 48) qui font de ce sous-genre, un synonyme de Cyrtospirifer.

Hunanospirifer C. C. TIEN, 1939. — Dans ce sous-genre, basé sur deux espèces, Spirifer wangi et Spirifer ninghsiangensis, le plateau cardinal est épais, avec une aréa plate, crochue à son extrémité. Pas de septum médian ventral, mais une faible élévation existe dans la valve dorsale. C. C. TIEN ne parle pas de plaque delthyriale, ni de callosité apicale et la figure 39, page 138, ne montre pas cet organe. Son absence en ferait un Spirifer s.s. Hunanospirifer est un dérivé de Cyrtospirifer d'après C. C. TIEN. Le problème est donc insoluble jusqu'à plus ample information.



FIG. 1. — Schéma des mesures conchyliométriques.

Centrospirifer A. GRABAU, 1931. — Cité par A. GRABAU (1931, p. 93) sans description, pour Spirifer chaoi et Spirifer heterosinosus. Ces deux espèces appartiennent au groupe de Sinospirifer pour le même auteur (1931, pp. 263 et 340).

2. MENSURATIONS ET ANALYSE BIOMÉTRIQUE.

1° MENSURATIONS.

Le choix des mensurations dépend, d'une part, des grandeurs caractérisant la morphologie externe; d'autre part, des possibilités techniques. Il faut limiter le nombre des mesures et ne prendre que celles dont l'utilité est incontestable; mais il convient de mesurer tout ce qui pourrait avoir un intérêt quant à la similitude ou à la discrimination des individus. Cependant, telle grandeur importante dans une espèce n'a plus aucune valeur dans l'autre.

J'ai divisé ces grandeurs en mesures réelles, mesures volumétriques, mesures d'angles et coefficients.

A. Mesures réelles. — J'entends par ce terme des nombres représentant une distance réelle entre deux points situés aux extrémités d'une ligne droite ou courbe, mesurée le long de celle-ci.

- Lvv = longueur du bord ventral mesuré depuis la pointe du crochet jusqu'à l'extrémité de la valve en suivant le bord du sinus, la languette non comprise.
- Ha = hauteur de l'aréa, mesurée en courbe, depuis la pointe du crochet jusqu'à la ligne cardinale.
- lc = largeur cardinale ou longueur de la ligne cardinale, mucronations comprises si elles existent.
- R e m a r q u e. Il arrive souvent que les « éperons », comme les appelle J. Gosseler, sont brisés. Dans ce cas les mucronations aux âges antérieurs donnent une base pour une prudente extrapolation. Il va de soi que ces mesures ne sont plus que des ordres de grandeur et que toute comparaison n'est plus qu'une simple indication. Avec un peu d'habitude on arrive cependant à estimer assez exactement, les écarts excessifs étant révélés par les graphiques.

B. Mesures volumétriques. — Elles représentent les valeurs dimensionnelles de la morphologie externe, lt et Hvd dans le plan de séparation des valves, Et et Hvd dans un plan perpendiculaire. Evv et Evd donnent une idée du développement d'une valve par rapport à l'autre. Les mesures volumétriques n'expriment pas une longueur réelle de test et diffèrent ainsi des précédentes.

- It = largeur ou distance qui sépare deux tangentes parallèles dans le plan de symétrie bilatérale. Dans les formes méga- ou équithyrides, lt = lc, lt ne se justifie que dans les formes brachythyrides.
- Et = épaisseur totale ou distance entre les deux tangentes parallèles au plan de séparation des valves.
- Evv = épaisseur de la valve ventrale ou distance entre le plan de séparation des valves et la tangente parallèle.
- Evd = épaisseur de la valve dorsale ou distance entre le plan de séparation des valves et la tangente parallèle.
- Hvd = hauteur de la valve dorsale ou distance entre la ligne cardinale et l'extrémité marginale de la valve, dans le plan de séparation des valves.

C. Mesure d'angles. — Les angles sont directement mesurables sur le spécimen sauf l'angle apical A.ap. qui ne l'est que rarement par suite de la courbure du crochet et qui doit être calculé, connaissant lc et Ha.

- A.s. = angle du sinus ou angle qui a la pointe du crochet ventral pour sommet et pour côtés les droites joignant le crochet aux extrémités des côtes bordières du sinus.
- A.b. = angle du bourrelet qui a pour sommet la pointe du crochet dorsal et pour côtés les droites joignant le crochet et les extrémités des sillons bordiers du bourrelet.
- A.del. = angle delthyrial ou de l'ouverture delthyriale qui a pour sommet l'extrémité du crochet ventral et pour côtés les rainures ou les bourrelets deltidiaux.
- A.ap. = angle apical qui a pour sommet la pointe du crochet déroulé et pour côtés les droites joignant ce point aux extrémités cardinales. N'est pas directement mesurable dans les cas d'aréas courbes et doit être calculé.

D. Rapports. — J'ai fait usage de quelques rapports des précédentes dimensions qui m'ont été utiles comme coefficients de comparaison.

- lt/Hvd = coefficient volumétrique exprimant le contour dans le plan de séparation des valves, compte non tenu du crochet ventral. Caractérise les spécimens par leur largeur. Il va de 1,00 à 5,00.
- Ha/lc = coefficient de l'aréa, donne la hauteur de l'aréa déroulée par rapport à lc. Il va de 0,05 à 0,70.
- Ha/Lvv = coefficient de l'aréa, donne l'importance de l'aréa par rapport au bord ventral et par conséquent à l'âge ontogénique. Il représente assez bien la courbure du crochet.
- $\sqrt{\text{Haxlc}}$ = coefficient de l'aréa. Représente une surface de l'aréa comme si elle était déroulée
 - sur un plan. L'aréa peut être comparée à un triangle, sa surface est de $\frac{\text{Ha} \times \text{lc}}{2}$, la constante 2 est inutile et le radical évite une trop grande dispersion des points.

E. Nombre de côtes radiaires. — Les côtes sont dénombrées en 1 cm au bord marginal, à partir du sinus ou du bourrelet. Lorsque l'individu devient trop petit et que le nombre de côtes approche de 15 par cm, il convient de les dénombrer en 0,5 cm et de multiplier par deux. Il va de soi que les nombres obtenus impliquent une comparaison avec Lvv, car dans le cas de dichotomies ils peuvent atteindre brusquement une valeur double.

2º ANALYSE BIOMÉTRIQUE.

A. Les travaux antérieurs. — Les paléontologistes qui s'aident de méthodes statistiques pour l'étude des Brachiopodes deviennent de plus en plus nombreux. J. Gosselet (1894) et C. C. Mook (1915) ont commencé par faire des moyennes, l'un pour les spirifères du groupe verneuili, l'autre pour Spirifer mucronatus. Dès 1920, H. KLÄHN non seulement discuta la valeur de la méthode statistique en paléontologie, mais l'appliqua à des groupes très différents (Brachiopodes, Gastéropodes, Céphalopodes, Vertébrés). Il fit usage de moyennes, de déviation standard, de corrélations et de pourcentages pour séparer les espèces et les variétés. Un peu plus tard, W. E. ALKINS (1923, p. 109) étudia Reticularia, Rhynchonella et Terebratula en utilisant les moyennes, la déviation standard, le coefficient de variation, les droites de régression et les corrélations. D. NALIVKIN (1925) n'a employé que les moyennes et la déviation standard dans son étude sur le Spirifer anossofi. A. GRABAU (1931) et C. C. TIEN (1938) n'ont utilisé que les moyennes et des graphiques comparatifs. V. K. TING (1932, p. 465) est arrivé à séparer deux espèces voisines, Spirifer tingi A. GRABAU et Spirifer hsiehi A. GRABAU, du Dévonien de Chine, en comparant les moyennes du rapport largeur sur hauteur. M. J. ROGER (1942, p. 124) a recherché les variations des caractères avec l'âge dans Spirifer verneuili au moyen de la logistique.

B. Méthode utilisée dans le présent travail. — Les origines multiples des collections, l'état de conservation des spirifères et les erreurs de mesures qui risquent d'en découler, ne sont guère favorables à une étude statistique. La croissance continue des individus, l'hétérogénéité des populations donnent des courbes de fréquence qui ne sont pas toujours normales (la normalité est une condition essentielle de l'emploi des ellipses) et des corrélations parfois aberrantes. Malgré ces conditions imparfaites, qui sont celles que rencontrent généralement les paléontologistes, j'ai essayé d'appliquer la méthode statistique à un matériel qui dans son ensemble paraissait défectueux, mais qui convenablement trié par niveau et par localité pouvait se prêter à une expérience, le but poursuivi étant de mettre en œuvre tout ce qui pourrait contribuer à mieux connaître les espèces et les modifications que subit leur morphologie au cours du développement ontogénique. Le présent travail est donc purement expérimental. Il n'a pas la prétention de constituer une recherche statistique classique et de répondre aux exigences du statisticien. J'insiste sur ce fait. Les résultats obtenus ont été interprétés avec la plus grande prudence. Les ellipses et les droites que j'ai cru devoir produire n'ont qu'une valeur indicative. Elles subiront des corrections au fur et à mesure que des populations, récoltées dans de meilleures conditions, seront étudiées statistiquement.

Les ellipses expriment une idée de la dispersion des points pour chacune des dimensions. L'axe longitudinal de l'ellipse donne une idée de la direction de cette dispersion, tandis que la droite de régression en donne l'idée de corrélation par rapport à la longueur de la valve ventrale, prise comme base générale de comparaison. Les spécimens étudiés proviennent tous des collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Une partie a été recueillie par mes soins dans les gisements riches et encore accessibles. Ces collections sont classées par étage, par assise, par zone et par localité. J'ai choisi parmi ces populations, celles qui conservaient un nombre suffisant d'individus après le premier triage écartant tous les spécimens incomplets ou trop mal conservés. J'ai donc disposé chaque fois d'un ensemble comprenant plusieurs espèces, chacune représentée par deux Formes, avec des individus jeunes, adultes et gérontiques. La mensuration de la longueur de la valve ventrale a permis un second triage, visant à séparer les espèces grâce aux caractères spécifiques constants et connus. Ceci m'a amené à la constitution de séries ontogéniques dans lesquelles j'ai pu intercaler normalement des individus qui paraissaient aberrants à première vue.

La séparation des Formes s'est faite à l'œil en classant les spécimens d'une même espèce par ordre de longueur de la valve ventrale, procédé que j'expose plus loin. Le triage s'est donc effectué par le processus suivant :

- 1. Population plurispécifique appartenant si possible à un seul gisement;
- 2. Séparation des individus non mesurables;
- 3. Mensuration des autres et classement par ordre de longueur de la valve ventrale;
- 4. Séparation des espèces par les caractères spécifiques connus;
- 5. Classement des individus dans chacune des séries ontogéniques;
- 6. Séparation des Formes dans chacune des espèces au moyen de caractères constants.

Les ellipses ont été calculées d'après les formules données par E. DEFRISE-GUSSENHOVEN (1952, p. 28). Les paramètres qui entrent dans les équations sont donnés par les formules suivantes (voir par exemple E. G. CHAMBERS (1948) et M. LAMOTTE (1948) :

 $\begin{array}{l} x = \text{ dimension ou rapport,} \\ y = \text{ longueur de la valve ventrale (Lvv),} \\ \text{moyenne} = \overline{x} = \frac{\Sigma \left(x \right)}{n}, \\ \text{déviation standard} = \sigma = \sqrt{\frac{\Sigma \left(x^2 \right)}{n}} - \overline{x}^2, \\ \text{variance} = \sigma^2, \\ \text{coefficient de variation} = \mathrm{V} = \frac{100 \sigma_x}{\frac{\overline{x}}{\overline{x}}}, \\ \text{coefficient de corrélation} = r = \frac{\Sigma \left(x y \right) - n \overline{x} \overline{y}}{n \sigma_x \sigma_y}, \\ \text{coefficient angulaire de la droite de régression} = r \frac{\sigma_x}{\sigma_{\mathrm{Lvv}}}, \\ n = \text{ nombre d'individus.} \end{array}$

Les ellipses sont des courbes d'égale fréquence ou équiprobables, c'est-à-dire que si le nombre de spécimens se rapprochait de la population totale, on pourrait joindre les points d'égale fréquence et ceux-ci seraient situés sur des ellipses concentriques dont chacune correspondrait à un taux d'éloignement déterminé du point moyen. Afin de ne pas produire des ellipses trop grandes qui risqueraient de comporter trop de points relatifs à des individus exceptionnels, on m'a conseillé de limiter le taux d'éloignement à 70 %.

Remarques.

1° Toutes les dimensions ou rapports de dimensions ont été comparés à la longueur de la valve ventrale (Lvv), de sorte que dans chacune des formules, qui sont générales, y doit être remplacé par la valeur de Lvv.

2° Tous les calculs ont été effectués avec 6 décimales dont les 3 premières seules ont été retenues dans les tableaux des paramètres.

 3° J'ai considéré le coefficient angulaire de la droite de régression de x sur y comme module de croissance. En effet, ce coefficient est l'expression de la rapidité avec laquelle une dimensioin croît ou décroît par rapport au développement régulier de la longueur de la valve ventrale (Lvv).

3. LA SÉRIATION ONTOGÉNIQUE.

J'ai exposé dans une note (1954, Volume Jubilaire VICTOR VAN STRAELEN, p. 539) une méthode nouvelle de sériation ontogénique que j'ai appliquée ici. J'en résume les points principaux. La microsculpture, visible seulement à la loupe ou au binoculaire, comporte, sur toute la surface des valves et de l'aréa, une fine costulation concentrique d'accroissement dont les éléments sont au nombre de 8 à 60 par mm. Leur nombre décroît de la pointe du crochet au bord marginal, mais il reste à peu près constant à une distance égale du crochet dans tous les individus. Chacune des microcostules correspond à une couche de croissance du fibrotest externe dont elle est l'extrémité. Le dénombrement des microcostules étant impossible par suite de la mauvaise conservation du test, on peut le remplacer par la mesure de la longueur en courbe de la valve ventrale, le long de l'arrête sinale, depuis le crochet jusqu'au bord de la valve, languette sinale non comprise (Lvv). On obtient ainsi une mesure correspondant en gros à un « âge ontogénique » susceptible de comparer les individus entre eux. Le triage d'une population plurispécifique s'avère souvent difficile, particulièrement lorsque les espèces sont voisines. Les caractères invoqués par la littérature présentent des termes de passage qui estompent leur valeur spécifique et amènent à d'inévitables confusions. Grâce à la méthode de classement par Lvv, ce triage s'effectue plus facilement et on arrive à constituer des séries ontogéniques dans lesquelles les caractères spécifiques acquièrent leur vraie valeur par les modifications qu'ils subissent et qu'on suit au cours du développement. Sans être rigoureuse, cette méthode de travail est un moyen de sériation dont tous les éléments sont contrôlables. Lorsque la population est divisée en espèces, deux vérifications s'imposent dans chacune des espèces. La première s'adresse à la morphologie des spécimens de chacune des séries. Le contour des individus jeunes doit se retrouver dans les individus gérontiques grâce à la grosse costulation de croissance. La seconde vérification se fait sur graphique. On prend pour ordonnée Lvv et pour abscisse successivement chacune des autres dimensions et rapports. Les nuages de points obtenus doivent être plus ou moins groupés (nous verrons plus loin que le nuage peut être scindé en deux parties à cause du dimorphisme) et tout point situé anormalement en dehors du nuage est suspect. Il implique soit une erreur de mesure, soit une erreur de pointage, soit enfin une confusion d'espèce ou une tératologie et doit être revisé.

4. LES STADES DU DÉVELOPPEMENT ONTOGÉNIQUE.

La terminologie des stades du développement ontogénique, déjà traitée par A. HYATT (1888, p. 396 et ss.), a été précisée par C. E. BEECHER (1892, p. 151) et augmentée par A. GRABAU (1931).

Après les périodes embryonnaires qui paraissent inobservables sur les fossiles, se succèdent quatre stades d'accroissement.

Le stade népionique est l'àge auquel la coquille ne montre pas encore de caractère spécifique. Les jeunes à ce stade peuvent donc appartenir à plusieurs espèces et leur distinction est difficile. La détermination chiffrée exacte du stade népionique est malaisée car la valeurlimite varie suivant les espèces. A. GRABAU en fixe la limite supérieure à 15 pour le groupe du Spirifer sinensis. Ce chiffre 15 est la mesure en mm de la longueur sinale, c'est-à-dire de la pointe du crochet à l'extrémité de la languette. La différence entre cette mesure et Lvv est faible et dépend de la courbure de la valve. L'âge 15 d'A. GRABAU est un peu plus jeune que L'vv=15.

Le stade néalogique ou néanique est celui de l'adolescence où l'on voit apparaître et se développer les caractères spécifiques. Il dure assez longtemps parfois. Dans le groupe de Sp. sinensis, A. GRABAU lui accorde une durée équivalente à un accroissement de 10 mm environ.

Le stade éphébolique ou éphébique est celui de l'adulte en condition normale avec ses caractères spécifiques développés.

Le stade gérontique ou gératologique est atteint par certains individus qui sont d'abord remarquables par leur grande taille, l'épaisseur de leur test et aussi par l'accentuation voire l'exagération de certains caractères, ce qui tend à leur donner un aspect quelque peu différent des adultes et à les considérer comme des représentants de variétés ou d'espèces voisines.

A. GRABAU a introduit les divisions supplémentaires ana-méta- et para- sans toutefois les définir exactement. Il est difficile d'en fixer les limites, car le passage d'un stade à l'autre est graduel. J'ai observé que dans beaucoup de cas, les formes méta- et para-népioniques portent déjà des traces de caractères qui, en s'accentuant dans les stades ultérieurs, deviennent spécifiques. Les formes pré-népioniques, pour autant qu'elles soient observables, présentent toutes des caractères communs, à savoir, une aréa plate plus ou moins orthocline, une costulation rare, un sinus et bourrelet lisses et peu accentués.

L'« âge ontogénique » approximatif fixé par la longueur de la valve ventrale (Lvv) n'est pas l'âge réel pour chacune des espèces. Il n'est qu'un moyen de comparaison. En effet, il existe des espèces de petite taille et d'autres qui atteignent un volume nettement supérieur. Il n'y a donc pas de correspondance absolue d'âge entre individus d'espèces différentes possédant une longueur Lvv égale. Je crois cependant que la différence d'âge relatif entre les espèces étudiées n'est pas bien grande et que la durée nécessaire à former une coquille est à peu près fonction de sa taille. J'ai constaté d'ailleurs que des espèces qui paraissent ne pas dépasser une certaine grandeur, offrent quelquefois un ou deux spécimens beaucoup plus grands, et dont la taille est à peu près semblable aux stades gérontiques des autres espèces. Ceci tend à démontrer que dans des circonstances favorables, la vie et par conséquent la croissance peut se prolonger au-delà des limites habituelles de l'espèce. Une espèce vivant dans un milieu qui devient défavorable meurt jeune et ne sont fossilisées dans ce cas que des coquilles de petite taille, tandis que dans le cas contraire un pourcentage élevé des individus atteint une taille nettement supérieure.

5. LE DIMORPHISME (sexuel?).

Les sexes sont séparés chez les Brachiopodes, sauf dans le genre actuel Argyrotheca (E. SENN, 1934, pp. 129-130; J. A. THOMSON, 1927, p. 13; J. G. HELMCKE, 1939, pp. 189 et ss.). La différenciation dans les espèces récentes se fait lorsque les produits de génération sont à maturité. A ce moment, les ovaires se colorent en jaune, brun, rouge, alors que les testicules restent pâles (J. A. THOMSON, 1927, p. 13). D. P. OEHLERT (1887, p. 1233) a signalé une différenciation dans l'appareil apophysaire de certaines formes actuelles porteuses d'un marsupium.

T. S. WESTOLL (1950, p. 491), en étudiant les problèmes de la croissance en général, s'aperçut que chez Dielasma elongata (SCHL.) du Permien de Durham (Angleterre) le rapport de l'épaisseur sur la longueur présente une courbe de fréquence à deux sommets. Celle-ci amène à la conclusion qu'il existe deux formes, représentées par un nombre à peu près égal d'individus statistiquement séparables. L'auteur en a déduit un dimorphisme probablement sexuel. Les autres rapports donnent des courbes de fréquence unimodales qui prouvent que les spécimens examinés appartiennent bien à une seule espèce. T. S. WESTOLL a recherché ce dimorphisme dans les travaux de W. E. ALKINS (1920-1923) sur Terebratula punctata et Rhynchonella boueti, de H. DAY (1915) sur Reticularia lineata, de W. G. AITKEN et W. S. McKERROW (1948) sur des Rhynchonellidae. Il a constaté que si peu d'éléments sont concluants, parfois les courbes ont une tendance à la platycurtie, à l'asymétrie ou à une distribution anormale. D'autre part, les deux formes ont été décrites sous deux noms d'espèces différents : Pugnax pugnus MART. et Pugnax cf. sulcatus Sow.

En 1951, sans avoir connaissance du travail de T. S. WESTOLL, j'avais étudié la variabilité de Sp. orbelianus et j'avais constaté, comme J. Gosselet (1894, p. 43), que cette espèce se présente sous deux aspects différents, l'un allongé, à grande aréa, l'autre globuleux, à aréa plus basse. J'ai essayé de séparer ces séries et après plusieurs essais infructueux (qui m'ont démontré qu'il s'agissait d'une seule espèce) je suis arrivé à déterminer les rapports qui conviennent le mieux à la discrimination. Déjà, à ce moment et en voyant que dans un même gisement les deux séries étaient représentées par un nombre à peu près égal de spécimens, j'ai pensé au dimorphisme sexuel mais sans oser exprimer cette opinion. Ce n'est qu'après avoir retrouvé les deux formes dans huit espèces que j'ai acquis la conviction que le dimorphisme pourrait être sexuel et qu'il semblait avoir échappé à la perspicacité des chercheurs (sauf T. S. WESTOLL). Pour obtenir la confirmation de cette assertion, il faudrait déceler le dimorphisme conchyliologique sexuel dans des espèces récentes et pouvoir en vérifier anatomiquement le sexe.

Chez les spirifères du groupe verneuili, les caractères principaux du dimorphisme semblent fixés sur la morphologie générale et sur l'aréa. Le polymorphisme des espèces, bien que large, ne s'avère pas aussi étendu qu'on pourrait le croire, puisque les espèces semblent se diviser en deux séries polymorphes, comprenant chacune de nombreuses variations individuelles et ontogéniques. Une population de spirifères, composée de plusieurs espèces, chacune d'elles représentée par deux formes, celles-ci comprenant des individus jeunes, adultes et gérontiques, constitue un tel mélange de formes qu'une discrimination directe, avec les moyens habituels, ne paraît guère possible, et que seul un classement ontogénique permet de dissocier.

Les dimensions qui semblent le mieux convenir à la discrimination entre les deux formes

sont lt, Hvd et Ha, parfois $\sqrt{\text{Haxlc}}$; mais le choix des mensurations dépend surtout de la morphologie de l'espèce en cause et de nombreux essais sont souvent nécessaires. L'épaisseur totale Et utilisée par T. S. WESTOLL (Td/L) pour *Dielasma* ne semble pas répondre de la même manière dans *Spirifer*. Ce fait est dû à l'aréa qui par son élévation dans la forme allongée éloigne le sommet du crochet du plan de séparation des valves, compensant ainsi l'épaisseur plus grande de la valve ventrale de l'autre forme. En général, Et donne des droites de régression très voisines. Il arrive parfois que d'autres dimensions ou rapports s'avèrent bons pour la discrimination, tels Ha/Lvv, lt/Hvd, A.ap, Ha/lc. Malheureusement ces caractères échappent à l'observation visuelle et n'apparaissent qu'après la séparation des formes lorsque les graphiques sont déjà établis.

Si on compare les résultats obtenus par T. S. WESTOLL et les miens, on constate que dans la morphologie externe, d'une part l'aspect globuleux et trapu, et d'autre part, l'aspect aplati, plus large seraient à la base de la discrimination. Chez les Spiriféridés, il semble que l'aréa joue un rôle, mais il est prématuré d'affirmer que le degré de développement du plateau cardinal soit un caractère sexuel secondaire. Enfin, si on fait des rapprochements morphologiques avec d'autres classes d'animaux et si toutefois ces analogies sont valables, par exemple avec les céphalopodes, où les coquilles de femelles sont plus trapues et celles de mâles plus aplaties, on serait porté à croire que les formes globuleuses seraient femelles et les formes plus larges, mâles. Ceci n'est évidemment qu'une simple déduction et rien n'autorise à admettre cette assertion comme une vérité scientifique. Si un jour on arrive à démontrer qu'il ne s'agit pas d'un dimorphisme sexuel, il faudra en conclure que nous nous trouvons devant les stades limites de la variabilité intraspécifique.

J'ai observé également deux Formes dans les Ambocoeliinae et les Reticulariinae ainsi que dans Gürichella (A. VANDERCAMMEN, 1956-1957) et elles se présentent toujours avec les mêmes aspects, une Forme I large et l'autre Forme II plus étroite et plus trapue. Poussant mes investigations plus loin, j'ai rencontré beaucoup de Télotrémates tertiaires avec deux Formes et notamment parmi les Térébratules. Serait-ce là une particularité des Télotrémates ?

6. COSTULATION ET FORMULE SINALE,

L'utilité fonctionnelle des côtes radiaires ne semble pas encore établie avec certitude. Pour E. MORSE (1871, p. 33), la costulation externe correspondrait à des canaux dans lesquels se prolongent les soies du manteau. Ces soies serviraient de filtre pour empêcher l'introduction de corps étrangers à l'intérieur de la coquille. Pour T. DAVIDSON (1883, p. 196), la grosseur des côtes serait en relation avec la nature du sol. Lorsque la coquille repose sur un sédiment fin, boueux, les côtes seraient plus fines et plus nombreuses, ce serait le contraire sur un dépôt graveleux (*Strophoménacés* du Dévonien). Pour A. LAMONT (1934, p. 181), les brachiopodes les plus primitifs sont lisses et la costulation peut être considérée comme le produit d'un processus anagénétique d'évolution. Par contre, par catagenèse, une espèce costulée peut perdre son ornementation. La costulation, tout en étant un facteur de solidité, est aussi, d'après l'auteur, un facteur de stabilité.

Il me paraît prématuré d'émettre une opinion quant à l'application aux spirifères des idées exprimées. D'ores et déjà, je dois faire remarquer que la grosseur de la costulation est spécifique, malgré la variabilité de ce caractère. De plus, des individus de *Cyrtospirifer* supradisjunctus, à fine costulation, ont été découverts dans le même facies que les espèces à grosses côtes comme *Cyrtospirifer orbelianus*. Enfin, dans les schistes violets de Barvaux, où le sédiment est fin, les spécimens ont des côtes normalement développées, parfois même grosses comme dans certains individus gérontiques de Cyrtospirifer verneuili.

L'idée de dénombrer la costulation des brachiopodes serait due à ULRICH (vers 1897). Cet auteur aurait communiqué ses suggestions à F. W. SARDESON qui aurait appliqué le principe à Dalmanella et Plectambonites. Malheureusement, son travail n'a pu être retrouvé et est resté ignoré de la majorité des chercheurs (B. B. BANCROFT, 1927-1928, p. 87).

En 1927-1928, B. B. BANCROFT (p. 53), bien que n'ayant pas connaissance de l'ouvrage de F. W. SARDESON, imagina un système permettant de désigner par un indice les côtes couvrant les valves d'Orthacea. Le procédé de notation est simple : la côte médiane centrale porte le n° 1, les secondes côtes entières portent le n° 2 et ainsi de suite; à chacune des bifurcations de ces côtes on ajoute les lettres a, b, c, etc., et à chacune des bifurcations secondaires, le chiffre 1 (ex. : 4a1); aux dichotomies ternaires on ajoute une lettre (ex. : 4a1a).

Une méthode analogue a été préconisée en 1931 par A. GRABAU (p. 93) pour les sinus des spirifères dévoniens et post-dévoniens. L'auteur distingue ainsi trois types de sinus :

1. Sinus uniplissé, caractérisé par l'apparition dans le stade jeune d'une seule médiane, ce groupe serait dominant dans le Dévonien moyen;

2. Sinus triplissé, différent du précédent par l'apparition de 2 côtes médianes, caractéristique du Dévonien supérieur;

3. Sinus dupliplissé, rappelle le triplissé par les deux côtes médianes mais s'en sépare par les dichotomies qui restent subparallèles et pariées et par l'apparition, dans les formes évoluées, d'une côte médiane.

Les côtes primaires sont désignées par I, les bifurcations primaires par x, les secondaires par z et les intercalations par y.

Dans les sinus uniplissés et triplissés la formule sinale reste élémentaire, elle se complique fortement dans les dupliplissés.

T. K. HUANG (1933, p. 42), M. S. CHANG (1934, pp. 11-13), B. V. MILORADOVITCH (1936, p. 46), C. C. TIEN (1938, pp. 115 et ss.) et S. V. SEMITCHATOW (1941) ont utilisé des méthodes semblables.

La multiplication des côtes dans le sinus et sur le bourrelet constitue certainement un caractère important. La valeur essentielle des costulations sinales est pour A. GRABAU leur ordre d'apparition dans le développement de la coquille. La première paire de plications sinales apparaît très tôt. Ce stade est précédé d'un autre dans lequel le sinus ne porte aucune costulation, d'où A. GRABAU conclut que les spirifères à sinus lisse sont phylogéniquement plus anciens que ceux à sinus plissé. La dichotomie suivrait un ordre d'apparition bien déterminé et qui serait toujours le même dans chacune des nombreuses mutations qu'A. GRABAU a créées.

La théorie est séduisante et ne manque pas d'intérêt, surtout si la dichotomie dans le sinus et sur le bourrelet constitue dans certains groupes un caractère constant. L'étude détaillée des variations de ce caractère pourrait peut-être résoudre des questions ontogéniques et phylogéniques. Aussi, ai-je essayé les formules sinales sur des échantillons bien conservés et bien nettoyés, de manière à offrir un champ d'observation aussi clair que possible. Je ne suis pas parvenu à établir une formule sinale à peu près certaine, sauf pour quelques spécimens seulement. J'ai constaté que cette opération est pleine de difficultés et ne se termine jamais sans incertitude. D'abord, il faut distinguer les côtes primaires. Elles ne sont pas toujours visiblement différentes des autres par leur largeur propre et la largeur des sillons qui les bordent. Si le sinus est, de plus, arrondi, le problème devient insoluble. Il est alors impossible de décider si les bifurcations appartiennent à telle ou telle côte, principale ou non. D'autre part, l'extrémité usée du crochet ne permet pas de distinguer les côtes principales ou leurs prolongements. Enfin, près du bord frontal, certaines côtes sont si mal marquées que leur existence peut être mise en doute. Pour W. PAECKELMANN, qui a éprouvé des difficultés analogues dans l'établissement de diagrammes sinaux, peu d'exemplaires sont suffisamment bien conservés et la distinction entre les dichotomies et les intercalations est pour lui la difficulté principale. Il constate aussi une grande variation de formule sinale dans les formes semblables d'un même groupe. Il fait remarquer en outre que dans les formules compliquées, il n'est pas rare de rencontrer des côtes asymétriques, avec des côtes homologues dichotomisées à des hauteurs différentes. Une formule sinale ne pourrait servir de caractère distinctif si ce n'est par sa simplicité ou par sa complication. Le système de notation de W. PAECKELMANN (1942, p. 11) se résume à désigner par G les côtes bordières du sinus (Grenzrippe), par 1 les côtes primaires, par 2 les côtes secondaires et par 3 la côte médiane. Les dichotomies se marquent par un x soit à gauche soit à droite de la côte bifurquée suivant le cas. Dans la formule sinale une flèche indique le milieu du sinus.

G. GATINAUD (1949, p. 153) a innové un système de notation plus précis encore que celui de W. PAECKELMANN, en ce sens que chacune des côtes, à quelque secteur qu'elle appartienne, est cataloguée par un indice. Les côtes primaires sont désignées par la lettre I, celle de droite par Id, celle de gauche par Ig. La médiane est représentée par m, les autres primitives par A1d, A2g, etc., en allant des côtes primaires vers l'axe du sinus et ainsi de suite (voir G. GATINAUD, 1949, pp. 157-158). L'auteur a repris l'idée d'A. GRABAU, il accorde une grande importance à l'ordre d'apparition des côtes mais aussi des bifurcations. A l'aide de moyennes résultant de la comptabilisation des côtes sinales et des bifurcations, d'indices d'apparition, de modules de bifurcation, de quotients, de perquotients et de quotients logarithmiques, G. GATINAUD serait arrivé à des résultats applicables en systématique. Ce système serait intéressant s'il pouvait être appliqué avec une certaine garantie. Malheureusement, en pratique, peu d'échantillons se prêtent au dénombrement des côtes sinales et comme je l'ai dit plus haut, la distinction entre les côtes primaires, la médiane et les primitives est sujette à caution. Dans la plupart des cas, il est impossible, malgré les moyens dont je dispose, de déterminer les côtes et de leur donner un indice avec certitude. G. GATINAUD, dont les travaux sont basés en grande partie sur des diagrammes sinaux publiés par A. GRABAU, C. C. TIEN, T. K. HUANG et S. V. SEMITCHATOW, a établi des divisions systématiques très poussées qui reposent à mon avis sur des données discutables. Il suffit de parcourir les ouvrages d'A. GRABAU et de C. C. TIEN pour se rendre compte que beaucoup d'espèces, de variétés et de mutations ne sont représentées que par un nombre très restreint d'individus et j'estime qu'il est dangereux d'établir des groupes systématiques avec aussi peu de spécimens en ne se basant que sur la formule sinale.

Enfin, P. SARTENAER (1956, p. 6) représente les sillons par des traits, ainsi l'image répond directement à la réalité et son interprétation est plus facile.

7. TERMINOLOGIE.

Je n'ai repris que les termes nouveaux dont l'introduction m'a paru utile et ceux dont la signification était à préciser.

Arc basal : Arc terminal des lamelles dentaires, du deltidium, de la plaque delthyriale.

Aréa : La terminologie de la position du plateau cardinal par rapport au plan de séparation des valves proposée en 1932 par CH. SCHUCHERT pour les Orthoidea et les Pentameroidea ne convient pas aux spirifères. Dans le jeune âge, les aréas des spirifères sont plus ou moins inclinées entre l'horizontale et la verticale, le sommet dirigé vers le bas. Elles ont tendance à se courber vers le haut et finissent, dans certaines espèces, par se replier en surplomb sur elles-mêmes. J'ai adopté pour les spirifères la terminologie illustrée à la figure 2 et basée sur le développement successif de l'aréa.



FIG. 2. — Terminologie des stades de courbure de l'aréa ventrale. 1 : anacline; 2 : orthocline; 3 : apsacline; 4 : catacline; 5 : procline.

- Arête brachiophorienne : Arête dorsale séparant la cavité glénoïde du myoglyphe du pédonculaire dorsal.
- Bourrelet deltidial : Commence au crochet et se termine par les apophyses articulaires dont il est l'origine. Lieu de sertissage du deltidium.
- Brachidium : Complexe cruras-spiralium.
- Brachiophores : Ensemble des organes dorsaux situés de part et d'autre du processus cardinal, à la base desquels s'attachent les cônes spiraux.
- Callotest : Couche interne secondaire, à fibres longitudinales, imbriquées normalement, tapissant les cavités apicales.
- Callosité apicale : Remplissage par le callotest de la cavité apicale centrale. Colmate généralement la cavité post-delthyriale.
- Cavité post-delthyriale : Cavité apicale centrale comprise entre la paroi de la valve ventrale et la plaque delthyriale.
- Cavité deltidiale : Cavité comprise entre la plaque delthyriale et le deltidium.
- Callosité deltidiale : Remplissage de la cavité deltidiale par du callotest.

Cavité glénoïde : Remplace le terme impropre fossette dentaire ou socket dentaire.

- Fibrotest : Couche sous-cuticulaire à fibres longitudinales inversement imbriquées, constituant le test externe de la coquille.
- L'amelles dentaires : Terme impropre, qu'il faudrait remplacer par lamelles apicales, mais celui-ci est trop général et pourrait signifier lamelle delthyriale, septum, spondylium. Afin d'éviter les confusions, j'ai conservé le premier jusqu'à nouvel ordre. Les lamelles dentaires peuvent être :

Subsinales : c'est-à-dire suivre plus ou moins les côtes bordières du sinus;

Extrasinales : situées en dehors du sinus;

Intrasinales : situées dans le sinus.

Microcostules : Petites côtes visibles à la loupe ou au binoculaire seulement, se divisent en :

Microcostules concentriques de croissance : couvrent toute la surface de la coquille et correspondent chacune à une couche de test;

Microcostules pseudoradiaires : existent sur les valves seulement, sont pseudoradiaires parce qu'elles partent du fond intercostal pour remonter en oblique le long de la paroi de la côte, formant ainsi des chevrons;

Microcostules transversales : existent sur l'aréa seulement où elles se joignent par paires ou par faisceaux pour former des costules plus grosses.

Myoglyphe : Toute trace d'attache de muscle.

Prismotest : Couche interne à fibres longitudinales, imbriquées normalement, généralement jaunâtre ou brune, dont les cristaux ont un clivage oblique. Test interne de la coquille, probablement primitif et d'origine embryonnaire.

Rainure deltidiale : Sépare l'aréa du bourrelet deltidial.

Rainure hypodeltidiale : Sépare le bourrelet deltidial de la lamelle dentaire.

CHAPITRE II.

STRUCTURE DU TEST.

1. VALVES.

La structure du test s'étudie au moyen de sections polies ou de lames minces. C'est ainsi que, taillées dans la région du crochet, ces préparations montrent l'importance des lamelles dentaires et leurs rapports avec les autres formations telles que la plaque delthyriale et le deltidium. Les travaux relatifs à la structure de la coquille sont rares et ont porté principalement sur Choristites et les genres voisins.

Y. T. CHAO (1929, p. 14) eut l'attention attirée par la présence d'une ligne sombre divisant les lamelles dentaires en deux parties dans presque toute l'étendue de leur plan, figurée déjà par G. FREDERICKS (1919, p. 304, fig. 4) et visible en lame mince. On a tenté, à de multiples reprises, d'expliquer la présence de cette ligne sombre. Pour B. V. MILORADOVITCH (1936, pp. 16 et 53) les lamelles dentaires seraient le résultat de deux plis parallèles du manteau au milieu desquels resterait conservée la disposition primitive sous forme d'une ligne sombre. En 1937, A. P. IVANOV et E. A. IVANOVA (1937, p. 64) considèrent que celle-ci n'est pas simplement une ligne, ni un plan, mais une formation conchyliologique possédant une structure fibreuse qu'ils appelèrent le squelette de la lame, entouré postérieurement d'épaississement interne et externe. Ce squelette fut désigné plus tard sous le nom de vraies lamelles dentaires par E. A. IVANOVA (1943, p. 269), qui constate que l'explication de la bande obscure ne s'avère pas facile.

Les Cyrtospirifer que j'ai examinés en coupe mince ont conservé leur test fibreux, presque sans recristallisation secondaire.

L'épaississement interne et externe est beaucoup moins prononcé que dans Choristites et ne présente pas le même contour prismatique. La conservation de la fibrosité des massifs testaires est une condition essentielle à l'étude de leur croissance et de leur origine. Il arrive souvent que le test se recristallise totalement ou partiellement, modifiant ainsi l'aspect général interne et faisant disparaître la structure de la coquille. Certains auteurs (G. FREDERICKS, 1919, p. 304 et 1926, p. 422; S. V. SEMITCHATOV, 1932, pp. 517-543) ont pris des états de recristallisation secondaire du test pour la vraie structure (G. V. MILORADOVITCH, 1937, p. 529). Parmi les rares travaux relatifs aux structures internes des spirifères (D. L. STEPANOV, 1937; B. K. LICHAREW et O. L. EINOR, 1939) il convient de citer celui de H. J. HARRINGTON (1939, pp. 125 et ss.). La comparaison d'une espèce nouvelle Spirifer (Cyrtospirifer) leoncitensis avec Cyrtospirifer verneuili (R. I. MURCHISON) a montré à cet auteur que les lamelles dentaires sont composées de deux couches, une interne et une externe, séparées par un biseau en leur milieu dans l'espèce nouvelle, et dans toute leur longueur dans Cyrtospirifer verneuili (R. I. MURCHISON). Les lamelles dentaires de Spirifer (Cyrtospirifer) leoncitensis H. J. HARRINGTON ne pourraient être, d'après l'origine, considérés comme homologues de celles de Cyrtospirifer verneuili (R. I. MURCHISON). La plaque delthyriale, rattachée aux feuillets internes dans Cyrtospirifer verneuili (R. I. MURCHISON), est au contraire rattachée aux lamelles externes dans Spirifer (Cyrtospirifer) leoncitensis H. J. HARRINGTON, d'où des origines différentes.



FIG. 3. — Coupe schématique perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale dans la région du crochet montrant les différentes couches du test et leur répartition. 1: cavité apicale centrale, ici cavité post-delthyriale; 2: cavité apicale latérale; 3: extension latérale du prismotest; 4: aréa ventrale; 5: extension du prismotest vers les apophyses articulaires; 6: cavité deltidiale; 7: plaque delthyriale (callotest); 8: extension latérale du callotest; 9: fibrotest externe; 10: callotest apical latéral.

Le problème est, comme on le voit, très compliqué puisque, dans un même genre, on semble constater des origines différentes à des organes du squelette aussi importants que les lamelles dentaires et la plaque delthyriale. Pour ma part, après examen de nombreuses coupes minces et de sections polies, j'ai constaté qu'il n'y a pas seulement les lamelles dentaires qui sont formées de trois couches (une ligne centrale sombre et deux épaississements latéraux) mais que le test des valves et le spiralium lui-même présentent également cette structure.

La coquille des térébratules récentes se compose d'après J. G. HELMCKE (1939, p. 159) de trois couches : la cuticule externe à base de chitine et de calcaire; la couche fibreuse composée de fibres cristallines calcaires disposées parallèlement à la cuticule; enfin, la couche prismatique dont les éléments cristallins sont juxtaposés formant un angle avec la couche précédente. Le test est perforé dans toute son épaisseur de tubulures minces, ce qui n'existe évidemment pas dans les spirifères qui nous occupent.

Une comparaison des éléments du test observé en lame mince, exception faite pour les tubulures, nous montre la similitude entre les couches des térébratules récentes et des cyrtospirifères. La cuticule a évidemment disparu. En dessous on observe une couche grise et fibreuse suivie d'une couche plus foncée prismatique et d'une troisième blanche, également fibreuse, paraissant confinée aux régions apicales. A. F i b r o t e s t. — Une observation précise dans de bonnes conditions de lumière permet de constater que les fibres cristallines de la couche fibreuse ne sont pas rigoureusement parallèles au bord extérieur de la coquille. Elles pénètrent dans l'épaisseur de la coquille, c'est-à-dire qu'en partant du crochet elles s'enfoncent vers l'intérieur du test, ce qui paraît paradoxal à première vue et contraire aux modes d'accroissement connus. La couche inférieure



FIG. 4. — Représentation schématique du test dans la région du crochet.
1 : bord externe avec microcostules; 2 : fibrotest;
3 : prismotest; 4 : callotest; 5 : cavité apicale centrale, ici post-delthyriale.



FIG. 5. — Extension du prismotest dans la valve ventrale. 1: cavité apicale centrale; 2: aréa; 3: apophyses articulaires; 4: extension latérale du prismotest dans la paroi de la valve; 5: lamelles dentaires.

plus ancienne n'est pas couverte entièrement par la suivante qui la dépasse un peu. Les fibres sont très minces et leur dénombrement est délicat; une mesure m'a donné 40 fibres par mm dans l'épaisseur de la couche. Leur longueur s'accroît avec l'âge et leur nombre par mm en surface externe semble correspondre à celui des microcostules. En réalité, les microcostules sont les extrémités des lamelles de la couche fibreuse.



FIG. 6. — Extension du callotest central dans la valve ventrale.
1 : plaque delthyriale; 2 : cavité apicale centrale, ici cavité post-delthyriale; 3 : couche interne des lamelles dentaires; 4 : myoglyphes.



FIG. 7. — Extension du callotest dans la région apicale latérale droite.
1 : aréa; 2 : cavité apicale latérale droite; 3 : lamelle dentaire.

Dans les stades jeunes celles-oi sont minces et leurs extrémités rapprochées, d'où un nombre plus grand de microcostules. Dans les stades plus avancés les lamelles s'épaississent et par conséquent le nombre de microcostules diminue graduellement au fur et à mesure de l'avancement en âge, diminution accentuée aussi par le parallélisme au bord externe. Il est curieux de constater que les lamelles de la couche fibreuse sont imbriquées en sens inverse, ceci ne semble guère explicable pour l'instant. Dans les âges avancés la superposition des lamelles ne se fait plus avec régularité et le bord marginal épais apparaît parfois découpé comme une crinière.

B. Prismotest. — La couche prismatique est située sous la précédente et elle en diffère par plusieurs points importants, notamment sa coloration plus foncée généralement jaunâtre ou brunâtre. Très mince près du crochet, elle s'élargit assez rapidement pour s'amincir



Fig. 8. - Extension du fibrotest.

à nouveau. Elle est constituée par des lamelles successives subparallèles au bord extérieur de la coquille qui se superposent en partant de l'extérieur et se dirigent vers l'intérieur du test, contrairement à celles de la couche fibreuse. Elles se cristallisent en prismes disposés suivant un angle d'environ 50° à la tangente. Les lamelles, dont le nombre et l'épaisseur croissent avec l'âge, s'arrêtent à la base du myoglyphe, de sorte que le test ne comprend plus au-delà de celui-ci que la couche fibreuse. La couche prismatique n'existe donc pas dans toute l'étendue de la coquille et m'a amené à essayer de déterminer son extension au moyen de coupes successives. Elle n'existe en effet que dans les lamelles dentaires, dans la paroi sinale inter-lamellaire où





FIG. 9. — Coupe de la valve dorsale (schéma) passant par le plan de symétrie bilatérale.
1: processus cardinal; 2: prismotest; 3: fibrotest; 4: cavité apicale centrale; 5: callotest.

FIG. 10. — Coupe de la valve dorsale (schéma) parallèle au plan de symétrie bilatérale passant par la région de la cavité glénoïde.

 aréa; 2: cavité glénoïde; 3: arête brachiophorienne;
 4: cavité apicale latérale; 5: fibrotest; 6: prismotest dans les cruras; 7: callotest apical latéral; 8: callotest apical central.

elle descend d'ailleurs un peu plus bas; quelquefois de courts prolongements sont visibles dans la paroi des cavités apicales latérales. Nous verrons plus loin son extension dans la valve dorsale et dans le spiralium. Elle sert de support à tous les muscles ventraux sauf le pédonculaire médian. C. Callotest. — Sous la couche prismatique croît une nouvelle couche fibreuse comparable à la première mais qui en diffère cependant par le processus du dépôt des lamelles. Celles-ci ont été déposées postérieurement par le manteau et sont superposées comme des lames



FIG. 11. — Extension schématique du prismotest dans la valve dorsale. 1: cavité glénoïde; 2: arête brachiophorienne; 3: cruras; 4: bourrelet dorsal.

internes. Elles constituent la paroi interne de la région apicale y comprises la plaque delthyriale et l'aire d'insertion du pédonculaire médian. En s'accumulant, elles tendent à combler la cavité post-delthyriale et forment ainsi la callosité apicale. Cette couche existe également dans les térébratules tertiaires (*Terebratula maxima* E. CHARLESWORTH emend. H. MUIR-WOOD, 1938 du Diestien en Belgique).



FIG. 12. — Extension du callotest apical central de la valve dorsale (schéma).
1: processus cardinal; 2: arête brachiophorienne;
3: extension dans les cavités glénoïdes; 4: extension dans le bourrelet dorsal;
5: myoglyphe du pédonculaire dorsal.

On observe parfois en coupe une couche externe blanche translucide et opaline qui est due à une recristallisation partielle du test. Elle n'est pas fibreuse et son épaisseur est variable. Elle ne peut en aucun cas être considérée comme une formation originale.

En résumé, le fibrotest externe se développe sur toute la surface de la coquille.

Le prismotest s'étend au milieu et tout le long des lamelles dentaires et se prolonge dans le creux sinal par un arc largement convexe. Dans la partie umbonale du crochet se dépose le callotest qui par couches concentriques finit par combler la cavité du sommet. Elle s'étend sur la face interne des lamelles dentaires, dans les cavités apicales et pourvoit à la croissance de l'aréa.

La distinction entre les différentes couches n'est pas toujours aisée : les couches sont intimement soudées, ce qui rend parfois la séparation peu nette; l'orientation des coupes peut faire varier de beaucoup l'importance relative des couches et amener des confusions. En général, le prismotest se distingue assez facilement par sa couleur et son allure cristalline. Sa présence dans les lamelles dentaires explique les fissures qu'on rencontre fréquemment près du sommet de la valve ventrale. Il constitue une zone de moindre résistance par l'obliquité du clivage et provoque la cassure de la coquille en trois parties, deux latérales et une centrale de callotest comprenant la plaque delthyriale et deux demi-épaisseurs de lamelles dentaires.



FIG. 13. — Appareil apical dorsal.
1: aréa; 2: processus cardinal; 3: myoglyphes des pédonculaires dorsaux;
4: cavité glénoïde; 5: brachiophores; 6: cruras; 7: arêtes brachiophoriennes.

La séparation entre le fibrotest externe et le callotest interne dans les régions apicales latérales n'est pas nette. Néanmoins le fibrotest apparaît de couleur grise tandis que le callotest est plus clair.

La valve dorsale comporte également trois couches qui ont les mêmes caractères structuraux que celles de la valve ventrale. La couche externe de fibrotest, de teinte grise, s'étend sur toute la surface de la valve et présente la même inversion des fibres dirigées vers l'intérieur.

Le prismotest de couleur jaune ou brune occupe la partie centrale de la coquille, c'est-à-dire le bourrelet dorsal, les cavités glénoïdes et les arêtes brachiophoriennes. Ces dernières traversent les brachiophores et se poursuivent dans les cruras et le spiralium. L'extension est donc limitée aux organes principaux ainsi qu'aux myoglyphes comme dans l'autre valve.

Les cavités apicales sont tapissées de callotest blanchâtre. Le callotest latéral recouvre le fibrotest de la valve, les brachiophores et se prolonge dans les cruras et le spiralium. Le callotest central comprend le processus cardinal, s'étale sur la face notothyriale de l'arête brachiophorienne et dépose une mince couche dans les cavités glénoïdes. A la base des brachiophores le callotest s'épaissit et porte les myoglyphes des pédonculaires dorsaux.

R e m a r q u e. — La distinction entre les couches ne peut se faire en lame mince que si le spécimen a conservé son test sans recristallisation secondaire. Elle paraît moins aisée que dans la valve ventrale et nécessite quelquefois des observations répétées à grossissement plus fort. La différence entre les couches est souvent masquée par la position des lamelles du test qui, coupées obliquement par la section mince, offrent un aspect embrouillé déroutant l'observateur. Ce n'est que par recoupements successifs de sections polies et de lames minces que je suis arrivé à suivre les couches dans l'épaisseur du test et à reconstituer leur forme.

D. Récapitulation. — En résumé les principaux organes conchyliologiques ont pour origine :

1. Fibrotest externe : paroi externe des valves;

2. Prismotest : lamelles dentaires, apophyses articulaires, myoglyphe ventral sauf pédonculaire médian, cavités glénoïdes, arêtes brachiophoriennes, cruras, spiralium (segment externe), myoglyphe dorsal, sauf processus cardinal;

3. Callotest apical central : plaque deltyriale, callosité apicale, deltidium (symphytium), processus cardinal;

4. Callotest apical latéral : aréa, spiralium (segment interne), cruras.

2. DELTIDIUM.

La terminologie de l'organe calcaire qui tend à obturer le delthyrium a fait l'objet de discussion (A. THOMSON, 1927, p. 63; J. K. S. SAINT-JOSEPH, 1938, p. 231, etc.) par suite des confusions et des interprétations diverses des termes proposés par les auteurs. Ainsi, lorsqu'il y a présence de deux plaques distinctes, on les nomme plaques deltidiales. Soudées, elles portent



stade plaques deltidiales; 2: les plaques deltidiales sont soudées: pseudodeltidium;
 la trace de la soudure a disparu: symphytium; 4: stades plaques deltidiales;
 5: les plaques deltidiales sont soudées, formation d'un foramen amphithyride;
 6: foramen hypothyride complètement formé.

deux noms différents : pseudodeltidium (H. G. BRONN, 1862) si la soudure reste visible et symphytium si la trace de la soudure disparaît (S. S. BUCKMAN, 1918-1919). B. V. MILORADOVITCH (1937, p. 532) a signalé que certains auteurs pensaient que le pseudodeltidium existait exclusivement dans les Protrémates et était remplacé par un symphytium chez les Télotrémates. A. THOMSON (1927, p. 67) de son côté a écrit que dans beaucoup de Télotrémates et particu-

26

lièrement ceux qui ont un symphytium développé, le delthyrium s'obture dans le jeune âge par deux plaques deltidiales qui s'unissent, formant d'abord un pseudodeltidium et ensuite un symphytium. Pour ma part, et sur les espèces que j'ai étudiées, j'ai observé cette succession et nous pouvons conclure qu'il y a passage d'un stade à l'autre au cours de la croissance.



FIG. 15. — Schéma du développement du deltidium (coupes successives perpendiculaires au plan de l'aréa).
1: cavité apicale centrale devenant post-delthyriale; 2: cavité apicale latérale;
3: aréa ventrale; 4: plaques deltidiales; 5: bourrelet deltidial; 6: cavité deltidiale;
7: plaque delthyriale; 8: rainure hypodeltidiale; 9: rainure deltidiale; 10: pseudodeltidium; 11: symphytium.

Pour autant que j'ai pu examiner le deltidium en lames minces et en sections polies dans le groupe *Cyrtospirifer*, cet organe se compose de deux expansions du callotest apical central qui envahissent l'ouverture deltoïde en longeant les bords du delthyrium. Elles se moulent dans la rainure hypodeltidiale, sur le bourrelet deltidial et dans la rainure deltidiale qu'elles dépassent en se recourbant vers l'intérieur pour se rejoindre, formant souvent ainsi une sorte de tube ouvert. La paroi intérieure de ce dernier est constitué par la plaque delthyriale. Ces expansions ont extérieurement la forme de deux plaques triangulaires (plaques deltidiales) qui se soudent par leur petit côté et dont la trace de la soudure disparaît rapidement.

Le bord inférieur se courbe et croît par adjonction de lamelles successives qui limitent par un arc l'ouverture pédonculaire.



Le deltidium ne se compose plus que d'une seule pièce, solidement ancrée d'une part dans le bourrelet deltidial et d'autre part dans la rainure deltidiale. On comprend aisément

qu'un deltidium épais et aussi bien fixé ait résisté aux agents destructeurs. Cependant, la



FIG. 17. — Schéma de la microsculpture de l'aréa.
1 : delthyrium; 2 : microcostulation transversale;
3 : microcostulation longitudinale ou de croissance;
4 : zone unicostulée; 5 : bord cardinal.

présence d'un deltidium a été mise en doute et parfois réfutée dans certaines espèces et notamment dans celles appartenant au genre *Cyrtospirifer*. En ce qui concerne *Sp. verneuili*, il m'a fallu un examen approfondi de la région apicale pour y découvrir d'abord des restes généralement écrasés, au voisinage des bourrelets deltidiaux, et ensuite un deltidium à peu près complet, défoncé dans le delthyrium et parfois de ce fait collé à la plaque delthyriale. Le deltidium est ici plus mince, moins profondément serti dans les rainures deltidiales et porte un foramen hypothyride.

L'existence d'espèces dont le delthyrium ne serait d'aucune façon obturé par un deltidium me semble peu probable. Aussi, la distinction des genres Cyrtospirifer et Cyrtiopsis basée sur la présence dans ce dernier d'un deltidium (W. PAECKELMANN, 1942, p. 157) me paraît problématique. Un examen minutieux des rainures deltidiales révèle très souvent la présence de fragments de test qui appartenaient au deltidium disparu.

Les formes à grande aréa ont presque toujours perdu le deltidium, celui-ci était peut-être plus fragile et surtout plus exposé à la destruction.

Dans les Cyrtospirifer du Frasnien supérieur j'ai constaté la présence d'une ouverture arrondie, un foramen, située au centre du deltidium. Elle est large, proéminente et prend quelquefois l'aspect d'un tube pour le passage du pédoncule. Le mécanisme de sa formation est encore obscur. Des observations que j'ai pu faire il résulte que le foramen n'apparaît que vers un certain âge qu'il est difficile de déterminer par suite du petit nombre de deltidiums suffisamment bien conservés.



FIG. 18. — Schéma de la jonction des microcostules transversales de l'aréa.



FIG. 19. — Coupe dans l'aréa. Schéma de la croissance.
1 : cavité apicale latérale; 2 : couche externe de fibrotest;
3 : aréa ventrale; 4 : callotest apical latéral; 5 : microcostule transversale.

Dans le jeune âge il semble qu'il n'existe pas de foramen et que le passage du pédoncule se fait par l'ouverture comprise entre l'arc basal du symphytium et le notothyrium. Ce n'est que dans un stade plus avancé que, le pédoncule restant à sa place, la sécrétion calcaire se fait autour de lui et l'arc basal se reconstitue derrière lui. Il semble, par l'examen de l'ouverture du foramen, qu'il y ait formation d'une sorte de col qui en s'évaginant prend l'aspect d'un tube et que d'autre part le foramen tende à se fermer par adjonction de couches concentriques successives.

Le développement de la plaque delthyriale est très variable suivant les espèces. Il en est de même pour son épaississement en callosité apicale. Au début de l'extension du callotest apical central au-delà du delthyrium, il y a formation d'un tube ouvert qui se ferme ensuite par la jonction des lamelles deltidiales. A ce moment, ce tube sépare naturellement le deltidium de la plaque delthyriale, mais ül arrive parfois que le développement de la plaque delthyriale colmate le tube par callosité deltidiale. Dans ce cas, il devient difficile de faire la distinction entre le deltidium et la plaque delthyriale, ces deux organes étant entièrement jointifs (voir C. bisinus). Dans C. orbelianus la plaque delthyriale est fort petite et ne se sépare que difficilement du deltidium. Elle est beaucoup moins étendue, s'éloigne peu du crochet et ne se distingue du deltidium que parce qu'elle est concave et interne tandis que le deltidium est externe et convexe.

Remarques. — Il ressort de ce qui précède que le deltidium est présent dans Cyrtospirifer, contrairement à ce que pensait W. PAECKELMANN.

Le deltidium (symphytium) est une production callotestaire de même que la plaque delthyriale à laquelle il s'associe parfois intimement. La fermeture graduelle du delthyrium ou du foramen pédonculaire semblerait établir que le pédoncule perd sa fonctionnabilité avec l'âge. Dans certains *Spiriferidae*, le pédoncule devait fortement s'atrophier (B. V. MILORADOVITCH, 1937, p. 532).

3. ARÉA.

A. Microsculpture. — La microsculpture de l'aréa ventrale se compose d'une ornementation longitudinale et transversale.

La microcostulation longitudinale ou d'accroissement est parallèle à la ligne cardinale et couvre complètement la surface de l'aréa. Les microcostules correspondent à celles qui couvrent les valves et qui leur sont contemporaines, car les épaississements qui divisent parfois l'aréa en zones se retrouvent sur les valves et démontrent que la perturbation dont ils sont la conséquence s'est produite au même moment et partout.

La microcostulation transversale est constituée par des costules qui s'accouplent au cours de la croissance pour former une costule plus grosse, elle-même se réunissant à une, deux ou plusieurs autres et ainsi de suite. De plus, elles n'occupent pas toute la surface de l'aréa et laissent aux bords externes, de part et d'autre, une bande triangulaire unicostulée dont la largeur est fonction du développement de l'aréa. Dans Syringothyris ces bandes sont apparentes par suite de la hauteur considérable du plateau cardinal et ont été considérées comme caractère générique. Une disposition semblable a été signalée dans d'autres groupes de Brachiopodes, dans les Orthotetinae par G. V. ARTHABER (1900, p. 247, pl. XIX, fig. 4a) et I. THOMAS (1910, p. 96), dans les Clitambonacea par A. Öpik (1934, p. 12). Pour G. V. ARTHABER (1900, p. 247) l'aréa interne serait recouverte d'un périostracum. Pour A. Öpik (1934, p. 12) la striation verticale pourrait être homologue des côtes radiaires de la valve. Pour G. A. COOPER (1937, Paleoecology, p. 35) les formes à grande aréa seraient fixées par leur aréa, ce serait le cas pour Cyrtina, Platystrophia et Hesperorthis. Terebrirostra aurait le crochet enfoncé dans la vase (N. YAKOVLEW, 1908, p. 25). Les formes à petite aréa devaient avoir un pédoncule assez long et reposer sur la vase par la valve dorsale (G. A. COOPER, 1935, Paleoecology, p. 42). Enfin pour N. YAKOVLEW (1908, pp. 198 et ss.) les formes à grande aréa seraient fixées et celles à petite aréa seraient libres (Meekella, Aulosteges, Strophalosia).

La formation des costules pose un problème auquel il est diffidile de répondre. Elle ne peut être qu'une secrétion du manteau. D'autre part, on pourrait admettre que le tissu qui couvrait le plateau cardinal soit l'auteur de cette formation. Je crois cependant que, puisque le plateau cardinal est d'origine callotestaire et que ce dernier doit son dépôt au manteau et que d'un autre côté les lames minces nous montrent que l'aréa s'accroît par l'intérieur, les microcostules verticales ont été formées par le bord extrême du manteau.

Le rôle physiologique joué par ces microcostules est inconnu.

F. A. QUENSTEDT (1849, p. 498, pl. 53, fig. 30a) a figuré la réunion des microcostules dans Spirifer triangularis. Cet auteur, qui les a également vues dans Spirifer spéciosus, dit qu'elles lui apparaissent comme des tubes de parasites mais que leur régularité les rattache à l'organisation du brachiopode. Pour A. P. IVANOV (1925, p. 123) les costules seraient homologues des côtes de la valve. Pour M. YANISCHEWSKY (1935, p. 23) elles sont indépendantes des côtes



FIG. 20. — Schéma expliquant la variation de l'angle apical.
A : l'angle apical croît, le bord marginal de l'aréa est concave.
B : l'angle apical décroît, le bord marginal de l'aréa est convexe.
C : l'angle apical croît d'abord, puis décroît, le bord marginal de l'aréa est sigmoïde.
1, 2, 3 : angles successifs.

et s'arrêtent en dentelures au bord cardinal où elles seraient d'ailleurs en rapport avec celles de l'aréa dorsale [voir aussi J. HALL (1894, 8, II, pl. 31, fig. 1-3) pour Spirifer increbescens]. Elles présentent, d'après cet auteur, un canal près de la surface externe couvert d'un très mince film calcaire et l'aréa serait une aire ligamentaire. Malgré de multiples essais je ne suis pas parvenu à vérifier cette assertion sur mes spécimens. Je me rallie cependant à l'idée de M. YANISCHEWSKY et je ne crois pas que les costules puissent être comparées aux côtes de la valve. Celles-ci s'en séparent par leur simplicité et leur individualité persistante; les costules sont irrégulières et ont, au contraire, une tendance à se joindre entre elles.

B. Structure et croissance. — L'aréa ventrale est entièrement constituée de callotest apical latéral. Une coupe transversale montre que son développement s'opère par adjonction de lames fibreuses internes successives qui ont pour effet d'allonger le plateau cardinal et de combler lentement les cavités apicales latérales.



Fic. 21. — Coupe schématique dans le plan de symétrie bilatérale montrant la plaque delthyriale.
1: plaque delthyriale; 2: callosité apicale: 3: fibrotest; 4: prismotest;
5: cavité deltidiale; 6: cavité post-delthyriale; 7: myoglyphe ventral; 8: callotest.

R. C. MOORE (1952, p. 215) a publié des diagrammes sur la variation de courbure de l'aréa au cours du développement. La courbure de l'aréa est due, pour ma part, à une différence de vitesse de croissance entre le plateau cardinal et la paroi de la valve, c'est-à-dire le fibrotest et le callotest.

L'angle apical n'est pas constant et est sujet à des fluctuations qui sont dues au fait que les arêtes externes de l'aréa ne restent pas rectilignes. Elles présentent une courbure concave, convexe ou sigmoïde. La courbure sigmoïde est fréquente, mais n'apparaît que dans les graphiques, à moins que dans des cas exceptionnels où elle devient visible à l'œil. Les transformations de l'aréa sont schématisées dans la figure 20, A. B. et C.

Dans la figure A, les arêtes externes de l'aréa sont concaves, l'angle primitif est petit. Au fur et à mesure de la croissance, cet angle va grandir d'une manière continue. Dans la figure B c'est le contraire. Dans la figure C les bords externes sont sigmoïdes. L'angle apical primitif est petit, il croît d'abord par suite de l'allongement de la ligne cardinale; puis il se stabilise avec ralentissement de cet allongement; enfin, il décroît parce que la croissance de l'aréa est plus rapide que celle de la largeur cardinale.

L'aréa dorsale est beaucoup moins étendue que la ventrale et d'accès difficile. Sa microsculpture, sa structure, son origine et sa croissance paraissent semblables à celles de l'aréa ventrale. L'angle apical, très grand, n'est pratiquement pas mesurable et il est donc impossible de suivre les variations de l'aréa dorsale au cours de son développement. Je n'ai pas observé, faute de spécimens suffisamment bien conservés, si l'aréa dorsale porte une zone unicostulée à sa périphérie.

4. PLAQUE DELTHYRIALE.

La plaque delthyriale est située dans la cavité apicale de la valve ventrale. Elle relie les lamelles dentaires depuis l'extrémité du crochet jusqu'à sa base qui décrit un arc dont l'ouverture est fonction de l'angle d'écartement des lamelles apicales. Elle divise la cavité apicale centrale en deux chambres dont l'une, la cavité deltidiale, est comprise entre la plaque delthyriale et le deltidium tandis que l'autre, que j'appelle post-delthyriale, est située entre la plaque delthyriale et la paroi de la valve.



FIG. 22. — Coupe schématique dans le bourrelet deltidial.
1 : aréa ventrale; 2 : rainure deltidiale; 3 : bourrelet deltidial;
4 : épaississement; 5 : rainure hypodeltidiale.



FIG. 23. — Schéma des microcostules sur le bourrelet deltidial.
A : forme à grande aréa. — B : forme à aréa basse.
1 : rainure deltidiale; 2 : bourrelet deltidial; 3 : microcostules d'accroissement.

La plaque delthyriale est d'origine callotestaire. Elle tend à s'épaissir en colmatant graduellement la cavité post-delthyriale avec formation de callosité apicale.

Sa croissance se fait par adjonction de lamelles successives. Elle est généralement indépendante, mais peut comme dans *Cyrtospirifer bisinus*, faire corps avec le deltidium à cause du colmatage de la cavité deltidiale. Il n'y a plus alors de callosité, la cavité post-delthyriale reste ouverte, mais il y a réellement callosité deltidiale (voir fig. 16, A). La plaque delthyriale et le deltidium sont si bien ajustés que leur distinction devient difficile. En coupe, le deltidium est représenté par une mince pellicule et la cavité deltidiale se retrouve soit dans les lignes de croissance soit au bord marginal du deltidium sous forme d'une petite échancrure. Celle-ci finit d'ailleurs par disparaître complètement.

5. APOPHYSES ARTICULAIRES.

A. Origine. — Les apophyses articulaires, appelées improprement dents, sont situées à l'extrémité cardinale des lamelles dentaires dont elles sont un prolongement. La réunion de la lamelle dentaire et du plateau cardinal amène à la formation, dans la cavité apicale centrale, d'un bourrelet deltidial. Celui-ci est individualisé par deux rainures, une supérieure, la rainure deltidiale, dans laquelle s'insère le deltidium, et une inférieure, la rainure hypodeltidiale large, évasée.



FIG. 24. — Coupe transversale perpendiculaire à l'aréa,
parallèle au delthyrium à la hauteur des apophyses articulaires (côté gauche).
1: apophyse articulaire; 2: aréa ventrale; 3: prismotest provenant de la lamelle dentaire; 4: cavité apicale latérale; 5: callotest latéral, épaississement;
6: extrémité de la lamelle dentaire.

L'apophyse articulaire est le prolongement du bourrelet deltidial; ce dernier représente donc la somme des apophyses qui se sont succédées au cours de la croissance et est couvert de costules d'accroissement dont les courbes soulignent le contour des apophyses précédentes. Dans certaines espèces, les apophyses semblent présenter un dimorphisme mais le nombre



Fig. 25. — Coupe transversale perpendiculaire à l'aréa, parallèle à la ligne cardinale.
1: prismotest de la lamelle dentaire; 2: callotest apical central; 3: callotest apical latéral; 4: rainure hypodeltidiale; 5: bourrelet deltidial; 6: rainure deltidiale; 7: aréa ventrale.

d'observations que j'ai pu faire est insuffisant pour trancher définitivement cette question. Quoiqu'il en soit, j'ai constaté que dans les formes à grande aréa les courbes sont allongées et elliptiques, tandis qu'elles sont subcirculaires dans les formes à petite aréa. S'il en était ainsi, ce caractère pourrait servir à la détermination de la forme dans les cas douteux. J'en ai fait l'expérience plusieurs fois avec succès sur des spécimens non mesurables mais caractéristiques. J'estime cependant que le nombre de mes essais est insuffisant. Les costules de croissance subissent également des épaississements comme il en existe sur toute la surface de la valve; ils se prolongent sur le plateau cardinal et sur le bourrelet deltidial.

B. Structure et croissance. — Les apophyses articulaires ont une structure voisine des lamelles dentaires et se composent de deux couches.

Le prismotest en se dirigeant vers les apophyses articulaires s'élargit fortement, se courbe, se replie et constitue presque à lui seul toute la masse du bourrelet deltidial et par conséquent des apophyses. L'épaississement de callotest latéral tapisse la surface de l'apophyse dans la rainure deltidiale. Le callotest central monte jusque dans la rainure hypodeltidiale qu'il couvre presque entièrement.



FIG. 26. — Cavité glénoïde, structure schématique.
1: aréa, callotest apical latéral; 2: prismotest; 3: myoglyphe du pédonculaire dorsal;
4: callotest apical central; 5: callotest apical latéral; 6: processus cardinal; 7: arête brachiophorienne.

L'apophyse croît donc par apport de couches successives de prismotest flanqué de part et d'autre de callotest. Son extrémité est piriforme, allongée dans les formes à grande aréa, plus courte dans les formes globuleuses. Sa croissance est continue et l'articulation reste toujours possible par suite de la faible variation de l'angle delthyrial et de l'angle que font entre elles les cavités glénoïdes.



Fig. 27. — Coupe schématique dans le ruban spiral (la flèche indique, en perspective, la direction du sommet du cône).
1 : bord extérieur; 2 : rainure longitudinale; 3 : segment externe du prismotest; 4 : bord intérieur; 5 : segment interne de callotest apical latéral.

C. Cavités glénoïdes. — Situées de part et d'autre du notothyrium, entre l'arête brachiophorienne et le plateau cardinal dorsal, elles sont constituées de trois couches dont une lamelle courbe de prismotest, ayant la forme d'un demi-cône évasé, est la charpente. La base de l'auge est renforcée extérieurement par le callotest apical latéral, tandis que le bord notothyrial est couvert de callotest apical central, ce dernier pénètre dans la cuvette et y dépose une fine lamelle fibreuse. Ce dépôt n'est constant que dans la partie apicale de la cavité où il tend cependant à la colmater. Il finit par enrober complètement les stades jeunes de la cavité (voir Pl. I, fig. 6).

La croissance se fait par adjonction de lamelles successives dans les trois couches. La cavité s'élargit au fur et à mesure de son développement.



Fig. 28. — Coupe à différents endroits dans le spiralium. $e = c\hat{o}t\hat{e}$ externe, prismotest.

6. SPIRALIUM.

Les deux appendices spiraux, soudés aux cruras, ont la forme de cônes ouverts à la base et à sommet dirigé vers le haut. L'angle que font entre eux les axes des cônes est fonction de la largeur de la coquille, il augmente au fur et à mesure que croît cette largeur et atteint un maximum dans les formes cylindroïdes.

Les spires sont rubanées, à côté arrondi vers l'intérieur, pointu et effilé à la périphérie. Partant des cruras, elles se dirigent vers la paroi de la valve dorsale, leur enroulement est symétrique et par conséquent opposé. Le ruban reste subperpendiculaire à l'axe du cône et les spires s'écartent au fur et à mesure de la croissance.

Dans les stades jeunes, c'est-à-dire près du sommet du cône, le ruban est lamellaire. Il s'épaissit avec l'âge et tend à s'arrondir près des cruras.

Structure et croissance. — Le ruban est composé de deux segments accolés : l'un de prismotest provenant du prolongement dans le brachiophore de la couche prismatique dorsale, l'autre ayant pour origine le callotest apical latéral. Le prismotest porte vers l'extérieur une rainure longitudinale.

La croissance des cruras et du spiralium reste encore un problème. L'écartement entre les spires et la conicité sont respectivement à peu près les mêmes chez tous les individus et la croissance du spiralium est continue. D'autre part, dans le stade jeune, le spiralium commence par une seule spire d'un diamètre et d'une conicité établis, ce qui implique une scissure si on suppose que la croissance se fait par adjonction de couches successives. Or, il n'y a pas de scissure, ni dans les cruras, ni dans le spiralium. Il faut donc admettre que la croissance se fait par intercalation d'éléments calcaires soit dans l'une couche, soit dans l'autre.

Pour l'instant, il est impossible d'expliquer le mécanisme de cette intercalation et de savoir si elle est accompagnée d'une solubilisation préalable et dans quelle couche elle se produit. Pour ma part, le prismotest doit jouer un rôle important dans la croissance des organes calcaires et il se peut qu'il soit seul à subir des modifications internes.

D'un autre côté, le spiralium doté de deux lames, dont les cristaux ont des clivages différents, est assez rigide pour supporter le poids du lophophore et suffisamment souple pour ne pas se briser au moindre choc. On pourrait voir dans une telle structure, une adaptation à une nécessité mécanique tendant à fournir au support l'élasticité indispensable pour soutenir l'organe sans risque de cassure.

Pour G. et H. TERMIER (1947, p. 183) « la texture du brachidium ou armature des bras a pour origine la coalescence de spicules calcitiques de formation syncytiale et de propriétés optiques analogues à celles des échinodermes ». Ceci donnerait au spiralium une origine toute différente et peu conforme à l'observation en lame mince sur les fossiles. La fonction des spicules n'est pas encore nettement établie et leur rôle semblerait plutôt se limiter au renforcement des tissus (A. THOMSON, 1927, p. 23).

7. MYOGRAPHIE.

Les impressions musculaires dans *Cyrtospirifer*, comme dans tous les Spiriféridés, se présentent sous la forme de deux dépressions dans la paroi des valves, l'une ventrale, située entre les lamelles dentaires, l'autre dorsale, entre les brachiophores. La dorsale est surmontée d'une apophyse médio-notothyriale striée, le processus cardinal.

Les paléontologistes y ont reconnu pour la partie ventrale, des muscles adducteurs et diducteurs (J. HALL, 1894, II, pl. XXX, fig. 14) et pour la partie dorsale, des muscles adducteurs (J. HALL, 1894, II, pl. XXX, fig. 19), enfin pour le processus cardinal, les diducteurs (T. DAVIDSON, 1886-1888, p. 45). T. DAVIDSON (1851-1854, p. 80) signale que dans la valve dorsale « the divisions of the hinge plate are hollowed, perhaps for the insertion of pedicle muscles ». Il a voulu désigner par là les fossettes brachiophoriennes et il est le seul auteur qui, à ma connaissance, ait supposé l'existence des pédonculaires dorsaux dans les Spiriféridés.

Les empreintes musculaires font l'objet de nombreuses appellations : champs musculaires, impressions musculaires, empreintes musculaires, muscle scars, muscle impressions, muscle fields, etc. Afin d'uniformiser et de préciser la nomenclature, j'ai utilisé le terme nouveau myoglyphe pour tout point d'attache de muscle ou de faisceau de muscles à la paroi valvaire ou à un appendice quelconque.

Dans les Térébratules récentes, J. G. HELMCKE (1939, pp. 178 et 182) a distingué :

a) dans la valve dorsale :

musculus transversus anterior :

- 1° pars interna (=adducteur antérieur),
- 2° pars externa (=adducteur postérieur),

musculus transversus posterior :

- 1° externus (=diducteur principal),
- 2° internus (= diducteur accessoire),

musculus longitudinalis dorsalis : (=pédonculaire dorsal);

b) dans la valve ventrale :

musculus transversus anterior : (=adducteurs), musculus transversus posterior :

- 1° externus (=diducteur principal),
- 2° internus (= diducteur accessoire),

musculus longitudinalis ventralis :

1° internus (=pédonculaire médian),

2° externus (=pédonculaire ventral).





FIG. 29. — Myographie schématique du myoglyphe ventral, d'après une dizaine de spécimens.
1: lamelles dentaires; 2: pédonculaire médian; 2: diducteur accessoire; 4: adducteur; 5: pédonculaire ventral; 6: diducteur principal; 7: myophragme.
FIG. 30. — Myographie schématique du myoglyphe dorsal, d'après une dizaine de spécimens.
1: adducteur postérieur; 2: grosse côte de séparation; 3: grosse côte médiane; 4: bande plate marginale; 5: myophragme; 6: adducteur antérieur; 7: espace lisse de l'adducteur antérieur; 8: côte principale.

J'ai retrouvé ces muscles dans les myoglyphes d'espèces fossiles bien conservées (notamment *Terebratula maxima* CHARLESWORTH emend H. MUIR-WOOD.) et j'y ai découvert des caractères anatomiques permettant une comparaison avec les *Spiriferidae*.

Dans les fossiles primaires, les myoglyphes sont conservés de deux manières : sur la coquille elle-même, à l'intérieur des valves, ou sur le moule interne. Les bonnes empreintes

sont rares et leurs limites sont souvent indécises; grâce à l'ornementation particulière à chacun des muscles on arrive à les distinguer et à reconstituer la myographie de l'individu.

Une légère interpénétration qui s'observe quelquefois et des traces de costulation radiaire, provenant soit de la minceur de la valve, soit d'une décortication imparfaite, sont des causes de confusions. J'ai remarqué de nombreuses variations spécifiques et individuelles dans le contour et la sculpture des myoglyphes sans que les caractères anatomiques en soient modifiés au point de ne plus les reconnaître.

A. Myoglyphe ventral. — Situé entre les lamelles dentaires, il affecte un contour variable qui dépend de l'angle d'écartement de celles-ci. Si elles sont longues, m'inces, subparallèles ou faiblement écartées, cc qui se rencontre dans les espèces globuleuses, le myoglyphe est allongé, peu profond, superficiel; si elles sont courtes, épaisses et fortement divergentes, comme dans les espèces fusiformes, le myoglyphe est large, arrondi, un peu excavé et fréquemment serré dans leurs extrémités recourbées. Il comprend quatre paires de muscles et un simple : les diducteurs principaux, les diducteurs accessoires, les pédonculaires ventraux, le pédonculaire médian, les adducteurs.

Diducteurs principaux. Ils occupent la partie inférieure du myoglyphe, sont presque entièrement séparés par les adducteurs et s'étendent jusqu'à mi-hauteur de ces derniers. Leur limite supérieure décrit ainsi une courbe convexe, partant du milieu des adducteurs longeant les lamelles dentaires jusqu'à leur extrémité prolongée. Leur surface est couverte de côtes simples, peu élevées, concentriques à la courbe précédente, s'estompant en atteignant un bourrelet bas, étroit (pas toujours visible) qui borde le myoglyphe.

Diducteurs accessoires. Ils sont situés entre les pédonculaires et les lamelles dentaires. Leur surface est couverte de côtes simples, presque imperceptibles, concentriques à la courbe du pédonculaire médian d'un côté, subperpendiculaires à la lamelle dentaire de l'autre, s'arquant graduellement vers l'extérieur.

Adducteurs. Longs, étroits et linéaires, ils prennent naissance un peu au-dessus de la pointe du pédonculaire médian, à la hauteur de la rencontre des pédonculaires ventraux et des diducteurs accessoires, et s'étendent jusqu'au bourrelet marginal. Ils sont séparés par un myophragme longitudinal, mince, peu élevé, filiforme, bordé de part et d'autre par un sillon large, peu profond, lui-même limité par un bourrelet plat ou faiblement convexe. La surface des adducteurs est lisse.

Pédonculaires ventraux. Occupant la zone comprise entre les diducteurs accessoires, les adducteurs et les diducteurs principaux, ils sont séparés par le pédonculaire médian et les adducteurs. Leur ornementation se compose de 5-6 grosses côtes partant de l'intérieur, tournant vers l'extérieur, dichotomisées une première fois à leur extrémité. Chacune des demi-côtes se divise à son tour en deux côtes plus fines. Ce détail n'est visible que sur quelques spécimens exceptionnellement bien conservés.

Pédonculaire médian. Localisé à l'extrémité supérieure du myoglyphe, le pédonculaire médian s'attache à une éminence triangulaire dont la base s'appuie sur la plaque delthyriale et les lamelles dentaires. La pointe sépare les diducteurs accessoires, les pédonculaires ventraux et partiellement les adducteurs. Le contour varie avec l'individu et l'élévation peut atteindre une importance telle qu'en coupe ou en section polie on pourrait confondre la pointe avec un septum si elle était mince et foliacée. La surface est lisse comme dans les adducteurs. J'ai beaucoup hésité à attribuer cette éminence lisse à un myoglyphe; mais les comparaisons avec des Térébratules tertiaires montrent que le pédonculaire médian existe à la même place, en connexion anatomique, offrant des aspects plus compliqués mais ne portant aucune ornementation. Remarques.

1. Le myoglyphe est parfois traversé dans toute sa largeur par des bourrelets plats, concentriques en relation avec des étapes de croissance.

2. Tous les muscles ventraux sont fixés au prismotest, sauf le pédonculaire médian qui s'attache au callotest apical central.

B. Myoglyphe dorsal. — Il est situé dans le creux du bourrelet dorsal sous le notothyrium. Son aspect général à peu près constant varie cependant suivant les individus mais beaucoup moins que le myoglyphe ventral. Le myoglyphe semble se détacher de la paroi valvaire massive et en faible relief, par deux rentrants arrondis et par une crête médiane basse, amorce du myophragme longitudinal. Il comprend deux paires de muscles : les adducteurs antérieurs, les adducteurs postérieurs.

Adducteurs antérieurs. Occupant la partie médiane du myoglyphe, leur forme générale est toujours étirée à bords latéraux subparallèles. Ils sont séparés chacun de l'adducteur postérieur par une grosse côte conique partant du myophragme et descendant en s'amincissant jusqu'au contact avec l'adducteur postérieur. Le bord inférieur est semi-circulaire et tend à s'estomper. Le myophragme est étroit, peu élevé et de section triangulaire, irrégulier, s'élargissant vers le milieu de la hauteur du myoglyphe, se rétrécissant rapidement et s'élevant quelque peu jusqu'à la limite du champ qu'il semble dépasser parfois. La grosse côte du sommet laisse dans son arc interne un espace ovale lisse duquel partent de 6 à 8 côtes fines, rayonnantes, dont une submédiane plus importante que les autres. Une ornementation concentrique visible sur près de la moitié des adducteurs antérieurs se rapporte certainement à la croissance; elle se compose de 6 à 11 côtes paraissant imbriquées et parallèles à l'allure générale du bord marginal de la valve.

Adducteurs postérieurs. Leur contour de la forme d'un croissant est limité par une bande plate externe et par la grosse côte de l'adducteur antérieur. Partant de cètte dernière, une autre, de section arrondie, assez large, divise l'adducteur postérieur en deux parties. Elle est accompagnée de part et d'autre de côtes moins larges qui ont une tendance à la dichotomie.

C. Myoglyphes notothyriaux. — Le processus cardinal se présente sous de multiples aspects, subsphérique, ovoïde, cylindroïde, qui varient avec les individus. Il est formé par deux massifs de callotest apical central, qui se soudent et se divisent en lamelles verticales. Celles-ci s'amincissent et se dichotomisent souvent vers le haut. Il est le point d'attache de deux muscles : le diducteur principal et le diducteur accessoire.

Diducteur principal. Ce muscle se fixe sur la face inférieure du processus cardinal dans les lamelles épaisses, au nombre de 9 à 10 par mm.

Diducteur accessoire. S'insère dans la partie supérieure du processus cardinal où les lamelles plus fines sont au nombre de 18 à 20 par mm.

D. Myoglyphes brachiophoriens. — Les empreintes des pédonculaires dorsaux, situées dans une dépression de la face interne notothyriale des brachiophores, sont mal conservées, sans contour précis et sans ornementation visible. Ces muscles s'appuient sur du callotest apical central. On peut tirer de ces observations les conclusions suivantes :

1. Tous les muscles des Térébratulidés sont représentés dans *Cyrtospirifer* et en même connexion anatomique;

2. Les aires myoglyphiques de chacun des muscles ont un développement proportionnellement semblable;

3. Les caractères anatomiques particuliers à chacun des myoglyphes se maintiennent dans Cyrtospirifer;

4. Les adducteurs, simples dans la valve ventrale, sont bifides dans la dorsale mais restent accolés;

5. Les muscles pédonculaires étaient fixés au callotest, les dorsaux rétracteurs devaient être minces à en juger par la petitesse de leurs myoglyphes; le pédonculaire médian, rétracteur, était puissant et avait vraisemblablement pour mission de maintenir le sac pédonculaire près de la paroi de la valve;

6. Les muscles principaux étaient fixés aux prismotest, sauf les diducteurs dont le support dorsal au processus cardinal est callotestaire.

CHAPITRE III.

DESCRIPTION DES ESPÈCES.

Genre Cyrtospirifer D. NALIVKIN, 1918.

Diagnose. — Spiriferidae à test imperforé, à flancs, sinus et bourrelet costulés, microsculpture papilleuse et plaque delthyriale.

Cyrtospirifer orbelianus (Н. Авісн, 1858). (Pl. II, fig. 1 à 8.)

Liste des citations.

R e m a r q u e. — L'établissement des listes synonymiques est devenu, à l'heure actuelle, une tâche très délicate. Il faut, en effet, comparer les spécimens d'après les descriptions, dessins et photographies, sans les avoir eus en mains. Or, j'ai constaté que quelquefois les espèces ont été idéalisées et qu'une erreur d'interprétation est aisée. D'un autre côté, il est impossible d'examiner les spécimens d'une espèce partout où elle a été décrite ou signalée, d'autant plus que beaucoup de matériaux ont disparu ou ont été détruits. Enfin, une synonymie qui par prudence comporte trop de points d'interrogation n'a plus de signification. Aussi, je crois qu'il est plus sage et plus utile de signaler le plus de citations possible sans tenir compte de la synonymie, tout en réservant une place à la fin de la description à une discussion des citations. Les listes que je donne n'ont donc aucune valeur synonymique. Elles comprennent toutefois, outre les citations de la littérature, les espèces qui seraient susceptibles d'être synonymes.

- 1858. Spirifer Orbelianus H. ABICH, p. 524, pl. I, fig. 2 et 3; pl. II, fig. 4 et 5.
- 1880. Spirifer Orbelianus J. GOSSELET, pl. IV, fig. 4.
- 1894 A. Spirifer Orbelianus J. GOSSELET, p. 41, pl. VI, fig. 60-65.

- 1894 A. Spirifer aperturatus J. GOSSELET, p. 46, pl. VII, fig. 67, a et b. 1894 B. Spirifer Orbelianus J. GOSSELET, p. 123. 1903. Spirifer Archiaci var. Orbeliana G. GÜRICH, p. 142, pl. XIV, fig. 3, a-c.
- 1908. Spirifer Orbelianus E. RIGAUX, p. 15. 1922. Spirifer Orbelianus C. REED, p. 61, pl. XI, fig. 12 et 12a.
- 1941. Cyrtospirifer orbelianus E. MAILLIEUX, p. 5.
- 1942. Spirifer (Cyrtospirifer) verneuili ? var. orbeliana W. PAECKELMANN, p. 129.
- 1957. Cyrtospirifer orbelianus M. S. ABRAMIAN, p. 70, pl. 8, fig. 3.

Diagnose. — Cyrtospirifer dimorphe, faiblement mégathyride aliforme ou globuleux brachythyride, atteignant une grande taille. Aréa élevée, ortho- ou apsacline. Sinus avec bourrelet médian, large et aplati, éphébique. Bourrelet dorsal saillant. Symphytium non foraminé. Côtes radiaires arrondies, simples sur les flancs, dichotomiques dans le sinus et sur le bourrelet, tuberculées à leur sommet. Plaque delthyriale petite, lamelles dentaires courtes, minces et peu divergentes.



FIG. 31. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH). Spécimens typiques reconstitués, montrant le dimorphisme dans le stade gérontique. 1 et 2: Forme I; 3 et 4: Forme II.

Description.

1. Valves. — Forme I. La valve ventrale est caractérisée par sa grande aréa plate ou peu courbée. Conséquemment, sa courbure est moins forte que celle de la valve ventrale de l'autre Forme. Elle est plus épaisse que la valve dorsale et l'écart entre Evy et Evd tend à croître avec la taille, les moyennes accusent une différence de 7,9 mm. L'épaisseur de la valve dorsale est plus variable ($V_{Eyy} = 40,521$, $V_{Eyd} = 52,944$) et son module de croissance est inférieur (0,264)
à celui de la valve ventrale (0,397). La mégathyridie est faible, les éperons cardinaux sont rares et courts, la largeur totale (lt) diffère peù de la largeur cardinale (lc); leurs modules sont voisins (lt=0,981; lc=0,930). La coquille s'élargit avec la taille, lt/Hvd tend à augmenter, contrairement à l'autre Forme. Il y a cependant 27 % des spécimens qui sont faiblement brachythyrides.

Forme II. La valve ventrale est bombée, globuleuse, avec une aréa proportionnellement moins élevée et plus courbée. La valve dorsale est également plus bombée que dans l'autre Forme. La coquille tend à s'allonger, lt/Hvd diminue avec la taille, contrairement à la Forme I, son module est très faible et négatif (-0,005). Elle est généralement brachythyride (54 %) ou équithyride (46 %). La valve dorsale est moins épaisse que la ventrale et la différence reste à peu près constante (différence entre les moyennes 5,1 mm). Elle tend à augmenter quelque peu avec l'âge. La variabilité de la valve dorsale est plus grande que celle de la ventrale comme dans la Forme I ($V_{Evv} = 29,456$; $V_{Evd} = 37,669$) et son module de croissance est inférieur (valve ventrale : 0,387, valve dorsale : 0,339). La différence entre lt et le est plus forte que dans la Forme I, les modules sont sensiblement plus faibles (lt=0,692; lc=0,617).

R e m a r q u e s. — Les droites de régression de Evv sont subparallèles tandis que celles de Evd se croisent au point Lvv=24,877, Evd=5,661. Cela signifie que dans la Forme I, l'épaisseur de la valve dorsale tend à prédominer dans le jeune âge jusqu'à Lvv=24,877, puis ce caractère s'inverse et devient discriminatoire lorsque les moyennes sont atteintes (t=3,439, différence significative). Il en résulte qu'à Lvv égal, Evd d'abord plus grand dans la Forme I a une croissance plus lente par après. Il en est de même pour Et dont la différence ne s'annule qu'au point Lvv=58,807, Et=40,488. Pour Hvd, les valeurs restent voisines et sont pratiquement parallèles, leur point de jonction Lvv=229,785, Hvd=132,486 est entièrement en dehors des mesures habituelles. Les trois dimensions Evd, Hvd et Et sont les seules, pour l'espèce, dont les valeurs s'inversent, c'est-à-dire sont plus petites dans la Forme I, alors que les autres sont plus élevées. La différence des moyennes est significative pour : Evd : t=3,439, lc : t=3,501 et probablement significative pour : lt : t=2,333. Elle est non significative pour : Evv : t=0,372, Hvd : t=1,139.

Quant au rapport lt/Hvd, les droites de régression forment entre elles un angle si grand que la différence des moyennes est hautement significative (t=13,499). En plus, les droites de régression sont : positive pour la Forme I et négative pour la Forme II. Ce rapport figure parmi les meilleurs pour la discrimination.

2. A r é a. — Forme I. L'aréa ventrale est fortement développée. Elle est plane ou faiblement courbée, son incurvation s'accentue quelquefois avec l'âge. Sa hauteur (Ha) est proportionnellement plus élevée que dans l'autre Forme et a pour moyenne 13,858 mm. Sa croissance est régulière et relativement rapide (module de croissance : 0,325). Sa variabilité est forte (V_{Ha} = 40,539). Son coefficient de corrélation avec Lvv est élevé (r=0,903). L'angle apical est moindre que dans l'autre Forme et sa droite de régression montre qu'il tend à augmenter avec la taille. Les bords latéraux sont légèrement concaves. Sa variabilité est faible (V_{Aap}=12,005) et son module positif a pour valeur 0,231 contrairement au module de la Forme II qui est négatif. La « surface » ($\sqrt{Ha \times Ie}$) a une valeur moyenne plus élevée que dans l'autre Forme et assez rapide, son module atteint 0,549. Sa variabilité est forte $V_{\sqrt{Ha \times Ie}} = 39,400$) et son coefficient de corrélation avec Lvv atteint 0,941. L'angle delthyrial varie du simple au double suivant les individus et la droite de régression dénote une augmentation très faible avec la taille. Le coefficient de corrélation est de 0,015 et le module de 0,005. La variation est individuelle et n'offre aucun caractère spécial. Le rapport Ha/Lvv a pour coefficient de corrélation un nombre négatif assez élevé (-0,489), mais un module très









A : Ellipses (70 % des spécimens) et droites de régression des mensurations par rapport à la longueur de la valve ventrale. -B: Variation de la longueur de la plaque delthyriale par rapport à la longueur de la valve ventrale. - C : Développement de l'aréa par rapport à la longueur de la valve ventrale dans les individus nom 1166, 1235, 1132. --D : Transformation théorique de l'aréa au cours de la croissance, d'après les moyennes de lc et de Ha à Lvv = 10 mm, = 30 mm, = 50 mm, suivant les droites de régression. --E : Variation de l'angle des lamelles dentaires par rapport à la longueur de la valve ventrale. - F : Variation du nombre de côtes radiaires, en lom au bord marginal à partir du sinus par rapport à la longueur de la valve ventrale.

• et I = Forme I; + et II = Forme II.

EXPLICATION DE LA FIGURE 32.

FIG. 32. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH). Ellipses (70 % des spécimens) et droites de régression des mensurations par rapport à la longueur de la valve ventrale. I = Forme I; II = Forme II.

faible (-0,002) qui montre que Ha/Lvv tend à diminuer avec la taille et que la croissance relative de Ha est inférieure à celle de Lvv; dans l'autre Forme, cette croissance relative est à peu près constante. La représentation de l'aréa déroulée, donnée par le rapport Ha/lc, est faite à la figure 32. La moyenne est supérieure et la droite de régression a pour module un nombre très faible et négatif (-0,003), contrairement à l'autre Forme.

Forme II. L'aréa ventrale est sensiblement plus courbée que dans l'autre Forme, cependant j'ai rencontré des spécimens dont l'aréa était plane mais dont la morphologie se rattachait sans aucun doute à la Forme II. Sa hauteur est proportionnellement plus faible que dans la Forme I (moyenne 9,680 mm). Son module est de 0,246 soit nettement inférieur; sa variabilité ($V_{Hs} = 36,043$) et son coefficient de corrélation r = 0,750 sont aussi nettement inférieurs. L'angle apical a pour moyenne 119°,515; il diminue avec la taille, son module a une valeur absolue approchant de celle de la Forme I mais il est de signe contraire (-0,289). Sa variabilité est voisine (V_{A.ap.}=13,004) de celle de la Forme I. La « surface » est nettement plus petite, elle n'atteint qu'une moyenne de 17,649. Sa variabilité est inférieure ($V_{\sqrt{H_{0} \times 10}}$ =29,021), mais son coefficient de corrélation est un peu plus bas (r=0,822). L'angle delthyrial varie du simple au triple suivant les individus. Son coefficient de corrélation positif est très faible (r=0,001). Son module l'est encore plus (0,0007). Le rapport Ha/Lvv a pour coefficient de corrélation un nombre beaucoup plus faible que dans la Forme I mais également négatif (r=0,014). La croissance relative de Ha est donc voisine de celle de Lvv. Le rapport Ha/lc a une moyenne nettement inférieure (0,295) à celle de l'autre Forme. Son coefficient de corrélation est positif et beaucoup plus élevé (r=0,229); son module est positif et également plus élevé que dans la Forme I.

R e m a r q u e s. — L'aréa dorsale n'est presque jamais accessible, elle est peu développée dans les deux Formes. Aucune observation ni aucune mesure ne sont possibles dans les spécimens que j'ai à ma disposition. L'aréa ventrale constitue un des éléments principaux de discrimination du dimorphisme. Les droites de régression de Ha s'écartent au fur et à mesure de l'accroissement de la taille. La différence des moyennes est hautement significative (t=6,365). Les droites de régression de A.ap. se croisent au point Lvv=57,752, A.ap.=113,915, ce qui tend à démontrer que dans la Forme I l'aréa a des bords concaves tandis que dans la Forme II les bords sont convexes puisque d'un côté A.ap. augmente et de l'autre il diminue. La différence des moyennes est hautement significative (t=5,599). Les droites de régression de A.del. sont trop voisines et la différence des moyennes n'est pas significative (t=0,283). Les droites de régression de $\sqrt{\text{Ha} \times \text{Ic}}$ sont subparallèles et la différence des moyennes est significative (t=4,963). Cette expression de la surface constitue un des moyens de discrimination parmi les meilleurs. Bien que A.ap. ait un t plus élevé, l'angle apical reste difficilement estimable à l'œil tandis que l'aréa se distingue plus aisément. Les rapports Ha/Lvv se croisent en dehors des dimensions habituelles, leurs coefficients de corrélation et leurs modules sont négatifs. La différence de leurs moyennes est hautement significative (t=16,350). Les rapports Ha/lc se croisent au point Lvv : 72,834, Ha/lc=0,348. Dans la Forme I, la croissance relative de Ha est un peu plus lente par rapport à lc que dans la Forme II. Les droites de régression de Ha/lc peuvent s'interpréter comme suit : dans la Forme II, l'aréa change au cours de la croissance et tend vers l'équilatéralité, dans la Forme I, au contraire, l'aréa s'abaisse et s'allonge. Ce phénomène est mis en relief par la transformation de l'angle apical. Toutes les mesures qui ont trait à l'aréa sauf A.del. ont des différences de moyennes significatives.

3. Deltidium. — Forme I. N'est pas conservé probablement à cause de sa minceur. Des traces sur quelques spécimens me permettent cependant d'affirmer son existence. Forme II. Il est composé de deux pièces qui se soudent rapidement au cours de la croissance. Le symphytium est arqué et fixé aux bourrelets deltidiaux qu'il enserre d'abord comme une mortaise pour s'appuyer ensuite uniquement dans les rainures deltidiales. Il ne semble pas y avoir de foramen.



FIG. 34. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH).
Coupes schématiques dans le spécimen nº 1199 (Forme II).
A : Coupe du crochet dans le plan de symétrie bilatérale.
B : Coupe perpendiculaire à A.
1 : sommet du crochet; 2 : cavité post-delthyriale; 3 : cavité deltidiale; 4 : symphytium;

1: sommet du crochet; 2: cavité post-deithyriale; 3: cavité deludale; 4: symphytum;
5: delthyrium; 6: plaque delthyriale ou callosité apicale; 7: lamelle dentaire; 8: cavité apicale latérale; 9: base de l'arc de la plaque delthyriale; 10: rainure hypodeltidiale;
11: bourrelet deltidial; 12: rainure deltidiale; 13: aréa ventrale.

Le symphytium apparaît souvent comme formé de plusieurs pièces imbriquées à la manière des tuiles d'un toit. En réalité cet organe croît comme les autres et s'allonge régulièrement au moyen d'apports équidistants identiques aux microcostules. Les bourrelets parfois suivis de sillons profonds sont comparables, à mon avis, à ceux que l'on observe sur les valves et sur l'aréa, ils sont dus à des épaississements testaires qui traversent la coquille entière et dont l'origine est attribuable à des arrêts de croissance.

4

4. Sinus et bourrelet.

Forme I. Le sinus est en général large et peu profond, de section arrondie. L'angle du sinus et l'angle du bourrelet augmentent graduellement avec l'âge. Leurs modules sont respectivement de 0,173 et 0,074. Leurs droites de régression se croisent au point Lvv = 49,708, A.b., A.s. $= 32^{\circ},843$. La variabilité du sinus est plus importante que celle du bourrelet $(V_{A.s.} = 16,655, V_{A.b.} = 13,871)$. La présence d'un bourrelet dans le sinus, qui est caractéristique de l'espèce, n'est pas constante; le bourrelet dans le sinus est inexistant dans le jeune âge et n'apparaît que vers Lvv = 25-30 mm. La languette sinale est généralement bien marquée, avec un contour soit arrondi, soit faiblement angulaire, variant fortement suivant les individus ainsi que l'avait déjà constaté J. Gosseler (1894, p. 42).

Forme II. Le sinus est en général assez large, peu profond, bien limité, de coupe arrondie. L'angle du sinus et du bourrelet varient beaucoup suivant les individus, mais leurs coefficients de variation sont voisins ($V_{A.s.} = 16,006$, $V_{A.b.} = 15,986$). Le bourrelet dans le sinus n'est pas constant; inexistant dans le jeune âge, il n'apparaît que vers Lvv = 25-30 mm. Le bourrelet dorsal est en général peu élevé, assez étroit, et la languette sinale a un contour arrondi ou faiblement angulaire. Elle est peu apparente.

Remarques. — Les moyennes sont respectivement voisines dans chacune des Formes, un peu supérieures dans la première. Dans les deux Formes, les droites de régression A.s. et A.b. se croisent au point Lvv=49,708, A.s., A.b.=32°,843 pour la première et au point Lvv = 34,554, A.s., A.b. $= 27^{\circ},277$ pour la seconde. Les coefficients angulaires sont positifs dans la Forme I et négatifs dans la Forme II. Dans la première, les angles tendent à augmenter avec la croissance; dans la seconde, ils tendent à diminuer. Ce phénomène est comparable à celui qui modifie l'angle apical. Dans la Forme I, dont la croissance porte surtout dans le sens de la largeur, les côtes bordières du sinus comme les sillons bordiers du bourrelet ne restent pas rectilignes et deviennent concaves. Dans la Forme II, l'accroissement de la taille se poursuit, au contraire, dans le sens de la longueur, les côtes bordières du sinus et les sillons bordiers du bourrelet deviennent convexes, ce qui a pour effet de diminuer l'angle du sommet. Les droites de régression de A.s. se croisent au point Lvv=18,742, A.s.=27°,484 ce qui montre que là aussi il y a inversion d'une Forme à l'autre. Pour A.b., la jonction se produit au point Lvv = -0.350 soit en dehors des possibilités. La différence entre les moyennes est significative pour A.s. (t=4,667) et pour A.b. (t=7,754). Ces mesures sont donc discriminatoires mais non utilisées pour la même raison que A.ap. à cause de la difficulté d'estimation de l'angle.

5. Macrosculpture.

Forme I. Les valves sont ornées de côtes radiaires, de section arrondie, simples sur les flancs, bifurquées dans le sinus et sur le bourrelet. Je n'ai rencontré que deux cas (n^{\circ} 1165 et 1156) de bifurcation de côtes sur les flancs. Dans le n^{\circ} 1165, la bifurcation se fait par dichotomie, visible sur quatre côtes, à Lvv=25 mm, sur le flanc droit de la valve ventrale près de la côte bordière du sinus. Dans deux côtes la bifurcation se fait plutôt vers la droite et dans les deux autres, la division se fait plutôt vers la gauche. Dans le n^{\circ} 1156, sur le flanc gauche de la valve dorsale, trois côtes sont marquées d'un sillon peu profond dénotant une tendance à la dichotomie. Le sillon médian commence à 36 mm du crochet dorsal, se prolonge jusqu'au bord marginal sans toutefois amener une séparation des éléments, sans doubler la côte. Le spécimen figuré par J. Gosseler (1894, pl. VI, fig. 64) possède également cette particularité, mais il s'agit d'un moule interne. Malgré la grande taille de ce spécimen, le dédoublement des côtes ne s'opère en aucun endroit. La dichotomie des côtes sur les flancs est donc rare et accidentelle.

DES CYRTOSPIRIFER DU FRASNIEN DE LA BELGIQUE

L'ornementation du sinus et du bourrelet étant mal conservée, aucune observation systématique n'a pu être entreprise. La macrosculpture du sinus et du bourrelet est plus fine par suite de la multiplication des côtes. J'ai constaté que toutes les multiplications se font par dichotomie et non par intercalation, ceci pour autant que j'aie pu les observer. Leur nombre et leur position dépend uniquement de l'individu.

Forme II. La macrosculpture n'est guère différente de celle de l'autre Forme. Les côtes radiaires sont de section arrondie, simples sur les flancs, dichotomisées dans le sinus et sur le bourrelet. Ces dernières sont plus fines que sur les flancs.

R e m a r q u e s. — Portés sur graphique, les dénombrements des côtes, en 1 cm au bord marginal, offrent deux séries de points qui bien qu'étant voisines, caractérisent dans une certaine mesure les deux Formes. On constate d'abord que le nombre de côtes en 1 cm diminue avec l'âge, ce qui est normal puisqu'elles s'élargissent; ensuite les points relatifs à la Forme II sont situés un peu plus haut. On peut en conclure qu'à Lvv égal le nombre de côtes serait plus grand dans la Forme II que dans la Forme I.

6. Microsculpture.

a) Sur les valves. La plupart des spécimens sont décortiqués et la microsculpture n'est visible que sur quelques fragments de coquilles. Elle se compose de microcostules concentriques de croissance et de petits tubercules qui ornent le sommet des côtes radiaires seulement. Les espaces intercostaux ne semblent pas porter de microcostulation radiaire. Cependant, certains spécimens montrent des traces attribuables à des costules pseudòradiaires mais le nombre d'observations est insuffisant. Les tubercules sont allongés, irrégulièrement disposés, avec une densité d'environ 10 par mm² dans le spécimen n° 1142, vers Lvv=25 mm (évaluation). Dans le Forme I, les coquilles sont en général si fortement décortiquées que le test a presque complètement disparu et qu'il ne reste plus que le moule interne.



FIG. 35. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH). Microsculpture d'après le spécimen nº 1142 (Forme II).

b) Sur l'aréa ventrale. La microsculpture de l'aréa est la même dans les deux Formes. Elle se compose d'une double costulation, l'une longitudinale ou d'accroissement, l'autre transversale. Les microcostules de croissance, visibles sur les lamelles imbriquées parallèles au bord cardinal, traversent toute la surface de l'aréa et la couvrent entièrement. Elles sont homologues des microcostules des valves. La costulation transversale est constituée par de fines côtes qui s'accouplent au cours de la croissance pour former une costule plus grosse, elle-même s'accouplant avec une semblable et ainsi de suite. Le nombre de microcostules transversales diminue avec l'accroissement de l'aréa. Les costules transversales n'occupent pas toute la surface de l'aréa, elles s'estompent vers le bord externe en laissant ainsi tout le long de ce bord une zone ne portant que la costulation longitudinale. Ce caractère est très visible dans le genre Syringothyris où il a été considéré comme une particularité générique. R e m a r q u e s. — Par suite de son inaccessibilité, l'aréa dorsale n'a pas été étudiée au point de vue de la microsculpture. Quelques fragments examinés portent une double costulation comparable à celle de l'aréa ventrale.

Morphologie interne.

1. Plaque delthyriale. — Forme l et Forme II. La plaque delthyriale est courte, concave, profondément engagée entre les lamelles dentaires, peu épaisse et ne tendant guère à passer à une callosité apicale. La cavité post-delthyriale reste largement ouverte. Dans la Forme II, un certain épaississement comparable à une callosité apicale peut se présenter dans la région du crochet. Le cas semble assez rare et dû à la grosseur des lamelles dentaires et du test de la valve. La plaque delthyriale naît à la pointe du crochet, se prolonge par l'arc delthyrial le long des lamelles dentaires. Son épaisseur, mesurée sur un individu spécialement préparé à cet effet (Lvv = 45-50 mm), est de 1,4 mm. Sa longueur a été mesurée sur une série de spécimens. L'examen du graphique révèle, pour la plaque delthyriale, une croissance régulière et continue. J'ai observé que certaines plaques portent des épaississements concentriques analogues à ceux qui affectent la macrosculpture des valves et de l'aréa.



FIG. 36. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH).
Coupe médiane dans le plan de symétrie bilatérale, montrant la plaque delthyriale, d'après les spécimens nº 3449 (Forme I) et nº 3458 (Forme II).
1: sommet du crochet; 2: aréa; 3: cavité post-delthyriale; 4: delthyrium ou cavité deltidiale; 5: place de la callosité apicale; 6: plaque delthyriale.

R e m a r q u e s. — La pointe du crochet étant souvent altérée et la plaque delthyriale courte, il arrive que l'existence de celle-ci peut être mise en doute. Dans ce cas, il suffit de retrouver sur les faces 'internes des lamelles dentaires un bombement qui les rapproche et qui n'est autre que la base de l'arc de la plaque delthyriale. La croissance de la plaque delthyriale semble un peu plus rapide dans la Forme I que dans la Forme II. Le nombre d'observations est insuffisant pour pouvoir l'affirmer.

2. La melles dentaires. — L'étude de la variation des lamelles dentaires dans un grand nombre d'individus est difficile parce que le dessin du profil exige la destruction du test ou l'ablation d'une cavité apicale latérale. Mes observations se limitent à peu d'individus.

Forme I. Les lamelles dentaires sont bien développées, larges, longues, minces et faiblement divergentes. L'arc basal est peu échancré et se termine à environ 1/3 à 1/2 de Lvv. L'épaisseur maximum est atteinte près du crochet.

Forme II. Les lamelles dentaires sont plus étroites, un rien plus courtes, plus épaisses et leur arc basal est plus échancré que dans la Forme I. Bien développées, elles sont un peu plus divergentes et s'étendent sur une longueur de 1/5 à 1/2 de Lvv.

Remarques. — D'après le graphique, la croissance des lamelles dentaires est continue et un peu plus lente que Lvv. L'angle de divergence diminue avec l'âge, ce qui provient d'un phénomène semblable à celui qui se passe pour l'angle apical, pour l'angle du sinus et du bourrelet. Dans les stades jeunes, les lamelles dentaires font entre elles un angle qui semble constant mais qui en réalité diminue par suite de la tendance au parallélisme. Les lamelles dentaires portent, à leur partie supérieure près de l'aréa, une concavité parallèle au plateau cardinal : la rainure hypodeltidiale. Sous cette rainure existe un bourrelet large et mal défini, peu développé dans la Forme I mais qui atteint des dimensions telles qu'il rétrécit le delthyrium dans la Forme II.



FIG. 37. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH).
Apophyse articulaire (d'après le spécimen nº 3445) Forme I.
A : Vue de trois quarts (schéma). — B : Profil perpendiculaire au plateau cardinal.
1 : plateau cardinal; 2 : rainure deltidiale; 3 : bord cardinal; 4 : épaississement;
5 : bourrelet deltidial; 6 : rainure hypodeltidiale; 7 : apophyse articulaire (probablement fragmentaire); 8 : lamelle dentaire.

3. A pophyses articulaires. — Les apophyses articulaires, situées à l'extrémité des bourrelets deltidiaux, sont rarement observables. Leur dégagement, quand il est possible, est toujours délicat et on n'est jamais certain de ne pas les avoir entamées au cours de cette opération. Par contre, les bourrelets deltidiaux sont plus accessibles, surtout lorsque l'aréa est élevée. Ils sont le reflet des apophyses précédentes et couverts de stries d'accroissement qui en rappellent le contour. Celles-ci n'apparaissent guère que sous immersion d'huile de paraffine et au grossissement $\times 25$.

Forme I. Le bourrelet deltidial gît entre une rainure deltidiale étroite et peu profonde, de section arrondie, et une rainure hypodeltidiale plus étroite et plus profonde que dans la Forme II. Le bourrelet deltidial est arrondi et mince. Les stries d'accroissement décrivent une courbe elliptique allongée que j'ai retrouvée dans plusieurs spécimens. Elle constitue peut-être une caractéristique de la Forme, mais le nombre des observations est insuffisant pour l'affirmer. Le plateau cardinal est relié à la lamelle dentaire par un épaississement tangent qui arrondit l'angle renforçant ainsi la base du bourrelet deltidial.



FIG. 38. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH).
Apophyse articulaire (d'après le spécimen nº 1410) Forme II.
A: Vue de trois quarts (schéma). — B: Profil perpendiculaire au plateau cardinal.
1: plateau cardinal; 2: rainure deltidiale; 3: bord cardinal; 4: épaississement;
5: bourrelet deltidial; 6: rainure hypodeltidiale; 7: apophyse articulaire (probablement fragmentaire); 8: lamelle dentaire.

Forme II. D'après le spécimen n° 1410 et les stries d'accroissement d'autres individus, les apophyses articulaires sont plus fortes, arrondies. La rainure deltidiale est étroite et profonde, de section allongée. La rainure hypodeltidiale est profonde mais de section largement arrondie. Le bourrelet deltidial semble plus épais que dans la Forme I. Les stries d'accroissement sont subcirculaires et se distingueraient par ce caractère de celles de l'autre Forme.

Cavités glénoïdes. La charnière est constituée par une gaine s'étendant depuis le processus cardinal jusqu'au bas de l'aréa dorsale en longeant l'arête brachiophorienne. A la hauteur des cruras cette gaine s'élargit pour y loger l'apophyse articulaire. Au-delà des cruras le repli inférieur de la gaine diminue, finit par se résorber pour ne laisser qu'une rainure largement ouverte dans laquelle se place le bord cardinal ventral. Malgré la variabilité de l'aspect des coupes, la disposition des organes reste la même pour les deux Formes.

4. Myoglyphes. — Les bonnes empreintes musculaires relevées sur des individus décortiqués sont très rares et nécessitent une longue et délicate préparation. Le détail de la structure est presque toujours détruit. Ici encore, le nombre d'observations est limité.

a) Ventral. Forme I. Le myoglyphe ventral est très allongé et presque entièrement compris entre les lamelles dentaires. Le pédonculaire médian, fortement développé, occupe à peu près la moitié supérieure de tout l'ensemble et est divisé en deux parties par une petite crête médiane qui se prolonge le long des adducteurs jusqu'à l'extrémité du champ. Les diducteurs accessoires sont peu développés par rapport aux autres muscles. Ils sont limités à leur base par un arc qui s'arrête près de la pointe du pédonculaire médian. Les pédonculaires ventraux sont largement développés, ils s'étendent du côté intérieur jusqu'à mi-hauteur des



FIG. 39. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH).
Coupes successives dans la valve dorsale (schéma d'après plusieurs individus) dans un plan parallèle au plan de symétrie bilatérale. Valables pour les deux Formes.
1 : aréa dorsale; 2 : cavité glénoïde; 3 : fragment de crura; 4 : bourrelet deltidial; 5 : épaississement; 6 : apophyse articulaire; 7 : crura.

adducteurs antérieurs et du côté extérieur jusqu'à l'extrémité du champ. Ils sont limités à leur base par un arc très ouvert. Les diducteurs principaux ont à peu près la même étendue que les diducteurs accessoires.

Forme II. La disposition des muscles est la même que dans l'autre Forme et leurs grandeurs relatives sont semblables. Le myoglyphe ventral dépendant essentiellement de la longueur et de la divergence des lamelles dentaires, les variations individuelles sont nombreuses. Cependant, en général, le myoglyphe ventral de la Forme II est plus court, plus large et à extrémité plus arrondie par suite de la légère courbure des lamelles dentaires.

R e m a r q u e. — La microsculpture ne subsiste qu'à l'état de traces, elle paraît suivre le schéma général pour chacun des muscles, avec quelques variations individuelles.

b) Dorsal. Forme I. Le myoglyphe dorsal est presque aussi étendu que le ventral. Il est également allongé et divisé en deux par un petit sillon médian. Les adducteurs postérieurs sont bien développés et occupent environ la moitié de la surface du champ. Ils limitent les adducteurs antérieurs sur les trois quarts de leur longueur. Ils sont bordés extérieurement par un sillon étroit, plat, et divisés par la grosse côte médiane arquée, aux limites indécises. Les adducteurs antérieurs sont très allongés et comportent une partie supérieure lisse de forme ovale d'une longueur d'un peu plus du tiers de la longueur totale et une partie inférieure de contour arrondi portant la double ornementation radiaire et transversale. Le processus cardinal est large et épais, fortement développé, faiblement arqué. Les pédonculaires dorsaux ont leurs points d'attache sous l'arête brachiophorienne dans deux fossettes à limites confuses paraissant striées longitudinalement.

Forme II. Le myoglyphe semble peu différent de celui de la Forme I. Les dimensions sont les mêmes, tout au plus serait-il un peu plus long. Le processus cardinal est plus petit, moins allongé, proportionnellement plus épais. Les pédonculaires dorsaux ont des points d'attache semblables à ceux de l'autre Forme, ils paraissent un peu plus petits et moins profonds.



FIG. 40. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH). Myographie d'après plusieurs individus.
A : Myoglyphe ventral; 1 : lamelle dentaire; 2 : crête médiane du pédonculaire;
3 : pédonculaire médian; 4 : diducteur accessoire; 5 : pédonculaire ventral;
6 : adducteurs; 7 : diducteur principal.
B : Myoglyphe dorsal; 8 : diducteur accessoire; 9 : processus cardinal; 10 : diducteur principal; 11 : adducteur postérieur; 12 : adducteur antérieur.

5. Empreintes ovariennes. — Un seul spécimen décortiqué montre des empreintes ovariennes (n° 1176, Forme II). Elles consistent en une multitude de fossettes (petits tubercules coniques sur le moule interne) situées de part et d'autre des lamelles dentaires, disposées sans ordre avec une densité de 5 à 7 par mm². Leur diamètre diminue du crochet à la périphérie.

6. Empreintes vasculaires. — Aucune empreinte de ce genre n'a été observée ni dans la Forme I ni dans la Forme II.

7. A p p a r e i l b r a c h i a l. -a) Cruras. Forme I. Les cruras sont constitués par des lamelles triangulaires, longues, situées sous les empreintes des pédonculaires dorsaux, légèrement concourantes, se recourbant un peu vers l'intérieur avant leur rattachement au spiralium.

Forme II. Ces organes que je n'ai pu voir qu'en coupes paraissent proportionnellement plus épais. Ils doivent accuser une assez forte courbure, car malgré des polissages répétés, je ne suis pas parvenu à les avoir en entier dans le plan de la section.

b) Spiralium. Forme I. Le spiralium se compose de deux cônes ouverts à la base et à sommet dirigé vers l'extérieur. Leurs axes font entre eux un angle d'environ 80°. Le diamètre à la base est de 11 mm dans le spécimen n° 3451 et de 5-6 mm à la pointe. La longueur du cône est de 22 mm et le nombre de spires atteint 24-25 par cône (Lvv=40-50 mm). Les spires sont rubanées, à côté arrondi vers l'intérieur, pointu, effilé vers l'extérieur. Leur section augmente avec le diamètre de la spire et près des cruras le ruban est plus arrondi et montre qu'il est composé de deux couches.



FIG. 41. — Cyrtospirifer orbelianus (H. ABICH).
Conchyliographie de la valve dorsale du spécimen nº 3454 (Forme I).
1 : crochet dorsal; 2 : processus cardinal; 3 : aréa dorsale; 4 : notothyrium;
5 : myoglyphes des muscles pédonculaires dorsaux; 6 : cavité glénoïde;
7 : cruras; 8 : début de spire.

Forme 11. Les axes des cônes font entre eux un angle de 60° environ. Leur diamètre à la base pour un spécimen dont Lvv peut être évalué à 50-60 mm est de 12 mm et au sommet de 3,5 mm. Les cônes ont une longueur de 20 mm environ et se composent de 20 spires rubanées de structure semblable à celle de la Forme I.

R e m a r q u e. — Le nombre des spires semble, à Lvv égal, plus élevé dans la Forme I que dans la Forme II. Ceci n'est qu'une simple constatation qui mériterait vérification dans l'avenir.

Discrimination des Formes I et II. — Dans Cyrtospirifer orbelianus la discrimination des Formes se fait aisément à vue dans la plupart des cas. Je résume ci-après les caractères qui établissent la séparation.

Forme I : Contour allongé — aréa élevée peu courbée — lamelles dentaires courtes fortement divergentes — bourrelet deltidial avec lignes de croissance en ellipse — lt/Hvd plus élevé.

Forme II : Contour arrondi, aspect globuleux — aréa moins élevée et généralement plus courbée — lamelles dentaires longues et moins divergentes — bourrelet deltidial avec lignes de croissance subcirculaires — lt/Hvd plus bas. Rapports et différences. — Cyrtospirifer orbelianus se distingue des Formes II des espèces grabaui, verneuili et monticolaformis par son aréa plus élevée et moins courbée, par son sinus avec bourrelet. Il se sépare de canaliferus par ses côtes plus minces, simples sur les flancs, de supradisjunctus et de malaisei par ses côtes simples et plus grosses.

Discussion des citations. — Les types figurés par II. Ависн comprennent trois spécimens appartenant typiquement à la Forme II (pl. I, fig. 2 et 3; pl. II, fig. 4) et un spécimen qui se rapproche de la Forme I. Ils sont faiblement brachythyrides et à crochet recourbé. Le spécimen de la planche II, figure 5 est nettement plus large, mégathyride avec une aréa proportionnellement plus grande.

J. GOSSELET a figuré (1880, pl. 4, fig. 4) un individu dont l'aspect rappelle la Forme I par son allongement faible et son aréa probablement peu courbée. A remarquer la présence d'un deltidium. La figure 61, planche 6 de J. Gosselet (1894, A) est un spécimen particulier qu'il faut cependant classer dans la Forme II par sa brachythyridie. Il s'en éloigne par sa grande aréa plate. Le spécimen de la figure 60, dont la représentation est insuffisante, se rapproche de la Forme I par son allongement mais s'en distingue par sa brachythyridie, son aréa basse et courbée. Les figures 63, 64, 65 appartiennent à la Forme I. L'aréa de la figure 63a est typique de la Forme I en Belgique. Le spécimen de la figure 64, a et b est un représentant gérontique typique de la Forme I. Il est à remarquer que les côtes ont une tendance à la bifurcation, mais il faut tenir compte qu'il s'agit d'un moule interne et que la dichotomie n'est qu'apparente. La figure 67, planche 7 pourrait ne pas être un Cyrtospirifer aperturatus mais plutôt un Cyrtospirifer orbelianus. J. Gossellet l'a attribué à la première espèce à cause de la dichotomie costale visible sur le flanc gauche de la valve dorsale, de l'absence de languette sinale trapézoïde et de bourrelet dans le sinus. Pour ma part, cette bifurcation serait accidentelle. Dans Cyrtospirifer aperturatus, la multiplication affecte presque toutes les côtes, ce qui n'est pas le cas ici. D'autre part, la languette sinale n'offre pas toujours la forme trapézoïde et le bourrelet dans le sinus n'est pas toujours nettement visible.

G. GÜRICH a considéré Cyrtospirifer orbelianus comme une variété de Spirifer Archiaci. La figure 3, a, b et c rappelle, en effet, les caractères de la Forme II de Cyrtospirifer orbelianus, mais la figuration est insuffisante. Le spécimen présente une mégathyridie assez accusée.

L'individu de la planche XI, figure 12, attribué par F. R. C. REED à Cyrtospirifer orbelianus à cause du bourrelet dans le sinus, est le seul spécimen complet. Il est difficile de juger sur une figuration insuffisante s'il s'agit bien d'un orbelianus, ce qui est possible, et à quelle Forme il appartient.

W. PAECKELMANN a repris l'idée de G. GÜRICH que Spirifer orbelianus serait une variété de Spirifer verneuili, mais il exclut les types de l'espèce figurés par H. ABICH parce que ceux-ci ont un deltidium et appartiennent pour lui au sous-genre Cyrtiopsis.

Répartition stratigraphique. — En Belgique, Cyrtospirifer orbelianus semble apparaître à la base du Frasnien. Il devient fréquent et dominant à la base du Frasnien moyen (F2a) où il constitue avec d'autres espèces de même taille un ensemble que J. Gosseler (1894, p. 43) a appelé la « zone des monstres ». Il traverse tout le Frasnien, mais se fait de plus en plus rare et semble disparaître au Frasnien supérieur. Il a été signalé en France par J. Gosseler (1894, p. 43) à Beaulieu, près de Ferques et à Cambresèque par E. RIGAUX (1908, p. 15) dans la base du Frasnien.

Le fossile publié par G. GÜRICH (1903, pl. XIV, fig. 3, a-e) et dont il fait une variété de Spirifer Archiaci provient du Dévonien supérieur (Frasnien moyen) de Debnik près de Cracovie.

F. R. C. REED (1922, pl. XI, fig. 12 et 12a) signale Cyrtospirifer orbelianus dans le Dévonien supérieur de Chitral (Inde).

DES CYRTOSPIRIFER DU FRASNIEN DE LA BELGIQUE 57

		1				
x	x	σ	σ^2	v	r	$r \frac{\sigma_x}{\sigma_{Lev}}$
Forme I Nombre d'individus : n = 120.						
Hvd	23,275	9,046	81,832	38,865	0,965	0,560
\mathbf{Et}	24,441	10,824	117,163	44,285	0,969	0,673
Evv	16,233	6,578	43,270	40,521	0,941	0,397
Evd	8,291	4,397	19,339	52,944	0,938	0,264
lt	40,333	16,038	257,239	39,763	0,954	0,981
Ic	38,783	15,501	240,303	39,968	0,935	0,930
lt/Hvd	1,735	0,157	0,038	11,236	0,075	0,0007
Ha	13,858	5,618	31,554	40,539	0,903	0,325
A.ap.	108,600	13,038	170,006	12,005	0,277	0,231
$\sqrt{\mathrm{Ha} \times \mathrm{lc}}$	23,102	9,102	83,855	39,400	0,941	0,549
A.del.	36,118	5,783	33,443	16,011	0,015	0,005
Ha/Lvv	0,415	0,081	0,006	19,518	0,489	0,002
Ha/lc	0,361	0,059	0,003	16,341	0,088	0,0003
A.s.	30,266	5,041	25,412	16,655	0,535	0,173
A.b.	31,733	4,402	19,378	13,871	0,264	0,074
Forme II. — Nombre d'individus : $n = 97$.						
Hvd	24,536	6,668	44,475	27,175	0,899	0,564
Et	25,680	8,083	65,330	31,475	0,961	0,730
Evv	15,422	4,543	20,635	29,456	0,906	0,387
Evd	10,257	3,864	14,933	37,669	0,934	0,339
lt	35,268	8,113	65,825	23,003	0,907	0,692
le	32,639	8,292	68,766	25,405	0,791	0,617
lt/Hvd	1,457	0,141	0,020	9,676	0,386	0,005
Ha	9,680	3,489	93,710	36,043	0,750	0,246
A.ap.	119,515	15,542	241,569	13,004	0,198	0,289
$\sqrt{\mathrm{Ha} \times \mathrm{lc}}$	17,649	5,122	26,235	29,021	0,822	0,396
A.del.	35,852	7,807	60,946	21,775	0,001	0,0007
Ha/Lvv	0,252	0,061	0,003	24,206	0,014	0,00008
Ha/le	0,295	0,071	0,005	24,007	0,229	0,001
A.s.	27,226	4,358	19,000	16,006	0,032	0,013
A.b.	27,072	4,328	18,734	15,986	-0,129	-0,052

PARAMÈTRES STATISTIQUES.



FIG. 42. — Cyrtospirifer malaisei (J. GOSSELET).
Variation des mensurations par rapport à la longueur de la valve ventrale.
A : Variation du nombre de côtes radiaires en lcm au bord marginal à partir du sinus, par rapport à la longueur de la valve ventrale.
et I = Forme I; + et II = Forme II.

DES CYRTOSPIRIFER DU FRASNIEN DE LA BELGIQUE

Cyrtospirifer malaisei (J. Gosselet, 1894). (Pl. II, fig. 9 à 16.)

Liste des citations.

1894 A. Spirifer Malaisi J. GOSSELET, p. 47, pl. VII, fig. 70-72. 1908. Spirifer Malaisi E. RIGAUX, p. 15. 1914. Spirifer Malaisi H. KLÄHN, p. 18. 1941. Spirifer malaisei E. MAILLIEUX, p. 5. 1942. Spirifer (Cyrtiopsis) malaisi W. PAECKELMANN, p. 157, pl. 8, fig. 1, fig. 71, p. 158. 1942. Spirifer (Cyrtiopsis) n. sp. aff. malaisi W. PAECKELMANN, p. 158, fig. 72, p. 159.

D i a g n o s e . — Cyrtospirifer dimorphe à contour arrondi, généralement brachythyride, atteignant une grande taille; aplati à grande aréa ou globuleux à aréa plus petite. Bourrelet dorsal à peine marqué, sinus peu profond. Côtes radiaires arrondies très fines et très nombreuses, se multipliant par dichotomie et par intercalation sur toute la surface. Plaque delthyriale courte, mince, sans callosité apicale. Lamelles dentaires longues et épaisses. Microcostulation concentrique festonnée.

Description.

1. Valves. Le contour de la coquille est très variable et passe de la forme carrée à la forme polygonale. Il tend à s'arrondir ainsi que le montre le rapport lt/Hvd. La brachythyridie est générale. La valve ventrale est toujours plus profonde que la dorsale (sauf un seul cas où Evv = Evd, spécimen n° 4056). La hauteur de la valve dorsale croît régulièrement et à la même vitesse dans les deux Formes.

R e m a r q u e s. — L'espèce est rare. Les observations n'ont porté que sur un nombre restreint d'individus, rendant toute statistique impossible. Le type de l'espèce me paraît anormalement mucroné, si je le compare avec ceux que j'ai étudiés et qui sont tous brachytyrides. Ce spécimen est certainement exceptionnel par sa mucronation comme aussi par la forte courbure de son aréa. Les spécimens que j'ai eus sous la main sont assez mal conservés et paraissent parfois déformés, leurs mesures ne sont pas rigoureuses.

2. A r é a . — Forme I. L'aréa ventrale est peu développée, presque plate. Le crochet est droit, pointu, parfois légèrement courbé à son extrémité. La croissance de l'aréa ventrale est lente, son aire varie fortement avec les individus. Le rapport Ha/lc tend à diminuer avec l'âge. L'angle apical très variable est nettement inférieur à celui de l'autre Forme. Le rapport Ha/Lvv diminue avec l'accroissement de la taille et est supérieur à celui de la Forme II.

Forme II. L'aréa ventrale est moins élevée que dans l'autre Forme. Le rapport Ha/lc, bien que très variable suivant les individus, tend à augmenter avec l'âge contrairement à l'autre Forme. L'angle apical semble augmenter d'abord pour diminuer ensuite, il est en tout cas supérieur à celui de la Forme I. Le rapport Ha/Lvv est inférieur à celui de la Forme I et tend à augmenter avec l'accroissement de la taille. La « surface » $\sqrt{Ha \times Ic}$ est inférieure à celle de l'autre Forme.

L'aréa dorsale n'est guère observable. Elle paraît assez élevée et en surplomb sur la ventrale.

3. Deltidium. — Le deltidium n'est pas conservé. Cependant H. KLÄHN (1914, p. 18) signale qu'il existe et qu'il est perforé à son sommet par un petit foramen. Dans la figure 72 de W. PAECKELMANN (1942, p. 159) on voit également un deltidium perforé

d'une petite ouverture ronde à l'extrémité du crochet. La présence de ce foramen pourraît être due, pour ma part, au bris et au polissage naturel de l'extrémité du crochet, formant un petit trou rond ou ovale à bords lisses simulant parfaitement un foramen. Les trois spécimens récoltés dans F2e portent un deltidium bien conservé qui ne paraît pas présenter de foramen. Faute de matériel, je n'ai pas pu pousser l'étude de cet organe. W. PAECKELMANN (1942, p. 157) a placé l'espèce dans le sous-genre Cyrtiopsis à cause de la présence d'un deltidium.

4. Sinus et bourrelet. — Le sinus se présente sous forme d'une large dépression peu profonde sans limites précises. Le bourrelet dorsal est inexistant, principalement dans le jeune âge, il n'apparaît que dans le stade gérontique et ses limites sont confuses. L'angle du bourrelet n'est guère mesurable, celui du sinus paraît varier entre 25° et 38°.

Remarque. — Dans les spécimens de grande taille, le bord marginal forme une courte mais large languette sinale.

5. Macrosculpture. — Les côtes radiaires qui ornent les valves sont étroites, nombreuses, de section arrondie. Elles se multiplient par dichotomie et par intercalation sur les flancs, dans le sinus et sur le bourrelet. La dichotomie semble s'opérer vers Lvv=20 mm.

R e m a r q u e . — Il ne semble pas y avoir de différence dans la densité des côtes d'une Forme à l'autre. La diminution du nombre de côtes au bord marginal est ralentie à cause des dichotomies.

6. Microsculpture.

a) Sur les valves. L'ornementation pour autant que j'ai pu l'observer est simple et constituée uniquement par les lamelles concentriques de croissance dont les bords sont déchiquetés.



FIG. 43. — Cyrtospirifer malaisei (J. GOSSELET). Microsculpture d'après le spécimen nº 4048 (Forme I).

b) Sur l'aréa. La microsculpture de l'aréa est classique et se compose des microcostules longitudinales de croissance et des costules transversales. Ces dernières ne couvrent pas toute la surface de l'aréa et laissent une zone unicostulée le long des bords extérieurs. Leur conservation est trop mauvaise pour les dénombrer. L'aréa dorsale n'a pas été observée.

Morphologie interne.

1. Plaque delthyriale. — La plaque delthyriale est courte, mince, concave et ne présente aucune tendance à la callosité apicale. Elle est profondément située dans le delthyrium.

2. La melles dentaires. — Elles sont longues, épaisses, convergentes en coupe, faisant entre elles un angle d'environ 80° , et sur Lvv un angle de 20° à 42° .

L'arc basal interne est largement ouvert, donnant aux lamelles dentaires un aspect particulier.

R e m a r q u e . — Il semble qu'il n'y ait pas de différence entre les Formes I et II, tant pour la longueur des lamelles dentaires que pour leur angle sur Lvv. Le nombre d'observations est insuffisant pour en tirer conclusion.

3. A p o p h y s e s a r t i c u l a i r e s. — En coupe parallèle au plan de symétrie bilatérale, elles apparaissent arrondies et fortes. Les bourrelets deltidiaux n'ont pas été conservés. Il ne semble pas exister d'épaississement de raccord au plateau cardinal sous les apophyses articulaires. Les cavités glénoïdes sont larges et non recourbées. Leur base est mince et sans épaississement.



FIG. 44. — Cyrtospirifer malaisei (J. GOSSELET). Détails de la morphologie interne du spécimen nº 4052 (Forme I).
A : Coupe dans le plan de symétrie bilatérale, montrant la plaque delthyriale. —
B : Profil d'une lamelle dentaire. — C : Coupe transversale dans la région du crochet. — D : Coupe parallèle au plan de symétrie bilatérale, montrant l'articulation.
1 : aréa; 2 : cavité post-delthyriale; 3 : delthyrium; 4 : plaque delthyriale; 5 : arc basal; 6 : cavité apicale latérale; 7 : cavité glénoïde; 8 : apophyse articulaire; 9 : épaississement de raccord au plateau cardinal.

4. Myoglyphes.

a) Ventral. Mal conservé, il est serré entre les lamelles dentaires et allongé. Un petit myophragme médian se prolonge jusqu'à l'extrémité du myoglyphe. Les détails de structure ne sont pas visibles.

b) Dorsal. Le myoglyphe est étroit et allongé. Peu de détails restent visibles. Les adducteurs postérieurs sont longs et ont un développement presque égal à celui des adducteurs antérieurs. Le processus cardinal et les muscles pédonculaires dorsaux n'ont pas été observés.

A. VANDERCAMMEN. — ESSAI D'ÉTUDE STATISTIQUE

5. Empreintes ovariennes. — Non observées.

6. Empreintes vasculaires. — Non observées.

7. Appareil brachial.

a) Cruras. Imparfaitement observés en section polie (spécimen n° 4049, Forme I), les cruras paraissent assez forts, larges et très longs. Ils devaient être fortement courbés, d'abord divergents jusqu'à la moitié environ de leur longueur, puis convergents pour se rattacher au spiralium.

b) Spiralium. Dans le spécimen n° 4094 (Lvv=60.70 mm), les cônes spiraux font entre eux un angle de 98° environ. Ils se composent de 21 à 23 spires s'étendant sur 19 mm, avec des diamètres inférieur de 17 mm et supérieur de 13 mm. Le ruban spiral est normal, arrondi vers l'intérieur, effilé vers l'extérieur et composé de deux couches.

Discrimination des Formes I et II. — Dans Cyrtospirifer malaisei, la séparation des Formes est assez difficile à première vue à cause de la grande variabilité de la morphologie externe et particulièrement du contour.

Forme I : Contour allongé — aréa élevée, droite — angle apical faible.

Forme II : Contour plus arrondi (aspect globuleux) — aréa moins élevée, crochet recourbé — angle apical plus large.

En général, l'aréa suffit à distinguer les Formes. Un pointage de contrôle sur les graphiques $\sqrt{H_{Ha \times lc}}$, Ha/lc, Ha/Lvv et A.ap. décide lorsqu'il y a hésitation.

Rapports et différences. — Ainsi que le fait très justement remarquer W. PAECKELMANN (1942, p. 158), Cyrtospirifer malaisei a des affinités, d'une part, avec Cyrtospirifer supradisjunctus W. A. OBRUTSCHEW et, d'autre part, avec Cyrtospirifer bisinus (H. LE HON). Il se sépare du premier par ses côtes plus fines, un sinus plus profond, une aréa moins élevée et une microsculpture non épineuse. Il se distingue du second par l'absence d'un sinus dans le bourrelet dorsal et par la microsculpture.

Répartition stratigraphique. — D'après les Collections de l'Institut, Cyrtospirifer malaisei n'a été recueilli que dans le Frasnien moyen. Le type de l'espèce provient de Boussu-en-Fagne.

L'espèce a été signalée en France par E. RIGAUX (1908, p. 16) dans le Boulonnais où elle accompagne Cyrtospirifer orbelianus.

H. KLÄHN (1914, p. 18) et W. PAECKELMANN (1942, p. 158) l'ont trouvée dans les schistes de passage entre le Dévonien moyen et supérieur près de Walheim (Allemagne) en même temps que Cyrtospirifer supradisjunstus et Cyrtospirifer bisinus.

Cyrtospirifer supradisjunctus (W. A. OBRUTSCHEW, 1913).

(Pl. II, fig. 17 à 24.)

Liste des citations.

- 1913. Spirifer supradisjunctus W. A. OBRUTSCHEW, p. 46, pl. II, fig. 3 et 4.
- 1913. Spirifer Seminoi H. KLÄHN, p. 15, pl. 1, fig. 3, a-c. 1930. Spirifer (Cyrtospirifer) supradisjunctus D. NALIVKIN, p. 75, pl. 7, fig. 6, a-e.
- 1942. Spirifer (Cyrtospirifer) supradisjunctus; var. latisellata W. PAECKELMANN, p. 73, fig. 33; var. angustisellata W. PAECKELMANN, p. 73, fig. 32.



FIG. 45. — Cyriospirifer supradisjunctus (W. A. OBRUTSCHEW). Spécimens typiques reconstitués montrant le dimorphisme dans le stade gérontique. Forme I: 1, de face; 2, de profil. - Forme II: 3, de face; 4, de profil.

Diagnose. — Cyrtospirifer dimorphe à contour arrondi, équithyride ou brachythyride, aplati à grande aréa peu courbée ou globuleux à aréa moins élevée et plus courbée. Sinus peu profond, mal limité; bourrelet dorsal obsolète. Côtes radiaires fines nombreuses, arrondies, dichotomiques dans le sinus et sur le bourrelet, parfois sur les flancs. Plaque delthyriale longue et forte, lamelles dentaires épaisses, peu divergentes. Microsculpture concentrique festonnée, microépineuse.



FIG. 46. — Cyrtospirifer supradisjunctus (W. A. OBRUTSCHEW).
Variation des mensurations par rapport à la longueur de la valve ventrale.
A : Variation du nombre de côtes radiaires en lcm au bord marginal à partir du sinus, par rapport à la longueur de la valve ventrale.
et I = Forme I; + et II = Forme II.

Description.

1. V a l v e s. — Forme I. Le contour allongé dans le jeune âge tend à s'arrondir. La valve ventrale reste plus profonde que la dorsale. La largeur cardinale augmente plus rapidement que la largeur totale de sorte que l'ensemble de la coquille tend vers l'équithyridie et un contour circulaire (le rapport lt/Hvd diminue nettement avec l'accroissement). La valve dorsale accuse généralement une courbure plus forte que la valve ventrale. Le crochet est toujours pointu et droit, non recourbé sur lui-même.

Forme II. Le contour est arrondi, l'aspect plus globuleux que dans l'autre Forme. La valve ventrale est toujours plus profonde que la dorsale et la différence tend à s'accentuer avec l'accroissement de la taille. La largeur cardinale augmente plus rapidement que la largeur totale comme dans la Forme I. Le rapport lt/Hvd reste constant au cours de la croissance, au moins dans les limites étroites (1,44-1,40). La valve ventrale est plus courbée que la dorsale à cause du crochet pointu qui retombe sur l'aréa, principalement dans le stade gérontique.

R e m a r q u e s. — L'espèce étant rare, les observations n'ont porté que sur un nombre très limité d'individus rendant ainsi les calculs statistiques inutilisables, je me suis donc contenté de porter les mensurations sur graphique. La différenciation entre les deux Formes se fait aisément à vue. Elle est encore plus facile lorsqu'on peut placer les spécimens dans une série. La hauteur et la courbure de l'aréa, le contour et l'épaisseur totale constituent les éléments principaux de la discrimination.

2. A r é a . — Forme I. L'aréa ventrale est assez élevée et sa croissance est rapide. L'angle apical est variable mais reste cependant limité entre 113° et 128° dans les spécimens mesurés. L'angle delthyrial, au contraire, varie avec l'individu (31° à 57°). L'aréa dorsale est peu élevée, à bords subparallèles.

Forme II. L'aréa ventrale est proportionnellement moins élevée que dans l'autre Forme. Sa croissance est moins rapide. L'angle apical est très variable mais reste limité entre 113° et 141° dans les spécimens mesurés. L'angle delthyrial est généralement plus élevé que dans l'autre Forme (45° et 65°). L'aréa dorsale est peu élevée, pratiquement inobservable.

R e m a r q u e s. — Malgré la différence dans le développement de l'aréa, l'angle apical est grand et conserve des valeurs semblables dans les deux Formes. Il en est de même pour l'angle delthyrial qui varie suivant les individus mais qui reste dans une marge de variabilité normale. La « surface » $\sqrt{\text{Ha} \times \text{lc}}$ a une croissance régulière dans les deux Formes. Ses valeurs sont nettement inférieures dans la Forme II. Le rapport Ha/Lvv bien que très variable est également inférieur dans la Forme II. Quant au rapport Ha/lc, son extrême variabilité lui enlève toute signification.

3. Deltidium. — N'est pas conservé. Il n'a laissé que des traces trop fragmentaires que pour en faire l'étude.

4. Sinus et bourrelet. — Forme I. Le sinus est en général peu profond et mal limité. Son angle tend à diminuer avec l'âge. Il est le plus souvent inférieur à l'angle du bourrelet. Le bourrelet est peu élevé et parfois inexistant dans les individus jeunes. L'angle du bourrelet est variable mais tend cependant à diminuer avec l'accroissement de la taille. Le bord marginal affecte souvent une simple courbe à l'emplacement du sinus mais dans certains spécimens âgés le bourrelet s'élève suffissamment pour former une languette sinale large et à bord arrondi.

A. VANDERCAMMEN. — ESSAI D'ÉTUDE STATISTIQUE

Forme II. Le sinus est large, peu profond et à limites confuses. Son angle tend à diminuer un peu avec l'âge, il est presque constant. Dans tous les spécimens mesurés l'angle du bourrelet est plus élevé que celui du sinus. Le bourrelet dorsal est large, peu élevé et presque inexistant dans les individus jeunes. Son angle marque également une tendance à la diminution avec l'âge. La languette sinale est courte et constituée par une simple inflection arrondie du bord marginal.

R e m a r q u e s. — Dans le stade gérontique, il y a formation d'une courte languette sinale. L'angle du sinus est généralement inférieur à celui du bourrelet. Les angles du sinus et du bourrelet sont moins grands dans les spécimens mesurés de la Forme II que dans ceux de la Forme I. Ils marquent une tendance à la diminution dans la Forme I et semblent plus constants dans la Forme II.

5. Macrosculpture. — Les côtes radiaires sont minces, nombreuses, de section arrondie et présentent souvent une longue dépression médiane longitudinale due peut-être à une décortication partielle simulant une dichotomie. Les côtes sont généralement simples sur les flancs et se multiplient par dichotomie dans le sinus et sur le bourrelet. Lorsqu'il y a multiplication sur les flancs elle se fait par dichotomie, parfois par trifurcation et, pour autant qu'il m'a été donné de l'observer, jamais par intercalation.

Il semblerait que la costulation soit un peu plus fine dans la Forme II mais le nombre de mesures est nettement insuffisant pour l'affirmer.

Ornementation concentrique. Elle est fine et montre que le contour des valves change peu au cours de la croissance.



FIG. 47. — Cyrtospirifer supradisjunctus (W. A. OBRUTSCHEW). Microsculpture festonnée microépineuse d'après le spécimen nº 1242 (Forme II).

6. Microsculpture.

a) Sur les valves. La microcostulation concentrique de croissance est trop mal conservée pour être dénombrée. La microsculpture paraît constituée par des lamelles de croissance étroites et régulières déchiquetées à leur bord marginal et couvertes de microépines disposées radiairement mais sans ordre. L'aspect festonné est rarement conservé tandis que les microépines apparaissent après nettoyage du spécimen.

b) Sur l'aréa. La costulation transversale est forte, les costules sont élevées. Elles se réunissent deux à deux. Elles ne couvrent pas la surface entière de l'aréa et laissent une aire triangulaire unicostulée de part et d'autre près du bord extérieur. L'aréa dorsale n'a pas été observée par suite de sa mauvaise conservation.

Morphologie interne.

1. Plaque delthyriale. — Elle est longue et épaisse, concave et profondément située dans le delthyrium. Elle manifeste une tendance à la callosité apicale à l'âge gérontique. Elle paraît moins profondément située dans la Forme II.



FIG. 48. — Cyrtospirifer supradisjunctus (W. A. OBRUTSCHEW).
Coupe dans le plan de symétrie bilatérale du spécimen nº 4010 (Forme I).
1 : callosité apicale; 2 : cavité post-delthyriale; 3 : cavité deltidiale; 4 : crochet; 5 : plaque delthyriale.

2. La melles dentaires. — Elles sont bien développées, très épaisses dans la région du crochet, s'amincissant rapidement et devenant foliacées. Elles s'étendent loin dans la valve ventrale. Leur longueur proportionnelle reste à peu près constante au cours de la croissance. L'angle qu'elles font entre elles sur Lvv varie avec les individus.



FIG. 49. — Cyrtospirifer supradisjunctus (W. A. OBRUTSCHEW).
Coupe dans le plan de symétrie bilatérale du spécimen nº 1408 (Forme II).
1 : callosité apicale; 2 : cavité post-delthyriale; 3 : cavité deltidiale; 4 : crochet;
5 : plaque delthyriale.

R e m a r q u e. — Les lamelles dentaires paraissent proportionnellement plus courtes dans la Forme I mais le nombre d'observations est insuffisant pour vérifier cette assertion. L'angle que les lamelles dentaires font entre elles sur Lvv paraît moins grand dans la Forme II que dans la Forme I. W. PAECKELMANN (1942, p. 73, fig. 30) s'est basé sur ces caractères pour distinguer deux variétés angustisellata et latisellata.



FIG. 50. — Cyrtospirifer supradisjunctus (W. A. OBRUTSCHEW).
Section polie perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale dans la région apicale du spécimen nº 1408 (Forme II).
1 : cavité post-delthyriale; 2 : cavité apicale latérale;
3 : plaque delthyriale; 4 : cavité deltidiale; 5 : aréa.

3. Apophyses articulaires. — Les apophyses articulaires sont petites à extrémité allongée dans la Forme I, arrondie dans la Forme II ainsi que le montrent les lignes de croissance sur le bourrelet deltidial. La rainure deltidiale est large mais peu profonde,

la rainure hypodeltidiale n'a pas été observée. L'épaississement du plateau cardinal au voisinage de l'apophyse articulaire est fort développé. Les cavités glénoïdes paraissent étroites, allongées, à base mince dans la Forme I, larges avec une base relativement mince dans la Forme II.



FIG. 51. — Cyrtospirifer supradisjunctus (W. A. OBRUTSCHEW).
A et B : Schéma du bourrelet deltidial et des apophyses articulaires.
A : d'après le spécimen nº 1249 (Forme I). — B : d'après le spécimen nº 1408 (Forme II).
C et D : Schéma de coupes parallèles au plan de symétrie bilatérale au niveau des apophyses articulaires.
C : d'après le spécimen nº 1249 (Forme I). — D : d'après le spécimen nº 1391 (Forme II).
1 : aréa; 2 : rainure deltidiale; 3 : bourrelet deltidial; 4 : apophyse articulaire; 5 : épaississement; 6 : cavité glénoïde; 7 : brachiophores.

4. Myoglyphes.

a) Ventral. Aucune empreinte analysable.

b) Dorsal. L'empreinte est plutôt petite, peu apparente. Les adducteurs antérieurs sont très allongés et affectent la forme d'un cœur renversé dont la pointe se devine lisse. Les adducteurs postérieurs sont très développés par rapport aux autres muscles. Ils sont largement courbés et portent en leur milieu une crête puissante qui les caractérise. Les myoglyphes sont trop mauvais et ne permettent pas une description de la structure de leur surface. Le processus cardinal du spécimen n° 1249 (Forme I) est long, étroit et porte la striation caractéristique des diducteurs.

5. Empreintes ovariennes. — Dans un seul exemplaire (n° 4010, Forme I) elles sont visibles sur une partie du moule interne et se composent de petites cupules distribuées irrégulièrement avec une densité plus grande vers le bord cardinal. Il y en a environ 4-5 par mm^2 au maximum de densité.

6. Empreintes vasculaires. — Aucune n'a été relevée.

7. Appareil brachial. — Aucune observation n'a pu être faite, le nombre de spécimens étant insuffisant.

Discrimination des Formes I et II. — La séparation des Formes se fait à vue. Je résume ici les principaux caractères sur lesquels je me suis basé pour établir la discrimination.

Forme I : Contour allongé — aréa élevée, peu courbée — épaisseur totale plus faible (aspect aplati) — lamelles dentaires courtes et fortement divergentes — bourrelet deltidial avec lignes de croissance en ellipse.

Forme II : Contour arrondi, subquadratique — aréa moins élevée et plus courbée — épaisseur totale plus forte (aspect globuleux) — lamelles dentaires longues et peu divergentes — bourrelet deltidial avec lignes de croissance subcirculaires.

Rapports et différences. — Cyrtospirifer supradisjunctus se sépare de bisinus par l'absence de sinus dans le bourrelet et de malaisei par une aréa plus grande et pointue, par des côtes plus fortes et un sinus moins profond. La microsculpture épineuse quand elle est conservée constitue également un bon moyen de discrimination.

Discussion des citations. — Le spécimen figuré par II. KLÄHN (1912, pl. 1, fig. 3) appartient vraisemblablement à la Forme I par son contour et sa grande aréa. Il est exceptionnellement mucroné.

Le spécimen figuré par D. NALIVKIN (1930, pl. VII, fig. 6, *a-e*) fait probablement partie de la Forme I par son contour, son aréa élevée et son profil aplati. Il est mucroné comme celui figuré par H. KLÄHN (1912, pl. 1, fig. 3).

W. PAECKELMANN a divisé l'espèce en deux variétés : la variété angustisellata caractérisée par un sinus étroit et des lamelles dentaires longues et faiblement divergentes et la variété latisellata caractérisée par un sinus large et des lamelles dentaires courtes et fortement divergentes. Elles sont, dit l'auteur, reliées par des termes intermédiaires de passage. Il s'agit, à mon avis, non pas de variétés, mais du dimorphisme car les caractéristiques invoquées correspondent à celles des deux Formes. Elles sont d'ailleurs fort bien illustrées (fig. 32 et 33, p. 74). On remarque que la morphologie externe et notamment le contour confirment cette manière de voir. Le spécimen de la figure 32 appartient, pour ma part, à la Forme II et l'autre, figure 33, à la Forme I. Celui figuré à la page 72, figure 30 présente tous les caractères de la Forme I. Il en est de même pour la figure 31 représentant un individu jeune.

Répartition stratigraphique. — En Belgique, Cyrtospirifer supradisjunctus semble être confiné au Frasnien moyen. Il n'y est guère abondant. Il a été signalé par W. A. OBRUTSCHEW et D. NALIVENN dans les couches de Semiluki (correspondant au Frasnien moyen-Voroneje, URSS). H. KLÄHN et W. PAECKELMANN l'ont également signalé dans le Frasnien des environs d'Aix-la-Chapelle.

Cyrtospirifer stolbovi D. NALIVKIN, 1941. (Pl. II, fig. 25 à 32.)

Liste des citations.

1935. Spirifer schelonicus var. stolbovi D. NALIVKIN (sans description). 1941. Spirifer (Cyrtospirifer) stolbovi D. NALIVKIN, p. 177, 212, pl. VI, fig. 6 et 7.

Diagnose. — Cyrtospirifer dimorphe, à contour pentagonal, de petite taille, allongé à grande aréa ou court à petite aréa. Aréa palintropique, extrémité du crochet recourbée. Symphytium non foraminé. Côtes radiaires arrondies, assez élevées, simples sur les flancs, bifurquées dans le sinus et sur le bourrelet, à sommet tuberculé. Sinus peu profond, bourrelet peu élevé, nettement limités. Plaque delthyriale courte, avec callosité apicale. Lamelles dentaires étroites, épaisses, peu divergentes.



FIG. 52. — Cyrtospirifer stolbovi D. NALIVKIN. Spécimens typiques reconstitués, montrant le dimorphisme dans le stade éphébique. Forme I : 1, de face; 2, valve ventrale; 3, de profil. Forme II : 4, de face; 5, valve ventrale; 6, de profil.

Description.

1. Valves. — Forme I. La valve ventrale généralement pyramidale est caractérisée par une aréa palintropique plate ou légèrement incurvée près du crochet. Le contour typique est trapézoïdal, mégathyride dans la majorité des cas, parfois arrondi et brachythyride. La valve dorsale est peu bombée, moins profonde que la ventrale.

Forme II. La valve ventrale, parfois brachythyride, est moins pyramidale et plus globuleuse, à crochet toujours recourbé à son extrémité. L'aréa palintropique est comparativement moins développée que dans l'autre Forme.

R e m a r q u e s. — La largeur totale et la largeur cardinale sont plus élevées dans la Forme I que dans la Forme II. Il en est de même pour la hauteur de la valve dorsale. Par contre, les épaisseurs des valves ne semblent pas accuser de différences d'une Forme à l'autre. Le contour se modifie lentement dans les deux Formes au cours du développement, lt/Hvd tend à diminuer. La Forme II est généralement un peu moins large que la Forme I.

2. A r é a . — Forme I. L'aréa ventrale, plane ou légèrement incurvée à son extrémité, est largement développée et fortement palintropique, surtout entre les âges Lvv=10 mm et Lvv=17 mm où elle atteint un angle de 60° avec le plan de séparation des valves. La palintropie diminue avec l'âge. Le crochet est pointu et redressé par rapport au plan de l'aréa.

Forme II. Beaucoup moins développée que dans l'autre Forme, elle est plate dans le jeune âge avec une extrémité courbée et tend à s'arquer dans toute sa hauteur au cours de sa croissance.



Variation des mensurations par rapport à la longueur de la valve ventrale. A: Variation du nombre de côtes en 1 cm au bord marginal à partir du sinus, par rapport à la longueur de la valve ventrale. — B: Variation de Ha au cours de la croissance dans les spécimens n° 4018, 1336 et 1303 d'après l'ornementation concentrique. • = Forme I; + = Forme II.

R e m a r q u e s. — Les Formes I et II diffèrent nettement par la hauteur et la courbure de l'aréa ainsi que par la « surface ». Le rapport Ha/Lvv diminue avec l'accroissement de la taille. Cela signifie que la courbure de l'aréa s'accentue et plus rapidement dans la Forme I que dans la Forme II. Le rapport Ha/lc, exprimant l'aspect de l'aréa déroulée, accuse malgré sa variabilité une légère infériorité dans la Forme II. Par contre, les angles delthyriaux ne sont pas différents. L'angle apical est généralement plus élevé dans la Forme II. L'aréa dorsale est basse à bords subparallèles, dressée dans le plan de séparation des valves. Le notothyrium est largement ouvert.

3. Deltidium. — Bien développé, cet organe ferme presque complètement le delthyrium. Il ne semble pas posséder de foramen. Son arc basal est échancré dans le spécimen n° 1358 (Forme II).



FIG. 54. — Cyrtospirifer stolbovi D. NALIVKIN.
Deltidium échancré du spécimen nº 1358 (Forme II).
1 : crochet; 2 : aréa; 3 : deltidium; 4 : échancrure du deltidium.

4. Sinus et bourrelet. — Le sinus est large, peu profond et nettement limité par deux côtes pariétales un peu plus fortes que les autres, son profil est arrondi tendant à s'évaser. L'angle du sinus est très variable suivant les individus. Il semble rester constant au cours de la croissance. Pas de bourrelet dans le sinus. La languette sinale n'existe que dans les grands spécimens où elle a un bord marginal arrondi ou faiblement angulaire. Le bourrelet dorsal est généralement étroit, peu élevé dans le jeune âge. Il est nettement limité par deux sillons pariétaux de la largeur d'un espace intercostal. Le bourrelet tend à s'évaser comme le sinus et les sillons bordiers finissent par s'estomper. L'angle du bourrelet est également très variable et marque une faible tendance à l'augmentation.



FIG. 55. — Cyrtospirifer stolbovi D. NALIVKIN.
Coupe dans le plan de symétrie bilatérale, dans la région du crochet. D'après le spécimen nº 1315 (Forme I).
1 : deltidium; 2 : cavité deltidiale; 3 : plaque delthyriale;
4 : cavité post-delthyriale; 5 : callosité apicale.

R e m a r q u e s. — Dans la Forme I l'angle du sinus est plus grand que celui du bourrelet dans 8 cas sur 16, soit 50 %, il est égal dans 6,25 % des cas et inférieur dans 43,75 % des cas. Dans la Forme II l'angle du sinus est plus grand que celui du bourrelet dans 11 cas sur 16 soit 68,8 % des cas. Il lui est égal dans 6,2 % et inférieur dans 25 % des cas.

5. Macrosculpture. — Les valves sont ornées de côtes radiaires de section arrondie, assez élevées, simples sur les flancs, avec intercalations dans le sinus et sur le bourrelet, cette multiplication commence très tôt.

Ornementation concentrique. Les costules de croissance sont nettes sur les valves et montrent le développement de l'aréa au cours de la croissance dans un même individu.

6. Microsculpture.

a) Sur les valves. La surface des valves est couverte de fines costulations concentriques d'accroissement, imbriquées, à bord sinueux. Elles ne sont pas croisées de costules radiaires dans les espaces intercostaux qui sont larges et de profil arrondi.



FIG. 56. — Cyriospirifer stolbovi D. NALIVKIN. Microsculpture d'après le spécimen nº 1303 (Forme I).

Le sommet des côtes est garni de bourrelets allongés transversalement, rapprochés au point de se toucher, qui se séparent rapidement en tubercules arrondis, irrégulièrement disposés, au nombre de 6 à 9 par mm (spécimen n° 1303, Forme I). Dans le sinus, les tubercules atteignent une hauteur de 0,2 mm, ils sont traversés par les microcostules de croissance. Les tubercules ne sont pas le résultat de la décortication et sont vraisemblablement des bases d'épines.



FIG. 57. — Cyrtospirifer stolbovi D. NALIVKIN.
A : Coupe transversale perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale dans le spécimen nº 3464 (Forme I). Région du crochet. — B : Coupe transversale perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale dans le spécimen nº 1119 (Forme I). Région plus éloignée du crochet. — C : Profil d'une lamelle dentaire du spécimen nº 1366 (Forme II).
1 : cavité apicale centrale; 2 : cavité apicale latérale; 3 : lamelle dentaire; 4 : plaque delthyriale; 5 : delthyrium; 6 : palintrope.

b) Sur l'aréa. Elle est garnie d'une double microcostulation longitudinale d'accroissement et transversale. La première, parallèle au bord cardinal, couvre entièrement l'aréa. Les costules transversales perpendiculaires au bord cardinal, en relief sensible, s'accouplent par deux ou plus pour former une costule plus grosse suivant le processus habituel. Ces costules ne couvrent qu'une partie de l'aréa et laissent une zone unicostulée de part et d'autre du bord marginal. La zone atteint une largeur de 3 mm au bord cardinal dans le spécimen n° 1303 (Forme I).

R e m a r q u e s. — L'aréa dorsale n'est guère accessible et souvent détruite en partie. Le spécimen n° 1303 (Forme I) seul montre une aréa basse à bords subparallèles garnie d'une costulation longitudinale d'accroissement normale et d'une costulation transversale comparable en taille à celle de l'aréa ventrale au bord cardinal.

Morphologie interne.

1. Plaque delthyriale. — La plaque delthyriale est courte, faiblement concave, profondément située entre les lamelles dentaires et souvent très oblique par rapport au plateau cardinal (principalement lorsque l'aréa est fortement palintropique). Dans la Forme II la plaque delthyriale est plus longue, moins profondément située entre les lamelles dentaires. Elle est très épaisse et forme une callosité apicale dès le jeune âge.



FIG. 58. — Cyriospirifer stolbovi D. NALIVKIN.

A: Schéma du bourrelet deltidial dans le spécimen nº 4020 (Forme I). — B: Profil schématique du bourrelet deltidial dans le spécimen nº 4020 (Forme I). — C: Schéma du bourrelet deltidial dans le spécimen nº 1244 (Forme II). — D: Profil schématique du bourrelet deltidial dans le spécimen nº 1244 (Forme II).

1: bourrelet deltidial; 2: pli médian longitudinal du bourrelet deltidial; 3: lignes de croissance du bourrelet deltidial; 4: rainure deltidiale; 5: palintrope; 6: épaississement de raccord au plateau cardinal; 7: rainure hypodeltidiale.

2. La melles dentaires. — Les lamelles dentaires sont courtes, larges et épaisses, principalement près du crochet. Elles s'amincissent et deviennent foliacées à leur extrémité. Elles affectent la forme d'une bande à bords subparallèles longeant le palintrope, se courbant vers le crochet en descendant vers l'intérieur de la coquille. Elles sont convergentes et font entre elles, en coupe, un angle de 30° à 80°.

3. A p o p h y s e s a r t i c u l a i r e s. — Les apophyses articulaires sont de petite taille, terminées par une courbe elliptique dans la Forme I et circulaire dans la Forme II (d'après les lignes de croissance du bourrelet deltidial). Celui-ci présente dans les deux Formes un pli médian longitudinal séparant deux surfaces plus ou moins planes. Le raccord au plateau cardinal se fait par un épaississement de la même importance que l'apophyse elle-même, de sorte que la « dent » paraît avoir le double de sa grandeur réelle. La rainure deltidiale est profonde et étroite. La rainure hypodeltidiale est profonde et large, ce qui met le bourrelet deltidial en surplomb dans le delthyrium.

Cavités glénoïdes. Les cavités glénoïdes apparaissent, en coupe, assez fermées et relativement profondes. La charnière est épaisse, à base arrondie, massive, d'aspect trapu.



FIG. 59. — Cyrtospirifer stolbovi D. NALIVKIN.
Coupes dans un plan parallèle au plan de symétrie bilatérale.
A : à la hauteur de l'articulation dans le spécimen nº 1372 (Forme I).
B z un peu au-delà de l'articulation dans le spécimen nº 4022 (Forme I).
1 : cavité glénoïde; 2 : apophyse articulaire; 3 : palintrope; 4 : épaississement de raccord;
5 : épaississement; 6 : crura; 7 : rainure hypodeltidiale.



FIG. 60. — Cyrtospirifer stolbovi D. NALIVKIN.
Myoglyphes. A : ventral; B : dorsal d'après le spécimen nº 1394 (Forme II).
1 : lamelle dentaire; 2 : pédonculaire médian; 3 : diducteur accessoire; 4 : adducteurs;
5 : pédonculaire ventral; 6 : diducteur principal; 7 · adducteur postérieur; 8 : côte médiane de l'adducteur postérieur; 9 : adducteur antérieur.

4. Myoglyphes.

a) Ventral. Le myoglyphe ventral est allongé, de contour piriforme. Les diducteurs principaux sont très développés, beaucoup plus que les diducteurs accessoires. Les adducteurs sont également développés, principalement en largeur. Le pédonculaire médian et les pédonculaires ventraux occupent une surface normale. Le myoglyphe ventral est divisé dans toute sa longueur par une crête qui traverse même le pédonculaire médian.

A. VANDERCAMMEN. --- ESSAI D'ÉTUDE STATISTIQUE

b) Dorsal. Le myoglyphe dorsal est également allongé et très développé par rapport au ventral. Les adducteurs postérieurs ont une taille équivalente aux adducteurs antérieurs et possèdent un bourrelet longitudinal qui représente la côte médiane caractéristique. Près du notothyrium, leur limite est confuse et se perd dans une éminence dont la crête, séparant les adducteurs postérieurs jusqu'à la moitié de leur longueur, s'aplatit en s'élargissant et fait place à un sillon étroit et peu profond qui se prolonge jusque dans la partie extrême des adducteurs antérieurs. Les pédonculaires dorsaux sont restés inaccessibles. Le processus cardinal est petit.

5. Empreintes ovariennes. — Aucune trace.

6. Empreintes vasculaires. — Aucune trace.

7. Appareil brachial.

a) Cruras. Les cruras sont longs, minces et vraisemblablement peu courbés. D'après une section polie dans le spécimen n° 4022 (Forme I) leur épaisseur à l'origne près du brachiophore est de 0,2 mm et reste à peu près constante sur toute la portion visible dans la coupe, soit un peu plus de 2mm.

b) Spiralium. Le spécimen brisé n° 1366 (Forme I) montre un tour de spire dans lequel on aperçoit les fibres radiaires de prismotest dans le segment externe et les fibres longitudinales de callotest du segment interne. Pour Lvv = 15-20 mm, le spiralium comporte 13 tours de spires d'un diamètre inférieur de 6 mm et d'un diamètre supérieur de 1,5 mm. La longueur du cône est de 6 mm. Les spires sont rubanées, de section arrondie vers l'intérieur (segment interne) et effilée vers l'extérieur (segment externe).

Discrimination des Formes 1 et 11. — La discrimination des Formes se fait aisément à vue. Je rappelle ci-après les caractères principaux qui ont servi à leur séparation.

Forme I. Contour pentagonal allongé — aréa élevée, peu courbée — Ha/Lvv élevé — plaque delthyriale plus longue — lignes de croissance du bourrelet deltidial semi-elliptiques.

Forme II. Contour pentagonal court — aréa plus petite et plus courbée — Ha/Lvv plus petit — plaque delthyriale plus courte — lignes de croissance du bourrelet deltidial semicirculaires.

Rapports et différences. — Cyrtospirifer stolbovi se sépare de tenticulum par son contour pentagonal et par son aréa fortement anacline. Il se distingue de conoideus et de striatulus par ses sinus et bourrelet nettement limités et son aréa palintropique. Sa microsculpture constitue également un excellent élément discriminatoire.

Répartition stratigraphique. — L'espèce n'est pas fréquente, elle apparaît au Frasnien moyen où elle semble le mieux représentée. En URSS, D. NALIVKIN l'a trouvée dans les Couches de Svinord à Stolbovo, soit dans le Frasnien moyen. Elle est rare et considérée par l'auteur comme une espèce locale. Cyrtospirifer monticolaformis nov. sp.

(Pl. III. fig. 1 à 7.)

llolotype : Spécimen n° 3840.

Paratype :

Spécimen n° 3855.
Localité : Pl. Durbuy 25095 A., Biron, tranchée chemin de fer.
Position stratigraphique : Frasnien supérieur, F3.
I. G. 18711.
Conservé à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique à Bruxelles.



Spécimens typiques reconstitués, montrant le dimorphisme dans les stades gérontiques. Forme I : 1, de face; 2, de profil. — Forme II : 3, de face; 4, de profil.

D i a g n o s e. — Cyrtospirifer dimorphe, d'aspect trapu, mégathyride, atteignant une grande taille. A l'état adulte, large, mucroné, avec grande aréa, ou globuleux faiblement mucroné avec aréa moins élevée. Valves fortement bombées. Sinus large et profond, de section arrondie, nettement limité. Bourrelet dorsal peu élevé, étroit, de section arrondie, terminé par une languette sinale de forme très variable. Symphytium foraminé hypothyride. Côtes larges à profil subanguleux, adichotomiques sur les flancs, se multipliant par dichotomie et par intercalation dans le sinus et sur le bourrelet. Plaque delthyriale longue et épaisse, avec callosité apicale. Lamelles dentaires longues, minces, subparallèles. Microcostulation radiaire.



FIG. 62. — Cyrtospirifer monticolaformis nov sp.
Ellipses (70 % des spécimens) et droites de régression des mensurations par rapport à la longueur de la valve ventrale.
I = Forme I; II = Forme II.


FIG. 63. - Cyrtospiri/er monticolaformis nov. sp.

Ellipses (70 % des spécimens), droites de régression et variations des mensurations par rapport à la longueur de la valve ventrale.

A : Développement de Ha par rapport à la longueur de la valve ventrale dans les spécimens nº 4202 (Forme I) et nº 1022 (Forme II). — B : Transformation théorique de l'aréa au cours de la croissance, d'après les moyennes de lc et Ha à Lvv = 10, 30, 50 mm, données d'après les droites de régression. — C : Variation du nombre de côtes radiaires en 1 cm au bord marginal, à partir du sinus, par rapport à la longueur de la valve ventrale. — D : Variation des mensurations par rapport à la longueur de la valve ventrale (L. lam. dent. = longueur des lamelles dentaires; angle lam. dent. = angle des lamelles dentaires sur Lvv).

• et I = Forme I; + et II = Forme II.

Description.

1. V al v e. — Forme I. La valve ventrale profonde est terminée par un crochet droit et pointu. Elle est plus épaisse que la dorsale et l'écart entre Evv et Evd tend à augmenter avec l'âge. La variabilité $V_{Evv} = 22,724$ de la valve ventrale est moins forte que celle de la dorsale $V_{Evd} = 32,612$. La largeur totale croît rapidement. La brachythyridie est rare (2,3%). La droite de régression de lt/Hvd montre que la coquille tend à s'élargir lentement au cours de la croissance, contrairement à ce qui se passe dans l'autre Forme.

Forme II. La valve ventrale est terminée par un crochet pointu, fortement recourbé dans les stades gérontiques. Elle est plus profonde que la dorsale et l'écart entre Evv et Evd augmente avec l'âge, il est plus grand que dans la Forme I. La variabilité $V_{Evv} = 24,588$ de la valve ventrale est inférieure à celle $V_{Evd} = 30,361$ de la dorsale. La droite de régression de lt/Hvd montre que ce rapport diminue au cours de la croissance et que le contour devient plus étroit.

R e m a r q u e s. — Le caractère distinctif principal de l'espèce est son aspect trapu et son aréa proportionnellement grande. Ce caractère s'accentue avec l'âge. La mucronation cardinale est courte, mince et n'apparaît que vers Lvv=20 mm environ. Les droites de régression de lt/Hvd se coupent vers Lvv=43 mm, ce qui signifie qu'à ce moment les contours sont identiques dans les deux Formes. L'épaisseur totale (Et) et la hauteur de la valve dorsale (Hvd) ont des valeurs qui restent voisines. L'épaisseur de la valve ventrale (Evv) est plus forte dans le jeune âge de la Forme I. Sa croissance étant moins rapide que dans la Forme II, les droites de régression finissent par se couper vers Lvv=80 mm, en dehors des dimensions habituelles. Ceci dénote que la valve ventrale tend vers un bombement égal dans les deux Formes. La différence des moyennes est significative pour lt/Hvd (t=3,344).

2. A r é a. — Forme I. L'aréa ventrale, élevée, plane ou peu courbée dans le jeune âge, s'incurve lentement avec l'accroissement. Son développement est régulier mais lent (module=0,091); sa variabilité est faible V _{Ha} = 19,002; son coefficient de corrélation avec Lvv est de 0,606 soit une valeur moyenne. L'angle apical est sensiblement inférieur à celui de l'autre Forme, sa droite de régression est positive et a un module de croissance très élevé (=0,475). Il varie de 106° à 157°. La « surface » $\sqrt{H_{a \times b}}$ a une valeur moyenne plus élevée que dans la Forme II. Sa croissance est régulière et assez rapide (son module atteint 0,341). Son coefficient de corrélation avec Lvv est élevé (0,904). L'angle delthyrial varie de 28° à 64° suivant les individus. Il tend à croître au cours du développement. Le rapport Ha/Lvv a un module négatif et faible (-0,003), ce qui montre que l'aréa se courbe de plus en plus avec l'âge. Le rapport Ha/lc a également un module négatif et faible (-0,002), ce qui implique que l'aréa change d'aspect par un aplatissement graduel de la forme triangulaire.

Forme II. L'aréa ventrale est un peu plus petite que dans la Forme I et plus courbée. Son développement est lent, régulier (module=0,130); sa variabilité est assez forte ($V_{Hs}=27,530$); son coefficient de corrélation avec Lvv est de 0,704 soit une bonne moyenne. L'angle apical est sensiblement supérieur à celui de la Forme I; sa droite de régression est négative et a un module de croissance de -0,099 soit très inférieur à l'autre Forme. Il varie de 112° à 161°. La « surface » $\sqrt{Hs \times Is}$ a une valeur moyenne moins élevée que dans la Forme I. Sa croissance est régulière mais moins rapide (module=0,301). Son coefficient de corrélation avec Lvv est 0,831 soit plus faible. L'angle delthyrial varie de 36° à 67° suivant les individus. Il tend à augmenter très faiblement avec l'âge. Le rapport Ha/Lvv a un module négatif très bas (-0,001), ce qui montre l'accentuation de la courbure de l'aréa. Le rapport Ha/lc a un module positif également très bas (0,0003), ce qui implique une certaine constance dans la forme générale de l'aréa déroulée.

R e m a r q u e s. — L'aréa dorsale n'est guère accessible malgré sa grandeur exceptionnelle. Des droites de régression on peut tirer les conclusions suivantes. La hauteur de l'aréa ventrale, d'un développement presque parallèle est discriminatoire par rapport à Lvv; la différence des moyennes est hautement significative (t=7,539). L'angle apical suit un développement



FIG. 64. — Cyrtospirifer monticolaformis nov. sp. Coupe perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale, dans la région du crochet du spécimen nº 4213.
1: aréa; 2: cavité apicale latérale; 3: bases de l'arc delthyrial; 4: cavité postdelthyriale; 5: rainures hypodeltidiales; 6: cavité deltidiale; 7: rainures deltidiales; 8: bourrelet deltidial; 9: deltidium (en voie de recristallisation); 10: lamelles dentaires.



opposé dans les deux Formes. Presque constant dans la Forme II, où il tend plutôt à diminuer, il grandit assez rapidement dans la Forme I, la différence des moyennes est significative (t=5,205). Les écarts de l'angle delthyrial, importants dans le jeune âge, tendent à diminuer, les droites de régression se coupent vers Lvv=102 mm soit en dehors des mesures habituelles; la différence des moyennes est significative (t=4,626). Les rapports Ha/Lvv ont des droites de régression très distantes dans le jeune âge mais qui se coupent vers Lvv=75 mm soit à la limite de la taille; la différence des moyennes est hautement significative (t=8,901). Les rapports Ha/lc ont des droites fortement divergentes qui se coupent vers Lvv=61 mm. La différence des moyennes est significative (t=6,264).



FIG. 66. — Cyrtospirifer monticolaformis nov. sp. Microsculpture schématisée d'après les spécimens n^{os} 3909 et 1031.

3. Deltidium. — Le deltidium est fréquemment conservé. Sa formation est identique dans les deux Formes. Deux lamelles deltidiales, d'origine callotestaire, s'évaginent du delthyrium, se soudent à leur partie supérieure, contournent le pédoncule et se soudent une seconde fois à leur base, formant ainsi un foramen hypothyride. L'ouverture située entre le notothyrium et l'arc basal du deltidium reste ouverte. Le deltidium est serti dans le complexe rainure hypodeltidiale — rainure deltidiale — bourrelet deltidial. Le deltidium, qui est un symphytium foraminé, est souvent écrasé et ses fragments déplacés vers la ligne cardinale ou enfoncés dans le delthyrium. Une coupe dans le plan de symétrie bilatérale fait apparaître les différentes phases de son développement par couches minces, correspondant aux costules de croissance. Les épaississements observés sur le deltidium semblent homologues de ceux qui existent sur l'aréa et sur les valves. Ce phénomène, attribuable à des « arrêts » de croissance, paraît donc avoir affecté la coquille entière au moins dans sa morphologie externe.



FIG. 67. — Cyrtospirifer monticolaformis nov. sp. A: Schéma du bourrelet deltidial avec stries de croissance semi-elliptiques de la Forme I. Spécimen nº 1102. — B: Idem avec stries de croissance semi-circulaires de la Forme II. Spécimen nº 3720. — C: Schéma d'une coupe perpendiculaire au bourrelet deltidial. Spécimen nº 1102.

rainure deltidiale; 2 : stries de croissance semi-elliptiques; 3 : stries semi-circulaires;
 4 : bourrelet deltidial; 5 : aréa; 6 : rainure hypodeltidiale.

4. Sinus et bourrelet. — Le sinus est profond et large, de section arrondie, nettement limité dans les stades gérontiques. Le bourrelet dorsal est peu élevé, étroit, de section généralement semi-elliptique, parfois subanguleuse. La languette sinale présente un développement un peu plus grand que la moyenne des autres espèces. Sa forme varie suivant les individus, subanguleuse ou largement arrondie. Les angles du sinus et du bourrelet diminuent avec l'âge. Leurs modules sont négatifs et bas. L'angle du sinus est plus élevé que celui du bourrelet dans 4,3 % des cas. La variabilité de l'angle du bourrelet est plus faible que celle de l'angle du sinus et la différence entre ces angles tend à augmenter avec l'âge.

R e m a r q u e s. — Les moyennes sont respectivement voisines dans chacune des Formes. Les droites de régression de l'angle du sinus se croisent vers Lvv=59 mm, d'où une tendance vers l'égalité des angles du sinus dans les deux Formes. La différence des moyennes n'est pas significative (t=1,843). Les droites de régression de l'angle du bourrelet se croisent également vers Lvv=40 mm soit un peu plus bas. La différence des moyennes n'est pas significative (t=0,192).

5. Macrosculpture. — Les côtes radiaires sont étroites et élevées dans le jeune âge, puis s'aplatissent et s'élargissent avec le temps, mais conservent leur profil subanguleux dans les stades gérontiques. Elles sont adichotomiques sur les flancs et se multiplient par bifurcation et par intercalation dans le sinus et sur le bourrelet.

Remarque. — La costulation de la Forme I serait un peu moins fournie et par conséquent plus forte que celle de la Forme II. L'ornementation concentrique est souvent assez accentuée pour reconstituer les morphologies antérieures.

6. Microsculpture.

a) Sur les valves. La microsculpture est identique dans les deux Formes. Elle est constituée par un fin treillissage, couvrant les côtes radiaires et les espaces intercostaux, garni d'une très fine tuberculation aux points d'intersection des lamelles concentriques de croissance avec les micro-costules radiaires.

b) Sur l'aréa. Identique dans les deux Formes, elle se compose des microcostules longitudinales de croissance couvrant l'entièreté de l'aréa, et des microcostules transversales, se joignant par paires pour former une costule plus grosse, laissant de part et d'autre, le long des arêtes marginales, une zone unicostulée assez étendue. La mauvaise conservation n'a permis aucun dénombrement. L'aréa dorsale porte une costulation constituée des mêmes éléments.

Morphologie interne.

1. Plaque delthyriale. — La plaque delthyriale, située profondément dans le delthyrium, est concave, parfois convexe près du crochet, terminée par un arc basal largement ouvert. Elle présente une forte tendance à la callosité apicale qui se montre dès le jeune âge.

2. La melles dentaires. — Les lamelles dentaires sont longues, minces (sauf dans la région du crochet), foliacées, subparallèles, à extrémités droites, n'enserrant pas le myoglyphe ventral. Elles semblent un peu plus courtes dans la Forme II, mais le nombre de mesures est insuffisant pour le démontrer. Par contre, leur divergence sur Lvv varie suivant les individus. Leur longueur donne aux lamelles dentaires un aspect particulier.

3. A p o p h y s e s a r t i c u l a i r e s. — Les apophyses articulaires sont petites, allongées, insérées dans de larges cavités glénoïdes. L'épaississement de raccord au plateau cardinal est très important. Les bourrelets deltidiaux portent des stries de croissance semi-elliptiques dans la Forme I (n° 1102), semi-circulaires et perpendiculaires au bourrelet, dans la Forme II (n° 3720-1036). Le bourrelet deltidial est en surplomb dans le delthyrium (n° 1102). La rainure deltidiale est relativement large et peu profonde, la rainure hypodeltidiale est largement ouverte.



FIG. 68. — Cyrtospirifer monticolaformis nov. sp.
Sections polies parallèles au plan de symétrie bilatérale, dans la région des apophyses articulaires.
A : Spécimen nº 4217. Coupe près des cruras.
B : Spécimen nº 4218. Coupe dans les apophyses articulaires.
1 : bourrelet deltidial (dans A), apophyse articulaire (dans B);
2 : cavité glénoïde; 3 : cruras; 4 : épaississement de raccord au plateau cardinal.

4. Myoglyphes.

a) Ventral. Le myoglyphe ventral est étroit et très allongé, divisé dans toute sa longueur par les adducteurs dont les empreintes fusiformes sont limitées par deux grosses côtes qui se rejoignent à la pointe du pédonculaire médian. Le centre de la dépression est occupé par une fine côte médiane longitudinale, jusqu'à la hauteur des diducteurs principaux. Le pédonculaire médian est lisse, petit, peu proéminent, terminé par une pointe médiane courte. Les diducteurs accessoires sont longs et également peu développés. Les pédonculaires ventraux sont longs et minces. L'ensemble est fortement étiré avec un développement extraordinaire des adducteurs. Le contour varie suivant les individus.

b) Dorsal. Dans l'empreinte insuffisamment conservée du spécimen n° 3984, on reconnaît les grosses côtes médianes des adducteurs postérieurs.

5. Empreintes ovariennes. — Le spécimen n° 4219 porte de petits tubercules allongés sur la paroi interne de la valve ventrale. Ils ont une densité de 4 à 5 par mm². Leur taille diminue du crochet à la périphérie.

6. Empreintes vasculaires. — Aucune observée.

7. Appareil brachial.

a) Cruras. Non observés, si ce n'est près de leur point d'attache sur les brachiophores.

b) Spiralium. Dans le spécimen n° 3692, Lvv=45-50 mm; les deux cônes spiraux évasés à sommet arrondi font entre eux un angle de 124° environ. Chacun des cônes a une longueur de 13 mm et est composé de 14 tours d'un diamètre de 14 mm à la base et de 2 mm au sommet. En coupe, les spires ont un profil arrondi vers l'intérieur et effilé vers l'extérieur. Elles sont composées de deux couches.



FIG. 69. — Cyrtospirifer monticolaformis nov. sp. Myoglyphe ventral d'après plusieurs spécimens.
1: pédonculaire médian; 2: diducteur accessoire; 3: lamelle dentaire; 4: pédonculaire ventral; 5: adducteur; 6: diducteur principal.

Discrimination des Formes I et II. — La différenciation se voit le mieux par la hauteur et la courbure de l'aréa ainsi que par le rapport lt/Hvd, bien que Ha/L'vv, Ha/lc, A.ap., $\sqrt{H_{Ha \times Ic}}$ A.del. aient des différences de moyennes significatives. On peut établir la séparation sur les critères suivants.

Forme I : Contour étroit s'élargissant de plus en plus — aréa élevée et peu courbée — Ila/Lvv et Ha/lc, élevés — A.ap. et A.del. petits.

Forme II : Contour large s'allongeant de plus en plus — aréa moins élevée et courbée — Ha Lvv et Ha/le plus petits — A.ap. nettement plus élevé — A.del. plus élevé.

Rapports et différences. — Cyrtospirifer monticolaformis est très voisin par la morphologie de Cyrtospirifer monticola (W. P. HAYNES, 1916). Il en diffère par une taille moyenne plus élevée, un sinus et un bourrelet plus prononcés, ainsi que par la microsculpture. Il a des affinités avec Cyrtospirifer verneuili (R. I. MURCHISON, 1840) mais s'en sépare par une aréa plus petite et par la microsculpture. Sa morphologie et sa microsculpture l'écartent de Cyrtospirifer grabaui W. PAECKELMANN, 1942.

Répartition stratigraphique. — En Belgique l'espèce apparaît dès la base du Frasnien moyen, traverse tout le Frasnien pour devenir abondante dans le Frasnien supérieur.

A. VANDERCAMMEN. — ESSAI D'ÉTUDE STATISTIQUE

x	x	σ	σ^2 .	V	r	σ _x r σ _{Lvv}
		Forme I. —	Nombre d'individ	lus n = 132.		
Hvd	27,765	6,659	44,346	23,983	0,951	0,458
Et	26,545	6,624	43,884	24,953	0,933	0,440
Evv	15,696	3,567	12,726	22,724	0,887	0,228
Evd	10,848	3,538	12,522	32,612	0,851	0,217
lt	58,696	16,010	256,347	27,275	0,926	1,071
lc	58,643	16,099	259,199	27,452	0,931	1,083
lt/Hvd	2,102	0,221	0,049	10,509	0,295	0,004
Ha	10,962	2,083	4,339	19,002	0,606	0,091
A.ap.	137,856	9,422	88,790	6,834	0,698	0,475
$\sqrt{\mathrm{Ha} \times \mathrm{lc}}$	25,213	5,225	27,301	20,722	0,904	0,341
A.del.	44,307	6,854	46,984	15,469	0,263	0,133
Ha/Lvv	0,240	0,064	0,004	26,557	0,799	-0,003
Ha/lc	0,196	0,047	0,002	23,944	0,709	0,002
A.s.	24,969	4,348	18,908	17,413	0,534	-0,167
A.b.	30,181	3,997	15,982	13,243	0,214	-0,06
		Forme II. —	Nombre d'indivi	dus : n = 101.		
Hvd	27,663	6,372	40,608	23,059	0,946	0,46
Et	26,346	6,650	44,226	25,240	0,916	0,470
Evv	15,336	3,771	14,223	24,588	0,910	0,265
Evd	11,009	3,349	11,178	30,361	0,796	0,205
lt = lc	54,554	10,686	114,207	19,587	0,835	0,689
lt/Hvd	2,004	0,223	0,049	11,127	0,568	0,009
Ha	8,732	2,404	5,780	27,530	0,704	0,130
A.ap.	144,000	8,141	66,277	5,653	0,158	0,09
$\sqrt{\mathrm{Ha} \times \mathrm{lc}}$	21,698	4,697	22,065	21,647	0,831	0,30
A.del.	49,123	7,915	62,651	16,112	0,076	0,048
Ha/Lvv	0,172	0,048	0,002	27,878	0,361	0,00
Ha/le	0,160	0,037	0,001	23,082	0,116	0,000
A.s.	23,940	4,009	16,075	16,745	-0,354	0,109
						1

PARAMÈTRES STATISTIQUES.

Cyrtospirifer brodi (P. N. WENJUKOFF, 1886). (Pl. III, fig. 8 à 15.)

Liste des citations.

- 1884. Spirifer Archiaci T. TSCHERNYSCHEW, p. 13, pl. 2, fig. 6, a-d. 1886. Spirifer Brodi P. N. WENJUKOFF, p. 64, pl. III, fig. 7; pl. IV, fig. 2.

- 1880. Spirifer Broat F. H. WENDROFF, P. 02, pl. 11, 11g. 7, pl. 14, 11g. 2. 1900. Spirifer Broat H. SCUPIN, p. 81. 1922. Spirifer murchisonianus F. R. C. REED, pl. XI, fig. 11 et 11a. 1930. Spirifer (Cyrtospirifer) broat D. NALIVKIN, p. 127, pl. X, fig. 9. 1934. Spirifer (Cyrtospirifer) broat B. MARKOVSKI et D. NALIVKIN, p. 25, pl. VI, fig. 1-11. 1939. Spirifer brodi H. J. HARRINGTON, p. 135.
- 1942. Spirifer brodi W. PAECKELMANN, p. 136.
- 1952. Cyrtospirifer brodi T. G. SARYTCHEVA et A. N. SOKOLSKAIA, p. 178, pl. 49, fig. 276. 1955. Cyrtospirifer brodi T. I. FEDOROVA, p. 36.

Diagnose. -- Cyrtospirifer probablement dimorphe, à contour allongé, non mucroné, brachythyride, atteignant une taille moyenne. Aréa ventrale très élevée, faiblement courbée ou moins élevée et fortement courbée. Bourrelet dorsal peu saillant, mal limité; sinus assez profond, de profil anguleux dans les stades jeunes, s'aplatissant dans les stades gérontiques. Côtes radiaires fines assez nombreuses, simples sur les flancs, se multipliant dans le sinus et sur le bourrelet. Plaque delthyriale avec callosité apicale. Lamelles dentaires courtes et divergentes. Microcostulation radiaire.

Description.

1. Valves. — La coquille présente, au moins à partir des stades adultes, une forme particulière facilement reconnaissable par la hauteur relativement grande de l'aréa, par le crochet pointu qui tend à se courber sur lui-même et enfin par une brachythyridie, parfois accentuée en dépit d'un élargissement inusité de la valve dorsale. La valve ventrale est très profonde mais non pyramidale. La valve dorsale est légèrement plus bombée que dans les autres espèces. Le rapport lt/Hvd paraît plus élevé dans la Forme I.

2. A r é a . --- L'aréa ventrale est haute, parfois largement courbée, parfois en surplomb sur clle-même (Forme II). L'angle apical semble montrer une différence dans les deux Formes. Voisin de 90° dans la Forme I, il atteindrait plus de 110° dans la Forme II. Ce caractère pourrait peut-être servir à la distinction des stades jeunes.

3. Deltidium. - Le deltidium n'a pas été conservé. Cependant, une section polie dans le crochet du spécimen n° 1252 en montre des traces. Le deltidium devait être assez épais près de l'extrémité apicale.

4. Sinus et bourrelet. — Le sinus est anguleux et assez profond dans le jeune âge. Il s'aplatit en s'élargissant dans les stades gérontiques. L'angle du sinus paraît plus grand que celui du bourrelet. Le bourrelet est peu apparent dans les stades jeunes, il s'élève avec l'âge. La languette sinale est courte et à contour semi-elliptique. Le sinus et le bourrelet sont mal limités.

5. Macrosculpture. - Les côtes radiaires sont fines, au nombre de : 8 en 1 cm au bord marginal à partir du sinus, spécimen n° 1252, Lvv=47 mm, 7 en 1 cm au bord marginal à partir du sinus, spécimen n° 1253, Lvv=46 mm. Elles sont peu saillantes, de profil

A. VANDERCAMMEN. — ESSAI D'ÉTUDE STATISTIQUE

arrondi, simples sur les flancs, se multipliant par dichotomie et par intercalation dans le sinus et sur le bourrelet. L'ornementation concentrique est faible et montre que les spécimens jeunes, bien que d'aspect tenticuloïde, se séparent du *Cyrtospirifer tenticulum* par la courbure plus forte de l'aréa et aussi par l'angle apical plus élevé (dans la Forme II).

6. Microsculpture.

a) Sur les valves. La microsculpture paraît constituée de microcostules concentriques de croissance croisées avec des microcostules radiaires, sans tuberculations, bien qu'une décortication puisse quelquefois en faire apparaître.

b) Sur l'aréa. Les microcostules transversales se réunissent par deux ou par trois pour former une costule plus grosse. L'aréa dorsale inaccessible n'a pas été observée.

Morphologic interne.

1. Plaque delthyriale. — La plaque delthyriale est courte, peu profondément située dans le delthyrium. Il y a callosité apicale et la cavité post-delthyriale est petite.



FIG. 70. — Cyrtospirifer brodi (P. N. WENJUKOFF). Sections polies dans le spécimen nº 1252.
A : Coupe médiane dans le plan de symétrie bilatérale.
B : Coupe perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale.
1 : aréa ventrale; 2 : fragment de deltidium; 3 : callosité apicale; 4 : cavité post-delthyriale; 5 : plaque delthyriale; 6 : cavité deltidiale; 7 : lamelle dentaire; 8 : cavité apicale latérale.

2. Lamelles dentaires. — Les lamelles sont courtes, minces et divergentes

3. A p o p h y s e s a r t i c u l a i r e s. — Ne possédant que peu d'exemplaires de l'espèce, je n'ai pu observer ni les apophyses articulaires ni les bourrelets deltidiaux, ni les rainures deltidiales et hypodeltidiales qui n'ont pas été conservés.

4. Myoglyphes. — Le myoglyphe ventral, inaccessible, n'a pas été observé. Le myoglyphe dorsal est grand, large et long. Il est divisé dans presque toute sa longueur par un

88

sillon étroit, assez profond, qui monte jusqu'à la racine des adducteurs postérieurs où il fait place à une faible crête qui semble se prolonger jusqu'au processus cardinal (il ne s'agit pas d'un septum). Les détails sont peu visibles, la grosse côte de séparation et la grosse côte médiane de l'adducteur postérieur sont seules discernables.

5. Empreintes ovariennes. — Non observées.

6. Empreintes vasculaires. — Non observées.

7. Appareil brachial. — Non observé.

Discrimination des Formes I et II. — Faute d'un nombre de spécimens suffisant, je n'ai pas pu distinguer avec certitude les Formes I et II. Cependant, en examinant les spécimens figurés par les auteurs, il est à remarquer que, d'une part, on trouve des individus à aréa élevée, peu courbée, dont la coquille présente un aspect plus ou moins aplati, et, d'autre part, des individus dont l'aréa est moins élevée et sensiblement plus courbée, à crochet pointu en surplomb sur l'aréa et dont l'aspect de la coquille est plus globuleux. Si le dimorphisme s'exprime par les mêmes caractères dans toutes les espèces ou par des caractères voisins, ce que l'expérience semble confirmer, nous serions en présence des deux Formes. Dès lors l'espèce brodi serait dimorphe. Une vérification sur un plus grand nombre de spécimens serait nécessaire.

Rapports et différences. — Cyrtospirifer brodi se caractérise par sa forme particulière, il se sépare des espèces tenticuloïdes voisines par la forte mais large courbure de son aréa, sa brachythyridie et sa microsculpture.

Discussion des citations. — P. N. WENJUKOFF (1886, p. 74) a fait remarquer que toutes les variétés du verneuili se relient entre elles par des formes intermédiaires et que seuls les types extrêmes sont nettement séparables. En créant Spirifer brodi, l'auteur a voulu désigner une forme intermédiaire entre Spirifer archiaci et Spirifer tenticulum. Le spécimen de la figure 6, planche III appartiendrait à la Forme II tandis que celui de la figure 2, planche IV serait de la Forme I.

L'espèce Spirifer archiaci, représentée par la figure 6, a-d de T. TSCHERNYSCHEW (1884, pl. II), ferait partie de la Forme I par son aréa haute et l'aspect moins trapu de la coquille.

Le spécimen figuré par D. NALIVKIN (1930, pl. X, fig. 9) serait également une Forme I pour les mêmes raisons.

H. J. HARRINGTON (1939, p. 135) n'a fait que citer l'espèce dans sa discussion de Cyrtospirifer.

W. PAECKELMANN rattache, mais avec doute, Cyrtospirifer brodi à la variété archiaci du Spirifer verneuili (1942, p. 136).

Les spécimens des figures 1, a-d et 3, a-d de B. MARKOWSKI et D. NALIVKIN (1934, pl. VI) appartiennent à la Forme I par leur aréa élevée et peu courbée; le spécimen de la figure 2, a-d appartient à la Forme II par son aréa plus courbée et moins élevée; les autres sont insuffisamment figurés pour pouvoir décider à quelle Forme ils se rattachent.

Répartition stratigraphique. — En Belgique, l'espèce semble apparaître à la base du Frasnien moyen. Elle traverse vraisemblablement tout le Frasnien. Elle est rare partout. En Russie centrale, elle accompagne *Spirifer verneuili* à la base du Dévonien supérieur. Cyrtospirifer canaliferus (J. B. LAMARCK, 1789).

(Pl. III, fig. 16 à 23.)

Liste des citations.

- 1789. Terebratula canalifera J. B. LAMARCK, pl. 244, fig. 5, a et b.
- 1819. Terebratula canalifera J. B. LAMARCK, p. 254. 1820. Anomites Terebratulithes aperturatus E. Schlotheim, p. 258.
- 1822. Terebratulites aperturatus É. SCHLOTHEIM, p. 67, pl. 17, fig. 1, a et b.
- 1828. Terebratula canalifera DEFRANCE, 53, p. 165.
- 1830. Terebratula canalifera H. M. D. BLAINVILLE, p. 511, pl. 52, fig. 8.
- 1835-1837. Trigonotreta aperturata H. G. BRONN, p. 79, pl. II, fig. 13, a et b.
- 1837. Spirifer aperturatus L. BUCH, p. 42.
- 1840. Spirifer aperturatus L. BUCH, p. 188, pl. 9, fig. 14.
- 1841. Spirifer aperturatus J. PHILLIPS, p. 77, pl. 30, fig. 133. 1842. Spirifer aperturatus E. Archiac et E. VERNEUIL, p. 369, pl. 35, fig. 7 et 8; var. a. cuspidata; var. b. echinulata.
- 1844. Spirifer aperturatus C. F. ROEMER, p. 69.
- 1850. Terebratula canalifera T. DAVIDSON, p. 442, pl. 14, fig. 40.
- 1850-1856. Spirifer aperturatus H. G. BRONN, p. 324, pl. 2, fig. 13, a et b.

- 1853. Spirifer canaliferus J. SCHNUR, p. 206, pl. 35, fig. 5, a-e. 1853. Spirifera aperturata J. STEININGER, p. 74. 1864. Spirifera canalifera T. DAVIDSON, p. 26, pl. VI, fig. 9.
- 1871. Spirifer canaliferus E. KAYSER, p. 585.
- 1871. Spirifer aperturatus F. A. QUENSTEDT, p. 501, pl. 53, fig. 44. 1871. Spirifer aperturatus F. A. QUENSTEDT, p. 502, pl. 53, fig. 46 et 47. 1876. Spirifer aperturatus C. F. ROEMER, pl. 28, fig. 1.
- 1880. Spirifer aperturatus J. Gosselet, p. 127.
- 1884. Spirifer aperturatus var. cuspidata T. TSCHERNYSCHEW, p. 64, pl. II, fig. 8, a-c.
- 1885. Spirifer canaliferus F. MAURER, p. 161, pl. 7, fig. 1 et 1a.
- 1885. Spirifer aperturatus F. A. QUENSTEDT, p. 730, pl. 56, fig. 31. 1887. Spirifer canaliferus T. TSCHERNYSCHEW, p. 61, pl. IX, fig. 2, a-d.

- 1887. Spirifer canatigeras 1. ISCHERVISCHEW, p. 01, pl. 1K, fig. 2, a.d.
 1894. Spirifer aperturatus F. FRECH, p. 444, fig. 7a.
 1894. Spirifer aperturatus var. latistriata F. FRECH, p. 444, fig. 7, b-e.
 1895. Spirifer aperturatus J. GOSSELET, p. 45, pl. VII, fig. 66, a-d, 68, a et b, 69. a et b.
 1895. Spirifer aperturatus E. HOLZAPFEL, p. 249, pl. 16, fig. 14, 14, a et b.
 1895. Spirifer canaliferus F. BécLARD, p. 219.

- 1896. Spirifer aperturatus E. BEYER, p. 84. 1896. Spirifer canaliferus var. cuspidata G. GÜRICH, p. 249, pl. 9, fig. 1, a et b; var. alata, p. 249, pl. 9, fig. 11; var. lagoviensis, p. 249, pl. 9, fig. 4, a et b.
- 1896. Spirifer (Terebratulites) aperturatus F. BECLARD, p. 263.
- 1900. Spirifer aperturatus H. SCUPIN, p. 78.
- 1909. Spirifer aperturatus G. GÜRICH, p. 135, pl. 44, fig. 4.

- 1909. Spirifer aperturatus D. SOBOLEW, p. 469.
 1911. Spirifer aperturatus F. FRECH, p. 53, pl. 7, fig. 1, a-c.
 1911. Spirifer aperturatus var. latistriata F. FRECH, p. 53, pl. 7, fig. 2, a-c.
 1913. Spirifer aperturatus W. PAECKELMANN, p. 305.
- 1915. Spirifer cf. aperturatus var. latestriata H. QUIRING, p. 334, pl. 13, fig. 10.
- 1928. Spirifer aperturatus C. LEIDHOLD., p. 75.
- 1930. Spirifer (Cyrtospirifer) aperturatus D. NALIVKIN, p. 128, pl. X, fig. 4, a-d.
- 1931. Spirifer aperturatus var. latestriata H. RITZ, p. 587. 1934. Spirifer aperturatus K. TORLEY, p. 114, pl. 8, fig. 37.
- 1941. Spirifer canaliferus E. MAILLIEUX, p. 4.
- 1941. Cyrtospirifer aperturatus E. MAILLIEUX, p. 4.
- 1942. Spirifer canaliferus ? A. RENAUD, p. 157. 1942. Spirifer (Cyrtospirifer) aperturatus W. PAECKELMANN, p. 49, fig. 18-21; pl. 2, fig. 1 et 2; var. cuspidata p. 64, pl. 2, fig. 5-8, fig. 26-29; var. echinulata p. 62, fig. 25; pl. 2, fig. 4; var. verneuiliformis, p. 57, fig. 22-24; pl. 2, fig. 3.
- 1947. Spirifer canaliferus G. GATINAUD, p. 418.
- 1948. Tenticospirifer canaliferus var. pseudolatistriata G. GATINAUD, p. 205, fig. 4 et 5. 1950. Spirifer cf. aperturatus G. et H. TERMIER, pl. 115, fig. 18.

Diagnose. — Cyrtospirifer dimorphe à contour arrondi, atteignant une grande taille, équithyride dans le jeune âge, brachythyride dans les stades gérontiques. Aréa ventrale élevée, peu courbée, ou moins élevée et plus courbée. Bourrelet dorsal peu saillant, nettement



FIG. 71. — Cyrtospirifer canaliferus (J. B. LAMARCK).
Variation des mensurations par rapport à la longueur de la valve ventrale.
A : Variation du nombre de côtes radiaires en 1 cm au bord marginal à partir du sinus par rapport à la longueur de la valve ventrale.
• = Forme I; + = Forme II.

limité, sinus large à fond plat, assez profond. Côtes radiaires larges peu nombreuses, de profil subtriangulaire, se multipliant par dichotomie et par intercalation sur toute la surface de la coquille. Plaque delthyriale courte avec callosité apicale. Lamelles dentaires longues et minces. Microcostulation radiaire.

Description.

1. Valves. — La coquille est allongée dans les deux Formes, le rapport lt/Hvd ne semble guère accuser de différence d'une Forme à l'autre. Il en est de même pour la largeur totale et la largeur cardinale. La coquille n'est jamais ailée bien que dans certains cas figurés par les auteurs, il pourrait exister de courts éperons aux extrémités cardinales. La hauteur de la valve dorsale paraît un peu plus élevée dans la Forme II que dans la Forme I. La valve ventrale est toujours plus profonde que la dorsale. Aucune différence dans les épaisseurs Et, Evv, Evd; elles ont les mêmes valeurs dans les deux Formes. Le crochet ventral est droit, pointu, faiblement courbé, jamais en surplomb sur l'aréa.

R e m a r q u e s. — Dans le jeune âge, les individus sont équithyrides, ils deviennent brachythyrides par la suite. Le rapport lt/Hvd tend à diminuer avec l'accroissement de la taille, ce qui implique un changement graduel dans le contour. Celui-ci passe du rectangulaire au carré. La transformation du contour s'accompagne dans la Forme II d'un aspect gibbeux qui s'accentue avec l'âge.

2. A r é a . — L'aréa ventrale perpendiculaire au plan de séparation des valves et presque plane dans le jeune âge, se courbe légèrement au cours de la croissance sans amener le crochet en surplomb sur elle-même. Sa croissance est rapide, celle de la Forme I l'est plus que celle de la Forme II et la différence entre les hauteurs (Ha) s'accentue avec l'âge. Le rapport Ha/lc tend à augmenter d'où on peut conclure que l'aréa change de forme. Le rapport Ha/Lvv tend au contraire à diminuer, ce qui marque une tendance à la courbure graduelle de l'aréa. L'angle apical tend également à diminuer et plus rapidement dans la Forme I. Par contre, l'angle delthyrial reste à peu près constant dans les deux Formes, il se maintient entre 20° et 40° environ. L'aréa dorsale est peu élevée, à bords subparallèles, à crochet pointu, en surplomb sur le notothyrium.

3. Deltidium. — N'est pas conservé si ce n'est sous forme de fragments inutilisables (spécimen n° 1295) pour une description.

4. Sinus et bourrelet. — Le sinus est peu profond, large, de section arrondie dans le jeune âge, il s'approfondit graduellement et passe à un fond plat ou légèrement bombé bordé de deux flancs limités par des côtes pariétales de même importance que leurs voisines sur les côtés. La languette sinale, presque inexistante dans le jeune âge, s'allonge avec l'accroissement de la taille. Son bord marginal est arrondi. Le bourrelet dorsal est peu proéminent, nettement limité par deux sillons bordiers.

R e m a r q u e s. — L'angle du sinus est toujours plus petit que celui du bourrelet dans les spécimens que j'ai mesurés. L'angle du bourrelet paraît un peu plus élevé dans la Forme I que dans la Forme II.

5. Macrosculpture. — Les côtes radiaires larges et hautes avec un profil subanguleux se multiplient sur les flancs dans le sinus et sur le bourrelet par dichotomie et par intercalation. La costulation radiaire est forte et sépare à première vue l'espèce des autres.

L'ornementation concentrique est faiblement marquée et ne se prête à aucune mesure. Il ne semble pas y avoir de différence dans le nombre de côtes d'une Forme à l'autre. Il varie d'ailleurs fortement à cause de l'apparition soudaine de bifurcations ou d'intercalations.

6. Microsculpture.

a) Sur les valves. Les côtes et les espaces intercostaux sont couverts de fines costules radiaires au nombre de 7 à 9 environ dans les espaces intercostaux et de 7 à 12 environ sur les côtes. La rencontre de ces costules avec les microcostules de croissance forme un treillissage de fines lignes qui couvrent la surface entière des valves.

Remarque. — E. Archiac et E. Verneuil (1842, pl. 35, fig. 8a) ont figuré une microsculpture qui se compose de fines microcostules concentriques dans les espaces intercostaux et de petits tubercules irrégulièrement disposés sur les côtes seulement. Cette ornementation n'a pas été retrouvée sur les échantillons que j'ai examinés. Il semble que de temps en temps on rencontre une côte plus ou moins décortiquée qui présente quelques pointements minuscules mais qui n'ont aucun rapport, à mon avis, avec la microsculpture tuberculée figurée par les auteurs. F. A. QUENSTEDT (1871, pl. 53, fig. 43) en donne une autre figuration en constatant toutefois que l'ornementation pustuleuse n'est pas générale. Je doute qu'elle se rapporte au spécimen de la figure 44. Pour W. PAECKELMANN (1942, p. 52) elle est très rare sur la variété type qui porte une microsculpture identique à celle que j'ai observée sur mes spécimens. De son côté, G. GATINAUD (1947, p. 419) parle de treillissage qui orne une partie du sinus du spécimen type de J. B. LAMARCK. Il le compare et le déclare identique au treillissage figuré par E. Schlotheim (1822, pl. 17, fig. 1a). J. Gosselet (1894, pl. VII, fig. 68b) l'a également figuré ainsi. Enfin, de l'avis des auteurs de la variété echinulata, de l'avis de W. PAECKELMANN, la costulation radiaire serait sensiblement plus fine que dans la variété type et les bifurcations absentes. On peut se demander si cette variété appartient réellement à l'espèce puisque la grosseur des côtes et leur multiplication en constituent le caractère spécifique. D'autre part, plusieurs espèces d'aspect morphologique voisin sont porteuses de microsculptures tuberculées, notamment Cyrtospirifer orbelianus, stolbovi. En tout cas, à ma connaissance, aucun spécimen « echinulata » n'a été signalé en Belgique jusqu'à présent.



FIG. 72. — Cyrtospirifer canaliferus (J. B. LAMARCK). Microsculpture d'après le spécimen nº 4030.

b) Sur l'aréa. La microcostulation longitudinale couvre entièrement l'aréa, les « stries » sont au nombre de 20 par mm dans le spécimen n° 4028 (Lvv=54 mm, Forme I). La micro-costulation transversale, très fournie, ne couvre pas entièrement l'aréa en laissant de part et d'autre près des arêtes marginales une zone unicostulée. Les costules se réunissent par deux, trois, quatre ou même par tout un faisceau pour former une costule plus grosse. L'aréa dorsale, inaccessible, n'a pas été observée.

Morphologie interne.

1. Plaque delthyriale. — La plaque delthyriale est longue, concave et profondément située dans le delthyrium. Dès le jeune âge, elle a une tendance marquée à la callosité apicale.

2. La melles dentaires. — Épaisses près du crochet, elles s'amincissent rapidement pour devenir foliacées. A l'intérieur de la valve ventrale, leur extrémité se courbe, elles deviennent convergentes et enserrent le myoglyphe ventral. 3. A pophyses articulaires. — D'après les rares stries de croissance du bourrelet deltidial, elles seraient petites, de contour semi-elliptique dans la Forme I (spécimen n° 4028) et semi-circulaire dans la Forme II (spécimen n° 4032). Les rainures deltidiales et hypodeltidiales sont étroites et peu profondes. L'épaississement de raccord au plateau cardinal est très développé.

Cavités glénoïdes. Non observées.



FIG. 73. — Cyriospirifer canaliferus (J. B. LAMARCK).

A: Coupe médiane dans le plan de symétrie bilatérale (spécimen nº 4031, Forme I).
 B: Coupe transversale, perpendiculaire au plan de symétrie bilatérale (spécimen nº 4031, Forme I).

1: delthyrium; 2: aréa; 3: callosité apicale; 4: sinus; 5: plaque delthyriale; 6: cavité post-delthyriale; 7: lamelle dentaire; 8: cavité apicale latérale; 9: rainure hypodeltidiale;
 10: bourrelet deltidial; 11: rainure deltidiale.

4. Myoglyphes.

a) Ventral. Dans un seul exemplaire de la Forme I (n° 4024) et un autre de la Forme II (n° 4033) mal conservés, dans lesquels il n'est pas possible de limiter distinctement les muscles, le myoglyphe est étroit, serré entre les lamelles dentaires et divisé dans toute sa longueur par un myophragme mince et peu élevé mais qui ne se prolonge pas dans le pédonculaire médian.

b) Dorsal. Non observé.

5. Empreintes ovariennes. — Le spécimen n° 4029 (Lvv=35 mm, Forme I) porte de part et d'autre du myoglyphe ventral des lignes en faible relief, d'une densité de 4 à 6 par mm, radiaires, ne correspondant pas aux côtes. Ces lignes paraissent être dues à la réunion des points allongés constituant généralement les empreintes ovariennes.

6. Empreintes vasculaires. — Je ne crois pas que les empreintes décrites plus haut soient attribuables à des empreintes vasculaires (?).

DES CYRTOSPIRIFER DU FRASNIEN DE LA BELGIQUE

7. Appareil brachial. — N'a pas été observé.

Discrimination des Formes I et II. — La séparation des Formes I et II n'est pas toujours aisée, principalement dans les stades jeunes où les spécimens sont tous allongés avec des valeurs de lt/Hvd voisines. La distinction est plus facile lorsqu'on dispose d'une série de chacune des Formes, la différence apparaît alors immédiatement. Elle se fait le mieux avec Ha, $\sqrt{\text{Ha} \times \text{lc}}$, A.ap., A.b.

Forme I. Aréa haute et peu courbée — angle apical moins élevé — angle du bourrelet plus grand — dans les stades gérontiques : forme plus aplatie.

Forme II. Aréa moins haute et plus courbée — angle apical plus élevé — angle du bourrelet moins grand — dans les stades gérontiques : forme plus gibbeuse.

Rapports et différences. — Cyrtospirifer canaliferus se sépare aisément des autres espèces par ses grosses côtes radiaires dichotomes et son aréa élevée.

Discussion des citations.

1. Remarques générales. — Cyrtospirifer canaliferus a fait l'objet de nombreuses discussions issues des confusions inévitables qui se sont produites par suite de l'inexactitude de la figuration originale. J'ai essayé de réunir tous les éléments qui ont contribué à une mise au point de l'espèce.

Tout d'abord, l'espèce n'est pas de VALENCIENNES ainsi que l'ont écrit certains auteurs, mais uniquement de J. B. LAMARCK.

J. GOSSELET (1894, p. 59) a fait remarquer que si VALENCIENNES a aidé LAMARCK alors que celui-ci était atteint de cécité, l'espèce avait déjà été publiée en 1789 et que « le nom de *Terebratula canalifera* est écrit de la main même de J. B. LAMARCK sur un spirifère de la Collection du Museum, qui est bien le *Spirifer aperturatus* d'E. SCHLOTHEIM. J. B. LAMARCK est donc le véritable auteur du nom ».

Dans son travail de 1819, J. B. LAMARCK n'a fait aucune mention de VALENCIENNES et C. D. SHERBORN (1924, p. 1028) donne J. B. LAMARCK et non VALENCIENNES pour auteur de *Terebratula canalifera*.

Ensuite vient la question de la synonymie avec Anomites Terebratulithes aperturatus, espèce citée par E. Schlotheim en 1820 et décrite en 1822 sous le nom de Terebratulites aperturatus.

Il faut savoir que parmi les figures publiées par J. B. LAMARCE, la figure 5, a et b est seule à retenir et que sa ressemblance avec Spirifer verneuili est frappante, d'où les multiples confusions auxquelles elle a donné lieu.

T. DAVIDSON en 1850 (p. 442) avait déjà constaté que la figure ne correspondait pas à la réalité et que les caractères du spécimen l'identifiaient avec *Spirifer aperturatus* d'E. SCHLOT-HEIM. Il refigura le spécimen type de J. B. LAMARCK (pl. XIV, fig. 40) en y apportant des corrections.

Un nouvel examen montra récemment à G. GATINAUD (1947, p. 418) que le dessin de T. DAVIDSON, tout en étant plus exact, n'est pas encore une image fidèle du spécimen. G. GATINAUD a constaté que le dessin de T. DAVIDSON est inversé, que des bifurcations ne sont pas toujours à leur place et parfois manquent encore.

Il faut savoir aussi que le « Type » figuré par E. SCHLOTHEIM en 1822 (pl. 7, fig. I, a et b) comme Spirifer aperturatus est le résultat de la synthèse des caractères observés par l'auteur sur 6 spécimens (W. PAECKELMANN, 1942, p. 50) et que ce type tel qu'il est figuré n'existe donc pas.

Or, la plupart des auteurs ont mis les deux espèces en synonymie en prenant comme espèce type soit Spirifer canaliferus soit Spirifer aperturatus.

T. DAVIDSON, le premier (1850, p. 442) après avoir examiné le type de J. B. LAMARCK, déclara que l'espèce de J. B. LAMARCK devait avoir la priorité malgré l'imperfection des figures publiées. J. Gosselet (1894, p. 59) conserva Spirifer aperturatus en posant la question de savoir laquelle des espèces est à rejeter.

W. PAECKELMANN (1942, p. 55) se rallie à l'opinion de J. Gosselet pour conserver plutôt le nom donné par E. Schlotheim, la figuration de Spirifer aperturatus correspondant au type de l'espèce alors que celle de J. B. LAMARCK se rapporterait davantage à la variété verneuiliformis W. PAECKELMANN.

Enfin, G. GATINAUD (1947, p. 418) constate que le type de J. B. LAMARCK ne présente pas les caractères du verneuili mais ceux de l'aperturatus. L'auteur pense que ce dernier nom doit être supprimé et remplacé par Spirifer canaliferus parce que plus ancien. Je crois pour ma part qu'en vertu des règles internationales, Spirifer canaliferus doit être maintenu parce que plus ancien et Spirifer aperturatus éliminé en tant que synonyme du premier.

2. Les variétés.

a) Variété type. Correspond aux spécimens figurés par E. SCHLOTHEIM (1822, pl. 17, fig. 1, a et b), H. G. BRONN (1851-1856, pl. II, fig. 13 et 13a), J. Gosselet (1894, pl. VII, fig. 66, 68, 69), etc.

b) Variété cuspidata E. ARCHIAC et E. VERNEUIL, 1842. Cette variété tenticuloïde avait été pressentie par L. BUCH (1840, p. 88); elle accompagne les types d'après les auteurs et différerait du Spirifer tenticulum, auquel elle ressemble beaucoup, uniquement par la multiplication des côtes sur les flancs. Pour ma part, et sans avoir vu les spécimens, il se pourrait que cette variété soit une espèce autonome et n'aurait rien de commun avec Spirifer canaliferus. L'angle apical est petit, la valve ventrale est pyramidale par suite de la hauteur de l'aréa. Je ne puis admettre que difficilement que l'on soit en présence de spécimens néalogiques de la variété type dont les caractères sont tellement différents. D'autre part, le fait qu'une côte se bifurque sur le flanc, ce qui se produit très rarement d'après W. PAECKELMANN (1942, p. 65) et qui pourrait être accidentel, ne constitue pas un motif suffisant pour en faire une variété.

D'après E. ARCHIAC et E. VERNEUIL, la variété cuspidata serait reliée à la variété type par une série ininterrompue de formes. Pour W. PAECKELMANN (1942, p. 64) certaines de ces formes de passage seraient à peine séparables de la variété gosseleti du Spirifer verneuili, d'autres seraient identiques au Spirifer tenticulum (W. PAECKELMANN, 1942, p. 58).

Pour F. FRECH (1896, p. 250) la distinction de la variété cuspidata avec Spirifer tenticulum ne paraît pas bien établie.

A mon avis, la variété *cuspidata* n'a pas les caractères de l'espèce, c'est-à-dire les grosses côtes de section triangulaire, se multipliant sur les flancs. Il y aurait lieu, je crois, d'y voir une espèce autonome, celle-ci serait d'ailleurs très voisine du *Spirifer tenticulum*.

c) Variété echinulata E. ARCHIAC et E. VERNEUIL, 1842. La forme générale est la même que celle de la variété type. Elle s'en sépare par une microsculpture particulière, identique, pour autant que le dessin soit exact, à celle de Cyrtospirifer stolbovi D. NALIVKIN. Le sommet des côtes est tuberculé alors que les espaces intercostaux restent unicostulés par les microcostules de croissance. L'aréa est très élevée. Les côtes radiaires sont sensiblement plus nombreuses et plus fines que dans la variété type; de plus, elles ne se multiplient pas sur les flancs. Ces caractères ne sont plus ceux de l'espèce.

d) Variété latistriata F. FRECH, 1894. Caractérisée par des côtes plus fortes dans le sinus que sur les flancs et une forme plus allongée.

Pour W. PAECKELMANN, cette variété est une espèce autonome de la partie inférieure et moyenne du Dévonien moyen et qui appartient au groupe du Spirifer daleidensis.

e) Variété lagovienis G. GÜRICH, 1896. La variété lagovienis est nettement tenticuloïde, à grande aréa un peu courbée, à valve ventrale pyramidale, à sinus nettement limité et bourrelet plat, peu élevé. Les côtes sont bifurquées dans le sinus et sur le bourrelet, elles ne paraissent pas l'être sur les flancs. Par leur largeur et leur petit nombre, les côtes constituent le seul caractère qui puisse rapprocher cette variété de l'espèce. Pour le reste, les caractères me paraissent trop différents, malgré les termes de passage que G. GÜRICH y aurait trouvés.

f) Variété alata G. GÜRICH, 1896. Cette variété est basée sur un seul exemplaire de petite taille qui se distingue des autres par son allongement et son aréa plate. Les caractères invoqués par l'auteur me semblent peu discriminatoires, d'autant plus qu'il s'agit d'un spécimen jeune, dans lequel les caractères spécifiques commencent à peine à se manifester et qu'on pourrait attribuer à beaucoup d'espèces.

g) Variété verneuiliformis W. PAECKELMANN, 1942. Elle a été créée par W. PAECKELMANN pour désigner les formes de passage au Spirifer verneuili. Elle s'en distingue par la multiplication des côtes sur les flancs bien que d'après l'auteur ce caractère ne soit pas constant. Elle se distingue de la variété type par une forme plus allongée équithyride, par une aréa plus élevée et moins courbée. Le sinus et le bourrelet sont moins prononcés. Le profil est généralement plus aplati comme dans le verneuili. La microsculpture est la même que dans la variété type. Il semble ressortir de la description de l'auteur que la variété verneuiliformis comprend plusieurs formes dont celle à grosses côtes et celle à fines côtes. Je crois, pour ma part, que les spécimens à grosses côtes sont à rapporter à la Forme I de l'espèce (fig. 22, 23, 24, pp. 58 et 59), la variété type représentant la Forme II. Les spécimens à fines côtes appartiendraient à une autre espèce, peut-être le Spirifer verneuili.

h) Variété pseudolatistriata G. GATINAUD, 1947. Récemment G. GATINAUD a découvert, dans la collection d'Orbigny au Muséum de Paris, un spécimen qu'il croit pouvoir distinguer de l'espèce type sous forme de variété. Elle diffère de la variété type par une ligne cardinale plus courte, par une aréa plus élevée et par un nombre plus grand de côtes, un bourrelet plus élevé et un sinus plus profond. Il se pourrait à mon avis que cette variété, basée sur un seul spécimen, soit simplement un représentant de la Forme II. Une comparaison avec d'autres spécimens de Lvv égal serait indispensable pour vérifier si l'aréa est réellement plus élevée que dans la variété type.

3. Discussion du genre. — Les genres Terebratula, Terebratulithes, Spirifera ne sont pas à discuter parce que trop anciens.

Trigonotreta utilisé par H. G. BRONN (1835) et plus tard par C. SCHUCHERT (1913) ne peut convenir parce que synonyme de Spirifer sensu stricto (?). Schizospirifer (A. GRABAU, 1931) s'adresse à Spirifer aperturatus var. latistriatus qui appartient au groupe de Spirifer daleidensis et n'a donc aucun rapport avec l'espèce. A. VANDERCAMMEN. — ESSAI D'ÉTUDE STATISTIQUE

Tenticospirifer a été employé par G. GATINAUD (1948). Pour ma part, ce sous-genre est mal défini parce que ce que C. C. TIEN a pris pour un septum dorsal est en réalité une éminence qu'on rencontre fréquemment dans beaucoup d'espèces et qui est un épaississement prolongeant la base du processus cardinal dans la paroi de la valve. Suivant l'inclinaison du plan de coupe apparaissent deux fossettes séparées par une colonne qui donne l'illusion de l'existence d'un septum médian.

Cyrtospirifer a été utilisé pour la première fois en 1930 par D. NALIVKIN.

4. Discussion des spécimens figurés. — Le spécimen figuré par H. M. D. BLAINVILLE en 1830 (pl. 52, fig. 8) est une copie de la figure 4 de J. B. LAMARCK (1789, pl. 244) et ne se rapporte pas à l'espèce.

La Trigonotreta aperturata de H. G. BRONN (1835-1837, pl. II, fig. 13) serait, pour ma part, un représentant de la Forme II.

En 1841, J. PHILLIPS publia (pl. 30, fig. 133) une figure très mauvaise d'un spécimen incomplet qui laisse le plus grand doute quant à son attribution à l'espèce. Pour E. KAYSER (1871) il s'agirait de Spirifer daleidensis J. STEININGER.

Le spécimen de la planche 14, figure 40 publié par T. DAVIDSON en 1850 est le même que celui de J. B. LAMARCK (1789, pl. 244, fig. 5) mais dont le dessin est partiellement corrigé (G. GATINAUD, 1947).

H. G. BRONN a refiguré en 1850-1856 le même spécimen qu'il avait déjà figuré en 1835-1837 et qui appartiendrait à la Forme II.

Les spécimens figurés par J. SCHNUR en 1853 (pl. 35, fig. 5, a-e) ne sont pas des aperturatus. Pour E. KAYSER, la figure 5e se rapporterait à Spirifer daleidensis.

T. DAVIDSON a refiguré le spécimen de J. PHILLIPS (1841) qui serait un Spirifer daleidensis pour E. KAYSER (T. DAVIDSON, 1864).

La figure 44 de F. A. QUENSTEDT (1871) paraît être un représentant de la Forme II. La figure 43 se rapporte à la variété *echinulata* ou à une espèce autonome. Quand à la figure 45, je ne puis l'attribuer à l'espèce qu'avec doute, ne voyant pas les caractères spécifiques.

F. MAURER (1885, pl. 7, fig. 1) a figuré un spécimen qui me paraît fort différent de l'espèce par le contour. Je doute qu'il s'agisse de Spirifer canaliferus. Le Spirifer canaliferus de T. TSCHERNYSCHEW (1887) est une forme tenticuloïde sans rapport avec l'espèce. Elle rappelle la variété cuspidata.

La figure 7*a* de F. FRECH (1894, p. 44) est une vue du bord marginal d'un des spécimens originaux d'E. SCHLOTHEIM. Il est difficile de déterminer à quelle Forme il appartient.

Les spécimens figurés par J. Gosselet (1894, pl. VII) paraissent tous appartenir à la Forme II bien que la figuration de l'aréa soit insuffisante. La figure 67, a et b n'est pas un canaliferus mais un Cyrtospirifer orbelianus; une bifurcation est visible sur le flanc gauche de la figure 67a, elles est accidentelle à mon avis car le reste des caractères rattache indubitablement l'individu à l'orbelianus.

La figure 14 d'E. HOLZAPFEL (1895, pl. 16) représente un spécimen qui est probablement à rattacher à la Forme II. L'aréa est peu élevée et déjà assez fortement courbée.

G. GÜRICH (1909, pl. 44, fig. 4) semble reproduire le dessin de F. A. QUENSTEDT (1871, pl. 53, fig. 44). Le spécimen appartient vraisemblablement à la Forme II.

F. FRECH a reproduit en 1911 les dessins déjà publiées par lui en 1894.

Le spécimen figuré par D. NALIVKIN (1930, pl. X, fig. 4) est à classer avec les Formes II, l'aréa étant peu élevée et assez courbée. En plus, la forme devient gibbeuse.