

ÉTUDES MORPHOLOGIQUES DE QUELQUES SPIRIFÈRES
DÉVONIENS DE LA CHAÎNE CANTABRIQUE
(ESPAGNE)

PAR

TH. F. KRANS

TABLE DES MATIÈRES

I. Introduction	73
II. L'animal	74
III. Forme de la coquille	78
IV. Structure et croissance du test	84
V. Lamelles de croissance	87
VI. Microsculpture	90
VII. Myotest	94
VIII. Plans de croissance dans le test	99
IX. Aréa et delthyrium	101
X. Lamelles dentaires	103
XI. Apophyses articulaires	108
XII. Deltidium	110
XIII. Plaque delthyriale	113
XIV. Cavités glénoïdes et bases crurales	120
XV. Brachidium	131
XVI. Processus cardinal	134
Résumé	143
Summary	145
Index bibliographique	147

I. INTRODUCTION

Le Dévonien affleure très bien dans la Chaîne Cantabrique (Espagne) et fournit beaucoup de Brachiopodes parmi lesquels les Spirifères jouent un rôle important. Ces derniers sont si bien conservés qu'il a été possible de faire une étude approfondie de la structure microscopique du test, composé, comme on le sait, de prismes calcaires. La forme et l'orientation de ces prismes a permis de déterminer le mode de formation du test et de l'appareil apical, comme par exemple les lamelles dentaires, les cavités glénoïdes.

Il a fallu, à cet effet, procéder dans une *Terebratalia* récente, à l'examen de la position de l'épithélium ectodermique coquillier autour des différentes structures apicales.

J'ai essayé d'appliquer les résultats de l'étude de Brachiopodes récents aux Spirifères dévoniens.

Comme les différents modes de croissance sont assez compliqués, j'ai fait des diagrammes schématiques afin d'en faciliter la compréhension. Selon la méthode de Sternberg et Belding (1942) j'ai fait des empreintes acétophaniques des différentes sections des Spirifères. Ces empreintes ont été observées au microscope Wild M 20 avec un condenseur à éclairage oblique. Les dessins ont été faits au moyen d'un tube à dessin d'après Treffenberg. Les photos ont été prises au même microscope avec le tube photographique no. B, film 6 × 9 Agfa IFF.

Je tiens à exprimer ici ma profonde gratitude à M. le professeur dr. A. Vandercammen qui m'a aidé de son expérience, communiqué son enthousiasme, et encouragé à poursuivre les examens des Spirifères dévoniens. Je tiens encore à remercier tous ceux qui m'ont assisté et en particulier le fonds Molengraaff qui m'a fourni une subvention pour un voyage d'études en Espagne en 1963.

II. L'ANIMAL

Les Brachiopodes sont des animaux enfermés dans une coquille bivalve, dont le plan de séparation des valves est perpendiculaire au plan de symétrie. On distingue dans cette coquille une valve ventrale et une valve dorsale. La ventrale possède un crochet recourbé et une ouverture pédonculaire. A la valve dorsale est attaché quelquefois un appareil squelettique, qui supporte le lophophore. Le corps de l'animal n'occupe que la partie postérieure de l'espace entre les deux valves.

L'épithélium ectodermique, enveloppant tout le corps de l'animal, s'étend antérieurement et produit de cette façon deux lobes minces, adhérant aux deux valves. Cette duplication du tégument constitue le manteau. Entre les deux lames ectodermiques constituant le manteau, se trouvent des canaux coelomiques, les sinus palléaux, qui ont été formés par fusion du tissu conjonctif réduisant le coelome du manteau.

Au fond de la cavité palléale, entre les lobes ventral et dorsal, se trouve la bouche, stomodeum d'un tube digestif terminé ou non par un anus. De part et d'autre de la bouche s'insèrent les bras du lophophore, qui servent à la respiration et au transport de la nourriture vers l'orifice buccal.

La figure 1 montre le schéma du lophophore et du brachidium d'une *Terebratulina* actuelle.

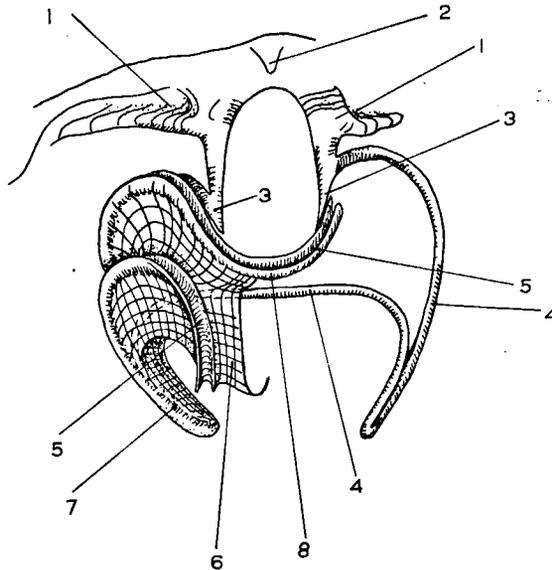


Figure 1. Position schématique du lophophore et du brachidium dans *Terebratulina* spec.

- | | |
|---------------------|----------------------------|
| 1. cavité glénoïde | 5. gouttière du lophophore |
| 2. umbo dorsal | 6. bras médian |
| 3. processus crural | 7. bras latéral |
| 4. brachidium | 8. situation de la bouche |

Le lophophore de *Terebratulina*, formé par des évaginations de la paroi antérieure de l'animal, se compose de trois bras. Les deux latéraux sont supportés par deux boucles du brachidium, tandis que le médian, qui s'enroule, est soutenu par la partie horizontale du brachidium. La gouttière du lophophore est continue et armée de cirres, qui acheminent la nourriture vers la bouche.

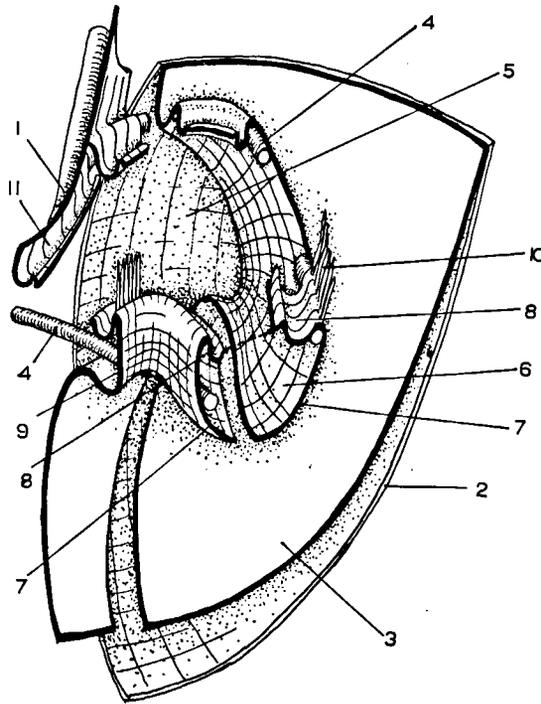


Figure 2. Evagination de la paroi antérieure ectodermique, formant un bras latéral dans *Terebratulina spec.* (schématiquement).

- | | |
|---|---|
| 1. crus | 7. évagination de l'épithélium non-coquillier formant le bras latéral |
| 2. épithélium coquillier | 8. gouttière du bras latéral |
| 3. épithélium non-coquillier | 9. évagination formant le bras médian |
| 4. brachidium, enveloppé par de l'épithélium coquillier | 10. cirres |
| 5. cavité viscérale | 11. partie de la gouttière voisine de la bouche |
| 6. cavité du lophophore, d'origine coelomique | |

La figure 2 permet de voir que les bras du lophophore sont en effet des évaginations de l'épithélium ectodermique et que les cavités du lophophore sont d'origine coelomique.

Dans *Terebratulina spec.* on voit nettement que la cavité viscérale s'étend antérieurement jusqu'au niveau des muscles les plus avancés, et latéralement jusqu'au niveau des crura de la valve dorsale et des apophyses articulaires de la ventrale. Il semble donc possible de déterminer quelle était l'extension de la cavité viscérale dans les Spirifères, si l'on admet que la paroi antérieure correspond avec l'extrémité antérieure des impressions musculaires des deux valves, et que la limite latérale de la

cavité viscérale se trouve au niveau des lamelles dentaires de la valve ventrale et des bases crurales et des crura de la valve dorsale.

L'animal s'attache au substratum au moyen d'un pédoncule qui, chez la plupart des Brachiopodes récents, ne renferme pas de coelome. Le pédoncule passe par l'ouverture pédonculaire qui se trouve au dessous du crochet de la valve ventrale.

A. Williams (1956) distingue trois régions dans l'épithélium ectodermique, à savoir:

1. l'épithélium pédonculaire
2. l'épithélium coquillier
3. l'épithélium non-coquillier.

L'épithélium pédonculaire entoure le pédoncule. Les cellules de l'épithélium pédonculaire ont été partiellement transformées en matière chitineuse, de sorte que le pédoncule est couvert d'une couche cuticulaire épaisse (T. Ekman, 1896, p.208).

L'épithélium coquillier adhère à l'intérieur des valves et sécrète le test.

L'épithélium non-coquillier recouvre la cavité palléale.

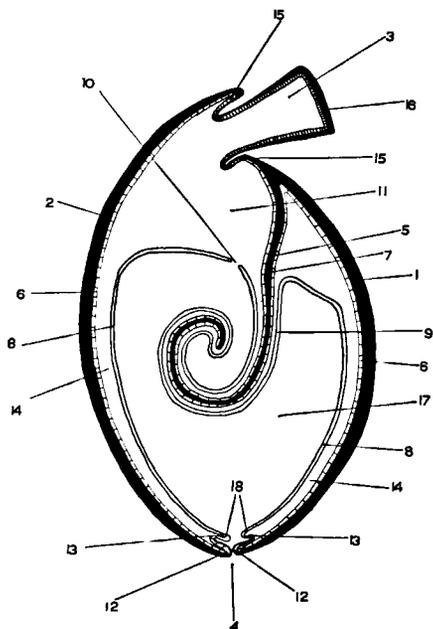


Figure 3. Position de l'épithélium ectodermique par rapport aux éléments squelettiques.

- | | |
|---|--|
| 1. valve dorsale | 11. cavité viscérale |
| 2. valve ventrale | 12. lèvre externe avec transition de l'épithélium coquillier à l'épithélium non-coquillier |
| 3. pédoncule | 13. sillon palléal marginal |
| 4. commissure | 14. manteau |
| 5. brachidium | 15. transition de l'épithélium coquillier à l'épithélium pédonculaire |
| 6. épithélium coquillier | 16. couche chitineuse enveloppant le pédoncule. |
| 7. épithélium coquillier sécrétant le brachidium | 17. cavité palléale |
| 8. épithélium non-coquillier | 18. lèvre interne |
| 9. évagination de l'épithélium non-coquillier formant le lophophore | |
| 10. bouche | |

La figure 3 montre le bord marginal du manteau où se trouve la limite entre l'épithélium coquillier et l'épithélium non-coquillier. Le manteau y est bilobé, c'est-à-dire qu'il forme une lèvre externe et une lèvre interne, séparées par un sillon marginal, le sillon palléal.

Les soies sensorielles sont implantées dans ce sillon. L'épithélium non-coquillier se compose de cellules ciliées et par endroits de cellules muqueuses. Certaines cellules de l'épithélium coquillier sécrètent des substances protéiniques (A. de Haro, 1963).

Au bord de l'ouverture pédonculaire, l'épithélium coquillier fait place à l'épithélium pédonculaire. La coquille grandit radialement le long du bord marginal, grâce à la présence d'une zone génératrice au fond du sillon palléal (A. Williams). Chez les Brachiopodes perforés, l'épithélium coquillier produit des papilles palléales qui se prolongent dans le test, y causant ainsi des perforations (pl. V, 4). Chez les Brachiopodes imperforés tels que la plupart des Spirifères, ces perforations sont absentes.

III. FORME DE LA COQUILLE

Les Brachiopodes inarticulés ont deux valves indépendantes qui ne sont réunies que par des muscles. Les valves des Brachiopodes articulés sont réunies par des muscles et par un appareil cardinal ou charnière. C'est ainsi que l'on trouve dans la valve ventrale deux apophyses articulaires disposées symétriquement de chaque côté du crochet. Dans la valve dorsale se trouvent deux fossettes ou cavités glénoïdes dans lesquelles s'ajustent parfaitement les apophyses articulaires (pl. VII, 3,4). L'extrémité de la coquille, avec le crochet et la charnière, est la région postérieure. Celle où les deux valves s'ouvrent est l'extrémité antérieure. Les bords marginaux antérieurs des deux valves s'adaptent l'un sur l'autre le long de la commissure. Les bords marginaux sont donc symétriques et inverses. Puisque la croissance radiale ne se produit que le long des bords marginaux des valves, la forme de la coquille d'un Brachiopode est déterminée par la croissance commissurale. Les lignes concentriques de croissance, visibles sur la surface de la coquille, et formées par des arrêts successifs de croissance radiale, indiquent la ligne que suivait la commissure dans les stades précédents.

Dans le cas le plus simple, la commissure est rectimarginée et située dans le plan de séparation des valves. Cependant une croissance différenciée dans la zone commissurale peut entraîner une sinuosité de la commissure, de sorte que, par endroits, celle-ci s'écarte du plan de séparation des valves. Il est évident que cette sinuosité commissurale pourra comporter certains effets pour la forme de la coquille.

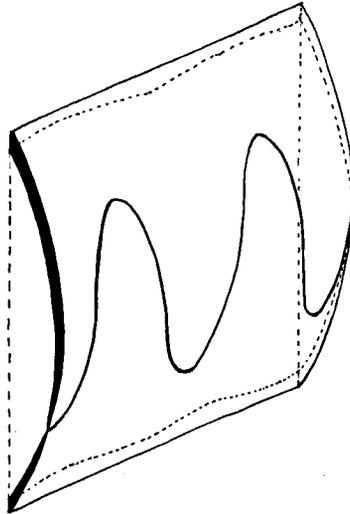


Figure 4. Flexions commissurales situées dans le plan de la courbure des deux valves.

Le plan dans lequel les flexions commissurales se produisent est dénommé ici le plan commissural. L'angle entre ce plan et la tangente radiale à la valve au bord marginal joue un rôle important dans la formation des côtes radiales.

Dans le cas où le plan commissural et le plan de la valve coïncident, la sinuosité commissurale n'aura aucun effet sur la forme de la coquille (fig. 4).

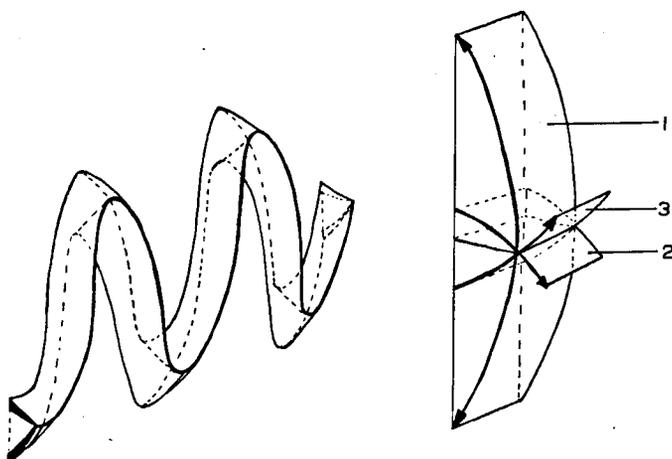


Figure 5. Formations des côtes radiaires. Le plan commissural ne coïncide pas avec le plan de la valve.

- | | |
|---|---|
| 1. plan de la sinuosité commissurale | 3. plan de la courbure radiale de la valve inférieure |
| 2. plan de la courbure radiale de la valve supérieure | |

Par contre, si les deux plans dévient, il se forme un angle entre le plan commissural et la tangente radiale à la valve et une côte radiaire se produira au fur et à mesure que la coquille croît radialement.

Plus le plan commissural dévie du plan de la valve, plus les côtes radiaires sont prononcées. Or, l'angle formé par le plan commissural et la tangente radiale à la valve est déterminant pour la formation des côtes radiaires.

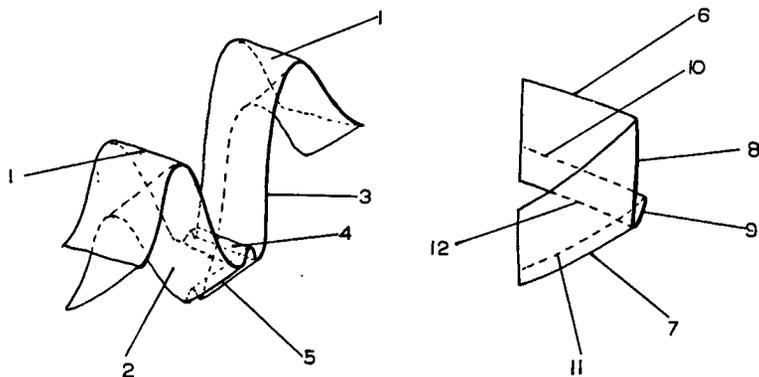


Figure 6. Formation du pli médian dans le sinus et du sillon médian dans le bourrelet de *Mucrospirifer bouchardi* (Murchison).

- | | |
|--|---|
| 1. côtes, bordant le sinus | 8. plan de la sinuosité commissurale formant les côtes radiaires |
| 2. bourrelet | 9. plan de la flexion sinale, formant le pli et le sillon médians |
| 3. commissure | 10. sommet du pli médian |
| 4. pli médian dans le sinus | 11. fond du sillon médian |
| 5. sillon médian dans le bourrelet | 12. fond du sinus |
| 6. courbure radiale des côtes bordant le sinus | |
| 7. courbure radiale du bourrelet | |

Les flexions commissurales augmentent l'espace total d'ouverture entre les deux valves, sans en augmenter l'écartement. Les flexions commissurales entraînent la formation des côtes radiaires; l'agrandissement de la surface du manteau à l'intérieur des valves en est la conséquence (M. Rudwick, 1964). Normalement une flexion commissurale produira dans l'une des deux valves une côte radiaire et dans l'autre un sillon radiaire.

Dans *Mucrospirifer bouchardi* (Murchison) le pli médian du sinus correspond à un sillon dans le bourrelet.

Cela se produit parce que la flexion commissurale qui forme le pli médian dans le sinus en même temps que le sillon dans le bourrelet, se trouve à peu près dans le même plan que les autres flexions qui forment les côtes radiaires sur les deux valves.

Pendant dans *Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim) (= *pellicoi*) et *Howittia paillettei* (de Verneuil) le pli médian du sinus ne correspond pas à un sillon dans le bourrelet. Le plan de la flexion sinale, formant le pli médian, forme un angle considérable avec le plan commissural, de sorte que cette flexion produit un rehaussement du bourrelet au lieu d'un sillon, comme on le voit clairement dans certains exemplaires d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim).

Par suite de la position et des dimensions de la flexion sinale dans *Howittia paillettei* (de Verneuil), celle-ci a donné lieu à une languette sinale énorme. La flexion sinale

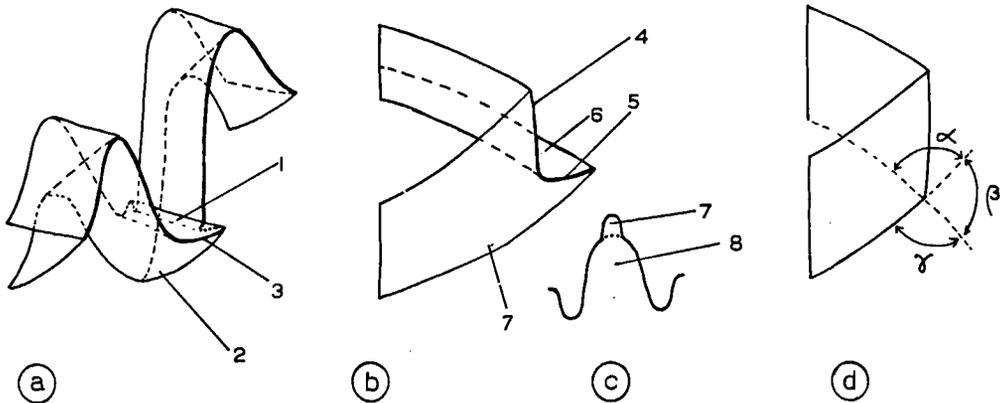


Figure 7. Formation du pli médian dans le sinus et du rehaussement du bourrelet d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim).

- a. diagramme schématique
 - b. projection sur le plan médian
 - c. section transversale du bourrelet montrant le rehaussement
 - d. schéma de la disposition des plans de courbure
1. pli médian dans le sinus
 2. bourrelet
 3. flexion sinale, formant le pli médian
 4. plan de la sinuosité commissurale formant les côtes radiaires
 5. plan de la flexion sinale
 6. pli médian

7. rehaussement du bourrelet
8. bourrelet dorsal

- a. si la flexion sinale est située dans l'angle α , elle produit un pli médian sinale et un sillon médian dans le bourrelet.
- β . si la flexion sinale se trouve dans l'angle β elle forme un pli médian sinale et un rehaussement du bourrelet.
- γ . si la flexion sinale se trouve dans l'angle γ elle produit un rehaussement du bourrelet et un approfondissement du sinus.

est située dans le plan de séparation des valves, de sorte qu'à cet endroit la commissure n'est plus flexueuse.

Le point où le pli médian du sinus apparaît indique le stade de croissance dans lequel une partie de la commissure sinale est devenue rectimarginée.

Les valves de la coquille d'un Brachiopode pourraient être comparées à deux cônes, qui croissent radialement et qui sont devenus asymétriques par suite d'un retard de croissance au secteur postérieur. Par suite de ce retard le secteur postérieur de chaque cône est réduit à un plateau cardinal, plus ou moins plat et de forme triangulaire. Si les deux valves s'articulent tout le long des deux bords marginaux de ces plateaux cardinaux, ceux-ci sont nommés interaréas ou simplement aréas, et leurs lignes de croissance sont parallèles. Si, au contraire, les bords marginaux s'écartent de la ligne d'articulation, les lignes de croissance ne seront plus parallèles et les plateaux cardinaux sont appelés palintropes (M. Rudwick, 1959).

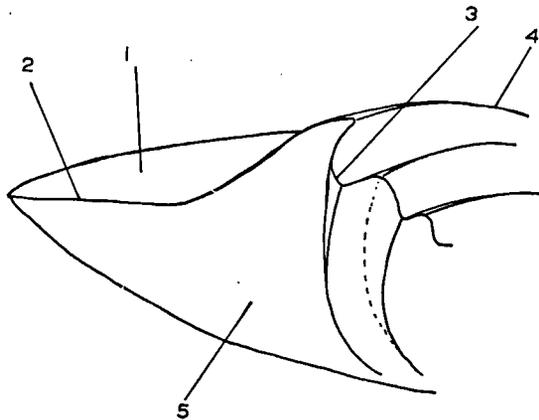


Figure 8. Pli médian et languette sinale de *Howittia paillettei* (de Verneuil).
La flexion sinale se trouve dans le plan de séparation des valves produisant ainsi un pli médian, un rehaussement du bourrelet et une languette sinale considérable.

- | | |
|---|-------------------|
| 1. pli médian | 4. valve ventrale |
| 2. languette sinale | 5. bourrelet |
| 3. flexions commissurales formant les côtes radiaires | |

Les Spirifères sont nantis d'une aréa, qui croît en même temps que les valves grandissent radialement. Cependant l'épithélium coquillier, adhérent à l'intérieur des aréas est continu. Sous la ligne d'articulation ne se trouvent pas de sillons paléaux comme sous les bords antérieurs des valves. D'après A. Williams la lèvre externe et la lèvre interne de la valve ventrale se soudent, sous la ligne d'articulation, aux lèvres correspondantes de la valve dorsale. Les deux lèvres externes soudées formeraient l'épithélium coquillier continu sous les aréas, les deux lèvres internes, se déplaçant antérieurement, formeraient la paroi antérieure de l'animal.

Si l'on considère l'épithélium ectodermique comme une enveloppe continue, une soudure des lèvres devient très discutable.

La figure 9 montre la position de l'épithélium ectodermique à l'extrémité de la ligne d'articulation. L'épithélium coquillier se replie vers l'intérieur où il devient ainsi l'épithélium non-coquillier avec lequel il constitue le manteau. Les bords mar-

ginaux libres du manteau sont bilobés, les deux lobes étant séparés par un sillon palléal marginal. Il est probable que ce sillon se continue sous les extrémités latérales des deux aréas. Les aréas doivent croître latéralement au fur et à mesure que les deux valves s'agrandissent radialement.

Si la croissance aux bords marginaux des valves a la même rapidité que celle aux extrémités des aréas, la coquille deviendra équithyride (fig. 9).

Si la croissance aux extrémités latérales des aréas est plus rapide qu'aux bords marginaux libres des valves, la coquille sera mégathyride (fig. 10).

Au cas où la croissance aux extrémités des aréas se ralentit par rapport à celle aux bords marginaux des valves, la coquille deviendra brachythyride (fig. 11).

Les aréas ne grandissent pas seulement à leurs extrémités latérales, mais également à leurs bords marginaux, près de la ligne d'articulation. Il faut admettre la présence, sous la ligne d'articulation, d'une zone génératrice responsable de la croissance des deux aréas. La croissance aréale d'une coquille brachythyride dépend uniquement de cette zone génératrice, tandis que les aréas s'étendent tout de même latéralement. Vu la position des prismes dans le test des aréas, la croissance aréale semble être radiale, quoique A. Williams prétend que les aréas s'accroissent perpendiculairement à la ligne d'articulation.

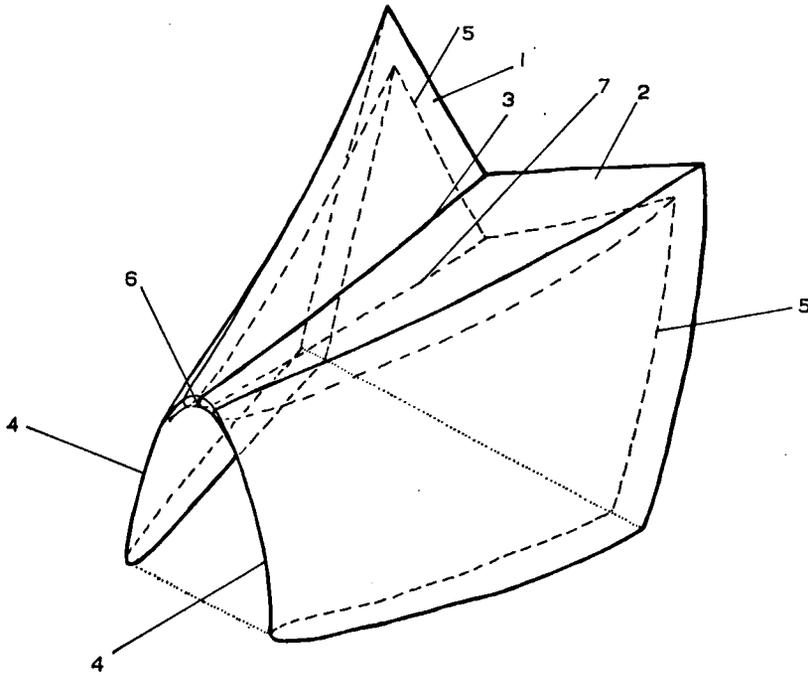


Figure 9. Position schématique de l'épithélium ectodermique à l'extrémité de la ligne d'articulation dans une forme équithyride (La coquille n'est pas indiquée; les valves sont censées être ouvertes).

- | | |
|--|--|
| 1. épithélium coquillier sous l'aréa dorsale | 5. épithélium non-coquillier |
| 2. épithélium coquillier sous l'aréa ventrale | 6. région où les aréas croissent latéralement |
| 3. ligne de transition de l'épithélium ventral à l'épithélium dorsal | 7. transition de l'épithélium non-coquillier ventral à celui de la valve dorsale |
| 4. bord marginal libre du manteau | |

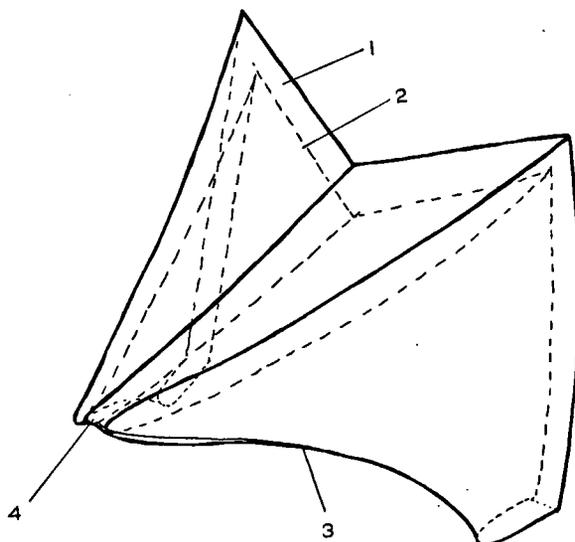


Figure 10. L'épithélium ectodermique sous la ligne d'articulation, dans une forme mégathyride (Les valves sont censées être ouvertes).

- 1. épithélium coquillier
- 2. épithélium non-coquillier
- 3. bord marginal libre du manteau; zone de croissance des valves
- 4. zone de croissance palléale à l'extrémité de la ligne d'articulation

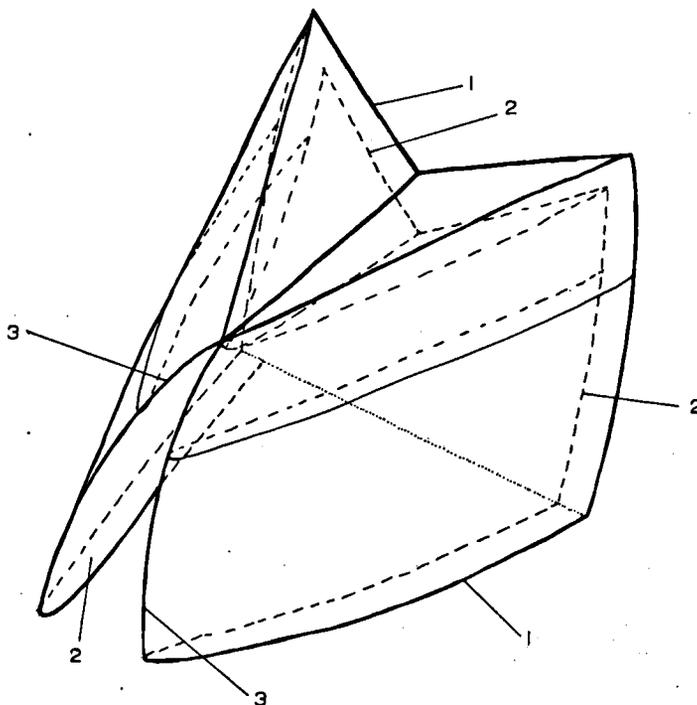


Figure 11. L'épithélium ectodermique dans une forme brachythyride (Les valves sont censées être ouvertes).

- 1. épithélium coquillier
- 2. épithélium non-coquillier
- 3. bord marginal libre du manteau; zone de croissance des valves

IV. STRUCTURE ET CROISSANCE DU TEST

La structure microscopique du test des Brachiopodes récents a été étudiée pour la première fois par Carpenter (1843, 1844, 1847). Il a examiné les coquilles des *Mollusca* y compris celles des Brachiopodes, ce qui était l'usage à l'époque. D'après cet observateur, le test des Brachiopodes est constitué par des membranes parallèles, repliées, donnant un aspect filamenteux à la section radiale du test.

Revenant sur cette affirmation en 1855, il admet que les filaments apparaissant dans les sections radiales, sont tout simplement les lignes de séparation entre les prismes calcaires qui composent le test. Ces prismes seraient situés radialement dans le test, et obliquement par rapport à la surface de la valve, ce qui concorde parfaitement avec les données obtenues sur les Spirifères examinés. Les prismes traversent le test radialement de l'extérieur vers l'intérieur de la coquille et d'arrière en avant. Dans des sections transversales cet arrangement des prismes se présente comme une mosaïque de polygones (pl. I, 1, 2; pl. II, 1, 3, 4).

En 1857 P. Gratiolet (p. 214) remarque: "Quant à la substance même de la coquille elle est formée de petits prismes calcaires un peu atténués à leurs extrémités et disposés en couches parallèles, ce qui donne aux cassures de la coquille un aspect fibreux".

D'après W. Carpenter les prismes ont été formés par calcification du contenu des cellules étirées de l'épithélium coquillier, de sorte que les prismes seront enveloppés par des membranes cellulaires. En effet F. Blochmann (1892, p. 4), en dissolvant le calcaire du test, a découvert la présence d'une substance organique entre les prismes calcaires. A. Williams (1956, p. 246) lui aussi admet que les prismes se sont formés chacun à l'intérieur d'une cellule étirée.

En 1844 W. Carpenter a dessiné quelques prismes d'un Brachiopode récent: *Terebratula octoplicata* Brong. Dans cette figure (pl. 14, fig. 31 de Carpenter) les prismes présentent l'aspect d'une échelle, dont les échelons sont perpendiculaires à l'axe longitudinal du prisme. Il est très remarquable que cette forme a été retrouvée dans les Spirifères examinés (pl. II, 5). C'est surtout grâce au bon état de conservation d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim) de l'Emsien et de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) du Siegenien qu'il a été possible d'examiner en détail la forme des prismes. Ceux-ci sont constitués vraisemblablement par de petites tranches calcaires superposées. Les échelons, convexes à l'extrémité la plus jeune du prisme, marquent les plans de séparation des petites tranches. Dans ce cas, la sécrétion d'un prisme par une cellule épithéliale ne serait pas continue, mais intermittente, de sorte que les échelons indiqueraient les lignes de croissance dans un prisme.

Les coquilles des Brachiopodes récents sont couvertes d'une membrane chitineuse comparable au périostracum des Mollusques. En 1867, W. King a découvert la présence d'une mince couche de calcaire entre le périostracum et la couche prismatique. Cette couche a été très bien étudiée dans le récent *Laqueus californicus* (Koch) par Warren, Hobbs et Cloud en 1942 (p. 23). Ils ont trouvé trois couches: le périostracum brun-jaunâtre, une couche mince de calcaire fibreux, dont l'axe longitudinal est orienté perpendiculairement à la surface de la valve et enfin la couche prismatique avec des prismes situés obliquement par rapport à la surface. Dans quelques Spirifères dévoniens extrêmement bien conservés j'ai découvert une couche au dessus de la

couche prismatique *. Celle-ci, étant très mince et d'un aspect granuleux, est vraisemblablement l'équivalent de la couche trouvée par King (pl. III, 1-4; pl. IV, 6). D'après A. Williams (1956) les différentes couches calcaires sont secrétées par des cellules de l'épithélium coquillier du manteau. Le bord marginal du manteau est bilobé, formant ainsi le sillon palléal marginal dans lequel les setae s'implantent. F. Blochmann (1892) a montré que dans les Inarticulés le bord antérieur du manteau forme deux sillons marginaux. Un sillon postérieur dans lequel s'implantent les soies sensorielles, et un sillon antérieur dans lequel se forme le périostracum. Ce dernier est probablement l'homologue du sillon marginal de Williams. Au fond du sillon palléal marginal de Williams se trouve une zone génératrice, qui produit des cellules allongées secrétant le périostracum jusqu'au bord antérieur de la lèvre externe.

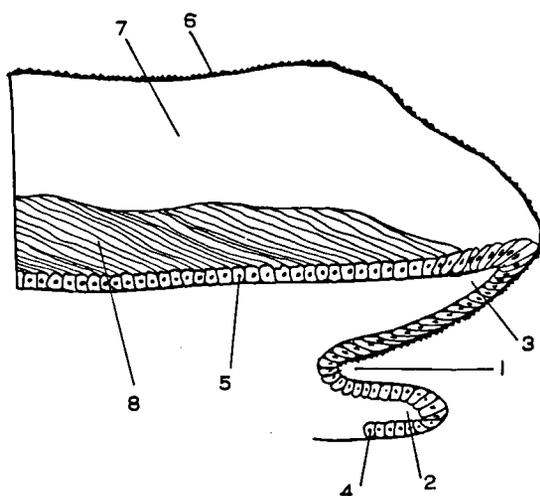


Figure 12. Le bord marginal du manteau (d'après Williams, modifié).

- | | |
|--|--|
| 1. sillon palléal | 5. épithélium coquillier (lame externe du manteau) |
| 2. lèvre interne | 6. périostracum |
| 3. lèvre externe | 7. couche granuleuse |
| 4. épithélium non-coquillier (lame interne du manteau) | 8. couche prismatique |

C'est à l'extrémité antérieure de la lèvre externe, que des cellules columnaires réfléchies commencent à former la couche primaire composée de fibres très minces et perpendiculaires à la surface de la valve: la couche granuleuse de King. Ensuite d'autres, cubiques, secrètent la couche secondaire composée de prismes obliques: la couche prismatique*. Dans les Terebratules récentes, le manteau se prolonge dans la coquille sous forme de papilles qui perforent le test. Chaque papille porte un pinceau de filaments protoplasmiques divergeant jusqu'au périostracum. Au niveau de la couche granuleuse se trouvent quelques cellules chargées de mucus (A. Williams).

D'après Williams les prismes de la couche secondaire se forment chacun à l'intérieur d'une cellule étirée, tandis que les fibres de la couche primaire se former-

* (fibrotest de A. Vandercammen. 1959).

aient à l'extérieur des cellules. L'épithélium coquillier se transforme donc de telle manière qu'il sécrète successivement le périostracum, la couche granuleuse et la couche prismatique. Si on dissout le calcaire, on trouve au niveau de la couche prismatique des membranes organiques, disposées comme les prismes calcaires et les ayant vraisemblablement entourés. D'après Williams ces membranes organiques sont en réalité les membranes cellulaires.

Si les prismes de la couche prismatique étaient dus à une calcification intracellulaire, l'épithélium coquillier serait intimement lié à la couche prismatique, de sorte que la distinction entre les deux types de formation, intracellulaire ou extracellulaire, permettrait d'établir un critère de la rétractibilité du manteau (A. Williams). C'est-à-dire que le manteau pourrait se rétracter jusqu'à la limite entre la couche granuleuse et la couche prismatique. D'après les données fournies par les nombreux examens de Spirifères, il est évident que le manteau pouvait se détacher aussi de la couche prismatique. Il est donc probable que la formation organique et la formation calcaire de la couche prismatique sont, aussi bien que celle de la couche granuleuse, le résultat de sécrétions extracellulaires. La substance organique pourrait être utile au soudage des prismes entre eux.

La position oblique des prismes dans la couche prismatique constitue encore un problème. Si l'on admet que chaque prisme est formé par une seule cellule épithéliale, le manteau doit se déplacer antérieurement au fur et à mesure que la coquille s'accroît radialement. Peut-être cela s'explique-t-il d'une part par la courbure radiale des valves et d'autre part par une croissance intramarginale de l'épithélium coquillier qui pourrait produire le colmatage des cavités apicales.

V. LAMELLES DE CROISSANCE

La croissance radiale est due à une zone génératrice au fond du sillon palléal marginal. Les lignes de croissance concentriques, souvent visibles sur la surface de la coquille, ont été formées par des retards ou des arrêts successifs de la croissance radiale. Or, elles indiquent la forme de la coquille dans les différents stades de croissance. La distance entre les lignes de croissance, ou si l'on préfère, la largeur des lamelles de croissance varie. Par exemple dans *Paraspirifer cultrijugatus* (Roemer), les lamelles de croissance, formées au stade néalogique, sont moins larges que les lamelles éphébologiques tandis qu'au stade gérontologique, les lamelles ont une largeur très variable. En principe, les lignes de croissance sont dues à un retard ou même à un arrêt de la croissance radiale. On trouve donc chez les Spirifères trois différents types de lamelles de croissance.

Le premier type est dû à un retard de la croissance radiale tandis que la sécrétion calcaire se poursuit. Les prismes sont légèrement recourbés vers l'intérieur, de sorte qu'il se produit une légère flexure dans la surface de la valve (pl. III, 4).

Le deuxième type dessine une flexure surplombante et les prismes se recourbent en direction postérieure (pl. III, 5). Dans la figure 13 (en haut) la formation du test, c'est-à-dire des couches granuleuse et prismatique, est encore normale. La

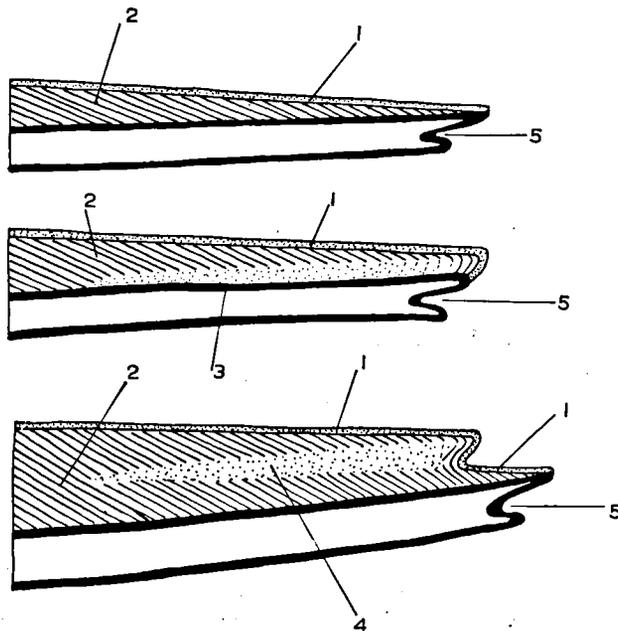


Figure 13. Formation d'une lamelle de croissance surplombante.

- | | |
|-----------------------------------|---|
| 1. couche granuleuse | 4. zone glossoïde de matière granuleuse |
| 2. couche prismatique | 5. sillon palléal marginal |
| 3. zone de déformation du manteau | |

lèvre externe se retire en arrière, tandis que la sécrétion calcaire se poursuit. La couche granuleuse et les prismes de la couche prismatique sont recourbés en sens postérieur (fig. 13 au milieu). Aussitôt que le manteau se déplace de nouveau en direction antérieure, les cellules sont de nouveau capables de sécréter des prismes normaux. De cette façon une zone glossoïde de matière granuleuse, due à la déformation palléale, s'est formée derrière la lamelle de croissance (fig. 13 en bas). Toute la surface de la lamelle est donc couverte par la couche granuleuse.

Le troisième type est une lamelle de croissance libre, due à un arrêt de la sécrétion calcaire (pl. III, 6; pl. IV, 1-4). Le manteau doit se détacher d'une partie du test déjà formé. En 1892 F. Blochmann a trouvé dans l'Inarticulé *Discinisca lamellosa* Broderip un manteau qui, de temps en temps, se détache du test.

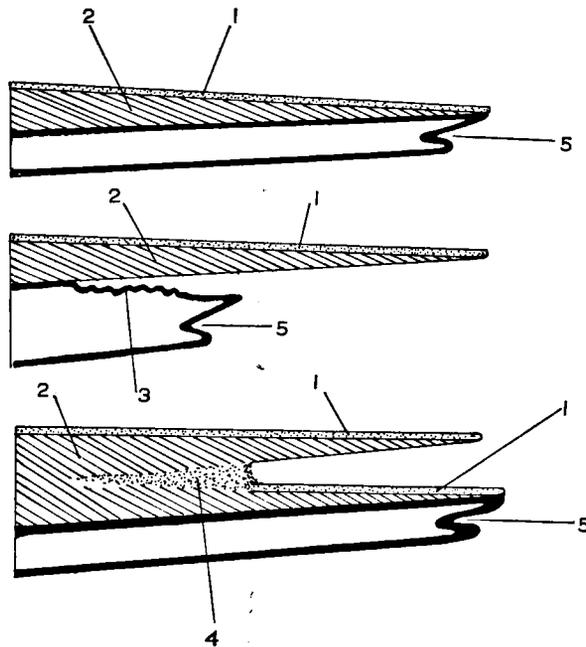


Figure 14. Formation d'une lamelle de croissance libre.

- | | |
|---------------------------|---|
| 1. couche granuleuse | 4. zone glossoïde de matière granuleuse |
| 2. couche prismatique | 5. sillon palléal marginal |
| 3. déformation du manteau | |

Dans la zone marginale du manteau, un muscle retire le bord du manteau en arrière, de sorte que celui-ci se détache du test, même du périostracum.

Ces lamelles de croissance, dues à une forte rétraction du manteau, se rencontrent dans beaucoup de Spirifères. La figure 14 montre la formation d'une lamelle de croissance libre. Le manteau se retire et la sécrétion calcaire du test s'arrête. De même que dans les flexures surplombantes, le manteau doit se déformer, de sorte qu'après la reprise de la croissance radiale, il reste une zone granuleuse derrière la lamelle de croissance (pl. III, 6). La couche granuleuse ne couvre que la surface extérieure de la lamelle, ce qui est bien compréhensible vu que le manteau s'est détaché de la surface intérieure.

D'après A. Williams (1956, p. 246) la couche granuleuse (= primaire) se forme à l'extérieur des cellules palléales, tandis que le couche prismatique se formerait à l'intérieur même des cellules, de sorte que chaque prisme serait entouré par la membrane cellulaire. Par conséquent le manteau est beaucoup plus attaché à la couche prismatique qu'à la couche granuleuse. Or le manteau ne pourrait se détacher que de la couche granuleuse. Du raisonnement de Williams on pourrait conclure que la partie libre d'une lamelle de croissance ne pourrait être composée que de matériel granuleux, ce que contredisent les données fournies par l'examen des Spirifères. Il est évident que le manteau pouvait se détacher aussi de la couche prismatique, de sorte qu'il est vraisemblable que la couche prismatique est due à une sécrétion extracellulaire. Dans ce cas la substance organique qui se trouve entre les prismes calcaires serait due à une sécrétion organique servant à souder les prismes calcaires l'un à l'autre.

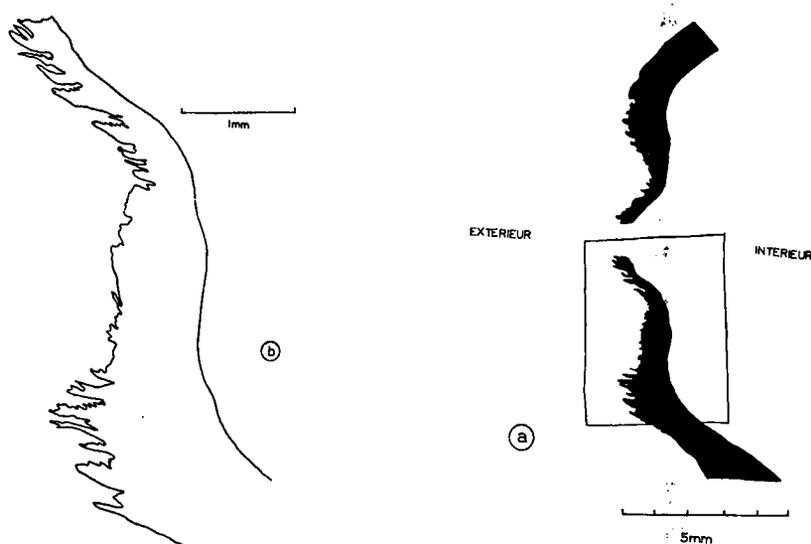


Figure 15. Section dans le plan de symétrie d'une coquille de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) près de la commissure, montrant les différentes rétractions palléales, formant des lamelles de croissance irrégulières.

Il n'est pas très logique d'admettre que la présence des lamelles de croissance est due à une influence saisonnière. Dans la région commussurale des coquilles gérontologiques des Spirifères, comme par exemple chez *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault), les distances entre les différentes lignes de croissance sur la surface de la valve peuvent varier beaucoup (pl. IV, 5). Par suite, les rétractions du manteau se produiraient à des intervalles variables, tandis que l'ampleur de rétraction est également très variable (fig. 15).

VI. LA MICROSCULPTURE

Les différents types de microsculpture sont très utiles à la détermination des Spirifères dévoniens. Elle peut comprendre des lamelles de croissance concentriques, des microcostules radiales et des restes d'épines, qui, aux différents stades de croissance, garnissaient les bords marginaux. Les bases des épines marginales sont souvent disposées selon un arrangement concentrique et radial. Beaucoup de genres ont une microsculpture caractéristique. Les genres *Hysterolites*, *Howellella*, *Paraspirifer*, *Brachyspirifer*, etc. présentent une microsculpture microépineuse marginale, c'est-à-dire que les épines se trouvent à chaque stade de croissance le long du bord marginal de la valve (fig. 18a et c). Parfois on trouve une microsculpture dont les bases d'épines ne sont pas disposées concentriquement. Comme les épines ne peuvent se former qu'au bord marginal de la valve, il est évident que dans ce cas c'est la densité concentrique des épines qui n'est pas constante dans les stades successifs (fig. 18e). La microsculpture de *Spinocyrtia* est composée d'épines, disposées concentriquement, non seulement le long du bord, mais encore sur la surface même des lamelles de croissance (fig. 18b). Les bases d'épines sur les bords marginaux des lamelles sont cependant les plus grandes.

La microsculpture du genre *Mucrospirifer* est constituée uniquement par des lamelles concentriques de croissance, sans épines (fig. 18f). Les Spirifères qui présentent une microsculpture microépineuse auraient été couverts lorsqu'ils étaient encore vivants d'un chevelu d'épines comme par exemple *Paraspirifer cultrijugatus* (Roemer) (A. Vandercammen et Th. Krans, 1962).

Les épines se forment au bord marginal de la valve, qu'elles dépassent. Un fragment d'une valve de *Hysterolites* spec., provenant du Siegenien, était si bien conservé qu'il a été possible de faire une coupe longitudinale d'une épine (pl. IV, 6). On y voit que les épines ne sont pas creuses, mais massives et composées de deux couches: granuleuse à la face supérieure, et prismatique pour le reste.

La figure 16 donne un aperçu schématique de la formation, sous forme d'hypothèse, de quelques épines marginales massives. Leur surface supérieure est couverte par la couche granuleuse, qui indique jusqu'où arrivait le bord antérieur de la lèvre externe du manteau, de sorte qu'il faut admettre que l'épithélium coquillier adhérait seulement à la face intérieure des épines. La lèvre externe devait donc suivre la ligne ondulée formée par les épines et leurs intervalles. Cette position du manteau sous les épines est encore prouvée par la direction des prismes, qui doivent avoir été sécrétés par des cellules se trouvant à leur extrémité inférieure. La forme du bord marginal de la valve permet de conclure que la division des cellules dans le sillon palléal marginal est variable. Elle sera plus grande aux endroits où les épines sont sécrétées, de sorte que le manteau pourra s'étendre plus en avant. Cette différenciation de croissance pouvait être très considérable, vu la longueur des épines, qui pouvait atteindre plusieurs millimètres.

Au cours de la croissance radiale valvaire, les épines sont enrobées dans leur partie postérieure, de sorte qu'il se forme des barres dans la lamelle de croissance. La croissance différenciée qui produit les épines va de pair avec une ondulation du manteau par suite de laquelle les épines sortent du plan du reste de la valve. C'est ainsi que les parties postérieures des épines, qui sont enrobées par la continuation de la croissance radiale, se présentent comme une microcostulation radiale dont les épines libres sont le prolongement.

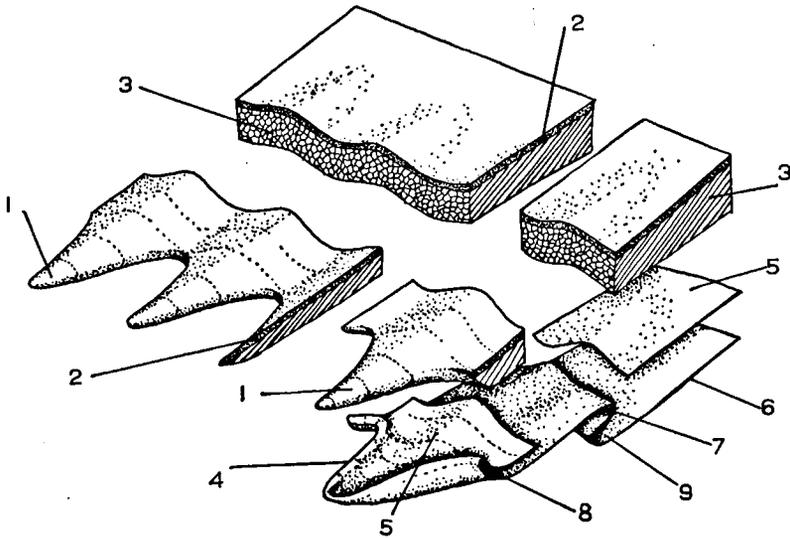


Figure 16. Formation des épines marginales massives (hypothèse).

- | | |
|---|------------------------------|
| 1. épine massive | 5. épithélium coquillier |
| 2. couche granuleuse | 6. épithélium non-coquillier |
| 3. couche prismatique | 7. sillon palléal marginal |
| 4. bord marginal de la lèvre externe du manteau | 8. lèvre externe |
| | 9. lèvre interne |

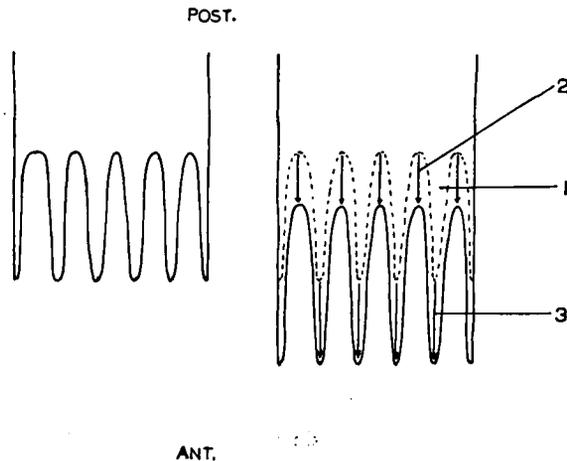


Figure 17. Enrobage des épines dans la valve.

- | | |
|---|---|
| 1. partie d'une épine enrobée par la croissance radiale de la région entre les épines | 2. degré de croissance de la région entre deux épines |
| | 3. degré de croissance radiale d'une épine |

De même que dans la formation des lamelles de croissance libre la sécrétion du test s'arrête et le manteau se retire. Dans l'espèce récente *Tegulorhynchia döderleini* on trouve une si forte ondulation du bord marginal de la valve qu'il se produit des excroissances creuses par où passent les soies sensorielles (Leidhold, 1922). Vraisemblablement le phénomène commence comme une simple microcostulation radiale

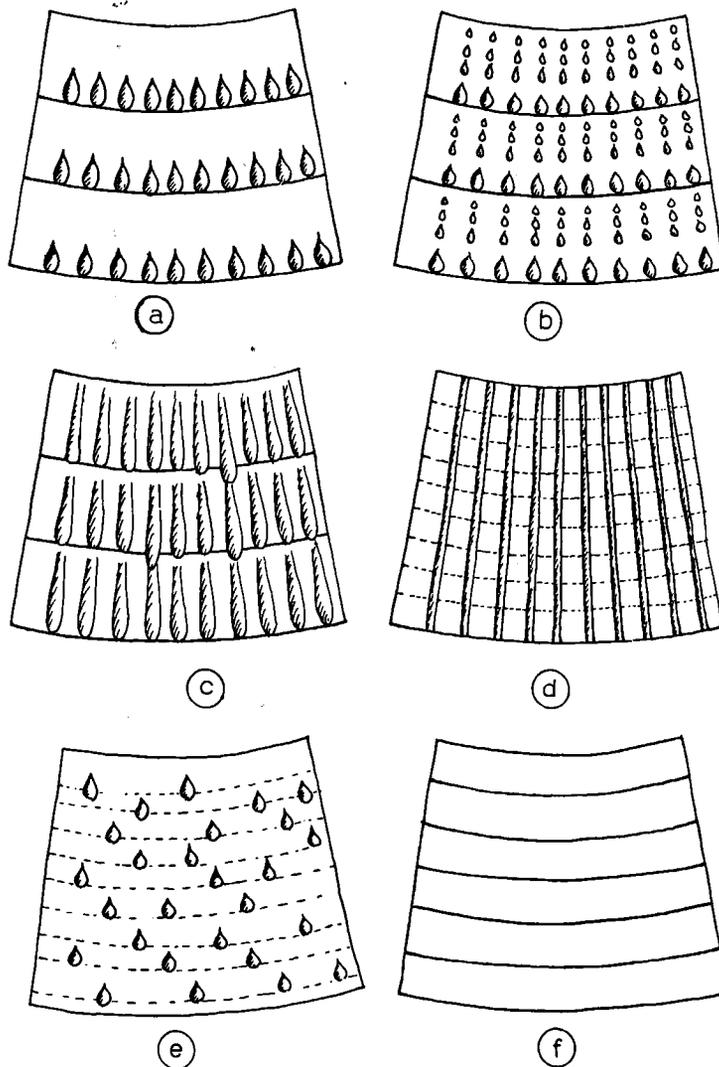


Figure 18. Quelques types de microsculpture des Spirifères.

- | | | | |
|-------|--|----|--|
| a + c | microsculpture microépineuse marginale | d. | microsculpture constituée par une microcostulation radiale |
| b. | microsculpture microépineuse marginale et intermarginale | e. | microsculpture dont les épines n'ont pas de position fixe |
| | | f. | microsculpture lamelleuse sans épines |

qui, par suite d'une ondulation très prononcée du manteau, peut se transformer en une épine creuse.

Les épines massives sont dues à une ondulation modérée du bord marginal de la valve et à une croissance différenciée du manteau. Il pourrait y avoir un rapport entre la présence des épines massives et celle des soies sensorielles, et, tenant compte de ce qui se passe dans *Tegulorhynchia*, il y a lieu d'admettre que les soies sensorielles se trouvaient sous les épines marginales. Si, pendant la croissance radiale, les soies sensorielles restent dans la même position, il se produit une microsculpture dont les épines sont disposées radialement (fig. 18a-d).

Dans le cas de *Spinocyrtia*, la formation des épines au cours d'une période de croissance correspondant à une lamelle de croissance, n'est pas continue. Elle s'est interrompue chaque fois qu'une rangée concentrique d'épines a été formée. Au début de la formation d'une lamelle, les épines n'ont presque pas le temps de grandir. C'est ainsi que s'est formée une lamelle concentrique de croissance sur laquelle on trouve plusieurs rangées concentriques d'épines. Les épines postérieures sont chaque fois les plus petites d'où l'on peut conclure que la différenciation de croissance radiale a dû être de plus en plus prononcée pour chaque rangée de la même lamelle (fig. 18b). Enfin une rétraction palléale alliée à un arrêt de la sécrétion calcaire produit une lamelle de croissance normale, pourvue de longues épines.

Si la disposition des épines n'est pas concentrique (fig. 18e) il faut admettre ou bien que toutes les soies sensorielles n'étaient pas protégées par des épines, ou bien que les soies n'avaient pas une place fixe, de sorte que leur densité a varié aux différents stades de croissance. La microsculpture constituée par une microcostulation radiaire, si elle devait s'avérer être sans épines, pourrait être due à une ondulation du manteau, produisant les microcostules sans croissance palléale différenciée. Dans ce cas les soies sensorielles devaient avoir une position fixe et une densité invariable. Dans le genre *Mucrospirifer* les soies sensorielles ne causent ni ondulation palléale ni croissance différenciée, de sorte que la microsculpture n'est constituée que par des lamelles concentriques de croissance (fig. 18f).

VII. MYOTEST

Nous avons vu que le fibrotest de Vandercammen est formé de deux couches: la couche granuleuse de King et la couche prismatique. Dans la partie postérieure de la coquille, le plus clairement visible dans la valve ventrale, entre les lamelles dentaires, il est possible de distinguer une troisième couche, plus foncée que le reste du test. Dans une empreinte acétophanique sa structure se révèle grenue.

Cette troisième couche (partie du prismotest de Vandercammen) se trouve près de l'umbo tout entière dans la couche prismatique, de sorte qu'une coupe transversale montre de l'extérieur à l'intérieur: la couche granuleuse de King, la partie externe de la couche prismatique (= fibrotest s.s.), la troisième couche grenue et la partie interne de la couche prismatique (= callotest de Vandercammen) (pl. V, 1, 5, 6; pl. VI, 6; fig. 19). Dans une section radiale on voit que les prismes de la couche prismatique (= fibrotest s.s.) s'arrêtent obliquement sur la troisième couche (pl.

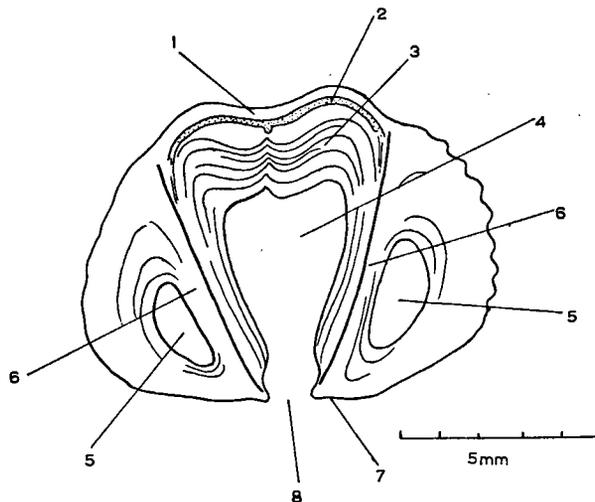


Figure 19. Section transversale de la valve ventrale de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois, montrant le myotest (empreinte 323).

- | | |
|--|--|
| 1. partie externe de la couche prismatique | 6. lamelle dentaire |
| 2. myotest | 7. aréa ventrale |
| 3. partie interne de la couche prismatique | 8. delthyrium |
| 4. cavité apicale centrale | (la couche granuleuse n'a pas été conservée) |
| 5. cavité apicale latérale | |

V, 3). Le moule interne de la valve ventrale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) présente dans le plan médian une dépression qui indique la limite antérieure du myoglyphe (fig. 20). Dans une section radiale, cette dépression est bien visible. Il est très remarquable que la troisième couche s'étend exactement jusqu'à cette limite. Non seulement dans le sens radial, mais également dans le sens latéral, la troisième couche coïncide avec la région d'attache des muscles.

Il doit y avoir un rapport entre la présence de cette troisième couche et celle des muscles. C'est la raison pour laquelle cette couche est désignée ici sous le nom de myotest.

Les valves des Brachiopodes articulés, auxquels appartiennent les Spirifères, s'ouvrent au moyen des muscles diducteurs qui sont situés derrière la ligne d'articulation, contrairement aux muscles adducteurs, qui se trouvent devant cette ligne. Deux adducteurs, attachés symétriquement à la valve ventrale, se divisent avant d'aboutir à la valve dorsale, où ils ont chacun, deux points d'attache, donc quatre au total. Dans cette valve deux paires de diducteurs sont attachés au fond de la valve ventrale et au processus cardinal, situé au-dessous de l'umbo dorsale.

La capsule pédonculaire est attachée aux valves par deux paires de muscles pédonculaires, les pédonculaires ventraux et dorsaux, et en outre, par un lien impair de tissu conjonctif qui la fixe à la valve ventrale, le pédonculaire médian (T. Ekmann, 1896).

Les pédonculaires dorsaux tirent la capsule vers l'extérieur, les ventraux, au contraire, la font rentrer dans la coquille. D'après A. Hancock (1859, p. 797) la contraction des muscles diducteurs a aussi pour effet de pousser le pédoncule vers l'extérieur, ce qui libère l'escape nécessaire pour que le crochet dorsal se déplace dans le sens ventral.

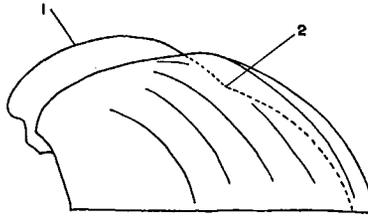


Figure 20. Vue latérale d'un moule interne de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault).

1. empreinte musculaire

2. dépression et limite antérieure de l'empreinte musculaire

Aux points où les muscles s'attachent à l'épithélium coquillier, il y a des cellules différenciées. D'après F. Blochmann (1892, p. 25) à ces endroits l'épithélium n'a pas de cellules sécrétrices comme ailleurs (A. de Haro, 1963).

Entre les fibres musculaires et l'épithélium coquillier il n'a jamais été trouvé d'autre couche cellulaire (N. Yatsu, 1902, p. 72). Les cellules d'attache (les "Haftzellen" de Blochmann) ont une forme allongée dans le sens dorso-ventral, leur noyau se déplace vers la membrane cellulaire. Blochmann prétend que seules les "Haftzellen" possèdent des tonofibrilles, qui traverseraient les cellules. M. Prenant (1928, p. 120) prétend au contraire qu'il y a également des tonofibrilles dans les autres parties de l'épithélium. Les cellules d'attache auraient une surface plate du côté du test, tandis qu'elles sont pointues du côté des fibres musculaires, de sorte que les fibres peuvent facilement s'y attacher et s'étendre jusqu'entre les pointes des cellules. Il est facile de comprendre que les cellules d'attache ont une sécrétion calcaire différente de celle des cellules normales. W. Carpenter (1855, p. 27) a trouvé que chez le récent Inarticulé *Crania* aux points d'attache, le calcaire est constitué par des prismes formés par des cellules allongées. D'après F. Blochmann (1892, p. 14) les cellules d'attache sécrètent des prismes disposés perpendiculairement à la surface de la valve.

Dans une lame mince de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) le myotest ne présente pas une structure prismatique, mais plutôt une structure granuleuse et nébuleuse, avec une faible striation verticale. De plus, on aperçoit des bandes foncées (claires avec l'éclairage oblique) plus ou moins parallèles à la surface de la valve.

La figure 21 montre le schéma d'une section radiale et médiane du test avec la partie antérieure du myotest. On distingue la couche granuleuse de King à l'extérieur, ensuite la partie externe de la couche prismatique (= fibrotest s.s.), le myotest et la partie secondaire de la couche prismatique (= callotest). Les prismes de la couche prismatique sont situés obliquement par rapport au myotest.

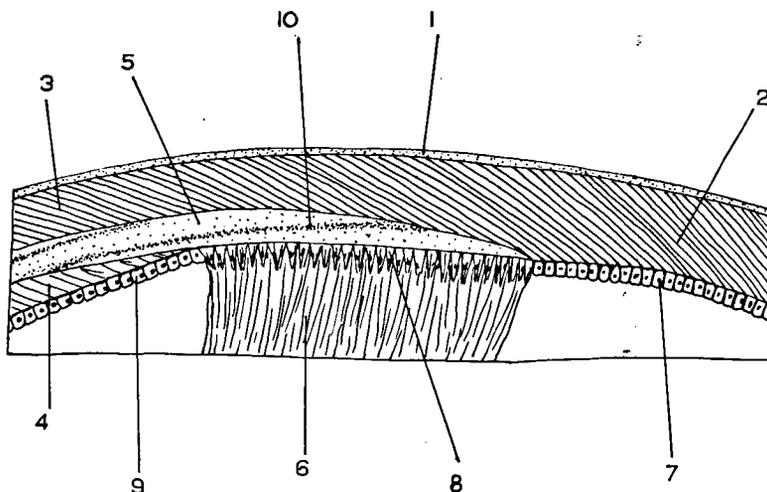


Figure 21. Point d'attache d'un muscle, là où le myotest se forme (section radiale).

- | | |
|--|--|
| 1. couche granuleuse de King | 6. muscle |
| 2. couche prismatique du fibrotest | 7. épithélium coquillier |
| 3. partie externe de la couche prismatique (fibrotestaire) | 8. cellules d'attache sécrétant le myotest |
| 4. partie interne de la couche prismatique (callotestaire) | 9. cellules sécrétant de nouveau de la matière prismatique |
| 5. myotest | 10. zone de croissance du myotest |

Chaque cellule épithéliale subit des transformations successives, qui entraînent des sécrétions différentes. Une cellule au fond du sillon palléal marginal, commence par sécréter le périostracum chitineux, jusqu'au moment où elle atteint le bord antérieur de la lèvre externe. Dès lors elle commence à participer à la formation de la couche granuleuse de King. Après quelque temps, la cellule, qui avait jusqu'ici une forme allongée, devient cubique, et commence à contribuer à la formation de la couche prismatique en sécrétant un seul prisme.

Les muscles, attachés à l'épithélium coquillier, sont enveloppés d'un tissu mésodermique. Au fur et à mesure que la coquille grandit, les muscles doivent se déplacer dans le sens antérieur. C'est pourquoi le tissu mésodermique se transforme par devant en matériel musculaire, tandis que de l'autre côté le muscle se résorbe. La résorption est moins importante que la formation de fibres musculaires nouvelles, de sorte que le muscle, en se déplaçant vers l'avant, grossit en même temps. Une

fibre musculaire de formation récente s'attache à une cellule épithéliale coquillière qui se transforme en cellule d'attache. Cette cellule qui a sécrété jusqu'à ce moment le périostracum, la couche granuleuse et la couche prismatique (= fibrotest s.s.), commence dès lors à former une partie du myotest. A la face postérieure du muscle, les fibres musculaires se résorbent, de sorte qu'ici les cellules d'attache sont libérées de l'attachement des muscles. Ces cellules seront de nouveau capables de sécréter des prismes, quoique plus irrégulièrement qu'auparavant. L'épithélium auquel est attaché le pédonculaire médian, étant un ligament de tissu conjonctif, est composée de cellules normales, sécrétant des prismes, de sorte que l'impression du pédonculaire médian dans le fond de la valve est couverte de la couche prismatique secondaire (= callotest).

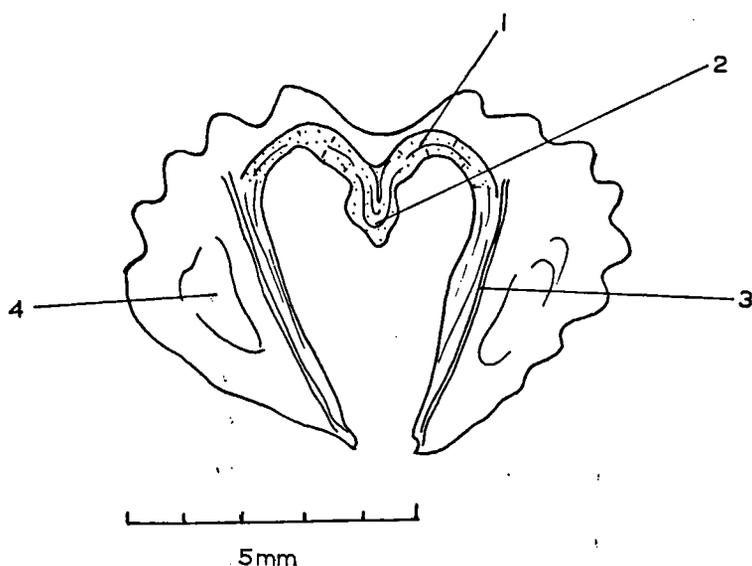


Figure 22. Section transversale de la valve ventrale d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim) près du crochet, montrant le myotest et le myophragme (empreinte 98).

- | | |
|---------------|-----------------------------|
| 1. myotest | 3. lamelles dentaires |
| 2. myophragme | 4. cavité latérale colmatée |

Les muscles, qui sont tous groupés par couples, peuvent causer la formation d'une myophragme, une arête médiane dans le fond de la valve, souvent composée de matériel myotestaire (fig. 22) et utile à l'attachement des muscles (pl. VI, 4, 5, 6).

Les points d'attache des muscles, surtout ceux dans la valve ventrale, sont situées dans une dépression. Or, le myotest montera, tant soit peu, vers les bords de cette dépression, de sorte que, vu la croissance radiale de la coquille et des lamelles dentaires, le myotest sera encore présent dans la haut des lamelles dentaires (fig. 23). Pendant le déplacement du pédonculaire médian en avant, la cavité apicale centrale, derrière lui, sera colmatée par du matériel prismatique (= callotestaire).

F. Blochmann (1892, p. 15) a constaté qu'aux points d'attache des muscles, le test est plus riche en matière organique qu'ailleurs. Il est vraisemblablement que c'est à cause de cela que le myotest a une couleur plus foncée.

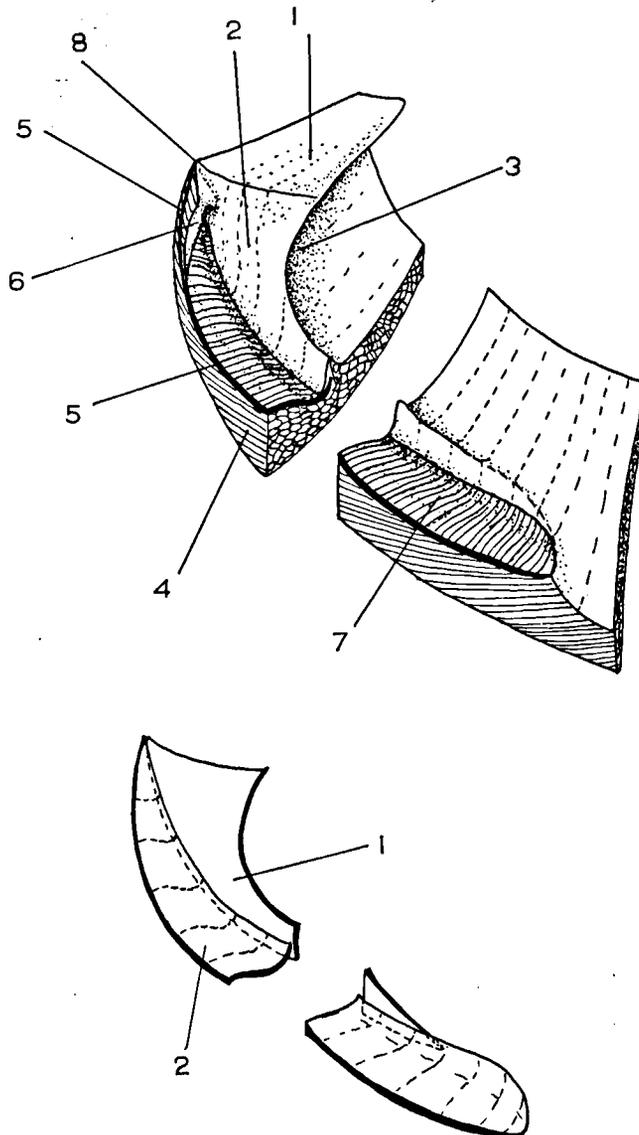


Figure 23. Diagramme, montrant l'extension dy myotest dans *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) (en haut).

- | | |
|-----------------------|---|
| 1. aréa ventrale | 6. pédonculaire médian |
| 2. lamelle dentaire | 7. empreinte musculaire à un niveau plus bas que le reste de la valve |
| 3. cavité latérale | 8. umbo ventral |
| 4. couche prismatique | |
| 5. myotest | |

L'extension du myotest par rapport à la couche médiane de la lamelle dentaire. (en bas)

- | | |
|-------------------|------------|
| 1. couche médiane | 2. myotest |
|-------------------|------------|

VIII. PLANS DE CROISSANCE DANS LE TEST

Les muscles n'occupent que la partie postérieure de la coquille, dans le secteur médian, entre les lamelles dentaires. Donc, à l'extérieur des lamelles dentaires le myotest fera défaut. Dans le test il y a des plans de croissance, qui indiquent les limites de croissance de chacun des stades successifs. Il est évident que le fond de la valve coïncide avec le dernier plan de croissance.

La ligne d'intersection entre un plan de croissance et un plan quelconque de coupe est une ligne de croissance dans cette coupe. Dans chaque coupe sauf celles coïncidant avec un plan de croissance, on trouvera donc des lignes de croissance.

La surface de séparation entre la couche granuleuse de King et la couche prismatique (= fibrotest s.s.) n'est pas un plan de croissance, puisque la valve n'a jamais été formée uniquement par la couche granuleuse. Mais, dans une section transversale, la ligne de séparation entre la couche granuleuse et la couche prismatique correspond avec une vraie ligne de croissance (fig. 24).

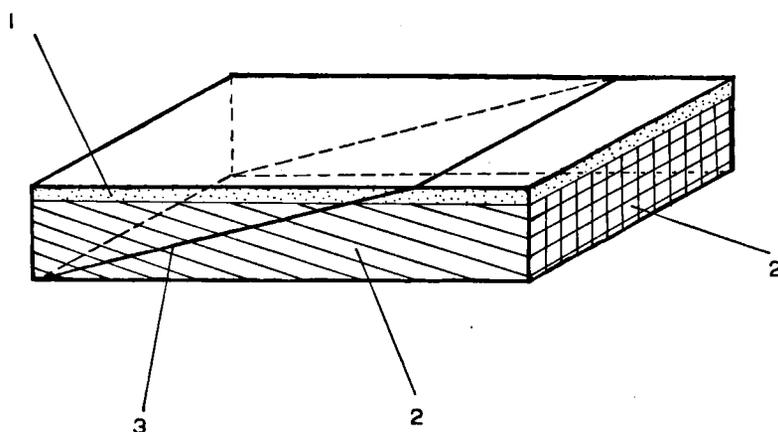


Figure 24. Diagramme du test, montrant la position d'un plan de croissance.

- 1. couche granuleuse
- 2. couche prismatique du fibrotest
- 3. plan de croissance

Dans certains stades les prismes de la couche prismatique sont plus petits que dans les autres, de sorte qu'une section transversale permet de distinguer les différentes zones de croissance, bien que ce soit quand même assez difficile (pl. I, 2, pl. II, 4). Dans les régions latérales où le test ne comprend qu'une couche prismatique*, et une couche granuleuse externe, ces zones de croissance sont assez visibles. Le colmatage des cavités apicales présente des changements de direction des prismes, ce qui pourrait donner l'impression que l'on a fait de nombreuses couches différentes. Dans le secteur médian la présence du myotest complique l'étude des plans de croissance. La surface de séparation entre la couche prismatique fibrotestaire et le myotest n'est

* Dans les Spirifères espagnols je n'ai pas pu distinguer, dans les parties apicales latérales des valves, une différence entre le fibrotest et le callotest de Vandercammen.

pas un plan de croissance. Dans une section radiale, la ligne de séparation entre ces deux couches n'est donc pas non plus une ligne de croissance. Comme la limite antérieure du myotest ne coïncide pas avec une zone concentrique correspondant à un certain stade de croissance, la ligne de séparation entre la couche prismatique fibrotestaire et le myotest, dans une section transversale, n'est pas non plus une ligne de croissance, contrairement à la ligne entre la couche granuleuse de King et la couche prismatique fibrotestaire. La figure 25 montre la position des lignes de croissance dans une section transversale du secteur médian. On voit que la ligne de séparation entre la couche prismatique et le myotest traverse obliquement les lignes de croissance, ce qui signifie que la partie la plus antérieure du myotest se trouve dans le plan médian. Dans le myotest les lignes de croissance sont bien visibles car elles sont plus foncées (plus claires avec éclairage oblique) (pl. V, 1, 5; pl. VI, 2; fig. 21).

Si l'on prend comme point de départ la position des lignes de croissance du myotest dans une section transversale, il se trouve donc possible de déterminer la forme de l'extension du myotest dans la valve.

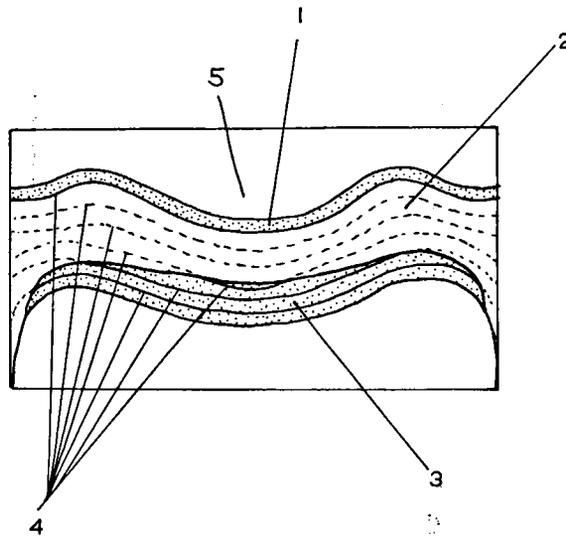


Figure 25. Section transversale de la valve ventrale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault), montrant les lignes de croissance.

- | | |
|------------------------------------|-------------------------|
| 1. couche granuleuse de King | 4. lignes de croissance |
| 2. couche prismatique du fibrotest | 5. sinus |
| 3. myotest | |

IX. ARÈA ET DELTHYRIUM

Le pédoncule est caractéristique des Brachiopodes articulés. Il est formé par le segment caudal embryonnaire et est entouré d'une capsule cuticulaire, qui se trouve dans la région umbonale de la valve ventrale que le pédoncule traverse vers l'extérieur par une ouverture: le delthyrium ou un foramen.

Les Spirifères ont une aréa et un delthyrium triangulaires. Aux deux bords du delthyrium l'épithélium coquillier, situé sous les aréas, se change en épithélium pédonculaire, qui forme la capsule même (T. Ekmann, 1896). Par chitïnisation de la partie externe des cellules épithéliales, la capsule sera enveloppée par une couche chitïnreuse, c'est-à-dire de formation intracellulaire. Dans l'aréa dorsale, beaucoup plus basse que la ventrale, se trouve également une ouverture triangulaire, le notothyrium dont l'angle de sommet est beaucoup plus obtus que celui du delthyrium. L'aréa est composée de la couche granuleuse de King à l'extérieur et pour le reste, d'une couche prismatique (pl. III, 3). D'après A. Williams l'aréa serait encore couverte par le périostracum.

De nombreuses sections montrent que les prismes des aréas sont disposés radialement, de sorte qu'il faut admettre que c'est le sens dans lequel se fait la croissance.

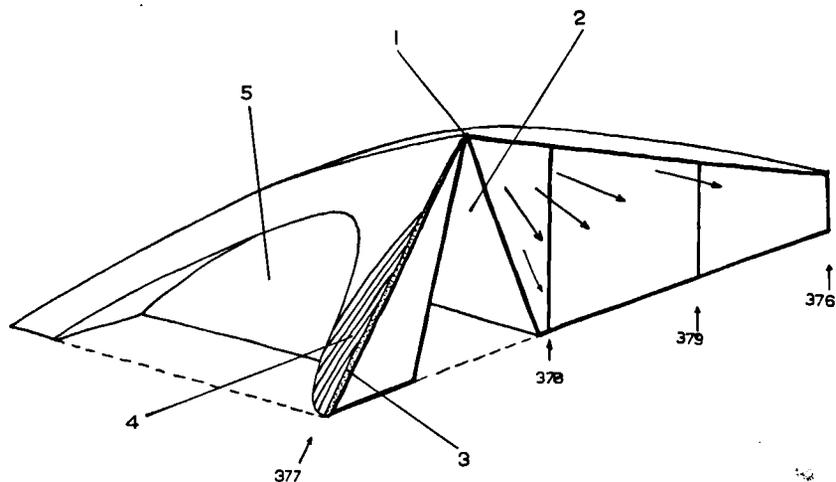


Figure 26. Mode de croissance de l'aréa. Les flèches indiquent la direction de croissance.

- | | |
|----------------------|---|
| 1. umbo | 4. direction des prismes dans une section radiale (empreinte 377) |
| 2. delthyrium | 5. cavité latérale, avec une face de la lamelle dentaire |
| 3. couche granuleuse | |

Ceci pose le problème de la formation des microcostulations transversales sur les aréas. Vandercammen, 1962, a montré que ces microcostulations se rattachent à une denticulation cardinale le long des bords marginaux des aréas. Cela pourrait peut-être expliquer la formation verticale des microcostules alors que celle des aréas est radiale. Cette microcostulation est très superficielle.

La formation du delthyrium triangulaire s'explique mieux si l'on admet que la croissance est radiale, comme la ligne des bords du delthyrium.

Si la croissance de l'aréa était perpendiculaire à la ligne d'articulation, comme l'a supposé A. Williams (1956), l'épithélium coquillier devrait se différencier en épithélium pédonculaire le long des bords du delthyrium.

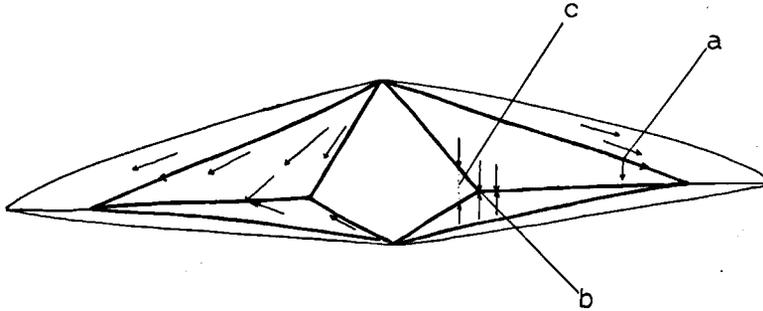


Figure 27. Deux possibilités pour la croissance aréale.

A droite: si la croissance se faisait perpendiculairement à la ligne d'articulation, il devrait se produire un changement de direction des prismes à la limite postérieure de l'aréa.

Les sections n'ont pas révélé de tels changements.

Comme l'ouverture delthyriale s'élargit latéralement pendant la croissance la sécrétion calcaire de l'épithélium coquillier aréal devrait s'arrêter au point b, tandis que l'épithélium coquillier devrait se changer en épithélium pédonculaire.

A gauche l'hypothèse de la croissance radiale de l'aréa.

Comme la croissance du reste de la coquille est radiale, il y aurait un changement assez net de direction des prismes au bord postérieur des aréas, changement qui n'a pas été observé. Tandis que si la croissance de l'aréa est radiale, une différenciation épithéliale le long des bords du delthyrium devient superflue.

X. LAMELLES DENTAIRES

Dans la valve ventrale de la plupart des Spirifères se trouvent deux plaques de connexion entre les bords du delthyrium et le fond de la valve. Elles divisent la région apicale de la valve en trois cavités: la cavité apicale centrale et deux cavités apicales latérales. Dans le moule interne ces deux plaques, les lamelles dentaires, se présentent comme deux incisions. Elles sont nommées intrasinales quand elle sont situées entre les côtes bordant le sinus. Si par contre elles sont situées de part et d'autre du sinus, les lamelles sont donc extrasinales. Dans certaines espèces, comme p.e. *Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim), les deux cavités latérales se remplissent dans un stade secondaire, de sorte que seule la cavité centrale reste ouverte. Les lamelles dentaires ne se présentent donc plus comme de vraies plaques, de sorte que le moule interne ne porte pas d'incisions.

Le fond de la cavité centrale auquel sont attachés les muscles occupe un niveau plus bas que celui des parties voisines, ce qui se traduit dans le moule interne par une protubérance médiane.

Dans *Brachyspirifer* les cavités latérales se sont partiellement remplies, de sorte que le moule interne présente une protubérance musculaire et des incisions correspondant aux lamelles dentaires.

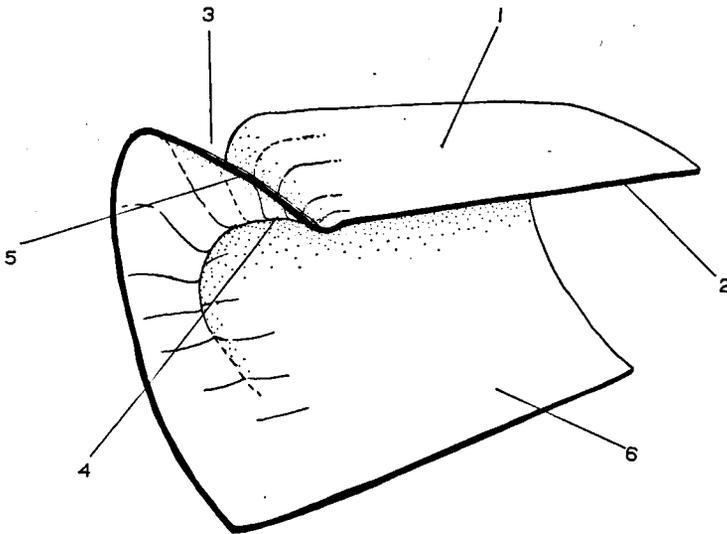


Figure 28. Formation d'un pli épithélial par une zone de croissance accélérée. Dans ce pli se forme la lamelle dentaire.

- | | |
|---|---|
| 1. épithélium coquillier sous l'aréa ventrale | 4. zone intramarginale de la croissance accélérée |
| 2. transition de l'épithélium dorsal | 5. transition de l'épithélium pédonculaire |
| 3. pli formé par une croissance intramarginale de l'épithélium coquillier | 6. épithélium coquillier adhérent au fond de la valve |

Chacune des deux lamelles dentaires est formée à l'origine par une zone de croissance accélérée, intramarginale, de l'épithélium coquillier (fig. 28). Il se forme donc deux plis épithéliaux qui se développent en sens antéro-dorsal. Chaque lamelle dentaire se forme à l'intérieur de son pli, dans lequel la région la plus antérieure est la zone de division cellulaire. Dans la lamelle dentaire, on devrait donc retrouver un plan formé par les cellules épithéliales de cette zone de croissance. Des lames minces obtenues par section transversale des valves ventrales de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) montrent clairement la présence d'une couche médiane dans la lamelle dentaire, vraisemblablement formée par des cellules de la zone de croissance. De part et d'autre de cette couche, se trouvent les prismes dont se compose le reste de la lamelle dentaire (fig. 29; pl. VII, 5, 6; pl. VIII, 1, 2).

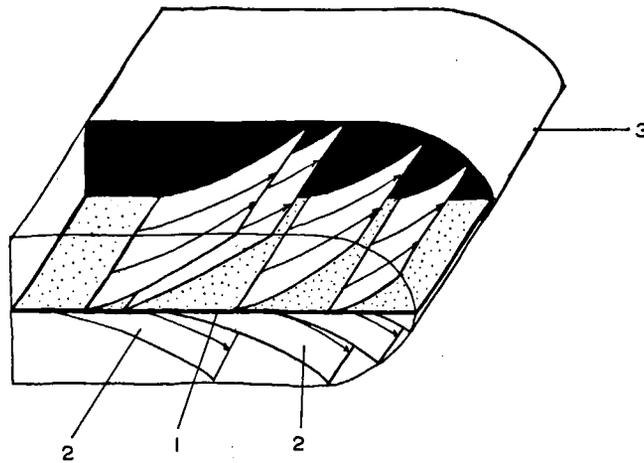


Figure 29. Croissance d'une lamelle dentaire et formation de la couche médiane (médiotest) par des cellules près de la zone de croissance épithéliale. Les flèches indiquent la direction des prismes.

- | | |
|--|--|
| 1. couche médiane (médiotest) | 3. zone de croissance épithéliale, où la couche médiane se forme |
| 2. plans dans lesquels les prismes sont situés | |

La couche médiane, que j'appelle médiotest, composée de prismes calcaires extrêmement fins, est très mince. Vers le fond de la valve elle disparaît, ce qui corrobore l'hypothèse de sa formation. Du côté de l'ouverture delthyriale elle est à peine encore couverte de prismes (fig. 30; pl. VIII, 1).

Le médiotest n'est pas une couche primaire au sens propre du mot, puisque, tandis qu'au bord antérieur de la lamelle dentaire se forme la couche médiane, plus en arrière se forment en même temps les prismes qui constituent le reste de la lamelle. Si les plans de séparation entre la couche médiane et les deux parties prismatiques étaient des surfaces de croissance, ce qui reviendrait à dire que dans un certain stade la lamelle dentaire était composée uniquement de la couche médiane, on pourrait prétendre que celle-ci était primaire. En effet, sur la photo 2 de planche VIII on voit que la couche médiane est plus avancée que le reste de la lamelle dentaire.

Une telle sécrétion se produit également dans d'autres structures formées dans un pli épithélial profond et étroit, comme dans le septum médian et aussi dans les crura.

Le médiotest a une couleur plus foncée que le reste de la lamelle, ce qui est probablement dû à une richesse plus grande en matière organique.

Par la transparence de la matière prismatique on peut, dans les sections polies, suivre les prismes du médiotest à un niveau plus bas que celui de la section même. C'est ainsi que, dans les sections polies, le médiotest est beaucoup plus vague que dans les empreintes acétophaniques.

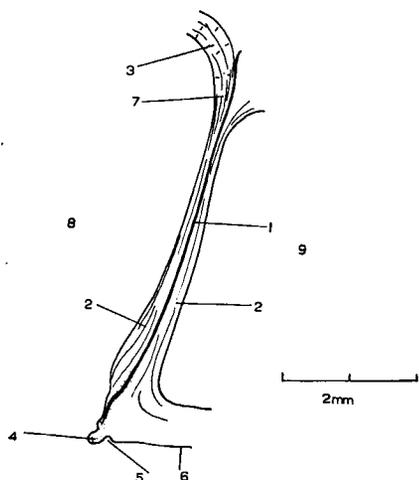


Figure 30. Section transversale de la lamelle dentaire droite de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) (empreinte 163).

1. couche médiane (médiotest)
2. calcaire prismatique
3. myotest
4. bourrelet deltidial
5. rainure deltidiale
6. aréa ventrale
7. transition du myotest à la couche prismatique (callotestaire)
8. cavité apicale centrale
9. cavité apicale latérale

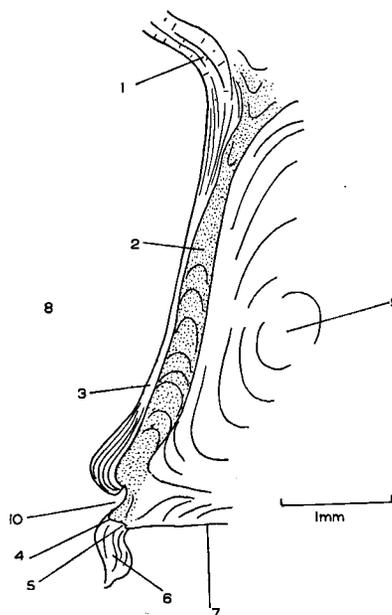


Figure 31. Section transversale de la lamelle dentaire droite d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim), montrant une couche médiane épaisse et mal délimitée.

1. myotest
2. couche médiane
3. matériel prismatique
4. bourrelet deltidial
5. rainure deltidiale
6. lamelle deltidiale
7. aréa ventrale
8. cavité apicale centrale
9. cavité apicale latérale colmatée
10. rainure hypodeltidiale

Une couche médiane de l'épaisseur d'une seule rangée de prismes n'a pas été trouvée seulement dans *Brachyspirifer* (fig. 30) mais également dans *Hysterolites hystericus* Schlotheim, *Howellella spec.*, *Paraspirifer cultrijugatus* (Roemer), *Fimbrispirifer trigeri* (de Verneuil), *Fimbrispirifer rojasi* (de Verneuil), "*Spirifer*" *chama* Eichwald, *Eoreticularia curvata* (Schnur).

Dans quelques genres la couche médiane est plus épaisse et plus vague comme dans *Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim) (fig. 31), *Howittia paillettei* (de Verneuil), *Spinella subspeciosa* (de Verneuil), *Spinocyrtia alatifomis* (Drevermann).

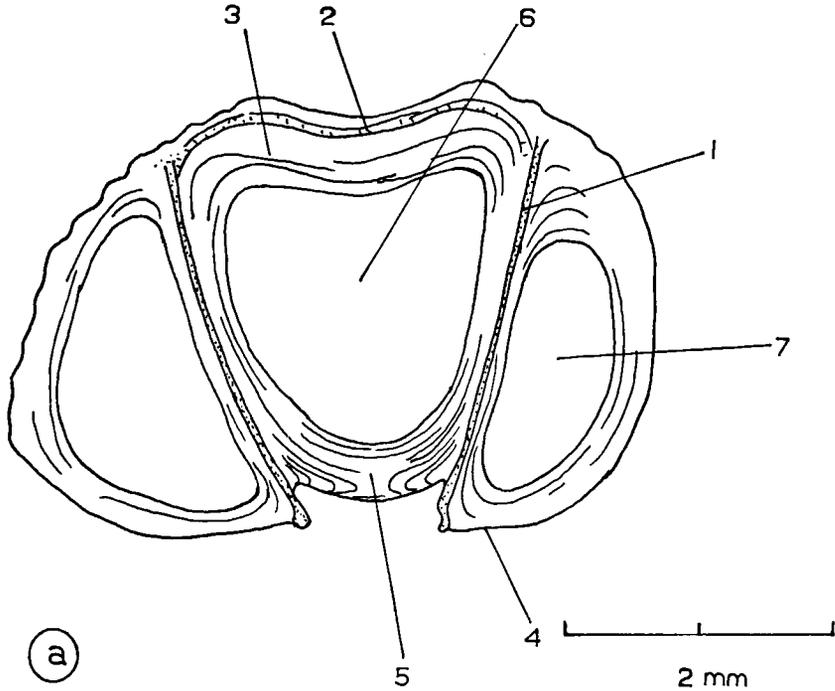


Figure 32a. Section transversale de la valve ventrale de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison) près du crochet, montrant la couche médiane, épaisse et bien délimitée. (empreinte 357).

1. couche médiane
2. myotest
3. couche prismatique (callotestaire)
4. aréa ventrale
5. plaque delthyriale
6. cavité post-delthyriale
7. cavité latérale

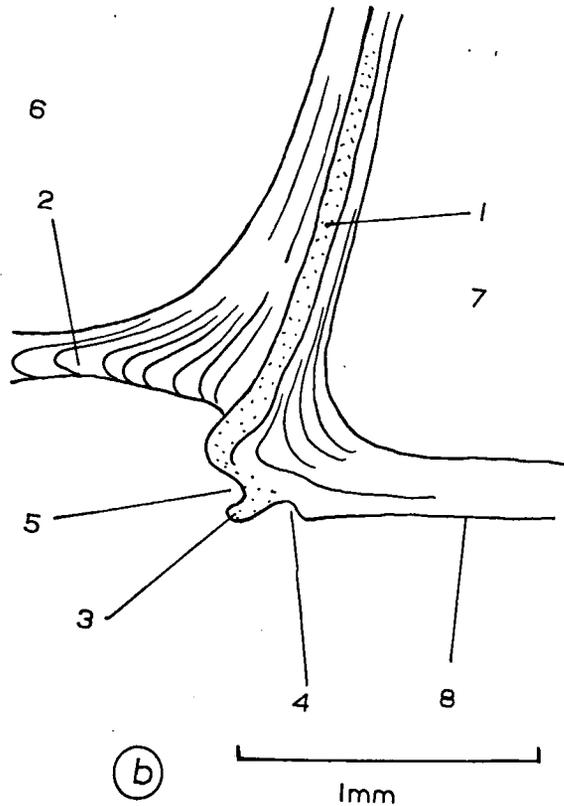


Figure 32b. La lamelle dentaire droite de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison) dans une section plus avancée que celle de la figure 32a.

1. couche médiane
2. plaque delthyriale
3. bourrelet deltidial
4. rainure deltidiale
5. rainure hypodeltidiale
6. cavité apicale centrale
7. cavité apicale latérale
8. aréa ventrale

Une couche médiane épaisse et très distincte se trouve dans le genre *Cyrtospirifer* (fig. 32), où elle se poursuit dans les apophyses articulaires (pl. X, 2; pl. XI, 1, 2). Si, par contre, la couche médiane est très mince on la suit difficilement dans les apophyses articulaires (pl. VIII, 1).

Comme la couche médiane est souvent plus foncée, elle semble correspondre avec le myotest dans le sinus. La structure toutefois en est totalement différente; en outre on voit distinctement que le myotest monte contre les lamelles dentaires, tandis que le mediotest se poursuit vers le fond de la valve, et cela se voit surtout dans *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) où les muscles sont attachés dans une dépression (fig. 23; fig. 30; pl. VIII, 3, 4, 6; pl. IX, 4; pl. X, 5). Dans *Mucrospirifer bouchardi* (Murchison) il n'y a pas de lamelles dentaires. Les lignes de croissance du test montrent qu'il a eu une seule cavité, et une faible tendance à la formation de lamelles dentaires (fig. 33; pl. IX, 5). Après le remplissage des parties latérales de la cavité apicale, les deux faces delthyriale du remplissage peuvent s'accroître vers le plan de symétrie, colmatant en même temps la partie postérieure de la cavité, et formant en avant une plaque delthyriale très courte (fig. 47).

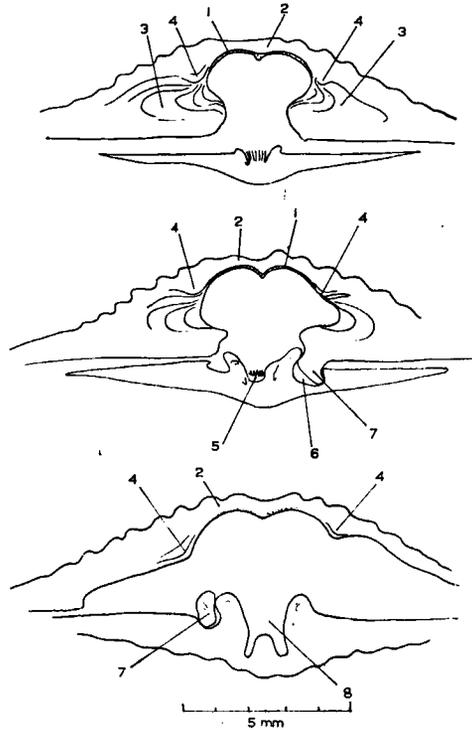


Figure 33. Trois sections transversales d'un exemplaire bivalve de *Mucrospirifer bouchardi*. (empreintes 3, 5 et 7).

- | | |
|--|---|
| 1. myotest | 4. faible indication d'une lamelle dentaire réduite |
| 2. couche prismatique (fibrotest s.s. de Vandercammen) | 5. processus cardinal |
| 3. remplissage des parties latérales de la cavité umbonale | 6. cavité glénoïde |
| | 7. apophyse articulaire |
| | 8. cavité apicale centrale de la valve dorsale |

XI. APOPHYSES ARTICULAIRES

Les bords du delthyrium se composent d'un bourrelet deltidial qui est séparé de l'aréa par la rainure deltidiale (A. Vandercammen, 1959) (pl. VII, 1).

Une apophyse articulaire se trouve à l'extrémité antérieure du bourrelet deltidial qui, en réalité, est formé par les apophyses articulaires précédentes des stades successifs. Les apophyses s'étendent plus en avant que le bord de l'aréa.

D'après les sections transversales, il se trouve que les prismes constituant une apophyse articulaire sont plus réguliers et plus petits que ceux du reste de la lamelle dentaire (excepté la couche médiane). La direction des prismes des apophyses se distingue de celle des prismes des autres régions, de sorte qu'il est probable que les apophyses articulaires ont été secrétées dans un pli spécial de l'épithélium, autour des apophyses. Ce pli doit s'être formé par une division cellulaire en sens perpendiculaire à celui de la division cellulaire responsable de la croissance de la lamelle dentaire. De cette manière, il est clair que la couche médiane mince est difficile à suivre

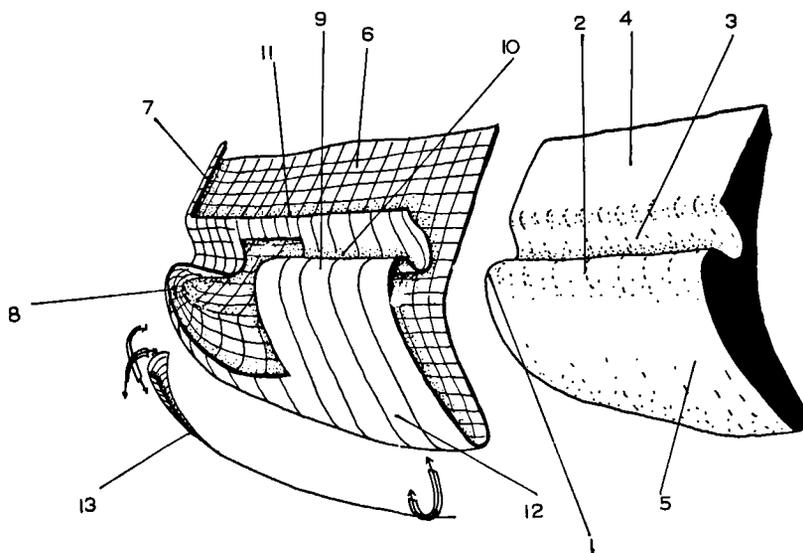


Figure 34. Position schématique de l'épithélium coquillier entourant l'apophyse articulaire, le bourrelet deltidial et la rainure deltidiale.

- | | |
|---|---|
| 1. emplacement de l' apophyse articulaire | 9. pli épithélial sur le bourrelet deltidial |
| 2. bourrelet deltidial | 10. épithélium dans la rainure deltidiale |
| 3. rainure deltidiale | 11. transition de l'épithélium coquillier à l'épithélium péconculaire |
| 4. aréa ventrale | 12. pli épithélial pour la formation de la lamelle dentaire |
| 5. lamelle dentaire | 13. zone de la croissance épithéliale intramarginale |
| 6. épithélium sous l'aréa | |
| 7. transition de l'épithélium ventral au dorsal | |
| 8. pli épithélial dans lequel se forme l'apophyse articulaire | |

dans les apophyses articulaires, puisqu'elle ne peut se former que dans un pli épithélial étroit et que celui-ci se courbe.

Si la couche médiane est épaisse, elle doit s'être formée dans un pli épithélial plus large, de sorte que son observation est plus aisée dans l'apophyse articulaire.

L'épithélium coquillier enveloppe toute l'apophyse articulaire, la lamelle dentaire et aussi la rainure deltidiale, jusqu'à l'aréa où elle se transforme en épithélium pédonculaire (fig. 34).

XII. DELTIDIUM

L'organe calcaire qui obture une partie du delthyrium dans beaucoup de Spirifères, le deltidium, est formé par deux plaques distinctes qui s'accroissent à partir des bords du delthyrium vers le plan médian. Comme on l'a vu plus haut, les bords du delthyrium sont constitués par des bourrelets deltidiaux et des rainures deltidiales. Les lamelles deltidiales sertiennent dans les deux rainures deltidiales et sur les bourrelets deltidiaux (fig. 35; pl. VII, 2).

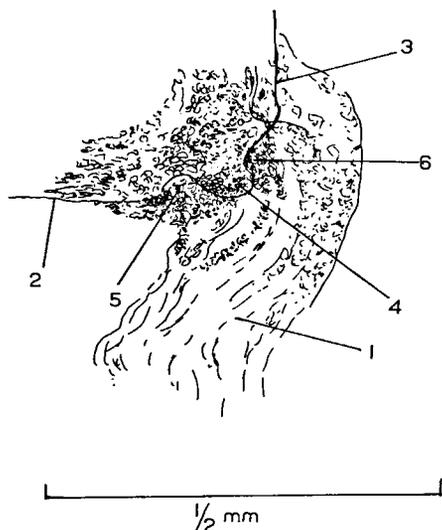


Figure 35. Sertissage de la lamelle deltidiale gauche d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim), montré dans une section transversale (empreinte 381).

- | | |
|--|---------------------------|
| 1. lamelle deltidiale | 4. bourrelet deltidial |
| 2. aréa ventrale | 5. rainure deltidiale |
| 3. face interne de la lamelle dentaire | 6. rainure hypodeltidiale |

D'après A. Williams, c'est au bord du delthyrium que l'épithélium coquillier se transforme en épithélium pédonculaire; et d'après la position du deltidium il est admissible qu'avant la formation du deltidium la jonction de l'épithélium coquillier et de l'épithélium pédonculaire se soit trouvée à l'extérieur de la rainure deltidiale.

Dans les Articulés récents comme *Terebratulina* la jonction se déplace de l'umbo en sens antérieur, par suite de la sécrétion d'un rebord de calcite secondaire, dénommé le col pédonculaire (couvert d'une couche chitineuse épaisse) (A. Williams, 1956). D'après la figure 1 (2) de Williams la couche primaire (= granuleuse de King) ne s'étend pas sur le col pédonculaire. Les lamelles deltidiales seraient d'après lui une continuation du col pédonculaire (p. 256). La trace laissée par le déplacement de la jonction est couverte d'une couche épaisse de matière chitineuse.

Dans *Terebratula maxima* du Diestien de Zeelande (Hollande), les deux plaques deltidiales se sont formées dorsalement à l'ouverture pédonculaire. Le revêtement chitineux du col pédonculaire est limité à l'ouverture pédonculaire, tandis que les faces dorsales du deltidium ne sont pas couvertes de chitine. Il est clair que ce deltidium doit s'accroître dans deux directions (fig. 36). La face ventrale est sécrétée par suite du déplacement de la jonction épithélium coquillier-épithélium pédonculaire, tandis que la croissance dorsale est due à la zone génératrice voisine de la limite de l'épithélium ventral et de l'épithélium dorsal. Le deltidium n'est donc pas une simple continuation du col pédonculaire.

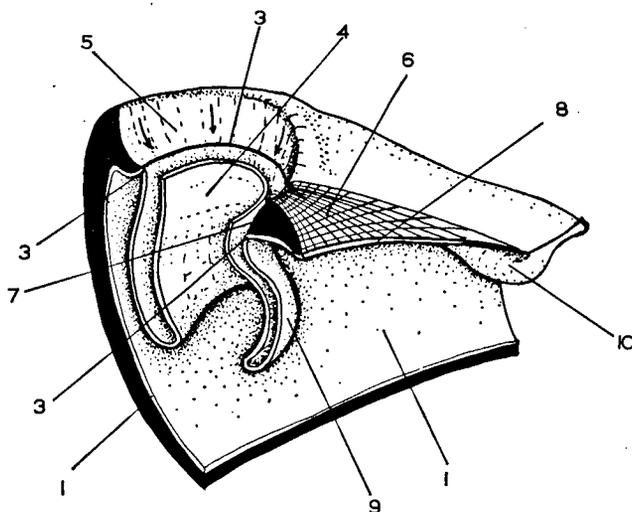


Figure 36. Diagramme de la région umbonale de la valve ventrale de *Terebratula maxima*.

- | | |
|--|--|
| 1. épithélium coquillier | 6. plaque deltidiale, face antérieure sécrétée par l'épithélium coquillier ventral |
| 2. épithélium pédonculaire | 7. face postérieure du deltidium, due au déplacement de la jonction (3) |
| 3. jonction de l'épithélium coquillier à l'épithélium pédonculaire, traçant l'ouverture pédonculaire | 8. transition de l'épithélium coquillier ventral au dorsal |
| 4. pédonculaire | 9. capsule pédonculaire |
| 5. col pédonculaire, sécrété par le déplacement de la ligne de jonction (3) | 10. apophyse articulaire |

L'obturation du delthyrium d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim) est formée par deux excroissances des bords deltidiaux vers le plan médian, où elles se réunissent. Si l'on compare ce type de croissance à celui de *Terebratula maxima* il est remarquable de constater que le deltidium est orienté autrement à l'égard de l'épithélium pédonculaire (fig. 37). Il faut donc admettre que les plaques deltidiales d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim), contrairement à celles de *Terebratula maxima* ont été formées par suite du déplacement en sens médian et à partir des rainures deltidiales, de la jonction coquillier — pédonculaire. En principe, la formation du deltidium d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim) sera comparable à celle d'un col pédonculaire.

Le deltidium du genre *Cyrtospirifer* montre un foramen pédonculaire (A. Vandercammen, 1959). La formation des plaques deltidiales serait due au déplacement de la jonction et se ferait dans la direction du centre même de l'ouverture pédonculaire. Comme l'épithélium pédonculaire est localisé dans le foramen la croissance antérieure du deltidium doit dépendre de la zone de croissance située à la limite de l'épithélium ventral et de l'épithélium dorsal.

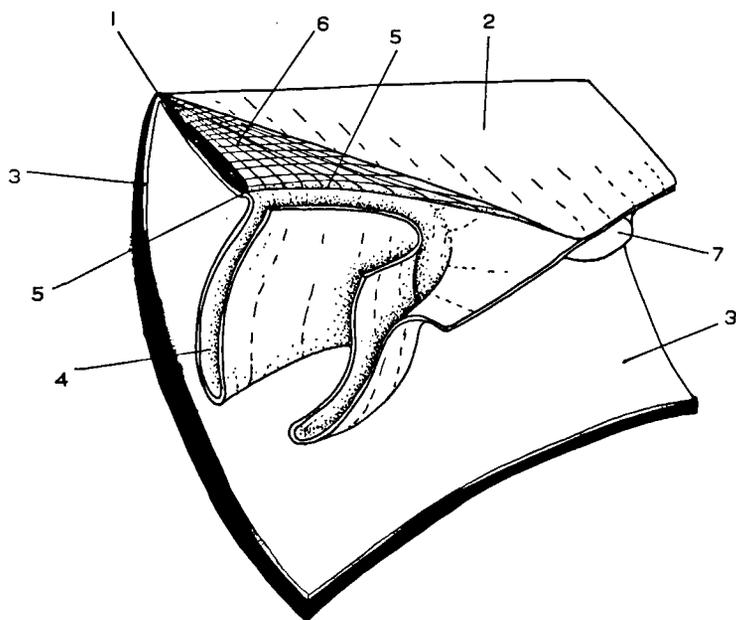


Figure 37. Diagramme hypothétique montrant la position de l'épithélium pédonculaire par rapport au deltidium dans *Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim).

- | | |
|--------------------------|--|
| 1. umbo ventrale | 5. jonction de l'épithélium coquillier à l'épithélium pédonculaire |
| 2. aréa ventrale | 6. deltidium formé par le déplacement de la ligne de jonction (5) |
| 3. épithélium coquillier | 7. apophyse articulaire |
| 4. capsule pédonculaire | |

XIII. PLAQUE DELTHYRIALE

La cavité apicale centrale peut se colmater de plusieurs manières (A. Vandercammen, 1961). Une des formations les plus caractéristiques est la plaque delthyriale que l'on trouve dans quelques genres des Spirifères comme *Spinocyrtia* et *Cyrtospirifer*. La plaque delthyriale part du sommet du delthyrium et est située entre les lamelles dentaires, toujours plus bas que le niveau de la surface de l'aréa (G. Fredericks, 1918) (pl. XI, 1, 2). A. Vandercammen a consacré une publication à l'utilité fonctionnelle de la plaque delthyriale (1961). Comme la cavité post-delthyriale se colmate, Vandercammen en a conclu que c'est la face delthyriale de cette plaque qui importe pour le pédoncule.

Miloradovitsch pense que la plaque delthyriale est l'homologue du col pédonculaire auquel s'attache l'anneau capsulaire du sac pédonculaire.

A. Williams aussi affirme: "The sunken transverse plate of *Syringospira*, *Syringothyris* etc. are the homologues of the elevated pedicle collar of the living *Terebratulaceid* *Agulhasia*, so that they were covered in life by a cuticular extension of the pedicle capsule which lay dorsal of them". En 1896 T. Ekman a examiné le pédoncule de *Terebratula caput-serpentis* Lin.. Il indique (pl. IX, fig. 132) que la jonction de l'épithélium coquillier à l'épithélium pédonculaire se déplace vers le point où se situera le bord inférieur du col pédonculaire, et que ce dernier résulte de ce déplacement de la jonction.

Een effet, il semble très probable que la plaque delthyriale servait de support au sac pédonculaire. Reste à savoir cependant si la plaque delthyriale est vraiment l'homologue du col pédonculaire. Car, si la plaque delthyriale était formée de la même façon que le col pédonculaire, la face delthyriale de la plaque devrait être couverte d'une couche chitineuse. Dans ce cas, la jonction de l'épithélium coquillier à l'épithélium pédonculaire serait située près de l'arc basal de la plaque delthyriale et l'espace au dessus de la plaque delthyriale ne serait plus tapissé d'épithélium coquillier.

Dans le genre *Cyrtospirifer* on trouve une plaque delthyriale ainsi qu'un deltidium. Si la plaque delthyriale était l'homologue du col pédonculaire des Brachiopodes récents, il faudrait se demander par quel épithélium le deltidium pourrait avoir été formé, puisque, dans ce cas, il n'y aurait plus d'épithélium dans la cavité deltidiale.

Il est plus probable que la plaque delthyriale résulte d'une croissance accélérée de l'épithélium coquillier à partir des faces delthyriales des lamelles dentaires. De cette manière l'épithélium coquillier reste dans la cavité deltidiale jusqu'aux rainures deltidiales, de sorte que le deltidium pourra être sécrété au fur et à mesure du déplacement de la jonction épithéliale (fig. 38). C'est d'autant plus probable que la formation d'une plaque delthyriale ne diffère guère de celle d'un coussinet septal, qui est certainement produit par une croissance intramarginale.

La callosité apicale est le produit d'une combinaison de différentes composantes (fig. 39).

Une composante sinale opérant à partir du sinus, deux composantes adaxiales opérant à partir des faces delthyriales des deux lamelles dentaires et deux composantes à partir des coins.

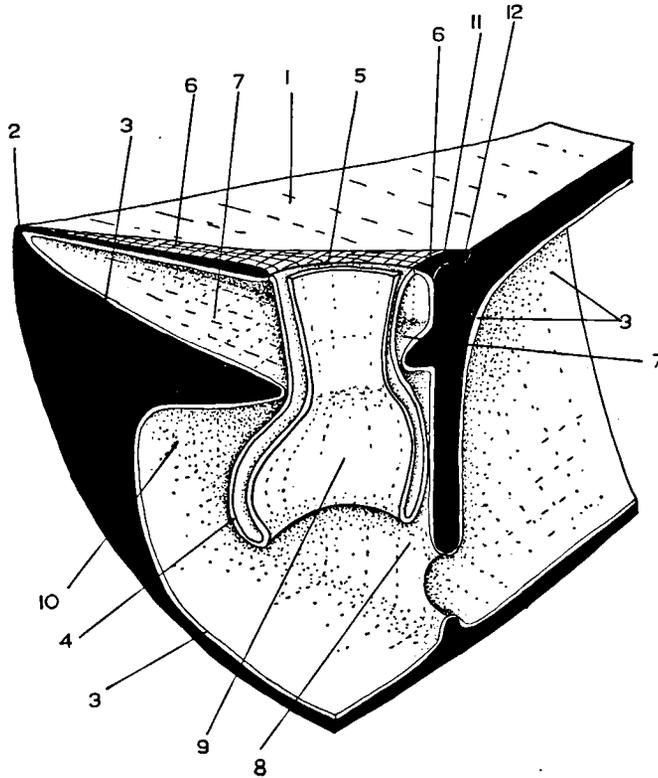


Figure 38. Disposition hypothétique de l'épithélium coquillier et pédonculaire par rapport au deltidium et à la plaque delthyriale dans le genre *Cyrtospirifer*

- | | |
|--|--|
| 1. aréa ventrale | 7. plaque delthyriale, formée par un pli épithéliale coquillière |
| 2. umbo ventrale | 8. lamelle dentaire |
| 3. épithélium coquillier | 9. capsule pédonculaire |
| 4. épithélium pédonculaire | 10. cavité post-delthyriale |
| 5. jonction de l'épithélium coquillier à l'épithélium pédonculaire | 11. bourrelet deltidial |
| 6. deltidium formé par le déplacement de la ligne de jonction (5) | 12. rainure deltidiale |

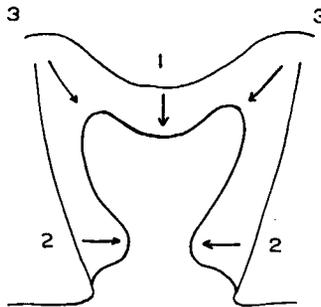


Figure 39. Schéma des différentes composantes de la croissance dans la région umbonale ventrale des Spirifères.

- | | | |
|----------------------|--------------------------|----------------------------------|
| 1. composante sinale | 2. composantes adaxiales | 3. composantes partant des coins |
|----------------------|--------------------------|----------------------------------|

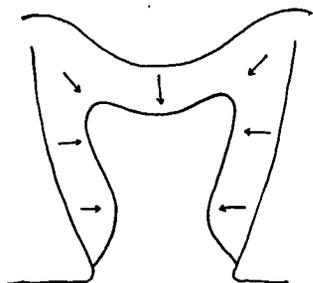


Figure 40. Schéma de la croissance umbonale formant une callosité apicale simple.

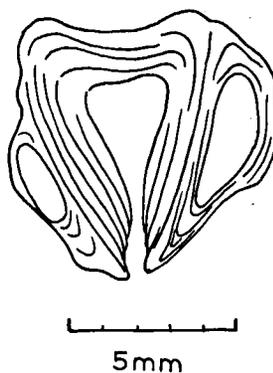


Figure 41. Callosité apicale de "Spirifer" subsulcatus Barrois.

Une callosité apicale simple se forme si les composantes des coins et celle du sinus sont plus grandes que les composantes adaxiales. La cavité apicale centrale se remplit alors à partir du sinus (fig. 40, 41, 42).

Si les composantes adaxiales dominent les deux extensions adaxiales se touchent dans le plan de symétrie, de sorte qu'une petite cavité se forme derrière ce point.

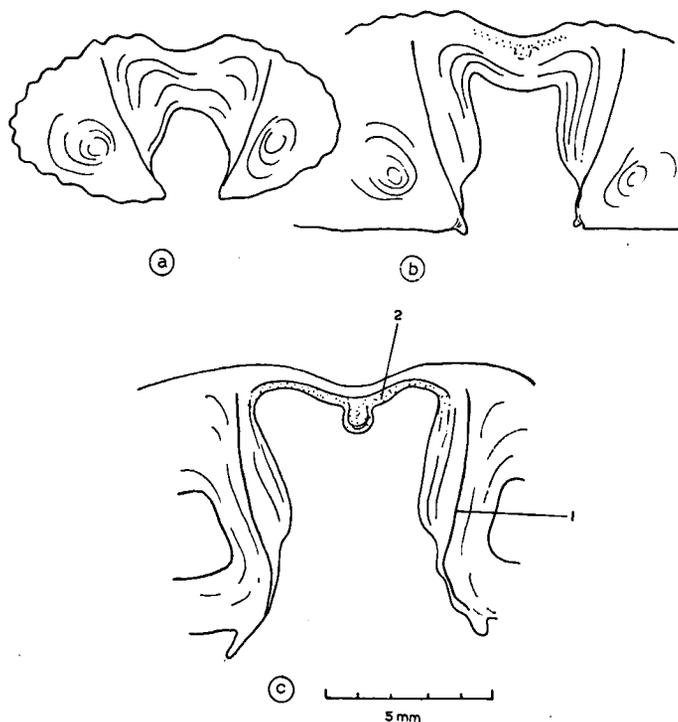


Figure 42. Callosité apicale de *Paraspirifer cultrijugatus* (Roemer) (empreintes 347, 349 et 351) dans trois sections transversales.

1. couche médiane (médiotest)

2. myotest avec myophragme

Dans *Fimbrispirifer* sp. la composante sinale est importante, de sorte qu'il se forme un myophragme (fig. 43). Si seules les deux composantes adaxiales sont importantes, les deux masses adaxiales se toucheront dans le plan médian, de sorte qu'il reste une grande cavité centrale (fig. 44). De cette manière la plaque delthyriale se forme. La cavité post-delthyriale se colmate tandis que la sécrétion calcaire diminue sur la face delthyriale de la plaque, encore une raison d'admettre que cette face était fonctionnelle.

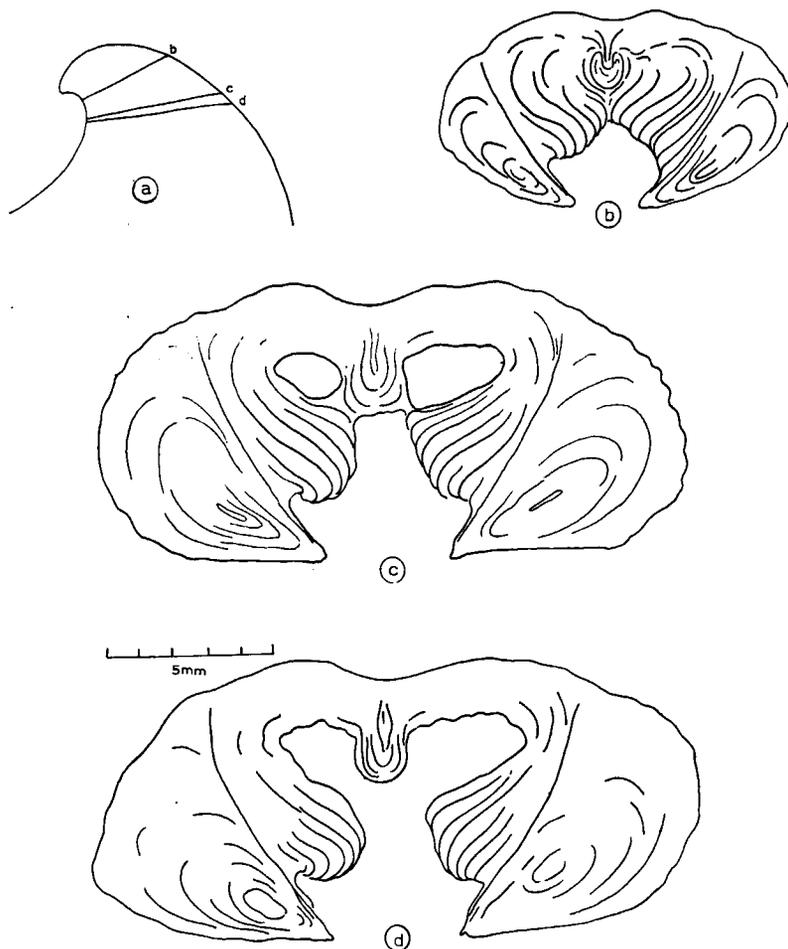
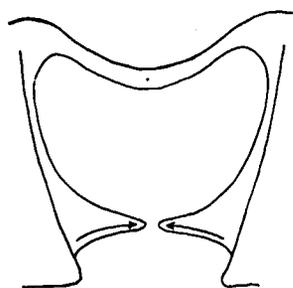


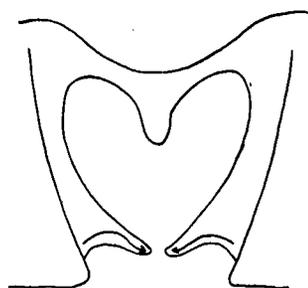
Figure 43 a-d Sections transversales de la valve ventrale de *Fimbrispirifer* spec., montrant le coussinet septal avec le myophragme.

La formation de la plaque delthyriale de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison) est due à deux extensions adaxiales, qui s'accroissent en sens parallèle à l'aréa. De cette façon la face delthyriale de la plaque devient concave (fig. 45; pl. XI, 2). Après le moment où les deux plis adaxiaux se touchent, le colmatage de la cavité post-delthyriale s'accomplit rapidement, tandis qu'à la face delthyriale la sécrétion calcaire s'arrête (pl. XI, 1).



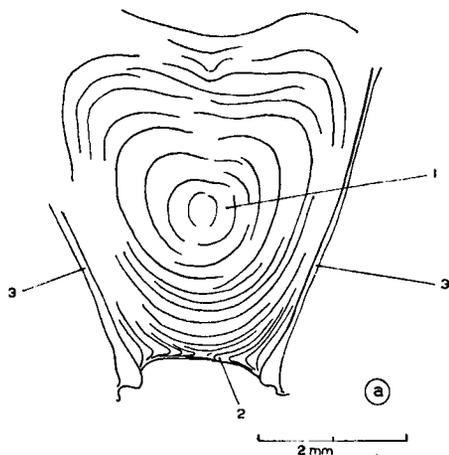
(a)

Figure 44a. Schéma de la formation de la plaque delthyriale, par croissance adaxiale dans *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison)



(b)

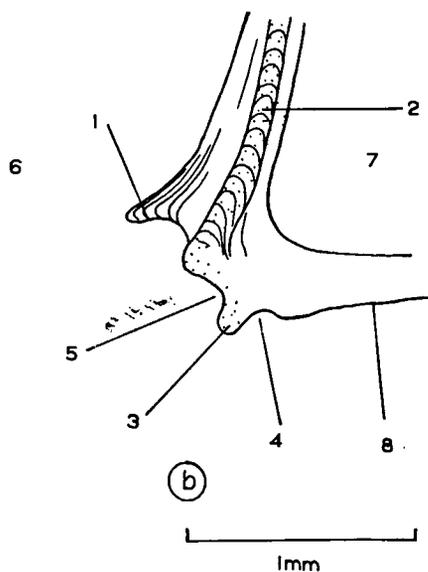
Figure 44b. Schéma de la formation de la plaque delthyriale dans *Spinocyrtia alatiformis* (Drevermann).



(a)

Figure 45a. Section transversale de la cavité apicale centrale colmatée de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison). On voit la plaque delthyriale près du delthyrium (empreinte 394).

1. cavité centrale colmatée
2. plaque delthyriale
3. couche médiane des lamelles dentaires (médiotest)



(b)

Figure 45b. Section transversale plus avancée, montrant l'arc basal de la plaque delthyriale de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison) (empreinte 359).

1. formation adaxiale de l'arc basal de la plaque delthyriale, de matériel prismatique
2. couche médiane de la lamelle dentaire
3. bourrelet deltidial
4. rainure deltidiale
5. rainure hypodeltidiale
6. cavité apicale centrale
7. cavité apicale latérale
8. aréa ventrale

La croissance adaxiale de la plaque delthyriale de *Spinocyrtia alatformis* (Drevermann) commence en sens perpendiculaire au plan de symétrie, mais au fur et à mesure que sa croissance se poursuit, la direction change, de sorte que la face delthyriale finit par devenir convexe (fig. 46). De plus, la composante sinale forme un myophragme.

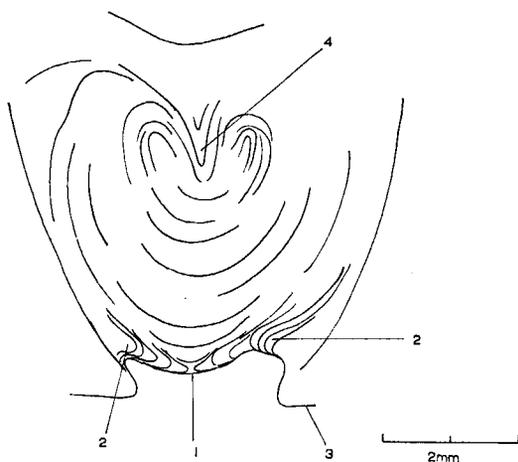


Figure 46. Section transversale de la cavité apicale centrale colmatée de *Spinocyrtia alatformis* (Drevermann) (empreinte 393). La face delthyriale de la plaque delthyriale est concave.

- | | |
|--|------------------|
| 1. face delthyriale de la plaque delthyriale | 3. aréa ventrale |
| 2. sécrétion adaxiale | 4. myophragme |

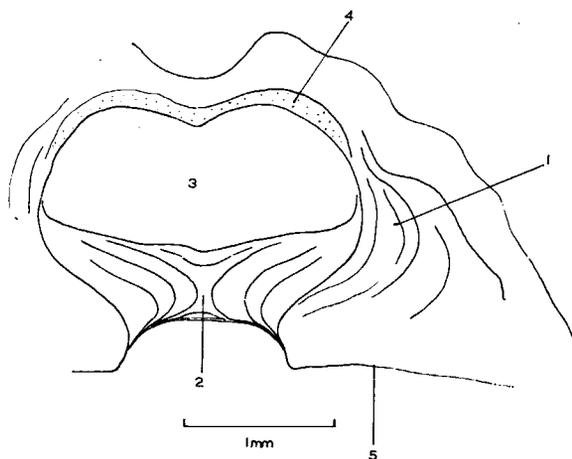


Figure 47. La plaque delthyriale de *Mucrospirifer bouchardi* (Murchison).

- | | |
|--|----------------------------|
| 1. rembournement de la cavité umbonale, formant deux faces intérieures à partir d'où la plaque delthyriale s'étend | 3. cavité post-delthyriale |
| 2. plaque delthyriale | 4. myotest |
| | 5. aréa ventrale |

La plaque delthyriale très courte de *Mucrospirifer bouchardi* (Murchison), qui n'a jamais été observée jusqu'ici, résulte d'une forte croissance adaxiale, de sorte que la plaque delthyriale devient épaisse (fig. 47). Les composantes adaxiales ne partent pas des lamelles dentaires (puisqu'il n'y en a pas) mais des faces intérieures du remplissage des parties latérales de la cavité umbonale.

Un coussinet septal se forme si les composantes adaxiales se dirigent vers le fond de la valve, de sorte que la face delthyriale de la callosité apicale présente une fente (fig. 48).

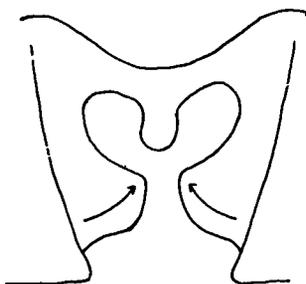


Figure 48. Schéma des composantes umbonales produisant un coussinet septal comme dans *Fimbrispirifer*. La face delthyriale de la callosité apicale montre un fossé.

Entre la formation d'une plaque delthyriale et celle d'un coussinet septal on trouve beaucoup de formes intermédiaires (pl. X, 6).

XIV. CAVITÉS GLÉNOÏDES ET BASES CRURALES

L'ouverture médiane sous l'umbo dorsal, le notothyrium, est comparable au delthyrium de la valve ventrale. Le long du bord du notothyrium, comme le long de celui du delthyrium, l'épithélium coquillier se transformerait en épithélium pédonculaire. Le sens de croissance de l'aréa dorsale est radiale, comme pour l'aréa ventrale. L'aréa dorsale est beaucoup plus basse que l'aréa ventrale, de sorte que l'angle de sommet du notothyrium est plus grand que celui du delthyrium. De part et d'autre du notothyrium se trouvent les cavités glénoïdes, situées entre les arêtes brachio-phoriennes et le plateau cardinal dorsal. Le fond de la cavité glénoïde est concave, de sorte que les apophyses articulaires de la valve ventrale s'y emboîtent parfaitement (pl. VII, 3, 4).

A la face notothyriale des brachiophores se trouvent les bases crurales. Une base crurale est en réalité la partie du crus, intégrée dans le système glénoïdal. Les crura sont formées vraisemblablement de médiotest sécrété dans un repli épithélial en forme de ruban. Les prismes sont ici plus fins que ceux des couches prismatiques. Dans quelques sections, une ligne mince a été observée dans le plan médian du crus, ligne qui fait donc penser à la couche médiane des lamelles dentaires (pl. XIII, 6). Le ruban d'épithélium crural s'allonge, grâce à la présence d'une zone génératrice

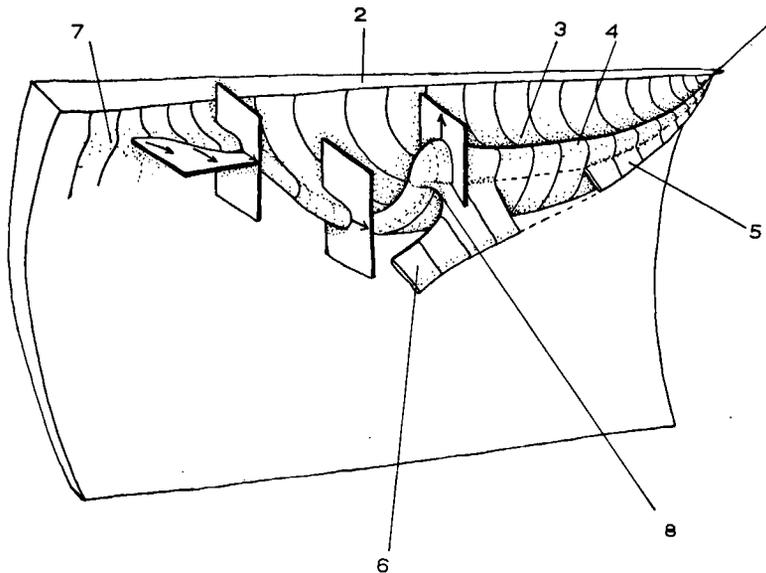


Figure 49. Formation de la cavité glénoïde d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim). Les flèches indiquent la direction de croissance.

- | | |
|--|--|
| 1. umbo dorsal | 5. base crurale |
| 2. aréa dorsale | 6. crus |
| 3. cavité glénoïde | 7. formation du pli glénoïdal sous l'aréa |
| 4. arête brachio-phorienne sans sécrétion | 8. région où le crus est intégré dans le système glénoïdal |
| 7. formation du pli glénoïdal sous l'aréa | |
| 8. région où le crus est intégré dans le système glénoïdal | |

intramarginale à l'extrémité du repli. Cette zone de croissance produit le squelette brachial, le brachidium, qui, dans les Spirifères, est spiralé. Au début de la période de formation de la cavité glénoïde, l'épithélium du repli crural n'est pas séparé de l'épithélium situé sous l'aréa dorsale. Au fur et à mesure que le crus se développe en avant, il se forme entre l'aréa dorsale et le crus un repli épithélial, sécrétant le fond de la cavité glénoïde. Le pli glénoïdal, au cours de sa croissance en sens antérieur, englobe de plus en plus l'épithélium aréal dans le système glénoïdal. La figure 49 montre le rapport entre le crus et la cavité glénoïde dans *Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim).

Par l'accroissement dans le sens antérieur du repli glénoïdal, le crus est de plus en plus intégré dans le système glénoïdal.

La croissance du système glénoïdal n'est pas radiale, mais à peu près parallèle au plan de symétrie (pl. XIII, 2). Les flèches dans la figure 49 indiquent, dans quelle direction se fait la croissance du repli glénoïdal. Il est très difficile de déterminer exactement la position du crus dans sa partie libre. Paulus, Struve et Wolfart (1963) montrent dans leur figure 12 la valve dorsale de *Chimaerothyris hotzi* n. sp., dont le crus dévie obliquement par rapport à la base crurale. Il faudrait donc admettre qu'il s'est produit une résorption du calcaire à la face postérieure du crus. Aucune indication cependant ne permet de supposer qu'il en est de même dans le cas des Spirifères d'Espagne.

Les prismes sécrétés dans le pli glénoïdal sont plus fins et plus serrés que ceux des autres régions (pl. VII, 3, 4; pl. XII, 6). La figure 50 montre l'orientation des prismes dans la cavité glénoïde. Il se trouve que la cavité glénoïde s'accroît vers l'arête brachiophorienne qui garde la même hauteur parce que la sécrétion calcaire s'arrête au niveau de l'arête brachiophorienne.

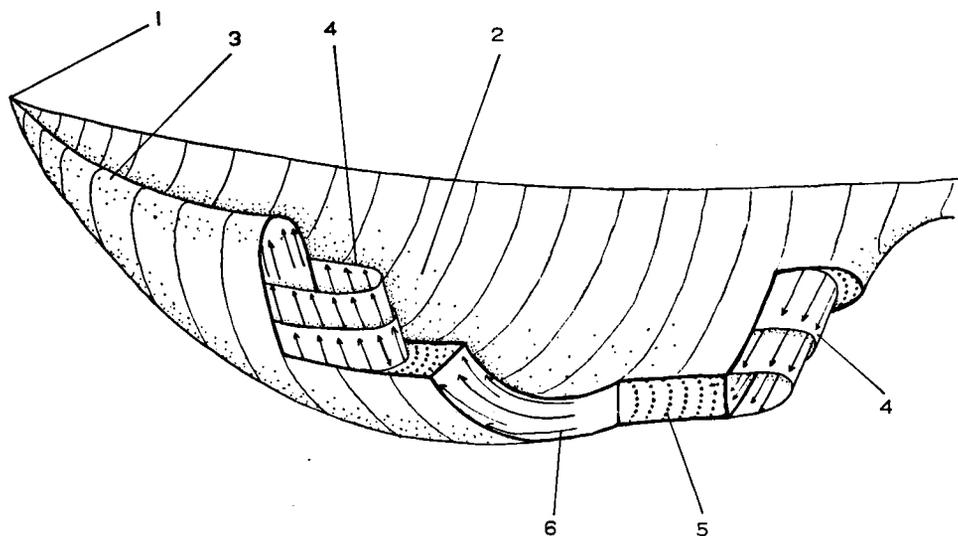


Figure 50. L'orientation des prismes dans la cavité glénoïde.

- | | |
|---------------------------|----------------------------------|
| 1. umbo dorsale | 4. plan de croissance |
| 2. cavité glénoïde | 5. ligne de croissance |
| 3. arête brachiophorienne | 6. prismes (coupe longitudinale) |

Dans quelques exemplaires adultes de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois, la cavité glénoïde est recouverte secondairement par des extensions de l'arête brachiophorienne d'une part, et du bord de l'aréa dorsale d'autre part (fig. 51; pl. XI, 4, 5, 6). Cette couverture ne peut s'étendre qu'au fur et à mesure du déplacement du point d'articulation. On peut en conclure que l'épithélium coquillier entoure l'arête brachiophorienne et aussi le fond de la cavité glénoïde jusqu'au bord du plateau cardinal dorsal (fig. 57, 58).

L'enrobage du crus dans le système glénoïdal reste encore obscur. Le crus est composé de prismes ne différant guère de ceux de la cavité glénoïde, de sorte qu'on voit, dans les sections, que le crus se confond graduellement avec l'arête brachiophorienne (pl. XIII, 1; pl. XIV, 5, 6). Tout près de l'umbo le crus est totalement enrobé et invisible de l'extérieur (pl. XIV, 3).

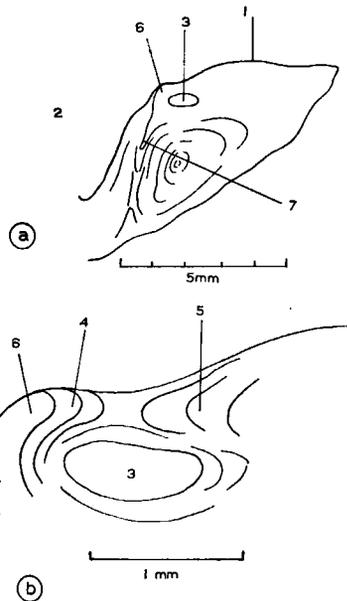


Figure 51 a-b Toit secondaire de la cavité glénoïde de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois.

- | | |
|---|---|
| 1. aréa dorsale | 5. extension à partir de l'aréa dorsale |
| 2. cavité apicale centrale | 6. arête brachiophorienne |
| 3. cavité glénoïde couverte | 7. base crurale qui, jointe à une sécrétion |
| 4. extension à partir de l'arête brachiophorienne | secondaire à partir du fond de la valve, |
| | forme une plaque crurale |

L'épithélium entourant le crus rubané s'est d'abord élargi vers le plateau cardinal pour former la cavité glénoïde (pl. XII, 2, 4) et ensuite vers le fond de la valve où le crus est attaché. Généralement la sécrétion de matériel secondaire à la face notothyriale du système glénoïdal et de la base crurale est insignifiante.

Une série de sections perpendiculaires à la longueur de la cavité glénoïde d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim), montre que la direction de la base crurale, par rapport au fond de la valve, n'est pas constante (fig. 52). Tout près de l'umbo le crus se forme dans un pli épithélial très petit (fig. 52b). Un peu en avant, entre le crus et le plateau

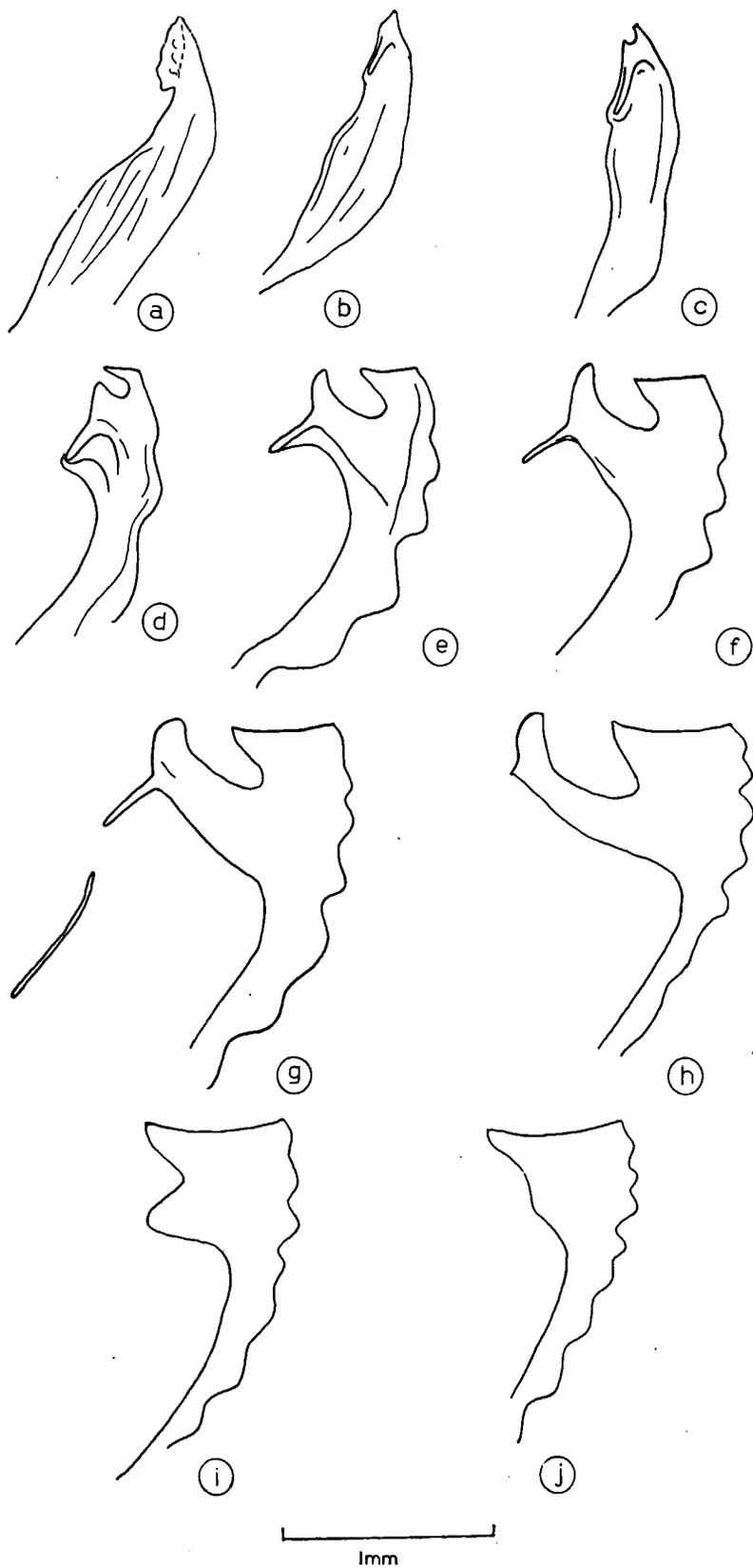


Figure 52 a-j Sections perpendiculaires à la longueur de la cavité glénoïde d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim).

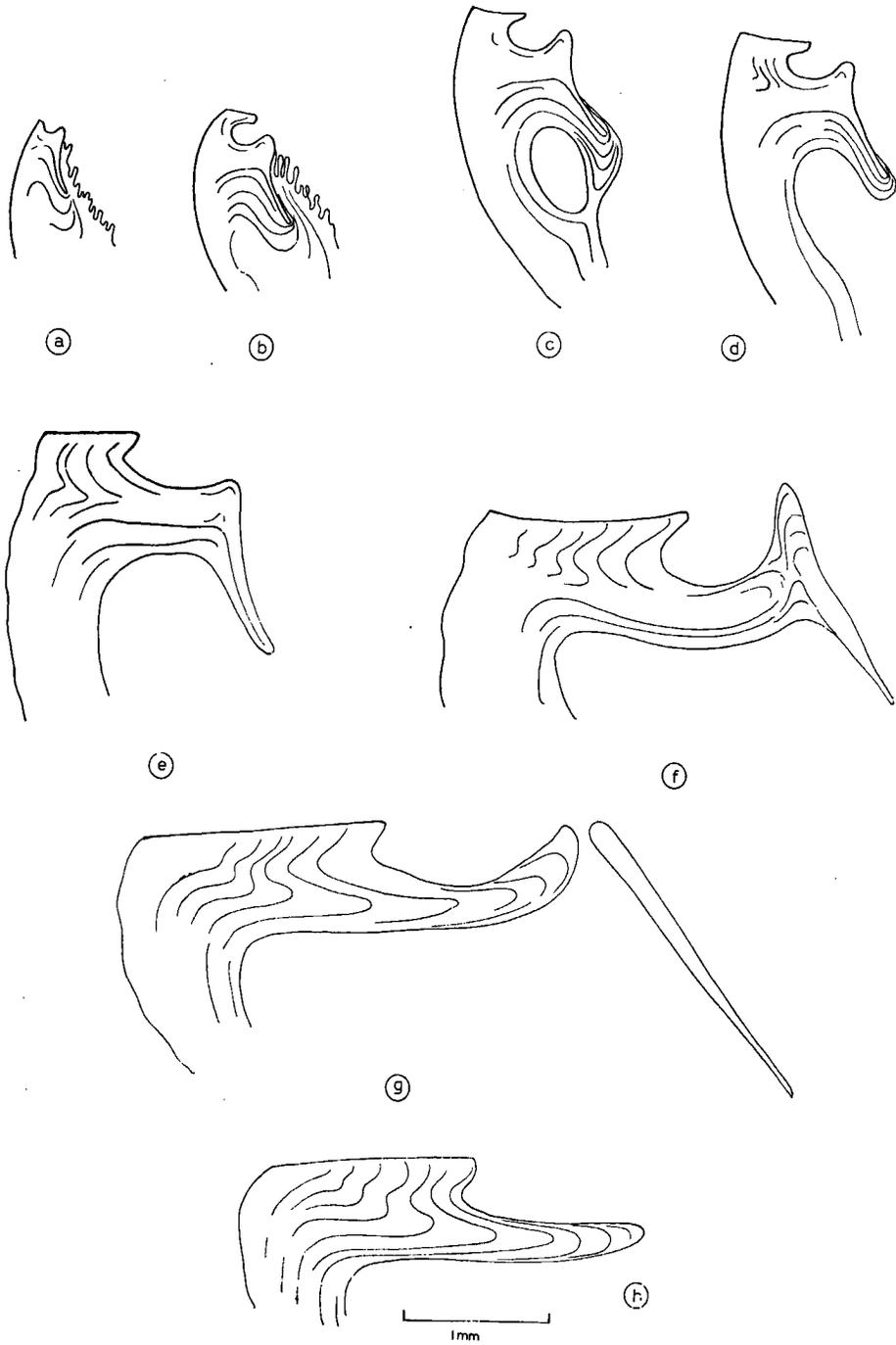
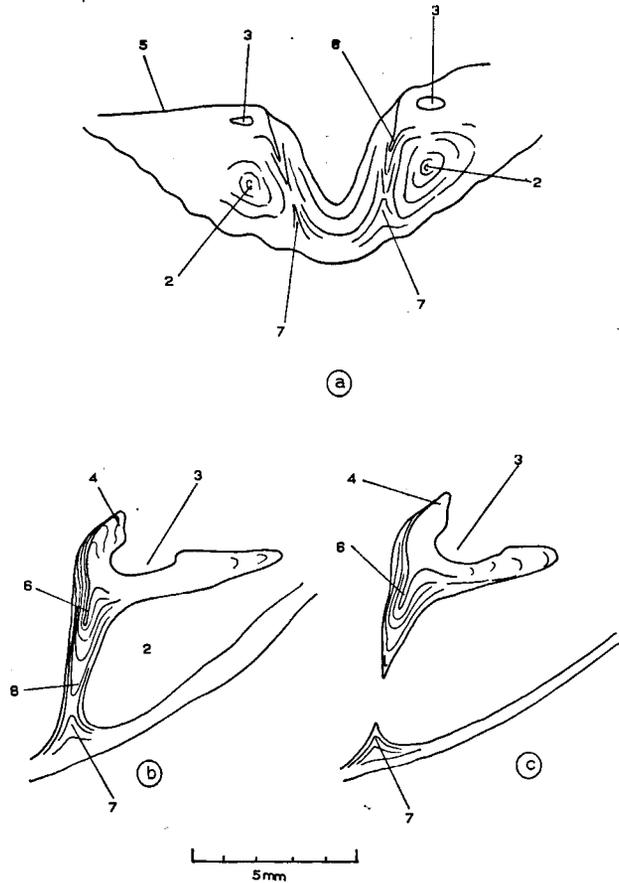


Figure 53 a-h Sections perpendiculaires à la longueur de la cavité glénoïde de *Brachyspirifer rousseai* (Rouault).



Figures 54 a-c Sections transversales de la valve dorsale de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois.

- | | |
|----------------------------|---------------------------------|
| 1. cavité apicale centrale | 5. aréa dorsale |
| 2. cavité apicale latérale | 6. base crurale |
| 3. cavité glénoïde | 7. voussure du fond de la valve |
| 4. arête brachiophorienne | 8. plaque crurale. |

cardinal, se forme une dépression: la cavité glénoïde (fig. 52c). Encore plus en avant, il se produit un fléchissement dans la face notothyriale du système glénoïdal. Il y a de moins en moins de sécrétion secondaire autour de la base crurale; la figure 52f la présente tout à fait dégagée. La figure 52i montre que le pli glénoïdal se forme en effet à partir du fond de la valve, sous l'aréa dorsale (pl. XIV, 3-6; pl. XV, 1).

Dans *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) le crus se forme de la même façon (fig. 53). Cependant, la sécrétion secondaire entourant la base crurale, rencontre une voussure du fond de la valve, établissant ainsi une connection lamellaire entre la base crurale et le fond de la valve (pl. XII, 2, 3). Ainsi se forme une cavité apicale latérale (fig. 53c). La figure 53 g montre que le pli glénoïdal se forme à partir du fond sous l'aréa dorsale (pl. XII, 1-6; pl. XIII, 1; 2).

Dans quelques sections de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois (fig. 54) on voit très bien que les lamelles formées sous les cavités glénoïdes sont constituées par les bases crurales et des sécrétions secondaires (pl. XIII, 3).

Dans la valve dorsale de "*Spirifer*" aff. *subsulcatus* Barrois on trouve également deux lamelles apicales dorsales avec deux cavités apicales latérales. La direction des sécrétions secondaires diffère un peu de celle observée dans "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois (fig. 55; pl. XIII, 4). D'après une série de sections perpendiculaires à la longueur de la cavité glénoïde, on voit que ces plaques, elles aussi, sont formées par les bases crurales et les extensions secondaires sous celles-ci (fig. 56). En outre la figure 56c montre le remplissage de la cavité glénoïde dû à une extension de l'arête brachiophorienne et, en sens inverse, à une autre extension à partir du bord de l'aréa dorsale (pl. XI, 4).

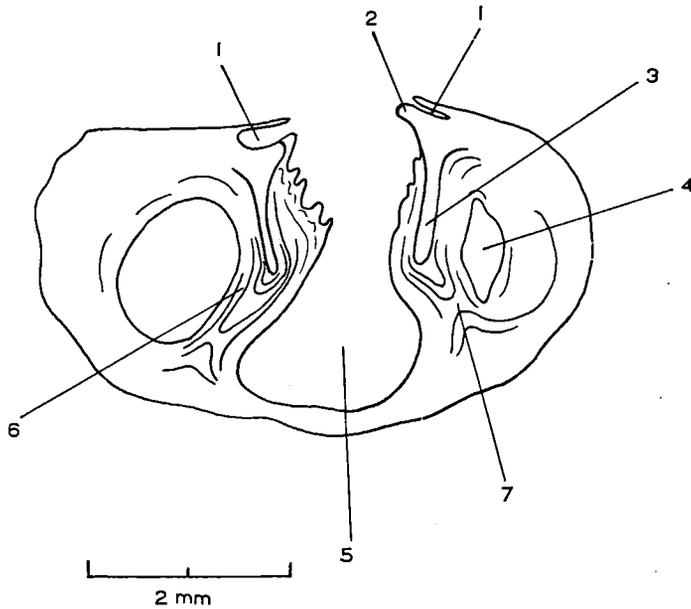


Figure 55. Section transversale de la valve dorsale de "*Spirifer*" aff. *subsulcatus* Barrois, montrant les plaques crurales.

- | | |
|----------------------------|----------------------------|
| 1. cavité glénoïde | 5. cavité apicale centrale |
| 2. arête brachiophorienne | 6. plaque crurale |
| 3. base crurale | 7. sécrétions secondaires |
| 4. cavité apicale latérale | |

La dénomination des formations apicales de la région umbonale de la valve dorsale est assez vague.

En 1929 R. Kozłowski désigne les bases crurales soudées au fond de la valve par le terme "plaques crurales". Cependant dans sa description de *Crispella crispus* (Hisinger) (p. 191) il écrit: "les cruras sont supportés par des plaques crurales assez développées, soudées au fond de la valve". Ces plaques crurales seraient alors uniquement les formations secondaires que l'on trouve sous les bases crurales et qui les soudent au fond de la valve. Dans sa description de *Crispella angustiplicata* sp. n.

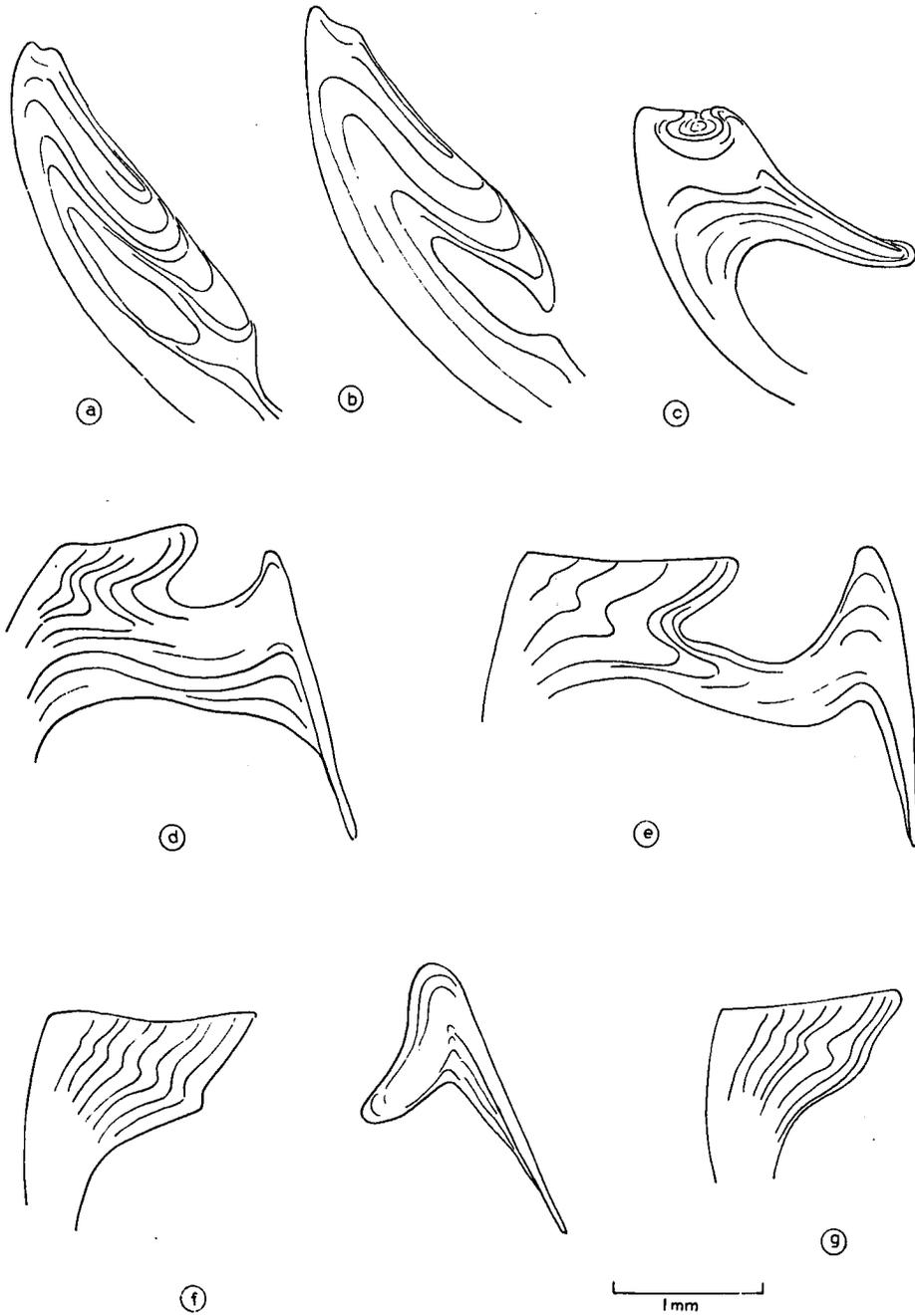


Figure 56 a-g Sections perpendiculaires à la longueur de la cavité glénoïde de "*Spirifer*" aff. *subsulcatus* Barrois. La figure *e* montre très bien l'origine du pli glénoïdal sous l'aréa dorsale.

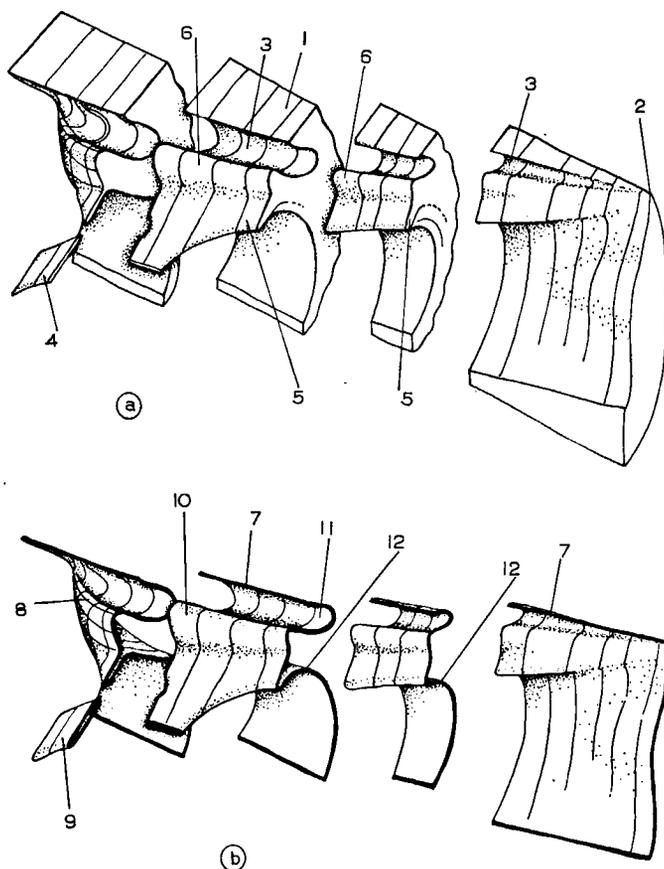


Figure 57. Diagramme d'une cavité glénoïde indiquant la position de l'épithélium coquillier d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim).

- | | |
|---|---|
| 1. aréa dorsale | 8. pli épithélial glénoïdal |
| 2. umbo dorsale | 9. pli épithélial crural |
| 3. cavité glénoïde | 10. épithélium coquillier sur l'arête brachiophorienne sans sécrétion calcaire |
| 4. crus | 11. épithélium coquillier dans la cavité glénoïde |
| 5. base crurale | 12. région épithéliale sécrétant les formations secondaires sous la base crurale. |
| 6. arête brachiophorienne | |
| 7. transition de l'épithélium coquillier dorsal à l'épithélium pédonculaire | |

(= *Howellella*) les crura, enrobés dans le système glénoïdal sont nommés bases crurales, s'ils ne sont pas soudés au fond.

Cloud (1942) distingue dans les Terebratuloides "inner and outer hinge plates". Ces plaques sont à peine comparable aux formations que l'on trouve chez les Spirifères.

Cependant Paulus, Struve et Wolfart (1963) auraient trouvé dans *Chimaerothyris hotzi* n.sp. une "Schloszplatte (= hinge plate)". Vraisemblablement ils ont en vue les "inner hinge plates" de Cloud. Dans leur figure 14, p. 480 on voit l'arête brachio-

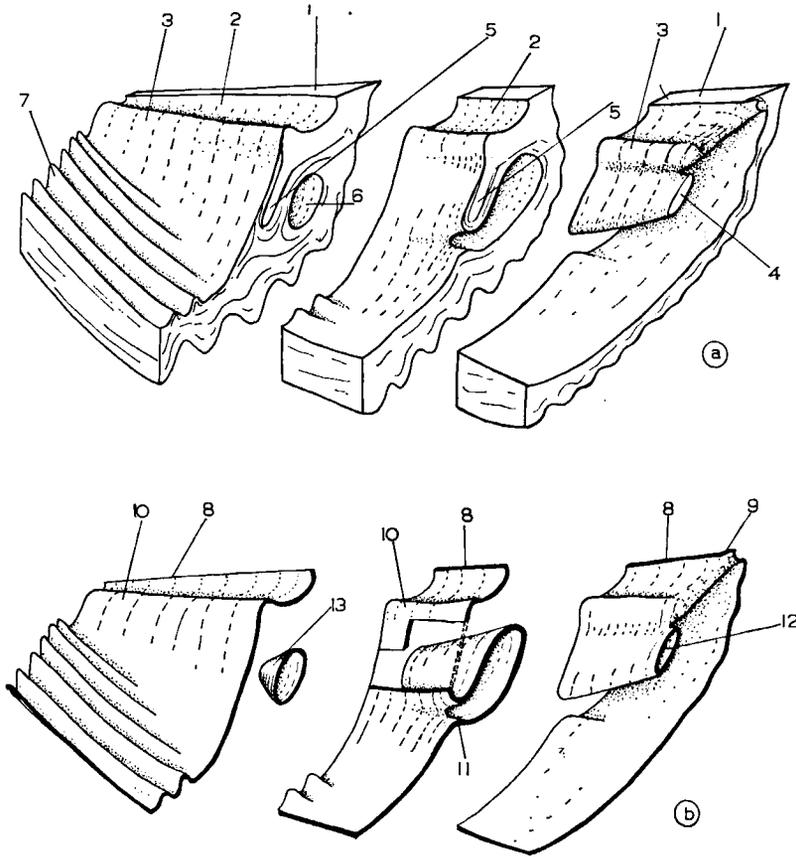


Figure 58. Diagramme d'une cavité glénoïde et de la plaque crurale par rapport à la position de l'épithélium coquillier, de *Brachyspirifer roussaeui* (Rouault).

- | | |
|--|---|
| 1. aréa dorsale | 9. transition de l'épithélium coquillier dorsal à l'épithélium coquillier ventral |
| 2. cavité glénoïde | 10. épithélium coquillier sur l'arête brachiophorienne |
| 3. arête brachiophorienne | 11. voussure de l'épithélium coquillier soudant la base crurale au fond de la valve |
| 4. crus | 12. pli épithélial crural |
| 5. base crurale | 13. épithélium coquillier au fond de la cavité apicale latérale |
| 6. cavité apicale latérale | |
| 7. processus cardinal | |
| 8. transition de l'épithélium pédonculaire à l'épithélium coquillier dorsal. | |

phorienne (nommée "Crural Basis") et les deux bases crurales enrobées qui "supportent" la plate-forme du processus cardinal.

Dans un travail récent (1964) de W. Struve concernant *Alatiformia alatiformis* (Drevermann) (= *Spinocyrtia*) on voit les caractères internes de la valve dorsale représentés dans la figure 21 (p. 345). Il prétend avoir trouvé aussi dans *Spinocyrtia alatiformis* (Drevermann) une "Schloszplatte" (= hinge plate), que l'on ne retrouve pas dans les exemplaires du Dévonien d'Espagne.

Roger (1952) donne des plaques crurales la définition suivante: "Plaques s'étendant du fond de la valve dorsale au bord interne de la plaque externe (= outer hinge plate) ou base crurale".

Talent (1956), dans sa description de *Howellella lirata* n.sp. (p. 81) donne le nom de "crural bases" aux crura intégrés dans le système glénoïdal, bien qu'ils soient soudés au fond de la valve. Cependant dans *Spinella buchanensis* n.sp. (p. 22) ainsi que dans *Howittia howitti* (Chapman) (p. 34) il les appelle "crural plates".

D'après G. Cooper (1959, p. 6) une "outer hinge plate" dans les Rhynchonelles est une plaque de connection entre le crus et l'arête brachiophorienne, tandis que les "inner hinge plates" sont des extensions convergentes des crura vers le plan médian.

Comme mentionné ci-dessus, les bases crurales d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim) se présentent comme de vraies plaques, quoique petites et non soudées au fond de la valve (fig. 57).

Dans le cas de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) les bases crurales sont soudées au fond de la valve par des extensions secondaires formant ainsi deux plaques apicales (fig. 58).

Il semble alors le plus indiqué de réserver le terme plaque crurale à une plaque de connection entre l'arête brachiophorienne et le fond de la valve dorsale, plaque constituée par la base crurale et les formations secondaires qui la soudent au fond de la valve.

XV. BRACHIDIUM

D'après la forme du brachidium, le lophophore des Spirifères doit avoir eu la forme de deux cônes spiralés, dont le sommet est dirigé latéralement de part et d'autre du plan de symétrie. Le brachidium est sécrété dans deux évaginations intramarginales de l'épithélium coquillier, partant de la région umbonale de la valve dorsale. Ce brachidium supporte le lophophore. Au fur et à mesure que le brachidium se développe, les crura sont intégrés dans le système glénoïdal.

Comme mentionné dans le paragraphe concernant l'animal proprement dit, le lophophore est constitué par des évaginations de la paroi antérieure (le diaphragme) de l'animal, de part et d'autre de la bouche, qui se trouve au centre, au fond de la cavité palléale. Comme le brachidium, qui se forme dans deux extensions épithéliales coquillières, supporte le lophophore, il est évident que ces extensions se prolongent dans toute la longueur des évaginations du diaphragme, c'est-à-dire dans la cavité coelomique du lophophore.

Dans le Brachiopode récent *Hemithyris psittacea* (Gmelin) on ne trouve jamais de brachidium prolongeant les crura, qui ne peuvent pas supporter le lophophore puisqu'ils ne dépassent pas le diaphragme. Le lophophore porte deux bras indépendants, de forme conique et spiralée (le spirilophe de Williams). C'est ainsi que le lophophore de *Hemithyris* peut se dérouler et sortir de la coquille (Morse, 1873).

Or, le lophophore est formé par deux zones génératrices qui, au début, sont situées de part et d'autre de la bouche. Une différenciation de croissance dans les zones primaires (aux extrémités des replis épithéliaux), et dans les zones secondaires (parties latérales des bras) donne au lophophore sa forme définitive, c'est par exemple le plectolophe de *Terebratulina* et le spirilophe de *Hemithyris* (Williams). Le support squelettique n'a pas nécessairement toute l'extension du lophophore (*Hemithyris*).

Dans le cas d'un brachidium spiralé, comme chez les Spirifères, il faut admettre que le lophophore aussi doit avoir eu une forme spiralée. Les deux processus jugaux indiquent peut-être la présence d'un troisième bras médian.

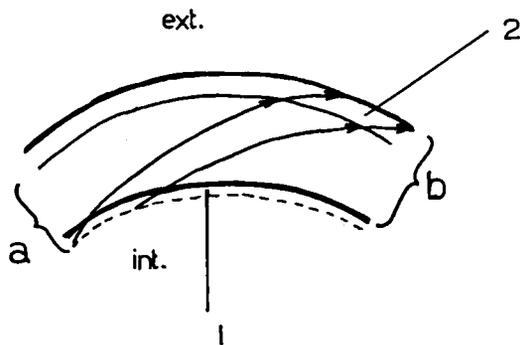


Figure 59. Direction des prismes dans le spiraliolum et mode de croissance de celui-ci.

1. résorption de prismes
2. nouvelle sécrétion aux prismes

a et *b* deux stades successifs.

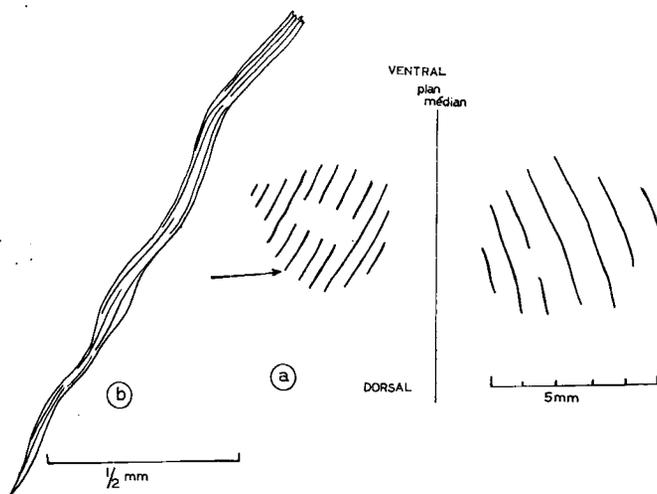


Figure 60a. Section parallèle au plan de séparation des valves, montrent le spiraliûm de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) (empreinte 260).

Figure 60b. Agrandissement d'une partie de la figure 60a montrant l'extrémité pointue (côté croissance) et l'extrémité éraillée (côté résorption).

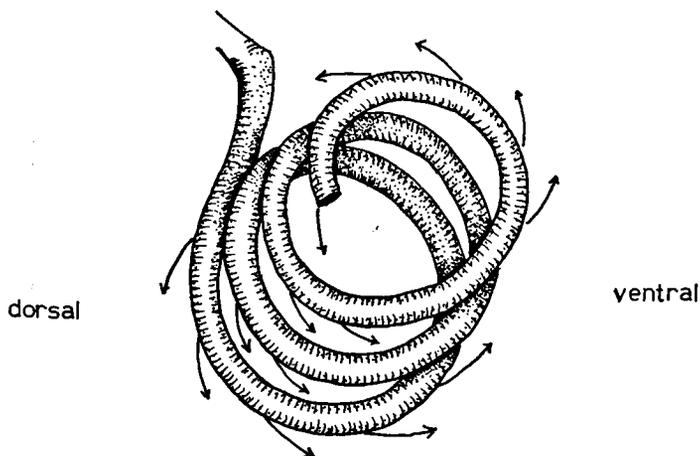


Figure 61. Schéma du spiraliûm avec les directions de croissance.

En 1860 Moore décrit les transformations que subit le brachidium de *Terebratula* pendant sa croissance. Il est donc évident que pendant la sécrétion du brachidium il doit y avoir eu une résorption du calcaire.

En 1953 Elliot confirme cette conclusion après avoir fait une étude approfondie des *Terebratuloidea*.

Le brachidium des Spirifères est constitué de prismes calcaires, sécrétés par l'épithélium coquillier dorsal. En 1947 encore G. & H. Termier pensaient que le brachidium était formé par une coalescence des spicules calcaires mésodermiques.

Le brachidium des Spirifères est composé de deux bases crurales se prolongeant en crura. Ensuite se forment les lamelles primaires avec quelquefois les processus jugaux, et enfin les deux spires.

Au fur et à mesure que l'animal se développe, la distance entre l'umbo et les processus jugaux augmente, les cercles, décrits par les spires, deviennent plus larges et les extrémités des spires croissent latéralement. Cela doit se produire par croissance et résorption. De nombreuses sections du spiraliium des Spirifères montrent que les prismes calcaires des spires sont dirigé obliquement vers l'extérieur des cercles. Pour former un cercle il faut que la croissance longitudinale de la partie extérieure de celui-ci soit plus rapide que celle de la partie intérieure. En outre l'espace intérieur de la spire s'élargissait, de sorte qu'une résorption doit se produire à l'intérieur des cercles, tandis qu'une résultante de croissance en sens latéral donne à l'ensemble une forme conique.

La figure 59 montre la disposition des prismes dans le spiraliium. Une zone de croissance à l'extérieur du cercle va de pair avec une zone de résorption à l'intérieur de celui-ci.

La figure 60 montre le profil pointu de la zone de croissance, et, à l'intérieur du cercle, la ligne éraillée, montrant qu'il s'y produit une résorption (pl. XV, 2, 4)

XVI. PROCESSUS CARDINAL

Derrière la ligne d'articulation, et sous l'umbo dorsal, se trouve le point d'attache des muscles diducteurs; les diducteurs principaux et les diducteurs accessoires. La formation du test à ces endroits diffère beaucoup de celle aux autres points d'attache de la coquille, ceux où se forme le myotest. Ici, sous l'umbo dorsale, se forment des lamelles verticales en matière calcaire prismatique, à peu près parallèles au plan de symétrie. Ce système lamelleux, le processus cardinal, se présente sous différents aspects. Le processus cardinal est situé entre les deux arêtes brachiophoriennes.

D'après A. Vandercammen (1959, p. 40) la face inférieure du processus porte d'épaisses lamelles servant de point d'attache aux diducteurs principaux. La face supérieure porte le double de ce nombre de lamelles, mais plus minces, et celles-ci servent de point d'attache aux diducteurs accessoires.

Les muscles doivent se déplacer antérieurement au fur et à mesure que la coquille grandit, de sorte que la partie du processus cardinal où s'attachaient d'abord les diducteurs principaux, passe au stade de croissance suivant où il sert de point d'attache aux diducteurs accessoires. Pendant la croissance du processus, il se forme, par dichotomie, des lamelles plus minces (fig. 62).

Vraisemblablement les lamelles du processus se forment entre les fibres musculaires, ce qui donne plus de solidité à leur ensemble. Au surplus, les lamelles sont parfois

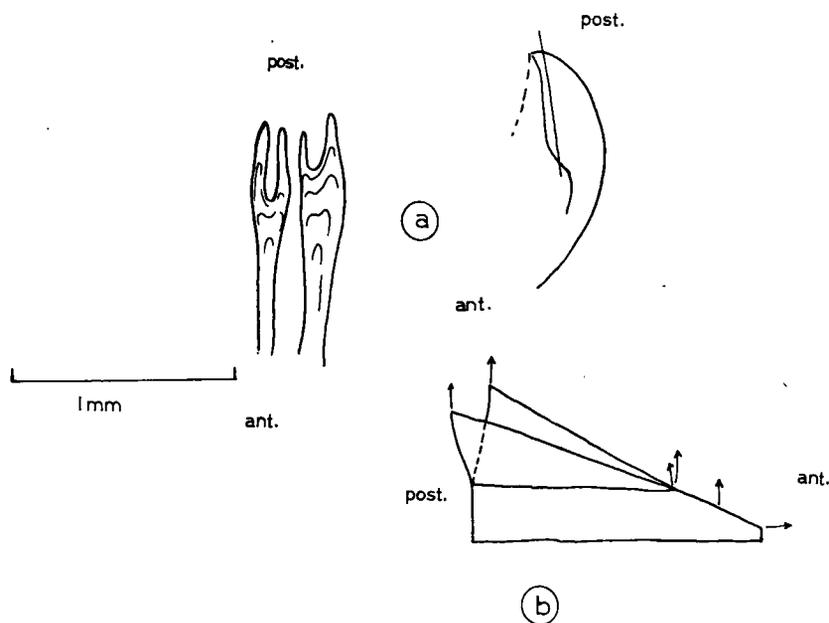


Figure 62a. Deux lamelles du processus cardinal d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim), avec dichotomie.

Figure 62b. Schéma de la dichotomie.

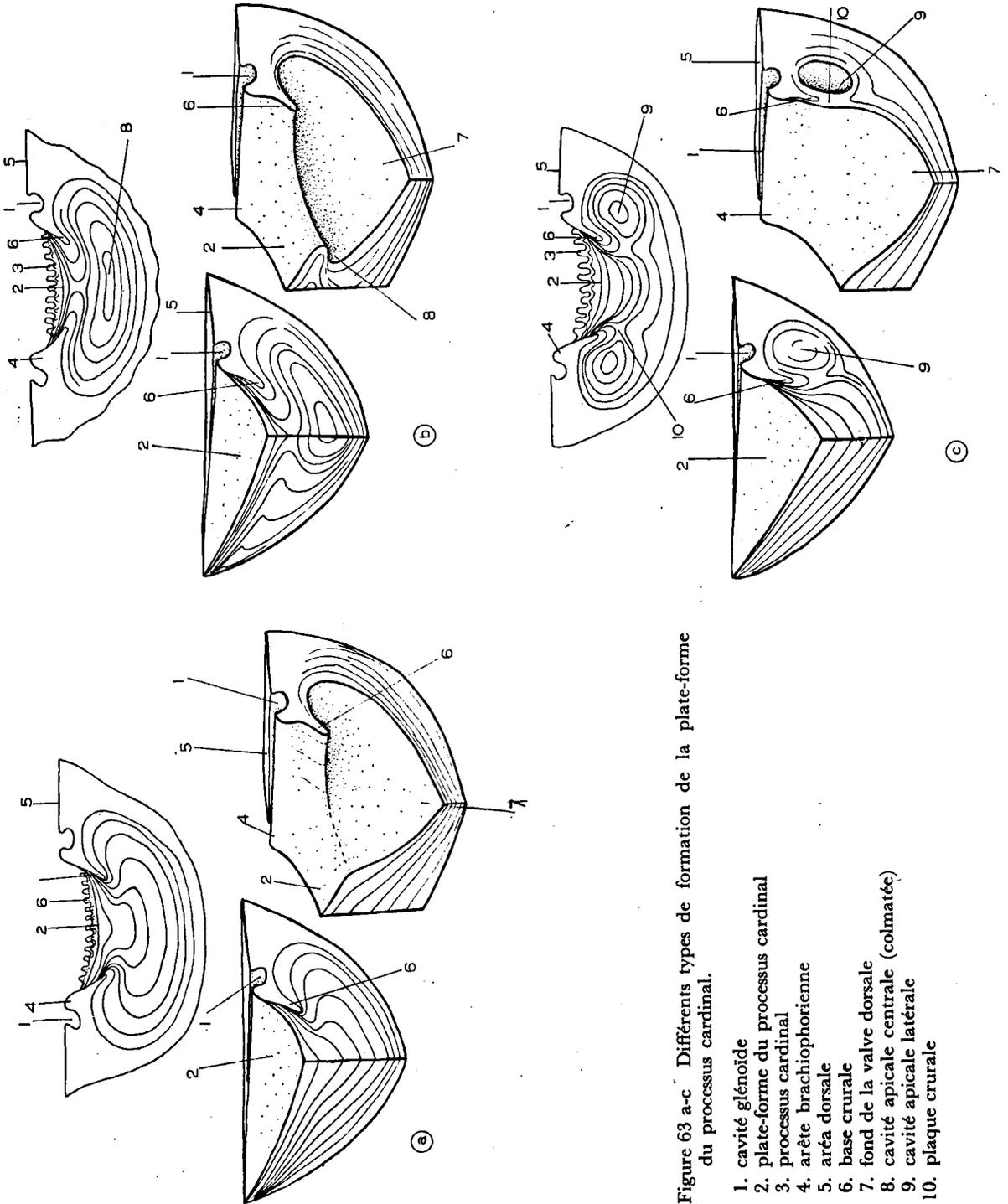


Figure 63 a-c Différents types de formation de la plate-forme du processus cardinal.

1. cavité glénoïde
2. plate-forme du processus cardinal
3. processus cardinal
4. arête brachiophorienne
5. arête dorsale
6. base crurale
7. fond de la valve dorsale
8. cavité apicale centrale (colmatée)
9. cavité apicale latérale
10. plaque crurale

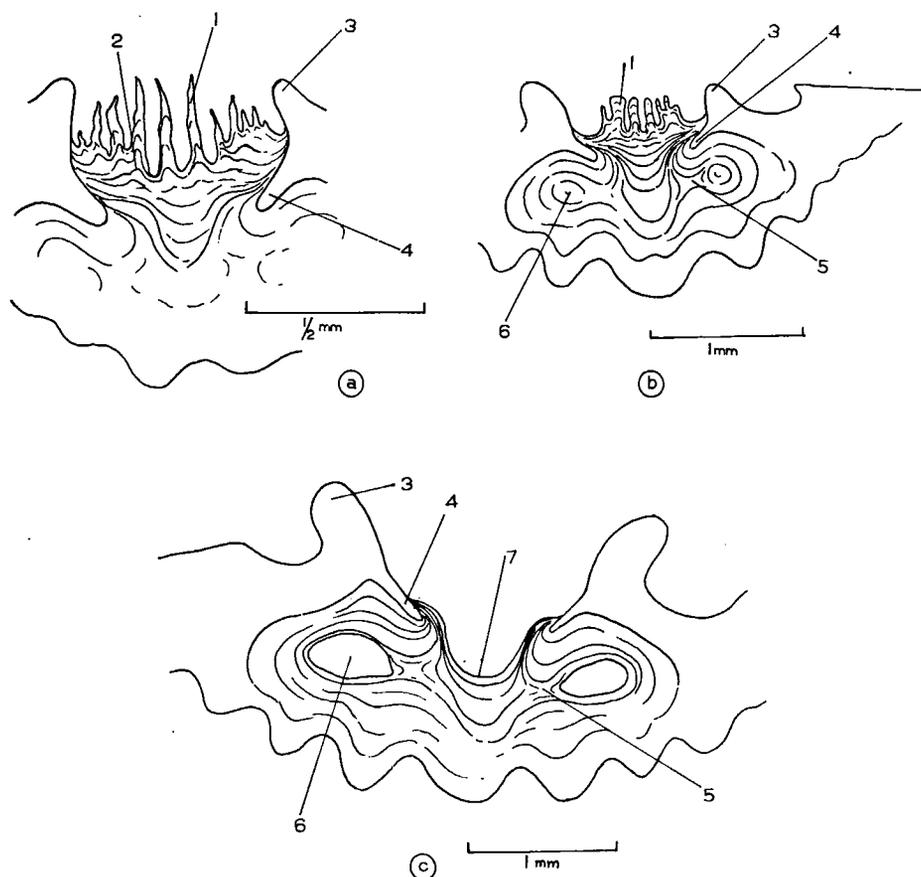


Figure 64 a-c. Sections transversales de la valve dorsale de *Spinella subspeciosa* (empreintes 65, 67, 69).

- | | |
|---|---------------------------------------|
| 1. lamelles du processus cardinal | 4. base crurale |
| 2. ligne de croissance montrant que les lamelles médianes se sont formées les premières | 5. plaque crurale |
| 3. arête brachiophorienne | 6. cavité apicale latérale (colmatée) |
| | 7. cavité apicale centrale |

onduleuses (pl. XVI, 6). Souvent le processus cardinal a une couleur foncée, due à la présence de restes de matières organiques. Les lamelles du processus se forment sur une plate-forme dont le niveau est souvent plus bas que celui de l'arête. Cette plate-forme du processus peut résulter d'un simple remplissage de la cavité umbonale (fig. 63a). Si les extensions des bases crurales se touchent dans le plan médian il se forme une cavité peu profonde sous ce plateau (fig. 63b).

Enfin les deux extensions crurales peuvent se souder au fond de la valve, formant ainsi deux plaques crurales qui délimitent les deux cavités latérales et la cavité centrale, dont le fond est surélevé pour former la plate-forme du processus cardinal (fig. 63c).

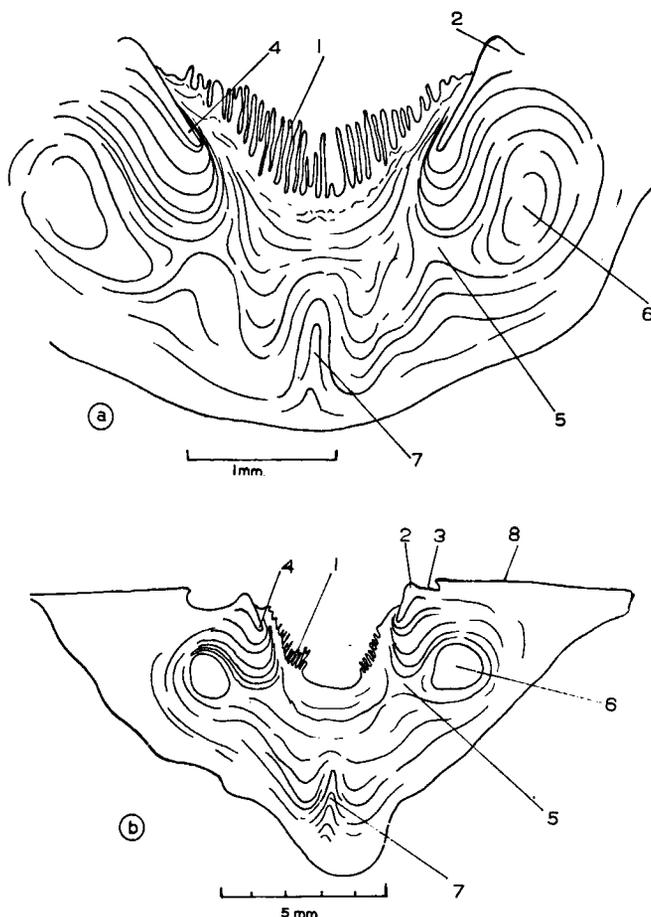


Figure 65 a, b Sections transversales de la valve dorsale de *Paraspirifer cultrijugatus* (empreintes 337, 341).

- | | |
|-----------------------------------|---------------------------------------|
| 1. lamelles du processus cardinal | 5. plaque crurale |
| 2. arête brachiophorienne | 6. cavité apicale latérale (colmatée) |
| 3. cavité glénoïde | 7. myophragme |
| 4. base crurale | 8. aréa dorsale |

C'est ce l'on voit dans l'espèce espagnole *Spinella subspeciosa* (de Verneuil) (fig. 64; pl. XIII, 5). Les lamelles du processus sont hautes et peu nombreuses (fig. 64a; pl. XV, 5). On voit que les lamelles médianes se sont formées les premières, de sorte que la partie la plus avancée du processus se trouve dans le plan médian. La plate-forme du processus est peu concave. La cavité centrale d'abord étroite et profonde, s'est remplie peu à peu avant que les lamelles du processus commencent à se former (fig. 64c).

Dans *Paraspirifer cultrijugatus* (Roemer) les plaques crurales se forment de la même façon (fig. 65). Les lamelles du processus sont nombreuses, et ont beaucoup de bifurcations (pl. XV, 3). La plate-forme du processus est plus concave que dans

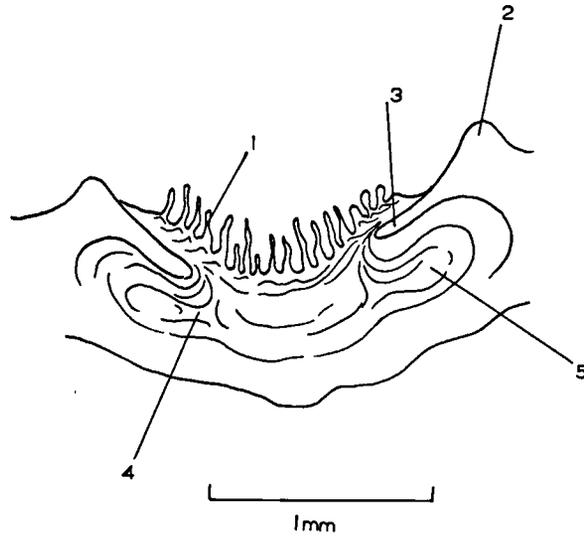


Figure 66. Processus cardinal de *Brachyspirifer rousseai* (Rouault) vue en section transversale (empreinte 256).

- | | |
|----------------------------------|----------------------------|
| 1. lamelle du processus cardinal | 4. plaque crurale |
| 2. arête brachiophorienne | 5. cavité apicale latérale |
| 3. base crurale | |

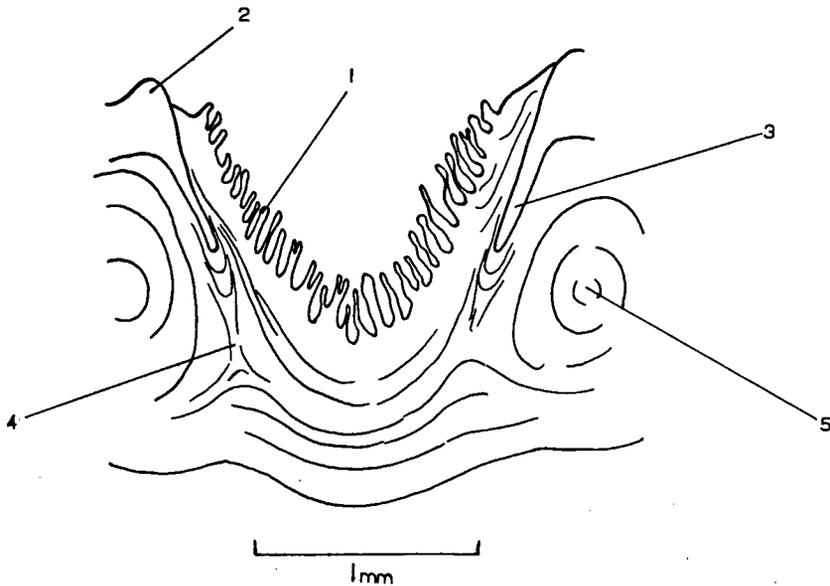


Figure 67. Section transversale de la valve dorsale de '*Spirifer*' *subsulcatus* Barrois.

- | | |
|---------------------------|-------------------------------------|
| 1. processus cardinal | 4. plaque crurale |
| 2. arête brachiophorienne | 5. cavité apicale latérale colmatée |
| 3. base crurale | |

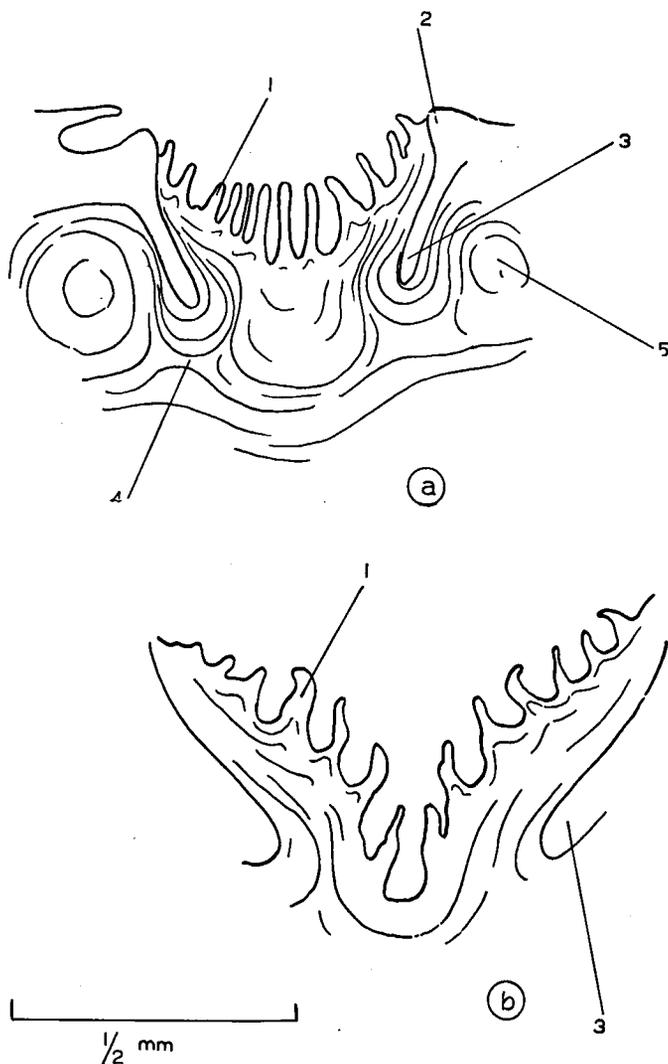


Figure 68 a-b Sections transversales de la valve dorsale de "*Spirifer*" aff. *subsulcatus* Barrois (empreintes 283, 258).

- | | |
|---------------------------|----------------------------|
| 1. processus cardinal | 4. plaque crurale |
| 2. arête brachiophorienne | 5. cavité apicale latérale |
| 3. base crurale | |

Spinella subspiciosa (de Verneuil). Les deux cavités latérales sont peu profondes. Au fond de la valve se forme un myophragme servant à la fixation des muscles adducteurs plus en avant.

Comme il a déjà été mentionné plus haut, il se forme aussi des plaques crurales dans *Brachyspirifer*, de sorte que la formation du processus est comparable à celle de la figure 63c. La plate-forme du processus est large et peu concave (fig. 66).

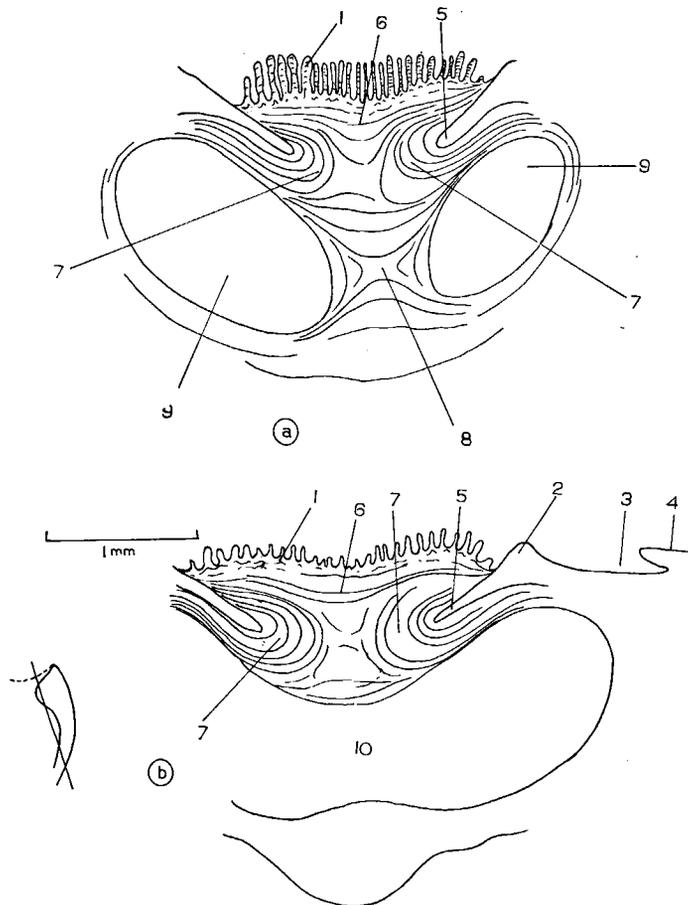


Figure 69 a-b Sections transversales de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison) (empreintes 362a, 363).

- | | |
|--------------------------------------|---|
| 1. processus cardinal | 7. extensions des bases crurales, se touchant dans le plan médian |
| 2. arête brachiophorienne | 8. pont entre les extensions crurales et le fond de la valve. |
| 3. cavité glénoïde | 9. les deux parties de la cavité apicale umbonale |
| 4. aréa dorsale | 10. cavité apicale umbonale |
| 5. base crurale | |
| 6. plate-forme du processus cardinal | |

„*Spirifer*” *subsulcatus* Barrois présente une plate-forme concave avec de nombreuses lamelles bifurquées, il s’y forme aussi des plaques crurales (fig. 67; pl. XVI, 5, 6). Dans l’espèce apparentée à „*Spirifer*” *subsulcatus* Barrois (voir aussi les figures 55 et 56) on trouve entre les plaques crurales une dépression profonde dans laquelle se sont formées des lamelles épaisses, onduleuses et peu nombreuses (fig. 68).

Dans *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison) la plate-forme du processus se forme comme le montre la figure 63b, mais avec un pont le reliant au fond (pl. XVI, 1-4). Ce pont est vraisemblablement de peu d’importance, vu le grand rôle que joue pour les figures la direction dans laquelle est faite la section. La plate-forme est large et à peu près plate (fig. 69).

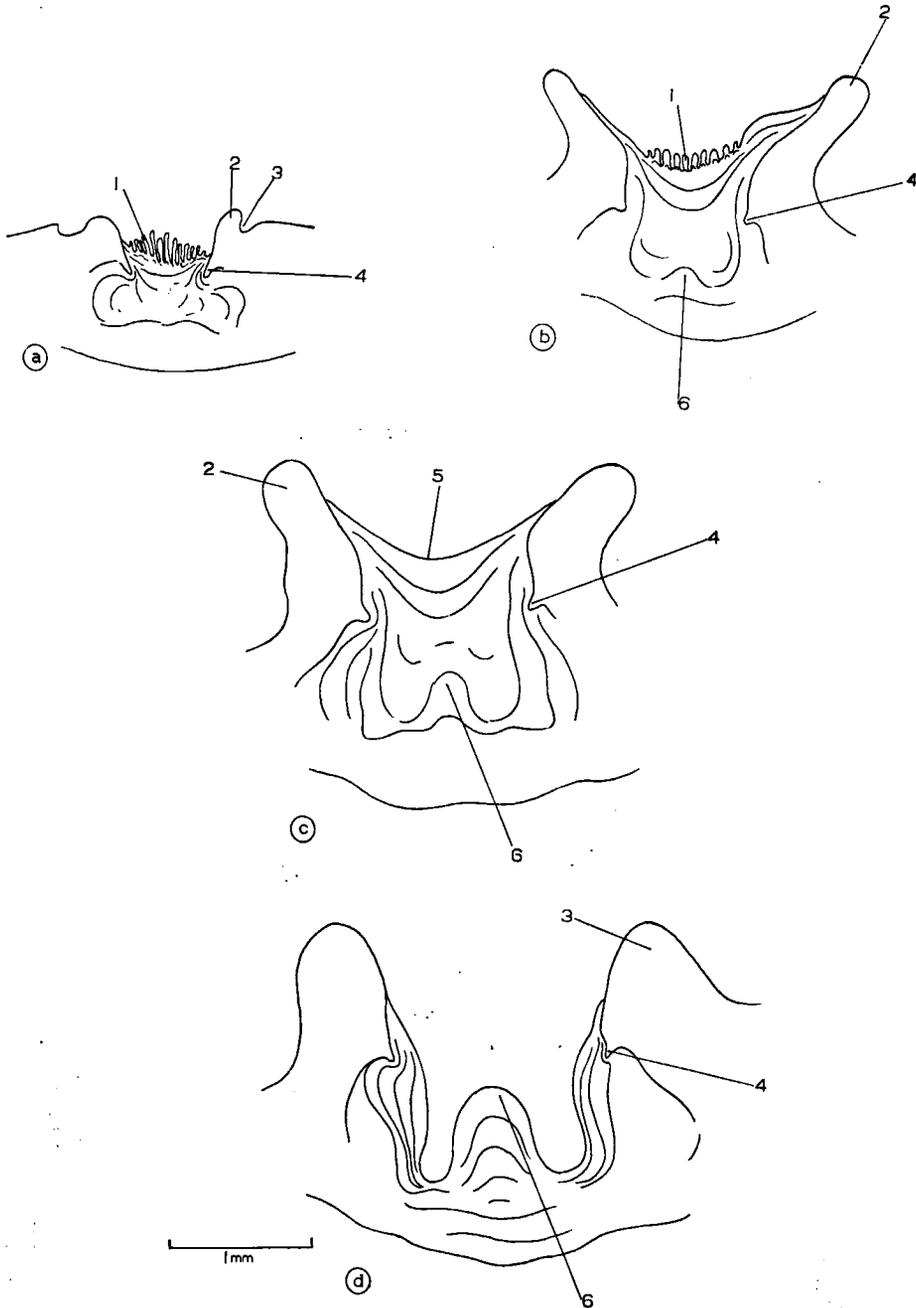


Figure 70 a-d Sections transversales de la valve dorsale de *Mucrospirifer bouchardi* (Murchison)

- | | |
|---------------------------|---|
| 1. processus cardinal | 4. base crurale |
| 2. arête brachiophorienne | 5. plate-forme du processus cardinal |
| 3. cavité glénoïde | 6. protubérance dans la cavité umbonale |

XVII. RESUMÉ

La structure microscopique du test de quelques Spirifères dévoniens espagnols a été étudiée.

Il se trouve qu'on peut distinguer différentes couches: la couche de King extérieure, granuleuse, comparable au "primary layer" de Williams; la couche prismatique aux prismes obliques (= fibrotest s.s. de Vandercammen); le myotest aux points d'attache des muscles, et la couche médiane, le médiotest, dans les lamelles dentaires. Le myotest et le médiotest forment donc le prismotest de Vandercammen.

Les lamelles de croissance ont été classées en trois types dont les lamelles libres sont les plus remarquables. Celles-ci sont dues à un arrêt de croissance et à une rétraction palléale, de sorte que le manteau s'est détaché de la couche granuleuse et aussi de la couche prismatique (= fibrotest s.s.).

Des épines marginales massives ont été trouvées dans *Hysterolites spec.*; il pourrait y avoir un rapport entre les épines et les soies sensorielles.

De la position du deltidium on peut conclure que la jonction entre l'épithélium coquillier et l'épithélium pédonculaire se trouve à l'extérieur des deux rainures deltidiales.

Probablement la plaque delthyriale n'est pas vraiment l'homologue du col pédonculaire des Brachiopodes récents.

Les cavités glénoïdes se forment entre les crura et les deux bords de l'aréa dorsale. Elles s'étendent dans un sens parallèle au plan médian. Des extensions secondaires à partir des bases crurales et du fond de la valve dorsale, peuvent produire des plaques apicales dorsales, à savoir les plaques crurales.

Le brachidium s'agrandit par sécrétion calcaire d'une part et par résorption d'autre part.

SUMMARY

This study deals with the microscopic structure of the shell of some devonian spiriferids from Spain.

The shell appears to consist of different layers: the external layer, granular, comparable to the primary layer of A. Williams; a prismatic layer build up of oblique prisms (= fibrotect of A. Vandercammen); the myotest on the places where the muscles are attached to the shell and the median layer, mediotest, in the dental plates.

Three types of growth lamellae can be distinguished of which the "free lamellae" are the most remarkable ones. They are due to an interruption of the radial growth and a pallial retraction. In this way the mantle became detached from the granular and prismatic layer.

Massif marginal spines have been found. There might be some relation between the spines and the setae.

From the position of the deltidium one might conclude that the junction between pediculate and outer epithelium (Williams) is located at the outer sides of the deltidial grooves.

The delthyrial plate is not really the homologue to the pedicular collar of the recent brachiopods.

The dental sockets have been formed between the crura and the two borders of the dorsal area. They extend parallel to the median plane.

The secondary extensions, starting from the crural bases and the bottom of the dorsal valve could produce the dorsal apical plates (crural plates). The brachidium growth by means of calcareous secretion on the outside and by resorption on the inner side of the spire.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BLOCHMANN, F., 1892, 1900. Untersuchungen über den Bau de Brachiopoden, T.I., T. II. Bibliotheca zoologica, Jena.
- CARPENTER, W., 1843. Report on the Microscopic Structure of Shells. Brit. Association Report, 1843.
- 1844. Report on the Microscopic Structure of Shells. Brit. Association Report, 1844. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. I, vol. XVI, 1845.
- 1847. Report on the Microscopic Structure of Shells. Brit. Association Report, 1847.
- 1855. On the intimate structure of the shells of brachiopoda. Ch. II en British Fossil Brachiopoda de T. Davidson. Palaeont. Soc., I, 22—40.
- CLOUD, P. E., 1942. Terebratuloid Brachiopoda of the Silurian and Devonian. Geol. Soc. Amer., Spec. Paper 38.
- COOPER, G., A., 1947. Phylum Brachiopoda. Index Fossils of N. America de Shimer et Shrock.
- 1959. Genera of Tertiary and Recent Rhynchonelloid Brachiopods. Smithsonian Misc. Coll., vol. 139, no. 5.
- EKMAN, T., 1896. Zur Kenntnis des Stieles der Brachiopoden. Zeitschr. Wissensch. Zool., 62.
- ELLIOT, G. F., 1953. Brachial development and evolution in Terebratuloid Brachiopods. Biol. Rev., vol. 28, p. 261—279.
- FREDERICKS, G., 1918. On the adaption of the apical-apparatus subdivision to the Brachiopoda's classification. Ann. Soc. Paléont. de Russie 2, p. 85—90. Leningrad.
- GRATIOLET, P., 1857. Recherches pour servir à l'histoire des Brachiopodes. Première monographie: Etudes anatomiques sur la Térébratule australe. Journal de Conchyliologie, T. VI, (2e Sér. T. II).
- HANCOCK, A., 1859. On the organisation of the Brachiopoda. Phil. Trans. Roy. Soc. London, vol. 148, p. 791—869.
- HARO, A. DE, 1963. Contribución al estudio de la anatomía de los Braquiópodos. Estructura y anatomía comparadas de los Braquiópodos testicardinos. Publ. del Inst. Biol. Aplic., Tomo XXXIV, p. 17—62.
- KING, W., 1867. On the histology of the test of the class Palliobranchiata. Transactions of the Royal Irish Academy, vol. XXIV.
- KOZLOWSKI, R., 1929. Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie polonaise. Palaeont. polon., I, p. 1—254.
- LEIDHOLD, C., 1922. Rhynchonella döderleini. Neues Jahrb. f. Min., Geol. u. Pal., Beilage 45.
- MOORE, C., 1860. Modifications in the loop of the fossil Terebratula Buckmanni. The Geologist, vol. III.
- MORSE, E., 1873. Observations on living Brachiopoda. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. XV.
- PAULUS, B., W. STRUVE & R. WOLFART, 1963. Chimaerothyris n.g. (Spiriferacea) aus dem Eifelium der Eifel. Senckenbergiana lethaea, B. 44, no. 6, p. 459—497.
- PRENANT, M., 1928. Notes histologiques sur Terebratulina caput-serpentis L. Bull. Soc. zool. France, vol. 59.
- ROGER, J., 1952. Classe de Brachiopodes, en J. Piveteau (ed.), Traité de paléontologie, vol. II.
- RUDWICK, M., 1959. The Growth and Form of Brachiopod Shells. Geol. Mag., vol. XCVI, 1, p. 1—24.
- 1964. The function of zigzag deflexions in the commissures of fossil brachiopods. Palaeont., vol. 7, p. 135—171.
- STERNBERG, R. & H. BELDING, 1942. Dry peel technique. Journ. Paleont., vol. 16, p. 135—136.
- STRUVE, W., 1963. Alatiformia n.g. (Spiriferacea). Senckenbergiana lethaea, B. 44, no. 6, p. 499—500.
- 1964. Über Alatiformia-Arten und andere, äusserlich ähnliche Spiriferacea. Senckenbergiana lethaea, B. 45, no. 1—4, p. 325—346.
- TALENT, J. A., 1956. Devonian Brachiopods and Pelecypods of the Buchan Caves Limestones, Victoria. Proc. Roy. Soc. Vict., vol. 68, I, p. 1—56.

- 1956. Siluro—Devonian brachiopods from Marble Creek, Thomson River, Vict. Proc. Roy. Soc. Vict., vol. 68, 3, p. 73—84.
- TERMIER, G. & H., 1949. Sur la classification des Brachiopodes. Bull. Soc. d'Hist. Nat. Afrique du Nord, T. 40.
- VANDERCAMMEN, A., 1959. Essai d'Etudes Statistiques des Cyrtospirifères du Frasnien de la Belgique. Mém. Inst. roy. Sci. nat. Belg., 145.
- 1961. Utilité fonctionnelle de la callosité apicale des Spiriferidae. Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., T. XXXVII, no. 36.
- 1962. Les denticulations cardinales des Spiriferidae. Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., T. XXXVIII, no. 2.
- VANDERCAMMEN, A. & TH. F. KRANS, 1962. Découverte d'épines dans *Paraspirifer cultrijugatus* (C. F. Roemer, 1844). Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., T. XXXVIII, no. 52.
- VANDERCAMMEN, A. & TH. F. KRANS, 1964. Révision de quelques types de Spiriferidae d'Espagne. Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., T. XL, no. 16.
- WILLIAMS, A., 1956. The calcareous shell of the Brachiopods and its importance to their classification. Biol. Rev., vol. 31, no. 3, p. 243—287.
- YATSU, N., 1902. On the development of *Lingula anatina*. Journ. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo, vol. 17, p. 1—112.

PLANCHES

PLANCHE I

Figure 1. Section transversale de la valve ventrale de *Mucrospirifer bouchari* (Murchison) montrant les prismes d'une côte radiaire. Villayandre, Calcaire de Portilla, Frasnien moyen.

Empreinte 1; 100 ×

Figure 2. Section transversale de la valve ventrale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault), dans la partie latérale gauche. Zones de croissance. Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 165; 85 ×



PLANCHE II

Figure 1. Section transversale de la valve ventrale d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim), montrant les prismes du test.
La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 109; 130 ×

Figure 2. Zone de croissance, indiquée par un changement de direction des prismes, dans une section transversale, région latérale gauche, d'une valve ventrale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault).

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 157; 32 ×

Figure 3. Prismes de *Howittia paillettei* (de Verneuil). Section transversale de la partie droite de la valve ventrale.
La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 78; 100 ×

Figure 4. *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Zones de croissance dans une section transversale de la valve ventrale, partie latérale gauche.
Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 232; 130 ×

Figure 5. Echélons des prismes dans *Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim).
Colle, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 111; 750 ×

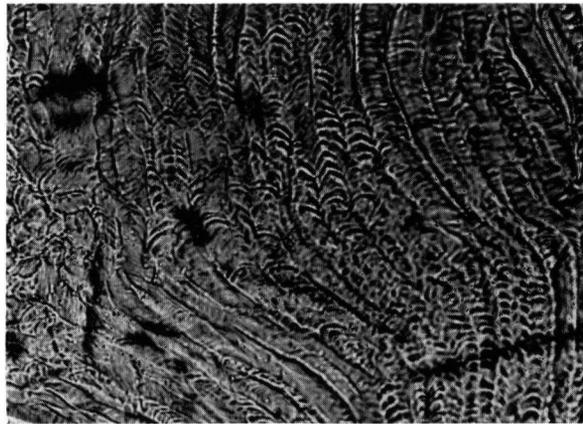
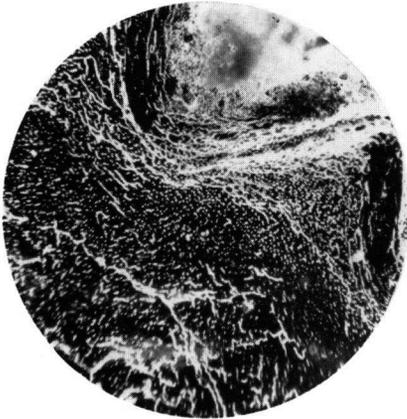


PLANCHE III

Figure 1. Couche granuleuse de King de *Brachyspirifer rousseai* (Rouault), montrée dans une section radiale.

Croissance vers la gauche.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 220; 65 ×

Figure 2. Couche granuleuse de King de *Brachyspirifer rousseai* (Rouault). Section radiale. Croissance vers la gauche.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 205; 130 ×

Figure 3. Couche granuleuse sur l'arée dorsale de "*Spirifer*" aff. *subsulcatus* Barrois.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 304; 65 ×

Figure 4. Flexure de croissance dans *Brachyspirifer rousseai* (Rouault). Section radiale.

Croissance vers la droite.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 248; 80 ×

Figure 5. Flexure de croissance surplombante dans *Brachyspirifer rousseai* (Rouault). Section radiale. Croissance vers la droite.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 248; 100 ×

Figure 6. Lamelle de croissance libre dans *Brachyspirifer rousseai* (Rouault). Section radiale. Croissance vers la gauche.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 253; 65 ×

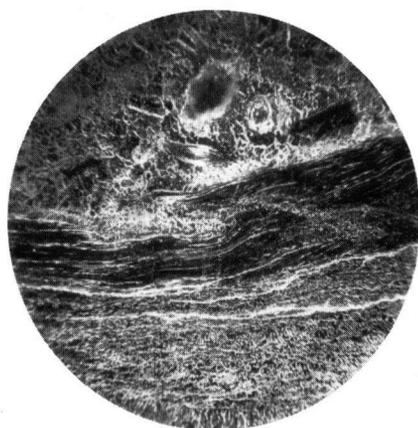
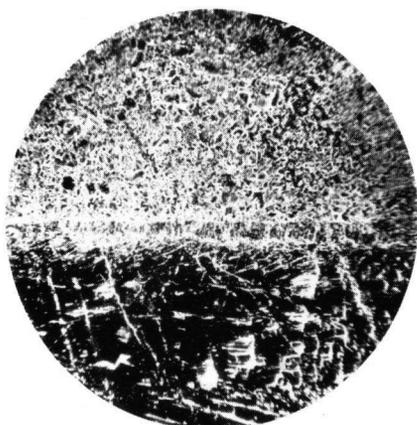
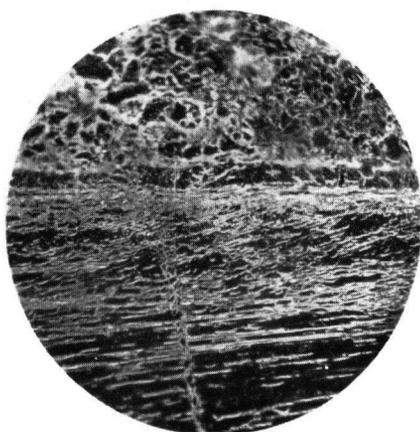
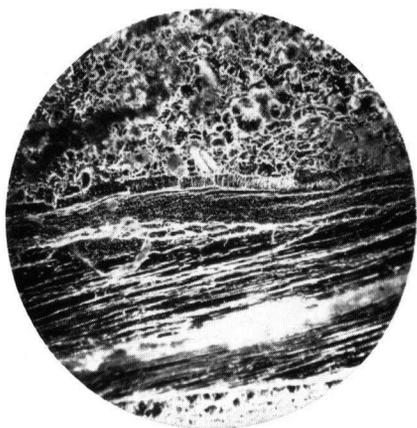


PLANCHE IV

Figure 1. Lamelle de croissance libre dans *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault).

Section radiale. Croissance vers la gauche.
Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 252; 65 ×

Figure 2. Lamelle de croissance libre dans *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section radiale, croissance vers la droite.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 248; 65 ×

Figure 3. Lamelle de croissance libre dans *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section radiale, croissance vers la droite.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 248; 65 ×

Figure 4. Lamelle de croissance libre près de la commissure dans *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section radiale. Croissance vers la gauche.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 253; 80 ×

Figure 5. Lamelles de croissance près du bord antérieur marginal d'un exemplaire gérontologique de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault).

Section radiale, croissance vers la gauche.
Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 248; 50 ×

Figure 6. Section longitudinale d'une épine massive dans *Hysterolites spec.* Croissance vers la gauche.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 372; 65 ×

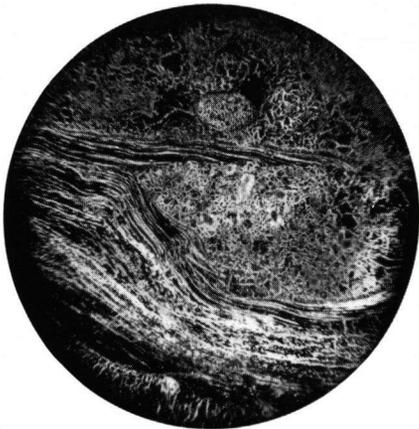


PLANCHE V

Figure 1. Myotest dans une section transversale d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim). Partie droite de la cavité centrale.

La Vid, Schistes et Calcaires de la Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 93; 65 ×.

Figure 2. Myotest dans une section transversale, dans la partie droite de la cavité centrale d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim).

La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 103; 130 ×

Figure 3. Myotest de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section radiale dans le plan de symétrie. Croissance vers la droite. Les prismes s'arrêtent obliquement sur le myotest.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 249; 65 ×

Figure 4. Myotest dans une section transversale de la valve ventrale de *Terebratula maxima* du Diestien. En haut les prismes du fibrottest s.s., en bas le callotest.

Empreinte 305; 65 ×

Figure 5. Myotest d'*Eoreticularia curvata* (Schnur). Section transversale dans la région sinale.

St. Lucia, Calcaire de St. Lucia, Couvinien inférieur.

Empreinte 398; 80 ×

Figure 6. Myotest dans "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois. Section transversale dans la région sinale.

La Vid, Calcaire de La Vid, Siegenien.

Empreinte 328; 65 ×

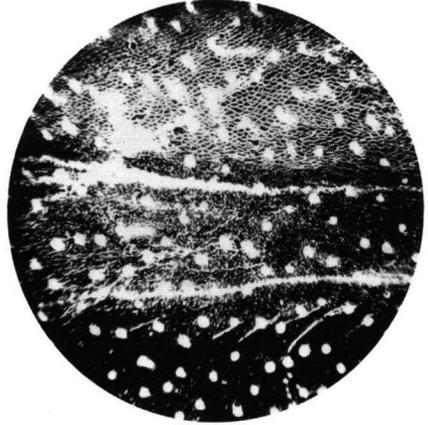
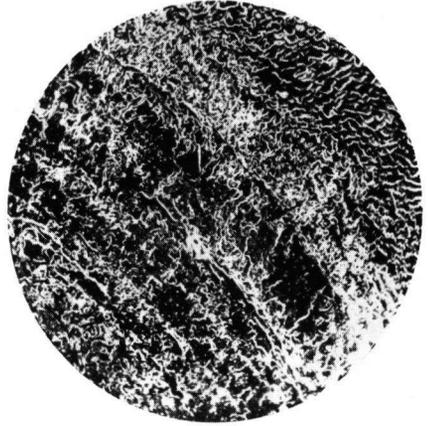


PLANCHE VI

Figure 1. Myotest de *Cyrtospirifer verneuli* (Murchison). Section transversale de la valve ventrale, région sinale près de la lamelle dentaire droite.

Villayandre, Calcaire de Cremenès, Frasnien supérieur.

Empreinte 59; 26 ×

Figure 2. Myotest dans la valve ventrale de *Mucrospirifer bouchardi* (Murchison). Section transversale dans la partie droite de la région sinale.

Villayandre, Calcaire de Portilla, Frasnien moyen.

Empreinte 2; 65 ×

Figure 3. Myophragme myotestaire ventral d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim). Section transversale.

La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 89; 20 ×

Figure 4. Myophragme ventral d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim) entouré par de matériel prismatique secondaire (callotest). Section transversale.

La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 96; 20 ×

Figure 5. Myophragme myotestaire ventral, dégagé, d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim). Section transversale.

La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 105; 50 ×

Figure 6. Myotest avec myophragme dans une section transversale de la valve ventrale de *Paraspirifer cultrijugatus* (Roemer), couvert par la couche prismatique secondaire (callotest). St. Lucia, Calcaire de St. Lucia, Couvinien inférieur.

Empreinte 348; 65 ×

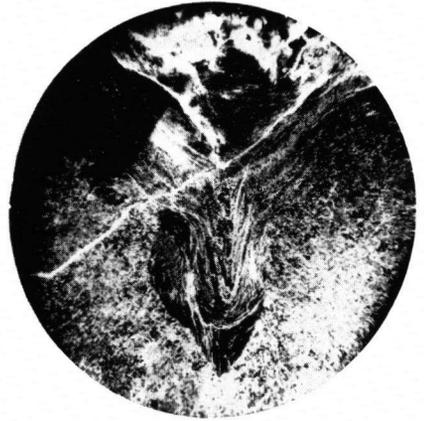
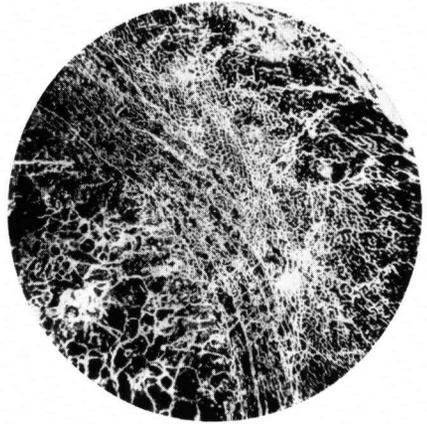
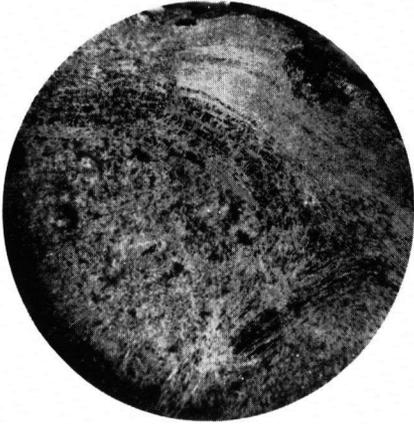


PLANCHE VII

Figure 1. Bourrelet deltidial et rainure deltidiale gauche dans une section transversale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 213; 65 ×

Figure 2. Sertissage de la lamelle deltidiale droite dans *Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim). Section transversale. La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid Emsien inférieur.

Empreinte 111; 26 ×

Figure 3. Point d'articulation gauche de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section transversale. Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 179; 65 ×

Figure 4. Point d'articulation gauche dans *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison). Section transversale. Villayandre, Calcaire de Cremenes, Frasnien.

Empreinte 365; 65 ×

Figure 5. Médiotest dans la lamelle dentaire gauche de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section transversale. Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 160; 65 ×

Figure 6. Médiotest dans la lamelle dentaire gauche de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section transversale. Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 160; 130 ×

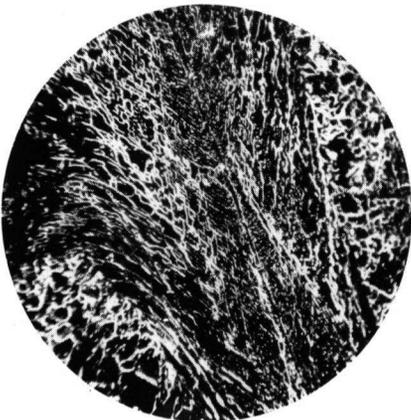
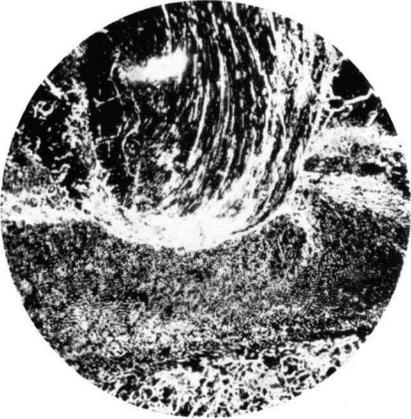


PLANCHE VIII

Figure 1. Médiotest dans la lamelle dentaire gauche de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) près de l'apophyse articulaire. Section transversale.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 170; 50 ×

Figure 2. Formation du médiotest au bord antérieur de la lamelle dentaire droite de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) Section transversale.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 171; 50 ×

Figure 3. Médiotest gauche avec à sa côté droite une partie du myotest. Section transversale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault).

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 154; 50 ×

Figure 4. Médiotest gauche avec à sa côté droite une partie du myotest.

Section transversale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault).

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 210; 65 ×

Figure 5. Médiotest de la lamelle dentaire gauche de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois. Section transversale.

La Vid, Calcaire de La Vid, Siegenien.

Empreinte 328; 65 ×

Figure 6. Médiotest gauche avec à droite une partie du myotest dans "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois.

Section transversale.

La Vid, Calcaire de La Vid, Siegenien.

Empreinte 329; 65 ×

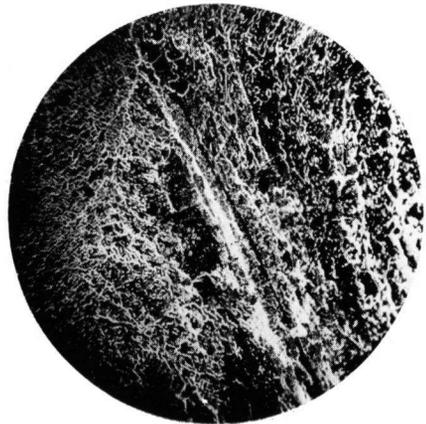


PLANCHE IX

Figure 1. Médiotest de la lamelle dentaire gauche d'*Eoreticularia curvata* (Schnur). Section transversale.
St. Lucia, Calcaire de St. Lucia, Couvinien inférieur.

Empreinte 398; 65 ×

Figure 2. Formation de la lamelle dentaire gauche à son bord antérieur dans *Howittia paillettei* (de Verneuil). Section transversale.
La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 81; 80 ×

Figure 3. Médiotest de la lamelle dentaire gauche dans *Fimbrispirifer rojasi* (de Verneuil). Section transversale.
La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 395; 65 ×

Figure 4. Médiotest de la lamelle dentaire droite et une partie du myotest dans "*Spirifer*" *chama* Eichwald. Section transversale.
St. Lucia, Calcaire de St. Lucia, Emsien.

Empreinte 396; 65 ×

Figure 5. Tendance à la formation d'une lamelle dentaire droite, et le remplissage de la partie latérale droite de la cavité umbonale dans *Mucrospirifer bouchardi* (Murchison). Section transversale.
Villayandre, Calcaire de Portilla, Frasnien moyen.

Empreinte 3; 65 ×

Figure 6. Médiotest dans la lamelle dentaire droite de *Fimbrispirifer* spec. Section transversale.
Caldaz, Calcaire de La Vid, Siegenien.

Empreinte 392; 65 ×

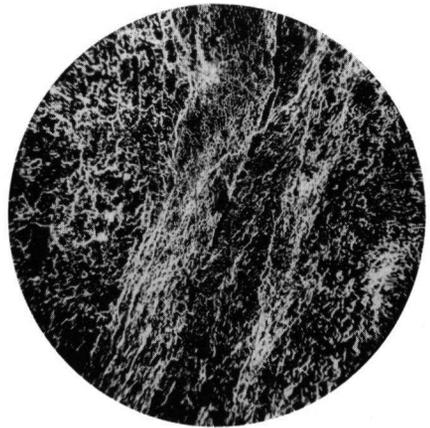
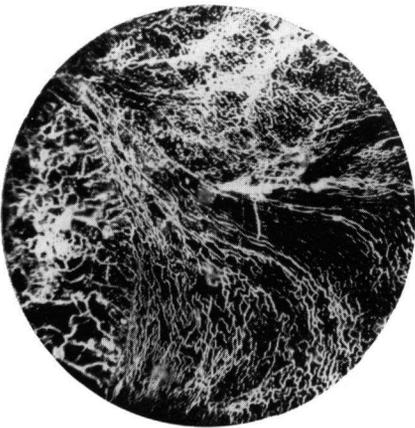
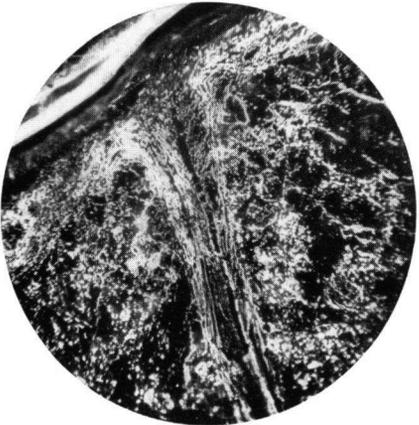
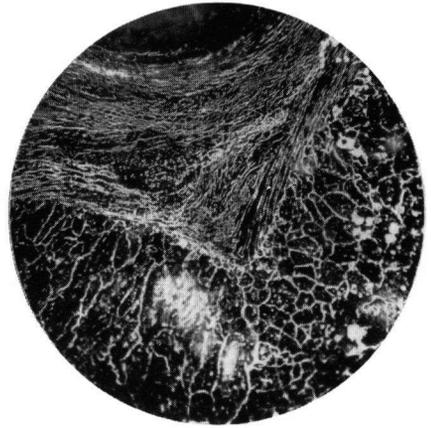
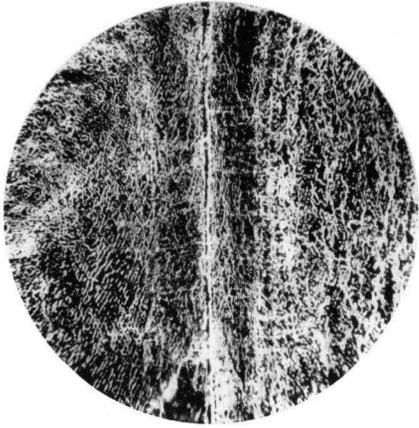


PLANCHE X

Figure 1. Médiotest dans la lamelle dentaire gauche de *Hysterolites hystericus* Schlotheim. Section transversale. Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 397; 100 ×

Figure 2. Médiotest de la lamelle dentaire droite de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison). Section transversale. Villayandre, Calcaire de Cremenes, Frasnien.

Empreinte 358; 65 ×

Figure 3. Couche médiane vague dans la lamelle dentaire gauche de *Spinella subspeciosa* (de Verneuil). Section transversale. Ferrones, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 64; 50 ×

Figure 4. Couche médiane de la lamelle dentaire gauche de *Paraspirifer cultrijugatus* (Roemer). Section transversale. St. Lucia, Calcaire de St. Lucia, Couvinien inférieur.

Empreinte 349; 65 ×

Figure 5. Couche médiane droite avec une partie du myotest de *Paraspirifer cultrijugatus* (Roemer). Section transversale. St. Lucia, Calcaire de St. Lucia, Couvinien inférieur.

Empreinte 353; 50 ×

Figure 6. Coussinet septal dans une section transversale de la valve ventrale de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois. La Vid, Calcaire de La Vid, Siegenien.

Empreinte 60; 50 ×

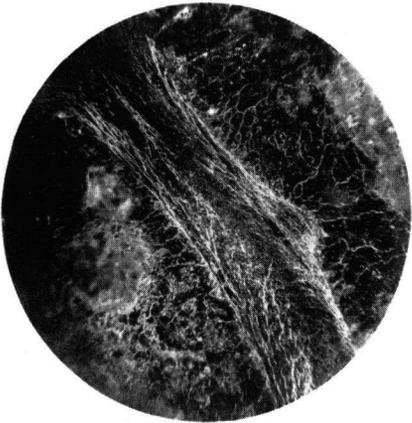
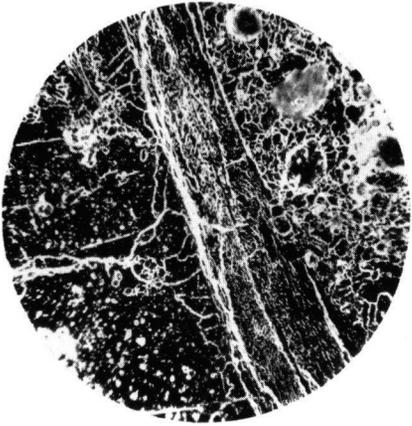


PLANCHE XI

Figure 1. Partie droite de la plaque delthyriale de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison), montrée dans une section transversale.

Villayandre, Calcaire de Cremenès, Frasnien.

Empreinte 357; 50 ×

Figure 2. Plaque delthyriale de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison). Même exemplaire que celui de la figure 1.

Empreinte 358; 20 ×

Figure 3. Arc basal de la plaque delthyriale de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison). Même exemplaire que celui des figures 1 et 2.

Empreinte 359; 65 ×

Figure 4. Remplissage de la cavité glénoïde gauche de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois. Section transversale.

La Vid, Calcaire de La Vid, Siegenien.

Empreinte 310; 50 ×

Figure 5. Toit de la cavité glénoïde droite de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois.

Même exemplaire que celui de la figure 4.

Empreinte 312; 26 ×.

Figure 6. Toit de la cavité glénoïde gauche de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois. Même exemplaire que celui des figures 4 et 5.

Empreinte 313; 26 ×

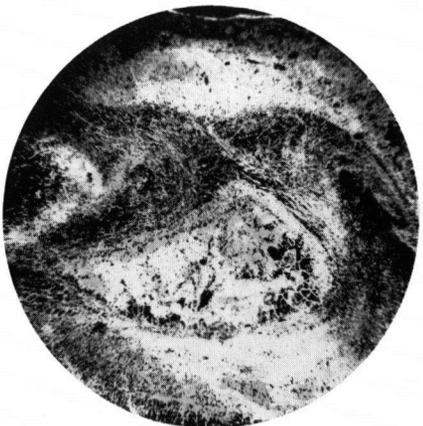
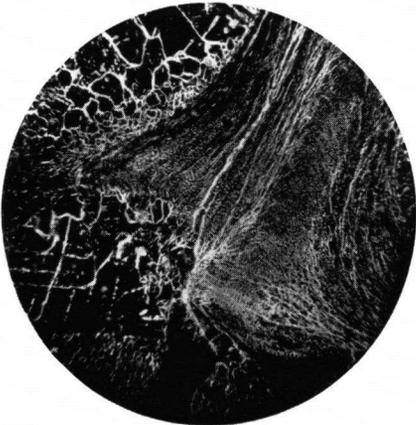


PLANCHE XII

Figure 1. Base crurale tout près de l'umbo de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section perpendiculaire à la longueur de la cavité glénoïde. En haut une partie de la cavité glénoïde. Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 213; 50 ×

Figure 2. Plaque crurale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section perpendiculaire à la longueur de la cavité glénoïde. (Même exemplaire).

On voit l'aréa dorsale, la cavité glénoïde et l'arête brachiophorienne.

Empreinte 215; 26 ×

Figure 3. Agrandissement de la figure 2, montrant les sécrétions secondaires au-dessous de la base crurale.

Brachyspirifer rousseaui (Rouault).

Empreinte 215; 50 ×

Figure 4. Base crurale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section perpendiculaire à la longueur de la cavité glénoïde. (Même exemplaire).

Empreinte 217; 26 ×

Figure 5. Formation due au pli glénoïdal (dirigé vers la droite) sous l'aréa dorsale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault).

Section perpendiculaire à la longueur de la cavité glénoïde. On voit en haut la surface de l'aréa dorsale.

(Même exemplaire).

Empreinte 235; 50 ×

Figure 6. Section longitudinale à travers le fond de la cavité glénoïde gauche de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault), montrant les prismes. Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 177; 130 ×

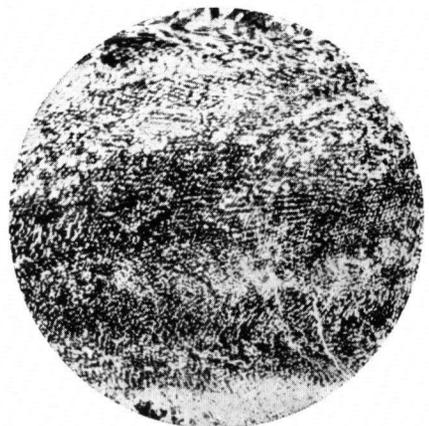
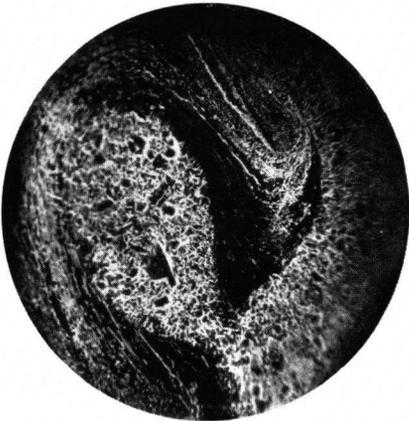


PLANCHE XIII

Figure 1. Intégration de la base crurale droite dans le système glénoïdal de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). Section transversale.

On voit à droite une partie du fond de la cavité glénoïde.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 177; 50 ×.

Figure 2. Intégration de la base crurale gauche dans le système glénoïdal dans une section parallèle à l'aréa dorsale de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault). En bas on voit la section du fond de la cavité glénoïde.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 269; 26 ×

Figure 3. Plaque crurale gauche de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois.

Section transversale.

A droite une partie du processus cardinal.

La Vid, Calcaire de La Vid, Siegenien.

Empreinte 311; 20 ×

Figure 4. Plaque crurale gauche de "*Spirifer*" *aff. subsulcatus* Barrois. Section transversale. A droite la cavité apicale centrale.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 151; 20 ×

Figure 5. Section transversale de la valve dorsale de *Spinella subspiciosa* (de Verneuil) montrant les plaques crurales.

Ferrones, Schistes et Calcaires de la Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 70; 20 ×

Figure 6. Agrandissement de la figure 5 montrant la plaque crurale gauche.

Spinella subspiciosa (de Verneuil).

Empreinte 70; 50 ×

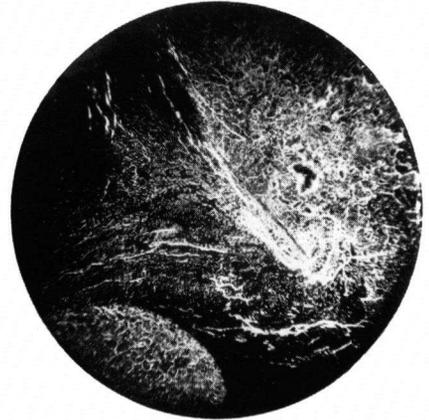
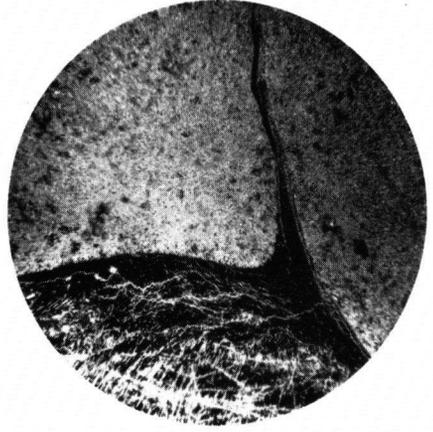


PLANCHE XIV

Figure 1. Base crurale gauche de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison) avec à son extrémité des formations secondaires. Section transversale. Villayandre, Calcaire de Cremenes, Frasnien.

Empreinte 364; 20 ×

Figure 2. Agrandissement de la figure 1. *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison).

Empreinte 364; 50 ×

Figure 3. Base crurale gauche, près de l'umbo dorsale d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim). Section perpendiculaire à la longueur de la cavité glénoïde. En haut la surface de l'aréa dorsale.

Colle, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 13; 65 ×

Figure 4. *Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim). Base crurale gauche dans une section plus avancée que celle de la figure 3. En haut l'arête brachiophorienne avec à gauche une partie de la cavité glénoïde.

Empreinte 20; 50 ×

Figure 5. Intégration de la base crurale au système glénoïdal dans une section plus avancée que celle de la figure 4.

Euryspirifer paradoxus (Schlotheim).

Même exemplaire que celui de la figure 4.

Empreinte 22; 65 ×

Figure 6. Intégration de la base crurale au système glénoïdal d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim).

Section plus avancée que celle de la figure 5. La base crurale est dirigée vers la gauche.

Empreinte 35; 100 ×

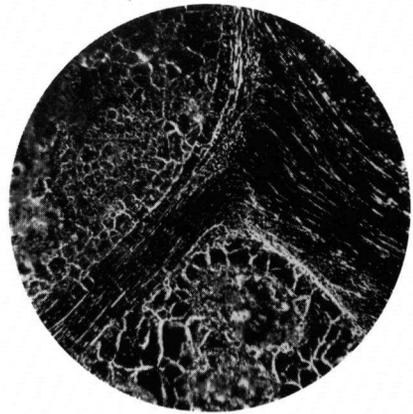
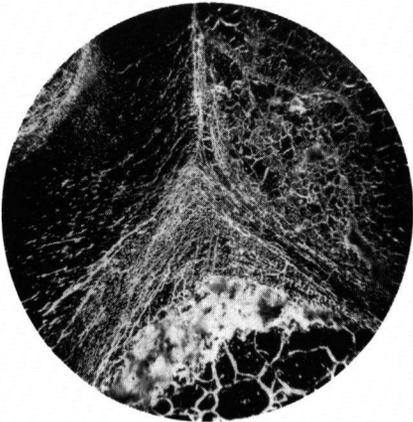
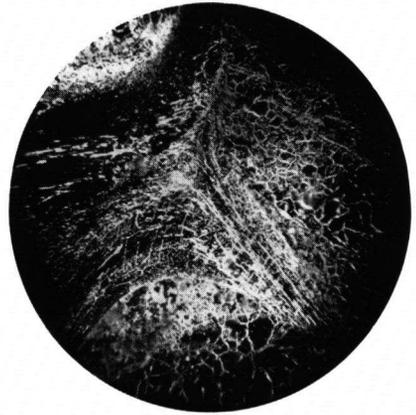
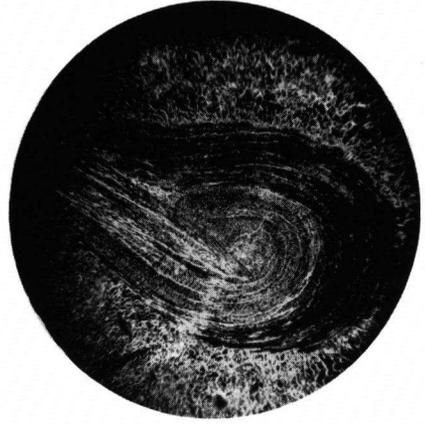
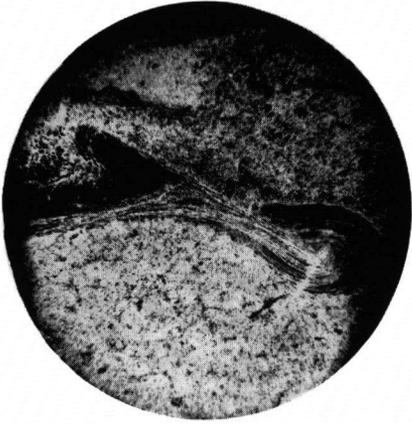


PLANCHE XV

Figure 1. *Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim). Sécrétion due au pli glénoïdal sous l'aréa dorsale.

Section perpendiculaire à la longueur de la cavité glénoïde plus avancée que celles des figures 3-6 de la planche XIV. En haut on voit la surface de l'aréa dorsale.

La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 40; 65 ×

Figure 2. Section à travers le spiralium de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) montrant l'extrémité pointue de sécrétion calcaire à l'extérieur d'un cercle.

Lebanza, Calcaire de Lebanza, Siegenien.

Empreinte 189; 130 ×

Figure 3. Processus cardinal et une partie du myophragme dans *Paraspirifer cultrijugatus* (Roemer).

On voit encore les deux bases crurales.

Section transversale.

St. Lucia, Calcaire de St. Lucia, Couvinien inférieur.

Empreinte 337; 20 ×

Figure 4. Section à travers le spiralium de *Brachyspirifer rousseaui* (Rouault) montrant l'extrémité éraillée de résorption à l'intérieur du même cercle que celui de la figure 2.

Empreinte 189; 130 ×

Figure 5. Processus cardinal de *Spinella sub-speciosa* (de Verneuil). Section transversale. Ferrones, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 68; 65 ×

Figure 6. Une partie du processus cardinal d'*Euryspirifer paradoxus* (Schlotheim). Section transversale.

La Vid, Schistes et Calcaires de La Vid, Emsien inférieur.

Empreinte 54; 65 ×

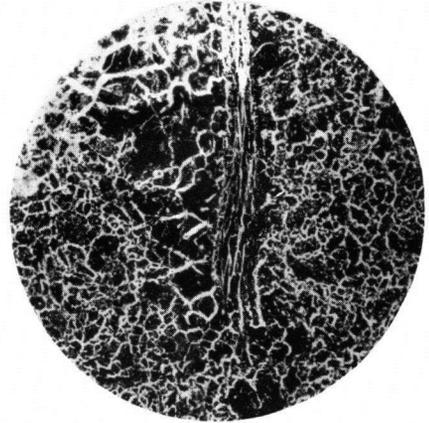
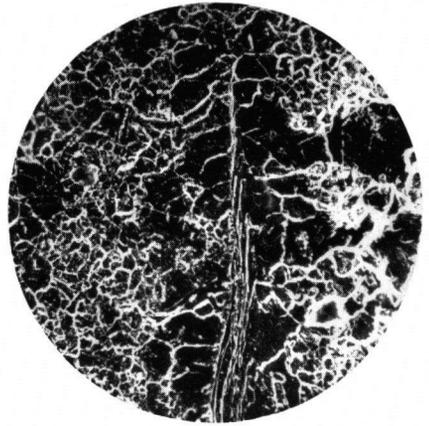
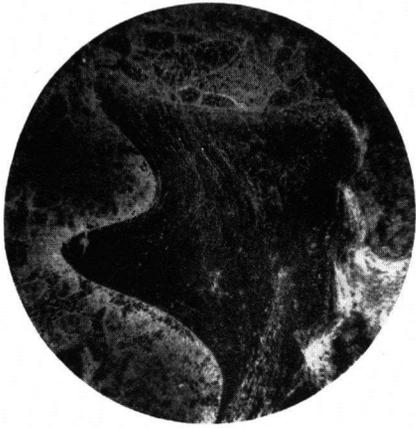


PLANCHE XVI

Figure 1. Processus cardinal de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison) avec le pont. On voit les deux bases crurales. Section transversale. Villayandre, Calcaire de Cremenes, Frasnien.

Empreinte 362a; 20 ×

Figure 2. Partie du processus cardinal de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison). Section transversale.

Même exemplaire.

Empreinte 362; 50 ×

Figure 3. Processus cardinal de *Cyrtospirifer verneuili* dans une section plus avancée que celle de la figure 2. On voit les deux bases crurales. Section transversale. (Même exemplaire).

Empreinte 363; 20 ×

Figure 4. Partie du processus cardinal de *Cyrtospirifer verneuili* (Murchison) dans une section plus avancée que celle de la figure 3. On voit les lignes de croissance dans les lamelles du processus. Même exemplaire.

Empreinte 370; 65 ×

Figure 5. Processus cardinal de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois. On voit les deux plaques crurales. Section transversale. La Vid, Calcaire de la Vid, Siegenien.

Empreinte 310; 26 ×

Figure 6. Quelques lamelles du processus cardinal de "*Spirifer*" *subsulcatus* Barrois. Section transversale.

Même exemplaire que celui de la figure 5.

Empreinte 311; 50 ×

