

# PALAEONTOLOGIA POLONICA

REDAKTOR

ROMAN KOZŁOWSKI

PROFESOR PALEONTOLOGII UNIwersYTETU WARSZAWSKIEGO

TOM III — 1948

LES GRAPTOLITHES ET QUELQUES  
NOUVEAUX GROUPES D'ANIMAUX  
DU TREMADOC DE LA POLOGNE  
(GRAPTOLITY I PARĘ NOWYCH GRUP ZWIERZĄT  
Z TREMADOKU POLSKI)

PAR  
ROMAN KOZŁOWSKI

(AVEC 66 FIGURES DANS LE TEXTE ET 42 PLANCHES)

WARSZAWA

1948

Dépôt: Institut Mianowski, Varsovie, Krakowskie Przedmieście 26/28

## PALAEONTOLOGIA POLONICA

Tome I. 1929 — Roman KOZŁOWSKI. Les Brachiopodes gothlandiens de la Podolie polonaise.  
XIII—245 pp., 1 carte, 95 fig. du texte, 12 planches

Tome II, No. 1 (le seul paru). — Maria WIŚNIEWSKA. Les Rhynchonellides du Jurassique sup.  
de Pologne. VIII—71 pp., 26 fig. du texte et 6 planches.

PALAEONTOLOGIA POLONICA — T. III, 1948

---

---

LES GRAPTOLITHES  
ET  
QUELQUES NOUVEAUX GROUPES  
D'ANIMAUX  
DU TREMADOC DE LA POLOGNE

(GRAPTOLITY I PARĘ NOWYCH GRUP ZWIERZĄT  
Z TREMADOKU POLSKI)

PAR

ROMAN KOZŁOWSKI



AVEC 66 FIGURES DANS LE TEXTE ET 42 PLANCHES



W A R S Z A W A

1948



## TABLE DES MATIÈRES

	Page
Préface . . . . .	IX
<b>I. Partie générale . . . . .</b>	<b>1</b>
Caractéristique géologique du Tremadoc de Wysoczki (par J. Samsonowicz) . . . . .	1
La faune de Wysoczki . . . . .	5
État de conservation . . . . .	9
Méthodes d'étude . . . . .	12
Morphologie des Graptolithes Dendroïdes . . . . .	17
Historique . . . . .	17
Développement ontogénétique et morphologie du rhabdosome dendroïde . . . . .	18
Développement ontogénétique et structure du rhabdosome du genre <i>Dendrograptus</i> . . . . .	19
Sicula . . . . .	19
Bourgeonnement . . . . .	22
Bifurcations . . . . .	27
Terminaisons des rameaux . . . . .	28
Développement ontogénétique et structure du rhabdosome d'autres Dendroïdea . . . . .	29
Morphologie des thèques . . . . .	32
Autothèques . . . . .	32
Bilhèques . . . . .	31
Stolothèques . . . . .	36
Structure du test des Graptolithes . . . . .	37
Historique . . . . .	37
Structure des parois thécales . . . . .	39
Stolons et dépôts intrathécaux . . . . .	43
Occlusion . . . . .	43
Régénération . . . . .	44
Disque basal et appendices rhizoïdaux . . . . .	44
Caractères de la substance graptolithique . . . . .	47
Comparaison des Dendroïdea avec les Graptoloïdea . . . . .	48
Aspect général et structure du rhabdosome . . . . .	48
Développement ontogénétique . . . . .	50
Comparaison des Graptolithes avec d'autres groupes d'animaux . . . . .	59
Cœlentérés . . . . .	60
Plérobranches . . . . .	65
Bryozoaires . . . . .	80
Organisation des Graptolithes . . . . .	84
Morphologie probable du corps des Graptolithes . . . . .	84
Multiplication des Graptolithes . . . . .	96
Synrhabdosomes . . . . .	102
Considérations phylogénétiques et taxonomiques . . . . .	104

	Page
II. Partie systématique . . . . .	110
Ordre Dendroidea NICHOLSON, emend. . . . .	110
Considérations taxonomiques . . . . .	110
Genre <i>Dendrograptus</i> HALL . . . . .	113
<i>Dendrograptus regularis</i> n. sp. . . . .	113
<i>Dendrograptus longithecalis</i> n. sp. . . . .	114
<i>Dendrograptus communis</i> n. sp. . . . .	115
<i>Dendrograptus cofeatus</i> n. sp. . . . .	120
Genre <i>Callograptus</i> HALL . . . . .	124
<i>Callograptus ? infrabithecalis</i> n. sp. . . . .	124
Genre <i>Dictyonema</i> HALL . . . . .	125
<i>Dictyonema longilingue</i> n. sp. . . . .	125
<i>Dictyonema wysoczkiatum</i> n. sp. . . . .	129
<i>Dictyonema wysoczkiatum macrothecale</i> n. var. . . . .	131
<i>Dictyonema rectithecale</i> n. sp. . . . .	131
Genre <i>Desmograptus</i> HOPKINSON . . . . .	132
<i>Desmograptus ? ruedemanni</i> n. sp. . . . .	132
Genre <i>Rhipidodendrum</i> n. gen. . . . .	133
<i>Rhipidodendrum samsonowiczi</i> n. sp. . . . .	133
Genre <i>Acanthograptus</i> SPENCER . . . . .	137
<i>Acanthograptus czarnockii</i> n. sp. . . . .	137
Ordre Tuboidea n. ordo . . . . .	140
Considérations morphologiques et taxonomiques . . . . .	140
Famille Idiotubidae n. fam. . . . .	144
Genre <i>Idiotubus</i> n. gen. . . . .	144
<i>Idiotubus typicalis</i> n. sp. . . . .	146
<i>Idiotubus rectus</i> n. sp. . . . .	147
<i>Idiotubus linguatus</i> n. sp. . . . .	148
<i>Idiotubus bilinguis</i> n. sp. . . . .	149
<i>Idiotubus tubilinguis</i> n. sp. . . . .	149
<i>Idiotubus hyperlinguatus</i> n. sp. . . . .	150
<i>Idiotubus crassus</i> n. sp. . . . .	150
<i>Idiotubus</i> sp. A . . . . .	152
<i>Idiotubus</i> sp. B . . . . .	152
<i>Idiotubus</i> sp. C . . . . .	152
<i>Idiotubus</i> sp. D . . . . .	153
<i>Idiotubus</i> sp. E . . . . .	153
Genre <i>Dendrotubus</i> n. gen. . . . .	153
<i>Dendrotubus wimani</i> n. sp. . . . .	154
Genre <i>Calycotubus</i> n. gen. . . . .	156
<i>Calycotubus infundibulatus</i> n. sp. . . . .	156
<i>Calycotubus ? tortuosus</i> n. sp. . . . .	158
Genre <i>Conitubus</i> n. gen. . . . .	159
<i>Conitubus siculooides</i> n. sp. . . . .	159
Famille Tubidendridae n. fam. . . . .	160
Genre <i>Tubidendrum</i> n. gen. . . . .	160
<i>Tubidendrum bulmani</i> n. sp. . . . .	160
Tuboidea ? incertae sedis . . . . .	168
Échantillon No. 171 . . . . .	168
Échantillon No. 172 . . . . .	169

	Page
Ordre Camaroidea n. ordo . . . . .	170
Considérations morphologiques et taxonomiques . . . . .	170
Genre <i>Bithecocamara</i> n. gen. . . . .	176
<i>Bithecocamara gladiator</i> n. sp. . . . .	176
<i>Bithecocamara vermicollis</i> n. sp. . . . .	178
<i>Bithecocamara platicellata</i> n. sp. . . . .	179
<i>Bithecocamara ? sinuaticellata</i> n. sp. . . . .	180
<i>Bithecocamara ? tubicellata</i> n. sp. . . . .	181
<i>Bithecocamara ? misera</i> n. sp. . . . .	186
Genre <i>Flexicollicamara</i> n. gen. . . . .	182
<i>Flexicollicamara bryozoaeformis</i> n. sp. . . . .	182
Genre <i>Cysticamara</i> n. gen. . . . .	183
<i>Cysticamara accollis</i> n. sp. . . . .	183
<i>Cysticamara ? bicollis</i> n. sp. . . . .	184
<i>Cysticamara ? embryoniformis</i> n. sp. . . . .	186
Genre <i>Graptocamara</i> n. gen. . . . .	187
<i>Graptocamara hyperlinguata</i> n. sp. . . . .	187
Genre <i>Tubicamara</i> n. gen. . . . .	188
<i>Tubicamara coriacea</i> n. sp. . . . .	188
Camaroidea incertae sedis . . . . .	189
Échantillon No. 211 . . . . .	189
Échantillons No. 213 et 214 . . . . .	190
Échantillon No. 212 . . . . .	190
Échantillon No. 209 . . . . .	190
Échantillon No. 210 . . . . .	191
Ordre Stolonoida n. ordo . . . . .	119
Considérations morphologiques et taxonomiques . . . . .	191
Genre <i>Stolonodendrum</i> n. gen. . . . .	194
<i>Stolonodendrum uniramsum</i> n. sp. . . . .	194
<i>Stolonodendrum parasiticum</i> n. sp. . . . .	195
Classe Pterobranchia RAY LANKESTER . . . . .	195
Famille Eocephalodiscidae n. fam. . . . .	195
Genre <i>Eocephalodiscus</i> n. gen. . . . .	195
<i>Eocephalodiscus polonicus</i> n. sp. . . . .	195
Animaux incertae sedis . . . . .	204
Groupe Graptovermida nov. . . . .	204
Considérations morphologiques et taxonomiques . . . . .	204
Genre <i>Graptovermis</i> n. gen. . . . .	206
<i>Graptovermis spiralis</i> n. sp. . . . .	206
<i>Graptovermis intestinalis</i> n. sp. . . . .	206
Groupe Graptoblasti nov. . . . .	206
Morphologie . . . . .	206
Nature des Graptoblastes . . . . .	208
Taxonomie . . . . .	209
Genre <i>Graptoblastus</i> n. gen. . . . .	210
<i>Graptoblastus planus</i> n. sp. . . . .	210
<i>Graptoblastus planus tenuicostatus</i> n. var. . . . .	211
<i>Graptoblastus planissimus</i> n. sp. . . . .	211
<i>Graptoblastus cristatus</i> n. sp. . . . .	212

	Page
<i>Graptoblastus rotundicostatus</i> n. sp. . . . .	212
<i>Graptoblastus tectiformis</i> n. sp. . . . .	212
<i>Graptoblastus convexus</i> n. sp. . . . .	213
<i>Graptoblastus longissimus</i> n. sp. . . . .	214
<i>Graptoblastus cinctus</i> n. sp. . . . .	214
<i>Graptoblastus exfoliatus</i> n. sp. . . . .	215
<i>Graptoblastus gigas</i> n. sp. . . . .	215
Genre <i>Graptoblastoides</i> n. gen. . . . .	216
<i>Graptoblastoides nowaki</i> n. sp. . . . .	216
<i>Graptoblastoides horwitzi</i> n. sp. . . . .	216
Groupe <i>Acanthastida</i> nov. . . . .	217
Morphologie de la colonie adulte . . . . .	217
Développement de la colonie (astogenèse) . . . . .	220
Structure intime du test . . . . .	223
Interprétation de la structure décrite . . . . .	224
Considérations taxonomiques . . . . .	225
Genre <i>Acanthastus</i> n. gen. . . . .	226
<i>Acanthastus luniewskii</i> n. sp. . . . .	226
<i>Acanthastus czyzewskii</i> n. sp. . . . .	227
<i>Acanthastus mazureki</i> n. sp. . . . .	227
<i>Acanthastus mizerjai</i> n. sp. . . . .	228
<i>Acanthastus kobyleckii</i> n. sp. . . . .	228
Ouvrages cités . . . . .	230
Index alphabétique . . . . .	233
I. Index des noms d'auteurs . . . . .	233
II. Index paléontologique . . . . .	234

## P R É F A C E

Le présent mémoire fut achevé en 1939 et était alors en train d'être imprimé. La profonde crise par laquelle l'humanité a passé depuis et la catastrophe qui a affligé la Pologne ont différé son apparition de près de dix ans. Il me semble donc utile d'esquisser brièvement son histoire.

En automne 1930 mon ami et collègue, le Professeur JAN SAMSONOWICZ m'invita d'explorer avec lui un affleurement du Tremadoc dans les Montagnes de Sainte Croix (Góry Świętokrzyskie) à Wysoczki, qu'il avait découvert il y a longtemps et qui contenait des Brachiopodes non encore étudiés. Nous avons fait ensemble une riche moisson de ces fossiles et au début de 1931 je me suis mis à leur préparation. Au cours de ce travail j'ai aperçu que les roches calcédoniques qui forment à Wysoczki des intercalations au milieu des schistes et grès et qui sont en général translucides contenaient parfois de menus débris de Graptolithes conservés à l'état plastique. Je me suis efforcé de les mettre en lumière, d'abord en confectionnant des plaques minces de cette roche et des coupes en série et, dans la suite, en les traitant à l'acide fluorhydrique. Par ce dernier procédé, j'ai réussi à isoler quelques fragments de Dendrograptidés d'un parfait état de conservation. Mais les échantillons de roche calcédonique dont je disposais alors étaient peu nombreux et leur contenu en Graptolithes — à peu près insignifiant. J'ai donc décidé d'explorer à nouveau le gisement de Wysoczki, cette fois dans le but spécial de rechercher les Graptolithes. Je l'ai fait, en compagnie du Professeur SAMSONOWICZ, en été 1931. A cette occasion, nous nous sommes rendus compte que les débris de Graptolithes se rencontraient exclusivement dans la calcédoine. En second lieu il fut constaté que parmi les nombreux bancs de calcédoine deux seulement contenaient ces fossiles. Par conséquent, on a exploité une quantité assez considérable de calcédoine de ces deux bancs que l'on a trié sur place, choisissant les parties qui renfermaient des fragments visibles de fossiles chitineux. Ce matériel fut soigneusement trié au laboratoire et seuls les morceaux où fut constaté la présence sûre de Graptolithes furent soumis au traitement par l'acide fluorhydrique. Au cours de ce travail je me suis convaincu que la calcédoine contenait outre des Graptolithes une foule d'autres organismes chitineux, d'apparence souvent étrange, appartenant certainement à des organismes encore nouveaux pour la science. Quant aux Graptolithes, grâce à un laborieux travail, il a été possible de réunir un grand nombre de spécimens, qui étaient pour la plupart si malheureusement fragmentaires que pour bien élucider leur structure compliquée on a eu recours à un grand nombre de fragments se complétant mutuellement. Mais tout le matériel disponible étant mis à profit sans qu'il fut possible de résoudre nombreux problèmes qui surgissaient, j'ai décidé d'exploiter une quantité plus grande encore de calcédoine de Wysoczki. Ce que fut fait en été 1932. Après cela j'ai consacré tout le temps disponible entre 1932 et 1938 à la préparation et à l'étude du matériel réuni.

En automne de l'année 1937, lorsque la plus grande partie du travail fut terminée, j'ai pu me rendre en Suède, pays des travaux classiques sur les Graptolithes, en particulier ceux de WIMAN et de HOLM, pour examiner les riches collections de ces fossiles conservés au Riksmuseum de Stockholm et au Laboratoire de Paléontologie de l'Université d'Uppsala. A la section zoologique du Riksmuseum, j'ai pu étudier en outre d'abondantes collections de Ptérobranches.

Au début de 1938, j'ai publié une note préliminaire ayant pour but de signaler les principaux résultats de mes recherches. L'année 1938 fut employée à la rédaction définitive du texte et à l'achèvement des illustrations et au début de 1939 le mémoire fut déposé à l'imprimerie.

Quant la guerre éclata, la moitié à peu près du texte était déjà imprimée et les négatifs des planches envoyées en France, où on devait en faire les phototypies.

---

Le bombardement aérien de Varsovie, commencé dès le premier jour de la guerre, ayant mis en péril mon laboratoire, j'ai gardé mon mémoire, les originaux des illustrations, ainsi que la collection de holo- et paratypes dans la profonde cave de l'Observatoire Séismologique à l'Université. Mais au dernier moment par oubli les boîtes contenant toutes les sections microtomiques sont restées au laboratoire. Or, celui-ci fut totalement détruit par les bombes ennemies dans les derniers jours du siège de Varsovie. Quelques heures suffirent pour anéantir des trésors scientifiques — collections et bibliothèque — accumulés par des générations d'hommes de science!

Le terrain de l'Université étant occupé par les troupes de l'envahisseur, ce n'est qu'un mois après que j'ai pu m'introduire dans la cave de l'observatoire qui avait échappé à la destruction, le bâtiment ayant été entièrement brûlé. Mais, hélas, on comprendra mon désespoir quand j'eus constaté que la cave avait été saccagée par la soldatesque et que tous les documents scientifiques qu'on y avait déposés avaient disparu! Cependant, quelques mois après, quand la permission fut octroyée aux bibliothécaires de l'université pour mettre en ordre le bâtiment de la bibliothèque, qui avait échappé à l'incendie, on retrouva, jetés dans un coin, le manuscrit avec les illustrations ainsi que mes préparations disséminées. Quelques unes furent même retrouvées dans la neige de la cour par mon ami le Professeur W. ROSZKOWSKI, assassiné en 1944. Mais par miracle sur 290 préparations une seule faisait défaut et deux étaient brisées. Toutes ces préparations, qui étaient conservées dans la glycérine, ayant subi des températures allant jusqu'à  $-15^{\circ}$  C, résistèrent en général, mais la plupart furent pénétrées de bulles d'air.

Pendant les cinq années de l'occupation allemande nos universités étaient fermées et tout travail de recherches scientifiques me fut rigoureusement interdit par le chef allemand du Service Géologique de Pologne; il me fallait donc attendre jusqu'à la fin de la guerre pour éditer mon ouvrage si heureusement sauvé.

---

En août 1944 se déroulèrent les tragiques événements de l'insurrection de Varsovie et, après la capitulation de la capitale, sa destruction systématique par l'ennemi. Une seconde fois les matériaux de mon ouvrage, qui avaient été sauvés en 1939, faillirent être détruits. Mais, avant d'être expulsé de Varsovie, je réussis de les cacher dans un fourneau de chauffage central, où, malgré la destruction de la maison, ils échappèrent

une fois encore à l'anéantissement et j'ai pu les y retrouver sous les décombres au début de 1945, après la libération de la capitale en ruines. C'est alors que furent perdus les originaux des planches qui n'ont pu être conservés avec le manuscrit. Cependant grâce à la chance et la sollicitude de Mme MÉMIN Secrétaire Gérante de la Société Géologique de France, entre les mains de laquelle se trouvaient les négatifs de mes planches, cette perte a pu être réparée.

Ce n'est qu'en 1948 que les conditions générales se sont améliorées autant qu'il me fut possible de reprendre l'impression de cet ouvrage. Plusieurs années se sont écoulées depuis la rédaction du texte de ce mémoire, mais, malgré l'apparition depuis ce temps de quelques importantes publications de O. M. B. BULMAN sur les Graptolithes, je n'ai pas cru nécessaire d'y introduire de modifications. Les explications des planches qui furent détruites avec les originaux de planches ont du être reconstituées et certaines données, en particulier se référant aux distances entre les coupes microtomiques, y manquent parfois.

En 1947, à la suggestion amicale du Dr. BULMAN, j'ai publié une note, où j'ai exposé les principaux arguments qui m'ont conduit à considérer les Graptolithes comme étant de proches parents des Ptéroranches. (KOZŁOWSKI, ROMAN. Les affinités des Graptolithes. *Biological Reviews*, 22, Cambridge 1947). Ces arguments sont exposés avec plus de détail dans le présent mémoire.

Je me rends bien compte des lacunes et imperfections de mon travail. Malgré un grand effort et le temps considérable que j'y ai consacré, une foule de problèmes n'ont pu être que partiellement résolus et d'autres sont à peine posés. Il est à espérer que les futures exploitations de gisements calédoniques du Tremadoc de Pologne, en apportant des matériaux plus abondants de ceux dont je disposais, permettront d'éclaircir encore maints points restés obscurs pour moi.

---

Si ce travail, malgré toute sorte de difficultés, a pu être mené à bonne fin, je le dois en grande partie à plusieurs personnes et institutions.

C'est, tout d'abord, à mon ami le Professeur JAN SAMSONOWICZ qu'est due l'initiative. En outre, il m'a considérablement aidé dans l'exploration du gisement de Wysocki et a eu la bonté d'écrire le chapitre concernant les conditions géologiques.

Je dois rendre hommage à la mémoire du Professeur CARL WIMAN qui lors de ma visite à Uppsala en 1937, m'a fait le meilleur accueil à son bel Institut Paléontologique, en me permettant d'y étudier à mon aise les abondantes préparations de Graptolithes qui ont servi de base à ses études classiques de ce groupe d'animaux. Il m'a fait cadeau, en outre, de nombreux galets erratiques de calcaires ordoviciens à Graptolithes, provenant d'Öjle Myr (Ile de Gotland). Ces galets, dissous ensuite dans l'acide chlorhydrique, m'ont fourni une belle collection de Graptolithes ainsi que quelques autres organismes coloniaux à squelette chitineux non encore étudiés. Toute cette collection a été malheureusement détruite avec mon laboratoire.

En Suède, j'ai profité aussi de l'hospitalité exquise du Professeur ERIK A. STENSIÖ dans le Laboratoire de Paléozoologie du Riksmuseum. Là, j'ai pu examiner les collections de Graptolithes préparées pendant de longues années par G. HOLM et qui furent magistralement décrites par O. M. B. BULMAN. Le Professeur STENSIÖ m'a mis en outre en relation avec le Professeur BOCK, directeur de la section zoologique du Riksmuseum, qui m'a permis d'examiner les collections de Ptéroranches, et avec le Pro-

fesseur F. BORG d'Uppsala, spécialiste bien connu des Bryozoaires actuels, avec lequel j'ai eu quelques intéressants entretiens au sujet des relations possibles entre les Graptolithes et les Bryozoaires.

Si mon travail aide à approfondir la connaissance des Graptolithes, ce n'est pas seulement grâce à la chance que j'ai eu de rencontrer des matériaux particulièrement intéressants, mais aussi d'avoir pu m'appuyer sur les résultats de belles recherches de O. M. B. BULMAN et profiter des idées qui en découlent. Une intéressante correspondance avec le Docteur BULMAN me fut également d'un secours.

Je conserve une gratitude particulière à Mme MÉMIN, la Secrétaire Gérante de la Société Géologique de France, qui a conservé avec soin pendant la guerre les négatifs de mes planches, sans lesquels la publication de cet ouvrage n'aurait pas été possible.

Mme M. K. KRAIŃSKA, chef de travaux de zoologie à l'Université Libre de Pologne avant la guerre, s'est chargée de l'exécution des très nombreuses séries de coupes microtomiques de mes échantillons et l'a fait avec une grande habileté et précision. Je tiens à lui exprimer mes sincères remerciements.

A ma femme Mme MARIA KOZŁOWSKA je dois une aide continuelle à la rédaction du manuscrit, dans la correction des épreuves et la composition des indices alphabétiques.

Les moyens nécessaires pour exécuter les travaux d'exploitation de la calcédoine graptolithique à Wýsoczki et le travail au laboratoire ainsi que le voyage d'étude en Suède me furent fournis par le Fond de la Culture Nationale. J'en remercie son Directeur d'alors M. S. MICHALSKI.

Si l'édition du présent mémoire est possible c'est grâce à une subvention que m'a accordée M. le Président du Conseil des Ministres et à qui j'exprime ma profonde gratitude.

Je tiens à remercier aussi la Direction de l'Imprimerie W. L. Anczyc i Ska de Cracovie, où fut imprimé ce volume. Pendant l'occupation on y réussit à soustraire au contrôle ennemi la composition déjà faite de la moitié du texte ainsi que les épreuves de corrections qui autrement auraient été confisquées.

*Varsovie, Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Varsovie, 1948.*

# I. PARTIE GÉNÉRALE

## CARACTÉRISTIQUE GÉOLOGIQUE DU TREMADOC DE WYSOCZKI

(PAR JAN SAMSONOWICZ)

(avec 3 figures dans le texte)

**Situation et conditions stratigraphiques.** — Le village de Wysoczki est situé à 3,5 km au SE du bourg de Bogoria, près de la route à Klimontów, sur la feuille Staszów de la carte topographique de Pologne au 1 : 100.000 (21°18'33" de long. E de Greenwich et 50°35'19" de lat. N).

Comme le montre notre croquis de la fig. A, la région de Wysoczki est située à une altitude de 256 m au-dessus du n. de la m., s'abaissant jusqu'à 247 m vers le sud. Le manteau morainique qui recouvre les roches plus anciennes est faiblement érodé, de sorte que son soubassement n'affleure que rarement. On l'a mis à jour dans trois petites carrières (A, B et C du croquis de la fig. A).

Dans la carrière A, excavée jusqu'à 3,5 m, sous les éboulis d'érosion se présentent des grès à grain fin, se divisant en plaquettes de 3 à 8 cm d'épaisseur alternativement dures, quartziteuses, grises ou tendres, argileuses, jaunâtres. Leurs couches ont une direction N 75° W et plongent sous un angle de 65° au NNE.

Dans la carrière B (près du moulin à vent) affleurent des grès analogues, quartziteux ou argileux, gris et jaunâtres, disposés en couches minces. Ils renferment parfois des nodules argileux. Leur direction est N 65° W et le plongement au NNE. J'ai trouvé dans ce grès un petit spécimen de *Lingulella* sp.

Quoique les roches des carrières A et B n'ont fourni aucune faune qui permettrait d'établir leur âge, celui-ci ne laisse cependant aucun doute, car dans les mêmes roches affleurant en quelques endroits à l'est et à l'ouest de Wysoczki j'ai pu trouver une faune typique du Cambrien inf. (à *Holmia* ou à *Strenuella*).

A 250 m au N de la carrière B, dans trois puits marqués sur notre croquis 1, 2 et 3, à 3,5—4 m sous un dépôt morainique, on a pénétré dans des grès gris et jaunâtres, interstratifiés avec des schistes cendreaux, appartenant également au Cambrien inf.

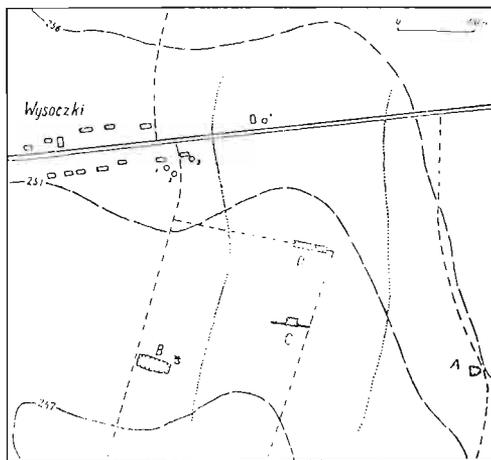


Fig. A.

Esquisse de la situation du Cambrien et de l'Ordovicien à Wysoczki. Cambrien: A et B — carrières, 1, 2 et 3 — puits. Ordovicien: C — carrière et tranchée, D — déblai de route, 4 — puit. Les lignes pointillées marquent les limites probables de l'Ordovicien. 256, 251 et 217 — courbes de niveau.

La carrière C fut établie en 1928 aux affleurements des grès glauconieux avec des intercalations stratifiées de nombreuses lentilles de calcédoine. La faune des Brachiopodes contenue dans ces roches m'a permis d'établir, déjà en 1920 (SAMSONOWICZ, J. Sur la stratigraphie du Cambrien et de l'Ordovicien dans la partie orientale des montagnes de la Ste. Croix, Pologne Centrale. — Bull. Serv. Géol. Pologne, 1, livr. 1, p. 64) leur âge Ordovicien inf. ou Trémadocien. Les couches en question sont à peine recouvertes de dépôts morainiques entremêlés de débris de roches sous-jacentes et, au N de la carrière, elles forment des affleurements naturels sur un espace de 50 m (point D du croquis). On a constaté en outre leur présence dans le puits 4 où elles se trouvent sous une moraine de fond de 2 m d'épaisseur. Dans la carrière elles ont une direction N 10°—15° W et un plongement de 25° à 30° ENE.

Ainsi par leur direction et leur inclinaison les couches de l'Ordovicien sont discordantes par rapport à celles du Cambrien. On sait d'autre part que dans le massif de Góry Świętokrzyskie (Montagnes de la Sainte Croix) il y a une lacune stratigraphique qui correspond au sommet du Cambrien. A cette époque a eu lieu un mouvement orogénique, celui des Sandomirides (SAMSONOWICZ, J. Explication de la feuille Opalów. — Serv. Géol. Pologne, p. 70, Varsovie 1934), suivi d'une abrasion, de sorte que les sédiments du Trémadoc, débutant par place sous forme de conglomérats de base typiques (par. ex. à Międzygórze, 21 km au NE de Wysoczki), reposent soit sur le Cambrien sup., soit sur le moyen ou même sur l'inférieur, comme cela a lieu à Wysoczki.

Un manteau quaternaire de quelques mètres d'épaisseur recouvre à Wysoczki le contact entre le Cambrien et le Trémadoc ainsi que les couches inférieures de ce dernier. Ce contact est bien visible à Zalesie, lieu situé à 18 km au NW de Wysoczki. Là, d'après J. CZARNOCKI (Bull. Serv. Géol. de Pologne, 4, livr. 3—4, p. 569 seq., Varsovie 1928) la série calcédonique, consistant en couches de calcédoine ayant jusqu'à 25 cm d'épaisseur et alternant avec des schistes quartziteux, atteint une épaisseur de 3 m. Elle repose sur une épaisseur de 4,80 m de schistes quartziteux, quartzites et schistes argilo-gréseux avec des intercalations de sables glauconieux meubles. Enfin la couche basale de l'Ordovicien, de quelques cm d'épaisseur, consiste en sable meuble avec des galets roulés de quartzites cambriens. Cette couche repose directement sur les schistes du Cambrien moyen ou sur l'horizon à *Protolenus*.

**Composition lithologique.** — Les roches du Trémadoc furent bien mises à jour dans la carrière C, ayant 10 sur 11 m d'extension et une profondeur de 2 m. En outre, pour étudier bien la succession de ces couches et recueillir leur faune, nous fûmes exécuter un fossé dans les directions Est et Ouest de la carrière, normalement à la direction des couches. Grâce à ce travail on a pu étudier la série trémadocienne couche par couche sur une extension de 37 m, ce qui correspond à une épaisseur réelle de 16 m (fig. B).

Dans cette série dominent les grès, la calcédoine ne jouant qu'un rôle accessoire. Les grès sont jaunâtres ou verdâtres, formant des couches de 4 à 10 cm, exceptionnellement jusqu'à 20 cm d'épaisseur. Ces couches ont parfois une assez grande extension, d'autres fois elles s'amincissent et disparaissent dans différentes directions. La roche est toujours à grain fin, à ciment argileux, tendre et par conséquent peu cohérente. Deux bancs visibles dans la paroi orientale de la carrière (au-dessous et au-dessus du niveau 35 de calcédoine) font exception, étant durs et compacts, grâce à ciment argilo-siliceux. Ces couches se distinguent aussi des autres par une épaisseur constante et des

surfaces planes. Les surfaces des autres couches sont par contre onduleuses, marquées parfois, surtout dans la partie inférieure de la coupe jusqu'à la couche 35 de calcédoine, des ripple-marks. Ceux-ci sont en général de faible calibre, de 2 à 3 cm d'espacement. Ils sont parfois déformés et apparemment effacés.

La glauconie constitue un élément constant de la roche, apparaissant en grains fins et uniformément distribués dans la masse. Elle est plus ou moins décomposée et sa couleur varie du verdâtre clair au jaune, communiquant à la roche une teinte correspondante.

La calcédoine forme dans le complexe de 16 m étudié 46 strates, dont l'épaisseur globale correspond à 2,80 m. De la sorte on peut estimer que la calcédoine correspond à 17,5% du sédiment et les grès à 82,5%. Elle apparaît en strates tantôt continues, tantôt discontinues ou en lentilles de dimensions variables, depuis quelques mètres de diamètre, jusqu'aux nodules de quelques centimètres, constituant toujours des strates régulières au milieu des grès. Leur épaisseur varie entre 3 et 7 cm, atteignant rarement 10 cm et exceptionnellement jusqu'à 15 cm, comme cela a lieu dans la couche supérieure (46 de la fig. B). La plus grande concentration des couches de calcédoine s'observe au milieu de la série, entre les niveaux 20 et 35, où, à cause de la résistance plus grande à l'érosion de cette roche, il s'est formé une petite crête topographique. A l'ouest de la carrière, c'est-à-dire vers la partie inférieure de la série, les couches de calcédoine sont assez nombreuses, tandis qu'à l'est, soit dans la partie supérieure, elles tendent à disparaître, formant un groupe de neuf, suivies après un certain intervalle par une seule couche isolée, ayant 15 cm d'épaisseur.

La calcédoine remplit et nivelle les irrégularités de la surface des couches sousjacentes de grès et les sillons entre les ripple-marks. Ses couches sont toujours fracturées normalement à la stratification et se divisent en parallélépipèdes irréguliers. Étant fraîche la calcédoine est translucide, de couleur bleuâtre, à cassure conchoïdale et éclat vitreux. A l'état décomposé, ce qui est le cas assez général, elle devient opaque, blanchâtre ou jaunâtre.

Au sein de la calcédoine s'observent toujours des grains de glauconie, quoique leur proportion y est moindre que dans les grès. Elle y est aussi plus ou moins décomposée. Près du contact avec les grès la calcédoine contient une certaine proportion de grains de sable, ceux-ci faisant défaut dans la partie médiane de la couche.

Dans la calcédoine se rencontrent d'assez nombreux Brachiopodes, à différents stades de leur développement ontogénétique. Ils appartiennent exclusivement aux Inarticulés. C'est dans le but de recueillir cette faune que j'ai fait en compagnie du Professeur KOZŁOWSKI une exploration de ces couches en automne de 1930. La découverte par le Professeur KOZŁOWSKI des débris de Graptolithes dans la couche 17 de calcédoine a fait nécessaire une exploitation plus systématique et étendue de la roche qui les contenait, ce qui fut accompli par nous en 1931 et 1932.

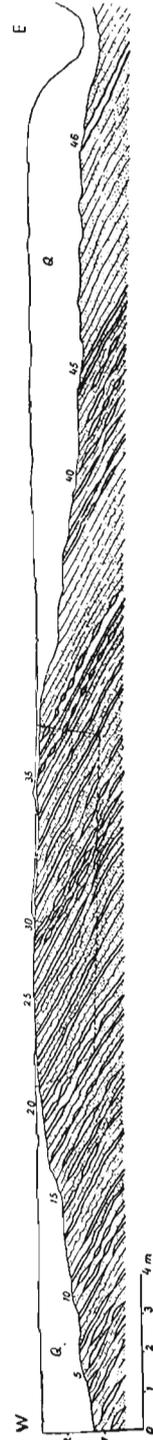


Fig. B. Coupe des couches du Tremadoc à Wysoczeki. Pointillé — grès, ligne épaisse — calcédoine, Q — quaternaire, ligne discontinue — contour de la carrière C.

En dehors de la couche 17 on a constaté la présence des restes de Graptolithes également dans les couches 18 et 24, mais ils y sont très rares<sup>1</sup>.

Seule la calcédoine la moins fracturée et la moins décomposée, ayant une teinte bleuâtre, renferme des spécimens de Graptolithes bien conservés. La plupart d'échantillons furent extraits de la couche 17 qui forme une lentille d'épaisseur variable de 2 à 12 cm, suivant les inégalités de la surface du grès sur laquelle elle repose (fig. C). De cette lentille on a sélectionné environ 0,1 m<sup>3</sup> de calcédoine, ce qui correspondait à environ 260 kg.

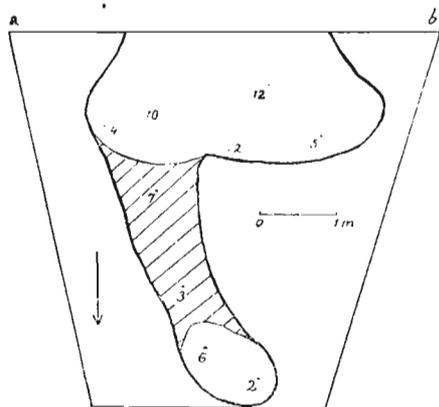


Fig. C.

Contour de la lentille de calcédoine à Graptolithes dans l'assise No. 17. a—b — affleurement. Les chiffres indiquent l'épaisseur de la lentille en centimètres, la flèche — direction du plongement, la surface obliquement rayée — calcédoine opaque.

**Age et origine de la calcédoine.** — Parmi les Brachiopodes de Wysoczki les plus fréquents sont *Thysanotos siluricus* (EICHWALD) et *Leptembolon lingulaeformis* MICKWITZ. La première de ces espèces se présente dans toute la série, depuis la couche 11 de calcédoine. Elle est beaucoup plus fréquente dans les grès que dans la calcédoine, sans jamais se présenter en masse. Quant à *Leptembolon lingulaeformis* c'est le fossile le plus commun à Wysoczki, se présentant avec la même fréquence dans les grès que dans la calcédoine.

Ces deux Brachiopodes furent signalés par MICKWITZ (MICKWITZ, A. Ueber die Brachiopodengattung *Obolus* EICHWALD. — Mém. Ac. St. Pétersbourg, 7-c sér., vol. IV, No. 2, 1896) dans les couches de Leppiko en Estonie, où ils caractérisent le «Glaukonitsand» ou le niveau B<sub>1α</sub> de Lamansky (LAMANSKY, V. Die ältesten silurischen Schichten Russlands. Mém. Com. Géol., N. S., Livr. 20, 1905), équivalent de calcaire à *Ceratopygge* de Suède.

En ce qui concerne la genèse de la calcédoine, toutes nos observations indiquent qu'il y doit s'agir d'un dépôt syngénétique avec les grès. Ce n'est qu'en admettant cette origine qu'on peut expliquer la distribution de la calcédoine en couches qui se moulent sur les inégalités de la surface sous-jacente, ainsi que l'état exceptionnel de conservation des Graptolithes et des Brachiopodes, même les plus fragiles, dans sa masse.

Pour expliquer les conditions de la formation de la calcédoine à Wysoczki on pourrait appliquer la théorie de W. A. TARR sur la genèse de certaines roches siliceuses (in TWENHOFEL, W. H. Treatise on sedimentation. 2-d ed., Baltimore 1932). Suivant cette théorie la silice apportée à la mer s'est déposée après sa concentration à l'état de gel, au fond du bassin, formant des nodules, amas lenticulaires ou couches, selon la quantité de silice et le degré de sa concentration. L'accumulation, la concentration et la précipitation de silice a pu se faire périodiquement, à des intervalles, donnant lieu à la formation d'une série d'horizons.

Le gel siliceux qui se déposait au fond du bassin aurait pu être transporté parfois

<sup>1</sup>) Le Professeur Kozłowski a trouvé ensuite des Graptolithes également dans la calcédoine du Tremadoc de Zalesie, où cette formation fut étudiée par J. CZARNOCKI. Mais ils y sont très clairsemés.

par des courants, englobant dans sa masse gluante les organismes benthoniques tels que les Brachiopodes et les Graptolithes.

Suivant TARR, la silice aurait été apportée à la mer épicontinentale à partir des continents aplanis, où les procès de la décomposition chimique jouaient un rôle prédominant, tandis que les procès de dénudation mécanique étaient très faibles. L'apport des sédiments ferrigènes détritiques ne pouvait être, suivant TARR, que très faible pour que les dépôts siliceux syngénétiques aient pu se former.

A Wysoczki on a cependant des couches alternantes de calcédoine très pure et des roches ferrigènes, comme les grès. Dans ce cas il faut admettre que le continent qui fournissait ces sédiments fut soumis alternativement tantôt aux actions de dénudation mécanique, tantôt aux procès chimiques.

### LA FAUNE DE WYSOCZKI

La faune de Wysoczki est composée essentiellement de représentants de trois classes d'animaux: les *Spongiaires*, les *Brachiopodes* et les *Graptolithes*. D'autres groupes n'y jouent qu'un rôle accessoire ou accidentel.

Les restes des *Spongiaires* se rencontrent exclusivement dans les couches calcédoniques et seulement à l'état de spicules isolés. Ils y sont accumulés par place en grande quantité. Mais tandis que dans certaines localités des Góry Świętokrzyskie ils arrivent à former, dans cet horizon, de vrais spongolithes, à Wysoczki leur rôle dans la formation de la roche siliceuse est en général plus modeste. Toutefois presque chaque morceau de calcédoine examiné contient des spicules. Ces spicules appartiennent à 3 groupes d'Éponges siliceuses: Hexactinellida, Lithistida et Monactinellida. Les plus fréquents sont les spicules des Monactinellida, en second lieu viennent ceux des Lithistida, tandis que les spicules des Hexactinellida sont assez rares. Dans chaque groupe le nombre de types de spicules est très limité.

Les *Brachiopodes* sont représentés exclusivement par les Inarticulés, à test composé surtout de phosphate de chaux. Aucune trace de Brachiopodes Articulés n'a été rencontrée ni dans la calcédoine ni dans les grès ou schistes. Les Brachiopodes sont les fossiles les plus fréquents à Wysoczki et se présentent dans les couches calcédoniques aussi bien que dans les gréseuses. La calcédoine renferme souvent, en outre des échantillons adultes, en abondance des spécimens jeunes à différents stades de développement, d'une conservation splendide. Dans les couches gréseuses, par contre, les individus très petits font défaut.

La faune brachiopodique est monotone, renfermant une dizaine d'espèces environ. La plupart semblent être nouvelles. Deux seulement appartiennent en toute certitude à des formes déjà connues des autres contrées, ce sont *Leptembolon lingulaeformis* MICKWITZ et *Thysanotos siluricus* (EICHWALD). La première se rencontre avec la même fréquence dans la calcédoine que dans le grès, tandis que la seconde n'est fréquente que dans le grès.

Au moins aussi abondant que les deux espèces signalées est le genre *Conotreta*, représenté par une ou peut être par deux espèces. Il se rencontre aussi dans les deux roches, mais il est surtout abondant dans la calcédoine, où pullulent souvent les individus jeunes. En sa compagnie se présente souvent le genre *Siphonotreta*, dont il y a deux

espèces: une très rare, se distinguant de toutes les autres du genre par ses épines plusieurs fois et régulièrement ramifiées et une autre, plus petite, à épines simples. Cette dernière se rencontre en grande abondance, surtout dans la calcédoine.

Un *Obolus*, de petites dimensions, à coquille épaisse, est fréquent dans le grès. Enfin, dans la calcédoine, se rencontrent des échantillons appartenant peut être au genre *Pholidops* et, très rarement, des fragments d'un nouveau représentant des Discinacea.

Les *Graptolithes* et les autres organismes à test chîlineux n'ont été rencontrés que dans la calcédoine. Ils constituent le groupe le plus varié de la faune de Wysoczki. Nous y avons pu distinguer près d'une cinquantaine d'espèces dont 38 bien caractérisées et d'autres représentées par des échantillons trop fragmentaires pour être désignées par des noms spéciaux.

Toutes les espèces des *Graptolithes* distinguées sont nouvelles pour la science et sur 17 genres, entre lesquels elles ont été réparties, 12 sont nouveaux. Les genres qu'on connaissait déjà appartiennent tous à l'ordre des Dendroidea, ce sont: *Dendrograptus*, *Callograptus*, *Dictyonema*, *Desmograptus* et *Acanthograptus*. Ce sont des types archaïques et conservatifs, car, excepté *Desmograptus*, ils existaient déjà au Cambrien supérieur et continuaient à se développer à travers tout l'Ordovicien. Les plus fréquents et les plus différenciés dans notre faune sont les genres *Dendrograptus* et *Dictyonema*, comprenant chacun 4 espèces. Les autres genres ne sont représentés chacun que par une seule espèce.

Les genres des *Graptolithes* nouvellement établis, à l'exception d'un seul — *Rhipidodendrum*, appartenant aux Dendroidea — représentent des types morphologiques si différents des Dendroidea et à la fois si variés, que pour les classer il a fallu établir 3 ordres nouveaux: Tuboidea, Camaroidea et Stolonoidea.

Du premier de ces ordres on connaissait déjà un genre, *Cyclograptus*, qu'on plaçait dans l'ordre des Dendroidea. Ce genre, connu de l'Ordovicien supérieur de la Suède et du Silurien inférieur de l'Amérique du Nord, fait défaut dans la faune de Wysoczki.

L'ordre des Tuboidea y est représenté par 5 genres nouveaux suivants: *Idiotubus*, *Dentrotubus*, *Calycotubus*, *Conitubus* et *Tubidendrum*. Le plus différencié est le premier, dont j'ai pu distinguer 7 espèces suffisamment caractérisées et 5 représentées par des échantillons très fragmentaires. Le genre *Calycotubus* comprend 2 espèces et les autres genres une espèce chacun.

L'ordre des Camaroidea réunit des types très particuliers, d'aspect bryozoaeforme, dont il n'y a encore, à ma connaissance, aucune mention dans la littérature paléontologique. Cependant une forme non encore décrite, appartenant certainement à ce groupe, se présente dans la faune de «Vaginatumkalk» à Hälludden, à l'île d'Öland (Suède). Les Camaroidea de Wysoczki présentent une assez grande différenciation, permettant de distinguer 5 genres nouveaux suivants: *Bithecocamara*, *Cysticamara*, *Flexicollicamara*, *Graptocamara* et *Tubicamara*. Le premier d'entre eux est représenté par 6 espèces, le second par 3 et les autres par une seule espèce chacun.

Enfin les espèces attribuées à l'ordre des Stolonoidea, imparfaitement caractérisées, à cause de l'état fragmentaire des échantillons, sont au nombre de deux seulement, rangées dans un seul genre, *Stolonodendrum*.

Toutes les espèces ont dû être décrites comme nouvelles. Cela ne doit pas surprendre, car la faune graptolithique du Tremadoc est encore très insuffisamment connue. Jusqu'ici on y a trouvé, en outre de *Dictyonema flabelliforme*, que quelques espèces de

*Bryograptus* et de *Clonograptus*. Il est important de remarquer en outre, que tous les Graptolithes qu'on a décrits jusqu'ici du Tremadoc appartiennent aux formes à rhabdosome pourvu — à l'état jeune ou pendant toute la vie — d'un néma. Ce sont donc des formes qui devaient vivre dans une position suspendue, attachées selon toute probabilité à des objets (algues et autres organismes) flottant près de la surface de la mer. Par contre les rhabdosomes des Graptolithes de Wysoczki ont, au lieu d'un néma, de solides bases d'attache ou sont même encroûtantes. C'étaient donc sans doute des formes franchement benthoniques. Les Graptolithes pseudoplanktoniques, pourvus d'un néma, qui existaient sans aucun doute à l'époque du dépôt des couches de Wysoczki, n'arrivaient probablement pas dans ce bassin, car autrement on en trouverait des vestiges dans la calcédoine.

Les conditions dans lesquelles se déposaient dans la plupart des contrées les sédiments du Tremadoc ne devaient pas être favorables à la conservation des Graptolithes. Les schistes à *Dictyonema flabelliforme* constituent une exception. Mais ces schistes ne renferment, en tant que Graptolithes, que des formes pseudoplanktoniques. La seule faune graptolithique nettement benthonique trouvée jusqu'à présent paraît être celle de Wysoczki. Il n'est donc pas surprenant qu'elle comprend un si grand nombre d'éléments inconnus ailleurs. Cette intéressante faune ne nous est parvenue que grâce à la présence dans la série sédimentaire de Wysoczki de la calcédoine, sédiment chimique assez exceptionnel et éminemment favorable à la conservation des organismes chitineux.

Grâce à son caractère nettement benthonique, la faune graptolithique de Wysoczki présente plus de ressemblances avec certaines faunes graptolithiques de l'Ordovicien supérieur et du Silurien inférieur de la Suède, également benthoniques, qu'avec la seule faune graptolithique connue jusqu'ici du Tremadoc, celle à *Dictyonema flabelliforme*, d'origine, selon toute probabilité, planktonique.

La calcédoine de Wysoczki a fourni, en outre des Graptolithes, différents autres organismes à test chitineux. Parmi ceux-ci un des plus intéressants est sans doute celui que je décris sous le nom d'*Eocephalodiscus polonicus* et que j'attribue à la classe des Ptérobranches. C'est le premier représentant de cette classe trouvé à l'état fossile. Il ne devait pas être fréquent dans la faune de Wysoczki, puisque je n'en ai trouvé que deux exemplaires, quoique son épais test chitineux se prêtait à la fossilisation aussi bien que celui des Graptolithes.

Il faut signaler aussi la présence de curieux organismes coloniaux sessiles, à test chitineux hérissé d'épines, non mentionnés jusqu'ici dans la littérature paléontologique et auxquels j'ai appliqué le nom d'*Acanthastida*. Il y en a cinq espèces, représentées par de nombreux spécimens, à différents stades de développement astogénétique.

Un autre groupe d'organismes chitineux, également nouveaux, mais moins fréquents, est celui des *Graptovermida*. Ce devaient être des animaux vermiformes, vivant dans les mêmes conditions que les Serpules, mais qui sécrétaient des tubes chitineux, à structure voisine de celle qui caractérise le test des Graptolithes. Il y en a deux espèces, attribuées à un genre, *Graptovermis*.

Avec les Graptovermidés semblent être liés de très particuliers kystes chitineux, sessiles, que je décris ici sous le nom des *Graptoblasti*. Ils sont si différenciés qu'il a été possible d'en distinguer 14 espèces, dont 12 attribuées au genre *Graptoblastus* et 2 au genre *Graptoblastoides*.

A côté des coquilles de Brachiopodes se rencontrent assez fréquemment, surtout dans les couches calcédoniques, de minces tubes aplatis, plus ou moins droits, consistant

en phosphate de chaux, qui s'attachaient au support au moyen d'un disque basal circulaire. Ils semblent s'approcher au groupe des *Torellididae*. Leur étude sera faite ailleurs.

Dans les résidus qui restaient après la dissolution de la calcédoine ont été rencontrés aussi quelques très petits fragments de carapaces de *Trilobites*, non déterminables. Étant donnée leur extrême rareté, il faut admettre que ces Arthropodes ne pénétraient qu'exceptionnellement dans le bassin de Wysoczki.

Le même caractère exceptionnel devaient y avoir les animaux porteurs de pièces dentées, connus sous le nom de *Conodontes*, car il n'en a été trouvé que deux spécimens, extraits de la calcédoine.

Le résidu de la calcédoine a fourni en outre un grand nombre de petits corps chitineux, de différentes dimensions, sphéroïdaux et ellipsoïdaux, lisses ou couverts d'épines, entièrement fermés ou pourvus d'un orifice. On y a affaire probablement tantôt à des œufs, tantôt à des kystes ou à des tests de Protozoaires. Certains de ces corps apparaissent rassemblés en groupes, composés d'individus plus ou moins nombreux, réunis parfois par une sorte de syncytium chitineux. Ceux-ci correspondent certainement à des œufs. Parmi les corps oviformes les plus fréquents sont des vésicules sphéroïdales, lisses, sans aucun orifice, de 20 à 30  $\mu$  de diamètre. Il est bien probable que ce sont là des œufs des Graptolithes. Dans un cas j'ai rencontré des œufs de cette catégorie dans la thèque d'un Graptolithe (*Cysticamara accollis* n. sp., p.174), où ils étaient réunis aussi par une sorte de syncytium.

Les corpuscules garnis d'épines sont attribuables au groupe des kystes connus sous le nom des *Hystrichosphaeridae* WETZEL, dont la position taxonomique reste incertaine.

Je ne pense pas que ces différents corpuscules auraient pu faire partie du plankton. Leur enveloppe, fortement chitinisée, augmentait trop leur poids spécifique pour qu'ils auraient pu flotter. C'étaient plus probablement des organismes benthoniques.

On peut dire d'une façon générale que dans la faune de Wysoczki il n'y a pas d'organismes de caractère nettement planktonique ou pseudoplanktonique. Tous ceux qui nous sont parvenus à l'état fossile appartiennent au benthos. Parmi ceux-ci il n'y a que quelques uns seulement, notamment les *Trilobites* et les *Conodontes*, qui représentent le benthos vagile, tous les autres appartiennent au benthos sessile.

Ce qui frappe aussi dans la faune de Wysoczki c'est l'absence complète d'organismes à test composé de carbonate de chaux: je n'en ai trouvé aucune trace ni dans la calcédoine, ni dans les roches gréseuses. Cela indique que le milieu dans lequel vivait la faune de Wysoczki était très spécial, nettement défavorable aux organismes qui construisent leur squelette en carbonate de chaux. Seuls les organismes à test chitineux ou phosphaté pouvaient s'y bien développer.

Comme les Graptolithes de Wysoczki appartiennent tous à des espèces nouvelles, ils ne donnent aucune indication précise sur l'âge de la faune. Cela d'autant plus que les formes benthoniques des Graptolithes, à l'opposé des pseudoplanktoniques, semblent avoir été très conservatives. Les *Dendroidea* décrits par RUEDEMANN du Cambrien supérieur de l'Amérique du Nord et ceux qu'on connaît de différents étages de l'Ordovicien et du Silurien, ne semblent pas présenter des différences importantes ni dans la construction générale de leurs rhabdosome ni dans la morphologie de leurs théques. Les différents stades de spécialisation qu'ils présentent ont dû être réalisés déjà au Cambrien et ont persistés ensuite, dans la plupart des phylums, sans grandes modifications, jusqu'à leur extinction.

Dans ces conditions, pour établir l'âge de la faune de Wysoczki on est forcé de s'appuyer sur ses autres éléments constitutifs. Parmi ceux-ci seuls les Brachiopodes sont représentés par certaines espèces caractéristiques, connues dans d'autres faunes. Ce sont: *Thysanotos siluricus* (EICHWALD) et *Leptembolon lingulaeformis* MICKWITZ. La première de ces espèces, signalée dans les Góry Świętokrzyskie par SAMSONOWICZ (53) déjà en 1916, a permis à cet auteur de paralléliser les couches qui la renferment avec le grès glauconieux de l'Estonie. L'association, dans toute la série de Wysoczki, de cette espèce avec *Leptembolon lingulaeformis*, Brachiopode cantonné en Estonie également dans le grès glauconieux, renforce cette corrélation.

Cependant il est difficile d'établir avec précision quels niveaux de la série trémadocienne de l'Estonie sont représentés dans la succession des couches explorées à Wysoczki. L'absence dans ces couches de *Dictyonema flabelliforme* ne permet pas encore d'affirmer que les niveaux dans lesquels ce Graptolithe se présente en Estonie font défaut à Wysoczki, car cela pourrait bien tenir à l'absence à Wysoczki de faciès schisteux. Plus expressif me semble être un autre caractère négatif, notamment l'absence à Wysoczki, malgré les conditions de faciès favorables, d'*Obolus apollinis* et de quelques autres espèces de Brachiopodes, fréquents en Estonie dans l'horizon à *Dictyonema flabelliforme*. Si on considère en outre que l'association *Thysanotos* — *Leptembolon* est limitée dans le Tremadoc estonien à l'horizon des grès glauconieux, faisant défaut dans celui à *Dictyonema flabelliforme*, il ne sera pas très risqué d'affirmer que dans les couches étudiées de Wysoczki ce dernier niveau n'est pas représenté et qu'on y a affaire seulement au niveau suivant, c'est-à-dire à celui des grès glauconieux ou B<sub>1</sub>.

## ÉTAT DE CONSERVATION

Dans la série sédimentaire de Wysoczki, composée de grès glauconieux plus ou moins schisteux avec des intercalations de bancs calcédoniques, les Graptolithes se rencontrent exclusivement dans ces dernières couches. Aucun échantillon n'a été trouvé dans les roches gréseuses. Cela tient évidemment à la nature de la roche: seule la calcédoine était susceptible de conserver les délicats squelettes chitineux, dans les sédiments détritiques ceux-ci subirent une complète destruction.

Parmi les nombreux bancs de calcédoine étudiés deux seulement contenaient des restes de Graptolithes en une certaine quantité, dans la plupart des autres on n'en trouvait rien ou quelques vestiges seulement.

Dans les bancs à Graptolithes, la distribution de ces organismes est très inégale. On peut dire d'une façon générale que leur fréquence y dépend en premier lieu de la qualité de la calcédoine: plus pure est celle-ci, plus on a de chance d'y trouver des Graptolithes. Dans les parties où la calcédoine renferme beaucoup d'éléments détritiques minéraux, les Graptolithes sont rares et s'il y existent, ils y sont très mal conservés. Cela ne veut pas dire cependant qu'à tous les points où la calcédoine est pure il y a des Graptolithes, car même dans la roche la plus pure leur distribution est très capricieuse. Parfois on observe une certaine concentration de Graptolithes dans la partie inférieure du banc calcédonique, mais dans ce cas ils sont en général très mal conservés, parce que la calcédoine y renferme beaucoup plus de détritiques minéral et organique que dans la partie moyenne du banc.

L'observation au moyen d'une loupe binoculaire de minces fragments transparents de la calcédoine permet de se rendre bien compte de la nature et de la distribution des inclusions organiques et inorganiques dans sa masse. Même la calcédoine d'apparence pure, bien translucide en minces esquilles et bleuâtre en fragments épais, renferme en réalité de très abondantes inclusions de corps étrangers. Ceux-ci sont pour la plupart d'origine organique et consistent en premier lieu en fragments de Brachiopodes Inarticulés et spicules d'Éponges, en second, en fragments de Graptolithes et d'autres organismes à test chitineux.

Tous ces corps sont distribués dans la substance calcédonique pêle-mêle, sans aucun ordre apparent, ayant des orientations quelconques par rapport aux plans qui délimitent le banc. Ce n'est qu'aux limites supérieure et inférieure du banc qu'ils se disposent parallèlement à ces plans. L'absence dans la partie moyenne, la plus pure, du banc calcédonique de toute ségrégation et de toute orientation régulière des fragments organiques indique, à mon avis, que ces derniers ont pénétré dans la substance siliceuse ayant une consistance sirupeuse. Dans un milieu complètement liquide les fragments auraient subi une certaine ségrégation et surtout se seraient orientés, au moins dans leur plus grande partie, parallèlement aux plans de stratification.

Les Graptolithes qui se rencontrent dans la calcédoine consistent presque toujours en très petits fragments de rhabdosomes, seuls les rhabdosomes jeunes et ceux qui ne devaient atteindre jamais de grandes dimensions s'y présentent entiers. Le plus grand morceau de rhabdosome observé, appartenant à *Dictyonema wysoczkianum*, atteint 3 cm, mais la grandeur moyenne des restes graptolithiques n'est que de 2—3 mm. D'une manière générale on peut dire que les Graptolithes sont parvenus dans le milieu siliceux à l'état de menus fragments, seuls les plus petits rhabdosomes, comme le sont ceux de *Rhipidodendrum samsonowiczi*, y sont arrivés plus ou moins intacts. Cette fragmentation de grands échantillons était causée, selon toute probabilité, par l'agitation de l'eau et par l'apport des sédiments détritiques assez grossiers dans le milieu où vivaient les Graptolithes et où se déposait la calcédoine.

L'état de conservation du test chitineux des Graptolithes est assez variable. La plupart des échantillons gardent complètement leur forme primitive, sans avoir subi aucun aplatissement ni plissement. Les exemplaires déformés sont plutôt rares. Mais la substance chitineuse même se montre souvent plus ou moins décomposée. En comparant de nombreux échantillons, surtout ceux qui correspondent aux terminaisons des rameaux et sont plus ou moins transparents, même sans être soumis à une décoloration, on peut suivre pas à pas ce processus de décomposition. Les échantillons frais présentent une surface à peu près lisse, une structure fusellaire très nette, avec des sutures fusellaires bien marquées. En lumière transmise ils ont une teinte vive, d'un brun clair tirant plus ou moins au jaunâtre orangé. Le premier signe d'une décomposition consiste en général en un changement de couleur, qui devient d'un brunâtre terne, sans reflets jaunes. En même temps la surface devient très finement chagrinée. Aux forts grossissements on y peut observer alors un système très dense de craquelures vermiculées, qui font morceler le test, surtout sa couche corticale, en une mosaïque irrégulière. Ce processus va en s'accroissant aux stades plus avancés de décomposition et la couche corticale prend un aspect rugueux, consistant alors en très fines lamelles polygonales, noires, qui produisent en lumière réfléchie un étincellement de la surface. A ce stade la structure fusellaire est plus ou moins effacée. Les échantillons décomposés sont beaucoup

plus fragiles que les frais et dépourvus de toute élasticité. Parfois aussi leur chitine est très ramollie et se désagrège facilement quand on touche l'échantillon même avec la pointe d'un poil.

Comme on observe dans un même morceau de calcédoine des échantillons à différents stades de décomposition, il est tout-à-fait probable que ce phénomène eut lieu avant leur inclusion dans la substance siliceuse. Une fois dans ce milieu, la chitine n'a dû subir que des modifications surtout moléculaires, auxquelles il faut attribuer la perte de son élasticité primitive.

Le fait que dans les thèques de certains échantillons se sont conservés même des œufs, suspendus au milieu d'une substance chitineuse extrêmement subtile, indique que les échantillons devaient être enveloppés par le gel siliceux soit à l'état de vie, soit peu après la mort. Cependant aucun des échantillons étudiés, soit qu'ils étaient observés en sections minces de la calcédoine ou examinés après être extraits par l'acide fluorhydrique, ne garde de vestige du corps même de l'animal.

Si on compare l'état de conservation des Graptolithes dans la calcédoine d'un côté et dans les calcaires de l'autre, on peut constater d'assez grandes différences. D'une manière générale la première de ces roches constitue un milieu conservateur de la chitine beaucoup plus favorable que la seconde. La comparaison que j'ai eu l'occasion de faire de mes échantillons avec ceux extraits par HÖLM, WIMAN et moi même des calcaires ordoviciens de Suède, m'a permis de faire certaines observations intéressantes à ce sujet. Il est bien significatif par exemple que dans les matériaux si abondants réunis par HÖLM et WIMAN, malgré la quantité énorme d'échantillons et la présence de grands morceaux de rhabdosomes, les terminaisons intactes des rameaux des *Dendroidea* constituent de grandes raretés. Dans les matériaux de Wysoczki, par contre, malgré la fragmentation complète des rhabdosomes, on trouve assez souvent les extrémités des rameaux tout-à-fait intactes. Dans les matériaux suédois ni HÖLM ni WIMAN n'ont trouvé de siculas ou de premiers stades de développement du rhabdosome des *Dendroidea*. Dans la calcédoine de Wysoczki des échantillons de cette catégorie, sans être fréquents, on en a été rencontrés en assez grand nombre. Enfin l'état moyen de conservation est beaucoup meilleur dans la calcédoine que dans le calcaire. Dans le premier cas les rhabdosomes ne sont pour la plupart guère déformés, tandis que dans le second ils sont le plus souvent fortement crispés et contractés. En outre, le cortex des échantillons suédois est toujours plus ou moins carbonisé et leur surface tout-à-fait noire, brillante. D'autre part cependant, on n'y observe pas cet état de ramollissement de la chitine qui n'est pas rare dans les échantillons extraits de la calcédoine, et les échantillons suédois sont en moyenne moins fragiles que les polonais.

La calcédoine de Wysoczki renferme, en outre de Graptolithes, surtout des spicules d'Éponges siliceuses, des restes de Brachiopodes Inarticulés et des corps chitineux correspondants aux kystes, aux œufs et peut être aux Protozoaires. Tous ces fossiles, à moins qu'ils ne soient pas fragmentés, sont admirablement conservés. Les spicules gardent le plus souvent leur forme intacte, quoique la silice dont ils se composent a recristallisé. Les Brachiopodes sont souvent abondants, mais surtout les individus jeunes, souvent aux stades très précoces de leur développement ontogénétique. Les coquilles de *Siphonotreta* gardent souvent entières leur couverture de fines épines creuses, parfois curieusement ramifiées. Quant aux microscopiques corps chitineux, ils présentent aussi un aspect de fraîcheur complète, étant souvent d'un jaune très clair et bien transparents.

## MÉTHODES D'ÉTUDE

Comme la calcédoine de Wysoczki est très pauvre en restes de Graptolithes, il a fallu en faire une sélection très poussée pour choisir les échantillons qui se prêteraient à l'extraction de ces fossiles. Dans la carrière, le banc calcédonique où se rencontrent les Graptolithes a été exploité sur une extension d'une dizaine de mètres carrés. On a fait ensuite un triage de la roche, séparant tout ce qui était de la calcédoine pure. Chaque bloc était cassé en morceaux et ceux-ci mouillés dans l'eau et examinés au moyen d'une loupe à main. Seuls les morceaux renfermant quelques vestiges de Graptolithes étaient pris pour leur examen plus détaillé au laboratoire. De cette façon de plusieurs mètres cubes de la roche exploitée on a choisi près de 260 kilogrammes. Une fois au laboratoire, on a répété le même procédé, réduisant les morceaux choisis en fragments de plus en plus petits. Mais cette fois chaque morceau était examiné d'une façon très détaillée à l'aide d'une loupe binoculaire, en lumière réfléchie, après avoir enduit sa surface de glycérine. La calcédoine étant assez transparente, cet examen permettait de se rendre assez bien compte du contenu de chaque morceau. Ce triage a permis de séparer environ 18 kg de calcédoine contenant des restes de Graptolithes. C'est cette quantité de roche seulement qui fut soumise dans la suite au traitement par l'acide fluorhydrique.

Pour dissoudre les petits fragments isolés de calcédoine on employait de petits vases en paraffine. En dissolvant des morceaux plus grands ou une certaine quantité de petits morceaux à la fois, on ne peut plus employer ces vases, car ils ne résistent pas à la chaleur qui se dégage. Dans ce cas, on a employé des bouteilles en caoutchouc, dans lesquelles est vendu l'acide et dont la partie supérieure, coupée transversalement, servait de couvercle.

On a employé l'acide technique de 55% en le diluant en général de 20% d'eau. Pour dissoudre complètement 30 gr de calcédoine, il fallait employer environ 250 gr d'acide fluorhydrique dilué de 50 gr d'eau. L'attaque durait de 24 à 48 heures. La dissolution d'une quantité plus grande de calcédoine à la fois n'était pas possible pour différentes raisons. Tout d'abord les vases en caoutchouc n'auraient pas résisté au réchauffement de l'acide pendant la réaction. Ensuite, le résidu insoluble, assez abondant, contenait chaque fois relativement peu de fragments de Graptolithes de quelque valeur, perdus au milieu d'un abondant débris composé de particules informes de Graptolithes, de spicules d'Éponges et de coquilles de Brachiopodes. Le triage de ce résidu était fort pénible déjà en dissolvant 30 gr de calcédoine et l'aurait été beaucoup plus avec des portions plus grandes. Tout d'abord il fallait laver le résidu à n'y laisser aucune trace de HF. Pour cela on laissait passer par le vase, depuis son fond, un faible courant d'eau pendant 2 à 3 heures. Avant de commencer cette opération, il fallait extraire de l'acide ces morceaux de Graptolithes qui ayant des bulles de gaz dans leurs thèques flottaient à la surface. On le faisait à l'aide des cuillères en paraffine. Après le lavage complet du résidu, on faisait un premier triage, en extrayant du vase, à l'aide des pipettes de différent calibre, tous les échantillons de Graptolithes qui se laissaient distinguer à l'œil nu. Le reste était versé dans une cuvette et examiné à l'aide d'une loupe binoculaire, ce qui permettait de faire un triage parfait de plus petites particules. L'opération entière de lavage et de triage d'un résidu resté après la dissolution de 30 gr de calcédoine exigeait souvent de 4 à 5 heures.

En procédant de cette façon, j'ai dissous peu à peu environ 18 kg de calcédoine graptolithifère, en employant pour ce travail 143 kg de HF à 55%.

Un résultat assez inespéré de ces opérations fut la constatation que le résidu de dissolution contenait non seulement des restes de Graptolithes et d'autres organismes à test chitineux, mais également ceux de Brachiopodes Inarticulés et d'Éponges siliceuses. Les Brachiopodes, dont les coquilles sont composées principalement de phosphate de chaux, n'ont subi aucune attaque de l'acide et sont souvent d'une conservation telle, comme on en trouve dans aucune autre roche, même dans le cas de la plus parfaite silicification. Mais ce qui est surtout assez inattendu, c'est la résistance de spicules siliceux d'Éponges. Beaucoup de ces spicules conservent leur surface à peine corrodée. J'ai remarqué qu'ils résistaient d'autant mieux à l'action de l'acide, que celui-ci était plus fort. L'acide dilué les attaquait plus facilement. Mais la silice dont sont formés les spicules résiste toujours beaucoup mieux à l'action de l'acide que celle qui constitue la gangue. Cela est d'autant plus étrange, que leur silice a perdu son anisotropie primitive et affecte l'état cristallin, comme la gangue.

Les Graptolithes extraits de l'eau à l'aide d'une pipette étaient placés immédiatement dans la glycérine. Ayant essayé différentes méthodes de conservation, j'ai trouvé en effet, à l'exemple de WIMAN (67, p. 12), que le meilleur médium conservateur pour les Graptolithes est la glycérine. Dans les échantillons conservés à sec, comme ceux qu'avait préparés HOLM, toutes les parties minces et délicates, comme le sont les terminaisons des rameaux et surtout les parties internes de thèques et leurs stolons, subissent inévitablement des contractions et des déformations qui en rendent souvent indéchiffrable la structure en coupes microtomiques.

Les échantillons de Wysoczki se sont montrés moins résistants encore que ceux de Suède au dessèchement, peut être à cause du ramollissement plus grand de la chitine. Toutes les thèques terminales subissent fatalement, à l'évaporation de l'eau, un aplatissement complet.

La conservation à sec des échantillons, placés entre deux verres porte-objets, séparés par un carton perforé au centre, comme l'a fait HOLM, a cet inconvénient aussi qu'au moindre choc l'échantillon peut être abimé.

La conservation dans le baume de Canada, pratiquée par la plupart des auteurs, présente aussi plusieurs inconvénients. Le dessèchement de l'échantillon avant son inclusion dans le baume, conseillé par KRAFT (40, p. 214), était tout-à-fait impraticable dans le cas des Graptolithes de Wysoczki, qui subissaient aussitôt une contraction. Au lieu de pratiquer le dessèchement, il vaut beaucoup mieux de les soumettre à une deshydratation par l'alcool. Mais, en faisant passer l'échantillon de l'eau à l'alcool et de celui-ci au baume, on risque souvent de détériorer les parties les plus délicates. D'autre part, les préparations montées dans le baume de Canada ont l'inconvénient de laisser à l'observation seulement deux faces de l'échantillon. Pour éviter cet inconvénient WIMAN (66, p. 21) plaçait certains de ses échantillons dans de petits tubes à section carrée. Mais de tels tubes sont difficiles à confectionner et ne se prêtent qu'à la conservation des échantillons de forme régulière, rectilignes, comme le sont souvent les Graptoloidea, mais rarement les Dendroidea.

La conservation dans la glycérine présente de nombreux avantages. Tout d'abord le passage de l'échantillon de l'eau à la glycérine se fait sans risque. Une fois dans la glycérine, liquide dont la densité n'est pas très inférieure à celle de la chitine, l'échantillon peut y être manié sans grand risque à l'aide d'un poil monté dans un tube de

verre à extrémité étirée en pointe. On y peut le placer dans toutes les positions désirables et en examiner tous les côtés. Pour dessiner l'échantillon dans la glycérine, dans différentes positions instables, je le plaçais entre de menus fragments de verre, disposés convenablement au fond du vase, ce qui peut être fait sans grande difficulté au moyen du poil dont il a été question.

Mais en employant la glycérine comme liquide conservateur, il n'est pas aussi facile de confectionner des préparations durables, que dans le cas où on emploie le baume de Canada. WIMAX a conservé ses échantillons dans des éprouvettes de différent calibre, fermés par des bouchons. Cette méthode présente le grave inconvénient qu'il n'est pas possible d'examiner bien l'échantillon sans le faire sortir de l'éprouvette. Et en l'extrayant de celle-ci on risque toujours de l'abîmer. En outre, les bulles d'air qui s'y forment toujours sont facilement abîmer l'échantillon quand on manipule l'éprouvette.

Pour éviter tous ces inconvénients, je place l'échantillon dans une cellule en porcelaine recouverte de deux côtés par un verre porte-objet. La cellule est confectionnée d'une cuvette en porcelaine carrée, 3 cm × 3 cm ou plus grande si besoin en est, comme on en emploie pour broyer des couleurs. Le fond de la cuvette est usé jusqu'à sa perforation complète par un orifice circulaire, de diamètre variable, suivant les dimensions de l'échantillon. Sur ce fond on colle ensuite un verre porte-objet au moyen du baume de Canada. Pour enfermer un échantillon dans la cellule ainsi faite, on y verse de la glycérine, on y place l'échantillon et on ferme la cellule, en lutant un verre porte-objet à sa face supérieure. Pour éviter que des bulles d'air restent dans la glycérine, il faut en verser plus qu'il n'en peut rester dans la cellule, cet excédant étant éloigné automatiquement quand on presse le verre par dessus la cellule. La lutation de la cellule est faite au moyen d'un laque-émail. Ce lut est préférable aux différents vernis et mastics employés dans les préparations botaniques et zoologiques. Mais il faut prendre certaines précautions. Le laque-émail frais se mêle facilement à la glycérine. Pour l'éviter, on enduit les bords de la cellule, usés à l'émeri, du laque-émail, avant d'y avoir versé la glycérine et on le laisse s'épaissir un peu pendant environ un quart d'heure. C'est alors seulement qu'on remplit la cellule de la glycérine et qu'on procède à la fermeture. Dans ces conditions les deux liquides ne se mêlent plus.

Une préparation ainsi faite présente différents avantages sur celles montées dans le baume de Canada. L'échantillon placé dans notre cellule peut être examiné commodément non seulement par ses deux faces, mais également en d'autres positions, car, quoique lentement, il peut se mouvoir dans la glycérine et en inclinant convenablement la préparation on peut faire changer sa position. La transparence de la glycérine ne change guère avec le temps et le liquide n'agit pas sur la chitine. Les Graptolithes placés dans la glycérine par le professeur WIMAX, il y a déjà plus de 40 ans, n'ont rien changé, et si la glycérine dans certaines éprouvettes a pris une teinte brunâtre, cela n'est pas dû à une réaction de la glycérine sur la chitine, mais sur la marcasite, contenue en abondance dans certains échantillons.

En cas nécessaire, on peut faire sortir l'échantillon de sa cellule. Pour cela il suffit de chauffer le verre qui est luté avec le baume de Canada et d'ouvrir la cellule.

Pour étudier bien la structure du test des Graptolithes ainsi que certains caractères internes, il est nécessaire de procéder à la décoloration de la chitine. A cet effet ne se prêtent en général que les rhabdosomes jeunes ou les parties terminales des rhabdosomes, car ceux-ci seulement ont le test assez mince pour qu'on puisse le rendre transparent au moyen d'un blanchiment.

La méthode de décoloration que j'ai employée est celle préconisée par MAYER<sup>1</sup>. Le Graptolithe est placé dans l'acide chlorhydrique concentré et on y ajoute un peu de chlorate de potasse finement pulvérisé. Je me sers comme vase d'un petit flacon à bouchon en verre. Le chlore se dégage aussitôt et fait blanchir plus ou moins vite la chitine. Pour décolorer des échantillons qui ont gardé un certain degré de transparence, il suffit un temps qui varie d'un quart d'heure à une heure; les échantillons plus opaques exigent jusqu'à 24 heures et plus. Ceux qui ont un test très épais ne peuvent plus être rendus transparents. Les tissus chitineux ne semblent guère souffrir à l'opération de blanchiment.

Les échantillons de Wysoczki ne renferment que rarement, et seulement en très petites particules, du sulfure de fer. Il est facile du reste de les débarrasser de cette substance, en plaçant l'échantillon dans l'acide nitrique concentré, opération qui ne nuit pas à la chitine.

Pour bien élucider les relations entre les parties initiales des thèques dans un rhabdosome l'étude de la morphologie externe seule ne suffit pas, il est nécessaire de recourir à des coupes sérielles. Dans ce but les échantillons sont inclus dans la paraffine et coupés au microtome. WIMAN fut le premier d'avoir, en 1893 (62, p. 116) appliqué cette méthode aux Graptolithes. Elle lui a permis d'élucider la structure compliquée, non suspectée jusqu'alors, de plusieurs Dendroidea. Les Graptolithes de Wysoczki qui n'ont subi en général aucune déformation et dont la chitine n'est presque pas carbonisée, se prêtent très bien à l'exécution des coupes microtomiques. Si l'échantillon destiné à être coupé a un test mince, il est mieux de ne pas le soumettre à la décoloration, car cela diminuerait les contrastes de différentes parties. Les échantillons sont extraits de la glycérine, lavés dans l'eau et mis ensuite dans l'alcool à 95°.<sup>2</sup>

La pratique m'a montré que pour pouvoir bien suivre les changements de structure à travers les coupes successives, celles-ci doivent être exécutées à des intervalles pas plus grands que 10  $\mu$ . Pour l'analyse des détails histologiques ils ne doivent même pas dépasser 5  $\mu$ . Certains de mes échantillons ont été coupés d'une manière satisfaisante à des intervalles de 3  $\mu$ .

Chaque échantillon était coupé en commençant par son extrémité proximale, et toutes les coupes étaient disposées sur un verre porte-objet avec leur face inférieure tournée vers le haut. De cette façon, en examinant les coupes successives, on suit les changements de structure dans la direction de l'accroissement du rhabdosome. Les essais de conserver définitivement les coupes dans le baume de Canada ont montré que le baume fait très souvent dissocier les couches de la chitine et un pourcentage plus ou moins grand de coupes sont ainsi détériorées. Je me suis décidé par conséquent de laisser les prépara-

<sup>1</sup> MAYER P., *Mitth. Zool. Stat. Neapel.* p. 8, 1881.

<sup>2</sup> Mme M. K. KRAJČSKA, qui a eu la bonté d'exécuter les coupes microtomiques de mes Graptolithes, faisait passer l'échantillon, avant de le couper, à travers les liquides suivants:

1. Alcool absolu — 1/2 heure
2. Méthylbenzoate + celloïdine (1,5%) — 8—14 heures
3. Huile de cèdre — quelques heures
4. Paraffine liquide — 4—10 jours
5. Paraffine 42°—44° — 1/2 heure
6. Paraffine 52° — 1/2 heure
7. Paraffine 54° — 20 minutes.

L'emploi du méthylbenzoate avec la celloïdine avait pour but d'empêcher le décollement des couches chitineuses les unes des autres, qui sans cela se produit très fréquemment.

tions dans la paraffine. Pour protéger les coupes contre les avaries et la poussière, je couvre chaque préparation d'un verre porte-objet, et pour éviter le contact direct de deux verres, je place entre eux, de chaque côté, un morceau de carton mince. Il est à remarquer néanmoins que les préparations conservées dans la paraffine ne peuvent pas être examinées sous l'immersion et se prêtent moins bien à la photographie que celles incluses dans le baume.

Le grave problème des travaux paléontologiques consacrés aux fossiles ayant de très petites dimensions, et dont les images doivent être par conséquent grossies plus ou moins considérablement, est celui de la méthode d'illustration. Dans les travaux modernes il y a une tendance d'appliquer à l'illustration plus ou moins exclusivement la photographie. S'il y s'agit des objets sans relief, vus par transparence, la microphotographie donne en général des résultats satisfaisants, surtout si on applique les méthodes modernes, par exemple la lumière infra-rouge. Cependant, même dans ce cas, le pouvoir analytique de l'objectif photographique cède souvent à celui d'un œil exercé. En ce qui concerne la photographie en lumière réfléchie, les résultats qu'elle est susceptible de donner avec des objets ayant un fort relief et qui exigent des grossissements assez considérables, ne sont nullement satisfaisants. Les images qu'on obtient ne sont jamais au point à la fois dans toutes leurs parties, ce qui donne lieu toujours à certaines déformations des images; en outre, les reflets que produisent les fines rugosités de la surface et les différences de teinte nuisent souvent beaucoup à la netteté de l'image.

Après avoir fait différents essais photographiques, je me suis décidé à exécuter toutes mes illustrations au moyen des dessins. Quoique on a dit souvent qu'une image photographique est plus objective qu'un dessin, ce n'est certainement pas une règle générale et elle est inapplicable en particulier quand il s'agit de photographier en lumière réfléchie des objets très petits, noirs et ayant un fort relief, comme le sont nos Graptolithes. Dans ces conditions, un dessin peut certainement donner une image beaucoup plus objective que la photographie. Il est évident qu'il est à peu près impossible de représenter au moyen d'un dessin toutes les petites rugosités de la surface externe et, à ce point de vue, l'image qu'on obtient est toujours plus ou moins idéalisée. Mais cela n'alterne en rien les traits morphologiques.

J'ai exécuté tous les dessins qui accompagnent ce mémoire à l'aide de la chambre claire d'Abbe. Les contours et tous les détails morphologiques furent exécutés à l'aide de cet appareil et le dessin fut ombré ensuite directement, en observant l'échantillon sous une loupe binoculaire ou sous un microscope, suivant qu'il était dessiné en lumière réfléchie ou transmise.

Les coupes microtomiques ont été représentées avec leurs détails histologiques. La représentation, généralement pratiquée, sous forme de simples silhouettes noires ne peut jamais donner une image exacte des relations des thèques.

Tous les dessins furent exécutés à une échelle plus grande que celle à laquelle ils sont reproduits dans le mémoire. Les mensurations ont été exécutées à l'aide d'un oculaire micrométrique et les dimensions sont exprimées en microns, à moins qu'il ne soit autrement spécifié.

Les figures sur les planches représentant les coupes microtomiques portent chacune deux numéros, dont un correspond au numéro d'ordre de la figure sur la planche et l'autre, entre parenthèses, à celui de la coupe dans la série.

Les diagrammes thécaux dont nous illustrons la composition de certaines formes sont construits à l'exemple de ceux introduits par BULMAN.

Pour la meilleure compréhension de la composition thécale de différents Dendroidea nous avons accompagné souvent les figures de leurs rhabdosomes de «formules thécales».

## MORPHOLOGIE DES GRAPTOLITHES DENDROIDES

### Historique

Jusqu'à 1890 la morphologie des Graptolithes auxquels NICHOLSON a appliqué le nom de Dendroidea n'a mérité qu'un traitement superficiel. On s'est limité notamment à considérer la forme générale du rhabdosome, le mode de ramification et la façon d'attache au support. HOLM (36, 1890) fut le premier à décrire quelques détails de la structure thécale des branches sur des échantillons isolés du calcaire à l'aide de l'acide chlorhydrique. Il a observé notamment que les branches de *Dictyonema* comprennent en outre des thèques normales, pourvues de processus aperturaux, d'autres thèques, placées alternativement à droite et à gauche des premières et dépourvues de processus aperturaux. Il appliqua à ces dernières le nom de bithèques. HOLM s'est limité à donner une description générale de l'aspect externe de ces thèques, sans essayer d'analyser plus profondément leurs relations mutuelles.

Ce fut le grand mérite de WIMAN d'avoir le premier, dans une série de travaux publiés entre 1895 et 1902, élucidé les traits essentiels de la structure interne, fort compliquée, de différents représentants des Dendroidea. Il fut aussi le premier d'avoir appliqué à l'étude des Graptolithes — et des animaux fossiles en général — la méthode des coupes microtomiques des échantillons isolés de la roche et inclus dans la paraffine. WIMAN (66, p. 45) constata que dans la plupart des Dendroidea qu'il a étudié, il existe, en outre des thèques ressemblant à celles des Graptoloidea, appelées par lui «individus nourriciers» («Nahrungsindividuen»), et des bithèques, qu'il a qualifié, suivant en cela HOLM, de «gonanges», une troisième catégorie de thèques — les «thèques bourgeonnantes» («Knospungsindividuen»). C'est à l'intérieur de ces dernières que prennent origine toutes les trois catégories de thèques. Aux thèques bourgeonnantes ne correspond aucune ouverture à l'extérieur. Les bourgeons de ces trois catégories de thèques apparaissent à l'intérieur de thèques bourgeonnantes sous forme de trois tubes, très minces au commencement et s'élargissant progressivement vers le haut. La partie initiale de la thèque de l'individu nourricier occupe le centre, ayant d'un côté la partie initiale de la thèque du «gonange» et de l'autre celle de «l'individu bourgeonnant». Dans cette dernière apparaissent bientôt 3 bourgeons de la génération suivante et le développement se poursuit suivant le même processus dans toute la longueur des rameaux. Grâce au fait que les gonanges apparaissent d'une génération à l'autre alternativement à droite et à gauche de l'«individu nourricier», leurs ouvertures sont placées alternativement à droite et à gauche du rameau. En cas d'une bifurcation du rameau une petite modification a lieu: la thèque du gonange est remplacée par une seconde thèque de l'«individu bourgeonnant». On a ainsi deux individus bourgeonnants, bordant l'«individu nourricier» et produisant chacun à son tour les trois thèques normales qui se distribuent entre deux rameaux.

Ce mode si régulier et si spécial de l'accroissement de la colonie dendroïde, propre aux représentants les plus typiques des Dendroidea, mérite d'être désigné sous le nom de *régle de Wiman*.

Les résultats des recherches de WIMAN sur les Dendroidea, n'ont été que très insuffisamment mis en valeur par les travaux ultérieurs des graptolithologistes et n'ont presque pas pénétré dans les traités classiques de paléontologie.

Ce n'est que depuis 1925 que les recherches du savant suédois ont trouvé, dans ce domaine, un continuateur dans la personne de O. M. B. BULMAN qui, après avoir étudié quelques *Dictyonema* de la Grande Bretagne par la méthode des coupes sérielles, au moyen de l'appareil de Sollas, a entrepris la description de belles collections de Graptolithes préparées pendant de longues années par HOLM et restées à sa mort sans description. Les importantes recherches de BULMAN, dans la partie concernant les Dendroidea, ont pleinement confirmé les observations de WIMAN, en les précisant et en les élargissant sur certains points. BULMAN a donné en particulier une intéressante analyse des relations variables entre les bithèques et les «hydrothèques», ainsi que du mode de groupement variable des thèques lors de la bifurcation du rameau. Il a reconnu aussi (18, p. 26) que les «individus bourgeonnants» forment une chaîne continue et remplissent le rôle d'un cordon de cœnosarque ou d'un stolon. Cependant, comme on le verra plus bas, la relation exacte entre l'«individu bourgeonnant» et les deux autres catégories n'a pas été tout-à-fait correctement interprétée par cet auteur. La cause en est probablement dans le fait que les échantillons isolés par HOLM furent conservés par ce savant à l'état desséché, dans ces conditions les parties initiales des thèques, extrêmement fragiles, ont été détériorées et la structure observée dans les coupes microtomiques est rendue plus ou moins confuse. Quoiqu'il s'agit ici de détails structuraux en apparence insignifiants, ils ont une importance fondamentale pour l'interprétation correcte de la structure de la colonie dendroïde et celle des Graptolithes en général.

Disposant d'abondants échantillons de représentants les plus typiques des Dendroidea, comme le sont les genres *Dendrograptus* HALL et *Dictyonema* HALL, souvent admirablement conservés, j'ai pu en analyser la structure dans ses menus détails. Ayant d'autre part trouvé des échantillons qui représentent les principaux stades du développement ontogénétique de la colonie de *Dendrograptus*, j'ai pu suivre les étapes de l'apparition et du développement de différents caractères.

Pour comprendre bien la structure de la colonie dendroïde adulte, le mieux sera d'en commencer la description par l'analyse du développement ontogénétique.

### Développement ontogénétique et morphologie du rhabdosome dendroïde

Tandis que le développement ontogénétique des Graptoloidea a été étudié par plusieurs auteurs et dernièrement, grâce surtout aux recherches approfondies de BULMAN, nos connaissances dans ce domaine ont fait de grands progrès, l'étude de l'ontogenèse des colonies dendroïdes est encore très peu avancée. Seul le genre *Dictyonema* a été l'objet des études détaillées.

WIMAN fut le premier (67) d'avoir analysé le développement de la colonie dendroïde, au moyen des coupes microtomiques de la partie basilaire d'une colonie adulte de *Dictyonema cavernosum* WIMAN. Il est parvenu à élucider, dans ses grandes lignes, la manière de bourgeonnement des premières thèques à partir de la sicula. Il a reconnu l'existence dans cette dernière d'une thèque qu'il a nommé «individu bourgeonnant», à l'intérieur de laquelle prennent naissance les thèques de la première génération. Il a pu suivre le développement du rhabdosome jusqu'à sa première bifurcation.

RUEDEMANN (49) a décrit en 1904 le développement de la colonie de *D. flabelliforme*. Mais n'ayant à sa disposition que des échantillons aplatis, il n'a pas pu élucider les relations exactes entre les parties initiales de premières thèques bourgeonnant de la sicula.

Les recherches de WIMAN ont été élargies et approfondies par BULMAN, dans une série de travaux publiés entre 1925 et 1938. Les études ontogénétiques de cet auteur concernent le développement de *Dictyonema flabelliforme* (8, 10, 17). BULMAN a confirmé les observations de WIMAN quant au rôle de l'«individu bourgeonnant» et a précisé que ce dernier est produit par la sicula. Il a pu suivre toutes les phases du développement du rhabdosome de l'espèce mentionnée à partir de la sicula. Mais, faisant ses études sur des échantillons pyritisés, il n'a pas pu mettre en évidence la structure détaillée de la sicula, ni analyser d'une façon précise le processus du bourgeonnement des thèques à partir de l'«individu bourgeonnant».

### Développement ontogénétique et structure du rhabdosome du genre *Dendrograptus*

#### Sicula

La sicula des Dendroidea n'a pas été étudiée jusqu'ici d'une façon détaillée. Elle n'a été observée du reste que chez *Dictyonema flabelliforme*, où elle est conique, pourvue d'un néma, c'est-à-dire essentiellement de même aspect que la sicula des Graptoloidea. La structure de ses parois et le mode d'apparition du premier bourgeon restent inconnus.

J'ai pu étudier la sicula dans 2 espèces du genre *Dendrograptus*: *D. communis* et *D. cofeatus*. Un spécimen de la première de ces espèces est dépourvu encore de tout bourgeon, d'autres présentent différents stades de bourgeonnement.

La sicula (texte: fig. 1; pl. I, fig. 1—3) a la forme d'un doigt de gant, c'est-à-dire d'un tube s'élargissant doucement de l'extrémité proximale ou inférieure, où il est fermé, à la distale ou supérieure, où se trouve l'aperture.<sup>1</sup>

Elle se compose de deux parties nettement délimitées: l'inférieure ou la *prosicula* et la supérieure ou la *métasicula*, selon la terminologie introduite par KRAFT (40, p. 222—226). La *prosicula* est toujours la plus courte, atteignant en moyenne  $\frac{4}{10}$  de la longueur totale de la sicula. Elle est à peu près cylindrique, de section transversale sub-circulaire ou subelliptique. Sa longueur varie dans 7 spécimens de *D. communis* entre 440 et 535  $\mu$  et son diamètre moyen entre 170 et 220  $\mu$ . Chez *D. cofeatus* les 2 *prosiculas* mesurées ont respectivement: la 1<sup>e</sup> — long. 365  $\mu$ , larg. 145  $\mu$ ; la 2<sup>e</sup> — long. 499  $\mu$ , larg. 195  $\mu$ . L'extrémité inférieure de la *prosicula* est légèrement aplatie, portant la trace d'attache au support. Sa paroi est marquée d'une mince *ligne hélicoïdale* qui commence près de sa base, fait 7—8 tours et se termine à la limite de la *prosicula* avec la *métasicula*. Le trajet de cette ligne est marqué parfois à la surface externe de la paroi par une arête à peine distincte. L'enroulement de la spire se fait, dans une même espèce, soit dans la direction des aiguilles d'une montre, soit dans le sens inverse. Le

<sup>1</sup> La sicula est orientée habituellement par les graptolithologues avec l'aperture tournée vers le bas. C'est là probablement sa position physiologique chez les Graptoloidea, chez lesquels elle devait être suspendue au moyen du néma. Chez les Dendroidea, où elle était sessile, sa position à l'état de vie était inverse. C'est cette dernière position, c'est-à-dire celle avec l'aperture tournée vers le haut, qui correspond à l'orientation morphologique admise en zoologie. Nous l'adopterons dans nos illustrations et descriptions.

bord supérieur de la prosicula est droit. Sa surface externe est marquée d'une fine striation, à peine visible, parallèle à la ligne hélicoïdale.

La métasicula se développe dans la continuation directe de la prosicula, la limite entre l'une et l'autre n'étant presque pas perceptible à la surface externe. Par contre elle apparaît nettement sur les échantillons décolorés, examinés en lumière transmise, à cause de la teinte plus foncée de la prosicula et surtout à cause de la construction essentiellement différente de deux parties. La paroi de la métasicula est faite par la superposition de petits segments ayant chacun, si on le développerait sur un plan, la forme d'un menu fuseau aplati. A ces éléments fusiformes constitutifs de la paroi de la métasicula et de la paroi de toutes les thèques des Graptolites en général, comme on le verra dans la suite, j'appliquerai le nom de *fusellus*.

Les fusellus ont en moyenne une longueur un peu plus grande que la demi-circumférence et se disposent alternativement d'un côté et de l'autre de la métasicula, de façon que leurs extrémités, coupées en biseau, se recouvrent d'un fusellus au fusellus suivant, se soudant par des *sutures obliques*.

Les premiers fusellus de la métasicula sont disposés d'une façon désordonnée, c'est-à-dire que leurs sutures obliques sont distribuées sur toutes les faces de la métasicula. Mais au fur et à mesure de l'accroissement en hauteur de la métasicula, une tendance se manifeste à réaliser une disposition ordonnée: les sutures obliques se placent peu à peu approximativement dans un plan, d'un côté et de l'autre du tube métasiculaire. Leur ensemble arrive ainsi à former le long de deux faces opposées deux *sutures en zigzag* («Zickzacknaht» de RICHTER, 1871, 47, p. 233), qui définissent un plan de symétrie bilatérale de la métasicula. Dès ce moment les fusellus se disposent régulièrement à droite et à gauche de ce plan, la longueur de chacun étant égale à peu près à une demi-circumférence. De deux sutures en zigzag une est généralement plus régulière que l'autre, les pointes des fusellus y sont plus obtuses et se disposent plus régulièrement de deux côtés du plan de symétrie. Dans la suture opposée les pointes des fusellus sont en moyenne plus aiguës, elles empiètent les unes sur les autres sur des étendues assez variables et forment en somme une suture en zigzag peu régulière. A mesure de l'accroissement de la métasicula en hauteur les fusellus deviennent de plus en plus arqués vers le haut le long de la suture la plus régulière. Il en résulte que de ce côté le bord de l'aperture ou *péristome*, plus ou moins droit au début, décrit une convexité qui en s'accroissant de plus en plus forme enfin un processus linguiforme que j'appellerai la *languette*.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Les auteurs anglais appliquent le plus souvent à ce processus des Dendroidea la dénomination peu précise de «denticle». Voir aussi à ce sujet le chapitre suivant, p. 33.

Fig. 1.

Premiers stades du développement ontogénétique de *Dendrograptus communis* n. sp.  $\times 70$ .  $A_1 - A_3$  (No. 1) prosicula avec la partie inférieure de la métasicula vue par les faces ventrale, latérale et dorsale.  $B$  (No. 2) prosicula avec la partie inférieure de la métasicula, la paroi de la première percée de porus et son intérieur pourvu de stolothèque siculaire (appartenance spécifique incertaine).  $C_1 - C_3$  (No. 3) sicula à partie métasiculaire à peu près mûre, portant à la face ventrale la stolothèque siculaire et à la base une ébauche de disque basal, vue par les faces ventrale, latérale et dorsale.  $D_1 - D_2$  (No. 5) sicula dont la stolothèque siculaire a bourgeonné la première triade,

$D_1$  vue du côté externe,  $D_2$  vue par transparence et montrant le système stolonaire.

$d$  disque basal,  $ia_1$  partie basilaire de la première autothèque comprise à l'intérieur de la stolothèque siculaire,  $ib_1$  id. de la première bithèque,  $is_1$  id. de la première stolothèque,  $is_0$  partie de la stolothèque siculaire comprise à l'intérieur de la prosicula,  $ld$  lèvre dorsale de la métasicula,  $lh$  ligne hélicoïdale,  $lv$  lèvre ventrale,  $p$  porus,  $s_0$  partie externe de la stolothèque siculaire,  $sta_1$  stolon de l'autothèque,  $stb_1$  stolon de la bithèque,  $sts_1$  stolon de la stolothèque,  $sts_0$  stolon à l'intérieur de la stolothèque siculaire. La limite entre la prosicula et la métasicula est marquée par des traits horizontaux.

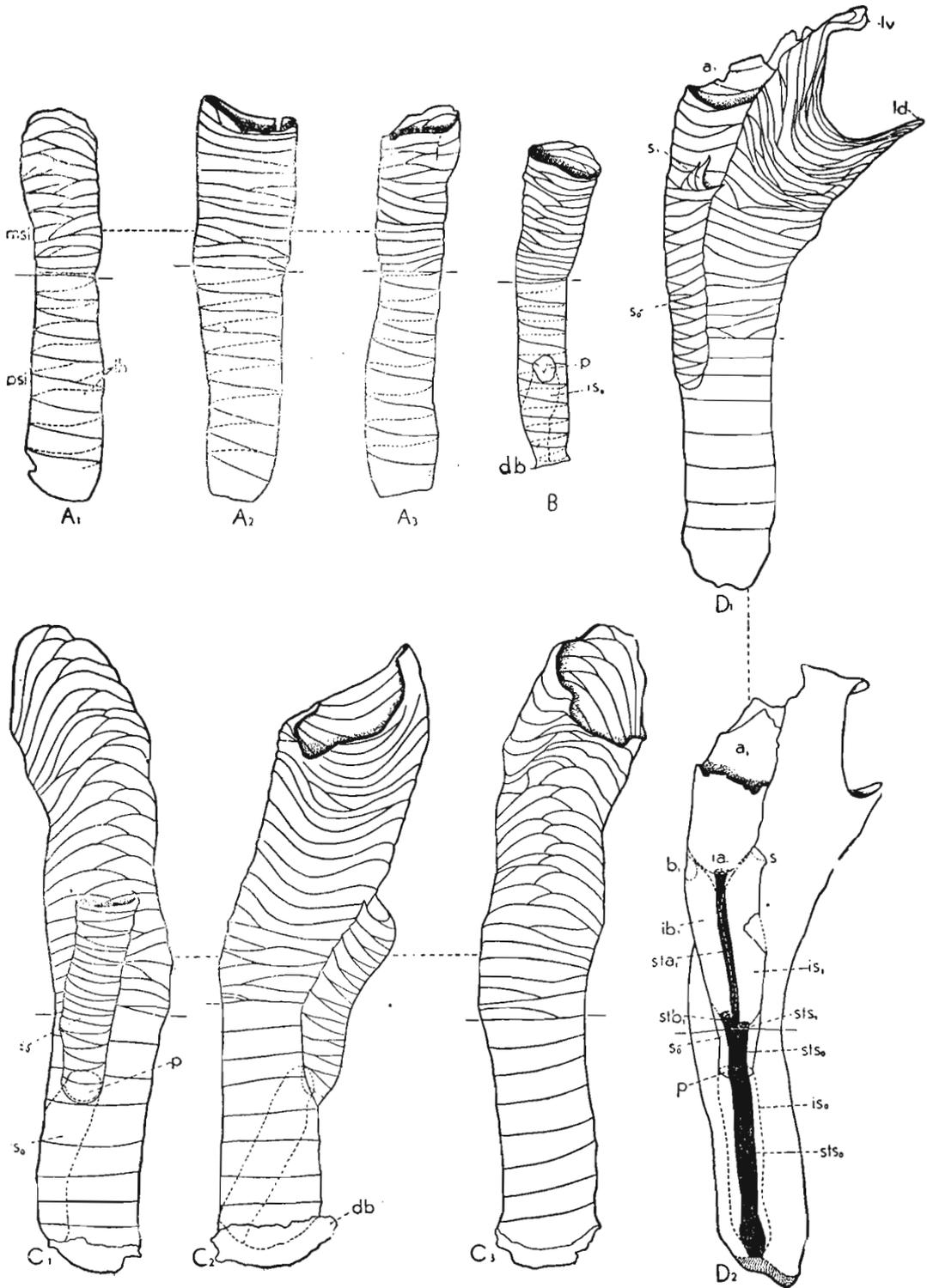


Fig. 1.

La face de la métasicula à laquelle se trouve cette languette est, comme on le verra dans la suite, la *ventrale* et la languette correspond à la *lèvre ventrale* du péristome. La *lèvre* opposée ou *dorsale* forme aussi une convexité, mais en général beaucoup moins accentuée. Si elle est bien individualisée elle peut être qualifiée de *languette dorsale*. Entre les deux s'étendent les *lèvres latérales*, plus ou moins concaves. Dans la métasicula adulte de *Dendrograptus communis* la languette ventrale a une forme subtrapézoïdale, à bord libre plus large que la base et à bords latéraux plus ou moins retroussés vers l'extérieur. De sa limite avec la prosicula jusqu'au péristome la métasicula s'élargit lentement. La longueur de la métasicula depuis sa base jusqu'à l'aperture est variable: dans 4 échantillons de *D. communis* elle oscille entre 430 et 590  $\mu$  et dans un échantillon elle atteint une longueur exceptionnelle de 1340  $\mu$ .

### Bourgeonnement

Avant que la métasicula ait formé son péristome définitif, un caractère nouveau apparaît: à la face ventrale de la prosicula au voisinage du plan de symétrie, indifféremment à droite ou à gauche, fait l'apparition un orifice arrondi, le *porus* (KRAFT 40, p. 228), perforant la paroi (texte: fig. 1, B; pl. I, fig. 2). Le diamètre du porus est d'environ 70  $\mu$ , ses bords sont légèrement déchiquetés. Le plus souvent il est placé approximativement à  $2/3$  de la hauteur de la prosicula à partir de sa base. L'examen d'une sicula à ce stade de développement en lumière transmise ou en coupes transversales fait voir que le porus correspond au débouché à l'extérieur d'une logette qui a pris naissance au fond même de la prosicula (texte: fig. 1, B,  $is_0$ ). Cette logette représente un petit secteur de la cavité de la prosicula qui s'est séparée de celle-ci au moyen d'une cloison extrêmement mince. La logette s'étend parfois verticalement, mais plus souvent plus ou moins obliquement entre le fond de la prosicula et le porus. Le mode si spécial de l'apparition de ce premier bourgeon à travers un orifice pratiqué dans la paroi de la sicula mérite le nom de *bourgeonnement perforant*.

Au stade suivant, sur la face ventrale de la sicula, à partir du porus, s'élève une thèque (texte: fig. 1, C,  $s_0$ ), sous forme d'un tube à section plus ou moins semicirculaire, qui rampe progressivement vers le haut le long de la paroi ventrale de la métasicula. Les fusellus dont est construite cette thèque correspondent chacun à la moitié d'un fusellus normal, une de ses extrémités étant effilée et l'autre tronquée. Sa cavité constitue le prolongement direct de celle de la logette interne dont il a été question plus haut. L'examen des coupes microtomiques transversales de la prosicula passant au niveau du porus (pl. III, fig. 14 et 15) fait voir que la paroi de la prosicula est coupée net, comme à l'emporte-pièce par le porus. Les parois minces, membraneuses et anhistes de la logette se rattachent directement, à travers le porus, aux parois fusellaires de la thèque. Pour des raisons qui sont données plus loin, j'appellerai cette dernière thèque la *stolothèque siculaire* en la désignant par  $s_0$ . Quand cette stolothèque s'est élevée jusqu'à la moitié environ de la hauteur de la métasicula, un changement important a lieu: tandis que sa partie médiane continue à s'accroître sans aucun changement apparent, latéralement, de chaque côté, commence à se former une nouvelle thèque, et ces deux thèques latérales s'accroissent en rampant le long de la thèque médiane (texte: fig. 1, D; pl. I, fig. 4). L'analyse de la relation entre ces thèques latérales et la thèque médiane, faite sur des préparations décolorées ainsi que sur des coupes transversales (texte: fig. 3, B et C), conduit à des conclusions suivantes. Chacune de petites thèques latérales commence par un dépôt de fusellus autour d'une petite encoche dans le bord apertural de la

stolothèque. Chaque encoche coupe net 2 à 3 fusellus de la stolothèque et doit résulter soit d'une légère résorption du bord de son ouverture soit d'un arrêt de ses fusellus à cet endroit. Ce processus doit marcher *pari passu* avec le dépôt de premiers fusellus, car sur aucun de nombreux échantillons observés ces encoches ne se présentent seules, étant toujours couvertes déjà par les parties basilaires de ces nouvelles thèques. Les fusellus de chaque thèque latérale forment un système propre, indépendant de celui de la thèque médiane. Par contre, les fusellus qui forment la paroi de cette dernière continuent sans aucune interruption le système fusellaire de la stolothèque.

Ainsi les trois thèques auxquelles donne origine la stolothèque siculaire bourgeonnent par l'ouverture de cette dernière. Au lieu d'un bourgeonnement perforant de la stolothèque siculaire même, on a donc ici un *bourgeonnement apertural*. Cependant ce bourgeonnement, par le fait d'avoir lieu à partir d'encoches spéciales dans le bord apertural de la stolothèque, se rapproche, dans une certaine mesure, du bourgeonnement perforant de la stolothèque siculaire.

Tels se présentent les premiers stades du développement du rhabdosome, si on étudie les échantillons du côté externe seulement. Mais si on analyse, sur les échantillons décolorés ou en coupes sérielles, les changements survenus à l'intérieur, on se persuade que le phénomène de bourgeonnement est en réalité plus complexe. Au stade de développement qui a été décrit (texte: fig. 1, D), à l'intérieur du segment intrasiculaire de la stolothèque a fait apparition un délicat tube, d'un diamètre d'environ 35  $\mu$ . Ce tube, qui prend origine au fond même du segment intrasiculaire de la stolothèque, correspond à un *stolon* ( $sts_0$ ) qui joue le rôle primordial dans la formation de la colonie, puisque c'est sur lui que bourgeonnent en réalité toutes les thèques, exceptées la sicula et la stolothèque siculaire. Ce stolon sort avec la stolothèque par le porus et s'élargit un peu à une petite distance au-dessus du porus, formant un *nœud*. Sur ce nœud bourgeonnent 3 stolons. Celui du milieu ( $sta_1$ ), placé dans le prolongement du stolon primitif, est long, atteignant en moyenne 300  $\mu$ , et s'étend à peu près jusqu'à ce niveau de la stolothèque où apparaissent les deux thèques latérales. Les deux autres ( $stb_1$  et  $sts_1$ ) sont tout-à-fait courts, formant des espèces de collerettes. Parfois cependant, par ex., chez *Dictyonema wysoczki* (texte: fig. 33, A), ils atteignent jusqu'à 55  $\mu$ . A la hauteur où vont apparaître les bourgeons des thèques latérales, ou un peu plus haut, le stolon médian s'élargit brusquement en entonnoir formant une thèque ( $ia_1$ ) dont les parois vont se souder aux parois de la stolothèque qui la contient. Sur chacune des ébauches de stolons latéraux bourgeonne un tube, de diamètre à peu près double de celui du stolon. Ces deux tubes ( $ib_1$  et  $is_1$ ) ainsi que le long stolon médian ( $sta_1$ ) sont inclus tout d'abord dans la partie extrasiculaire de la stolothèque. Les parois des tubes latéraux, très minces, ne sont bien individualisées que là, où elles limitent avec le stolon médian et l'un avec l'autre, tandis que latéralement elles se confondent avec la paroi de la stolothèque qui les contient. Chacun de ces tubes latéraux débouche à l'extérieur dans une de deux encoches latérales de l'ouverture de la stolothèque. C'est précisément au débouché de chacun de ces tubes et dans sa continuation directe que commence à se former une thèque latérale.

Par ce processus le stolon de la stolothèque siculaire a donné origine à 3 thèques de la première génération ou la *première triade*. La thèque médiane de cette triade ( $a_1$ ), pourvue d'un long stolon, est la plus grosse. Elle se développe dans le prolongement direct de la stolothèque  $s_0$  et le système de ses fusellus continue sans aucune interruption le système de cette dernière. Elle suit d'abord, sur une courte étendue, la paroi



trale vers la face ventrale de la métasicula et les deux thèques se soudent par ces faces sur une étendue plus ou moins grande.

Les deux thèques latérales de la triade sont à peu près d'un même aspect. Mais au stade suivant de développement du rhabdosome, une d'elles cesse de s'accroître, ne dépassant pas en général le niveau de l'aperture siculaire, tandis que l'autre continue à s'allonger encore, sur une certaine étendue, en augmentant lentement de diamètre. Avant d'arriver au niveau de l'aperture de  $a_1$ , cette dernière thèque subit la même évolution que la stolothèque siculaire  $s_0$ : de chaque côté de son péristome, dans une encoche de son bord, apparaît un bourgeon d'une petite thèque, tandis qu'au milieu se forme une grande thèque. Donc cette thèque correspond à la *stolothèque* de la première triade, ou  $s_1$ , tandis que la thèque placée de l'autre côté de  $a_1$  est la *bithèque* de la première triade ou  $b_1$ . Dans le stade suivant, au sommet de la stolothèque  $s_1$ , apparaît une nouvelle triade composée de  $b_2$ ,  $a_2$ ,  $s_2$ .

Cette deuxième triade a pris origine sur un stolon apparu dans la stolothèque  $s_1$ , à sa base, dans la continuation directe de son stolon, après qu'il ait subi une trifurcation identique à celle du stolon de  $s_0$ . On a ainsi la répétition du phénomène de bourgeonnement d'une triade au bout d'un segment du stolon.

Retournant à la première triade, il faut ajouter que de deux thèques latérales, tantôt c'est la gauche, tantôt la droite qui devient la stolothèque. Il ne semble avoir au début aucun déterminisme dans ce phénomène et pratiquement ces deux catégories de thèques ne peuvent pas être distinguées aux premiers stades de leur développement.

Le développement ultérieur du rhabdosome se fait essentiellement suivant le même rythme régulier, c'est à dire que le segment stolonal qui apparaît dans les stolothèques des triades successives produit chaque fois une nouvelle triade. Les places occupées par la bithèque et la stolothèque alternent régulièrement d'une triade à la suivante (pl. II). Grâce à cette alternance, le rameau constitué par les triades successives, tout en s'infléchissant légèrement d'un côté et de l'autre, s'accroît en moyenne en ligne droite. Les autothèques successives d'un rameau tournent leurs apertures vers la même face du rhabdosome et s'accolent les unes aux autres, de manière que la paroi dorsale d'une autothèque donnée est soudée à la paroi ventrale de l'autothèque précédente. Il y a donc une différence avec ce qui a lieu lors de la production de la première autothèque de la colonie qui est soudée à la paroi ventrale de la métasicula par sa paroi ventrale.

De trois thèques d'une triade normale la médiane ou l'autothèque est la plus grosse, son diamètre étant à peu près le double de celui des thèques latérales, c'est-à-dire de la bithèque et de la stolothèque qui ont à peu près le même diamètre. La longueur de l'autothèque dépasse aussi sensiblement celle de deux autres thèques, atteignant environ le double de la longueur de la stolothèque. La bithèque est en général la thèque la plus courte de la triade, sauf les cas où elle subit un accroissement secondaire, dont va être question plus loin. Grâce à la petite longueur de la bithèque, son aperture est placée le plus souvent au niveau de l'aperture de l'autothèque de la triade précédente ou plus bas encore.

L'alternance de la bithèque et de la stolothèque d'une triade à l'autre, ainsi que la position médiane de l'autothèque obéissent à un strict déterminisme. Dans de rares cas d'un développement anormal, où la bithèque et la stolothèque se forment sur le stolon d'un même côté du rameau dans deux triades successives, la bithèque de la seconde triade se montre comme «déséquilibrée», se développant d'une manière anormale. Dans un cas de *Dendrograptus communis* n. sp. (pl. VI, fig. 8), elle reste très courte; dans

un autre (texte: fig. 23, E), de la même espèce, tout en restant également très courte, elle porte une curieuse boursofflure, une sorte de vésicule à parois très minces, dont la cavité communique avec celle de la bithèque. Dans un échantillon de *Dendrograptus regularis* n. sp., espèce à bithèques droites et courtes, la partie distale de la bithèque apparue hors de sa place (pl. VII, fig. 8) s'est contournée par dessous de l'autothèque adjacente et s'est dirigée vers le côté opposé à celui de son origine, ce qui n'arrive jamais normalement dans cette espèce. Dans un autre échantillon de la même espèce (pl. VII, fig. 7) 3 bithèques présentent un tortillement tout-à-fait irrégulier, mais la structure des triades n'y est pas connue, de sorte que la cause de cette anomalie n'est pas établie.

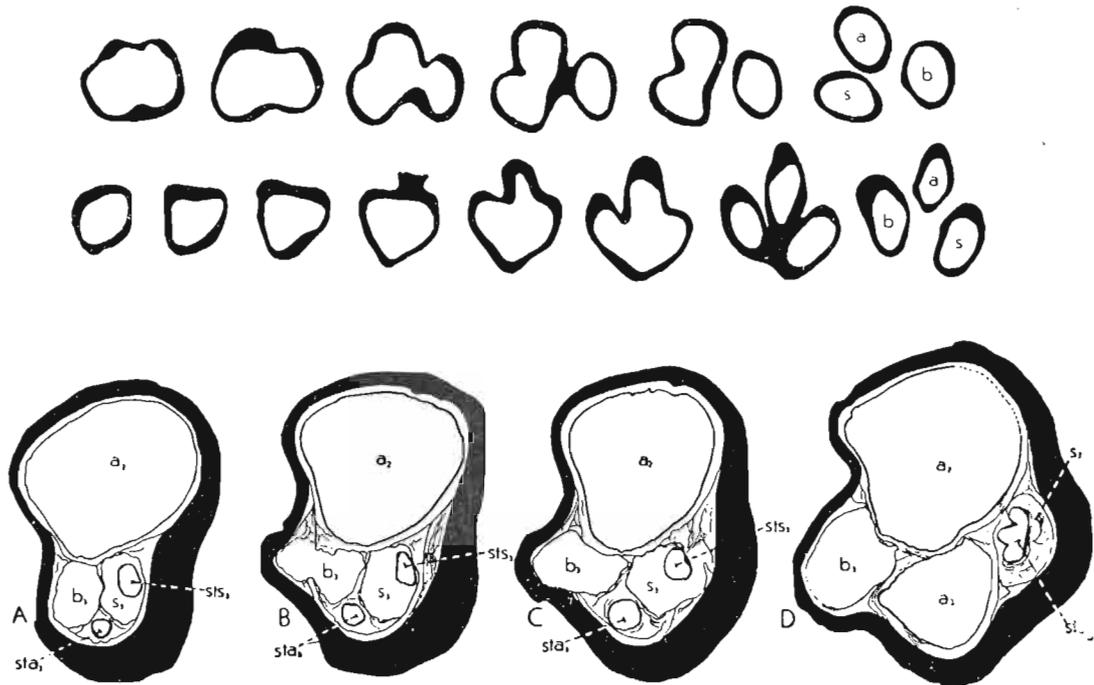


Fig. 3.

*Dendrograptus regularis* n. sp. (No. M. 53). Deux rangées supérieures-coupes transversales (faites aux intervalles de  $6\mu$ ) du stolon siculaire aux niveaux du bourgeonnement des stolons de deux triades thécales,  $\times 375$ . Rangée inférieure — quatre coupes transversales, (nos. 151, 162, 165, 185) de la même série, dont la première faite au point où les thèques de la triade sont comprises à l'intérieur de la stolothèque  $s_2$ , la seconde au point où  $b_3$  s'évase à l'extérieur par une encoche de la paroi de  $s_2$ , la troisième au point où  $s_3$  s'évase de la même façon et la quatrième au point où la nouvelle triade est formée et le stolon de la stolothèque se prépare à une division,  $\times 150$ . Pour la légende voir la figure précédente.

Il arrive parfois aussi que c'est l'autothèque qui vient occuper une place anormale. Deux cas de cette anomalie ont été observés, tous les deux chez *Dendrograptus communis*. Dans l'un (texte: fig. 23, C), l'anomalie se manifeste dans la première triade produite par la sicula et consiste dans le changement de place entre  $a_1$  et  $b_1$ : au lieu de la disposition normale  $s_1 a_1 b_1$ , on y a la disposition  $a_1 b_1 s_1$ . Dans ce cas les thèques subissent, bientôt après leur bourgeonnement sur le stolon, un curieux regroupement: la stolothèque placée d'abord à droite de la triade s'infléchit et passe à gauche; en même temps la bithèque, s'infléchissant aussi, passe à droite, pour occuper la place laissée par la stolothèque, ce qui donne en définitive une disposition normale  $s_1 a_1 b_1$ .

Sur un autre spécimen (pl. VI, fig 1), les thèques d'une triade ont une disposition anormale  $a_n s_n b_n$ . Dans ce cas l'autothèque et la stolothèque se développent à peu près normalement, mais la bithèque au lieu de s'accroître vers l'avant et se placer à côté de l'autothèque  $a_{n-1}$ , se recourbe, s'accroît vers l'arrière et va s'ouvrir au-dessous du niveau de l'aperture de  $a_{n-2}$ .

### Bifurcations

Au point où un rameau constitué par une succession de triades va se bifurquer, un stolon se développe à l'intérieur de chacune de deux thèques latérales de la triade, c'est-à-dire que la thèque qui normalement devrait se développer en une bithèque acquiert dans ce cas les caractères d'une stolothèque, ce qui souligne encore plus une certaine équivalence de ces deux catégories de thèques, au moins jusqu'à un certain stade de leur développement. La thèque médiane d'une telle triade à deux stolothèques, ou *triade de bifurcation*, est dans le cas de toutes nos espèces de *Dendrograptus* et de *Dictyonema*, toujours une autothèque. Cependant, dans certaines espèces de *Dictyonema* (*D. flabelliforme* et *estlandicum*) étudiées par BULMAN (16, p. 5), la thèque médiane est une bithèque et dans ce cas chacune de deux stolothèques, au lieu de produire une triade, donne origine à deux thèques seulement, une stolothèque et une autothèque, la bithèque étant supprimée. BULMAN (15, p. 27) a observé chez *Dictyonema inconstans*, la formation anormale de 4 thèques à partir d'une stolothèque.

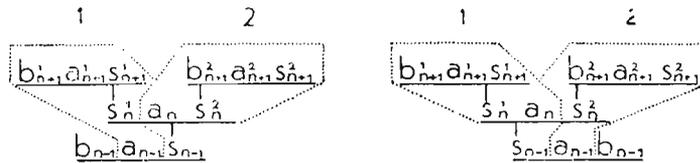
La triade de bifurcation recevra dans notre nomenclature la désignation générale  $s'_n a_n s''_n$ , où  $n$  correspond au numéro d'ordre de la génération.

La distinction des thèques d'une catégorie donnée appartenant à une même génération sera faite au moyen d'indices et ce numérotage se fera de gauche à droite, le rhabdosome étant regardé par sa face aperturifère (thécifère). De cette façon si le rhabdosome est composé de plusieurs rameaux, le numérotage de chaque catégorie de thèques appartenant à la même génération se fait en commençant par le premier rameau du côté gauche et en terminant par le dernier du côté droit du rhabdosome. Chaque thèque du rhabdosome, aussi nombreuses qu'elles soient, recevra ainsi une désignation propre. On pourrait ajouter encore à chaque thèque le numéro du rameau auquel elle appartient, comme le fait BULMAN (17, p. 68), mais il me semble que cela surchargerait trop les symboles et qu'au moins dans la plupart des cas on peut bien s'en passer.

Le moment de la première bifurcation du jeune rhabdosome de *Dendrograptus* n'est pas strictement fixé dans les limites d'une espèce. Sur trois spécimens de *D. communis* où cette bifurcation a pu être observée, sur l'un, la première triade à deux stolothèques correspond à la 4-e génération, sur un autre à la 5-e et sur un troisième à la 1-e. Ce dernier cas (texte: fig. 23, A) d'une bifurcation aussi précoce est nettement anormal.

• Comme l'a observé WIMAN (66) et l'a analysé ensuite d'une façon plus détaillée BULMAN (16, p. 5), après la bifurcation les thèques se distribuent entre les deux rameaux de façon variable suivant les espèces. Dans le cas où la thèque placée entre les deux stolothèques est une autothèque, ce qui est le cas général de nos espèces, elle est incorporée dans un de deux rameaux, et dans l'autre est incorporée l'autothèque de la génération précédente. Ainsi, dans un cas général  $s'_n a_n s''_n$ , un rameau recevra les thèques  $s'_n a_n$  et l'autre  $s''_n a_{n-1}$ . Le fait dans lequel de deux rameaux, gauche ou droit, va être incorporé la thèque  $a_{n-1}$ , dépend de la distribution des thèques dans cette triade. Si dans celle-ci  $s_{n-1}$  est placée à droite de  $a_{n-1}$ , cette dernière autothèque entrera dans le

rameau gauche (et  $a_n$  dans le droit) et réciproquement (texte: fig. 4, A). On peut exprimer cette dépendance par les deux schémas suivants, dans lesquels les chiffres 1 et 2 correspondent aux deux rameaux.



Dans le cas de *Dictyonema pellatum*, étudié par WIMAN (58, p. 51, 52) et par BULMAN (16, p. 5, pl. 9, fig. 9), dans le rameau qui reçoit  $a_n$  est incorporée aussi l'autothèque  $a_{n-2}$  de manière que la composition de deux rameaux est la suivante:  $s_n^1 a_n a_{n-2}$  et  $s_n^2 a_{n-1}$ . Cela est dû probablement au fait que l'autothèque  $a_{n-2}$  y atteint une longueur plus grande que la normale.

La fréquence des bifurcations du rhabdosome doit varier dans des limites assez larges chez une même espèce, ainsi que dans les branches d'un même rhabdosome. Les deux triades de bifurcation d'un rameau sont séparées par un nombre variable de triades normales. Ce n'est qu'exceptionnellement que deux triades de bifurcation se suivent dans deux générations successives.

#### Terminaisons des rameaux

Il est curieux qu'aucun auteur n'a étudié jusqu'ici la terminaison intacte d'un rameau. Or, dans notre collection il y a de nombreux échantillons avec des thèques terminales intactes. BULMAN (10, 1927, p. 14), en parlant des stolothèques, admettait, comme il est logique, que celles-ci devaient s'ouvrir au sommet de chaque rameau; mais il n'en a décrit aucun exemple.

La terminaison d'un rameau a un aspect variable, suivant le stade de développement des thèques qui la composent et aussi probablement suivant le stade de développement du rameau même. Elle est composée par la dernière triade ayant soit trois catégories de thèques, soit une autothèque et deux stolothèques, si le rameau se prépare à la bifurcation. Dans le premier cas, d'un côté de l'autothèque terminale se trouve la bithèque et de l'autre la stolothèque. A un stade précoce de développement de la triade, ces deux thèques, ayant à peu près le même diamètre et la même ouverture, sont très difficiles à distinguer, mais la bithèque est placée plus près de la face ventrale de l'autothèque, tandis que la stolothèque se trouve plus près de sa face dorsale. Il est plus difficile encore de savoir s'il s'agit d'une triade normale ou d'une triade de bifurcation, c'est-à-dire à deux stolothèques. Ce n'est qu'à un stade assez avancé que les bithèques peuvent être plus facilement distinguées des stolothèques, car alors leur partie aperturale au lieu d'être droite, comme dans le cas d'une stolothèque, est en général plus ou moins infléchie. L'autothèque terminale achève en général son développement complet avant que l'ouverture de la stolothèque se soit élevée sensiblement au-dessus de celle de la bithèque.

En comparant les terminaisons des rameaux d'une même espèce, on peut distinguer généralement des spécimens élancés, à autothèque terminale longue, et des spécimens raccourcis, à autothèque terminale plus courte que la moyenne (pl. VI, fig. 3 et 4; pl. VII, fig. 3 et 4). Dans ce dernier cas l'autothèque est en général plus recourbée que dans le premier. Le phénomène de raccourcissement semble affecter aussi, en moindre degré, quelques autothèques qui précèdent la terminale. Il semble que les terminaisons

raccourcies correspondent aux rameaux vieilliss, ayant déjà achevé leur accroissement en longueur, et les terminaisons élancées aux rameaux jeunes, en voie d'accroissement.

Dans une terminaison du rameau, le dernier segment stolonar arrive jusqu'à la base de la dernière stolothèque, mais ne se continue jamais à l'intérieur de celle-ci. S'il y existait à l'état de vie, ses parois ne devaient pas être encore chitinisées.

### Développement ontogénétique et structure du rhabdosome d'autres Dendroidea

Le développement ontogénétique de *Dendrograptus* que nous venons de décrire constitue probablement un type de développement caractéristique de plusieurs genres des Dendroidea. Mais ce n'est certainement pas le type unique. Les données que nous possédons jusqu'ici sur le développement et la structure de la colonie d'autres Dendroidea, quoique encore très fragmentaires, laissent prévoir d'assez grandes variations. Des différences sensibles s'observent parfois dans les limites d'un même «genre». C'est ainsi que le développement de *Dictyonema flabelliforme*, étudié par RUEDEMANN (49) et surtout par BULMAN (8, 10, 17), diffère sensiblement du développement de *Dictyonema cavernosum* qu'a élucidé WIMAN (66). Cette dernière espèce présente essentiellement le même type de développement que celui que nous avons décrit chez *Dendrograptus*. Les thèques y apparaissent aussi par triades et la première bifurcation n'a lieu qu'à la troisième génération.

Chez *Dictyonema flabelliforme*, par contre, les choses se passent d'une manière assez différente. Ici, d'après BULMAN (17, p. 68, fig. 24 a et sa reproduction ici fig. 4 E), la première stolothèque donne origine à une bithèque et deux stolothèques, et de ces dernières une se bifurque aussitôt, de sorte que la première stolothèque semble produire à côté d'une bithèque trois stolothèques. En plus, comme un de ces rameaux se bifurque déjà à la seconde génération, pratiquement 4 branches primaires divergent de la sicula. En plus de cette ramification si précoce et abondante cette espèce présente une autre particularité: la génération des thèques qui se forme après une bifurcation se compose de deux thèques seulement au lieu de trois, car la bithèque y fait défaut. Cette dernière particularité se retrouve aussi, d'après les observations de BULMAN (16, p. 5 et 22), chez *Dictyonema estlandicum*.

Une autre forme à ramification très précoce est *Clonograptus tenellus*. Malgré sa ressemblance aux Dichograptidae, cette forme est pourvue, comme l'a démontré STUBBLEFIELD (60), de vraies bithèques et par conséquent ne semble pas se distinguer par la structure de ses rameaux des Dendroidea. Or, chez *C. tenellus* (voir BULMAN, 17, fig. 24 a et notre fig. 4, F), la stolothèque siculaire ( $s_0$ ) produit, comme chez *D. flabelliforme* 2 stolothèques ( $s_1^1$ ,  $s_1^2$ ) et une bithèque ( $b_1$ ), d'où résultent 2 rameaux divergeants à partir de la sicula. Les deux stolothèques sont très courtes et chacune produit une stolothèque et une autothèque, la bithèque étant supprimée, tout comme dans le cas de *D. flabelliforme*. Et cette suppression de la bithèque semble se répéter ici aussi à chaque nouvelle bifurcation.

Dans le genre nouveau *Rhipidodendrum* (texte: fig. 4, D), dont je donne plus loin la description (p. 133), ce qui frappe tout d'abord c'est la forme assez particulière de la sicula. Celle-ci au lieu d'être droite, est fortement arquée. A une prosicula à peu près droite suit une métasicula qui se courbe ventralement, de manière que l'axe de sa partie aperturale fait à peu près un angle droit avec l'axe de la prosicula. Une autre particularité de *Rhipidodendrum* consiste dans le fait que le premier bourgeonnement au sto-

lon se produit d'une façon très précoce, encore dans la partie prosiculaire de la stolothèque  $s_0$ , c'est-à-dire avant la sortie de cette stolothèque à l'extérieur par le porus et à une distance d'environ  $0,5 \mu$  seulement de la base de la prosicula. En plus, au lieu de donner origine à une triade, le premier nœud produit deux thèques seulement: une bithèque ( $b_1$ ) et une stolothèque ( $s_1$ ), l'autothèque ( $a_1$ ) étant supprimée. La stolothèque, en sortant à l'extérieur par le porus, est pourvue déjà de deux stolons correspondant aux thèques  $b_1$  et  $s_1$ . Le porus est placé très bas dans la paroi de la prosicula et sa position y est variable: tantôt il perce sa face ventrale, tantôt la dorsale ou une des faces latérales. La première bifurcation a lieu plus ou moins tôt suivant les rhabdosomes. Sur 11 rhabdosomes conservant les premiers stades de développement, dans 6 ou 8, la première bifurcation correspond à la 3-e génération, dans un, à la seconde, dans un, probablement à la 4-e et dans un, même à la 6-e (texte fig. 34). Les premières autothèques se distribuent autour de la sicula d'une façon analogue à ce qui a lieu chez *D. flabelliforme*. Dans tous les rhabdosomes où la triade de bifurcation correspond à la troisième génération et dans celui où elle correspond à la 6-e, les premières trois autothèques,  $a_2$ ,  $a_3$  et  $a_4$ , se distribuent entre 3 branches primaires. De celles-ci  $a_3$  se place plus ou moins dans le prolongement de la sicula, tandis que  $a_2$  et  $a_4$  se placent à sa droite et à sa gauche, à angle variable, le plus souvent voisin à  $90^\circ$ . Dans la plupart des cas, chaque branche incorpore, en outre de l'autothèque, une stolothèque qui assure son développement ultérieur. Mais dans certains rhabdosomes (pl. X, fig. 1; texte: fig. 34, *D* et *F*), une des branches latérales ou toutes les deux (fig. 34, *D*) restent sans stolothèque, étant formées d'une autothèque et d'une bithèque. Telles branches restent stériles, ne pouvant s'accroître plus en longueur. Dans le cas du rhabdosome de la pl. X, fig. 1, dont la triade de bifurcation correspond à la deuxième génération, une de trois branches reçoit une autothèque seulement, sans bithèque ni stolothèque.

Le développement ultérieur du rhabdosome de *Rhipidodendrum* s'éloigne aussi en certains points du développement de *Dendrograptus* et de *Dictyonema*. Quoique dans la plupart des générations les thèques apparaissent par triades, de temps en temps au lieu d'une triade bourgeonnent deux thèques seulement, dont une est toujours une autothèque et la seconde peut être une stolothèque ou une bithèque. Dans le premier cas, le rameau ainsi produit s'accroît en longueur, dans le second il reste stérile. Les autothèques et les bithèques ne présentent pas ici cet arrangement si régulièrement alternant qui caractérise les Dendroidea typiques. Ici les autothèques successives au lieu de souder leur face dorsale avec leur face ventrale, se soudent par leurs faces latérales et tendent à se distribuer dans un plan, produisant des rameaux larges et aplatis. Cela est lié probablement à la petite longueur des stolothèques et à la grande condensation des triades qui s'en suit. Les bithèques ont un parcours très capricieux: il y en a qui sont dans un même rhabdosome droites ou contournées, indépendamment de leur âge.

La structure des rameaux du genre *Acanthograptus* fut élucidée par WIMAN (66, p. 63, 68, p. 191) et par BULMAN (19), mais son développement ontogénétique reste encore inconnu. La forme est caractérisée par le fait que les autothèques et les bithèques au lieu de se souder en rameaux compacts, comme cela a lieu chez les Dendroidea typiques, se disposent en groupes, composés chacun de deux autothèques et de deux bithèques, dont l'ensemble constitue de courtes branchettes, placées alternativement à droite et à gauche du rameau. Les thèques bourgeonnent par triades, mais les autothèques sont alternativement longues et courtes d'une triade à l'autre et dans chaque branchette entrent des thèques appartenant à trois générations différentes.

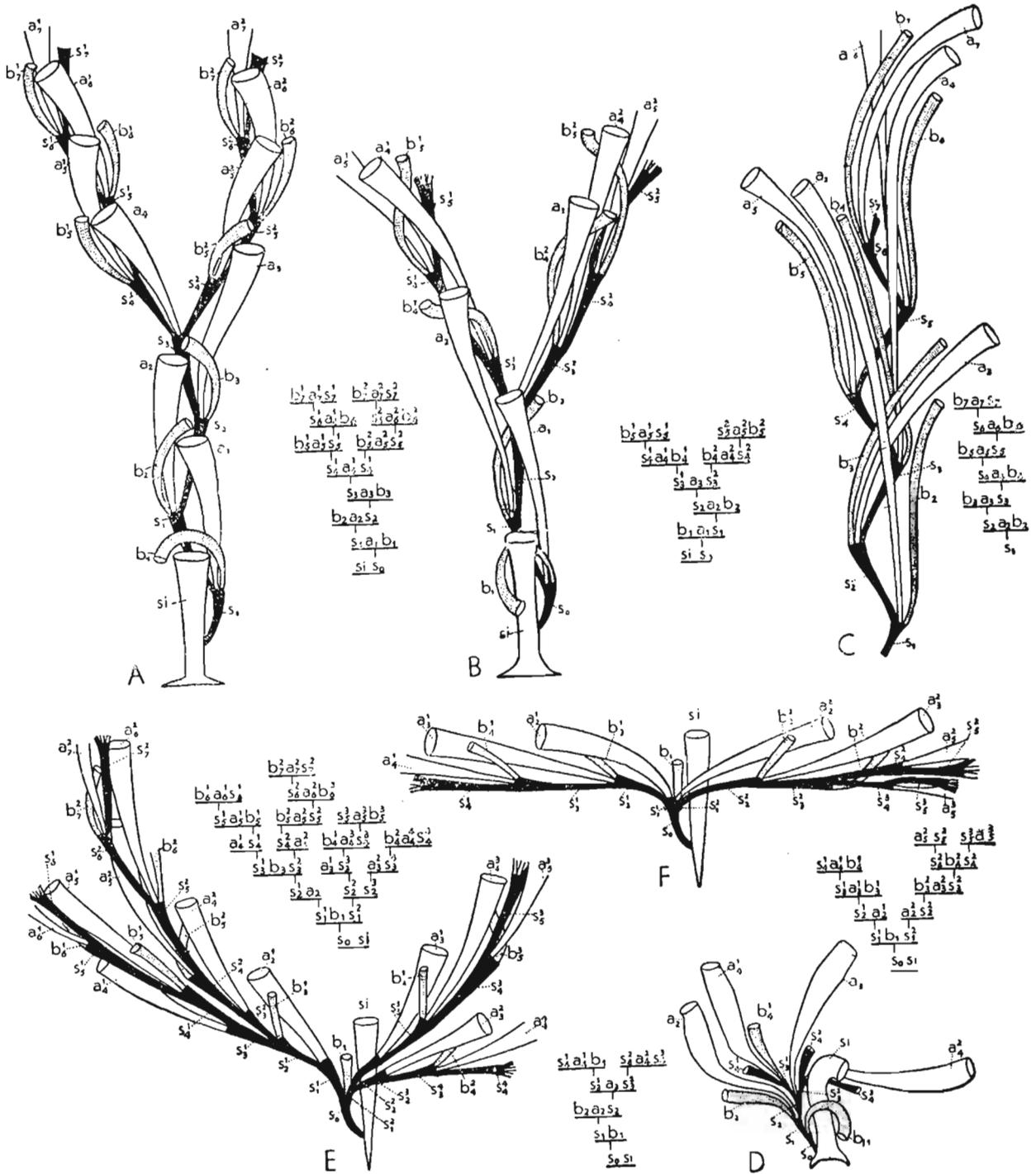


Fig. 4.

Diagrammes thécaux de la partie basilaire du rhabdosome de différents Dendroidea,  $\times$  env. 60. A, B et C vus par la face aperturifère, D, E et F — par la face antiaperturifère. A *Dendrograptus communis* n. sp., B *Dictyonema cavernosum* WIMAN (d'après les données de WIMAN, 58 et de BULMAN, 16), C *Acanthograptus succicus* WIMAN (d'après BULMAN, 19), D *Rhipidodendrum samsonowiczi* n. sp., E *Dictyonema flabelliforme* (EICHWALD) (d'après BULMAN, 17), F *Clonograptus tenellus* (LINNARSSON) (d'après BULMAN, 17). Interprétations de l'auteur.

L'étude de nos échantillons transparents montre que les stolothèques d'*Acanthograptus* sont très courtes par rapport aux autothèques et aux bithèques et par conséquent les triades successives sont très serrées. Dans ces conditions une distribution de thèques comme celles qui caractérise les Dendroidea typiques est rendue impossible, faute de place, et les thèques sont forcées de s'éloigner du rameau et de s'ouvrir sur ces deux faces. De cette façon, sur une longueur donnée, un rameau d'*Acanthograptus* peut contenir des thèques relativement plus nombreuses qu'un rameau d'un Dendroïde typique.

Enfin il faut signaler, qu'ici la bithèque peut apparaître d'un même côté dans deux triades successives, sans produire aucune perturbation, car ces bithèques se distribuent entre deux branchettes différentes (texte: fig. 37 A—B).

Dans les rhabdosomes de la plupart des Dendroidea les apertures thécales s'ouvrent sur une face seulement des rameaux, la face opposée en étant à peu près dépourvue. La face montrant les apertures est qualifiée communément de «thécifère». Il est préférable cependant de la qualifier d'*aperturifère*, car les thèques existent aussi sur la face opposée, seules les apertures y font défaut. Cette dernière face doit donc être appelée *antiaperturifère*.

## Morphologie des thèques

### Autothèques

De trois thèques des Dendroidea, l'autothèque est la plus longue et pourvue de la plus grande aperture. C'est l'élément constitutif principal d'une colonie dendroïde.

Dans les genres *Dendrograptus*, *Dictyonema*, *Callograptus*, *Acanthograptus* et *Rhipidodendrum*, les seuls où l'autothèque a été étudiée d'une façon détaillée, elle se compose invariablement de deux parties: le stolon et la thèque proprement dite. Le stolon autothécal est toujours contenu dans une stolothèque et par conséquent invisible à l'extérieur du rameau. La relation entre la longueur du stolon et celle de la thèque semble constituer une valeur assez fixe dans les limites d'une espèce. Le stolon mesure environ  $1/4$  de la longueur de l'autothèque chez *Dendrograptus regularis*, et  $1/3$  chez *Dendrograptus communis* et *Dictyonema wysoczkianum*. Il est beaucoup plus court dans les genres *Acanthograptus* et *Rhipidodendrum*.

Le stolon est nettement délimité de la thèque proprement dite, car au passage du premier à la seconde, il y a une brusque et très sensible augmentation du diamètre et en même temps la très mince paroi du stolon fait place à une paroi relativement épaisse de la partie basilaire de l'autothèque.

La partie basilaire de l'autothèque, en forme d'entonnoir, est emboîtée dans la partie terminale de la stolothèque, et sa paroi se raccorde progressivement à la paroi de cette dernière, s'accroissant ensuite dans sa continuation directe.

A cause de l'alternance des thèques dans les triades successives, les autothèques ne sont jamais droites, mais plus ou moins arquées alternativement vers la gauche et la droite. En outre, leur partie aperturale s'infléchit vers la face, où sont placées les apertures thécales et que j'appelle face aperturifère. La thèque atteint presque toujours son plus grand diamètre au niveau de l'aperture. Exceptionnellement (*Rhipidodendrum*) il y a un léger rétrécissement de la thèque dans sa partie aperturale. La section transversale de la partie péristomale de l'autothèque est le plus souvent elliptique, à diamètre dorso-ventral plus grand que le transversal. La partie inférieure de l'autothèque pré-

sente une section plus ou moins irrégulière, à cause de la pression qu'exercent sur ses parois les thèques qui l'avoisinent. L'autothèque est soudée par sa paroi dorso-latérale aux thèques qui l'accompagnent dans le rameau. Cependant sa partie terminale se sépare en général du rameau et reste *isolée* sur une étendue plus ou moins grande, variable suivant les espèces et aussi, dans les limites d'une espèce, suivant l'âge de la thèque. La partie aperturale de la thèque est celle qui est la plus différenciée. Le péristome d'une autothèque mûre n'est jamais droit. Sa lèvre ventrale, la plus éloignée du rameau, est toujours plus ou moins élargie en une languette, de forme et de dimensions variables suivant les espèces. Le bord dorsal du péristome est tantôt droit, tantôt élargi, lui aussi, en une languette, qui en règle générale est beaucoup moins développée que la ventrale.

Le type le plus commun de languette ventrale est celui d'un appendice linguiforme, plus ou moins élargi, placé dans la direction de la paroi ventrale. Mais parfois, au lieu de se rétrécir, la languette s'élargit vers son extrémité libre et affecte une forme trapézoïdale (*Dendrograptus communis* n. sp. et *D. cofeatus* n. sp.). D'autres fois son extrémité élargie s'élargit brusquement en une plaque (*Dictyonema peltatum* WIMAN) ou se bifurque (*Dictyonema cervicorne* HOLM).

Quoique placée le plus souvent dans la direction moyenne de la paroi ventrale de l'autothèque, la languette est souvent infléchie, soit — et c'est le cas le plus fréquent — vers l'extérieur, soit vers l'intérieur. Dans le dernier cas, la languette est parfois (*Dendrograptus cofeatus* n. sp.) si fortement recourbée, qu'elle cache l'ouverture, ne laissant libre qu'une fente plus ou moins étroite. Dans certaines espèces à languettes ventrales très développées, celles-ci peuvent se souder d'une thèque à la voisine, dans les limites d'un rameau ou, plus rarement, même d'un rameau au rameau voisin (*Dictyonema peltatum*, *D. cervicorne*).

La lèvre dorsale n'est pas en général aussi individualisée ni différenciée que la ventrale. La languette qu'elle forme est en général beaucoup plus courte que la languette ventrale et son développement est sujet à de grandes variations individuelles. C'est un cas tout-à-fait exceptionnel que celui de *Dictyonema rhinantiforme* BULMAN (16, p. 16), espèce chez laquelle la lèvre dorsale, dont l'extrémité est élargie et un peu bifurquée, forme une languette plus longue que la ventrale.

L'aspect que présente une autothèque varie dans certaines limites suivant son âge. Souvent la dernière autothèque d'un rameau n'a pas encore terminé son développement et présente un péristome droit à lèvres non différenciées. L'autothèque qui la précède est aussi parfois inachevée et sa languette est plus courte que la normale. En outre, en descendant de la thèque terminale aux basilaires, on peut observer toujours un changement d'aspect, dû à l'épaississement secondaire du péristome qui affecte tout son pourtour. Dans la languette ventrale s'épaissent surtout les bords latéraux et l'extrémité, tandis que la partie médiane de sa face interne reste excavée. La lèvre dorsale, isolée d'abord, se soude souvent ensuite au rameau et devient indistincte. Les lèvres latérales, tranchantes et concaves dans le jeune âge, deviennent de plus en plus épaisses, arrondies et droites. A cause du remplissage secondaire des concavités des lèvres latérales, la lèvre dorsale devient de moins en moins saillante et l'ouverture subit en même temps un rétrécissement progressif. Les autothèques, isolées du rameau dans sa partie terminale, peuvent être complètement soudées à celui-ci près de sa partie basilaire, sans faire autre saillie au-dessus de la surface que celle de la languette ventrale (comparer par ex. la fig. 4 de la pl. VI avec la fig. 6 de la pl. I).

### Bithèques

Les bithèques sont, en règle générale, plus courtes et de moindre diamètre que les autothèques. Elles se composent également d'un stolon et de la thèque proprement dite. Mais leur stolon est beaucoup plus court que celui des autothèques, étant le plus souvent réduit à une espèce de collerette. Quoique l'augmentation de diamètre au passage du stolon à la thèque est ici plus progressive que dans le cas d'une autothèque, la limite entre ces deux parties est en général plus nette encore. Cela est dû au fait que la paroi de la thèque ne reste pas dans la continuation directe de celle du stolon, mais commence à se former déjà un peu plus bas, à son pourtour, de sorte que le bord libre du stolon fait un peu saillie, en forme d'une collerette, au fond de la bithèque (texte: fig. 2,  $A_2$ ,  $stb_3$ ). La bithèque se compose de deux parties: une inférieure, contenue, ensemble avec la partie inférieure de la stolothèque et avec le stolon de l'autothèque de la même triade, dans la stolothèque qui lui a donné origine et l'autre, développée librement à l'extérieur. La longueur de la partie interne de la thèque dépend de la longueur de la stolothèque. Chez *Dendrograptus regularis* n. sp., la longueur de la partie interne de la bithèque atteint environ  $\frac{2}{3}$  de la longueur de sa partie externe.

La bithèque se distingue de l'autothèque non seulement par ses dimensions moindres, mais aussi par deux caractères importants: 1<sup>o</sup> elle est dépourvue de paroi propre sur sa face soudée au rameau et 2<sup>o</sup> son péristome est simple, sans lèvres différenciées. Tandis que la section transversale de l'autothèque donne un anneau continu, la section transversale de la bithèque donne un demi-anneau, fermé du côté du rameau par la surface de celui-ci.

La partie terminale de la bithèque ne s'isole jamais du rameau. Elle est souvent plus ou moins évasée. Exceptionnellement cet évasement est si grand que l'aperture de la bithèque est égale ou même plus grande que celle de l'autothèque. Telles sont les bithèques de *Dictyonema cavernosum* WIMAN et *D. cervicorne* HOLM. Chez cette dernière espèce, la partie terminale de la bithèque est, d'après BULMAN (16, p. 33, fig. 17), évasée en forme d'une coupe, attachée par sa face latérale à l'étroite partie moyenne.

Le péristome de la bithèque est normalement semi-lunaire, dépourvu de lèvre propre du côté du rameau. Il est droit, sans aucune trace de processus péristomal quelconque.

L'aperture de la bithèque est placée d'une manière générale à côté de l'aperture de l'autothèque appartenant à la génération précédente à la sienne (par ex.  $b_3$  à côté de  $a_2$  ou d'une manière générale  $b_n$  à côté de  $a_{n-1}$ ). Mais souvent, à cause de l'accroissement intense de la bithèque en longueur, son aperture se déplace dans différentes directions et occupe des places très variées.

WIMAN fut le premier d'avoir signalé les différents modes d'accroissement des bithèques et les relations variées entre leurs apertures et celles des autothèques. Ses observations furent récemment complétées et ordonnées par BULMAN (10, 1928, p. 42—49; 16, p. 3—5 et 7—8). Ce dernier auteur a pu distinguer, selon leur développement, 5 types différents de bithèques. Tous ces types se retrouvent dans les espèces de notre faune et en outre il y est possible de distinguer quelques autres, non observés jusqu'ici. Voici tout d'abord les 5 types de BULMAN:

I. La bithèque s'étend et s'ouvre sur le côté de son origine.

II. La bithèque s'étend sur le côté de son origine et s'ouvre dans la cavité de l'autothèque adjacente.

III. La bithèque s'ouvre en arrière de l'autothèque, entre celle-ci et le rameau.

IV. La bithèque passe en arrière de l'autothèque et s'ouvre sur le côté opposé à celui de son origine.

V. La bithèque, après avoir passé en arrière de l'autothèque, sur le côté opposé à celui de son origine, se recourbe et s'accroît le long de ce côté, soit vers le bas, soit vers le haut.

BULMAN a remarqué qu'il arrive parfois qu'une espèce présente plus d'un type de bithèques, mais qu'en somme il est presque toujours possible d'assigner une espèce à un de ces types. D'après cet auteur (16, p. 7), les modifications des bithèques «have every appearance of being progressive, in the sense that the various bithecal types recognised are in all probability evolutionary stages». Quoique il serait risqué d'assigner à un type donné une limite chronologique supérieure, le moment d'apparition de nouveaux types bithécaux, c'est-à-dire leur limite chronologique inférieure peut avoir, suivant cet auteur, une valeur stratigraphique. Se basant sur toutes les observations, BULMAN conclut que: 1<sup>o</sup> les espèces dont la bithèque passe sur le côté opposé du rameau n'apparaissent que dans l'Ordovicien supérieur et se continuent dans le Silurien, 2<sup>o</sup> le type IV est cantonné dans l'Ordovicien supérieur et ne se rencontre pas au-dessous de l'horizon D de la série baltique, et 3<sup>o</sup> le type V est typiquement silurien et ne se rencontre pas au-dessous de l'horizon E de la même série.

Or, l'étude de notre faune ne confirme pas les conclusions de BULMAN concernant les époques d'apparition de différents types de bithèques, car tous les types distingués par cet auteur sont réalisés déjà par les espèces de la faune de Wysoczki et on y peut distinguer en outre quelques autres, jusqu'ici non observés. Donc, si ces différents types apparurent effectivement dans un certain ordre chronologique, les moments de leur apparition doivent être reculés aux temps cambriens. D'autre part, il me semble bien probable qu'un même type a pu être réalisé indépendamment dans différents rameaux phylétiques, souvent bien éloignés l'un de l'autre, et probablement à différentes époques. Dans le cas du type simple, il faut compter encore avec le phénomène de l'évolution régressive, qui fait qu'une structure simple n'est forcément pas primitive et peut réapparaître dans différents rameaux, surtout vers la fin de son existence.

Le type I est indubitablement le plus simple. BULMAN en signale un seul exemple, celui de *Dictyonema flabelliforme*. Dans la faune de Wysoczki ce type est représenté dans deux espèces: *Dictyonema rectithecale* n. sp. et *Dendrograptus longithecalis* n. sp. (pl. VII, fig. 9 et pl. V, fig. 7). Il faut ajouter aussi que les bithèques appartenant à la plupart des types passent dans leur développement ontogénétique par un stade qui correspond au type I.

Le type II, signalé pour la première fois par WIMAN, est très particulier. Il se produit dans ce cas une coalescence secondaire de l'aperture de la bithèque avec celle de l'autothèque adjacente, grâce à quoi l'aperture de la bithèque est invisible à l'extérieur, s'ouvrant dans la partie terminale de la cavité de l'autothèque. Parmi nos espèces, cette structure est réalisée assez souvent par les bithèques de *Dictyonema longilingue* n. sp. (texte: fig. 31). Mais la plupart des bithèques de cette espèce gardent une aperture indépendante, et on observe parfois, dans les limites d'un seul rameau, des bithèques à apertures indépendantes et d'autres à apertures s'ouvrant dans les autothèques. D'autre part, on y observe aussi, de temps à autre, un phénomène singulier, non signalé encore, de coalescence des apertures de deux bithèques avec l'aperture d'une autothèque,

dont une de la génération consécutive à celle de l'autothèque en question et l'autre d'une génération plus récente encore, par ex.  $a_n$  avec  $b_{n+1}$  et  $b_{n+2}$ . Il y a ainsi, dans la cavité de l'autothèque, deux ouvertures bithécales, une de chaque côté (texte: fig. 31, E).

Le type III, à l'ouverture bithécale placée entre celle de l'autothèque et le rameau, est réalisé parmi nos formes chez *Dendrograptus communis* n. sp. (texte: fig. 25, C) et *D. cofeatus* n. sp. (texte: fig. 26, B). Cependant il n'y est pas constant, car dans ces mêmes espèces s'observent aussi les types I, IV et des formes intermédiaires.

Le type V, à bithèques qui croissent sur le côté opposé à celui de leur origine, se rallie par tous les intermédiaires au précédent. Il est réalisé surtout par *D. communis*. Mais chez cette espèce l'accroissement de la bithèque se fait uniquement vers le bas. Dans cette direction la bithèque peut s'avancer jusqu'à l'ouverture de l'autothèque qui la précède de une ou même de deux générations (texte: fig. 25, D et F). Des cas signalés par BULMAN, où les bithèques s'étendraient vers le haut ou dans l'une et l'autre direction sur un même rameau, ne s'observent pas dans nos espèces.

Aux 5 types distingués par BULMAN il faut ajouter 3 nouveaux suivants:

1<sup>o</sup> (VI). La bithèque s'étend sur le côté de son origine, mais sa partie terminale se recourbe en crochet vers le bas et son ouverture vient s'ouvrir sur la face ventrale ou sur le côté latéral de l'autothèque adjacente. Ce type est réalisé par *Dictyonema wysoczkanum* n. sp. (pl. IX, fig. 2).

2<sup>o</sup> (VII). La bithèque passe par l'arrière de l'autothèque vers le côté opposé à celui de son origine, se recourbe là par dessous la languette de l'autothèque et revient vers le côté de son origine. Ce type s'observe parfois chez *Dendrograptus cofeatus* n. sp. (texte: fig. 26, D), espèce chez laquelle la plupart des bithèques réalisent le type III.

3<sup>o</sup> (VIII). La bithèque passe sur le côté opposé à celui de son origine par dessous la languette de l'autothèque adjacente. C'est le cas de *Callograptus? infrabithecalis* n. sp. (pl. V, fig. 4—6).

Un type très voisin à ce dernier fut observé par BULMAN (17, p. 16—23, fig. 2 et 5) chez *Dendrograptus rigidus* BULMAN. Mais là la bithèque semble recouvrir en partie l'ouverture de l'autothèque.

Dans certaines espèces, un type donné de bithèque se montre très stable et constitue par conséquent un important caractère distinctif. Dans d'autres, au contraire, il est sujet à des fluctuations, parfois très étendues et irrégulières, réalisant des formes qui peuvent être classées dans différents types.

### Stolothèques

Les stolothèques représentent un élément constitutif de la colonie dont les caractères sont plus difficiles à saisir que les caractères d'autres thèques. Dans certains Dendroidea, comme c'est le cas de *Dendrograptus*, *Dictyonema*, *Desmograptus*, la stolothèque est un élément presque aussi individualisé qu'une bithèque, de laquelle elle ne se distingue pas dans la première phase de son développement. Ses dimensions et son parcours y sont très stables dans les limites d'une espèce. Dans certains autres Dendroidea, par ex. chez *Acanthograptus* et *Rhipidodendrum*, les stolothèques sont très courtes, ce qui donne lieu à une condensation des thèques dans les rameaux. Mais elles y ont aussi leurs parois propres et, dans les terminaisons des rameaux, elles se ressemblent tout-à-fait aux bithèques.

La stolothèque, tout comme la bithèque, se compose d'une partie inférieure, à parois membraneuses, contenue dans la stolothèque précédente, et d'une partie supérieure, développée librement à l'extérieur, dont les parois ont la structure fusellaire (texte: fig. 2, A<sub>2</sub>). La longueur de son stolon basal est en moyenne la même que celle du stolon de la bithèque.

## STRUCTURE DU TEST DES GRAPTOLITHES

L'état de conservation du test de nos échantillons est souvent exceptionnellement favorable à l'étude de sa structure intime. Plusieurs traits de la structure du test ont pu être mis en évidence sur des échantillons décolorés, examinés en lumière transmise. D'autres ont été élucidés par l'étude de très nombreuses coupes microtomiques, ayant, suivant les cas, de 3 à 15  $\mu$  d'épaisseur. Avant d'exposer les résultats de ces investigations, il sera utile de faire une revue historique succincte du problème.

### Historique

BARRANDE (3) fut probablement le premier d'avoir prêté, en 1850, quelque attention à la structure du test des Graptolithes. Il constata que leur test a une épaisseur d'environ 0,1 mm et qu'il est orné de «stries plus ou moins obliques à la direction des cellules» (p. 8).

RICHTER (47, 1871) a fait déjà des observations plus détaillées et plus précises. Selon lui (p. 233 et 234) le test des Graptolithes consiste en deux lames qui ont dû avoir une certaine élasticité. La lame interne, assez épaisse, est ornée de plis transversaux («Querrunzeln») obliques, qui empiètent les uns sur les autres sur les deux faces opposées des cellules, de manière à constituer une suture en zigzag («Zickzacknaht»). La lame externe, la moins épaisse, se compose de deux lamelles et adhère intimement à la lame interne, reproduisant son ornementation.

GÜMBEL (31, 1878) s'occupa spécialement de la structure du test en étudiant des Graptolithes isolés de la gangue calcaire à l'aide de HCl. Mais il conclut seulement que leur test consiste en une substance membraneuse amorphe, analogue à la chitine des Sertulaires, disposée en plusieurs couches.

TÖRNQUIST (1880, cité d'après ELLES & WOOD, 29, p. XCIX), qui étudia en coupes minces la structure des parois de *Retiolites* et *Stomatograptus*, n'est arrivé à aucun résultat précis.

SOLLAS (1893, cité d'après ELLES & WOOD, 29, p. CXVII), qui étudia le test de *Monograptus* en coupes transversales, y distingua 3 couches: une externe, une interne, très mince, et une moyenne, plus épaisse.

WIMAN (1894, 65) analysa d'une façon assez détaillée le parcours des «stries d'accroissement» («Zuwachsstreifen») et autres particularités à la surface externe de la sicula, et des thèques chez *Diplograptus* et *Monograptus*.

PERNER (1894, 44) a fait des investigations spéciales de la structure microscopique du test, en étudiant des coupes minces des rhabdosomes de *Monograptus* et de *Retiolites*, inclus dans la roche calcaire. Il arriva à distinguer dans le test de *Monograptus* 4 couches; qu'il appela, en allant de l'extérieur vers l'intérieur: 1<sup>o</sup> couche épidermique, 2<sup>o</sup> couche noire, 3<sup>o</sup> couche en coins et 4<sup>o</sup> couche à colonettes.

La couche épidermique, brun foncé, n'a, selon cet auteur, que 3  $\mu$  d'épaisseur, elle recouvre toute la surface externe et pénètre par les ouvertures des thèques à leur intérieur et y forme une sorte de doublure. La couche noire est charbonneuse, compacte, opaque, d'épaisseur très variable, suivant les points, entre 7 et 34  $\mu$ . C'est la couche principale du test. Elle pénètre parfois dans ou même sous la troisième couche. PERNER admet qu'il y s'agit d'un déplacement accidentel, dû aux phénomènes de fossilisation. La troisième couche, ou couche en coins, est la plus épaisse. Sa couleur est jaune brun. Elle apparaît en coupes comme formée par de petits coins triangulaires alternants, orientés normalement à la surface et formés chacun de fines fibres transverses. Son épaisseur oscille entre 19 et 90  $\mu$ . La quatrième couche ou couche à colonnettes, brun foncé, de 16 à 22  $\mu$  d'épaisseur, est composée de très fines colonnettes.

WIMAN, dans son travail de 1895 (66, pp. 39—40), admet que le test de *Monograptus* se compose de 3 couches, dont une moyenne, épaisse et deux minces, une de chaque côté, mais il ajoute qu'il n'a pas pu les trouver sur les échantillons suédois des Graptoloidea, dont il a préparé de très nombreuses coupes microtomiques. Dans les Dendroidea, il n'a pu distinguer nettement que deux couches seulement. Chez *Diplograptus*, il constata également deux couches, dont l'interne, la plus épaisse, est celle qui porte les «stries d'accroissement» transversales. L'externe forme une mince lamelle. WIMAN constata aussi que le test des Dendroidea présente les mêmes «stries d'accroissement» et la même suture en zigzag que celui des Graptoloidea et qu'on y peut distinguer deux couches, dont l'interne, la plus épaisse, a une structure stratifiée.

GÜRICH (1896, 32), ayant étudié des coupes minces de *Monograptus*, reconnut dans ses parois les 4 couches distinguées par PERNER, mais les interpréta d'une façon différente de cet auteur. D'après lui, la «couche à coins» de PERNER ne correspond pas à une couche spéciale du test, mais représente une incrustation de calcite dans un tégument organique qui recouvrait du côté interne la couche noire. Enfin la couche épidermique externe peut représenter seulement une condensation des impuretés («Trübungen») organiques, à la limite de la croûte calcaire et de la couche environnante. Suivant cet auteur, le rhabdosome devait être recouvert du côté externe par une peau organique, mais il est impossible de savoir quel était le nombre de couches qui composaient cette peau, car les particularités de la structure observées par PERNER sont de caractère minéralogique et non organique. La présence d'une peau externe au test chilincux indique que ce dernier ne représente pas une enveloppe externe du corps, mais qu'il appartient au mésoderme.

RUEDEMANN (1904, 49, pp. 539—543), après avoir passé en revue les observations des auteurs antérieurs sur la structure microscopique du test, ajouta quelques observations nouvelles et quelques importantes considérations de caractère général. Cet auteur distingua dans le test de *Phyllograptus* 3 couches: la couche noire, la couche angulaire et la couche à colonnettes, les deux dernières composées de cristaux de calcite. Ces couches calciteuses correspondraient à un seul dépôt de calcite fibreuse. La couche épidermique de PERNER n'a pas été observée, quoique on peut admettre, d'accord avec PERNER et WIMAN, l'existence d'un «épiderme» en dehors de la couche principale noire. La présence d'une couche «épidermique», ayant, suivant les observations de WIMAN, un système indépendant de lignes d'accroissement, semble indiquer, d'après RUEDEMANN (49, p. 542) que le périoderme au lieu de correspondre à un squelette externe est une formation mésodermique. Cette conclusion s'implique aussi, suivant cet auteur, en vue des observations suivantes: 1<sup>o</sup> accroissement continu en épaisseur du néma de cer-

tains *Diplograptus* et *Tetragraptus*, 2<sup>o</sup> accroissement en épaisseur du rhabdosome de *Goniograptus*, jusqu'à la disparition presque complète de la structure thécale, 3<sup>o</sup> accroissement continu du disque basal de *Dichograptidae*, 4<sup>o</sup> épines et processus près de l'extrémité du rhabdosome de *Climacograptus bicornis*, développés en dehors des thèques et atteignant des longueurs si grandes, qu'il est impossible d'admettre qu'ils furent sécrétés par des individus qui habitaient les petites thèques et 5<sup>o</sup> le réseau externe des filaments chez *Lasiograptus* destiné à renforcer les tissus externes délicats. La chitine ou substance voisine du périoderme devait être élastique.

SHEFOTIEFF (1905, 54), étudiant les coupes minces du rhabdosome de *Monograptus priodon*, inclus dans une roche calcaire, conclut que son test est composé de deux substances: une claire et une autre noire, cette dernière formant une lame au milieu de la première.

HAHN (1912, 34, p. 147) observa dans le test de *Dictyonema flabelliforme* 2 couches: une externe mate et une interne brillante et il supposa qu'elles peuvent représenter «the epidermal and mesodermal tissues of the ancient hydroid zoaria».

EILES (1922, 28, p. 186) admet la présence de 3 couches, auxquelles elle applique respectivement les noms de «exochiton», «mesochiton» et «endochiton». Le «mesochiton» est le plus épais et il est marqué de lignes d'accroissement.

KRAFT (1926, 40, p. 243), tout en disposant d'échantillons très bien conservés, n'entreprit aucune investigation histologique proprement dite. Il admet avec d'autres auteurs la présence de 3 couches chitineuses formant la substance cornée de la colonie avec ses stries d'accroissement. L'accroissement des thèques se ferait, selon lui, par des saccades et les lignes d'accroissement sont des épaisissements qui correspondent aux moments d'arrêt d'accroissement.

Dernièrement, la question a été de nouveau considérée par MÜNCH (1938, 42, p. 38—39), qui a étudié le test de *Monograptus*. Cet auteur admet aussi l'existence de 3 couches, dont les deux externes sont translucides et la troisième, interne noire, carbonisée.

Cette revue des observations et des opinions des auteurs concernant la structure intime du test des Graptolithes fait voir que la présence de stries transversales d'accroissement, si spéciales, formant des sutures en zigzag, a été signalé déjà par les premiers auteurs et confirmée ensuite par les autres. Mais quant au nombre de couches dans la paroi, il règne toujours une incertitude et un désaccord. Quoique la plupart des auteurs admettent la présence de plus d'une couche, les uns en ont observé 2, d'autres 3 et d'autres même 4. Les observations de RICHTER et de WIMAN s'accordent sur le point que c'est la couche interne qui est marquée de lignes d'accroissement. EILES admet par contre que ces stries sont propres de la couche moyenne.

### Structure des parois thécales

Après avoir examiné les opinions exprimées par différents investigateurs, je passerai maintenant à exposer les résultats de mes recherches concernant la structure intime des différentes parties du rhabdosome des Graptolithes, me référant surtout aux Dendroidea. J'examinerai en premier lieu la structure des parois thécales et ensuite celle des autres éléments du rhabdosome, les uns de nature plus ou moins exceptionnelle, d'autres normaux. Je dédierai, à la fin de ce chapitre, quelques remarques à la nature de la substance du test des Graptolithes.

Les études basées sur des coupes minces des échantillons inclus dans la roche ne se prêtent pas à mon avis à élucider bien la structure intime du test, car les cristaux de calcite ou de calcédoine, de différente orientation, rendent les images microscopiques plus ou moins confuses et des particularités propres à la structure minérale peuvent être confondues facilement avec les caractères histologiques du test. Seuls les échantillons isolés de la roche par des moyens chimiques et étudiés en coupes faites au microtome sont susceptibles de fournir des données précises. L'opinion exprimée par SCIEPOTIEFF (54, p. 81), que les échantillons traités par les acides ont dû subir un changement de structure, n'est nullement fondée. Les deux acides en général employés, HCl et HF, selon que la gangue est calcaire ou siliceuse, n'attaquent guère la chitine des Graptolithes et, dans le cas de l'isolement des échantillons par la dissolution de la gangue siliceuse dans HF, le test conserve tous les tissus qu'il avait dans la roche, comme j'ai pu me convaincre, en comparant les coupes microtomiques des spécimens isolés avec les coupes minces des spécimens inclus dans la calcédoine.

Tous les groupes des Graptolithes étudiés dans le présent mémoire présentent essentiellement la même structure du test et s'il y a quelques différences, celles-ci sont d'importance secondaire. La paroi de toutes les catégories de thèques est constituée par deux tissus chitineux de structure différente. L'un, dont sont construites les thèques proprement dites, consiste en petits segments en général semi-annulaires, exceptionnellement annulaires, fusiformes, auxquels nous avons appliqué le terme de *fusellus*. Les fusellus sont empilés dans la paroi de la thèque les uns sur les autres, comme les couches successives des briques dans une cheminée cylindrique. Leur ensemble forme le *tissu fusellaire*. Le deuxième tissu, externe au premier, forme une sorte d'étui ou d'écorce à chaque thèque et à chaque rameau de la colonie — c'est le *cortex* ou le *tissu cortical*.

Le tissu fusellaire forme à lui seul les parois des thèques jeunes, terminales. Le tissu cortical se dépose à la surface externe des thèques et des rameaux à mesure de leur vieillissement.

Examinons séparément les particularités de chacun de ces deux tissus. Les fusellus dont consiste le tissu fusellaire ont en général chacun la forme d'un semi-anneau à extrémités coupées obliquement en biseau. La relation entre la hauteur et l'épaisseur du fusellus est variable suivant les espèces et aussi, dans une même espèce, voir même une thèque, suivant la vitesse de l'accroissement. Cependant la hauteur moyenne des fusellus d'une thèque reste assez constante dans les thèques d'une espèce donnée. Elle oscille, suivant les espèces, entre 20 et 50  $\mu$ . La section transversale d'un fusellus peut être subquadrangulaire, subrectangulaire, plus haute que épaisse ou, inversement, ovale à gros bout tourné vers le haut (pl. IV, fig. 1, 2, 3 et 4). Chaque fusellus est formé d'une substance chitineuse anhydre, subtile, transparente, recouverte à l'extérieur par une très mince pellicule d'une substance chitineuse beaucoup plus dense et foncée que la précédente, à structure plus ou moins nettement lamellaire, à lamelles disposées parallèlement à la surface. Là où un fusellus donné repose sur son précédent, il est dépourvu de pellicule externe, sa substance interne y restant en contact direct avec la pellicule externe du fusellus sous-jacent. La soudure des fusellus successifs entre eux est très intime, quoique dans les thèques transversalement cassées, la ligne de cassure suit très souvent le plan sutural. Les limites entre les fusellus successifs empilés correspondent à ce qu'on appelle communément les «lignes d'accroissement». Je les désignerai sous le nom de *sutures interfusellaires*. A la surface interne et externe d'une thèque jeune, à ces sutures correspondent le plus souvent des stries concaves. Du côté externe ces stries sont masquées assez

tôt par le dépôt du tissu cortical, tandis qu'elles restent nettes du côté interne, même dans les thèques les plus âgées. Entre les stries les surfaces des fusellus sont plus ou moins convexes, formant souvent une costulation transversale sur la paroi de la thèque.

Les fusellus se disposent dans la thèque en général d'une façon régulière de l'un et de l'autre côté du plan de symétrie, et leurs extrémités en biseau se recouvrent alternativement d'un côté et de l'autre, dans le plan de symétrie, de façon à constituer les deux caractéristiques *sutures en zigzag*, la *ventrale* et la *dorsale* (texte: fig. 5). Suivant que les extrémités des fusellus sont plus ou moins effilées et suivant la hauteur des fusellus, les sutures en zigzag sont plus ou moins larges. Dans les autothèques, la suture ventrale est presque toujours la plus étroite, à la fois que la plus régulière. Cela permet de distinguer souvent, sur des tronçons isolés des thèques, dépourvues de leur péristome, les côtés ventral et dorsal. A mesure qu'elles s'approchent de l'aperture, les extrémités ventrales des fusellus s'arquent de plus en plus vers le haut, faisant pressentir la formation prochaine de ce côté de la languette. Dans la languette, la suture en zigzag est en général très large, car les extrémités des fusellus s'y recouvrent mutuellement sur des espaces très grands, affectant la forme des croissants (texte: fig. 41 et 42).

La formation d'une languette dans l'autothèque marque l'achèvement de son accroissement en longueur. Après cela, les fusellus cessent, en règle générale, de se déposer. Ce n'est que sur les lèvres latérales qu'ils peuvent se déposer encore pendant un certain temps, comblant leurs concavités et masquant ainsi la languette dorsale (texte: fig. 24, A, *rs*). C'est là le signe de la sénilité thécale.

Dans une thèque à accroissement normal, l'espace-ment des fusellus reste assez constant dans toute son étendue. Mais très souvent on observe un ou plusieurs niveaux caractérisés par une condensation anormale des fusellus, après quoi revient le rythme normal (texte: fig. 39, B). Ces niveaux à fusellus concentrés doivent correspondre à des moments de ralentissement et de l'arrêt momentané de l'activité constructive. Ce n'est que tout-à-fait exceptionnellement que la reprise de cette activité peut avoir lieu même après la formation de la languette. Dans un tel cas, l'aperture subit d'abord un rétrécissement par le dépôt des fusellus à tout son pourtour, et il se forme ensuite un nouveau tronçon thécal, très nettement délimité du premier (texte: fig. 36 et 40, B). C'est là un phénomène analogue au «rajeunissement» des Coralliaires. Mais tandis que chez les Coralliaires il est normal chez certaines formes, il correspond toujours à une anomalie chez les Graptolithes.

Le tissu cortical se présente presque exclusivement à la surface externe des thèques, ce n'est qu'au pourtour de l'aperture qu'il pénètre un peu à leur intérieur. C'est un tissu nettement surajouté à la paroi construite des fusellus et analogue à l'épithèque des Coralliaires. Il présente une structure nettement lamellaire, étant composé de couches successives, formant une sorte de gaine à la thèque. Ce tissu devait s'épaissir pen-

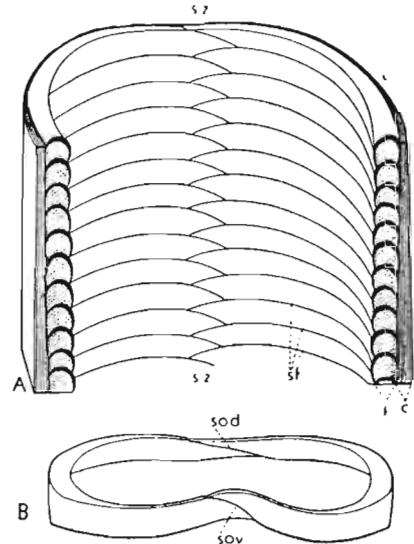


Fig. 5.

Diagramme de la structure intime d'une thèque des Graptolithes. A morceau d'autothèque en coupe axiale latérale. B deux fusellus semi-annulaires en connexion. *c* tissu cortical, *f* tissu fusellaire, *sf* sutures interfusellaires, *sz* suture en zigzag ventrale, *sov* suture oblique ventrale, *sod* suture oblique dorsale.

dant toute la vie de la colonie, car il est d'autant plus épais que la thèque ou la partie du rhabdosome est placée plus près de la base du rhabdosome. Les jeunes théques terminales en sont par contre presque complètement dépourvues et restent transparentes. Plus épais est le cortex, plus opaque est la paroi thécale et cela d'autant plus que le tissu cortical est beaucoup plus dense que le fusellaire.

La structure du cortex est toujours nettement lamellaire, mais, suivant les espèces, ce tissu est plus ou moins compact. Le plus souvent on y peut distinguer, dans les coupes, une alternance de lamelles claires et foncées, souvent noires (pl. IV, fig. 8). Chez certaines espèces (*Dendrograptus communis* n. sp.) ce sont les premières, chez d'autres (*D. regularis* n. sp.) les secondes qui dominent. Les rhabdosomes à cortex formé de préférence de lamelles claires ont une surface grisâtre, mate, tandis que ceux à cortex composé en grande partie de lamelles noires ont une surface brun foncé ou noir, luisante. Les lamelles sont tantôt régulières, tantôt finement et irrégulièrement frisées.

La structure si nettement lamellaire du tissu cortical indique que son dépôt s'effectuait périodiquement, d'une façon discontinue. La première lamelle du tissu cortical est soudée si intimement à la pellicule externe des fusellus que, dans les coupes microscopiques, il est en général impossible de fixer leurs limites. Par contre, les lamelles suivantes se séparent souvent assez facilement l'une de l'autre. Dans les échantillons décomposés, représentant les parties vieilles du rhabdosome, il se produit souvent une desquamation facile du cortex et celui-ci se laisse éloigner à la manière de l'écorce sur un arbre sec, jusqu'à la mise à nu de la paroi fusellaire primitive (pl. IV, fig. 5).

La formation du tissu cortical est la cause unique du phénomène d'épaississement secondaire du rhabdosome, signalé par différents auteurs et différemment interprété. Ce tissu fait aussi épaisir considérablement le péristome et en particulier la languette des théques âgées. Mais il ne pénètre à l'intérieur des théques qu'au pourtour même de l'aperture. Plus à l'intérieur, la paroi thécale ne subit aucun épaississement secondaire: dans les théques les plus vieilles les stries interfusellaires restent aussi nettes que dans les théques terminales. Dans les coupes transversales de vieux rhabdosomes, passant par la sicula, les parois primitives de celles-ci, recouvertes par un cortex très épais, conservent la même épaisseur et structure qu'elles avaient au début et elles contrastent par leur couleur claire avec les lamelles plus foncées du cortex (comparer les fig. 7 et 8 de la pl. IV).

Quoique le tissu cortical présente en général une structure lamellaire, il est susceptible, dans certains cas, de réaliser aussi la structure fusellaire. Cela a lieu surtout dans les dissépiments qui relient les rameaux dans le rhabdosome de *Dictyonema* et de quelques autres genres. Ces dissépiments correspondent à des excroissances du tissu cortical et prennent origine de préférence sur les parois des bithèques, quoique on les observe aussi parfois sur les autothèques ou en des points quelconques du rhabdosome. L'examen des échantillons décolorés et des coupes longitudinales (pl. IV, fig. 6 et texte: fig. 30,  $B_2$  et C; fig. 33,  $B_2$ ) fait constater que les dissépiments sont formés par des séries de fusellus subconiques, emboîtés, représentant des renflements locaux des lamelles du cortex. Ces excroissances vont à la rencontre l'une de l'autre dans les rameaux voisins, arrivent à se souder et sont ensuite enveloppées par un manchon commun de tissu cortical à structure lamellaire. L'observation de BRUMAX (1925, 8, p. 59) que les dissépiments de *Dictyonema flabelliforme* sont creux, s'explique probablement par l'état de leur conservation dans les échantillons pyritisés. En réalité ils sont toujours pleins, mais la substance anhiste qui remplit l'intérieur des fusellus coniques dont ils sont construits est

très subtile et peut disparaître sur des échantillons ayant subi une diagenèse. Les excroissances lamellaires développées à la face dorsale des rameaux de *Dictyonema cotyledon* ont également, d'après BULMAN (16, p. 13, fig. 3), une structure fusellaire. La structure des excroissances spiniformes de *Dictyonema cervicorne* HOLM (BULMAN 16, p. 32, pl. 3 et notre fig. 10, B et C) doit être la même. Dans tous ces cas le tissu cortical affecte la structure fusellaire aussitôt qu'il s'étire en appendices orientés plus ou moins normalement à l'axe du rameau. Par contre, un accroissement parallèle à l'axe du rameau se traduit en une structure lamellaire.

Ainsi, il n'y a aucune différence essentielle entre le tissu cortical et le tissu fusellaire, seulement leur mode d'accroissement est en général différent et chacun d'eux prend part à la construction des parties différentes du rhabdosome.

Les *quilles* qui se présentent à la surface de certaines branches du rhabdosome de *Tubidendrum* (voir pl. XX) sont formées uniquement par le tissu cortical. En coupes transversales (pl. XXII) elles se présentent comme des bourrelets pleins, à structure lamellaire et sont produites par des épaisissements locaux des lames du tissu cortical.

### Stolons et dépôts intrathécaux

Les stolons — ceux des stolothèques aussi bien que ceux des autothèques et des bithèques — ont une structure simple. Leur paroi consiste le plus souvent en une seule membrane anhiste, très mince, faiblement pigmentée, sans aucune trace de périodicité d'accroissement. Les parois des parties inférieures des stolothèques et des bithèques contenues dans la stolothèque, ont la même structure que les stolons, consistant en minces lames anhistes (pl. IV, fig. 10).

Tandis que les cavités des autothèques et des bithèques sont normalement vides, les cavités des stolothèques sont fréquemment plus ou moins remplies d'un tissu très subtil, à peine pigmenté, qui se présente en coupe microscopique comme un léger voile (pl. II). Ce tissu est surtout développé au niveau des nœuds stolonaux, ainsi qu'autour des stolons des autothèques. Souvent il se dispose plus ou moins nettement en couches concentriques autour des stolons. Il fait défaut dans les stolothèques terminales. La présence de ce tissu autour des stolons assure à ceux-ci une certaine stabilité dans la cavité de la stolothèque.

### Occlusion

Un phénomène commun dans nos échantillons est l'*occlusion* complète de l'aperture de l'autothèque ou de la bithèque par des dépôts chitineux. Ce phénomène a été signalé récemment par BULMAN (16, p. 24, pl. 6, fig. 5) chez *Dictyonema wimani*, où selon cet auteur sur un spécimen «two of the hydrothecal apertures, marked *a* and *b*, are completely sealed over by a film of chitine; the reason of this is doubtful, as the thecae concerned seem in other respects normal and fully developed». L'observation de très nombreux cas de ce phénomène m'a conduit à la conclusion que l'occlusion peut se produire en un point quelconque du rhabdosome, quoique elle se présente avec une fréquence particulière dans les parties basilaires des rhabdosomes âgés et dans les terminaisons libres des rameaux. Les thèques occluses, peuvent se présenter sporadiquement ou par groupes. Quand une autothèque est occluse, très souvent la bithèque adjacente l'est aussi, mais cette liaison n'est pas générale. Sur un échantillon appartenant probable-

ment à *Dictyonema wysoczkianum* n. sp. et consistant en un petit fragment terminal d'un rameau bifurqué (pl. IX, fig. 8), toutes les autothèques sont ocluses tandis que toutes les bithèques restent ouvertes. Mais ces dernières présentent un accroissement anormal: au lieu de se terminer après avoir décrit un crochet, comme c'est le cas normal, elles retroussent leur chemin, se dirigent vers le bas et atteignent un développement démesuré dans cette direction. Ce développement anormal des bithèques semble rester en quelque rapport biologique avec l'occlusion des autothèques qui, selon toute probabilité, a précédé la phase de l'accroissement anormal des bithèques.

L'occlusion s'observe dans des autothèques qui n'ont pas encore achevé leur développement et sont dépourvues de languette, aussi bien que dans des autothèques mûres ayant déjà acquis le péristome définitif. Dans le premier cas, l'occlusion se produit toujours dans le plan du péristome, dans le second elle peut avoir lieu aussi à une certaine profondeur (pl. VIII, fig. 7 et 8). Il semble que l'occlusion commence toujours par la formation d'une mince lamelle translucide qui est en suite recouverte à l'extérieur d'une couche corticale (pl. IV, fig. 9). Cette dernière est d'autant plus épaisse que l'occlusion est de plus ancienne date. En coupes transversales des ouvertures ocluses, on peut distinguer dans la lame occluyente deux couches: une interne, composée d'un tissu très subtil, transparent, et une externe, compacte et foncée, prolongeant le cortex du rameau.

Dans les cavités des thèques ocluses s'observent souvent des dépôts irréguliers de substance chitineuse.

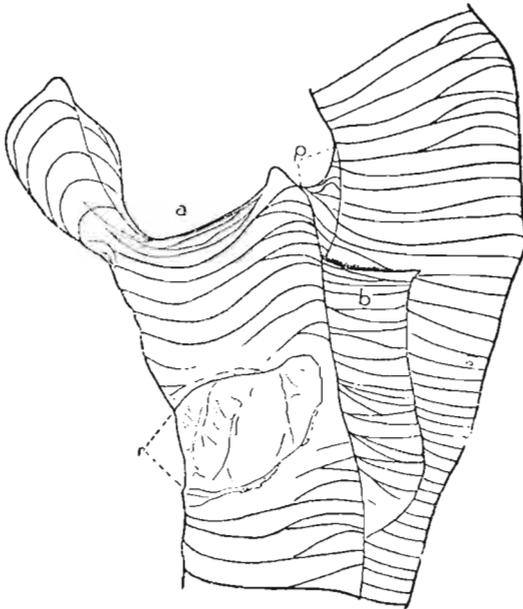


Fig. 6.

*Dendrograptus communis* n. sp. (No. 17),  
 × 100. Régénération de la paroi accidentelle-  
 ment percée d'une autothèque.

r partie régénérée, p palmure (-web-) entre deux  
 thèques.

### Régénération

Le pouvoir régénératif des Graptolithes, en ce qui concerne leurs thèques, devait être assez grand. On observe parfois des thèques à traces nettes de cassure et de réparation des parties endommagées. Dans le cas où l'extrémité d'une thèque est cassée, le bord déchiqueté de celle-ci ne subit aucune resorption, mais de nouveaux fusellus se déposent sur lui, de manière à reconstituer peu à peu un péristome régulier (texte: fig. 46, C).

S'il se produit une perforation accidentelle de la paroi de la thèque, celle-ci peut être également bouchée. Dans ce cas, la réparation se produit du côté interne de la paroi, où une mince membrane se forme qui ferme la perforation accidentelle. Cette lame est anhiste, sans aucune trace de structure fusellaire (texte: fig. 6).

### Disque basal et appendices rhizoïdaux

Parmi les Dendroïdea de notre collection quelques *Dendrograptus* seulement conservent la partie basilaire du rhabdosome. Les rhabdosomes âgés de nos *Dendrograptus*

étaient attachés au support au moyen d'une épaisse expansion discoïdale, à bords déchiquetés (pl. VI, fig. 5). Les coupes microscopiques de cette expansion font voir qu'elle est formée uniquement par des lames de tissu cortical, prolongeant directement celles qui recouvrent la partie basilaire du rhabdosome. L'épaississement du disque se faisait par l'adjonction de lames nouvelles à sa face externe. Plusieurs exemplaires de siculas et de rhabdosomes jeunes permettent de suivre le développement de cet organe d'attache (pl. I). La sicula la plus jeune observée, qui n'a encore que la partie inférieure de la métasicula, est encore dépourvue de disque basal et devait être attachée directement par son extrémité inférieure aplatie. Dans les siculas mûres il y a déjà en général, autour de l'extrémité inférieure, une très petite expansion annulaire déchiquetée. Cette expansion augmente à mesure du développement du rhabdosome. Mais, au centre du disque, l'extrémité de la sicula reste toujours à nu étant en contact direct avec le support.

Le fait que l'expansion basale de nos *Dendrograptus* est d'origine corticale auto-rise-t-il à la généralisation que toutes les formations basales des Dendroidea avaient exclusivement cette origine? J'étais incliné à l'admettre, mais après avoir examiné certains rhabdosomes de *Dictyonema* de Suède, appartenant aux collections de HOLM et de WIMAN, pourvus d'expansions raciniformes, je suis arrivé à la conclusion qu'il peut y avoir aussi d'autres structures, de signification morphologique et biologique différente.

WIMAN (68, p. 352, pl. XI, fig. 1 et 6—11; pl. XII, fig. 15—19 et 25) a décrit, il y a longtemps, un rhabdosome de *Dictyonema cavernosum* pourvu à sa base d'appendices rhizoïdaux irréguliers, creux, qui divergent de la base de la sicula. Sur un de ces rhizoïdes s'élevait une sorte de thèque en forme d'entonnoir, dont la cavité était en communication avec celle du rhizoïde et que WIMAN considérait comme la base d'un second rhabdosome qui a bourgeonné sur ce rhizoïde. Les coupes microtomiques, exécutées par WIMAN dans cet échantillon, n'ont pas élucidé d'une façon satisfaisante les relations entre la sicula et les rhizoïdes. Mais cette observation a posé la question fort importante, si les rhizoïdes peuvent produire des thèques et donner ainsi, par la voie asexuelle, origine à des rhabdosomes.

La possibilité d'un tel phénomène est admise aussi par HAHN (34, p. 149, pl. XXI, fig. 1 b), qui a décrit un rhabdosome de *Dictyonema flabelliforme* var. *conferta* ayant, à la base de la sicula, un gros rhizoïde pourvu d'un processus denticulé de l'aspect d'un jeune rhabdosome.

Plus récemment POULSEN (46) a décrit, sous le nom de *Synrhipidograptus nathorsti* POULSEN, un échantillon de Graptolithe consistant en 3 rhabdosomes, ayant l'aspect de *Dendrograptus*, attachés tous à un long stolon rectiligne. L'échantillon étant aplati, les relations entre la partie initiale du rhabdosome et le stolon n'ont pas pu être établies. Suivant POULSEN, les rameaux de ces rhabdosomes se composent d'autothèques seulement et par conséquent la forme appartiendrait aux Dichograptidae.

Enfin, il y a quelques ans, BULMAN a décrit et figuré (16, p. 13, fig. 2) un rhabdosome de *Dictyonema cotyledon*, préparé par HOLM, pourvu d'un système de longs rhizoïdes, très irréguliers et déchiquetés. Selon les mots de cet auteur «the base of the rhabdosome (of which only one half is preserved) would appear to originate in several hydrothecae which arise independently from the stolon». Malheureusement, les relations exactes entre les thèques et les rhizoïdes de cet échantillon restent inconnues. Ayant eu l'occasion d'examiner moi-même cet échantillon, assez mal conservé et qui ne semble pas se prêter à l'exécution des coupes microtomiques, j'ai pu faire néanmoins une observation qui jette une lumière nouvelle sur le problème. J'ai remarqué notamment que le

long de ses rhizoïdes courent de fins filaments tubiformes ayant tous les caractères de stolons, tels que nous les avons décrits à l'intérieur des stolothèques des Dendroïdea. Leur diamètre oscille entre 25 et 50  $\mu$ , c'est-à-dire à peu près dans les mêmes limites que celles des stolons contenus dans les stolothèques. Ces stolons, très crispés et tordus, surtout probablement à cause du dessèchement de l'échantillon, ne sont pas contenus à l'intérieur des rhizoïdes, qui semblent du reste consister en bandes chitineuses pleines, mais restent à nu, adhérant le plus souvent à la surface inférieure des rhizoïdes. Quoiqu'il en soit de leur origine et de leur relation avec les rhizoïdes, ce qui n'est pas possible d'établir sur cet échantillon, leur présence fait mieux comprendre le phénomène de bourgeonnement de plusieurs thèques indépendantes sur ces rhizoïdes. Ici, comme dans le cas d'un rhabdosome se développant à partir d'une sicula, ce sont les stolons qui donnent, selon toute probabilité, origine aux thèques. La provenance des stolons dans les rhizoïdes basaux d'un rhabdosome est un problème difficile à résoudre sans une minutieuse étude des échantillons bien conservés, se prêtant à l'exécution des coupes microtomiques. Mais il me semble, qu'en présence des faits ici signalés, on est forcé d'admettre que le stolon, qui prend origine dans la sicula, peut produire, en outre de thèques dont se compose le rhabdosome appuyé sur cette sicula, également des stolons, qui par une voie inconnue, peut être par le fond résorbé de la sicula, pénètrent dans le système des rhizoïdes et y donnent origine à des rhabdosomes secondaires.

J'ajouterai que des rhizoïdes (pourvus peut être aussi de stolons) peuvent se développer non seulement à la base de la sicula, mais également sur les branches du rhabdosome. En 1902 WIMAN a décrit et figuré un morceau de rhabdosome de *Dictionema pellatum* WIM. (69, pl. VIII, fig. 10), sur lequel serait fixé, selon cet auteur, un tube contourné de ver. Ayant examiné l'échantillon en question je me suis persuadé qu'il y sagit non pas d'un tube de ver, mais d'un tube rhizoïdal qui bourgeonne sur la face antiaperturifère d'un rameau. Ce tube, ayant, au point où il bourgeonne, un diamètre à peu près égal à celui du rameau, grossit progressivement et atteint à son extrémité cassée un diamètre environ deux fois plus grand. Ses parois sont lisses, moyennement épaisses. Sa cavité est vide. La signification de cet appendice reste incertaine.

J'attirerai enfin l'attention sur un échantillon d'*Acanthograptus czarnockii* n. sp., décrit dans la seconde partie du présent mémoire (p. 138 et pl. XV, fig. 2). Il y s'agit de la partie initiale d'un rhabdosome qui se développe non pas à partir d'une sicula, mais procède d'une stolothèque associée à une autothèque, enracinées l'une et l'autre, selon toute probabilité, sur un organe rhizoïdal.

Dans la lumière des observations, encore très fragmentaires et imparfaites, dont nous disposons aujourd'hui, on peut conclure, qu'en outre des expansions basales et des rhizoïdes d'origine purement corticale, il peut y avoir d'autres formations analogues, dans lesquelles interviennent cependant les stolons. Ces stolons procèdent sans doute des stolons intrathécaux du rhabdosome, mais leur origine exacte et la façon comment ils sortent à l'extérieur des stolothèques nous sont inconnues. Il est probable que c'est seulement cette seconde catégorie de rhizoïdes, munis de stolons, qui est susceptible de produire par bourgeonnement des thèques et éventuellement des rhabdosomes secondaires. Tels organes rhizoïdaux pourvus de stolons sont comparables à la thécorhize du rhabdosome des Tuboïdea (voir la description de ce groupe dans la partie systématique). Le problème est fort intéressant et mériterait une étude spéciale, mais pour l'élucider bien on aurait besoin d'échantillons présentant différents stades de développement des organes dont il est question.

## Caractères de la substance graptolithique

N'ayant entrepris aucune investigation spéciale sur les propriétés chimiques et physiques de la substance dont est composé le test des Graptolithes, je me limiterai à faire quelques observations de caractère général.

Personne n'a exécuté jusqu'ici une analyse quantitative complète de la substance graptolithique qu'on qualifie en général de chitine. D'après les essais chimiques qu'ont fait exécuter HOLM et WIMAN (69, p. 189), le rapport entre le carbone et l'azote dans la substance graptolithique est d'environ 15:1 et 20:1, tandis que dans la chitine il est de 7:1. Néanmoins les essais chimiques qualitatifs exécutés par KRAFT (40, p. 216—221) ont conduit cet auteur à la conclusion qu'il y s'agit effectivement de la chitine. On sait cependant que ce qu'on nomme «chitine» chez différents Invertébrés n'est pas toujours un composé chimique identique. On doit parler plutôt de «groupe de chitine», car il est tout-à-fait probable que dans chaque grand groupe naturel d'animaux la composition de cette chitine est un peu différente. Seule une analyse chimique quantitative est susceptible d'établir dans chaque cas la nature exacte de cette substance.

En ce qui concerne la substance graptolithique, il serait très intéressant de pouvoir comparer sa composition chimique avec celle des substances qualifiées également de chitine, que produisent actuellement les animaux avec lesquels on compare habituellement les Graptolithes, c'est-à-dire les Hydrozoaires, les Bryozoaires et les Ptérobranches.

Pour obtenir des résultats satisfaisants avec les Graptolithes, on aurait besoin d'échantillons ayant subi la moindre diagenèse possible. A ce point de vue nos matériaux sont certainement supérieurs à la plupart d'autres connus, mais la quantité dont nous en disposons est trop petite pour qu'on puisse entreprendre des investigations chimiques.

Quoique la chitine des Graptolithes a souvent l'aspect très frais et conserve parfois les plus fins détails structuraux, elle a dû néanmoins subir toujours un changement sinon chimique du moins physique.

Il n'est pas rare de trouver des rhabdosomes primitivement droits devenus fortement arqués, contournés ou même tortillés dans tous les sens, sans être cassés. Cependant quand on essaye de courber un échantillon isolé de la roche, on le casse, sans arriver en général à le fléchir sensiblement. Il est donc évident que la substance a perdu avec le temps sa flexibilité primitive. Mais elle en conserve toujours un certain degré. Ainsi les parties les plus minces des échantillons, encore dépourvus de cortex, comme le sont par ex. les languettes des thèques terminales ou des fragments des parois, se laissent fléchir à angle droit ou même plus, sans se casser. Et ce qui est plus surprenant encore, c'est ce qu'ils reprennent en général aussitôt leur forme, manifestant ainsi une assez grande élasticité. Mais si on laisse à sec les parties terminales, très minces des rameaux, elles subissent en général un aplatissement et ne reprennent plus leur forme primitive, même si on les remet dans le liquide.

Il est donc tout-à-fait probable que la chitine des Graptolithes vivants était non seulement très flexible, mais également très élastique. C'est de cette façon seulement que s'explique le fait que les rhabdosomes de certains Graptolithes, en particulier des Dichograptidae, ont pu conserver à peu près constants les angles entre les branches et, d'une façon générale, le fait que dans un sédiment qui n'a pas subi d'actions mécaniques, les rhabdosomes déformés *post mortem* sont relativement peu nombreux.

Le fait que les rhabdosomes de certains Graptolithes (*Monograptus*, *Hallograptus*) pouvaient atteindre près de 1 m de longueur tout en étant très minces, implique aussi une grande élasticité. Dans le même sens parle le fait que les némas, si fins en général, pouvaient soutenir — selon toute probabilité en position suspendue — des rhabdosomes, parfois très grands et fortement ramifiés. La résistance des némas devait être particulièrement grande.

Je crois que les propriétés physiques de la chitine graptolithique ne devaient pas se distinguer sensiblement de celles qui caractérisent la chitine des Ptérobranches actuels, car leur structure est dans les deux groupes essentiellement la même (voir p. 68). Les tubes de *Rhabdopleura*, construits de façon analogue aux thèques des Graptolithes, sont doués d'une très grande élasticité. Ils se laissent courber fortement et replier sur eux mêmes, sans se casser et reprennent aussitôt leur forme primitive. Cependant il est probable que chez les Graptolithes la chitine, tout en étant aussi élastique que celle des Ptérobranches, était beaucoup plus rigide. Grâce à leur grande rigidité, les rhabdosomes pouvaient conserver leur forme et les rameaux des formes multibranches des angles constants.

Si les rhabdosomes des Graptolithes étaient aussi élastiques que le sont les tubes de *Rhabdopleura*, ils pouvaient résister très bien dans des eaux mouvementées, sans qu'il soit nécessaire d'admettre, comme on le fait assez généralement, que les Graptolithes vivaient exclusivement dans des eaux très tranquilles.

La couleur primitive de la chitine graptolithique devait être à l'état de vie beaucoup moins foncée qu'elle l'est dans la plupart des échantillons fossilisés. La teinte noire ou noirâtre qu'on observe communément est due probablement à une bituminisation ou carbonisation plus ou moins avancée des couches corticales. Néanmoins ces dernières devaient être déjà à l'état de vie d'un brun beaucoup plus foncé que le tissu fusellaire. La couleur, l'aspect de la surface, mat ou luisant, le degré de transparence pour une même épaisseur du test, varient beaucoup suivant les échantillons et aussi suivant les espèces. Il est probable que ces différences reflètent, en partie au moins, celles qui existaient déjà à l'état de vie.

## COMPARAISON DES DENDROIDEA AVEC LES GRAPTOLOIDEA

### Aspect général et structure du rhabdosome

Les différences entre les rhabdosomes typiques des Dendroidea et des Graptoloidea sont si nettes que depuis longtemps on opposait d'une façon plus ou moins accentuée les uns aux autres. HALL, en créant en 1852 le genre *Dictyonema* (cité d'après ELLES & WOOD, 29, p. XXXIV) insista sur la nature spéciale de cette forme vis-à-vis des Graptolithes typiques, ainsi que sur sa ressemblance avec le Bryozoaire *Fenestella*, mais il conclut que «they have the appearance and texture of Graptolithes, to which they are doubtless closely allied». Des remarques analogues ont été faites en 1863 par SALTER (ELLES & WOOD, 29, p. XLV). HALL fut aussi le premier (ELLES & WOOD, 29, pp. XLVII—XLVIII) à réunir en 1863 dans un groupe spécial les quelques genres dendroïdes connus en ce temps, qu'il opposait au groupe des Graptolithes typiques. NICHOLSON introduisit pour ce groupe en 1872 (ELLES & WOOD, 29, p. LXXVI), le nom de Dendroidea. Quoique DAMES (ELLES & WOOD, 29, p. LXXX) a mis en évidence, en 1873,

la similitude de la structure de *Dictyonema* et celle des Graptolithes typiques, ZITTEL (70, p. 289) la séparait encore de ceux-ci et la plaçait entre les Campanulaires.

Les anciens auteurs, en opposant les Dendroidea aux Graptoloidea, prenaient en considération presque uniquement l'aspect général du rhabdosome. Chez les premiers il était abondamment et souvent irrégulièrement ramifié et pourvu souvent de solides organes d'attache, en forme d'expansions basales, chez les seconds, il consistait le plus souvent en branches peu nombreuses, très régulièrement disposées et était en général pourvu d'un organe d'attache filiforme, le néma. HOLM (36) démontra en 1890 qu'il y avait une différence plus profonde, car les rameaux du rhabdosome des Dendroidea étaient composées de deux catégories de thèques, tandis qu'ils n'en contenaient qu'une seule chez les Graptoloidea.

Les différences se sont montrées encore plus profondes quand WIMAN (66) a mis en évidence la complexité de la structure interne des branches chez les Dendroidea et le mode très spécial de bourgeonnement de leurs thèques. Aujourd'hui que la morphologie des représentants typiques de ces deux groupes, de même que leur développement ontogénétique nous sont assez bien connus, il est possible de se rendre mieux compte de leurs similitudes et de leurs différences.

Certains caractères qui peuvent être regardés comme les plus typiques des Graptolithes en général sont communs aux deux groupes. Parmi ceux-ci il faut signaler en premier lieu la structure très spéciale du test, qui est construit dans les deux cas de chitine de couleur jaune-brunâtre, différenciée en deux tissus: le tissu fusellaire et le tissu cortical. La structure fort spéciale du tissu fusellaire se retrouve avec tous ses détails dans les deux groupes.

En second lieu, comme un caractère unissant étroitement ces deux groupes, il faut placer les premiers stades de leur développement ontogénétique. Dans l'un et l'autre groupe, le rhabdosome commence par une sicula ayant les mêmes traits essentiels de structure.

Enfin les thèques principales ou autothèques des Dendroidea ont souvent une conformation tout-à-fait semblable aux thèques uniformes des Graptoloidea.

La conformation différente du rhabdosome dans les deux groupes, caractère distinctif mis au premier plan par les premiers auteurs, n'a qu'une valeur tout-à-fait secondaire, puisque on connaît aujourd'hui des Graptoloidea ayant comme les Dendroidea des rhabdosomes très ramifiés et à rameaux irrégulièrement disposés. L'organe d'attache filiforme, le néma, n'est pas non plus un caractère exclusif des Graptoloidea, puisque il se présente parfois aussi chez les Dendroidea, du moins chez *Dictyonema flabelliforme*.

La différence essentielle entre les deux groupes consiste dans le fait, que chez les Dendroidea les thèques sont polymorphes et chez les Graptoloidea elles sont toutes d'un seul type. A cela il faut ajouter aussi la présence chez les Dendroidea d'un système de stolons internes et son absence chez les Graptoloidea.

La composition thécale si différente de deux groupes, tout en les opposant franchement l'un à l'autre, ne semble pas constituer cependant une barrière infranchissable. *Clonograptus* et *Bryograptus*, rangés parmi les Graptoloidea, parce que leurs rhabdosomes sont pourvus d'un néma et se rapprochent étroitement par leur développement aux rhabdosomes des représentants les plus primitifs (Dichograptidae) de ce groupe, sont pourvus, suivant STUBBLEFIELD (60), de bithèques, distribuées de la même manière qu'elles le sont chez les Dendroidea. Il est bien possible que ces formes sont pourvus

aussi de stolons chitinisés. Cependant la plupart des espèces de ces genres paraissent être dépourvues de bithèques (BULMAN, 17, pp. 83—84). BULMAN (17, pp. 66—72) suppose que les différents Dichograptidae multibranches sont des descendants directs de *Clonograptus*.

Évidemment, dans l'hypothèse généralement admise de la descendance directe des Graptoloidea à partir des Dendroidea, il faut admettre des changements morphologiques assez importants, notamment la suppression totale des bithèques, une transformation de stolothèques et enfin la suppression ou plutôt la non-chitinisation des stolons. Tous ces changements auraient dû être assez rapides, car on ne connaît presque pas jusqu'ici des formes qui réaliseraient des étapes intermédiaires entre ces deux types morphologiques. Il est vrai que la structure détaillée des premiers Graptoloidea, c'est-à-dire des Dichograptidae multibranches, nous est très peu connue et il n'est pas exclu que parmi ceux-ci il y a des formes réalisant une structure intermédiaire. D'autre part, BULMAN (17, p. 46) a décrit des rhabdosomes d'un représentant des Graptoloidea, préparés par HOLM et attribuables probablement aux Dichograptidae monobranches du genre *Azygograptus*, qui présentent souvent une bithèque à côté de la première autothèque et parfois encore une seconde, à un niveau variable. Il semble donc y avoir une indication de la descendance dendroïde de ce représentant des Graptoloidea. En ce qui concerne les stolothèques, BULMAN (11, No 8, p. 28; 16, 28 A No. 17, p. 71 et 18, pp. 21—28) a exprimé l'opinion que la partie proximale des thèques des Graptoloidea est homologue à la stolothèque des Dendroidea et qu'elle y devait jouer le même rôle, c'est-à-dire qu'elle contenait probablement un cordon cœnosarcal ou stolon, lequel donnait origine d'un côté au zoïde proprement dit et de l'autre à un nouveau segment de ce cordon. La différence entre ces deux types de Graptolithes en ce qui concerne les stolothèques et les stolons, consisterait donc seulement en ce, que 1<sup>o</sup> les stolothèques des Graptoloidea ont subi une réduction sensible en comparaison avec celles des Dendroidea et leur individualité est devenue moins nette et 2<sup>o</sup> que leurs stolons auraient perdu le pouvoir de chitinisation et par conséquent ne se conserveraient plus à l'état fossile.

### Développement ontogénétique

(Texte: fig. 7a et 7b)

L'unique genre des Dendroidea dont la sicula est connue d'une façon satisfaisante est le *Dendrograptus* dont nous avons décrit plus bas le développement (pp. 19—22). Les siculas des Graptoloidea du groupe des Dichograptidae sont encore imparfaitement étudiées. On n'en a donné jusqu'ici que deux représentations avec quelques détails de la structure des parois: une due à HOLM (37, p. 332, pl. 11, fig. 3) et correspondant à *Didymograptus minutus* TÖRNQ. et une autre due à WIMAN (66, pl. 9, fig. 6 et notre figure 7, D), attribuable à un *Didymograptus* spécifiquement indéterminé. Par contre, les siculas des Graptoloidea typiques ont été étudiées dans plusieurs genres, souvent d'une façon très détaillée.

La sicula de *Dendrograptus*, et probablement de tous les Dendroidea à l'exception de *Dictyonema flabelliforme*, se distingue de la sicula des Graptoloidea par sa forme et son mode d'attache. Chez *Dendrograptus* la sicula est subconique, a bout proximal tronqué par une surface d'attache, tandis que chez *Dictyonema flabelliforme* et chez les Graptoloidea, elle est conique, à extrémité proximale pointue, prolongée par le néma. Il est à admettre que cette différence est le corollaire direct du mode différent de vie: dans

le premier, la sicula devait se fixer solidement sur un support, tournant son aperture vers le haut; dans le second, elle devait se suspendre au moyen du néma, tournant l'aperture vers le bas.

Les dimensions de la sicula chez *Dendrograptus* semblent être sujettes à d'assez grandes variations dans les limites de l'espèce, puisque nous avons observé chez *Dendrograptus communis* n. sp. des oscillations entre 870 et 1875  $\mu$  et chez *Dendrograptus cofeatus* n. sp. entre 610 et 980  $\mu$ .

Chez les représentants des Graptoloidea les variations individuelles semblent être moindres, mais les variations dans les limites d'un genre sont souvent très grandes. Ainsi, suivant les données contenues dans l'ouvrage de ELLES et WOOD (29) la sicula atteint une longueur de 800 à 4000  $\mu$  chez *Didymograptus*, de 1500 à 2300  $\mu$  chez *Tetragraptus*, de 900 à 1700  $\mu$  chez *Azygograptus*, de 1200 à 2000  $\mu$  chez *Leptograptus*, de 600 à 3000  $\mu$  chez *Dicellograptus*, de 500 à 3000  $\mu$  chez *Climacograptus* et de 1200 à 5000  $\mu$  chez *Monograptus*. Les plus grandes siculas signalées par ELLES et WOOD furent celles de *Monograptus acinaces* et *Monograptus gregarius*, atteignant environ 5000  $\mu$  de longueur. Une sicula aussi grande a été observée également par BULMAN (13, p. 24) chez *Isograptus gibberulus*. En faisant une revue des données numériques contenues dans l'ouvrage de ELLES et WOOD, on peut constater que le plus souvent il existe une relation entre la longueur de la sicula et la longueur du rhabdosome, en ce sens qu'aux grandes siculas correspondent des longs rhabdosomes et inversement. Mais les exceptions à cette règle ne semblent pas être rares, pour ne signaler que le cas de *Monograptus gregarius*, dont la sicula atteint 5000  $\mu$  pour un rhabdosome n'ayant que 3 cm de longueur. D'autre part, il ne semble y avoir aucune corrélation entre la taille de la sicula et celle des thèques.

Les recherches de WIMAN, complétées plus récemment par celles de KRAFT (40), de COX (22) et de EISENACK (25), ont démontré que la sicula des Graptolithes n'est pas une construction homogène, mais se compose de deux parties, construites d'une manière bien différente: la partie proximale ou la prosicula et la partie distale ou la métasicula. Les parois de l'une et de l'autre ont une structure distincte et la limite entre les deux est si marquée, qu'il faut admettre qu'au passage d'un stade à l'autre du développement il y a eu lieu un important changement anatomique des parties molles. La longueur de la prosicula par rapport à celle de la métasicula ne correspond pas à une valeur fixe, il semble y avoir d'assez grandes oscillations dans une espèce donnée. Chez *Dendrograptus communis* la relation entre ces deux parties varie de 1:1 à 1:2,5. Le plus souvent la longueur de la prosicula est à celle de la métasicula comme 1:2.

La prosicula de *Dendrograptus*, et probablement aussi de tous les autres Dendroidea typiques, est construite essentiellement de la même manière que la prosicula des Graptoloidea. Dans les uns comme dans les autres, la paroi est marquée d'une mince ligne hélicoïdale qui court de sa base à sa limite avec la métasicula. Chez *Dendrograptus*, tout comme chez *Orthograptus* et *Monograptus* étudiés par KRAFT, cette ligne s'enroule, suivant les individus d'une même espèce, tantôt vers la droite, tantôt vers la gauche. La ligne hélicoïdale constitue un élément asymétrique de la prosicula.

La prosicula de *Dendrograptus* ne se distingue pas de la prosicula jeune des Graptoloidea que par sa forme plus cylindrique et par la troncature de sa base. Mais tandis que chez *Dendrograptus* le développement de la prosicula s'arrête à ce stade, chez les Graptoloidea un élément nouveau s'y ajoute. Sur la paroi de la prosicula font apparition des lignes longitudinales («Längsverstärkungsleisten» de KRAFT) qui, en commençant par son bord apertural, se continuent sur une étendue variable, les plus longues atteig-

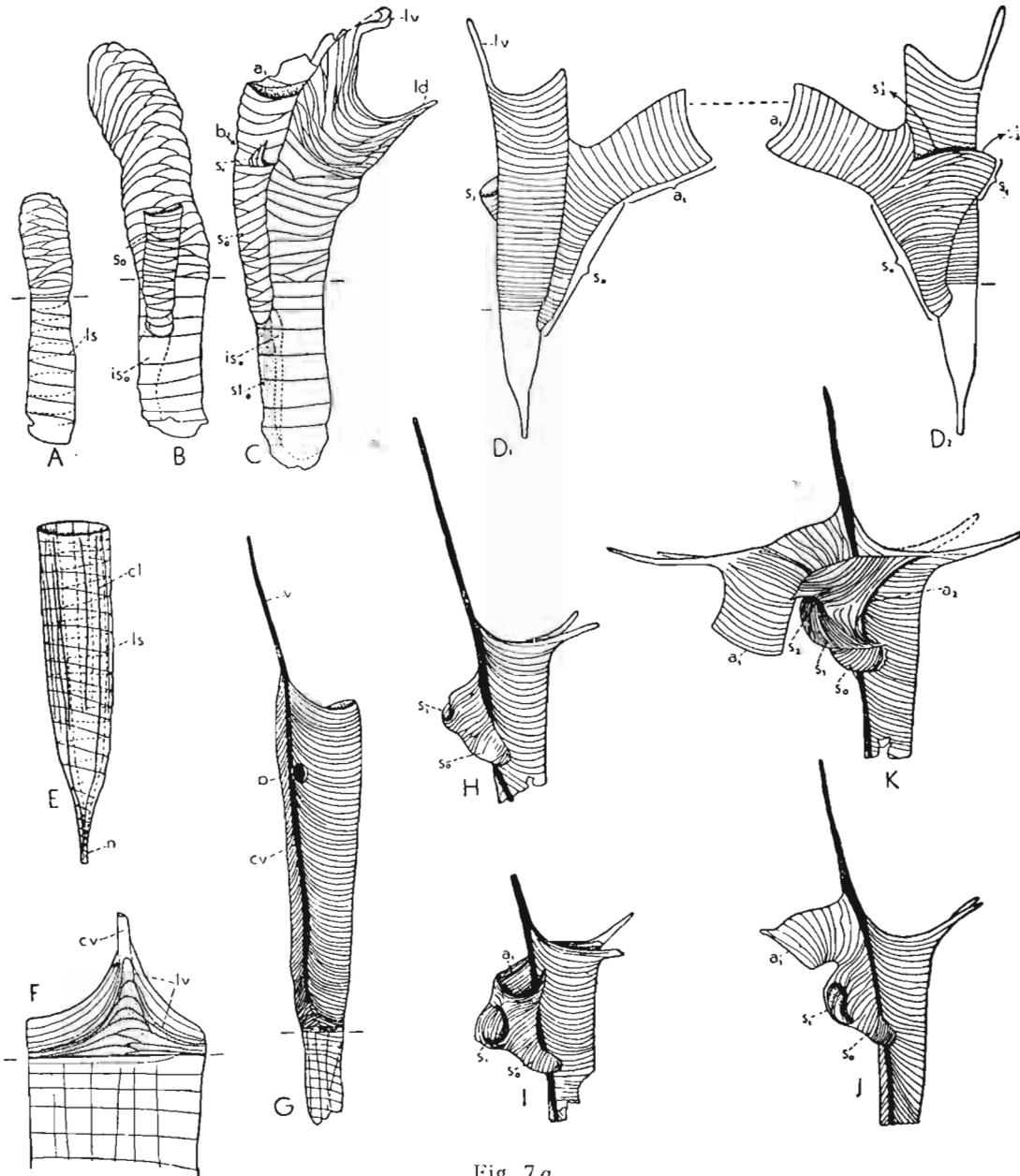


Fig. 7a.

nent le néma et se continuent dans celui-ci. Suivant KRAFT (40, p. 225) ces lignes se formeraient à la surface interne de la paroi de la prosicula. Or l'examen des prosiculas de *Monograptus roemeri* BARR., extraites du calcaire de Vyskočilka (Bohême), m'a persuadé qu'elles sont placées à la surface externe de la paroi et que les principales d'entre elles se continuent à la surface externe du néma. Les coupes transversales du sommet de la sicula de *Monograptus dubius*, exécutées par Cox (25, p. 432, fig. 1, G, No. 244) semblent indiquer aussi qu'il y s'agit des côtes externes. Il est donc presque certain que ces côtes longitudinales renforçant les parois de la prosicula sont constituées par le tissu cortical.

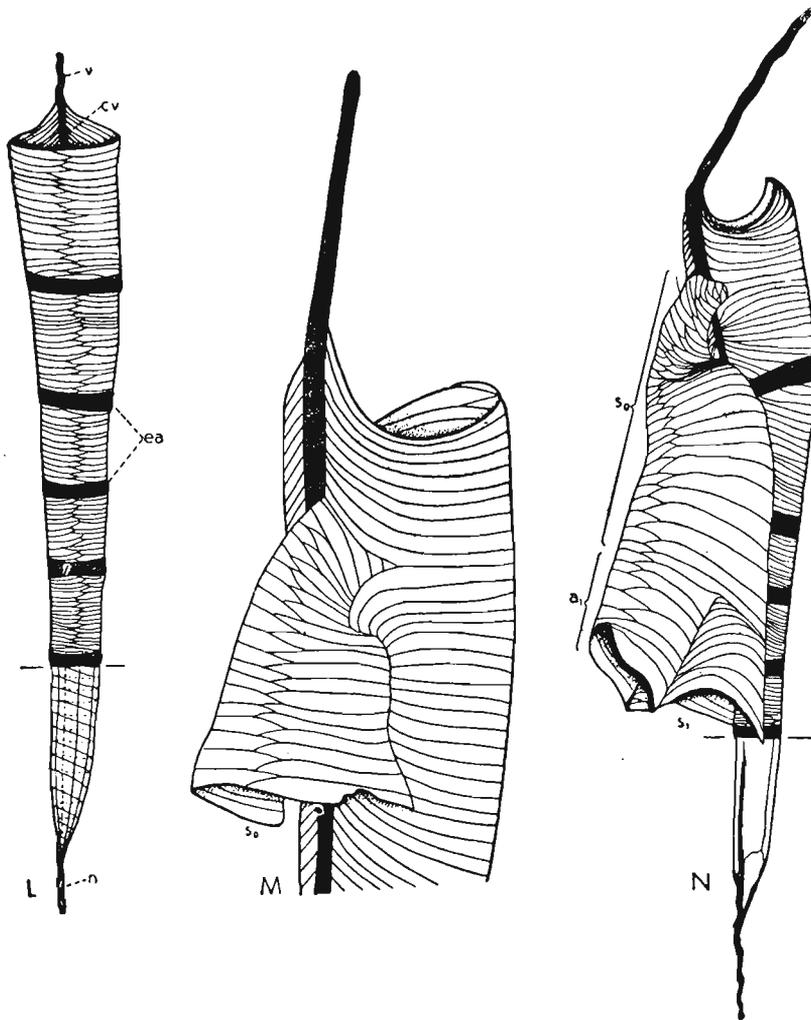


Fig. 7b.

Siculas et premiers stades du bourgeonnement des représentants de principaux groupes des Dendroidea et des Graptoloidea, interprétés dans la lumière de la morphologie de *Dendrograptus*. Fig. E  $\times 80$ , fig. F  $\times 116$ , toutes les autres  $\times 40$ . A, B et C *Dendrograptus communis* n. sp. D<sub>1</sub> et D<sub>2</sub> *Didymograptus* sp. (d'après WIMAN, 66, pl. 9, fig. 6), E—K *Diplograptus (Orthograptus) gracilis* (ROEMER) (d'après KRAFT, 40), L—N *Monograptus* sp. (L et N d'après KRAFT, 40; M d'après WIMAN, 65, pl. 7, fig. 1). La limite entre la prosicula et la mélasicula est marquée de traits horizontaux.

a autothèques, b bithèques, c côtes longitudinales de la prosicula, cv côte virgellaire de la mélasicula, ea épaisissements annulaires de la mélasicula, is<sub>0</sub> partie de la stolothèque siculaire comprise dans la prosicula, l<sub>d</sub> lèvres dorsale, l<sub>v</sub> lèvres ventrale. ls ligne spirale (hélicoïdale) de la prosicula, n néma, p porus, s<sub>0</sub> stolothèque siculaire, s<sub>1</sub>, s<sub>2</sub> stolothèques de deux premières générations, sl<sub>0</sub> stolon de la stolothèque siculaire, v virgella.

Quant à la ligne hélicoïdale, il est possible qu'elle représente aussi une structure limitée à la surface externe de la paroi, puisque elle se continue également sur le néma, à mesure que celui-ci s'allonge.

La fine striation du test parallèle à la ligne hélicoïdale, observée par KRAFT sur les prosiculas de *Diplograptus* et de *Monograptus* et par EISENACK sur celles d'*Archiretioletes*, est visible également sur la prosicula de *Dendrograptus*, mais elle y est très faiblement marquée.

La métasicula, dans tous les cas étudiés, est construite de sa base à son ouverture par des fusellus. Chez *Dendrograptus*, dans la partie basilaire de la métasicula les fusellus sont disposés d'une façon plus ou moins désordonnée, leurs sutures obliques étant distribuées d'abord sur toute la périphérie. A ce stade il n'y donc encore aucune symétrie. Ce n'est qu'un peu plus haut que les fusellus se disposent progressivement à gauche et à droite d'un plan de symétrie bilatérale de la sicula. Dans ce plan se constituent deux sutures en zigzag opposées, dont l'une, en général la plus régulière, correspond à la face appelée la ventrale,<sup>1</sup> caractérisée par la présence de la languette aperturale, et l'autre, en général la moins régulière, correspond à la face dorsale.

La métasicula des Graptoloidea primitifs, les Dichograptidae, ne semblent pas se distinguer en rien d'essentiel de celle des Dendroidea. Il est vrai que sa structure intime nous est encore très peu connue. On ne trouve là-dessus que quelques données succinctes chez HOLM (37, p. 333, pl. 11, fig. 3) et chez WIMAN (66, pl. 9, fig. 6), concernant le genre *Didymograptus* et chez STUBBLEFIELD (60, p. 273—274, fig. 2), concernant le genre *Bryograptus*.

Par contre, la métasicula des Graptoloidea plus évolués présente certaines différences caractéristiques. La métasicula de *Diplograptus* montre dans sa partie inférieure une disposition des fusellus semblable à celle signalée chez *Dendrograptus*, c'est-à-dire avec les deux sutures en zigzag. Mais tandis que chez *Dendrograptus* les fusellus ont tout d'abord une disposition désordonnée et les sutures en zigzag ne se constituent nettement qu'à une certaine hauteur au-dessus de la limite avec la prosicula, chez *Diplograptus* (*Orthograptus*) la disposition des fusellus est ordonnée dès le commencement et les sutures en zigzag sont nettes dès la base de la métasicula. A la face dorsale de la métasicula de *Diplograptus* la suture se continue sans aucune modification sensible jusqu'au bord péristomal de la métasicula, tout comme chez *Dendrograptus*. A sa face ventrale (texte: fig. 7, F), par contre, cette suture subit, à une petite hauteur au-dessus de la base de la métasicula, une modification: les fusellus s'y infléchissent fortement dans la direction de l'ouverture, s'étirent suivant la ligne médiane et, en s'y fusionnant, forment une côte de chitine épaissie, qui se continue jusqu'à l'ouverture et s'y prolonge en un appendice spiniforme libre, souvent très long, la *virgella*.<sup>2</sup>

Il est évident, à mon avis, que la *virgella* n'est autre chose qu'une modification spéciale de la languette. Dans le développement de la métasicula de *Diplograptus* (KRAFT, 40, pl. 6, fig. 6—8 et pl. 8, fig. 3 et notre fig. 7, F) et de *Climacograptus* (COX,

<sup>1</sup> KRAFT (40, p. 226) et avec lui EISENACK (25, p. 76) ont employé les termes de ventral et dorsal dans un sens inverse à ce qui est généralement admis.

<sup>2</sup> TÖRNQVIST (61, p. 4) a introduit le nom de *virgella* pour désigner, selon ses paroles, «...a special filiform rodlike organ which originates on the prolific side of the sicula». Il me semble donc que dans son intention ce nom devait être appliqué à l'ensemble de l'organe, c'est à dire à sa partie incluse sous forme d'une côte dans la paroi ventrale de la métasicula, aussi bien qu'à sa partie qui, s'étend librement, comme une épine, au bord du péristome. Néanmoins, dans la suite, le nom de *virgella* a été employé, surtout par les auteurs anglais, dans un sens plus restreint, notamment pour désigner le processus spiniforme seul. A l'opinion de BULMAN (*in litt.*) telle devait être l'intention de TÖRNQVIST. Je pense que tout en réservant, conformément à la pratique courante, le nom de *virgella* au processus spiniforme, il est bon d'introduire un terme spécial pour désigner la partie de cet organe incluse dans la paroi. On peut appeler cette dernière la *côte virgellaire*. On emploie aussi parfois au lieu de *virgella* le nom d'épine ou de processus apertural. Mais comme l'ouverture de la métasicula de certains Graptoloidea porte plus d'une épine, BULMAN (11, p. 4, 5) a proposé, avec raison, d'appliquer ce dernier nom seulement aux épines autres que la *virgella*.

22, pl. 5, fig. 7, 9, 10, 12 et 15 et BULMAN, 12, p. 6, fig. 3), la virgella est précédée par une courte languette, mais celle-ci s'étire rapidement et se transforme en un épais processus spiniforme qui, à mesure de l'accroissement de la métasicula en longueur, est inclus dans sa paroi sous forme de côte virgellaire, tandis que sa projection libre forme la virgella proprement dite.

Il est curieux de noter que dans certaines formes plus évoluées des Graptoloidea, il y a une tendance à éliminer la virgella. Ainsi KRAFT (40, p. 234) et après lui COX (22, pp. 423—426, fig. 8 a) ont constaté que chez *Monograptus* la virgella ne commence à se former qu'à un stade plus avancé du développement de la métasicula que chez *Diplograptus*.<sup>1</sup>

EISENACK (25, p. 72—73, pl. 4, fig. 9—13) a fait voir que chez *Archiretiolites* la virgella n'apparaît que beaucoup plus tard encore, et elle n'y est plus englobée sous forme d'une côte virgellaire dans la paroi, arrivant à former seulement le processus spiniforme. Donc, dans ce dernier cas, il y a une suture en zigzag ventrale dans toute la longueur de la paroi, tout comme dans la métasicula de *Dendrograptus*.

Dans la métasicula de *Monograptus*, décrite d'une façon détaillée pour la première fois par KRAFT (40, p. 234—235, fig. 3 et notre fig. 7, L), un caractère secondaire nouveau se présente: des épaississements sous forme de bandes annulaires régulièrement espacées. Le nombre et l'espacement de ces bandes transversales semblent varier beaucoup suivant les espèces et même suivant les individus d'une même espèce. KRAFT leur a appliqué le nom de «ceintures d'arrêt» («Stillstandsgürtel»), admettant qu'elles représentent des épaississements aperturaires formés aux stades d'arrêt d'accroissement en longueur. Mais je me suis persuadé, par l'examen des siculas de *Monograptus roemeri* pourvues de ces bandes, que celles-ci ont un parcours indépendant de celui des fusellus, coupant ces derniers sous des angles aigus. Du reste cela se voit nettement aussi sur le dessin donné par KRAFT (40, p. 237, p. 4). Elles n'ont donc rien à faire avec des épaississements aperturaires. Ce sont des épaississements formés à la surface externe de la paroi fusellaire par le tissu cortical.

Une autre différenciation assez fréquente de la sicula des Graptoloidea, qui ne semble pas se présenter chez les Dendroidea, consiste dans la formation au péristome d'excroissances spiniformes (*Diplograptus*) et aliformes (*Climacograptus*). Comme elles apparaissent aux stades tardifs du développement du rhabdosome, elles doivent être liées aux exigences de ce dernier plutôt que de la sicula.

Le bourgeonnement de la première thèque sur la sicula se produit d'une manière assez différente dans différents groupes des Graptolithes. Chez *Dendrograptus* la formation du premier bourgeon est précédée par l'apparition dans la paroi d'un orifice arrondi, le porus, d'environ 70  $\mu$  de diamètre, autour duquel commence à se construire ensuite la première thèque. Chez ce genre, et probablement aussi chez les autres Dendroidea, le porus se forme dans la paroi de la prosicula, dans

<sup>1</sup> Aux fig. 8 a et 9, p. 24 de Cox qui représentent la sicula, les fusellus de la partie inférieure de la métasicula, là où la côte virgellaire n'est pas encore développée, sont dessinés à la face ventrale sous forme de bandes continues, sans sutures obliques. Une telle structure m'étant paru improbable, j'ai prié M. le Dr. BULMAN de vouloir bien la vérifier. Ayant examiné l'échantillon de la fig. 8 a en lumière transmise, à un fort grossissement, M. le Dr. BULMAN m'a communiqué «...that on the virgella side, before appearance of the rod-like structure, the growth-lines do intersect along a zig-zag line as you expected, and that Cox's drawing is incorrect in this detail».

son tiers supérieur. Il coupe à l'emporte-pièce cette paroi, sans égard au parcours de la ligne hélicoïdale. Chez les Dichograptidae le porus doit se produire également dans la prosicula, tel est du moins le cas d'un *Didymograptus* (? *Didymograptus formosus* BULMAN) figuré par WIMAN (66, pl. 9, fig. 6) et dont je donne ici la reproduction (fig. 7, D). Mais dans cette forme le porus est situé beaucoup plus haut que chez *Dendrograptus*, tout près du bord supérieur de la prosicula. Chez *Isograptus gibberulus* (NICHOLSON) décrit par BULMAN (12, p. 24), le porus semble se produire également dans la paroi de la prosicula. La chose se passe autrement chez les Graptoloidea plus modernes: chez eux le porus se produit beaucoup plus haut, déjà dans la paroi de la métasicula. Chez les Diplograptidae et les Climacograptidae, le porus a le même aspect que chez *Dendrograptus*, c'est-à-dire que là aussi il coupe la paroi à l'emporte-pièce. Par contre, chez *Monograptus* et probablement aussi chez d'autres Graptoloidea de ce groupe, le porus au lieu de couper les fusellus est intercalé entre ceux-ci, grâce à leur inflexion vers le bas et vers le haut. Cela a été bien remarqué et illustré déjà par WIMAN (64, p. 115, pl. 7, fig. 1). Plus récemment KRAFT (40, p. 236, fig. 4) a fait la même observation, sans connaître probablement celle de WIMAN. Mais il pensait à tort que chez *Monograptus* il y a aussi une perforation («Durbruch») de la paroi. Or COX (22, p. 426—427) a montré depuis, sur l'exemple de *M. dubius* (Suess), que le porus y prend origine par inflexion des fusellus, sans qu'il ait une perforation. Cet auteur admet cependant que l'encoche formée par l'inflexion vers le bas des fusellus se transforme ensuite en un orifice, grâce à l'inflexion vers le haut des fusellus suivants, avant que la paroi du bourgeon commence à se construire. Or il me semble que les choses se passent un peu différemment, en ce sens que le bourgeon commence à construire ses parois aussitôt qu'une encoche soit formée dans le bord apertural et encore avant qu'elle se transforme en un orifice complet. Et c'est la raison pourquoi on n'a jamais trouvé une sicula de *Monograptus* ayant un porus, mais dépourvue encore de toute trace de bourgeon, cas si fréquent cependant chez *Diplograptus* et chez *Climacograptus*. On peut dire par conséquent que dans ce cas le bourgeonnement perforant est remplacé par un bourgeonnement apertural. Le bourgeon initial de *Monograptus* se ressemble en cela aux bourgeons stolothécaux des générations suivantes, qui eux aussi se forment chacun à partir d'une encoche dans le bord de l'aperture. Ainsi chez *Monograptus* il y a une accélération dans l'apparition du premier bourgeon, celui-ci commence à se former avant que le développement de la métasicula soit achevé. Il n'a donc plus besoin de perforer la paroi de la métasicula, mais pousse par dessus le bord libre de celle-ci. Les fusellus de la métasicula s'infléchissent autour du bourgeon et celui-ci commence à construire sa thèque avant même que sa base soit complètement entourée par les fusellus métasiculaires. Le développement d'*Archiretiolites regimontanus* EISENACK, décrit dernièrement par EISENACK (25), se fait suivant le même mode que celui de *Monograptus*.

Il semble y avoir eu lieu indépendamment dans différents phylums des Graptoloidea, une translation progressive du point d'apparition du bourgeon initial, de la prosicula à la métasicula et dans celle-ci de sa base vers son aperture.

La position du porus par rapport au plan de symétrie de la métasicula est chez *Dendrograptus* essentiellement la même que chez la majorité des Graptoloidea: celui-ci se forme près du plan de symétrie, mais un peu asymétriquement et toujours à la face ventrale («virgella side» des auteurs anglais). Il s'y perce, suivant les individus, à droite ou à gauche du plan de symétrie. Chez la plupart des Graptoloidea, la position du porus

a une fixité plus grande encore, dans ce sens que celui-ci est placé en règle générale à gauche du plan de symétrie.<sup>1</sup>

Mais il y a des exceptions à cette règle, dont certaines peuvent avoir le caractère d'aberrations individuelles, mais d'autres semblent être normales, caractéristiques de certaines formes. Comme une aberration individuelle on doit considérer la formation du porus à droite au lieu de gauche du plan de symétrie. Un tel cas a été signalé par BULMAN (12, p. 2) chez *Climacograptus typicalis* HALL. Par contre, l'apparition du porus du côté opposé à celui de la virgella, soit à la face dorsale de la sicula, chez *Didymograptus formosus*, décrit par BULMAN (17, p. 24) et chez *Didymograptus* (peut être de la même espèce), figuré par WIMAN (voir notre reproduction fig. 7, D), constitue probablement le trait particulier de ces espèces.

D'une façon générale, on peut dire que, lors de premiers stades de développement, les différences entre les Dendroidea et les Graptoloidea, de même qu'entre les différents groupes de ces derniers, sont relativement insignifiantes. Elles deviennent de plus en plus accentuées aux stades ultérieurs. Chez tous les Graptolithes, autour du porus, qu'il procède d'une perforation de la paroi ou de la formation d'une encoche dans le bord apertural, commence à se former un tube qu'on appelle le bourgeon initial (= notre stolothèque siculaire,  $s_0$ ). Ce tube est délimité des parois propres du côté ventral et latéralement, tandis que du côté dorsal il profite de la paroi de la sicula à laquelle il est attaché. La forme et la direction d'accroissement de ce bourgeon varient suivant les groupes.

Chez *Dendrograptus* le bourgeon initial prend la forme d'un tube à peu près droit, cylindrique qui se dirige droit vers l'extrémité aperturale de la métasicula. Chez les Graptoloidea le bourgeon initial est subconique, s'élargissant rapidement à mesure d'accroissement. Chez les Dichograptidae (fig. 7, D) il se dirige, comme chez *Dendrograptus*, vers l'extrémité aperturale. Chez la plupart d'autres Graptoloidea (fig. 7, H), par contre, le bourgeon est plus ou moins tordu et se dirige d'abord obliquement à droite du plan de symétrie, tournant ensuite son ouverture vers l'extrémité aperturale de la sicula. Chez les plus évolués enfin (*Monograptus*) (fig. 7, M et N), après avoir passé sur le côté droit de la côte virgellaire, il tourne aussitôt son ouverture dans la direction opposée à l'ouverture de la sicula.

Chez *Dendrograptus* le bourgeon initial est une stolothèque ( $s_0$ ), à l'intérieur de laquelle fait ensuite l'apparition le stolon. Sur ce stolon bourgeonnent 3 thèques (texte: fig. 1, D et fig. 7, C) qui s'implantent sur l'ouverture du bourgeon initial (stolothèque) d'une façon bien caractéristique: tandis que la médiane, correspondant à l'autothèque ( $a_1$ ), se développe dans le prolongement direct du bourgeon et sa paroi constitue la continuation de la paroi stolothécale, les deux latérales, dont une correspond à la bithèque ( $b_1$ ) et l'autre à la stolothèque ( $s_1$ ), se développent latéralement d'un côté et de l'autre du bord apertural du bourgeon. Chacune de ces dernières forme un système de fusellus

<sup>1</sup> D'habitude on oriente la sicula dans les illustrations avec l'ouverture dirigée vers le bas, car telle était probablement sa position naturelle, si on admet sa suspension au moyen du néma. Mais cela est inapplicable aux Dendroidea, dont la sicula se fixait au support avec son ouverture dirigée vers le haut. D'autre part, il est admis en morphologie de figurer les animaux avec leur extrémité antérieure dirigée vers le haut. C'est donc cette orientation que j'ai adoptée dans mes illustrations. J'appellerai toujours supérieure l'extrémité aperturale et inférieure — la basilaire. La face ventrale de la sicula est celle de la grande languette chez les Dendroidea et de la virgella chez les Graptoloidea. Les côtés droit et gauche se réfèrent à cette orientation. Dans ces conditions, les côtés droit et gauche ont la même position que celle qu'on leur assigne en orientant la sicula avec son ouverture dirigée vers le bas et sa face ventrale vers l'arrière.

indépendant du système stolothécal. De cette façon prend origine la première triade thécale. Dans la stolothèque de cette triade apparaît ensuite un segment du stolon (fig. 1,  $D_2$ ) qui bourgeonne, comme la stolothèque même, à l'extrémité du stolon du bourgeon initial (stolothèque  $s_0$ ).

Chez les Graptoloidea le bourgeon initial est dépourvu de stolon, mais sa position et son rôle dans le développement ultérieur ne laissent pas de doute sur son homologie avec la stolothèque siculaire de *Dendrograptus*. La différence consiste surtout dans le fait qu'il est dépourvu de stolon. Le bourgeonnement des thèques à partir du bourgeon initial est ici, comme chez *Dendrograptus*, du type apertural. Mais ici il n'y a pas de bithèques. Quant aux stolothèques elles persistent dans ce groupe, mais sous une forme assez modifiée. Il est clair en effet, comme l'a postulé pour la première fois BULMAN, qu'ici la partie basilaire de chaque thèque est homologue à la stolothèque et seule la partie distale correspond à l'autothèque. Il est vrai que cette partie basilaire est, tout comme le bourgeon initial, dépourvue de stolon. Mais les subtiles études comparatives de BULMAN ont fait voir, qu'il est absolument nécessaire d'admettre l'existence des stolons non chitinisés dans ce groupe. Cela est d'autant plus significatif que cet auteur ne savait pas de l'existence effective de stolons chez les Dendroidea ou du moins ne saisissait pas leur vraie nature. Le système stolonial hypothétique, représenté par BULMAN dans une série d'admirables diagrammes de différents Graptoloidea, correspond assez bien à ce qu'on pourrait s'imaginer maintenant, dans la lumière des faits que nous avons mis en évidence chez les Dendroidea. Si les stolons des Graptoloidea n'ont laissé aucune trace, ce que leurs parois ne devaient pas être chitinisées, comme elles le sont chez les Dendroidea.

L'étude du parcours des fusellus dans les thèques, faite malheureusement jusqu'ici dans quelques formes seulement, est susceptible de jeter une intéressante lumière sur les relations mutuelles des thèques et sur le mode de leur bourgeonnement. Ainsi chez *Diplograptus (Orthograptus) gracilis* (ROEMER), étudié par KRAFT (40, pl. VII, fig. 6—9 et nos fig. 7, II. I. J et K) et par BULMAN (11, p. 21—29), le bourgeon initial donne en réalité origine non pas à un seul bourgeon, mais à deux, dont un se développe dans sa continuation directe et l'autre prend origine dans une encoche latérale de son bord apertural. Le premier produit la première thèque qui correspond à la première autothèque chez *Dendrograptus*. Le second, qui apparaît d'une manière analogue à une stolothèque de *Dendrograptus*, doit représenter son homologue et devait renfermer un stolon sur lequel bourgeonnaient les thèques suivantes. Ce second bourgeon subit une torsion et son ouverture se divise en deux parties, dont une produit la seconde thèque ( $a_2$ ), qui se développe dans le prolongement du bourgeon, et l'autre un nouveau bourgeon, la seconde stolothèque, dont le développement est analogue à celui du premier. De cette façon la base de chaque thèque correspond à une stolothèque et produit toujours deux bourgeons: la thèque et la nouvelle stolothèque. Mais les trois premières stolothèques ( $s_0$ ,  $s_1$  et  $s_2$ ) sont ici très raccourcies (fig. 7, K) formant une sorte de nœud d'où divergent les trois premières thèques.

Dans le développement ultérieur du rhabdosome de *Diplograptus (Orthograptus) gracilis*, les parties stolothécales des thèques se placent près de l'axe du rhabdosome, alternativement d'un côté et de l'autre, tandis que les parties correspondantes aux thèques proprement dites se placent latéralement et alternent également dans les deux rangées. Tandis que les fusellus des thèques ont un parcours très régulier, ceux des stolothèques sont disposés plus ou moins irrégulièrement, s'engrenant à droite et à gauche

avec les fusellus des thèques. Leur ensemble forme le long de la partie médiane et de chaque côté du rhabdosome une bande fusellaire doucement flexueuse, signalée par BULMAN (11, pp. 27—29; 20, pp. 15—17). Cet auteur a bien compris la signification de cette bande, disant qu'elle doit correspondre aux stolothèques («budding individuals») modifiées. D'après lui elle marquerait la trace d'un cordon de cœnosarque, sur lequel bourgeonnaient les thèques (20, p. 15, fig. 1-b et 1-c). Je partage l'interprétation de BULMAN, avec cette réserve importante cependant qu'à la bande médiane du tissu fusellaire devait correspondre non pas un cordon de cœnosarque, mais une succession de segments stolonaux.

Chez *Monograptus* les choses se passent d'une façon analogue. L'inspection de la fig. 4, p. 237 de l'ouvrage de KRAFT (40), reproduite ici (fig. 7a, N), où sont marqués les fusellus, fait voir que le bourgeon initial, ici beaucoup plus long que chez *Diplograptus* et se développant dans une direction opposée, produit aussi par bourgeonnement apertural deux thèques. Une de celles-ci se développe dans la continuation directe du bourgeon — c'est la première thèque ( $a_1$ ). La seconde apparaît dans la partie de l'aperture du bourgeon située entre la première thèque et la paroi de la sicula; elle a un système de fusellus indépendant de celui du bourgeon et se sépare de la thèque par une cloison. Cette seconde thèque correspond à la stolothèque  $s_1$ , tandis que la seconde thèque proprement dite ne se développe que plus loin, dans sa continuation, ensemble avec la seconde stolothèque, et ainsi de suite, de façon tout-à-fait analogue à ce qui a lieu dans chaque branche d'un rhabdosome de *Didymograptus*.

Ainsi, en comparant les premiers stades du développement du rhabdosome dans différents groupes des Graptoloidea avec les stades correspondants de *Dendrograptus*, on peut constater que, malgré plusieurs différences, il y a des similitudes si grandes, qu'on peut assez facilement concevoir le passage d'un type de structure à l'autre.

## COMPARAISON DES GRAPTOLITHES AVEC D'AUTRES GROUPES D'ANIMAUX

La position taxonomique des Graptolithes constitue un problème débattu par de nombreux auteurs, depuis le moment qu'on a commencé à étudier ces animaux fossiles jusqu'à nos jours.

Si on fait abstraction des hypothèses anciennes, depuis longtemps abandonnées, d'après lesquelles les Graptolithes seraient des Plantes, des Éponges cornées ou des Céphalopodes, les groupes dans lesquelles on a essayé de ranger ces animaux, en s'appuyant sur des arguments sérieux, sont au nombre de 3 seulement, notamment: les Cœlentérés, les Ptérobranches et les Bryozoaires.

Il est à mentionner encore que suivant certains auteurs (NEUMAYR 1889, WIMAN 1895) c'est en vain qu'on s'efforce de ranger les Graptolithes dans des groupes d'animaux actuels, puisqu'ils représentent un groupe tout-à-fait indépendant, qui s'est éteint sans laisser des descendants. Ce point de vue ne peut être admis que dans un sens restreint, car à priori il est peu probable que les Graptolithes auraient constitué à eux seuls un groupe ayant la valeur d'un embranchement. Il y a beaucoup plus de chances qu'ils appartiennent à un de grands embranchements représentés encore dans la faune actuelle. Il est de lors important d'établir d'une façon solide quel est cet embranchement.

Comme les Graptolithes sont des animaux coloniaux et comme dans le mode de formation de leurs colonies s'expriment précisément plusieurs de leurs caractères les plus importants, il est naturel que tous les auteurs qui se sont occupés de leur position taxonomique les ont comparés seulement avec des animaux actuels coloniaux. La comparaison avec des animaux non coloniaux ne pourrait du reste être faite d'une façon utile que dans le cas si on connaissait, si superficiellement que ce soit, les animaux mêmes des Graptolithes.

Dans ce chapitre je veux passer en revue les principaux arguments ainsi que les contre-arguments qui se présentent pour ranger les Graptolithes dans un de trois groupes mentionnés, à savoir: les Cœlentérés, les Ptérobanches et les Bryozoaires. La comparaison des Graptolithes avec les Tuniciers, animaux également coloniaux et sécrétant des enveloppes cuticulaires, me paraît superflue, à cause des différences morphologiques très grandes et de la structure et la composition différentes de la substance (tunicine) dont sont formées leurs enveloppes.

Il faut remarquer que dans ce domaine une théorie pour être vraisemblable doit être applicable à toutes les formes et toutes les structures qui se présentent chez les Graptolithes et non pas seulement à quelque groupe ou quelque structure particulière. Le fait que tous les animaux coloniaux présentent plusieurs traits de ressemblance — dû à la convergence physiologique et morphologique — rend la comparaison de leurs restes fossiles très délicate. Il est donc tout-à-fait insuffisant de se baser sur des ressemblances générales, telles que l'aspect de la colonie, la forme des thèques, leur disposition etc. Il est beaucoup plus important de considérer surtout ces caractères morphologiques qui constituent des traits spéciaux et vraiment caractéristiques de grands groupes comparés. D'autre part, il faut se garder de ne pas prendre pour homologues des structures secondairement simplifiées d'un groupe avec des structures primitivement simples d'un autre.

### Cœlentérés

Les Cœlentérés sont parmi les animaux actuels ceux avec lesquels les Graptolithes ont été le plus fréquemment comparés et avec lesquels ils ont été le plus souvent rangés. Cette théorie est acceptée jusqu'à présent par la majorité des paléontologistes, et presque dans tous les traités de paléontologie les Graptolithes sont placés dans l'embranchement des Cœlentérés.

Deux sont principalement les groupes des Cœlentérés qui sont pris en considération: les Alcyonaires du groupe des Pennatulariae et les Hydroïdes appartenant aux groupes des Alhecata (Gymnoblastidae) et des Thecophora (Calyptoblastidae). Tous ces groupes sont caractérisés, comme les Graptolithes, par la présence des formations squelettiques chitineuses.

L'opinion que les Graptolithes se rapprochent des Pennatulariae, qui aurait été exprimée pour la première fois dans un manuscrit de NILSSON (1830—1835), fut soutenue ensuite par BOECK (1839), HISINGER (1837—1840), HALL (1847), BARRANDE (1850) et SCHARENBERG (1851) (citations d'après ELLES et WOOD, 29). Mais aucun de ces auteurs n'a fait une comparaison détaillée de ces deux types d'animaux. La même nature du squelette et les ressemblances externes du rhabdosome de certains Graptolithes avec les colonies des formes telles que *Virgularia* et *Pennatula*, constituaient la seule base de ces rapprochements. Néanmoins SCHARENBERG a remarqué déjà que le squelette des

Pennatulidae se forme à l'intérieur de la colonie et celui des Graptolithes a dû se former à l'extérieur. Cette différence fut encore mieux soulignée par PROUT (1851) qui était d'avis que les Graptolithes se rapprochent plutôt aux Sertularidae, qui ont aussi un squelette externe.

L'absence d'homologie entre l'axe squelettique interne des Pennatulariae et l'enveloppe chitineuse externe des Graptolithes étant évidente, presque tous les auteurs postérieurs se sont limités à rapprocher les Graptolithes aux Hydroïdes. Le premier qui a signalé la ressemblance des Graptolithes avec les Hydroïdes fut probablement PORTLOCK (1843). Il les compara avec les Thecophora tels que *Sertularia* et *Plumularia*. L'opinion de PORTLOCK fut partagée par la plupart des auteurs qui se sont occupés des affinités des Graptolithes. Parmi ceux-ci il faut mentionner surtout les suivants: HALL (1849, 1865), GEINITZ (1852), NICHOLSON (1866, 1867, 1872), CARRUTHERS (1867), HOPKINSON (1871, 1872, 1882), ALLMAN (1872), GÜMBEL (1878). RUEDEMANN (1895, 1904, 1908) et en partie BULMAN. (1933, 1938).

Les auteurs anciens prenaient en considération dans leurs rapprochement presque exclusivement les Graptolithes les plus spécialisés, tels que les Monograptidés et les Diplograptidés, dont le squelette chitineux présente des conditions en apparence les plus simples. On attachait une grande importance à la présence dans le rhabdosome de ces Graptolithes d'un canal commun, s'étendant le long du rhabdosome et à partir duquel bourgeonneraient les thèques. Ce «canal commun» était considéré comme homologue du canal cœnosarcal dans les hydrocaules des Hydroïdes.

ALLMAN (1), qui a poussé le plus loin la comparaison entre les deux groupes, est arrivé à des conclusions assez inattendues. Il a constaté que les hydrothèques des Hydroïdes Thecophora sont séparées à leur base du canal cœnosarcal par une constriction ou un diaphragme, tandis que chez les Graptoloidea il n'y a aucune séparation pareille entre la cavité de la thèque et celle du «canal commun». Donc à ce point de vue, les thèques des Graptolithes peuvent être comparées plus aisément, suivant ALLMAN, avec les nématothèques des Thecophora, car celles-ci communiquent librement avec le canal cœnosarcal. Il est donc possible, suivant cet auteur, que les thèques des Graptolithes soient homologues seulement des nématothèques des Thecophora. L'absence chez eux d'hydrothèques constituerait un caractère primitif, la colonie graptolithique serait composée d'une série de nématophores protoplasmiques bourgeonnant sur le tube cœnosarcal et pouvant, comme les nématophores des Thecophora récents, émettre des pseudopodes; cela en ferait quelque chose comme une colonie de Foraminifères. D'autre part, HALL et HOPKINSON ont constaté la présence sur les rhabdosomes de *Diplograptus* de certains appendices qu'ils ont comparés avec les gonothèques des Thecophora. Or, d'après ALLMAN, une série de ces appendices serait comparable plutôt à une «corbula» de certains Thecophora, tels que le genre *Aglaophenia*. Comme les corbulas de cet Hydroïde sont formées par un groupement de nématophores autour du gonange, le rhabdosome entier d'un Graptolithe pourvu d'appendices mentionnés serait comparable à une corbula primitive, composée de nématophores et de gonanges. De toutes ces comparaisons ALLMAN, (1, p. 380) conclut que «...it would seem that the graptolites constitute a very aberrant hydrozoal group having manifest affinity with the Hydroidea, to which they are connected by the nematophore-bearing genera of the latter, while they have also important points of connection with the Rhizopoda».

On saisit facilement le caractère tout-à-fait spéculatif de ce rapprochement. Pour éviter une difficulté relativement insignifiante que constituait pour l'assimilation des thè-

ques des Graptolithes aux hydrothèques des Thecophora la présence dans ces dernières des constriction basales, ALLMAN n'a pas hésité d'assimiler tout le rhabdosome des Graptolithes à un organe aussi spécialisé comme l'est une corbula d'*Aglaophenia*.

Dans les essais postérieurs de comparer les colonies des Graptolithes avec ceux des Hydroïdes, on attachait toujours une grande importance à deux caractères des Graptolithes: 1<sup>o</sup> à la présence dans leur rhabdosome d'un «canal commun» et 2<sup>o</sup> à l'existence dans certains rhabdosomes d'appendices analogues aux gonothèques. Il sera donc utile de considérer séparément chacun de ces caractères.

La présence chez les Graptoloidea d'une communication libre entre toutes les thèques par la confluence de leurs parties basilaires, était considérée comme la preuve de l'existence d'un «canal commun» s'étendant le long du rhabdosome, à partir duquel bourgeonneraient les thèques. Ce «canal commun» était assimilé à la cavité de l'hydrocaule des Hydroïdes et on admettait que chez les Graptolithes, il devait contenir aussi, à l'état de vie, un cordon de cœnosarque sur lequel bourgeonnaient les polypes qui sécrétaient les thèques. Or les recherches de WIMAN (66) ont démontré que chez les Graptoloidea il n'y a qu'une apparence d'un «canal commun», mais qu'en réalité leurs thèques bourgeonnent l'une à partir de l'autre. Ce soit disant canal n'est formé que par la somme des parties proximales des thèques. Chez les Dendroidea il n'y a même pas une apparence de canal commun, car chez eux les thèques bourgeonnent à partir des «individus bourgeonnants» (= stolothèques), qui sont aussi assimilables à des thèques.

Bien que les faits mis en évidence par WIMAN ont fait abandonner la conception d'un «canal commun», tel que l'avaient conçu les auteurs antérieurs, cette conception fut présentée dernièrement sous une forme nouvelle par BULMAN (17, p. 71). Cet auteur pense que les «individus bourgeonnants» (= stolothèques) des Dendroidea, qui forment une chaîne continue le long de chaque rambeau, ne pouvaient pas correspondre à des zoïdes individualisés, mais contenaient plutôt un organe analogue au stolon ou à un cordon de cœnosarque, à partir duquel bourgeonnaient les zoïdes contenus dans les hydrothèques (autothèques) et les bithèques. D'autre part BULMAN, en comparant la structure de Graptoloidea avec celle de Dendroidea, arriva à la conclusion que les parties basilaires des thèques des premiers correspondent aux «individus bourgeonnants» des seconds. Par conséquent les thèques des Graptoloidea ne bourgeonnent pas en réalité l'une directement de l'autre, comme le voulait WIMAN, mais par l'intermédiaire de ces «individus bourgeonnants» modifiés. Or, le long de ces derniers il devait y avoir, chez les Graptoloidea aussi, un cordon cœnosarcal. Ce cordon cœnosarcal devait être constitué par un tissu non différencié, propriété commune de la colonie. C'est à l'activité sécrétrice de ce tissu cœnosarcal qu'est due, d'après BULMAN (11, p. 27—29 et 20, p. 14—16), la formation dans le rhabdosome d'*Orthograptus gracilis* d'une bande axiale de périoderme, consistant en fusellus plus ou moins irrégulièrement disposés et indépendants de ceux dont sont formées les parois des thèques proprement dites. En vue de ces faits BULMAN s'incline nettement à admettre (18, p. 23—33 et 21, p. 64) que les Graptolithes étaient des Cœlentérés.

Tout en partageant entièrement l'opinion de BULMAN que les thèques des Graptoloidea ne bourgeonnent pas en réalité directement l'une de l'autre, mais par l'intermédiaire des stolothèques modifiées, je n'y vois aucun argument en faveur de l'hypothèse des affinités des Graptolithes avec les Cœlentérés. Comme je l'ai exposé dans un des chapitres précédents, les stolothèques des Dendroidea sont à peu près aussi bien individualisées que les bithèques. A l'intérieur de chaque stolothèque se trouve un tube sto-

lonal chitineux, à partir duquel bourgeonnent 3 stolons et, seulement par leur intermédiaire, les trois catégories de thèques. Il est donc évident que les stolothèques ne peuvent pas être assimilées aux simples gaines chitineuses d'un cordon cœnosarcal, comme le voudrait BULMAN (18, p. 26—27 et 20, p. 16—17), ce sont sans aucun doute des thèques sécrétées aussi par des zoïdes et non par quelque organe semblable au cordon cœnosarcal des Hydroïdes. Par conséquent WIMAN avait raison en disant que dans une colonie graptolithique il n'y a pas de canal commun et que chaque thèque bourgeonne d'une autre thèque; il se trompait seulement en admettant que chez les Graptoloidea une hydrothèque (= autothèque) bourgeonne directement d'une autre hydrothèque, car en réalité elle y bourgeonne d'une stolothèque, car la partie basilaire d'une thèque des Graptoloidea, où a lieu le bourgeonnement, est homologue de la stolothèque des Dendroidea. C'est précisément l'ensemble de ces parties basilaires qui forment le long du rhabdosome de *Diplograptus* ce que BULMAN a appelé la «zone of independent growth» (18, p. 24) et qu'il voulait lier avec «something in the nature of a cœnosarc cord».

Le rhabdosome des Graptoloidea, tout comme celui des Dendroidea, est constitué par conséquent par des thèques, mais une catégorie d'elles, les stolothèques, sont plus ou moins fortement réduites et modifiées.

De toutes ces considérations on peut conclure, que dans une colonie graptolithique il n'y a rien qui puisse être considéré comme homologue de l'hydrocaule des Hydroïdes.

Un autre caractère des Graptolithes dont on se sert souvent comme d'un argument en faveur de la nature hydroïdienne de ces animaux, consiste dans les énigmatiques «sacs reproductifs» de HALL (1865), «graptogonophores» de NICHOLSON (1866) ou «capsules reproductives» de HOPKINSON (1871). Ces organes ont été observés le plus souvent sur des rhabdosomes de *Diplograptus*. Comme on les a trouvés uniquement sur des échantillons aplatis, leur morphologie et leur relation exacte avec les éléments constitutifs normaux du rhabdosome n'ont pu être jamais étudiées avec précision. La plupart des auteurs qui les ont décrits les assimilèrent aux gonophores des Hydroidea Thecophora. Dernièrement elles furent signalées et figurées par BULMAN (18, p. 30—31, fig. 9), également chez *Diplograptus*. Suivant cet auteur, les organes en question sont attachés par des pédoncules aux thèques normales.

Or, d'après RUEDEMANN (50, p. 477), qui a eu l'occasion d'étudier les appendices que HALL interprétait comme des sacs reproductifs, ceux-ci correspondent à des extensions fibreuses des thèques qu'on désigne sous le nom de «laciniae». Ces appendices affectent des formes très variées (voir RUEDEMANN, 50, pls. 29—31 et ELLES et WOOD, 29, 1908, p. 323—327), selon leur état de conservation. C'étaient probablement des sécrétions chitineuses destinées à soutenir et renforcer les parois du corps des zoïdes qui s'étendaient hors des thèques proprement dites. Il n'est pas impossible que les organes attachés aux thèques de *Diplograptus*, figurés par BULMAN et qualifiés par lui de «graptogonophores», soient de nature analogue. Ce que cet auteur appelle «a developing embryo» pourrait consister en un jeune rhabdosome mis accidentellement en contact avec une «lacinia» d'apparence vésiculaire, le tout étant comprimé dans un même plan du schiste. Quoiqu'il en soit, je ne vois aucune raison pour assimiler ces organes, si imparfaitement étudiés, aux gonothèques d'Hydroïdes et d'y voir un argument en faveur de la théorie cœlentérienne. Cela d'autant plus qu'on pourrait les comparer avec d'autant ou plus de succès aux ovicelles de Bryozoaires, comme l'ont fait ULRICH et RUEDEMANN (62, p. 599—601) pour des appendices vésiculaires qu'ils ont observés sur les rhab-

dosomes de certains Dendroidea. Je reviendrai encore à ce sujet dans le chapitre suivant.

De ce qui a été dit jusqu'ici, il me semble découler clairement qu'aucun argument mis en avant jusqu'à présent en faveur de la théorie cœlentérienne ne résiste pas à une critique basée sur une analyse morphologique approfondie. La nature chitineuse du squelette n'est pas une particularité exclusive des Graptolithes et des Hydrozoaires. L'aspect analogue des colonies dans les deux groupes est dû certainement à la convergence. Des colonies semblables à celles des Graptolithes, peut être même à un plus haut degré, sont réalisées du reste aussi par les Bryozoaires. Il n'y a chez les Graptolithes rien qui soit homologue de l'hydrocaule des Hydroïdes et rien qui correspondrait vraiment aux gonophores de ces derniers. D'autre part, il y a toute une série de différences nettes entre les Graptolithes et les Hydrozoaires et les Cœlentérés en général qui, à mon avis, font rejeter catégoriquement l'hypothèse cœlentérienne. Aux différences déjà signalées on peut ajouter d'autres encore qui vont renforcer cette opinion.

Comme l'a justement remarqué WIMAN (66, p. 66), les Graptolithes devaient être des animaux à symétrie bilatérale, tandis que les Cœlentérés ont en principe une symétrie radiée. La symétrie bilatérale des hydrothèques de différents Hydroïdes Thecophora s'explique par leur position sur l'hydrocaule, ce qu'on ne peut pas dire des thèques des Graptolithes, car chez eux ce caractère se manifeste déjà au stade de la sicula. Il est vrai, comme l'a dit BULMAN (18, p. 33), qu'au premier stade de son développement, celui de la prosicula, la sicula est plutôt asymétrique, à cause de sa ligne hélicoïdale. Mais la présence de cette ligne ne concorde non plus avec la symétrie radiée d'un Cœlentéré. On ne doit pas attacher, d'autre part, une trop grande importance à la présence de la ligne hélicoïdale, car il se peut bien, comme le suppose COX (22, p. 5), qu'il y s'agit d'un caractère adaptatif, destiné au renforcement de la fragile paroi de la prosicula. Quoiqu'il en soit, la métasicula, qui a dû abriter le premier zoïde normalement développé de la colonie, présente une symétrie nettement bilatérale. La supposition de RUEDEMANN (49, p. 576) que «...the bilateral symmetry of the thecae, originally induced by their position, became so quickly fixed that by tachygenesis it appeared already in the sicula...» est de caractère entièrement spéculatif. Du reste la symétrie bilatérale des thèques des Graptolithes se manifeste également là, où leur position sur le rhabdosome ne pouvait exercer aucune influence sur leur forme, par ex. dans le genre *Idiotubus* gen. n., dont les autothèques s'élèvent librement jusqu'à une grande hauteur au-dessus d'une colonie encroûtante. Et, ce qui est plus important, cette symétrie bilatérale se manifeste non seulement dans la forme externe de la thèque, c'est-à-dire dans le développement d'une virgella ou d'une languette ventrale, mais, à un degré plus élevé encore, dans sa construction intime, c'est-à-dire dans la disposition des fusellus de deux côtés d'un plan médian de la thèque, avec la formation de deux sutures en zigzag dans ce plan. Il est impossible de s'imaginer une pareille structure des thèques chez un animal de symétrie radiée.

Il n'y a pas longtemps un nouveau argument contre la théorie cœlentérienne a été ajouté par KRAFT (40, p. 231—232). Cet auteur a observé l'existence à la surface interne des parois de la métasicula de *Diplograptus* (*Orthograptus*) des empreintes en forme de bandes flexueuses, à parcours irrégulier, qu'il appelle «Chitinverdickungs-Bänder». Des empreintes semblables ont été signalées récemment par EISENACK (25, p. 77) dans la métasicula d'*Archiretiolites*: KRAFT considère ces bandes comme des traces de quelques organes internes du graptolithozoïde et il est d'avis que de telles empreintes n'au-

raient pu être laissées par aucun organe d'un Hydrozoaire. Il en tire la conclusion que les Graptolithes étaient des animaux d'organisation plus élevée.

La présence dans la stolothèque des Dendroidea d'un stolon à parois chitinisées et le fait que les thèques qui bourgeonnent sur ce stolon se trouvent tout d'abord contenues à l'intérieur de la stolothèque n'ont rien d'analogue chez les Hydrozoaires.

Comme je l'exposerai encore dans un chapitre ultérieur, il est absolument certain que les parois chitineuses des Graptolithes furent recouvertes du côté externe par des tissus moux. Ces tissus sécrétaient des couches chitineuses corticales qui étaient responsables du phénomène de l'épaississement secondaire du «périderme», remarqué par plusieurs auteurs. RUEDEMANN (49, p. 242), ayant signalé plusieurs cas d'un tel épaississement secondaire, est arrivé à la conclusion «that the periderme was not an external skeleton, but was formed in the mesoderm». Cependant cet auteur ne s'est pas aperçu que sa conclusion reste en contradiction évidente avec l'idée qu'il développe dans le même ouvrage de la similitude des Graptolithes avec les Hydroïdes. Chez les Hydroïdes le périderme est une sécrétion externe de l'ectoderme et s'il subit parfois un épaississement secondaire, comme cela s'observe par ex. dans les hydrothèques de certains Thecophora, cet épaississement se fait par l'adjonction des couches chitineuses du côté interne, jamais du côté externe, à la manière des Graptolithes. Le seul fait que le périderme des Graptolithes était recouvert à l'extérieur par des tissus moux suffirait pour les exclure des Hydrozoaires. Seuls les Gorgonaria et les Pennatularia, parmi les Cœlentérés, ont des squelettes chitineux internes, mais chez ceux-ci il s'agit des sécrétions du sarcosome commun qui unit tous les polypes, tandis que les polypes mêmes n'y prennent aucune part.

On peut ajouter enfin que les Graptolithes devaient avoir un assez grand pouvoir régénérateur, car on observe souvent des thèques qui ont subi une régénération des parties cassées. Or, chez les Hydroïdes Thecophora, Cœlentérés avec lesquels les Graptolithes sont en général comparés, un tel pouvoir n'existe pas suivant BROCH (7, p. 443), et les individus à thèques détériorées sont condamnés à mourir.

### Ptérobranches

L'existence d'une certaine ressemblance entre les Graptolithes et le *Rhabdopleura normani* fut remarquée, aussitôt après la découverte de ce curieux animal, par trois auteurs: RICHTER (47, p. 250), ALLMAN (cité par ELLES et WOOD, 29, p. LXXIX) et NICHOLSON (cité par ALLMAN, 1, p. 380, note infrapaginale). Le caractère qui a attiré l'attention de chacun d'eux fut le stolon chitineux: tous ces auteurs l'ont comparé avec la virgula des Graptolithes axonophores. ALLMAN a remarqué en outre l'analogie des stries du test des Graptolithes, décrites par RICHTER, avec celles du test de *Rhabdopleura*. Mais aucun des ces auteurs n'admettait qu'il puisse y avoir une réelle affinité entre les Graptolithes et le *Rhabdopleura* même, leur ressemblance était signalée plutôt comme un argument en faveur de l'affinité possible des Graptolithes avec les Bryozoaires, auxquels on attribuait dans ce temps le *Rhabdopleura*.

Dans la suite, jusqu'à 1905, aucune tentative n'a été faite de comparer les Graptolithes avec le *Rhabdopleura* et aucun auteur n'a pensé à leur affinité.

En 1905, SCHEPOTIEFF (54), auteur des études classiques sur les Ptérobranches, a essayé de faire une comparaison assez détaillée de ces deux groupes d'animaux. Cette comparaison fut approfondie par le même auteur en 1907 (55, p. 458—470) et en 1910

(57, p. 442). A la suite de ces études comparatives SCHEPOTIEFF est arrivé à la conclusion suivante: «Die Graptolithen stellen also eine mannigfaltige Gruppe von Organismen dar, die von den Ahnen der rezenten Pterobranchier als ein Seitenzweig oder als mehrere solche abstammen und von deren Vertretern nur solche erhalten sind, in deren Wohnrohrwänden die erhaltungsfähige Substanz entwickelt war. Wahrscheinlich bilden sie daher keine homogene Gruppe. Die Axonophoren stehen den Ahnen von *Rhabdopleura* näher, die Axonolipen denen von *Cephalodiscus*» (55, p. 469—470).

La théorie de SCHEPOTIEFF de l'affinité étroite entre les Graptolithes et les Ptérobranches n'a pas trouvé un accueil bienveillant de la part des paléontologistes. RUEDEMANN (49, pp. 94, 96 et 97) la mentionne à peine dans sa monographie classique des Graptolithes de New York. Le même auteur, dans la note écrite avec ULRICH, où il soutient l'étroite liaison des Graptolithes avec les Bryozoaires (62, p. 591), dit seulement à propos de la comparaison du stolon de *Rhabdopleura* avec la virgula de *Monograptus* que... «the solid rod of the nemacaulus is a late development in the graptolites found only in the Axonophora» et que «...the notochord [is] a different organ from the rod of the graptolites». Cela semble indiquer que les auteurs mentionnés n'ont pas bien compris les arguments de SCHEPOTIEFF, car celui-ci ne comparait jamais la virgula (nemacaulus) de *Monograptus* avec la notochorde de *Rhabdopleura*, mais avec son stolon.

POMPECKI (45, p. 718), après avoir mentionné l'opinion de SCHEPOTIEFF, conclut qu'en dehors de la similitude dans la structure du périoderme on y voit pas d'arguments convaincants. Chez *Rhabdopleura* il n'y a pas de sicula et, d'autre part, les septums transversaux qui existent dans les tubes de *Rhabdopleura* n'ont rien d'analogue chez *Monograptus*.

Les seuls auteurs qui ont analysé d'une façon assez détaillée les arguments de SCHEPOTIEFF furent BERGERSEN et BROCH (4, p. 27—30). Ayant indiqué quelques unes des contradictions entre les interprétations que donnait à différentes parties des Graptolithes SCHEPOTIEFF et qu'en donnent les graptolithologues, ces auteurs conclurent que «Die Theorie einer näheren Verwandtschaft zwischen *Rhabdopleura* und Graptolithen, in der Form wie sie SCHEPOTIEFF gegeben hat, lässt sich somit bei genauere Prüfung nicht aufrecht erhalten. Wir müssen vielmehr gestehen, dass die Verwandtschaft der Graptolithen nach wie vor in Dunkel gehüllt ist, wiewohl die Gruppe anscheinend gewissen Cœlenteraten am nächsten steht» (p. 30).

BULMAN, le dernier des auteurs qui se sont occupés des affinités des Graptolithes, ne fait que mentionner (18, p. 31) la théorie de SCHEPOTIEFF, sans entrer dans sa discussion.

La cause de cette indifférence témoignée par les paléontologistes et les zoologues à l'hypothèse de SCHEPOTIEFF trouve son explication surtout dans le fait que cet auteur, n'ayant pas acquis une connaissance suffisante des résultats des recherches des graptolithologues et ayant souvent une conception inexacte de la morphologie des Graptolithes, s'est efforcé de baser sa comparaison sur certaines ressemblances superficielles et voyait des homologies là, où pour les graptolithologues les dissemblances se jetaient aux yeux. Il faut remarquer en outre que les paléontologistes qui se sont occupés du problème des affinités des Graptolithes ne semblent pas avoir eu une connaissance suffisante des Ptérobranches ni des publications concernant ce groupe.

L'étude des Graptolithes décrits dans le présent mémoire m'ayant fourni un grand nombre de faits nouveaux concernant la morphologie de ce groupe d'animaux, je me suis efforcé de les utiliser autant que possible pour élucider la position taxonomique

de ces animaux. Ayant comparé leur morphologie avec celle de différents animaux coloniaux, je suis arrivé à la conclusion que SCHEPOTIEFF, malgré la fausseté évidente de la plupart de ses arguments, avait raison en plaçant les Graptolithes à côté des Ptérobranches. Ma conclusion est basée en ce qui concerne les Ptérobranches non seulement sur les données de la littérature, mais aussi sur une étude directe d'abondants matériaux. Grâce à l'amabilité du Professeur S. BOCK, j'ai pu examiner les riches collections de Ptérobranches appartenant à la section de zoologie du Riksmuseum de Stockholm et comprenant les *Cephalodiscus* de l'expédition antarctique suédoise de 1901—1903, étudiées par ANDERSSON, ainsi que de nombreux *Rhabdopleura* recueillis le long des côtes de la Scandinavie. Avant d'entrer dans l'exposé des résultats auxquels m'ont conduit ces études comparatives, il sera utile d'examiner la valeur de principaux arguments mis en avant par SCHEPOTIEFF en faveur de l'affinité des Graptolithes avec les Ptérobranches.

Il faut remarquer tout d'abord que presque toute l'argumentation de cet auteur s'appuya sur cette thèse fondamentale que ce sont les Monograptidés qui réalisent la structure la plus typique, à la fois que la plus primitive dans le groupe des Graptolithes. Les autres formes correspondraient à des types divergents, secondairement modifiés. Or, à l'époque où SCHEPOTIEFF écrivait ses travaux, il était déjà bien établi que la structure simple du rhabdosome de *Monograptus* ne correspond nullement à un stade primitif, mais est le résultat d'une simplification secondaire. Ce type, au lieu de représenter le point de départ de la série évolutive, en était le couronnement.

SCHEPOTIEFF a choisi le genre *Monograptus* comme point de départ de ses comparaisons à cause de la grande ressemblance qu'avait à ses yeux son rhabdosome avec la colonie de *Rhabdopleura*. Dans les deux cas une série de thèques tubulaires s'échelonnent le long d'un rameau tubulaire. Ici et là la paroi du rameau opposée aux thèques renferme une tigelle chitinisée: la virgula chez *Monograptus* et le stolon noir chez *Rhabdopleura*. Et c'est sur l'homologie de ces deux organes qu'il s'appuya surtout et s'efforça de la démontrer par la comparaison de leur structure microscopique. Cependant, à cette époque, les travaux des graptolithologues tels que LAPWORTH, HOLM, WIMAN, RUEDEMANN et autres ont élucidé suffisamment la relation entre la virgula (ou le néma) et les thèques, pour rendre invraisemblable l'hypothèse qu'il y puisse s'agir d'un stolon semblable à celui de *Rhabdopleura*, sur lequel bourgeonneraient les zoïdes. En outre on savait déjà que la virgula, sous forme qu'elle a chez les Graptoloidea *Axonophora*, constitue un caractère acquis tardivement. Mais la plus grave erreur de SCHEPOTIEFF consistait dans son essai d'établir une homologie entre la sicula des Graptolithes et la terminaison libre, en voie d'accroissement, de la branche de *Rhabdopleura* (54, p. 94; 56, p. 467, fig. A). Il se basait sur le fait que dans les formes telles que *Diplograptus* et *Monograptus* la sicula occupe l'extrémité distale du rhabdosome. Et, fait curieux, il attribua son étrange conception à RUEDEMANN, disant que «...Nach den Angaben von RUEDEMANN ist die Sicula in Wirklichkeit das Endröhrchen der Hauptsache oder ihr weiter fortwachsendes Distalende» (56, p. 460). Tout ceci prouve que SCHEPOTIEFF n'avait pas compris les résultats des travaux de HOLM, WIMAN et RUEDEMANN se rapportant au développement ontogénétique des Graptolithes ainsi qu'à la morphologie et le rôle de la sicula. Dans son effort de démontrer la similitude de la structure du rhabdosome de *Monograptus* avec la branche de *Rhabdopleura* il ferma les yeux à l'évidence des faits contraires. C'est à l'argumentation malencontreuse de SCHEPOTIEFF qu'il faut attribuer surtout l'indifférence des paléontologistes envers l'hypothèse qu'il a soutenue.

Je passerai maintenant à l'examen des faits qui, à mon avis, plaident d'une façon tout-à-fait décisive en faveur d'une liaison génétique étroite des Graptolithes avec les Ptérobranches.

Comme nous ne connaissons en ce qui concerne les Graptolithes que leurs enveloppes chitineuses, ce sont celles-ci seulement que nous pouvons prendre en considération dans un essai de comparaison.

Les Ptérobranches tout comme les Graptolithes sécrètent de la substance chitineuse sous forme de tubes où sont abritées les parties molles. Il n'y a pas jusqu'ici d'analyses chimiques de la substance du test des Graptolithes qui permettraient de la comparer avec la substance dont sont formés les coeneciums des Ptérobranches. Mais leurs caractères physiques sont très semblables. Dans les deux cas il s'agit d'une substance du «groupe de chitine», flexible et élastique. Chez les Graptolithes cette substance a des couleurs passant du jaune paille, par le jaune orange jusqu'au brun noir. Chez les Ptérobranches elle est souvent incolore, mais souvent aussi présente des couleurs analogues à celles qui s'observent chez les Graptolithes. Ainsi elle est jaune brunâtre chez *Cephalodiscus (Demiothecia) inaequatus* et *C. (Idiothecia) nigrescens*, brun clair chez *C. (Idiothecia) hodgsoni*, jaune orange chez *C. (Idiothecia) levinseni* et *C. (Demiothecia) sibogae* et rouge brunâtre chez *C. (Demiothecia) dodecalophus*. Les tubes de *Rhabdopleura normani* sont à peu près incolores, mais, dans les parties vieilles de la colonie, ils prennent souvent une teinte jaune brunâtre. Chez *R. striata* ils sont toujours jaunâtres.

Mais plus importante que la couleur est certainement leur structure intime. Or les tubes des Ptérobranches sont construits essentiellement de la même manière que ceux des Graptolithes. Dans les deux cas ils s'accroissent en longueur par l'adjonction au bord libre des segments fusiformes que j'ai appelé fusellus. Les limites entre les fusellus successifs sont marquées par des lignes suturales qui produisent l'effet si caractéristique de striation transversale. La similitude de cette striation chez les Graptolithes et les Ptérobranches a été remarquée déjà par ALLMAN (1872, cité par ELLES et WOOD, 29, p. LXXIX). Ayant la forme d'un fuseau, chaque fusellus présente deux extrémités aiguës, coupées en biseau. Cette forme si spéciale se retrouve chez tous les Graptolithes et chez tous les Ptérobranches. Chez la plupart des Graptolithes chaque fusellus s'étend à peu près sur la moitié de la circonférence de la thèque et les fusellus successifs se disposent alternativement à gauche et à droite du plan de symétrie. Il en résulte que leurs extrémités en biseau se recouvrent réciproquement sur les faces dorsale et ventrale de la thèque et s'y soudent le long de courtes sutures obliques, dont l'ensemble constitue, sur chaque face, une suture en zigzag. Chez *Rhabdopleura* on retrouve la même disposition régulière des fusellus dans les parties rampantes des tubes (texte: fig. 14, A), avec cette différence seulement qu'il y a une seule suture en zigzag, la ventrale, car la paroi dorsale, fixée au support, est membraneuse, anhiste.<sup>1</sup> Dans les Graptolithes du groupe nouveau des Tuboidea, les parties des théques fixées au support présentent exactement la même structure: nettement fusellaire, avec une suture en zigzag à la paroi libre ou ventrale et anhiste à la paroi fixée ou dorsale.

<sup>1</sup> Il est curieux que WIMAN (66, p. 66), qui avait aussi examiné les tubes de *Rhabdopleura* a conclu que «...das Chitingerüst desselben keine andere Ähnlichkeiten mit denjenigen eines Graptoliths hat, als dass es einem kolonienbildenden Tiere zugehört, und dass die Individuen mit Zuwachsstreifen versehen sind, welche jedoch nirgends in einer Zickzacklinie zusammentreffen». Il faut supposer que cet auteur a examiné seulement les tubes libres, dans lesquels les sutures en zigzag sont effectivement défaut.

Dans les parties des thèques de *Rhabdopleura* qui s'élèvent librement au-dessus du support (texte: fig. 14, B), la structure subit un certain changement: les fusellus au lieu de s'étendre sur une demi-circonférence, s'étendent sur une circonférence entière, et chaque fusellus n'a qu'une seule suture oblique.<sup>1</sup> En outre, dans ce cas, les sutures obliques sont disposées à des points quelconques de la circonférence et n'arrivent pas par conséquent à constituer une suture en zigzag. Une telle structure, quoique très rare chez les Graptolithes, s'y présente néanmoins aussi: je l'ai constatée chez *Conitubus si-*

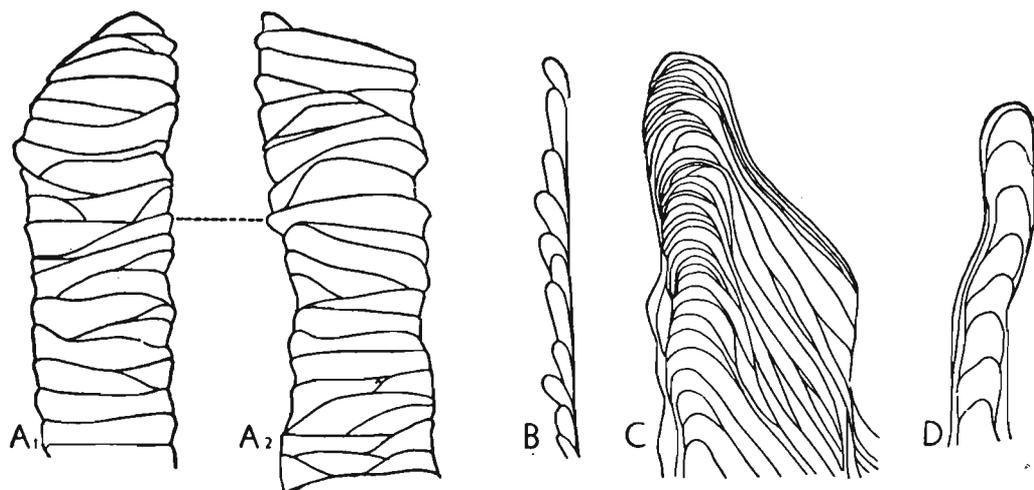


Fig. 8.

Structure fusellaire des thèques chez *Cephalodiscus*. A<sub>1</sub>—A<sub>2</sub> *Cephalodiscus (Orthæcus) densus* ANDERSSON,  $\times 15$  (dessin original d'après un échantillon de la collection ANDERSSON), thèque vue du côté de la languette et du côté opposé. B, C. (*Orthæcus*) *rarus* ANDERSSON. Coupe longitudinale de la paroi d'une thèque (d'après ANDERSSON, 2, pl. 3, fig. 15),  $\times$  env. 30. C, C. (*Idiothecia*) *levinseni* HARMER,  $\times$  env. 15. Structure fusellaire de la languette de la thèque marquée  $\times$  à la fig. 9, C (d'après HARMER, 35, pl. 2, fig. 12). D, C. (*Demiothecia*) *gracilis* HARMER,  $\times$  env. 15. Structure fusellaire de la languette (d'après HARMER, 35, pl. 2, fig. 14).

*culoides* n. sp. (texte: fig. 46), chez *Stolonodendrum* (texte: fig. 61) et dans l'échantillon No. 172 (texte: fig. 53), appartenant à un groupe indéterminé. Chez *Rhabdopleura striata* SCHEPOTIEFF a signalé (57, p. 431, pl. 7, fig. 2—7) l'existence d'une sorte de membrane à structure fusellaire qui se développe dans l'angle formé par deux tubes. Or, chez les Graptolithes on connaît depuis longtemps de telles membranes, désignées par les auteurs anglais sous le nom de «web», soit de «palmure». Elles s'observent fréquemment dans les rhabdosomes des Dendroidea, au point où l'extrémité de l'autothèque, devenant libre, s'éloigne du rameau (texte: fig. 6, p). Il y en a aussi chez *Calycotubus* sp., entre deux autothèques associées, au point où l'une s'éloigne de l'autre. J'en figure ici un exemple (texte: fig. 13) à côté d'un fragment de *Rhabdopleura striata* d'après SCHEPOTIEFF.

La structure fusellaire caractérise aussi toutes les sécrétions chitineuses du genre *Cephalodiscus*. Cette forme, dont on a décrit plusieurs espèces, présente deux types différents de cœnecium ou tubarium: 1<sup>o</sup> composé de thèques cylindriques indépendantes,

<sup>1</sup> Exceptionnellement on y trouve, suivant LANKESTER (cité d'après RIDWOOD, 48) deux sutures obliques.

se soudant soit directement par leurs parois, soit par une substance intersticielle et 2° consistant en une construction unique pour toute la colonie. Les espèces réalisant le premier type sont rangées dans le sous-genre *Orthæcus* ANDERSSON et celles qui réalisent le second, dans les deux sous-genres: *Demiothecia* RIDEWOOD, à cœnecium pourvu d'une seule cavité commune à tous les individus et *Idiothecia* RIDEWOOD, dont le cœnecium est divisé en compartiments indépendants pour chaque individu, pourvu chacun de son ouverture propre. Dans tous ces types le tissu chitineux du cœnecium, dans les parois des tubes aussi bien que dans la substance qui les unit et dans les apophyses qui garnissent souvent le cœnecium, présente la structure fusellaire. La similitude de cette structure des cœneciums avec celle des rhabdosomes des Graptolithes est nette surtout

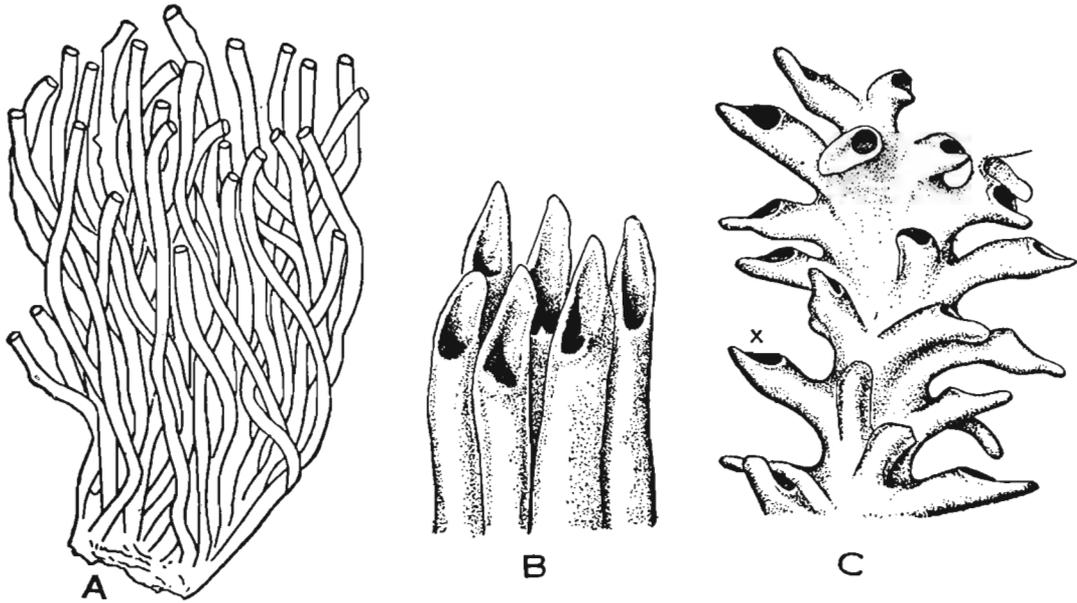


Fig. 9.

Différents types de cœnecium de *Cephalodiscus*. A, C. (*Orthæcus*) *rarus* ANDERSSON (d'après ANDERSSON. 2, pl. 2, fig. 5). B, C. (*Orthæcus*) *solidus* ANDERSSON (d'après ANDERSSON. 2, pl. 3, fig. 4). C, C. (*Idiothecia*) *levinseni* HARMER (d'après HARMER. 35, pl. 2, fig. 11).

x thèque dont la languette est représentée à la fig. 8, C.

dans les tubes individuels et leurs péristomes chez *Orthæcus*, dans les parties aperturales chez *Idiothecia* et dans les apophyses chez *Demiothecia* (texte: fig. 8). Les parois des tubes d'*Orthæcus* consistent en fusellus aussi nettement délimités que ceux des Graptolithes. Mais la longueur des fusellus dans un même tube varie beaucoup d'un fusellus à l'autre et, en conséquence, leur ensemble n'arrive jamais à constituer une suture en zigzag. Cette disposition des fusellus est bien comparable à celle qu'on observe à la base de la métasicula de *Dendrograptus*, ainsi que dans les collums de la plupart des Camaroides. Mais ce qui donne un cachet tout-à-fait graptolithique à la plupart des représentants d'*Orthæcus* et d'*Idiothecia*, c'est la forme de leurs péristomes: le plus souvent chaque péristome a une lèvre élargie en une languette (texte: fig. 9, B et C), tout-à-fait comparable à la languette ventrale des thèques des Dendroidea et des Tuboidea. Ces languettes sont surtout bien développées chez C. (*Orthæcus*) *solidus* ANDERSSON, C. (*Idiothecia*) *levinseni* HARMER et C. (*Idiothecia*) *nigrescens* RIDEWOOD.

Chez *C. (Idiothecia) levinseni*, leur orientation par rapport à la branche du cœnecium est la même que chez un Graptolithe dendroïde, c'est-à-dire que la languette s'étend dans le prolongement de la paroi externe du tube apertural. Chez les espèces groupées dans le sous-genre *Demiothecia*, les languettes prennent un développement excessif, s'étirant en longues apophyses, souvent irrégulièrement ramifiées (texte: fig. 10, A). Dans ce cas une ouverture peut être accompagnée de plusieurs languettes et celles-ci peuvent se présenter aussi en dehors des ouvertures, sur les parois du cœnecium. L'aspect des apophyses ramifiées de *C. (Demiothecia) inaequatus* ANDERSSON rappelle d'une façon frappante celui des apophyses, également ramifiées et placées aussi en dehors des ouvertures, de *Dictyonema cervicorne* HOLM (texte: fig. 10, B et C). Le style de ces constructions

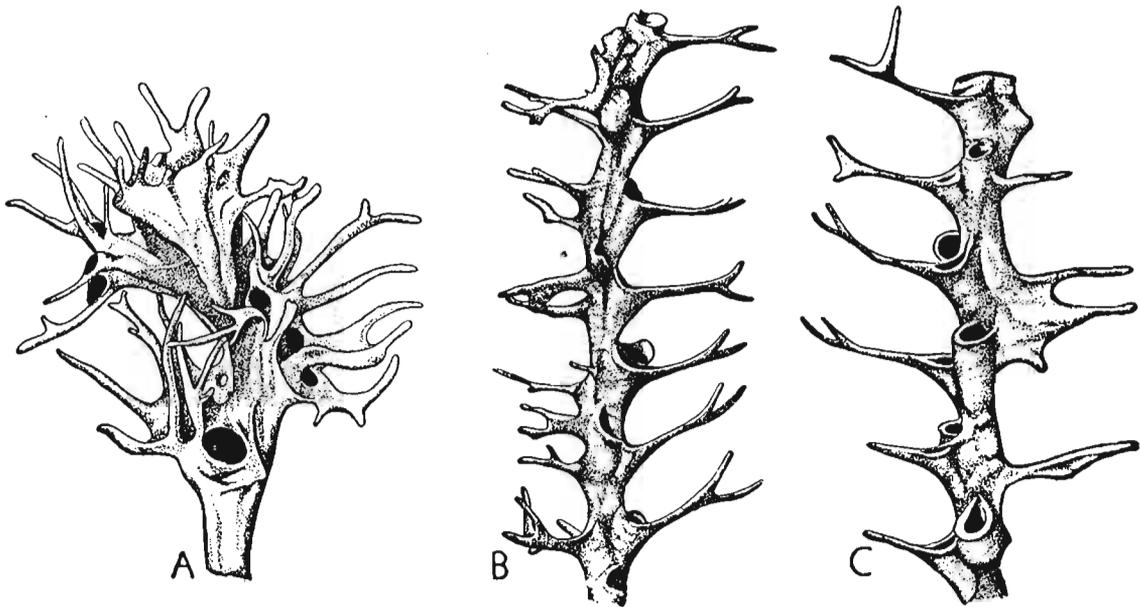


Fig. 10.

Figures illustrant la ressemblance des processus de certains *Cephalodiscus* avec ceux de certains graptolithes. A, C. (*Demiothecia*) *inaequatus* ANDERSSON (d'après ANDERSSON, 2, pl. 2, fig. 2)  $\times 1,3$ . B et C *Dictyonema cervicorne* HOLM (d'après BULMAN, 16, pl. 3, fig. 3 et 5)  $\times 25$ .

est dans les deux cas le même. Mais la ressemblance des languettes de *Cephalodiscus* avec celles des Graptolithes n'est pas limitée à leur forme, leur structure fusellaire est aussi la même. Les languettes ou apophyses de *Cephalodiscus* sont formées comme celles de certains Graptolithes de fusellus semi-lunaires ou hyperboliques, à convexité dirigée vers le bout de l'appendice, alternativement à droite et à gauche (texte: fig. 8, D). Une telle structure est bien comparable à celle de la languette de *Graptocamara hyperlinguata* (pl. XXX, fig. 5). Ajoutons enfin, que chez *C. (Idiothecia) nigrescens*, selon l'observation de RIDEWOOD, les tubes jeunes, en voie d'accroissement, sont dépourvus de languette, celle-ci n'apparaît qu'au stade de maturité et avec l'âge elle devient de plus en plus épaisse et foncée. C'est exactement ce qui s'observe chez les Graptolithes.

Un autre point de concordance entre les Graptolithes et les *Cephalodiscus* consiste dans le phénomène d'occlusion. Nous avons analysé ailleurs ce phénomène chez les Graptolithes. RIDEWOOD (48, p. 22) l'a observé aussi chez *C. (Idiothecia) nigrescens*. La

substance obturant l'aperture est disposée ici d'une façon analogue à ce qui a lieu chez les Graptolithes: dans le canal apertural il y a quelques minces lamelles transversales et par dessus d'elles s'étendent des couches de la substance intersticielle, jouant ici un rôle analogue au tissu cortical des Graptolithes. Quant au problème de ce dernier tissu, nous nous en occuperons dans un chapitre ultérieur.

De tout ce qui a été dit plus haut, on peut conclure que les similitudes si frappantes de l'aspect et de la structure de la substance chitineuse, de la disposition des segments fusellaires, de la forme et de l'emplacement des apophyses et du mode d'occlu-

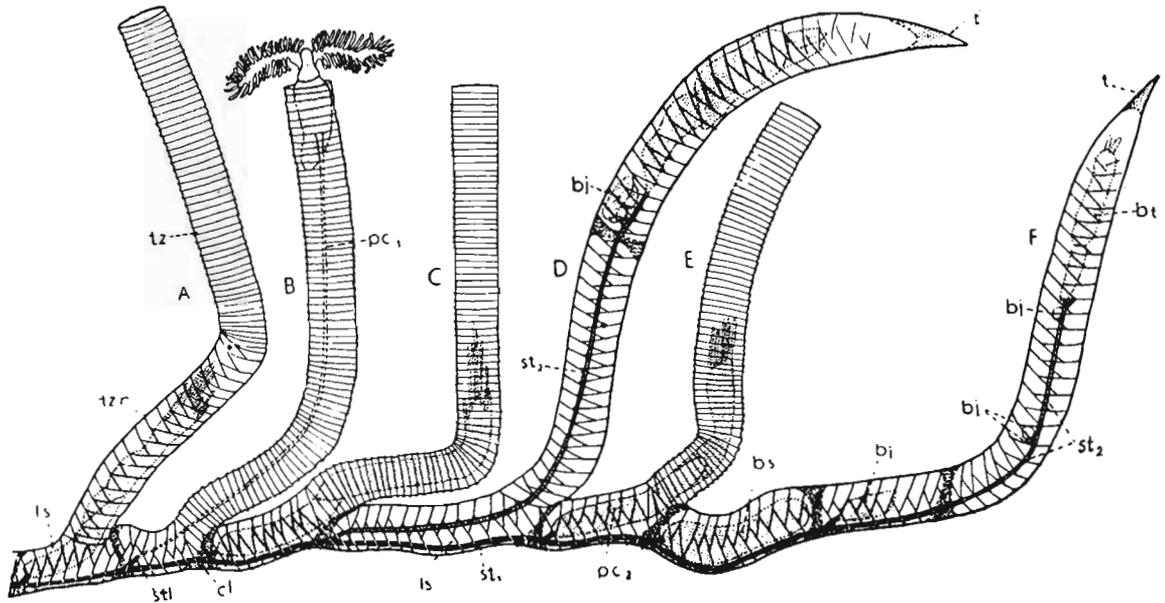


Fig. 11.

*Rhabdopleura normani* ALLMAN. Figure diagrammatique d'un fragment de colonie (composée d'après les figures de SCHEPOTIEFF, 55, 24, pl. 22, fig. 2 et 10)  $\times$  env. 35. A, C et E tubes thécaux avec les zoïdes retractés, B tube thécal à zoïde émergeant de son tube. D branche latérale du tubarium. F partie du tubarium en voie d'accroissement.

bj bourgeon jeune d'un zoïde, bs bourgeon stérile, bt bourgeon terminal, cl cloisons entre les loges stolonales successives, ls loges stolonales, pc<sub>1</sub> pédoncule contractile retracté, pc<sub>2</sub> pédoncule contractile contracté, st<sub>1</sub> stolon noir chitinisé, st<sub>2</sub> stolon noir non chitinisé, stl branche latérale du stolon noir, t terminaison fermée des branches en voie d'accroissement, tz partie libre du tube zoïdal, tzc partie rampante du tube zoïdal.

sion des apertures chez les Graptolithes et les Ptérobranches, suffiraient à elles seules pour rendre fort probable l'existence d'une affinité entre ces deux groupes d'animaux. Cela d'autant plus qu'il n'y s'agit pas en général de caractères banaux. La façon si spéciale de construire leurs enveloppes chitineuses par adjonction de segments fusiformes successifs ne s'observe parmi les animaux récents que chez les Ptérobranches et parmi les fossiles que chez les Graptolithes. Il est bien improbable qu'une pareille aptitude aurait été acquise indépendamment par deux groupes d'animaux n'ayant pas de liaison génétique directe.

La comparaison des Graptolithes avec les Cephalodiscoidea ne peut pas être poussée très loin, pour la raison que les premiers formaient de vraies colonies, composées d'individus liés entre eux directement pendant toute leur vie, tandis que les seconds forment seulement des associations d'individus tout-à-fait indépendants l'un de l'autre à l'état adulte. Mais malgré cette importante différence, on est frappé de la grande simi-

litude du « style de construction » du cœnecium des Cephalodiscoidea et du rhabdosome de certains Graptolithes. Ainsi les représentants du sous-genre *Orthœcus*, avec leurs cœneciums composés de tubes cylindriques (texte: fig. 9, A), ont leurs analogues dans le genre *Idiotubus* (pl. XIII); les rameaux de *C. (Idiothecia) levinseni* (texte: fig. 9, C) peuvent être comparés aux rameaux d'un *Tubidendrum* (pl. XIX); enfin *C. (Demiothecia) inaequatus* présente le même type d'apophyses que *Dictyonema cervicorne* (texte: fig. 10). Ces similitudes me semblent avoir aussi leur signification en ce sens qu'elles ne sont bien compréhensibles que si on admet qu'il y s'agit de manifestations de tendances héréditaires communes à ces deux groupes.

Mais c'est surtout la comparaison détaillée du cœnecium de *Rhabdopleura* avec le rhabdosome des Graptolithes qui nous permettra de démontrer que la concordance morphologique des Ptérobranches et des Graptolithes repose sur de réelles homologues de leur organisation.

Avant d'entreprendre cette comparaison je veux donner une brève caractéristique de la structure et du mode de formation du cœnecium de *Rhabdopleura*, suivant en cela surtout SCHEPOTIEFF. La colonie de *Rhabdopleura* (texte: fig. 11) est composée comme celle des Graptolithes d'un système de tubes, les uns rampants, d'autres s'élevant librement et qui bourgeonnent en apparence les uns des autres. Une des particularités les plus caractéristiques de ce cœnecium ou tubarium, qui a frappé dès le début les observateurs de cet animal, consiste dans la présence à l'intérieur de ses tubes thécaux rampants des stolons à parois chitineuses, connus sous le nom de « stolons noirs ». Suivant la juste remarque de SCHEPOTIEFF « Eine solche Form des Stolons wie die bei *Rhabdopleura* vorhanden tritt in keiner rezenten Tiergruppe auf » (54, p. 93). Mais c'est bien a tort, comme nous avons eu l'occasion de le dire déjà, que cet auteur s'efforça d'établir l'homologie de cet organe avec la virgula des Graptoloidea. Le stolon noir de *Rhabdopleura normani* a un diamètre de 23—30  $\mu$ . C'est un tube chitineux, à parois extrêmement minces, d'un jaune brunâtre plus ou moins foncé, contenant à l'état de vie un cordon cellulaire. Ce stolon est dans ses parties en voie d'accroissement dépourvu de gaine chitineuse et reste libre dans la cavité du tube thécal. Au fur et à mesure de l'accroissement, sa partie postérieure se soude à la paroi inférieure du tube par des dépôts des tissus à structure fusellaire et c'est après sa soudure que le cordon cellulaire sécrète sa gaine chitineuse. A l'extrémité libre du stolon en voie d'accroisse-

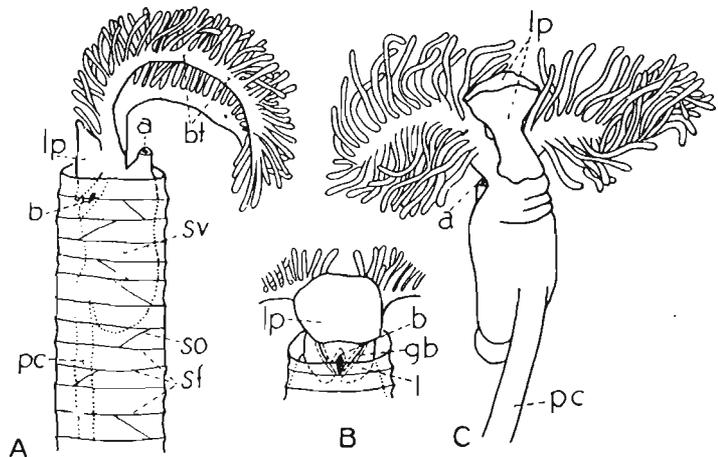


Fig. 12.

*Rhabdopleura normani* ALLMAN,  $\times$  env. 70. A partie terminale d'un tube zoïdal avec le zoïde retracté, vue latéralement (composée d'après les figures de SCHEPOTIEFF, 55, 23). B extrémité antérieure d'un zoïde vu par la face ventrale (d'après SCHEPOTIEFF, 55, 23, pl. 28, fig. 9). C zoïde à bras tentaculaires étendus, vu par la face ventrale.

a anus, b bouche, bt bras tentaculaires, gb gouttières branchiales, l lèvres, lp lobe préoral, pc pédoncule contractile, sf sutures interfusellaires, so sutures obliques, sv sac viscéral.

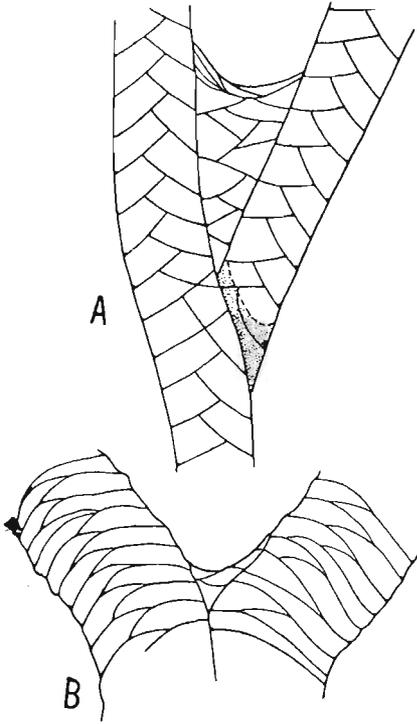


Fig. 13.

A *Rhabdopleura striata* SCHEPOTIEFF (d'après SCHEPOTIEFF, 57, pl. 7, fig. 7),  $\times$  env. 40. B *Calycolubus* sp. (No. 146),  $\times$  65. Figures illustrant l'analogie entre la palmure («web») formée dans l'angle des tubes dans les deux cas.

librement. La partie rampante de la thèque a la même structure fusellaire que les loges, c'est-à-dire que sa paroi supérieure ou ventrale porte la suture en zigzag, tandis que la paroi inférieure ou dorsale est membraneuse, anhiste. Par contre, la partie libre de la thèque est formée par des fusellus qui s'étendent sur la circonférence entière et qui ne sont pas orientés. De temps à autre le bourgeon zoïdal, au lieu de produire une thèque, donne origine à un tube rampant analogue à la partie terminale du tube rampant de la colonie, destiné à former une branche latérale du cœnecium; l'accroissement de cette branche se fait de la même manière que l'accroissement de la partie terminale du tube principal.

Passons maintenant à la comparaison du cœnecium de *Rhabdopleura* avec le rhabdosome d'un représentant typique des Dendroidea, comme l'est par ex. le genre *Dendrograptus* (texte: fig. 15).

Ce qui frappe avant tout, c'est la similitude complète du stolon dans les deux cas. Cet organe, si particulier de *Rhabdopleura*, se retrouve avec la plupart de ses particularités chez les Dendroidea. Chez ces Graptolithes le stolon — ou plutôt sa gaine chitineuse, la seule partie conservée à l'état fossile — présente le même calibre que chez *Rhabdopleura* et consiste aussi en une membrane anhiste, très mince. Mais ce qui est le plus important, c'est le rôle biologique de cet organe, identique dans ces deux groupes

ment, se trouve attaché par sa paroi ventrale un jeune zoïde. A la base de ce zoïde terminal, sur le stolon, prennent origine des bourgeons zoïdaux qui s'éloignent du zoïde terminal à mesure de l'allongement du stolon. En même temps augmentent les distances entre les bourgeons particuliers et entre ceux-ci se forment, dans les tubes rampants et sécrétés probablement par les bourgeons, des septums transversaux, en allant d'arrière vers l'avant, soit dans la direction du zoïde terminal. De cette façon prend origine une série de loges fermées, renfermant chacune un tronçon du stolon noir commun et, attaché à lui, un bourgeon zoïdal. Certains de ces bourgeons se développent en bourgeons stériles ou hibernacula, d'autres donnent origine à des zoïdes normaux. A la base d'un bourgeon zoïdal se développe un stolon qui le rattache au stolon noir et dont la partie proximale se transforme en un pédoncule très contractile et la partie distale en ce qu'on appelle le «rameau latéral du stolon noir». Le bourgeon zoïdal, en se développant, perce un orifice dans la paroi de sa loge et commence à construire sa thèque (texte: fig. 14, E). Ce percement peut se produire soit dans la paroi supérieure (ventrale), soit dans la paroi latérale de la loge. Dans le premier cas la thèque du zoïde s'élève dès le début librement, dans le second elle rampe d'abord sur un certain espace à la surface du support, comme le fait la loge, et ensuite seulement s'élève

d'animaux et consistant dans la production des zoïdes par la voie de bourgeonnement. De ces zoïdes, dans le cas des Graptolithes, nous ne connaissons que les parties chitinisées: les stolons et les thèques. Mais les uns et les autres sont bien comparables aux parties correspondantes de *Rhabdopleura*.

Le stolon des *Dendroidea* produit à chaque nœud 3 stolons. Un de ceux-ci, très court, appartenant à la bithèque, n'a aucun homologue chez *Rhabdopleura*, puisque chez celui-ci il n'y a rien de comparable aux bithèques. Le second, appartenant à l'autothèque, est homologue à la branche latérale du stolon noir de *Rhabdopleura*, à laquelle s'attache le pédoncule contractile d'un zoïde. Le troisième enfin, appartenant à la stolothèque, très court au commencement, mais se prolongeant ensuite par un nouveau segment stolonial, correspond au tronc principal du stolon noir de *Rhabdopleura*. Le stolon des *Dendroidea* se compose de segments, séparés par des nœuds auxquels s'attachent les thèques. Or, le stolon noir de *Rhabdopleura* peut être regardé aussi comme une succession de segments dont chacun s'étend d'une «branche latérale du stolon» à une autre et le point d'attache de chaque branche latérale correspond à un nœud. Chez *Rhab-*

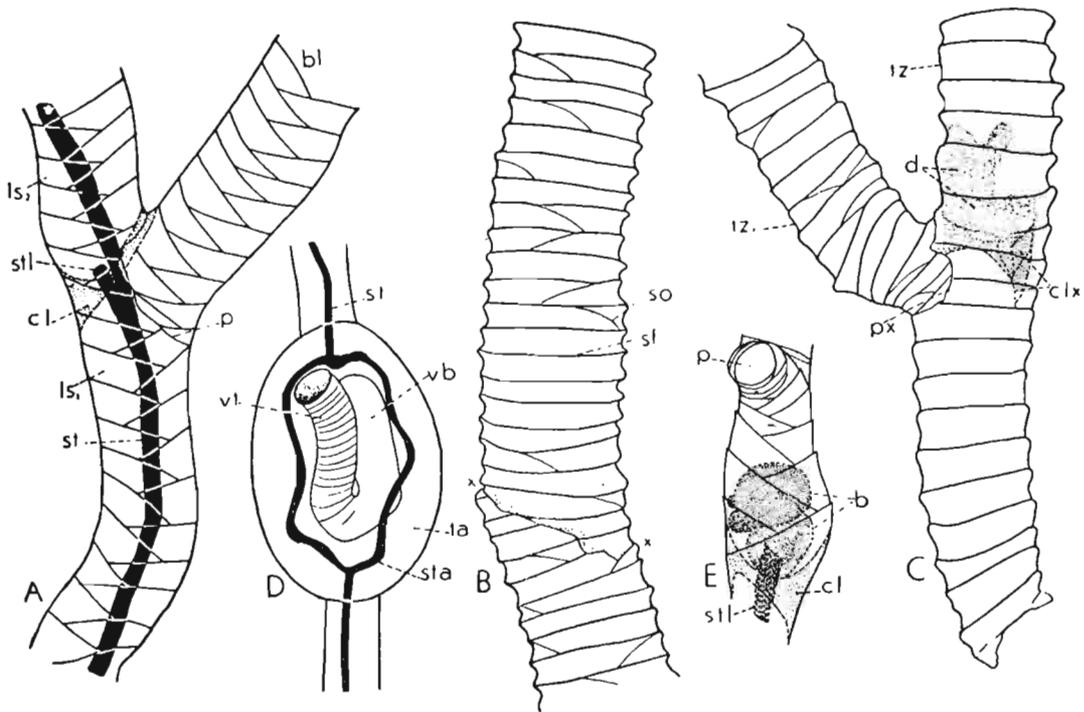


Fig. 11.

*Rhabdopleura normani* ALLMAN. A fragment d'un tube rampant avec une branche latérale et le stolon noir,  $\times 80$ . B fragment d'un tube zoïdal libre fracturé et régénéré. C tube zoïdal libre bouché et pourvu d'un autre tube construit à partir d'un orifice dans sa paroi,  $\times 80$ . D vésicule embryonale,  $\times 60$ . E bourgeon zoïdal qui a percé un porus dans la paroi ventrale de la loge stolonale et a commencé à construire autour de lui le tube zoïdal,  $\times 110$ . (A, B et C dessins originaux d'après les échantillons de Bergen, D et E d'après SCHEPOTIEFF, 55, 24, pl. 21 et 17).

b bourgeon zoïdal, bl branche latérale du tubarium, cl cloison entre deux loges stolonales, clx cloison formée anormalement dans un tube zoïdal, d dépôts chitineux dans le tube zoïdal, ls<sub>1</sub> et ls<sub>2</sub> deux loges stolonales successives, p porus dans la paroi de la loge stolonale, px porus anormal dans la paroi du tube zoïdal, ta tube annulaire autour de la vésicule embryonnaire, t<sub>2</sub> tube zoïdal primaire, t<sub>1</sub> tube zoïdal secondaire, vb partie basilaire de la vésicule embryonnaire, vl partie terminale de la vésicule embryonnaire, x limite entre les parties cassée et régénérée du tube zoïdal.

*dopleura* les branches latérales du stolon ont une pigmentation beaucoup plus intense que le stolon principal. Un phénomène analogue s'observe souvent chez les Dendroidea, chez lesquels les stolons de la bithèque, celui de la stolothèque et l'extrémité supérieure du stolon de l'autothèque sont souvent plus fortement pigmentés que le segment du stolon qui se trouve à l'intérieur de la stolothèque. Le stolon autothécal des Dendroidea se distingue d'une «branche latérale» du stolon de *Rhabdopleura* par sa longueur relativement plus grande et par le fait qu'il s'attache au stolon principal non pas à l'extrémité postérieure de la loge, mais au voisinage de son extrémité antérieure. Ces différences, d'importance plutôt secondaire, sont probablement liées à la présence chez les Dendroidea de bithèques et à la construction un peu différente de leurs rhabdosomes, ainsi qu'à la relation réciproque différente des thèques en général.

Passons maintenant à la comparaison de la composition thécale et à la structure des thèques dans les deux cas.

On chercherait en vain un homologue de la bithèque dans le cœnecium de *Rhabdopleura*. Mais l'absence de celle-ci ne constitue pas une différence importante, puisque cette catégorie de thèques fait également défaut dans le rhabdosome des Graptoloidea. D'autre part, dans le groupe de Camaroidea, certaines formes ont des bithèques, d'autres en sont dépourvues. Dans un chapitre ultérieur nous allons essayer d'expliquer la signification de ces thèques.

Quant aux deux autres catégories de thèques, les autothèques et les stolothèques, elles sont presque aussi nettement différenciées chez *Rhabdopleura* que chez les Dendroidea. Tandis qu'aux autothèques des Dendroidea correspondent évidemment les *tubes zoïdaux* de *Rhabdopleura*, à leurs stolothèques correspondent, à mon avis, les loges successives dont se composent les tubes rampants et qui sont séparées l'une de l'autre par des cloisons transversales. L'homologie entre les stolothèques et ces *loges stolonales* repose sur leur structure, sur leur mode de formation et sur leur rôle. Dans chacune de ces loges se trouve un segment de stolon, s'étendant dans toute sa longueur. C'est exactement ce qui s'observe dans une stolothèque. Les différences ne sont que secondaires: le stolon de la stolothèque est en général libre dans sa cavité, tandis que celui de la loge stonale est soudé, à un certain stade de son développement, à sa paroi inférieure (dorsale). Cette soudure est liée probablement à une autre différence, plus importante celle-ci, consistant dans le fait que la cavité de la stolothèque est entièrement séparée de celle de l'autothèque, tandis que celle de la loge stonale communique librement avec la cavité du tube zoïdal. On sait d'autre part que le zoïde de *Rhabdopleura*, en contractant complètement son pédoncule, peut se retirer non seulement dans la partie inférieure de son tube, mais jusqu'au fond même de la loge stonale. Or, si le stolon resterait à découvert dans cette loge, il serait exposé aux coups de la part de l'animal aux moments de ses brusques rétractions. La différence dans le rapport entre l'autothèque et la stolothèque d'un côté et le tube zoïdal et la loge stonale de l'autre résulte de la manière différente suivant laquelle le bourgeon zoïdal trouve son chemin vers l'extérieur dans les deux cas, ainsi que du mode différent d'accroissement des branches en longueur. Chez les Dendroidea le zoïde autothécal, en se développant, devait sortir à l'extérieur de la stolothèque par son ouverture et construisait l'autothèque dans le prolongement direct de la stolothèque. Chez *Rhabdopleura*, d'autre part, le zoïde pour sortir à l'extérieur de la loge stonale, où il est enfermé, est obligé de percer sa paroi. On a donc à faire dans le premier cas à un bourgeonnement apertural et dans le second à un bourgeonnement perforant. Cependant il est extrêmement intéressant de no-

ter que la forme si particulière de bourgeonnement perforant n'est pas entièrement étrange aux Graptolithes, puisqu'on la retrouve chez les Dendroidea, aussi bien que chez les Graptoloidea, aux premiers stades de développement du rhabdosome, quand dans la paroi de la sicula apparaît le porus, qui donne passage au bourgeon initial.<sup>1</sup>

Les vestiges de ce mode de bourgeonnement persistent encore aux stades suivants du développement du rhabdosome chez les Dendroidea, sous forme de deux encoches

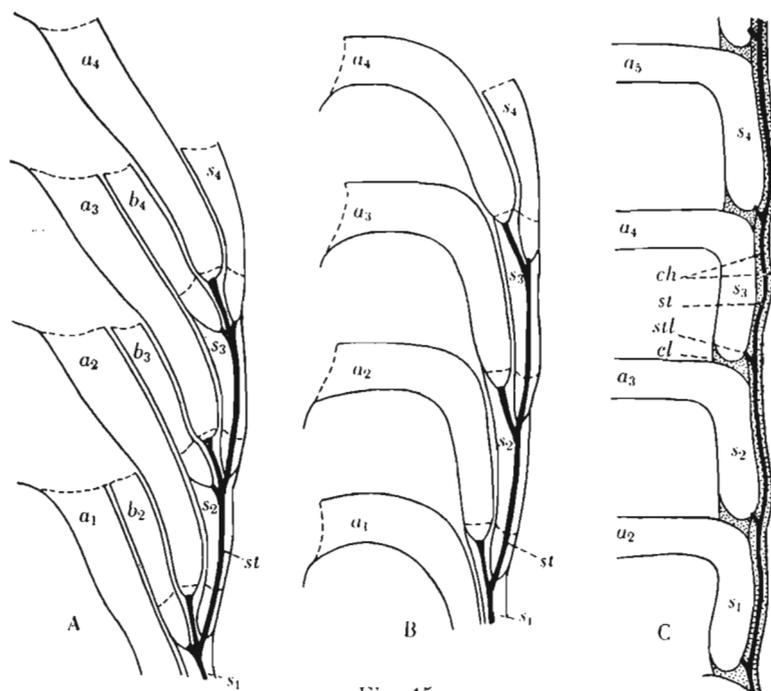


Fig. 15.

Figures diagrammatiques destinées à illustrer la ressemblance de la structure des parties chitini-sées d'un Graptolithe dendroïde et de *Rhabdopleura*. A terminaison d'un rameau de *Dendrograptus* à thèques supposées rabattues sur un plan. B schéma analogue, mais sans bithèques. C schéma de la structure du tubarium de *Rhabdopleura*.

*a* autothèques, *b* bithèques, *ch* dépôts chitineux autour du stolon noir, *cl* cloisons entre les loges stolonales, *s* stolothèques, *st* stolon noir, *stl* branches latérales du stolon noir.

au bord péristomal de la stolothèque, et chez les Graptoloidea, sous forme d'une seule encoche analogue, à partir de laquelle se développe la partie basilaire de l'autothèque, l'homologue de la stolothèque. Ces faits, ainsi que la constatation que nous avons fait ailleurs (voir p. 56) que dans l'évolution des Graptoloidea il y a une tendance à remplacer le bourgeonnement perforant du bourgeon initial par un bourgeonnement apertural, fait penser que chez les ancêtres des Graptolithes le bourgeonnement perforant pouvait avoir lieu non seulement dans le cas du bourgeon initial, mais aussi dans celui de chaque bourgeon thécal, comme cela a lieu chez *Rhabdopleura*.

<sup>1</sup> Il sera intéressant de signaler à cette occasion une observation que j'ai faite sur certains échantillons de *Rhabdopleura*. J'ai trouvé notamment quelques tubes zoïdaux dont la paroi est percée d'un orifice, à partir duquel s'est formé un second tube zoïdal, faisant un angle variable avec le premier (texte: fig. 14 C). Au-dessus de l'orifice, dans le tube plus ancien, s'est formé un septum transversal, obstruant la sortie par la voie de l'ancienne ouverture. Cette observation indique que même le zoïde mûr conserve la faculté de perforer par résorption la paroi de son tube et de construire un tube nouveau.

Chez les *Dendroidea* les fusellus à la base de la bithèque et de la stolothèque sont discordants sur ceux de la stolothèque qui leur donne origine. Or, chez *Rhabdopleura* les fusellus de la base du tube zoïdal sont aussi discordants sur ceux de la loge stolonale (texte: fig. 11).

La différence la plus notable entre les *Dendroidea* et le *Rhabdopleura* consiste dans le mode différent d'accroissement en longueur des branches dans les deux groupes. Chez les *Dendroidea* à l'extrémité libre de la branche se trouve une stolothèque ouverte qui produit par bourgeonnement apertural les trois catégories de thèques à la fois, les bases de celles-ci étant chitinisées et attachées aux stolons également chitinisés. Chez *Rhabdopleura*, d'autre part, les loges stolonales se forment dans la continuation directe l'une de l'autre, comme un seul tube. Ce tube est fermé à son extrémité libre et doit subir par conséquent, dans les phases d'accroissement, une résorption périodique. Ce n'est qu'après qu'il a atteint une certaine longueur que ce tube se divise en loges stolonales, grâce à la formation des septums transversaux entre les segments du stolon, pourvus chacun d'un bourgeon. Le bourgeon qui reste ainsi emprisonné dans une loge stolonale est obligé, pour sortir à l'extérieur, de perforer sa paroi.

Après avoir comparé la construction de la colonie, passons maintenant aux premiers stades de son développement ontogénétique. Le développement ontogénétique de la colonie d'un représentant typique des *Dendroidea* a été décrit dans un chapitre antérieur (voir p. 18). Quant au développement ontogénétique de la colonie de *Rhabdopleura*, quoique les précieuses recherches de SCHEPOTIEFF (55, p. 226—228), nous ont fourni là-dessus quelques données intéressantes, il est encore très imparfaitement connu. Par conséquent, il est bien difficile de le comparer exactement avec le développement des Graptolithes. Sur 300 colonies de *Rhabdopleura* étudiées par SCHEPOTIEFF, 11 seulement gardaient leur parties initiales et de celles-ci 3 seulement étaient bien conservées. D'après la description de cet auteur, la structure de la partie initiale, la mieux conservée, se présente de la façon suivante (texte: fig. 14, D). Au commencement de la colonie se trouve une «vésicule embryonnaire» («Embryonblase») sessile. Cette vésicule, dont SCHEPOTIEFF ne précise pas la morphologie, était vide dans tous les cas observés. Dans un spécimen sa paroi libre ou supérieure se prolongeait en un tube zoïdal qui s'élevait librement au-dessus d'elle. La vésicule embryonnaire est entourée par un tube annulaire ou spiral, entièrement sessile comme la vésicule et ne communiquant pas avec l'extérieur; dans ce tube se trouve un stolon en forme d'anneau. C'est de ce tube à stolon annulaire que partent un ou deux troncs stolonaux qui donnent origine à la colonie. SCHEPOTIEFF ne dit rien de la relation entre la partie sessile de la vésicule et son prolongement tubiforme ni de celle entre ces deux parties et le tube à stolon annulaire. Si la vésicule embryonnaire représente, comme il est à supposer, la thèque sécrétée pour la larve fixée au support, c'est elle qui a dû donner origine au tube à stolon annulaire.

Quoique cette structure semble être au premier abord bien différente de celle de la partie initiale d'un rhabdosome de Graptolithe, il se peut que la différence ne soit en grande partie qu'apparente et qu'elle diminuera quand on connaîtra à fond les premiers stades de développement de la colonie de *Rhabdopleura*. Dans l'état actuel de nos connaissances, on peut dire seulement que la vésicule embryonnaire peut être homologue à la sicula des Graptolithes. Sa partie initiale ou la vésicule proprement dite correspondrait à la prosicula et le tube zoïdal par lequel elle se prolonge à la métasicula. Le tube à stolon annulaire qui entoure la vésicule et qui a dû bourgeonner à partir d'elle,

représenterait la première stolothèque. Il est à prévoir que l'étude de ces parties chez *Rhabdopleura* va établir que ce tube bourgeonne d'un porus dans la paroi de la vésicule, de la même manière, comme le bourgeon initial des Graptolithes bourgeonne d'un porus dans la paroi de la sicula. La partie initiale de la vésicule embryonnaire de *Rhabdopleura*, encore très imparfaitement connue, semble avoir une apparence très différente d'une prosicula des Graptolithes, car au lieu de s'élever en forme d'un cylindre ou cône, elle semble être couchée à plat. Mais la sicula des Graptolithes n'a pas toujours cet aspect typique, qui nous est devenu si familier par l'étude des Graptoloidea. Déjà dans les limites des Dendroidea le genre *Rhipidodendrum* présente une sicula fortement courbée, où la prosicula est orientée à angle droit par rapport à la métasicula. D'autre part, comme je le remarque en parlant des Tuboidea (p. 143), la sicula y devait être couchée sur sa paroi latérale de façon analogue à la partie initiale de la vésicule embryonnaire de *Rhabdopleura* et seule la partie aperturale de la métasicula s'élèverait verticalement. Analogue, et peut être plus semblable encore à la vésicule de *Rhabdopleura*, a dû être la prosicula dans le groupe des Camaroidea dont le bourgeon initial avec son stolon avait probablement lui aussi un aspect différent de celui qu'il présente chez les Dendroidea.

On voit donc que la structure des parties initiales du cœnecium de *Rhabdopleura* ne s'oppose nullement à notre théorie de l'affinité étroite de cet animal avec les Graptolithes.

Les premiers stades de développement de la colonie des Cephalodiscoidea sont entièrement inconnus, de sorte qu'une comparaison avec les Graptolithes n'y est pas encore possible.

En résumant les résultats des comparaisons des Graptolithes avec les Ptérobranches, exposés dans ce chapitre, nous pouvons conclure qu'il y a de très nombreux caractères communs à ces deux groupes d'animaux et que parmi ceux-ci certains sont de nature si spéciale qu'ils excluent décidément la supposition qu'ils soient dus au phénomène de convergence. Comme les plus importants de ces derniers caractères, je considère la structure fusellaire du test et la présence de stolons à structure et signification biologique essentiellement les mêmes dans les deux groupes.

Si on voulait analyser une à une toutes les particularités des Graptolithes, on trouverait aussi, sans doute, plusieurs points de dissemblance, mais se seraient là des différences de la catégorie de celles qui existent également entre les différents groupes de Graptolithes eux-mêmes. Il me semble par ex. que si on ne connaissait du groupe des Camaroidea qu'un type extrême, comme l'est par ex. *Cysticamara accollis*, on ne se déciderait probablement pas à l'inclure dans les Graptolithes. La différence entre lui et un Graptolithe typique n'est peut-être pas moindre qu'entre ce dernier et le *Rhabdopleura*. Mais dans le premier cas nous connaissons heureusement une série de formes intermédiaires qui relie les deux types extrêmes, tandis que dans le second celles-ci, dans l'état actuel de nos connaissances, nous font défaut.

Il faut remarquer enfin que la présence dans notre faune en outre des Graptolithes d'une forme comme *Eocephalodiscus polonicus* (voir p. 195), dont la colonie présente une structure conforme dans ses traits essentiels à celle du cœnecium de certains Cephalodiscoidea actuels, rend très vraisemblable la supposition que des Ptérobranches voisins des actuels vivaient déjà à côté des Graptolithes et qu'il y devait exister aussi des types reliant plus intimement ces deux groupes que ne le font les formes étudiées jusqu'à présent.

## Bryozoaires

La similitude des colonies des Graptolithes avec celles des Bryozoaires a été signalée par différents auteurs, depuis qu'on a commencé à les étudier scientifiquement. D'abord c'était surtout la ressemblance de l'ensemble de la colonie qui frappait les observateurs.

HALL (1852, cité d'après ELLES et WOOD, 29, p. XXXIV) fut le premier d'avoir comparé le rhabdosome de *Dictyonema* avec la colonie de *Fenestella*. Le « style » de la construction de la colonie est dans le deux cas le même.

Tandis que HALL n'y voyait qu'une ressemblance superficielle, SALTER (1863 et 1866, cité d'après ELLES et WOOD, 29, pp. XLVI et LV) considérait que les deux groupes d'animaux étaient liés par de réelles affinités.

CARRUTHERS (1867, cité d'après ELLES et WOOD, 29, p. LVIII), tout en rapprochant les Graptolithes aux Hydrozoaires, s'inclinait, dans certaines de ses publications, à admettre leur liaison plus étroite avec les Bryozoaires, signalant comme caractères communs de ces deux groupes l'absence de canal commun et l'aspect semblable des ouvertures thécales.

RICHTER (1871, 47) reconnaissait les grandes ressemblances des deux groupes et plaçait les Graptolithes à côté des Bryozoaires.

Certains autres auteurs qui voyaient dans les Graptolithes des êtres voisins des Bryozoaires, s'appuyaient principalement sur leur ressemblance avec *Rhabdopleura*, qu'on rangeait souvent parmi les Bryozoaires.

Les seuls auteurs qui ont développé d'une manière plus étendue l'hypothèse de l'affinité des Graptolithes avec les Bryozoaires furent ULRICH avec RUEDEMANN (62). Ces paléontologistes sont arrivés indépendamment à la conviction que les Graptolithes constituent un rameau phylétique précoce des Bryozoaires depuis longtemps éteint (p. 589) et que «...the graptolites represent a more primitive branch of the phylum than the bryozoans proper» (p. 595).

Les arguments qu'ils ont mis en avant en appui de leur thèse peuvent être résumés de la manière suivante:

1° La prosicula et la métasicula des Graptolithes correspondent respectivement au protœcium et à l'ancestrula des Bryozoaires.

2° Il y a une analogie entre les deux groupes dans le mode de bourgeonnement de premières thèques de la colonie.

3° Dans les deux groupes la symétrie des thèques est bilatérale.

4° Différentes formes du rhabdosome des Graptolithes ont leurs correspondants dans les colonies des Bryozoaires et la structure des thèques dans les Diplograptidae, comparée avec celle des Cryptostomata «reveals so many similarities that it seems unreasonable to deny they fundamental genetic relationship».

5° L'existence sur le test de *Climacograptus typicalis* et de *Glossograptus quadrimucronatus* de certaines petites impressions, en nombre de 3 paires par chaque thèque, que les auteurs considèrent comme des impressions musculaires et dont le nombre et l'emplacement seraient les mêmes que dans la zoécie des Bryozoaires.

6° L'existence sur les branches de certains Graptolithes dendroïdes de corps ovoïdaux que les auteurs assimilent aux ovicelles des Bryozoaires.

Examinons brièvement ces arguments, en allant dans l'ordre inverse de celui dans lequel nous les avons énumérés.

La question de supposées ovicelles a été examinée déjà dans le chapitre précédent et nous n'avons pas besoin d'y revenir.

La présence des impressions musculaires dans les thèques des Graptolithes ne me semble nullement être établie. Tout d'abord il est bien significatif que ces soi-disant impressions musculaires ont été observées exclusivement sur des rhabdosomes aplatis, conservés dans les schistes. L'étude, faite par plusieurs auteurs, des échantillons plastiques, isolés de la roche à l'aide des acides, et rendus souvent transparents par décoloration, malgré leur état de conservation incomparablement meilleur, n'a permis de constater rien qui aurait pu être assimilé à des impressions musculaires. Cela indique, à mon avis, que les impressions observées par ULRICH et RUEDEMANN sur les rhabdosomes de *Climacograptus* et de *Glossograptus*, et celles analogues que HABERFELNER (33), a décrit chez *Monograptus*, n'ont rien à faire avec les muscles, mais sont liées à la compression de différentes parties du test. En ce qui concerne particulièrement les impressions de *Monograptus*, désignées par HABERFELNER par la lettre *f*, placées à la base de chaque thèque, elles correspondent indubitablement aux traces des bases épaissies des septums interthécaux. Les impressions signalées par le même auteur dans la région aperturale s'expliquent probablement par l'aplatissement de certains endroits de thèques, où leur épaisseur est plus grande qu'ailleurs à cause des inflexions. Quant aux impressions observées par ULRICH et RUEDEMANN sur les rhabdosomes de *Climacograptus*, elles peuvent bien correspondre aux endroits où les deux bandes chitineuses, qui s'étendent de la base du septum interthécal au septum médian du rhabdosome, se rattachent l'une à l'autre et où le test subit un épaississement (voir la fig. 3, p. 9 chez BULMAN, 11).

En identifiant les supposées impressions musculaires avec les points d'attache de deux paires de muscles et de deux cordons funiculaires des Bryozoaires, les auteurs américains cités ont certainement poussé trop loin leurs déductions. En admettant même une affinité étroite des Graptolithes avec les Bryozoaires, il serait plutôt surprenant de retrouver une concordance aussi parfaite du nombre et de la disposition des muscles dans les deux groupes, concordance qui est loin d'exister dans les limites de la classe des Bryozoaires elles-mêmes. En effet, chez ces derniers seuls les grands muscles rétracteurs sont toujours bien individualisés et au nombre de deux. Par contre, le nombre et la disposition des muscles pariéto-vaginaux sont différents chez les Cyclostomata d'un côté (muscles extenseurs du vestibule de BORG, 5, p. 230, 231) et les Cheilostomata et Ctenostomata de l'autre. Enfin le funicule ne forme jamais, à ma connaissance, deux cordons séparés, comme le figurent ULRICH et RUEDEMANN. A cela il faut ajouter que chez les Bryozoaires les muscles et le cordon funiculaire ne laissent pas en général d'impressions nettes à la surface interne du test, surtout si celui-ci est chitineux, comme dans le cas des Ctenostomata et des Phylactolaemata.

Les ressemblances de la forme de la colonie de certains Graptolithes et de certains Bryozoaires, par ex. celle de *Dictyonema* avec *Fenestella*, sont sans doute frappantes et elles ont été remarquées depuis longtemps. Mais ce sont là des ressemblances qui peuvent être expliquées aussi par la convergence de deux groupes d'animaux coloniaux.

La symétrie bilatérale distingue sans doute nettement les Graptolithes des Hydrozoaires et les rapprochent aux Bryozoaires, mais c'est là un caractère propre de la plupart des Métazoaires.

Quant à la ressemblance de premiers stades de développement de la colonie dans les deux groupes, signalée par ULRICH et RUEDEMANN, elle ne peut pas être entièrement rejetée, comme l'a fait BULMAN (18, p. 32). Le parallélisme entre le protœcium et l'an-

cestrula d'un côté et la prosicula et la métasicula de l'autre est indubitable. Le fait que le protœcium a un aspect différent de celui de la prosicula est d'importance secondaire: l'un et l'autre correspondent cependant à l'enveloppe de la larve. D'autre part, le rapport de la métasicula avec la prosicula est exactement le même que celui de l'ancestrula avec le protœcium: dans les deux cas on a affaire à l'enveloppe du premier zoïde de la colonie qui a bourgeonné sur le zoïde larvaire et l'a remplacé.

Quant à l'apparition de premiers bourgeons, je suis d'accord avec BULMAN (18, p. 32) que la comparaison qu'ont fait ULRICH et RUEDEMANN des Graptolithes avec les Bryozoaires Cheilostomes n'est pas heureuse, car chez les Graptolithes la sicula ne donne jamais plus d'un bourgeon initial. Il me semble que le mode d'apparition du premier bourgeon des Graptolithes pourrait être beaucoup plus aisément comparé avec celui qui caractérise les Bryozoaires Cyclostomes. Chez ces derniers (voir BOR : 5, p. 255 et suivante, fig. 15—17), le zoïde ancestrulaire donne origine à un seul bourgeon, comme chez les Graptolithes. La cavité occupée par ce bourgeon est délimitée de la cavité du zoïde ancestrulaire par un septum, de façon analogue comme l'est la cavité de la stolithèque  $s_0$  de celle de la sicula chez *Dendrograptus*. Mais chez les Cyclostomes le premier bourgeon sort à l'extérieur par l'aperture de la zoécie ancestrulaire, tandis que chez les Graptolithes il sort par le porus dans la paroi de la sicula. Mais cette différence n'a pas de caractère absolu, car chez les Graptolithes il y a une tendance évidente à remplacer le bourgeonnement perforant par un bourgeonnement apertural. Le porus y est transféré progressivement, dans l'histoire du groupe, de la partie proximale à la distale de la sicula, et chez *Monograptus* il y a en réalité une sorte de bourgeonnement apertural, puisque le bourgeon pousse par une encoche au bord de l'aperture métasiculaire, encoche qui se ferme ensuite autour de lui, imitant le porus.

Un autre groupe de Bryozoaires qui présente des ressemblances assez frappantes avec les Graptolithes est celui de Cténostomes, en particulier les Stolonifères. Les Cténostomes ont comme les Graptolithes un test chitineux et le groupe de Stolonifères est caractérisé, comme celui de Graptolithes, par la présence des stolons (cordons funiculaires). Ces stolons ressemblent à ceux des Graptolithes par le fait qu'ils sont placés à l'intérieur des tubes, formés chacun par une succession de zoécies modifiées, comparables aux stolithèques. Chaque zoécie est rattachée à ce stolon par un pédoncule stolonai, de manière pareille comme les thèques des Dendroidea se rattachent aux nœuds stolonaux des stolithèques successives. Les similitudes sont plus grandes encore, si on compare les Cténostomes avec les Camaroidea, car dans les deux cas on a le même type de thèques, raccourcies, ovoïdales bourgeonnant sur les branches d'un système ramifié de stolons. Par son aspect général une colonie de Camaroidea telle par ex. comme celle du genre *Cysticamara* se ressemble d'une manière frappante à une colonie encroûtante de Cténostomes du type des Alcyonididae. Il faut ajouter aussi que les dépôts granuleux chitinisés qu'on trouve le plus souvent dans les camaras occluses des Camaroidea sont bien comparables aux corps bruns des Bryozoaires. Mais il y a aussi certaines différences importantes. Tout d'abord le test chitineux des Graptolithes a toujours une structure fusellaire et celui des Cténostomes est anhiste. Ensuite, chez les Cténostomes le test ne subit jamais d'épaississement secondaire, comme c'est la règle des Graptolithes. A ce point de vue les Graptolithes peuvent être comparés plus aisément à ceux parmi les Bryozoaires Cyclostomes, chez lesquels il se produit aussi un épaississement secondaire du test, comme le sont les Heteroporidae, les Horneridae et les Lichenopori-

dae. Enfin les stolons des Cténostomes Stolonifères n'ont pas de paroi chitineuse, comme l'ont ceux des Graptolithes.

En se basant sur les ressemblances signalées entre les Graptolithes et les Bryozoaires, on est tenté d'y voir la preuve de leurs affinités et surtout de la liaison des Cténostomes avec les Camaroidea. Mais des considérations d'ordre théorique n'y sont pas favorables. Les Bryozoaires Cténostomes sont considérés par la plupart des auteurs comme un des groupes les plus spécialisés, qui se rattache le plus étroitement aux Cheilostomes. D'autre part, ces deux groupes paraissent être alliés aux Cryptostomes paléozoïques. En ce qui concerne la non-calcification du test chez les Cténostomes, il n'est pas sûr que ce soit là un état primitif, il se pourrait bien qu'il y s'agisse d'un phénomène régressif. BORG (6, p. 489—490) suppose que de 3 ordres de Bryozoaires actuels, les Phylactolaemata, les Stenolaemata (Cyclostomata + ? Trepostomata) et les Gymnolaemata (Cryptostomata + Cheilostomata + Ctenostomata) sont dérivés chacun indépendamment des ancêtres communs, des Pro-Bryozoaires hypothétiques. Il s'imagine ces derniers comme des animaux sessiles, plus ou moins cylindriques, combinant dans leur organisation des caractères primitifs distribués parmi les différents ordres des Bryozoaires vivant aujourd'hui. Ces animaux devaient se ressembler selon toute probabilité à la *Phoronis* actuelle.

En admettant cette conception, basée sur l'étude morphologique et embryologique des Bryozoaires actuels, il serait bien difficile de faire dériver les Bryozoaires des Graptolithes. Ces derniers s'éloignent en effet sensiblement du prototype théorique des Bryozoaires. C'étaient des animaux déjà profondément adaptés à la vie coloniale et spécialisés dans des directions très variées. Aucun des groupes connus des Graptolithes ne répond à lui seul aux conditions que devraient réaliser les ancêtres des Bryozoaires. Il resterait donc à admettre que les Bryozoaires forment un groupe polyphylétique, c'est-à-dire que leurs différents ordres procèdent indépendamment de différents ordres de Graptolithes. Dans une telle hypothèse, on pourrait rattacher les Gymnolaemata aux Camaroidea et les Stenolaemata avec les Phylactolaemata soit aux Dendroidea, soit aux Tuboidea. Tandis que les ressemblances morphologiques entre les deux premiers groupes ne s'opposent pas catégoriquement à l'hypothèse de leur affinité, celles entre les autres groupes mentionnés sont certainement trop superficielles pour rendre leur liaison génétique vraisemblable.

L'histoire paléontologique des Bryozoaires, dans leur début, est encore très imparfaitement connue. Les groupes des Trepostomata, Cyclostomata et Cryptostomata apparaissent brusquement au début de l'Ordovicien et y sont déjà assez différenciés. Cela fait penser que la classe a dû exister déjà au Cambrien. Parmi les plus anciens Bryozoaires ULRICH et BASSLER distinguent aussi les Cténostomes qui seraient voisins des Stolonifera actuels. Cependant la vraie nature des organismes que ces auteurs y ont rangés reste toujours incertaine. Quoiqu'il en soit, le fait que dans l'Ordovicien inf. à côté de différents groupes de Graptolithes existaient aussi des groupes variés et bien caractérisés de Bryozoaires, plaide plutôt contre l'hypothèse de l'origine graptolithique des Bryozoaires.

En conclusion, je pense que les faits morphologiques aussi bien que les chronologiques sont défavorables à l'idée émise par ULRICH et RUEDEMANN que le groupe de Graptolithes puisse correspondre à une branche phylétique primitive des Bryozoaires. Par conséquent il est probable aussi que la ressemblance entre les Camaroidea et les Cténostomes soit le résultat d'une convergence plutôt que d'une réelle affinité.

## ORGANISATION DES GRAPTOLITHES

### Morphologie probable du corps des Graptolithes

Les corps mêmes des Graptolithes sont inconnus à l'état fossile. Il semble néanmoins que certaines empreintes qu'on observe parfois à la périphérie des thèques, dans des rhabdosomes conservés dans des schistes à grain particulièrement fin, correspondent à des traces de parties molles. La question a été dernièrement posée par HUNDT (38) qui a présenté d'intéressantes observations à ce sujet. Mais les empreintes décrites par lui ne donnent aucune indication précise quant aux traits essentiels de la morphologie du corps. Dans l'état actuel de nos connaissances dans ce domaine, nous ne pouvons donc nous former une idée de la morphologie des parties molles des Graptolithes que par la voie indirecte, en nous appuyant 1° sur la morphologie de leurs parties chitinisées conservées à l'état fossile et 2° sur la structure des animaux actuels les plus voisins des Graptolithes.

De la comparaison des Graptolithes avec certains animaux actuels, faite dans le chapitre précédent, nous avons conclu que les Graptolithes devaient être des animaux très voisins des Ptérobranches. Sous certains aspects ils devaient ressembler aussi aux Bryozoaires. C'est donc en nous basant sur la morphologie de ces deux groupes d'animaux que nous allons essayer d'inférer celle des Graptolithes. Mais dans notre effort de construire une image approximative de ces animaux disparus, nous allons évidemment tenir compte de leurs traits particuliers, tels qu'ils sont reflétés par la structure de leur squelette chitineux. Dans cet essai de reconstruction, nous allons prendre en considération avant tout les Dendroidea, car une bonne compréhension de leur organisation peut nous donner la clef à la compréhension des autres groupes.

Chez les Dendroidea le rhabdosome se compose de trois catégories de thèques: autothèques, bithèques et stolothèques. Il est donc à savoir quel était l'aspect, le rôle et les relations mutuelles des zoïdes ou *graptolithozoïdes* abrités dans chacune de ces 3 catégories de thèques, soit des «*autozoïdes*», des «*bizoïdes*» et des «*stolozoïdes*».

Chez *Rhabdopleura* nous avons distingué deux catégories de thèques: les «*tubes zoïdaux*» et les «*loges stolonales*», dont les premiers correspondent à notre avis aux autothèques des Dendroidea et les secondes à leurs stolothèques. Quelle a pu être la signification des bithèques chez les Graptolithes?

On les a interprétées de manières différentes et la majorité des auteurs qui se sont occupés du problème, parlaient de la comparaison des Graptolithes avec les Hydroïdes.

HOLM (36, p. 10), ayant le premier signalé la présence d'un dimorphisme thécal chez les Dendroidea, a appliqué à ces thèques supplémentaires le nom de bithèques, l'accompagnant entre parenthèses de celui de «*gonangium*» avec un signe d'interrogation.

WIMAN (66, p. 44), qui rejetait l'hypothèse des affinités hydroïdiennes des Graptolithes et considérait ceux-ci comme des animaux bilatéraux, reconnaissait néanmoins comme juste la supposition de HOLM et dans tous ses travaux concernant les Dendroidea désignait la thèque supplémentaire sous le nom de «*gonangium*».

FRECH (30, p. 550, fig. 127, p. 560 et 565) était de l'opinion que les bithèques doivent correspondre non pas aux gonanges des Hydroïdes, mais à leurs nématothèques. WIMAN

(69, p. 188) opposa à cette hypothèse le fait qu'à l'inverse des nématothèques, qui sont placées aux points les plus exposés de la colonie, les bithèques (gonanges) se trouvaient aux points plutôt abrités.

Suivant BULMAN (8, p. 53—59), les bithèques ne peuvent pas correspondre aux gonothèques pour des raisons suivantes: 1<sup>o</sup> elles font défaut chez les Graptoloidea, 2<sup>o</sup> elles se présentent en même nombre que les autothèques, ce qui serait inconcevable pour les gonanges, 3<sup>o</sup> elles ont un diamètre environ moitié aussi grand que celui des autothèques et 4<sup>o</sup> elles apparaissent dès le commencement du développement de la colonie et il serait étrange que des individus reproducteurs spéciaux apparaissent à un stade aussi précoce. Et cet auteur conclut que les bithèques ont dû loger des individus «...something of the nature of the dactylozoid of the Siphonophora and of the Podocorynidae among Gymnoblastea». La position des bithèques chez *Dictyonema flabelliforme* ne s'oppose pas, d'après BULMAN, à les considérer comme des individus destinés à défendre la colonie et à assurer en même temps son alimentation.

Enfin ULRICH et RUEDEMANN (62, p. 601), dans leur effort de rapprocher les Graptolithes aux Bryozoaires, émirent l'idée que les bithèques peuvent correspondre aux stades primitifs de développement des appendices vésiculaires particuliers qu'ils ont observés chez *Mastigograptus* et *Ptilograptus* et qu'ils supposent être homologues des oécies des Bryozoaires.

Toutes les hypothèses admettant que les bithèques correspondent à des individus destinés spécialement à produire ou à garder des œufs, des larves ou des embryons sont, à mon avis, peu vraisemblables, pour la raison que chez les animaux coloniaux produisant de tels individus ceux-ci sont en général plus volumineux et non plus petits que les individus normaux. D'autre part, dans le cas de *Tubidendrum bulmani* n. sp. (voir plus bas, p. 97), les produits que je considère comme des embryons se trouvent dans les autothèques et non dans les bithèques.

Il est étrange qu'aucun des auteurs qui se sont occupés du problème des bithèques n'a pas pris en considération la cause la plus fréquente du dimorphisme chez les animaux: celle de la différence sexuelle. Il est vrai que chez la plupart des animaux coloniaux le dimorphisme sexuel n'existe pas, car les individus composant une colonie sont hermaphrodites. Mais les Ptérobranches présentent des phénomènes intéressants à ce point de vue. On y peut distinguer, au point de vue sexuel, jusqu'à 4 sortes d'individus: des mâles, des femelles, des hermaphrodites et des individus stériles. Chez *Rhabdopleura normani* la plupart des colonies se composent, d'après SCHEPOTIEFF (55, p. 473—474), d'individus stériles, d'autres semblent être dioïques, contenant à la fois des mâles et des femelles. Chez *Rhabdopleura striata*, d'après le même auteur (57, p. 430), les colonies sont monoïques, contenant soit des mâles, soit des femelles, mais accompagnés d'individus stériles. Les mâles et les femelles de *Rhabdopleura normani* ne se distinguent que par leur forme: les mâles présentent un tronc élancé et les femelles — arrondi. Chez *Rhabdopleura striata* le mâle est presque deux fois plus long que la femelle. Ce dimorphisme des zoïdes ne se reflète cependant pas dans l'aspect des tubes zoïdaux.

Chez la plupart des espèces de *Cephalodiscus* le cœnecium est dioïque, contenant à la fois des mâles et des femelles en même nombre. Chez certaines (*Cephalodiscus* (*Idiothecia*) *nigrescens* RAY LANKESTER) on trouve, d'après RIDGEWOOD (48, p. 45), dans un seul cœnecium, voir même sur une seule branche, côte à côte, des mâles, des femelles et des hermaphrodites. Ces trois catégories d'individus ne présentent dans la plupart des espèces, aucune différence sensible dans leur aspect externe. Une exception im-

portante est présentée cependant par *Cephalodiscus (Demiothecia) sibogae* HARMER. Dans le cœnecium de cette espèce HARMER (35, p. 4) a trouvé des mâles et des individus stériles. Or, tandis que les individus stériles avaient l'aspect externe d'animaux normaux, étant pourvus de 8 bras tentaculifères, les mâles étaient très réduits (texte: fig. 16, B), n'ayant que deux bras plus ou moins raccourcis et dépourvus complètement de tentacules; leur tronc était plus élancé et, quoique ils étaient pourvus de bouche, leur tube digestif était à l'état d'atrophie. Chez cette espèce les colonies femelles sont inconnues, de sorte qu'on ne sait pas si le dimorphisme si accentué des zoïdes a pour corollaire ou non un dimorphisme du cœnecium. Quoiqu'il en soit ces exemples font penser que les Dendroidea étant des Graptolithes primitifs avaient encore les sexes séparés et il est tout-à-fait vraisemblable que le dimorphisme de leurs thèques tient précisément au dimorphisme sexuel. Si tel était le cas, il est probable que c'étaient les autothèques qui abritèrent les femelles et les bithèques les mâles. Dans le cas de dimorphisme sexuel chez les Ptérobranches actuels, les femelles sont plus grandes ou du moins plus renflées que les mâles. L'absence de lèvres différenciées à l'aperture des bithèques pourrait être liée à la réduction ou à l'absence d'organes tentaculaires chez les mâles, comme cela a lieu chez les mâles de *Cephalodiscus (Demiothecia) sibogae*.

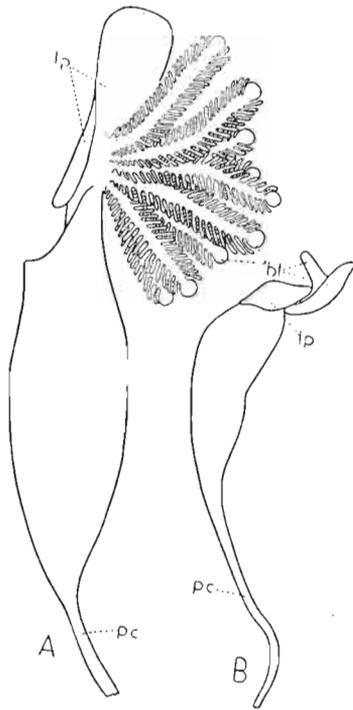


Fig. 16.

A *Cephalodiscus (Demiothecia) inaequalus* ANDERSSON. Individu femelle,  $\times 20$  (d'après ANDERSSON, 2, pl. 4, fig. 24).  
B *Cephalodiscus (Demiothecia) sibogae* HARMER. Individu mâle,  $\times 20$  (d'après HARMER 35, pl. 7, fig. 7).

La supposition que les autothèques correspondaient aux zoïdes femelles est corroborée par le fait que chez *Tubidendrum bulmani* n. sp. ce sont ces thèques seulement qui renferment des embryons, jamais les bithèques.

A quoi pourrait tenir la disparition des bithèques chez les Graptoloidea et chez la plupart des Camaroidea? A mon avis c'était là le résultat du passage de gonochorisme (état à sexes séparés) à l'hermaphroditisme. Cette évolution correspondait à une meilleure adaptation à la vie coloniale. Certains Ptérobranches actuels réalisent encore un stade transitoire à ce point de vue, puisqu'ils ont déjà, à côté des mâles et des femelles, des hermaphrodites. Des cas de l'hermaphroditisme, où à côté des individus hermaphrodites seul les mâles persistent, sont connus chez les

Cirripèdes et les Nématodes actuels. Au passage de l'état gonochorique à l'hermaphroditique ce sont, dans la plupart des cas, les femelles qui se transforment en hermaphrodites, tandis que les mâles tendent à être éliminés. Ils persistent parfois à côté des hermaphrodites comme des individus nains ou mâles complémentaires.

Il est possible que dans les colonies de certains Graptolithes à bithèques très petites, les mâles n'étaient plus fonctionnels et que les individus qui occupaient les autothèques n'étaient pas des femelles, mais des hermaphrodites. L'élimination des mâles a pu être précédée, ici comme dans d'autres groupes d'animaux, par l'apparition des hermaphrodites.

Un autre problème est celui de la manière comment s'est opérée la disparition

des bithèques, est-ce qu'il y avait une réduction progressive de celles-ci ou leur disparition d'un coup et, dans le second cas, si cette disparition affectait à la fois le rhabdosome entier ou progressivement ses différentes parties. Il est difficile de répondre à ces questions dans l'état actuel de nos connaissances. On n'a pas observé jusqu'ici des Graptolithes ayant des bithèques à l'état décidément rudimentaire. Mais dans le cas de certains Camaroidea (*Bithecocamara ? misera* n. sp.), il semble y avoir des bithèques qui ne s'ouvrent pas à l'extérieur. D'autre part, il semble qu'il y a des rhabdosomes à bithèques normalement développées, mais ne se présentant que sporadiquement et en très petit nombre. Ainsi BULMAN (17, p. 47—48) a décrit sous le nom d'*Azygograptus? œlandicus* un rhabdosome dont certains spécimens sont composés normalement d'autothèques seules, mais qui portent aussi une ou plusieurs thèques supplémentaires ayant tout-à-fait l'aspect des bithèques. Enfin on connaît aussi des espèces à rhabdosomes si semblables qu'on les place dans un seul genre, mais dont certaines sont pourvues de bithèques et d'autres n'en ont aucune trace. Tel est le cas des représentants des genres *Bryograptus* et *Clonograptus*. Parmi ceux-ci *Bryograptus hunnebergensis* (J. C. MOBERG) et *Clonograptus tenellus* (LINNARSSON,) étudiés par STUBBLEFIELD (60), ont des bithèques normalement développées dans toute l'étendue du rhabdosome, tandis que les autres espèces paraissent en être complètement dépourvues. Suivant BULMAN (18, p. 21) les bithèques des formes en question sont nettement plus courtes que celles de *Dictyonema flabelliforme*. Il semble donc probable que l'élimination des bithèques s'est opérée de différentes manières, suivant les cas, et que ce processus s'est poursuivi indépendamment et parallèlement dans différents groupes. Une opinion analogue a été exprimée dernièrement par BULMAN (21, p. 53).

Dans certains Dendroidea on observe un phénomène curieux consistant dans la coalescence des apertures des bithèques avec celles des autothèques qu'elles avoisinent (p. 35). En général il y s'agit de l'union d'une bithèque avec une autothèque, mais exceptionnellement deux bithèques peuvent s'unir avec une autothèque. Dans ce dernier cas il y a une ouverture commune aux trois thèques. En parlant de ce phénomène, BULMAN (17, p. 21—22 et 18, p. 21) dit que c'est par une voie analogue qu'a pu s'opérer la suppression des bithèques chez les ancêtres des Graptoloidea. Or il faut remarquer qu'il n'y s'agit en réalité que d'une union plutôt superficielle et la suppression des bithèques n'y est qu'apparente, car ce sont seulement les parties aperturales des thèques qui s'unissent entre elles, tandis que les thèques comme telles restent tout-à-fait indépendantes et les bithèques sont à tous les autres égards normalement développées.

Le phénomène de coalescence des bithèques avec les autothèques pourrait être utilisé comme un argument en faveur de notre hypothèse du passage de l'état à sexes séparés à celui de l'hermaphroditisme, mais il est à remarquer que les thèques qui s'unissent de cette façon appartiennent toujours à des générations différentes et s'attachent par leurs stolons à des nœuds stolonaux distincts. D'autre part, une pareille union des individus déjà développés de sexe distinct pour former un hermaphrodite est invraisemblable au point de vue physiologique.

Passons maintenant à considérer la signification des stolothèques. Du fait que ces thèques contiennent invariablement le stolon, au bout libre duquel bourgeonnent les nouvelles thèques, il faut conclure que les parties molles qu'elles contenaient étaient destinées à assurer la multiplication par la voie asexuée, afin de constituer une colonie. Mais quelle a pu être la structure de ses parties molles? En recourant à l'analogie avec *Rhabdopleura*, on peut dire qu'au bout libre du stolon devait se trouver un

bourgeon zoïdal. C'était ce bourgeon qui construisait la stolothèque. Chez *Rhabdopleura* ce bourgeon terminal semble pouvoir construire toute une série de loges stolonales, restant toujours au bout du stolon, à l'extrémité d'une branche en voie d'accroissement, tandis que des bourgeons nouveaux apparaissent à sa base et sont laissés en arrière. Ce n'est que dans le cas où l'accroissement en longueur de la branche est terminée que ce bourgeon terminal se développe en un zoïde.

On pourrait admettre que le phénomène se passait d'une façon analogue chez les *Dendroidea*, c'est-à-dire que le bourgeon qui occupait la stolothèque, après avoir produit à sa base un bourgeon autothécal et un autre bithécal, allait construire une nouvelle stolothèque, restant ainsi toujours au bout du rameau, dans la stolothèque terminale. Mais la structure des nœuds stolonaux et la relation entre les trois thèques qui bourgeonnent d'une stolothèque, indiquent que le phénomène devait se passer ici d'une manière un peu différente.

De trois stolons qui apparaissent sur un nœud c'est toujours le stolon autothécal qui se trouve au milieu, c'est-à-dire dans l'axe du stolon primitif, tandis que les stolons bithécal et stolothécal occupent chacun une position latérale. Il est donc probable que le bourgeon terminal, après avoir donné origine à sa base à un bourgeon bithécal et à un autre stolothécal, continuait à s'accroître dans la direction primitive et se développait en un autozoïde qui sécrétait l'autothèque. Une telle interprétation est d'autant plus vraisemblable que c'est précisément l'autothèque qui est construite dans le prolongement direct de la stolothèque, tandis que la bithèque et la nouvelle stolothèque sont construites chacune par un système de fusellus indépendants et se développent à partir d'encoches dans le bord apertural de la stolothèque. Donc, dans cette interprétation, chaque bourgeon stolothécal serait responsable de la construction de deux thèques: 1<sup>o</sup> d'une stolothèque et 2<sup>o</sup> d'une autothèque, placée dans le prolongement de la première. Mais la stolothèque aurait été construite par ce bourgeon avant qu'à sa base apparaissent les deux bourgeons nouveaux, et l'autothèque après l'apparition de ceux-ci. On ne peut donc pas parler d'un «stolozoïde» et d'un «autozoïde» comme des entités indépendantes, car il s'agissait suivant toute probabilité d'un seul et même individu, l'autozoïde, à deux stades différents de son développement. Par conséquent, dans une colonie dendroïde, malgré l'existence d'un trimorphisme thécal, il y avait seulement un dimorphisme zoïdal. Les choses devaient se passer de manière analogue chez les *Graptoloidea*, avec cette différence que chez eux, au lieu d'un trimorphisme thécal il y a un dimorphisme et celui-ci est même plus ou moins effacé, car les stolothèques sont ici sensiblement moins individualisées que chez les *Dendroidea*. Ici la thèque se développe également dans la continuation de la partie basilaire du bourgeon thécal, homologue à la stolothèque, tandis que la partie basilaire de la thèque suivante (c'est-à-dire la seconde stolothèque) se forme dans une encoche et présente un système indépendant des fusellus. Le bourgeon zoïdal qui apparaissait sur le stolon construisait tout d'abord la partie basilaire de la thèque, et ensuite, après avoir subi un développement, la thèque même; le bourgeon qui poussait à sa base allait construire la partie basilaire de la thèque suivante et ainsi de suite.

Admettant cette interprétation, la plus vraisemblable à mon avis, la différence entre les *Dendroidea* et les *Graptoloidea* d'un côté et le *Rhabdopleura* de l'autre consisterait dans le fait, que chez ce dernier le bourgeon terminal est responsable de la construction de toute une série linéaire de stolothèques (loges stolonales), tandis que chez les premiers il construisait seulement une stolothèque et une autothèque. Dans le premier

cas à l'extrémité d'un rameau s'avance toujours le même bourgeon, tandis que dans le second cette position est occupée à chaque génération par un bourgeon nouveau.

Dans le cas des *Tubeidea*, les relations devaient être un peu différentes. Chez eux deux thèques au lieu de trois bourgeonnent en général sur une stolothèque. Il n'y a en outre aucun déterminisme quant à la nature de ces deux thèques. Chez *Tubidendrum bulmani* n. sp. par exemple, il peut y avoir des associations telles que *a s*, *a b*, *b s*, *b b*, *s s*. Seule l'association *a a*, n'a pas été observée. Son absence reste d'accord avec nos considérations sur les relations entre l'autothèque et la stolothèque. Comme l'autothèque est sécrétée, suivant notre conception, par le même zoïde qui a sécrété la stolothèque qui la précède, à chaque autothèque doit correspondre une stolothèque. Or, dans le cas non observé, où une stolothèque serait suivie de deux autothèques, à une de celles-ci la stolothèque ferait défaut. La présence d'une diade composée de deux bithèques signifie peut être qu'une d'elles seulement abritait un bizoïde normal, tandis que l'autre correspondait à un bourgeon autozoïdal qui dans son développement ultérieur a affecté les caractères d'un bizoïde.

La grande similitude entre les bithèques et les stolothèques, que nous avons signalée dans un chapitre antérieur (p. 28), tient probablement au fait que la stolothèque était sécrétée par un autozoïde (femelle) quand celui-ci se trouvait encore au stade de bourgeon et avait le lobe préoral et l'appareil tentaculaire peu développés; la bithèque, d'autre part, était sécrétée par un bizoïde (mâle), chez lequel les organes mentionnés n'arrivaient jamais à leur plein développement.

Après ces considérations sur la nature probable des zoïdes qui ont sécrété les différentes catégories de thèques des Graptolithes, passons maintenant à l'analyse des relations entre leurs corps et leurs sécrétions chitineuses.

Il a été exposé dans un des chapitres précédents que les rhabdosomes de tous les Graptolithes subissaient durant la vie de la colonie un épaissement secondaire par l'adjonction de couches corticales à leur surface externe. Il est de très grande importance d'élucider l'origine de ces couches. Examinons tout d'abord la façon de construire les cœneciums chez les Ptérobranches. La substance chitineuse dont ils sont formés est sécrétée par des glandes épithéliales disséminées à la surface du corps et concentrées particulièrement sur le lobe préoral. Dans le cas de *Rhabdopleura*, les zoïdes, attachés par leurs pédoncules contractiles au stolon noir, ont une liberté de mouvement assez limitée. Ils ne peuvent jamais abandonner leurs loges et leur activité sécrétrice se manifeste presque uniquement dans la construction de leurs tubes (loges stolonales et tubes zoïdaux) par l'adjonction des fusellus à leurs bords libres. En outre, ils déposent de la substance chitineuse, de structure également fusellaire, dans les cavités de leurs tubes, sous forme de cloisons transversales, séparant l'une de l'autre les loges stolonales, et celle des couches et côtes de renforcement. A l'extérieur les tubes ne reçoivent aucun dépôt secondaire. Les seuls dépôts qui s'observent à l'extérieur du tubarium sont ceux de membranes chitineuses qui s'étendent souvent entre les tubes voisins, les unissant les uns aux autres et à la surface du support. Leur mode de formation n'est pas connu, il me semble cependant qu'ils doivent être sécrétés seulement par les zoïdes dont les tubes ont une partie rampante. Ainsi chez *Rhabdopleura* il n'y a pas de dépôts homologues du tissu cortical des Graptolithes.

Chez *Cephalodiscus*, d'autre part, l'adjonction de couches nouvelles à la surface externe du cœnecium constitue un phénomène très fréquent. Mais ici les zoïdes jouissent d'une si grande liberté de mouvement, qu'ils peuvent abandonner complètement leurs

logettes et ramper à la surface du cœnecium. Dans certains cas ils peuvent s'éloigner même un peu du cœnecium et se mouvoir à sa proximité immédiate, à la surface à laquelle celui-ci reste attaché (RIDWOOD, 48, p. 51). Dans de telles conditions, il est compréhensible que les zoïdes, en sécrétant le mucus chitineux, peuvent déposer des couches secondaires, analogues aux cortex des Graptolithes, à la surface externe du cœnecium.

Peut-on admettre que les graptolithozoïdes jouissent d'une pareille liberté de mouvement et sécrètent le cortex à la façon des zoïdes de *Cephalodiscus*? Cela est, à mon avis, tout-à-fait improbable. La présence chez les Dendroidea, les Tuboidea, les Camaroides et les Stolonoidea de stolons chitinisés indique clairement que les zoïdes y restaient solidement attachés à leurs thèques. Quoique les Graptoloidea sont dépourvus de stolons chitinisés, ils devaient avoir des stolons sans gaine chitineuse, analogues à la partie terminale, libre du stolon de *Rhabdopleura*. Cela se déduit de la liaison morphologique étroite entre ces formes et les Dendroidea, ainsi que de la construction même de leurs rhabdosomes. Il est donc tout-à-fait improbable que dans aucun des groupes connus des Graptolithes les zoïdes composant la colonie aient pu jouir d'une indépendance analogue à celle dont jouissent les zoïdes dans un cœnecium de *Cephalodiscus*. Autrement cela se refléterait dans les relations mutuelles des thèques et dans la structure entière du rhabdosome. La seule forme fossile ayant le rhabdosome construit à la manière du cœnecium de *Cephalodiscus* est notre *Eocephalodiscus polonicus* n. sp. et c'est précisément la raison pour laquelle nous ne la rangeons pas parmi les Graptolithes, mais parmi les Ptérobranches, dans les Cephalodiscoidea. Si donc les couches corticales des Graptolithes ne pouvaient être sécrétées directement par les zoïdes, quelle est leur origine? Après avoir examiné cette question sous tous ses aspects, je suis arrivé à la conclusion, mentionnée déjà dans la chapitre antérieur, que l'unique réponse possible est celle, que chez les Graptolithes toute la surface externe du rhabdosome était revêtue de tissus moux, unissant entre elles les parties supérieures des corps de tous les individus qui composaient la colonie.

Cette supposition trouve aussi un appui dans certains faits constatés chez les Bryozoaires, actuels et fossiles. Le corps de chaque bryozoïde est placé, en règle générale, à l'intérieur d'une loge propre, dont les parois, chitineuses ou calcaires, représentent une sécrétion de la couche ectodermique de la surface externe de son corps et ne peuvent s'accroître en épaisseur que par le dépôt de la substance à la surface interne des parois. Mais il y a des exceptions à cette règle. Ainsi parmi les Cyclostomata il y a trois familles, les Horneridae, les Lichenoporidae et les Heteroporidae, dont les membres se distinguent, comme l'a mis en évidence BORG (6, p. 195—197, 307, 314 et 5, p. 355—357), de tous les autres représentants de cet ordre par le fait que les zoïdes d'une colonie y sont unis entre eux par une membrane de tissu mou, qui s'étend par dessus la surface externe de tout le zoarium. Cette membrane se rattache au bord supérieur de chaque zoïde et constitue le prolongement direct de ses parois. Elle se compose, en allant de sa surface externe vers la paroi calcaire du zoarium, de couches suivantes: 1<sup>o</sup> une cuticule, 2<sup>o</sup> un épithélium ectodermique, 3<sup>o</sup> une couche mésodermique; vient ensuite une étroite cavité hypostégale, continuant les cavités cœlomiques des zoïdes, suivie de: 4<sup>o</sup> une seconde couche mésodermique et 5<sup>o</sup> un second épithélium ectodermique. C'est grâce à l'activité sécrétrice de cette dernière couche que se produit l'épaississement secondaire des parois des zoécies du côté externe. Différents Bryozoaires fossiles, appartenant aux groupes des Cryptostomata et de Trepostomata, qui pré-

sentent aussi un épaississement secondaire de leur zoarium, devaient avoir la même structure des parties molles.

Je ne vois aucune difficulté sérieuse pour qu'une structure pareille ne fût réalisée aussi dans les colonies des animaux voisins des Ptérobranches, comme l'étaient à mon avis les Graptolithes. Et la présence chez ces derniers d'une membrane extrathécale, recouvrant la surface externe de tout le rhabdosome et unissant entre eux tous les zoïdes, ne peut pas constituer un obstacle à la théorie de leur affinité avec les Ptérobranches, chez lesquels cette structure n'existe pas. Dans les limites d'un ordre relativement homogène des Bryozoaires, comme l'est celui des Cyclostomata, certains groupes réalisent cette structure et d'autres pas.

La présence à la surface du rhabdosome des Graptolithes d'une membrane extrathécale, responsable de la formation des couches corticales, implique pour ces animaux une adaptation sensiblement plus avancée à la vie coloniale que chez *Rhabdopleura*. Il est nécessaire de tenir compte de ce fait dans tout essai de reconstruction de ces animaux. Placés dans des thèques à fond chitinisé qui passe directement en un stolon également chitinisé, liés d'autre part entre eux par une membrane extrathécale commune, les graptolithozoïdes devaient avoir une liberté de mouvement incomparablement plus limitée que les zoïdes de *Rhabdopleura*. La présence chez eux d'un pédoncule contractile, comme l'ont les Ptérobranches, est improbable, car le corps attaché par son bord supérieur à l'aperture de la thèque, ne pouvait pas se mouvoir dans la thèque comme le corps de *Rhabdopleura*. Le corps d'un autozoïde ou d'un bizoïde devait être très allongé, remplissant la cavité de la thèque dans toute sa longueur. Cette supposition peut paraître étrange dans le cas de différents Tuboidea, à autothèques très longues par rapport à leur diamètre transversal, mais on trouve des rapports analogues chez les Bryozoaires Cyclostomes actuels.

Comme conséquence de la présence chez les Graptolithes d'une membrane extrathécale unissant entre eux tous les zoïdes de la colonie, les formations chitineuses dont se compose le rhabdosome d'un Graptolithe peuvent être réparties entre deux catégories: 1<sup>o</sup> les thèques et leurs stolons et 2<sup>o</sup> tous les dépôts chitineux qui se présentent en dehors des thèques, comme le sont les couches corticales et leurs épaississements en forme de quilles (*Tubidendrum*), les dissépiments unissant entre eux les rameaux voisins chez *Dictyonema*, les différents processus spiniformes qui ne sont pas liés à des thèques déterminées, les rhizoïdes et les disques basaux, enfin le néma et ses différents appendices vésiculaires. Tandis que la formation des dépôts chitineux de la première catégorie procède de l'activité sécrétrice des zoïdes mêmes et de leurs bourgeons, celle de la seconde correspond aux sécrétions de la membrane extrathécale commune. Dans l'un et l'autre cas la chitine devait être sécrétée, comme elle l'est chez les Ptérobranches et les Bryozoaires, par l'épithélium ectodermique. La supposition de GÜRICH (32) et de RUEDEMANN (50, p. 542) que le squelette chitineux des Graptolithes pourrait représenter une sécrétion du mésoderme ne trouve en sa faveur aucun argument sérieux. Elle n'a été du reste soutenue par RUEDEMANN dans aucun de ses travaux postérieurs.

Passons maintenant à considérer la morphologie probable d'un autozoïde des Dendroidea. Il est à établir tout d'abord quelle était son orientation par rapport aux éléments de l'autothèque. Depuis longtemps les graptolithologues se sont habitués d'appeler ventrale la paroi externe de l'autothèque et dorsale sa paroi interne, cette dernière soudée sur une étendue plus ou moins grande au rameau. Cette orientation, plutôt intuitive, reste d'accord avec ce que nous indique la comparaison avec *Rhabdopleura* et les

Bryozoaires. Chez le premier la face ventrale de l'animal est tournée toujours, suivant les observations de SCHEPOTIEFF (55, p. 474), vers la paroi supérieure, libre du tube rampant et vers l'arrière du rameau dans le tube libre. Or, à la paroi supérieure du tube rampant de *Rhabdopleura* correspond exactement la paroi supérieure de la partie thécorhizale d'une autothèque chez les Tuboidea et à cette dernière la paroi externe de l'autothèque chez les Dendroidea, ainsi que la paroi supérieure de la camara chez les Camaroidea. D'autre part, chez les Bryozoaires Cheilostomes, dont les zoécies ont une orientation comparable aux camaras des Camaroidea, c'est également la face ventrale de l'animal qui est tournée vers le haut et la face dorsale est attachée au support.

La paroi ventrale de l'autothèque, dans la plupart des groupes des Graptolithes, se prolonge par un processus apertural libre: la languette ventrale chez les Dendroidea et les Tuboidea, et la virgella chez les Graptoloidea. Quel était l'organe de l'autozoïde correspondant à ce processus?

WIMAN (66, p. 52—53), sans discuter l'origine de la languette, admettait comme chose probable que celle-ci pourrait jouer quelque rôle dans le phénomène de reproduction, servant par ex. pour garder les œufs («Verwahrungsstätten der Eier»). Le seul auteur qui, à ma connaissance, tenta d'expliquer la signification du processus péristomal, fut KRAFT (40, p. 227, note au bas de la page). S'occupant de la virgella de *Diplograptus*, il exprima l'opinion qu'il y pourrait s'agir d'un processus destiné à supporter un organe tentaculaire, un lophophore, qui pourrait avoir la forme d'une feuille de palmier c'est-à-dire celui d'un bras s'étendant le long de la virgella et portant de chaque côté une rangée de tentacules. Cette hypothèse de KRAFT me paraît peu vraisemblable pour la raison que les organes tentaculaires sont toujours délicats, doués d'une grande contractilité, qui leur permet de s'abriter rapidement. Or, dans le cas des Graptolithes, dont l'animal devait être, comme cela a été exposé plus haut, intimement lié à sa thèque et à tout le rhabdosome, l'organe tel comme l'imagine KRAFT, serait immobilisé sur la virgella, dans une situation très exposée. D'autre part, la grande variabilité de la forme de la languette dans les limites d'un genre et de ses dimensions dans les limites d'une espèce, de même que sa forme parfois très particulière (par ex. chez *Dendrograptus cofeatus* n. sp.) s'opposent décidément à cette interprétation.

Par analogie avec le zoïde d'un Ptérobranche, il est beaucoup plus vraisemblable que l'organe du graptolithozoïde qui s'étendait à la surface interne de la languette ou de la virgella et qui la sécrétait fut le lobe préoral. Chez la plupart des *Cephalodiscus* actuels il existe, comme il a été exposé dans le chapitre précédent, des processus aperturaux qui correspondent exactement à la languette ventrale des Graptolithes, par leur position autant que par leur structure. On n'a pas pu observer jusqu'ici la manière comment l'animal construit un tel processus, mais tout fait penser qu'il est dû à l'activité sécrétrice de son lobe préoral. HARMER (35, p. 14) suppose même qu'il peut y avoir une relation directe entre la longueur du processus et les dimensions du lobe préoral, disant que la faible longueur du premier chez *C. (Demiothecia) sibogae* est liée aux faibles dimensions du lobe préoral chez les zoïdes de cette espèce. Il me semble douteux cependant que cette liaison puisse être aussi étroite chez un animal dont le corps n'est lié d'aucune façon avec le cœnecium. Du reste il y a des espèces (par ex. *C. (Orthæcus) rarus* Andersson) à lobe préoral normalement développé, mais à péristome à peu près dépourvu de languette. Les tubes zoïdaux de *Rhabdopleura*, animal à grand lobe préoral, sont aussi dépourvus de languette.

Mais chez les Graptolithes les conditions devaient être différentes. La liaison sen-

siblement plus étroite chez eux du zoïde avec sa thèque faisait que les particularités du premier se reflétaient beaucoup mieux dans la morphologie de la seconde. La forme et les dimensions de la languette étaient probablement la fonction directe de la forme et des dimensions du lobe préoral. L'absence de languette dans les bithèques pourrait être liée à l'atrophie ou au faible développement du lobe préoral chez les mâles. Le lobe préoral des Graptolithes, étant donné l'immobilisation des zoïdes dans leurs théques, a dû perdre son rôle primitif d'organe de reptation. Il est peu probable que les différentes formes, parfois extravagantes, que réalise la languette et plus encore la virgella des Graptolithes, auraient eu une signification biologique particulière. Il y s'agit plutôt du phénomène de différenciation morphologique exagérée, sorte d'hypertélie, d'un organe qui a perdu sa fonction originelle.

Dans notre hypothèse, qu'à la languette était attaché le lobe préoral, une certaine difficulté se présente: celle de la position de la bouche. Chez les Ptérobranches l'orifice buccal est placé à la face ventrale du segment collaire (ou mésosome), en arrière du lobe préoral. Si le lobe préoral d'un graptolithozoïde était attaché par sa face ventrale à la languette de la thèque, l'orifice buccal devait être caché sous le segment collaire, dans une position en apparence désavantageuse. Mais il faut remarquer qu'il occupe une telle position aussi chez *Cephalodiscus*, quand l'animal rampe sur une surface à l'aide de son lobe préoral. L'eau avec des particules alimentaires, attirée par des mouvements des tentacules, peut être dirigée alors à la bouche de deux côtés du col. C'est de la même façon que pouvait s'alimenter l'autozoïde d'un Graptolithe, dont le lobe préoral restait attaché à la languette.

Le tube digestif des Ptérobranches et de la plupart des animaux bilatéraux coloniaux forme une anse en U et l'orifice anal se trouve à la hauteur de la bouche, du côté dorsal. Une telle position devait occuper aussi l'anus d'un autozoïde des Graptolithes. Le péristome de l'autothèque porte souvent du côté dorsal un processus analogue à la languette ventrale. En général ce processus est peu développé, mais parfois sa longueur est presque la même que celle de la languette ventrale et, dans des cas exceptionnels, il est même plus long que celle-ci. Je suppose que ce processus ou languette dorsale marque la position d'une éminence au sommet de laquelle se trouvait l'anus. Une telle éminence anale plus ou moins développée existe chez *Rhabdopleura* (texte: fig. 12, A, a). Chez un graptolithozoïde, dont les mouvements du corps devaient être très limités, ce cône anal, pour assurer bien l'éloignement des excréments, devait atteindre des dimensions plus grandes. C'est aux sécrétions chitineuses de la paroi dorsale d'un pareil cône anal que pouvait bien correspondre la languette dorsale.

Restent encore à considérer les organes tentaculaires. Des organes pareils existent chez la plupart des animaux sessiles et en particulier chez les coloniaux, leur assurant par leurs mouvements l'apport de l'eau fraîche avec des particules alimentaires. Ils devaient exister aussi chez les graptolithozoïdes, du moins chez les autozoïdes. Chez *Rhabdopleura* (texte: fig. 12) ils consistent en deux bras, garnis chacun de deux rangées de tentacules et insérés aux parois dorso-latérales du col, en arrière du lobe préoral. Chez les représentants du genre *Cephalodiscus* (texte: fig. 16) il y a toute une touffe, 8 à 16, de bras tentaculifères, placés aussi en arrière du lobe préoral. Évidemment il est impossible de savoir quel était exactement l'appareil tentaculaire des Graptolithes. Il est tout-à-fait probable du reste que son aspect n'était pas le même dans tous les groupes. Prenons tout d'abord en considération seulement les Dendroidea et les Tuboidea, Graptolithes dont les autothèques ont des péristomes bien différenciés. Chez ceux-ci les

organes tentaculaires étaient selon toute probabilité au nombre de deux ou de deux touffes, car la symétrie bilatérale très accentuée de leurs autothèques et, dans certains cas, aussi la conformation spéciale du péristome parlent décidément dans ce sens. Prenons comme exemple l'autothèque de *Dendrograptus cofeatus* n. sp. (texte: fig. 27, B). La languette ventrale, très large de cette espèce, est fortement recourbée vers le côté dorsal, de manière que son extrémité libre vient se placer au-dessus de la languette dorsale, parfois à son voisinage immédiat. Latéralement, les bords de la languette ventrale sont retroussés vers l'extérieur. De cette façon l'aperture est divisée nettement en trois parties: une médiane, plus ou moins rétrécie, s'étendant entre les extrémités de deux languettes, et deux latérales, comprises chacune entre le bord concave de la lèvre latérale et le bord latéral retroussé de la languette ventrale. L'espace médian, parfois très étroit, ne pouvait certainement pas donner passage aux tentacules, ceux-ci devaient sortir par les orifices latéraux. C'est par ces derniers que les mouvements des tentacules attiraient l'eau avec les particules alimentaires vers la bouche, tandis que le courant d'évacuation de l'eau usée avec les excréments expulsés par l'anus, qui était placé au sommet de la languette dorsale, sortait par l'espace médian. Telle me paraît être l'interprétation la plus vraisemblable de cette forme particulière du péristome et qui reste parfaitement d'accord avec les conceptions développées plus haut, relatives à la morphologie de l'autozoïde.

Sur l'exemple de *Dendrograptus cofeatus* on peut bien comprendre en outre que les possibilités de mouvement de l'autozoïde devaient être effectivement très réduites, limitées à peu près à son appareil tentaculaire, car l'étroitesse et la forme même du péristome excluaient toute extension du corps hors de la thèque.

Il est intéressant de signaler à cette occasion que la conformation si particulière du péristome de *Dendrograptus cofeatus* fut réalisée une seconde fois, par une forme tout-à-fait éloignée génétiquement et chronologiquement, notamment par *Monograptus spiralis* GEINITZ (BULMAN, 12, p. 13, pl. 1, fig. 15, 16). Et ce qui est curieux, c'est que dans ce cas c'est la languette dorsale, exceptionnellement grande, qui affecte là une forme tout-à-fait semblable à la languette ventrale de *Dendrograptus cofeatus*.<sup>1</sup>

Il y a d'autres formes des Graptoloidea dont le péristome rétréci présente aussi une encoche de chaque côté, encoche qui devait servir au passage des tentacules.

Le fait que chez la plupart des Graptolithes le corps ne devait pas s'étendre beaucoup hors des limites de la thèque n'exclut pas la possibilité que, dans certains cas, il pouvait les excéder sensiblement. Je pense surtout aux Graptoloidea appartenant au genre *Lasiograptus* (RUEDEMANN, 50, p. 472 et ELLES & GOOD, 29 (1908) p. 318). Les thèques relativement courtes de ces formes sont prolongées par un système compliqué de fibres chitineuses, fort subtiles, réalisant des structures connues sous les noms de «peltæ» et «scapulae». Ce système fibreux indique avec certitude que les parties molles s'étendaient loin en dehors des thèques proprement dites. Ces parties molles ne pouvaient pas correspondre à la seule membrane extrathécale excessivement développée, car dans un tel cas les zoïdes resteraient entièrement cachés par cette dernière. Il est à supposer plutôt que c'étaient les corps mêmes des zoïdes qui s'étendaient plus ou moins loin en dehors des thèques, s'appuyant seulement sur un système de fibres chitineuses. Il est possible même

<sup>1</sup> Dans des cas où la languette dorsale est plus développée que la ventrale, on pourrait admettre que la position de l'animal dans la thèque était inverse à la normale, c'est-à-dire qu'il tournait vers l'extérieur sa face dorsale. Mais à une telle supposition s'opposent la morphologie aussi bien que le développement ontogénétique du rhabdosome.

que, dans certains cas, la partie extrathécale du corps ne sécrétait aucune enveloppe chitineuse, restant à nu. Telle est l'interprétation la plus probable des échantillons de *Diplograptus* et de *Climacograptus* décrits par HUNDT (38, p. 76), dans lesquels les thèques sont prolongées par des empreintes non accompagnées, semble-t-il, d'aucun squelette chitineux.

J'ai mentionné plus haut les cas de coalescence des apertures des bithèques avec celles des autothèques. Quelle a pu être dans ces cas la relation entre le corps de l'autozoïde et celui du bizoïde? Comme les thèques même restent indépendantes sur tout leur parcours, les corps devaient l'être également, seules leurs parties supérieures se soudaient probablement par leurs parois. Il est probable aussi que le bizoïde dont la thèque débouchait dans la partie supérieure de l'autothèque continuait à communiquer avec l'extérieur, en étendant son corps le long du corps de l'autozoïde.

Ces faits de coalescence sont intéressants en ce sens qu'ils corroborent notre supposition, fondée sur l'existence d'une membrane extrathécale, selon laquelle, chez les Graptolithes, la liaison entre les individus composant la colonie était sensiblement plus intime que chez les Ptérobranches. On y avait des conditions tout-à-fait comparables à celles que réalisent les colonies de certains Bryozoaires, tels que les Horneridae, les Lichenoporidae et les Heteroporidae parmi les Cyclostomata, ainsi que les différents Phylactolacmata.

Les conceptions que nous venons de développer sur l'organisation des graptolithozoïdes se rapportent surtout aux Dendroidea et aux Tuboidea et, dans une mesure plus limitée, aux Graptoloidea. Quant aux Camaroidea, la morphologie très différente de leurs thèques et de leurs rhabdosomes, implique certaines différences dans la morphologie des parties molles. L'existence chez eux d'une membrane extrathécale, commune à toute la colonie et unissant les zoïdes entre eux, est indiquée par la présence de l'épaississement secondaire des thèques. Dans certains cas (*Cysticamara*), où au lieu de couches corticales il y a en dehors des thèques un tissu fusellaire, dans lequel se trouvent les stolons, il y a lieu d'admettre une structure plus compliquée des tissus moux extrathécaux.

Tandis que les bizoïdes des Camaroidea, là où ils existaient, ne devaient pas se distinguer des bizoïdes des Dendroidea, leurs autozoïdes devaient avoir une organisation assez différente. Le fait que leur autothèque se compose en général d'une spacieuse camara et d'un collum subcylindrique, implique une division du corps en deux parties correspondantes. Cette structure n'a pas d'analogues chez les Ptérobranches, mais peut être assez aisément comparée avec celle de certains Bryozoaires, en particulier les Cryptostomata. Les zoécies de ces derniers se composent d'une loge analogue à la camara et d'un canal, le vestibule, comparable au collum. Une semblable forme de la zoécie se présente aussi chez certains Cheilostomata.

Le corps des Camaroidea devait être nettement différencié en deux parties: le tronc et l'appareil tentaculaire, le premier logé dans la camara et le second dans le collum. Le péristome de ces Graptolithes, à l'exception des genres *Graptocamara* et *Tubicamara*, n'avait pas de lèvres différenciées, mais se continuait, selon toute probabilité, en s'aminçant progressivement jusqu'à la base de l'appareil tentaculaire. Cette conformation du péristome indique peut être une atrophie du lobe préoral. D'autre part, il est possible que l'extrémité du corps avec l'appareil tentaculaire pouvait, en se contractant, s'invaginer dans le collum, à la manière de la gaine tentaculaire des Bryozoaires. En somme, le corps d'un autozoïde des Camaroidea devait avoir un aspect général beaucoup plus

voisin de celui d'un Bryozoaire Cheilostome que d'un Ptérobranché. Cela ne préjuge rien cependant de sa structure anatomique. Celle-ci, tout en étant plus simple, pouvait avoir les mêmes traits essentiels que la structure des autres Graptolithes. La simplification de l'organisation serait ici le corollaire d'une adaptation plus avancée à la vie coloniale.

Le genre *Tubicamara*, dont le collum présente une espèce de languette ventrale, et le genre *Graptocamara*, à collum presque entièrement formé par une languette ventrale excessivement développée, occupent une place à part dans le groupe des Camaroidea. Chez eux le lobe préoral au lieu de s'atrophier a dû subir plutôt une hypertrophie.

### Multiplication des Graptolithes

De la multiplication des Graptolithes on ne connaissait jusqu'ici que la dernière phase, celle de la formation de la colonie à partir de la larve qui sécrétait la prosicula. Les observations faites sur les matériaux ici étudiés permettent d'élargir un peu nos connaissances dans ce domaine et de faire en même temps certains essais d'interprétation des faits déjà connus.

Les Graptolithes, comme tous les animaux coloniaux, devaient produire en outre des bourgeons des œufs. D'un œuf sortait la larve ou l'oozoïde qui sécrétait la prosicula.

On ne savait jusqu'ici rien de certain du phénomène de l'ovogenèse. Les auteurs qui admettaient la nature cœlentérienne des Graptolithes et les comparaient avec les Hydroïdes, s'efforçaient de trouver dans leurs rhabdosomes des parties qui correspondraient aux gonothèques. Après avoir analysé leurs arguments, dans un des chapitres précédents, nous sommes arrivés à la conclusion que les supposés «graptogonophores» correspondent, selon toute probabilité, aux enveloppes chitineuses supplémentaires des zoïdes, dont les corps s'étendaient hors des thèques. D'autre part les appendices signalés par ULRICH et RUEDEMANN (62, p. 599, et RUEDEMANN, 52) chez certains Dendroidea et interprétés par ces auteurs comme organes homologues des oécies des Bryozoaires, sont si imparfaitement connus qu'il est impossible de dire quoi que ce soit de précis sur leur nature. La distribution très irrégulière de ces organes sur les rameaux des rhabdosomes et leur concentration chaotique en certains points, où ils chevauchent les uns sur les autres (RUEDEMANN, 52, p. 386, fig. 1, 2) fait penser qu'il y s'agit plutôt d'organismes étrangers au Graptolithe, soit accidentellement mis au contact avec lui, soit attachés à sa surface.

Conformément à notre théorie, suivant laquelle les Graptolithes étaient des animaux voisins des Ptérobranchés, il est logique d'admettre que chez eux les œufs étaient produits aussi par des femelles ou par des hermaphrodites ayant l'aspect d'individus normalement développés.

Chez *Rhabdopleura* SCHEPOTIEFF a observé (55, p. 511) des œufs pourvus chacun d'une mince enveloppe chitineuse, transparente, fixés à l'appareil tentaculaire de la femelle. En outre, il a observé dans les tubes occupés par des femelles et par des individus stériles des organismes ressemblant à des planulas. Le développement ontogénétique de cet animal, si intéressant pour les paléontologistes, reste encore entièrement inconnu.

Chez *Cephalodiscus* les œufs, protégés par une enveloppe semblable à celle des œufs de *Rhabdopleura*, sont déposés à l'intérieur des loges, où on les trouve, suivant les espèces, libres ou fixés aux parois par des pédoncules. Les premiers stades du développement ontogénétique sont passés dans les loges du cœnecium. Les larves semblent

quitter ces dernières au stade d'une planula ciliée. Il est probable, suivant SCHEPOTIEFF (57, p. 439), que chez certaines espèces il y ait une larve pélagique.

Deux observations que j'ai faites sur les Graptolithes, indiquent que les phénomènes se passaient chez eux d'une façon analogue.

Sur un échantillon de *Cysticamara accollis* n. sp., du groupe nouveau des Camaroides, étudié au moyen des coupes microtomiques, une camara, dont l'aperture était occluse, renfermait un tissu chitineux d'aspect réticulaire, granuleux, très subtil, au milieu duquel se trouvaient emprisonnés des corps ellipsoïdaux, très réguliers, mesurant 20 à 25  $\mu$  de longueur sur 14 à 18  $\mu$  de largeur (pl. XXVI, fig. 1). Les coupes de ces corps laissent voir que ce sont des vésicules dont les coques consistent en une membrane très mince, mais compacte, de couleur jaune foncé. Leur cavité est le plus souvent vide, mais parfois elle renferme quelques fines granulations. Dans son ensemble les caractères de ces corps ne me semblent pas laisser de doute qu'il y s'agit d'œufs. Le fait que la thèque qui les renferme était occluse indique que le zoïde qui occupait cette thèque, après avoir fermé l'aperture, a dû subir une dégénération, laissant à sa place des tissus légèrement chitinisés et des œufs.

Un autre cas qui jette un peu de lumière sur le problème de multiplication des Graptolithes est celui de *Tubidendrum bulmani* n. sp. Cette forme présente des autothèques d'une structure assez particulière. Elles sont très longues et contournées dans leur partie moyenne en spirale hélicoïdale. Dans un échantillon de cette espèce (pl. XXXIII et pl. III, fig. 19—23) 3 autothèques renfermaient dans toute l'extension de leurs parties spirales un dépôt de tissu chitineux très subtil, lâchement uni aux parois de la thèque. Dans sa partie inférieure et supérieure ce dépôt est compact, tandis que dans sa partie moyenne il a une structure alvéolaire, très particulière, présentant des vides disposés étroitement l'un près de l'autre et délimités chacun par du tissu un peu plus dense. Ces vides ont une forme allongée, étant en moyenne trois fois plus longs que larges. Leur longueur moyenne est d'environ 75  $\mu$  et leur épaisseur de 30  $\mu$ . Leurs parois sont souvent plus ou moins plissées transversalement par rapport au sens de leur allongement, surtout dans leur partie moyenne, où on observe souvent un étranglement en forme de col.

En étudiant ces vides individuellement à travers une série de coupes équidistantes de 6  $\mu$ , on arrive à la conclusion qu'il y doit s'agir de cavités laissées par des corpuscules qui se trouvaient englobés dans du tissu chitineux commun qui se moulait sur eux. Ces corpuscules ayant disparu ont laissé dans le tissu chitineux des empreintes négatives de leur surface externe.

Quelle a pu être la nature de ces corpuscules? Leur présence dans trois autothèques, toujours dans les mêmes parties et avec les mêmes caractères essentiels, exclut la possibilité qu'il y s'agisse des formations accidentelles. L'absence autour de ces cavités des parois propres et leur forme très particulière ne permettent pas de les assimiler à des œufs. A mon avis, l'interprétation la plus plausible est celle qu'il y s'agit des paquets d'embryons, dont les corps ont disparu laissant des vides qui reproduisent leurs formes dans les tissus qui les entourent. Il faudrait donc admettre que les œufs développés dans le corps d'un zoïde sont restés, après la dégénération probable de celui-ci, dans sa thèque, au milieu d'un tissu spécial, pour y passer les premières phases de leur développement embryonnaire. Ensuite les larves, en déchirant ou résorbant les tissus qui les enveloppaient, s'échappaient au dehors. Les embryons de trois autothèques dont il est question n'ont pas réussi à s'échapper avant la mort accidentelle de la colonie et leurs traces se sont conservées dans le tissu chitineux. Dans quelques autres échantillons de

*Tubidendrum bulmani*, étudiés aussi au moyen de coupes microtomiques, les autothèques hélicoïdales étaient soit vides, soit renfermaient des dépôts granuleux, irréguliers, plus moins fragmentés. Dans ce dernier cas il pourrait s'agir de résidus du tissu chitineux laissé par des embryons qui ont quitté normalement la thèque. La quantité relativement grande d'embryons contenus dans une autothèque et leur rassemblement en paquets serrés fait penser qu'il y pourrait s'agir non pas d'embryons développés chacun à partir d'un oeuf, mais d'une division après coup d'embryons primitivement beaucoup moins nombreux, voir d'un seul. On y aurait affaire alors au phénomène de la polyembryonie si caractéristique des Bryozoaires Cyclostomes. Naturellement, pour que cette supposition soit vraisemblable, il faudrait trouver des échantillons présentant différents stades de développement entre l'oeuf et l'embryon.

Dans les Graptolithes que j'ai eu l'occasion d'étudier, je n'ai trouvé aucun indice de l'existence d'individus qui auraient été adaptés spécialement à la fonction reproductrice, à la manière de gonophores des Hydroïdes ou des chambres embryonnaires et ovicelles des Bryozoaires. On peut généraliser cette remarque, en disant que jamais on n'a observé rien de pareil sur des échantillons de Graptolithes non aplatis, isolés de la roche à l'aide des acides. En présence de cette constatation, les cas où des individus de cette catégorie ont été signalés sur des échantillons aplatis, conservés dans une gangue schisteuse, doivent être regardés avec la plus grande réserve.

Le premier stade de développement de la larve graptolithique qui nous fournit des données concrètes est celui de la sicula. A vrai dire, il y s'agit de deux stades, ayant chacun probablement une signification bien distincte: celui de la prosicula et celui de la métasicula.

La prosicula correspond sans aucun doute au test de la larve issue de l'œuf, c'est-à-dire à l'oozoïde<sup>1</sup>. Il faut admettre que cette enveloppe chitineuse était sécrétée par l'oozoïde non pas graduellement par addition de matière chitineuse le long du bord apertural, comme c'est le cas de la métasicula et de toutes les thèques, mais par toute sa surface à la fois. Cela se déduit du fait que, malgré le très grand nombre des prosiculas que les différents auteurs ont observés, on n'a jamais trouvé d'autres stades de son développement que celui à bord apertural définitif. S'il y a des changements postérieurs dans la prosicula, ils se rapportent seulement à l'ornementation de la surface, au développement du disque ou du néma, mais pas à son accroissement en longueur. Il n'est pas

<sup>1</sup> La supposition de KRAFT (40, p. 224) que la prosicula puisse correspondre à «...eine deformierte Eischale des jüngsten Embryo» et que «...die embryonale chitinöse Eischale dem späten sich entwickelnden Tiere als Wohnkammer gedient hat» me paraît bien invraisemblable, d'abord parce que je ne vois pas d'exemple semblable parmi les animaux actuels et ensuite, parce que la chitine des Graptolithes ne se prête pas à de pareilles déformations. Il n'y a pas longtemps, EISENACK (25, p. 86, pl. 4, fig. 18) a décrit et figuré un intéressant échantillon, provenant d'un bloc erratique de calcaire ordovicien (D<sub>1</sub>) et consistant en une sorte de vésicule subsphérique, prolongée par une thèque cylindrique. La première est anhiste, la seconde montre une structure fusellaire avec deux sutures en zigzag bien formées. EISENACK est enclin à considérer la vésicule comme une enveloppe d'œuf, qui remplacerait la prosicula, et le tube comme une métasicula. Cet échantillon porte, à mon avis, une certaine ressemblance avec les Camaroidea et sa vésicule pourrait correspondre à une camara.

Ma supposition est corroborée par les nouvelles observations de EISENACK (27), publiées après que les lignes ci-dessus furent écrites. EISENACK y figure (pl. 10, fig. 1 et texte, p. 158, fig. 4) des échantillons dans lesquels les vésicules apparaissent en groupes, réunis par des membranes chitineuses. C'est tout-à-fait l'image des camaras unies par le tissu extracamaral. EISENACK y remarque aussi p. 156) que la vésicule montre parfois des stries d'accroissement (structure fusellaire).

certain si cette enveloppe était sécrétée encore au stade libre ou seulement après la fixation de la larve. Chez *Dendrograptus*, au stade le plus précoce observé, celui de la prosicula avec la partie inférieure de la métasicula, l'extrémité proximale de la prosicula est dépourvue encore du disque basal, mais est déjà marquée d'un aplatissement, lié au phénomène de la fixation. Chez les Graptoloidea, les plus jeunes prosiculas, observées par KRAFT et par COX chez *Monograptus*, ont des némas à peine marqués sous forme d'un petit processus conique. Chez *Archiretiolites*, au même stade, le néma fait encore, suivant EISENACK (25, p. 75), complètement défaut. Chez *Diplograptus*, par contre, il forme déjà, suivant KRAFT (40, p. 224), un appendice bien marqué. Cependant son extrémité libre est arrondie et ne porte aucune trace d'adhésion. KRAFT admet par conséquent pour la larve au stade de la prosicula une vie libre, planktonique.

Chez *Dendrograptus* un disque basal commence à se former à l'extrémité proximale de la prosicula avant que la métasicula ait achevé son développement. Comme cette extrémité est fermée, l'origine du disque ne peut être expliquée autrement qu'en admettant l'existence, à ce stade déjà, d'une membrane extrathéciale qui recouvrait le test de la sicula jusqu'à sa base.

La prosicula des Graptoloidea devait être également recouverte de tissu mou, car c'est à lui que doit être attribuée la formation des côtes longitudinales, du néma et probablement aussi celle de la ligne hélicoïdale. En ce qui concerne particulièrement le néma, on pourrait supposer, il est vrai, qu'il s'accroissait en longueur grâce à l'existence du tissu mou à son intérieur, où il pénétrerait directement du fond de la prosicula. Suivant l'opinion de la plupart des auteurs, le néma est pourvu d'un canal axial. Cela a été confirmé dernièrement par COX (22, p. 431), en ce qui concerne le néma de *Monograptus*. D'autre part cependant, WHITTARD (63, p. 470), qui a exécuté de nombreuses coupes transversales du rhabdosome de *Glyptograptus* aff. *tamariscus*, a constaté toujours l'absence d'un canal dans son néma. Je pense qu'un canal peut y exister parfois, mais dans la plupart des cas il est plutôt virtuel. Du reste, s'il y aurait même une cavité réelle, celle-ci ne pourrait pas communiquer avec la cavité de la prosicula, car KRAFT (40, p. 222 et fig. 1) a constaté, dans la prosicula de *Diplograptus*, l'existence d'une membrane qui ferme sa cavité du côté proximal et la sépare complètement du néma. Chez *Glyptograptus* aff. *tamariscus* WHITTARD a trouvé, au fond de la sicula, un dépôt organique granulé qui exclut aussi la possibilité d'une communication entre la cavité de la sicula et celle du néma. Admettant même l'existence, dans certains cas, d'une communication libre entre la cavité de la sicula et le canal du néma, on n'expliquerait pas le phénomène, souvent signalé, de l'épaississement secondaire du néma. Ce phénomène ne peut être expliqué autrement qu'en admettant, d'accord avec RUEDEMANN (49, p. 542), l'existence d'un tissu qui enveloppait le néma du côté externe. C'était ce tissu qui devait sécréter le néma aussi bien que le disque basal, observé parfois au bout du néma. Il est probable qu'aux stades jeunes, quand ce disque faisait encore défaut, ainsi que dans tous les cas, probablement très fréquents, où le néma était dépourvu de disque pendant toute la vie de la colonie, la fixation se faisait directement au moyen de ce tissu mou, qui pouvait former alors un organe adhésif à l'extrémité libre du néma. Dans certaines formes des Graptoloidea, comme *Phyllograptus*, le néma n'a jamais été observé. Il se peut bien que dans ce cas la colonie se suspendait au moyen d'un pédoncule formé exclusivement par le tissu mou, sans axe chitineux. L'absence de disque basal dans la prosicula de *Dendrograptus* ou de néma dans celle de différents représentants des Graptoloidea ne constitue pas encore la preuve que la larve qui a sécrété cette enveloppe était libre, car il est toujours

possible que la fixation avait pu se faire à ce stade directement par les tissus moux extrathécaux.

Passons maintenant à considérer les relations entre la prosicula et la métasicula. Comme l'a montré déjà WIMAN, mais comme l'a bien précisé pour la première fois KRAFT, la prosicula et la métasicula sont construites suivant un plan essentiellement distinct. Il est par conséquent certain que la seconde n'est pas une simple continuation de la première, mais correspond à une construction nouvelle. Pour expliquer le changement radical survenu à la limite de ces deux constructions, il faut admettre soit que l'organisme qui a sécrété la prosicula ait subi une métamorphose radicale, soit que la prosicula et la métasicula représentent des sécrétions de deux individus distincts. Mais en admettant la seconde hypothèse, il est nécessaire de supposer que l'individu qui a sécrété la prosicula ait achevé son existence comme zoïde normal au moment du développement de l'individu métasiculaire, car ce dernier, en se développant au-dessus de lui, lui a coupé la communication avec l'extérieur. Il me semble que l'explication la plus vraisemblable est celle qu'il y s'agissait du remplacement de l'individu prosiculaire, correspondant à la larve fixée, par un individu métasiculaire, précédé d'une dégénération du premier. Je pense qu'il y a ici une analogie avec ce qui s'observe chez les Bryozoaires, en particulier chez les Cyclostomes. Chez ceux-ci, la larve, après s'être fixée, subit une histolyse et se transforme en une vésicule remplie de cellules. A la surface de celle-ci est sécrétée une mince carapace hémisphérique. C'est à partir de cette larve fixée et dégénérée, à laquelle CUMINGS (23, p. 50 et 24, p. 171) a appliqué le nom de protœcium et qu'on appelle aussi le disque basal, le disque primaire ou la pro-ancestrula (BORG, 6, p. 271), que bourgeonne le zoïde primaire ou l'ancestrœcium. Celui-ci en se développant profite d'éléments cellulaires du protœcium, de sorte que l'individu larvaire cesse d'exister comme une entité autonome, étant remplacé par le zoïde primaire.

Retournant aux Graptolithes, il est probable que là aussi le corps de la larve qui a sécrété la prosicula subissait une métamorphose histolytique et donnait origine ensuite à un zoïde normal, responsable de la formation de la métasicula, dont le corps s'étendait probablement dans toute la cavité de la sicula, jusqu'à son fond.

On a vu (p. 22) que la formation du bourgeon initial chez *Dendrograptus* est précédée de l'introduction de deux éléments structuraux nouveaux dans la sicula: 1° la formation d'une cloison interne, s'étendant depuis le fond de la prosicula jusqu'à sa partie supérieure et séparant complètement de celle-ci un petit secteur, et 2° la perforation de la paroi de la prosicula au sommet de ce secteur. Ces deux changements sont liés évidemment à la formation d'un bourgeon ou blastozoïde. Celui-ci devait prendre origine à la base même du zoïde siculaire. Par analogie avec ce qui s'observe chez *Rhabdopleura*, dont le bourgeon terminal est attaché à un stolon non chitinisé, on peut inférer que ce premier blastozoïde de *Dendrograptus* s'avancé également vers le haut au bout d'un stolon primitivement non chitinisé. S'étant élevé jusqu'à la proximité du bord supérieur de la prosicula, ce bourgeon perçait la paroi de celle-ci, pour continuer à se développer à l'extérieur. On doit y avoir à faire à un phénomène tout-à-fait similaire à celui qui s'observe chez *Rhabdopleura*, quand un bourgeon zoïdal, qui se développe à l'extrémité d'une branche latérale du stolon noir, perce la paroi de la loge zoïdale, pour construire son tube zoïdal. En sortant à l'extérieur de la sicula, le bourgeon commence à construire une thèque, la stolothèque siculaire ( $s_0$ ), appelée communément le «bourgeon initial». Ce n'est qu'après l'achèvement de cette thèque que se produit la chitini-sation des parois du stolon et, en même temps, apparaissent à son extrémité les trois

stolens de la première triade. Nous avons déjà dit autre part (p. 88) que de ces trois stolens celui du milieu, correspondant à l'autothèque, portait probablement le bourgeon, qui se développait en premier autozoïde, tandis que les deux latéraux correspondaient à deux bourgeons nouveaux. De ceux-ci l'un donnait origine au premier bizoïde et l'autre formait un nouveau bourgeon autozoïdal.

Il faut attirer encore l'attention sur le fait que le stolon de *Dendrograptus* prend origine à la base de la sicula, de son côté ventral. C'est donc à l'extrémité postérieure et du côté ventral du zoïde siculaire qu'il a dû bourgeonner. La conséquence de cette position du stolon (et du bourgeon qu'il devait porter) est la formation du porus à la face ventrale de la sicula. Comme chez les Graptoloidea le porus se forme également à la face ventrale de la sicula, il en faut conclure que chez eux le bourgeon occupait la même position par rapport au zoïde siculaire qu'il occupe chez *Dendrograptus*. D'autre part, il y a ici une concordance avec les Ptérobranches, en ce sens que chez eux le pédoncule contractile, qui peut être considéré comme une continuation du stolon, est attaché toujours près de l'extrémité postérieure et à la face ventrale du zoïde, c'est-à-dire au même point où devait l'être le stolon du zoïde siculaire.

Malheureusement nous ne savons encore rien du développement de la larve de *Rhabdopleura* ni du bourgeonnement de son premier zoïde. Dans ces conditions, il est impossible de vérifier jusqu'à quel degré notre conception théorique du développement des Graptolithes concorde avec le développement de cet animal, si voisin à plusieurs égards des Graptolithes.

Avant de terminer ces considérations, il faut signaler encore l'existence, sinon d'une homologie, du moins d'une concordance fonctionnelle entre la prosicula et la stolothèque. La prosicula donne origine à la métasicula, correspondant à la première autothèque de la colonie, et à une stolothèque<sup>1</sup>. La métasicula se développe dans la continuation directe de la prosicula, tandis que la stolothèque sort à jour par le porus que son bourgeon perce dans sa paroi. D'une façon analogue, la stolothèque donne origine à une autothèque qui se développe dans sa continuation et à une stolothèque. Quoique cette dernière ne sort pas à l'extérieur par un porus, elle s'accroît néanmoins à partir d'une encoche qui est sans doute un homologue du porus de la sicula.

On peut s'imaginer un stade plus primitif, réalisé peut être par quelque Graptolithe cambrien, où chaque bourgeon stolothéal sortait par un porus dans la paroi de la stolothèque à la manière du bourgeon siculaire. Un phénomène analogue s'observe chez *Rhabdopleura*, où chaque bourgeon, pour sortir de la loge stolonale, perce un porus dans sa paroi. Le remplacement du porus par une encoche serait lié à une accélération dans le développement du bourgeon. Dans le cas d'un porus le bourgeon ne se forme qu'après le développement de l'autothèque dans la continuation de la stolothèque. Par contre, dans le cas d'une encoche, le bourgeon se développe avant que l'autothèque a commencé à se construire.

Dans l'histoire des Graptoloidea avait lieu, comme cela a été déjà dit ailleurs, une migration du porus siculaire: celui-ci passa de la prosicula sur la métasicula et, sur celle-ci, de sa base vers l'aperture, se transformant enfin chez *Monograptus* en une encoche dans le bord de la métasicula en voie d'accroissement. Cette translation progressive du point de sortie à l'extérieur du premier bourgeon était probablement le corol-

<sup>1</sup> Je fais abstraction ici de la bithèque qui, au point de vue morphologique au moins, n'est qu'un élément secondaire.

laire d'une accélération de son développement (accroissement en longueur) par rapport au zoïde siculaire. Mais il pouvait y avoir aussi une translation du point de bourgeonnement de ce zoïde sur le corps du zoïde siculaire.

### Synrhabdosomes

Un des phénomènes les plus intéressants et les plus difficiles à interpréter dans l'histoire des Graptolithes est certainement celui de la formation par certains Graptoloidea axonophores des colonies composées ou synrhabdosomes, découvertes et étudiées par RUEDEMANN. Il est évident qu'on y a à faire avec un cas d'une spécialisation très particulière, qui n'a rien d'analogue dans les groupes des Ptérobranches et des Bryozoaires. La ressemblance avec les colonies des Siphonophores n'est que très éloignée et seulement de nature biologique, d'aucune façon morphologique. Malgré l'absence chez les Ptérobranches de phénomènes qui puissent être parallélisés avec le synrhabdosome des Graptolithes, j'essayerai d'interpréter ce dernier dans la lumière de la théorie ici développée (texte: fig. 17).

Dans le cas d'un synrhabdosome, il s'agit du développement des rhabdosomes simples non pas à partir des larves issues d'œufs ou oozoïdes, mais à partir d'individus formés par la voie de bourgeonnement ou blastozoïdes. Et ce qui est important, c'est le fait que ces derniers individus, dont les thèques ont en apparence l'aspect externe d'une sicula, mais qu'à cause de leur provenance essentiellement distincte il sera utile de distinguer sous le nom de *pseudosiculas*<sup>1</sup>, peuvent se séparer de l'organe sur lequel ils ont bourgeonné et constituer des germes de nouveaux rhabdosomes, à la manière des siculas normales.

Une pseudosicula semble se distinguer cependant toujours d'une sicula par la présence à son extrémité proximale, dès le moment de sa séparation de la colonie maternelle, de deux organes spéciaux: 1<sup>o</sup> d'un petit renflement et 2<sup>o</sup> d'un disque attaché à ce renflement. Le disque semble se développer ensuite en une vésicule, le sac apical, que RUEDEMANN a comparé à un pneumatophore. Quant au petit renflement à l'extrémité de la pseudosicula, il doit jouer un rôle primordial dans le développement du synrhabdosome. C'est à partir de lui que semblent bourgeonner en effet les différents éléments constitutifs de ce dernier. Je ne peux pas m'expliquer le pouvoir blastogène de ce renflement autrement qu'en admettant que c'était là l'organe homologue du stolon, soit un nœud stolonal. Sur ce nœud prenaient origine deux catégories de bourgeons: 1<sup>o</sup> les bourgeons zoïdaux et 2<sup>o</sup> les bourgeons stolonaux. Les premiers se développaient en pseudosiculas et, par leur intermédiaire, en rhabdosomes qui restaient attachés au nœud. A mesure que le nombre de ces rhabdosomes augmentait, le nœud se transformait en une plaque étoilée ou funiculus, centre de convergence des némas. Quant aux bourgeons de la dernière catégorie, chacun d'eux se développait en un processus ou siculostyle, qui s'enveloppait d'une capsule protectrice, comparée par RUEDEMANN à une gonothèque, et devenait le centre de bourgeonnement intense des pseudosiculas. Il est probable que les pseudosiculas formées sur les siculostyles pouvaient devenir libres et constituer des germes de nouveaux synrhabdosomes. Il est à admettre que chaque bla-

<sup>1</sup> On ne sait rien de la structure intime des parois d'une telle pseudosicula. Il serait fort important de savoir en particulier si cette dernière se compose, comme la sicula, d'une prosicula et d'une métasicula ou si elle présente, comme je le suppose, les caractères de la métasicula seule, étant donnée l'absence, dans son cas, de stade larvaire, auquel est liée, à mon avis, la formation de la prosicula

stozoïde pseudosiculaire en se détachant du siculostyle emportait avec lui un petit lot de son tissu blastogène, qui forme précisément le renflement ou nœud stolonial à son extrémité proximale. Autour de ce nœud se développe le disque, futur sac apical. La formation de ce sac ainsi que celle des capsules protectrices autour du funiculus et autour des siculostyles peut être attribué à l'activité du tissu extrathécal.

Quoique les Ptérobranches ne forment rien d'analogue aux synrhadosomes, le mode de bourgeonnement de *Cephalodiscus* présente, dans certains points, des ressemblances avec le bourgeonnement des pseudosiculas, qu'il ne sera pas sans intérêt de signaler. Chez *Cephalodiscus* on peut distinguer, suivant leur origine, deux catégories de zoïdes: 1<sup>o</sup> individus issus d'œuf ou cozoïdes et 2<sup>o</sup> individus produits par la voie de bour-

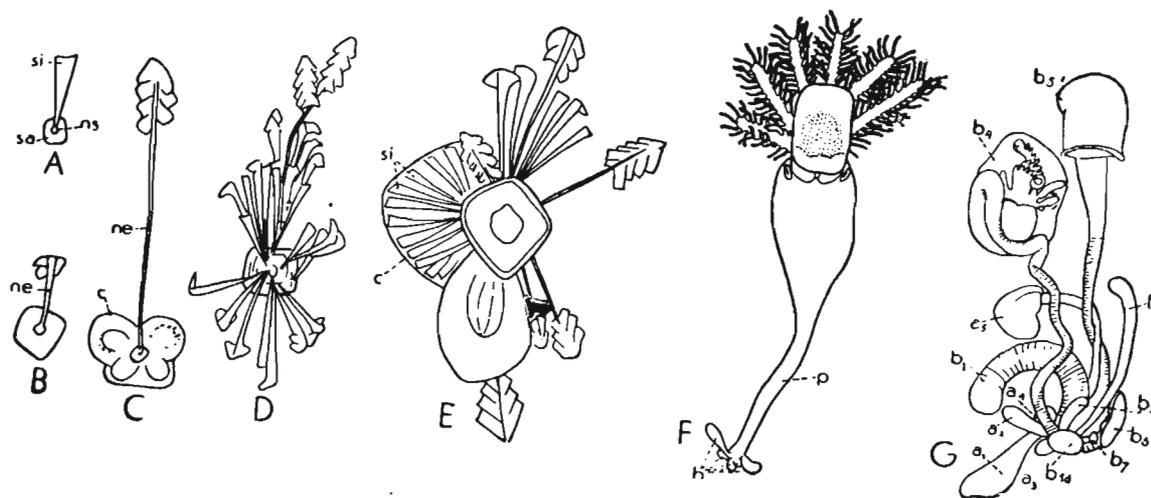


Fig. 17.

A—E Stades successifs du développement d'un synrhadosome de *Diplograptus foliaceus* (Mc Coy) (d'après RUEDEMANN, 49, p. 528, fig. 7). F, *Cephalodiscus (Idiothecia) indicus* SCHEPOTIEFF (d'après SCHEPOTIEFF, 57, pl. 8, fig. 2). G, *Cephalodiscus (Demiothecia) gracilis* HARMER (d'après HARMER, 55, pl. 1, fig. 4).

$a_1$ — $a_5$  et  $b_1$ — $b_7$  deux groupes de bourgeons aux différents stades de développement ayant bourgeonné chacun autour d'un pédoncule stérile.  $b_1$   $d$  disque basal du bourgeon  $b_1$ ,  $b$  groupe de bourgeons sur les disque basal d'un zoïde,  $c$  capsule protectrice des pseudosiculas,  $ne$  néma,  $ns$  nœud stolonial,  $sa$  sac apical,  $si$  pseudosiculas.

geonnement ou blastozoïdes. Les premiers s'éloignent du cœnecium maternel pour fonder des cœneciums nouveaux, tandis que les seconds restent dans le cœnecium maternel et y construisent leurs loges. Il y a donc ici, au point de vue biologique, une analogie avec les siculas et les pseudosiculas des Graptolithes. Mais il y a également certains points de ressemblance morphologique. Ainsi chez *Cephalodiscus* l'unique lieu où peuvent bourgeonner les blastozoïdes est le disque basal ou ventouse du pédoncule contractile: c'est là seulement qu'ils apparaissent et y forment souvent toute une couronne d'individus à différents stades de développement (texte: fig. 17, F). C'est donc là une structure semblable à celle que présente un synrhadosome jeune, dans lequel, autour de la pseudosicula primitive, développée en un rhadosome, s'est constituée une couronne de pseudosiculas et de rhadosomes plus ou moins développés. La différence consiste principalement dans le fait que les blastozoïdes de *Cephalodiscus* se séparent tous de l'individu maternel, parce que cet animal ne forme pas de vraies colonies, tandis que chez les Graptolithes une partie de pseudosiculas restent attachées au point de leur bour-

geonnement et y donnent origine à des rhabdosomes. En outre, il n'y a ici rien d'analogue aux siculostyles.

Il est intéressant de rappeler encore que chez *Cephalodiscus*, suivant les observations de HARMER (35, p. 91 et suivantes, pl. 1 fig. 4 et notre fig. 17, G), les bourgeons peuvent se former non seulement à la base d'un zoïde normal, mais aussi à la base d'un pédoncule dépourvu de zoïde, celui-ci ayant subi une dégénération complète. Il semble donc y avoir une assez grande autonomie du pédoncule et en particulier de sa partie blastogène ou ventouse basale, vis-à-vis du zoïde proprement dit. Il est possible que dans un synrhabdosome en voie de développement, au stade dans lequel la pseudosicula primitive, en développant son néma, s'éloigne du nœud stolonal, ce dernier s'en sépare complètement, restant au centre du disque, où enveloppé par les tissus moux extrathécaux, il constitue un lot de tissu blastogène à partir duquel bourgeonnent les pseudosiculas et les siculostyles.

Un point qui reste néanmoins bien obscur dans le problème des synrhabdosomes est celui de leur rapport avec les rhabdosomes simples. La grande rareté des synrhabdosomes ne peut pas être expliquée uniquement par leur fragilité et par la difficulté de leur conservation. Il est probable plutôt qu'à côté des synrhabdosomes il pouvait y avoir, dans une même espèce, également des rhabdosomes simples et que ces derniers correspondaient à la forme la plus fréquente de la colonie. En faveur de cette conception, en outre de la fréquence relative de deux types de rhabdosomes, plaide le développement ontogénétique des rhabdosomes simples. La sicula, qui donne origine à un tel rhabdosome et qui correspond sans aucun doute à un oozoïde, se distingue de la pseudosicula d'un synrhabdosome par le fait qu'au lieu d'un nœud blastogène elle développe à son extrémité proximale un néma. Je ne vois pas la manière comment une telle sicula pourrait donner origine à un synrhabdosome et cela n'a été du reste jamais observé. L'hypothèse que les espèces dont on connaît les synrhabdosomes ne se reproduisaient que par la voie asexuée, c'est-à-dire par le bourgeonnement des individus pseudosiculaires, est fort peu probable. Doit-on supposer que dans les espèces qui produisaient les synrhabdosomes il avait un dimorphisme siculaire et qu'un oozoïde se développait tantôt en un individu siculaire qui donnait origine à un rhabdosome simple, tantôt en un individu pseudosiculaire, destiné à se développer en un synrhabdosome?

Il faut espérer qu'on va trouver un jour des synrhabdosomes conservés à l'état plastique et isolables de la roche par des méthodes chimiques. On pourra étudier alors leurs particularités morphologiques beaucoup mieux que cela n'est possible sur les échantillons aplatis et vérifier certaines assertions que j'ai posées dans cet essai d'interprétation en caractère d'hypothèse de travail.

## CONSIDÉRATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ET TAXONOMIQUES

De la comparaison des Graptolithes avec d'autres animaux nous avons conclu à leurs affinités étroites avec les Ptérobranches. Ces deux groupes appartiennent, à notre avis, à un même embranchement.

De deux genres de Ptérobranches actuels, *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, le dernier présente des points de ressemblance plus nombreux avec les Graptolithes que le premier. Mais cela est lié, en partie tout au moins, au fait que le *Rhabdopleura* est

comme les Graptolithes un animal colonial, tandis que le *Cephalodiscus* est semi-colonial. Les Graptolithes et le *Rhabdopleura* présentent une adaptation à la vie coloniale beaucoup plus avancée que le *Cephalodiscus*, et les Graptolithes sont, sous ce rapport, plus spécialisés que le *Rhabdopleura*. En les ordonnant donc suivant le degré croissant de cette spécialisation, il faut mettre en première place le *Cephalodiscus*, en seconde le *Rhabdopleura* et en troisième les Graptolithes.

SCHEPOTIEFF (53, p. 421), après avoir fait une comparaison détaillée entre *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, conclut que le dernier est le plus primitif de deux. Il se basa sur la structure plus perfectionnée de l'appareil branchial du *Cephalodiscus* et sur le développement plus vigoureux de tous ses organes. On doit remarquer cependant qu'une adaptation à la vie coloniale entraîne en règle générale une simplification de l'individu et, par conséquent, la simplicité plus grande du *Rhabdopleura* semble être plutôt le résultat d'une évolution régressive. Il me paraît donc qu'ANDERSSON (2, p. 107) avait raison en disant que le *Rhabdopleura* est une forme secondairement réduite et que le *Cephalodiscus* est le plus primitif de deux.

Les Graptolithes étant des animaux plus intimement adaptés à la vie coloniale que le *Rhabdopleura* devaient avoir une organisation plus simplifiée encore. Comme la vie coloniale du *Rhabdopleura* et des Graptolithes doit correspondre à une spécialisation secondaire, il est à supposer qu'il dérivent d'ancêtres non coloniaux. Ces ancêtres pouvaient avoir une organisation voisine de *Cephalodiscus*. Pour paradoxal que cela paraisse, il est plus facile de faire dériver les Graptolithes des Ptérobranches que de faire l'inverse. Les Graptolithes doivent représenter une branche phylétique appartenant au même tronc que les Ptérobranches, mais dont les représentants se sont adaptés plus tôt et à un degré plus avancé à la vie coloniale. La concordance très grande entre les constructions chitineuses des Graptolithes et des Ptérobranches est probablement l'expression de mêmes tendances évolutives héritées de leurs ancêtres communs non coloniaux. Il est possible aussi que les Graptolithes et le *Rhabdopleura* ont eu un ancêtre commun, voisin de *Cephalodiscus*, mais plus adapté que lui à la vie coloniale. De cette façon s'expliquerait la similitude, jusque dans plusieurs détails, des constructions chitineuses dans les deux cas. *Cephalodiscus* représente selon toute probabilité un rameau phylétique fort ancien et extrêmement conservatif. La découverte d'*Eocephalodiscus* n. gen. dans la faune de Wysoczki indique que des représentants de ce rameau existaient déjà, à côté des Graptolithes, au début de l'Ordovicien.

Avant que les relations unissant les Graptolithes d'un côté et le *Rhabdopleura* et le *Cephalodiscus* de l'autre ne soient pas bien élucidées, il est le plus pratique de les laisser, comme on le faisait jusqu'ici, dans deux classes séparées, représentant l'embranchement des Hemichorda BATESON, dont le synonyme est celui des Trimetamera MASTERMAN. Dans ce même embranchement doit être rangée la classe d'Enteropneusta, qui se rattache assez étroitement aux Ptérobranches.

La subdivision des Graptolithes en ordres et l'élucidation de leurs relations réciproques ne peuvent être faites dans l'état actuel de la connaissance de la classe que d'une manière approximative et peu satisfaisante. La morphologie d'une grande partie des Graptolithes, exception faite des Graptoloidea, nous est encore peu connue et moins encore leur développement ontogénétique.

Il était d'usage général jusqu'ici de ranger tous les Graptolithes qui ne pouvaient être attribués aux Graptoloidea dans le groupe des Dendroidea. Or nos études font voir qu'ainsi compris le groupe des Dendroidea embrasserait des formes réalisant des types

de structure parfois plus éloignés l'un de l'autre que ne le sont probablement ceux des Graptoloidea et des Dendroidea. Le seul caractère important par lequel les Graptoloidea s'opposent à tous les autres Graptolithes, rangés dans les Dendroidea *sensu lato* est l'absence chez eux de stolons chitinisés. Or il est tout-à-fait probable que c'est là un caractère négatif d'importance plutôt secondaire et de nature adaptative. Il est vraisemblable en effet que la non chitinisation des stolons est liée chez ces Graptolithes à l'adaptation à une vie planktonique. Elle exprimerait la tendance de l'animal à alléger son test, tout comme l'exprime la structure réticulaire des parois thécales de différents représentants terminaux de ce groupe.

Dans le cas des Graptolithes à stolon chitinisé on a la possibilité d'étudier d'une façon plus approfondie que dans celui des Graptoloidea le mode de bourgeonnement des thèques et les relations mutuelles de celles-ci. Le fait que ces caractères montrent une stabilité beaucoup plus grande que la forme des thèques et souvent aussi plus grande que la forme générale du rhabdosome, nous incline à penser que c'est leur différenciation surtout qui doit nous guider dans la délimitation de grandes unités systématiques.

L'étude des Graptolithes à stolon chitinisé décrits dans ce mémoire fait voir qu'il y a à distinguer deux types différents de bourgeonnement. D'un côté on a des formes caractérisées par un rythme très régulier à la fois que très spécial de bourgeonnement. Celui-ci s'accomplit conformément à ce que j'appelle la *régle de Wiman*, c'est-à-dire que dans une stolothèque se développent trois thèques (une triade), une autothèque, une bithèque et une stolothèque, et de celles-ci l'autothèque occupe le milieu, tandis que la bithèque et la stolothèque apparaissent d'une triade à la suivante alternativement à sa droite et à sa gauche. En plus la ramification consiste en une bifurcation et est précédée par l'apparition d'une triade spéciale composée d'une autothèque placée entre deux stolothèques. Comme conséquence de cette régularité dans l'accroissement du rhabdosome, les branches de celui-ci ont toutes, dans les limites d'un genre, à peu près la même composition.

Chez d'autres Graptolithes à stolon chitinisé le bourgeonnement se fait d'une manière différente. Dans ceux d'entre eux où existent les trois catégories de thèques, celles-ci apparaissent sans aucun rythme régulier, en général par groupes de deux seulement et en combinaisons quelconques. En outre les stolothèques n'y sont pas aussi nettement individualisées que dans le cas précédent. Certaines de ces formes produisent les bithèques, d'autres en sont dépourvues. Comme entre la présence ou l'absence de bithèques et les autres caractères du rhabdosome il n'y a pas de relation fixe, il en faut conclure que la disparition de cette catégorie de thèques s'est faite indépendamment dans les différents groupes des Graptolithes à stolons chitinisés. Par cela même ce caractère ne peut pas avoir une grande importance taxonomique. Le seul groupe dans lequel la disparition de bithèques va de paire avec d'autres changements structuraux importants est celui des Graptoloidea. Liés intimement, comme l'ont démontré en particulier les études de BULMAN, avec les Dendroidea, dont ils descendent selon toute probabilité, les Graptoloidea sont non seulement dépourvus de bithèques, mais ont perdu aussi le pouvoir de chitiniser leurs stolons. En même temps leurs stolothèques tendent à se confondre avec les autothèques. Enfin l'organe d'attache de leur rhabdosome, le néma, indique une position suspendue, au lieu de la position sessile de la plupart de formes à stolons chitinisés. L'ensemble de ces transformations a dû se faire soit dans une seule lignée issue des Dendroidea, soit dans quelques lignées peu nombreuses et très voisines l'une de l'autre. Par

conséquent la réunion de toutes les formes affectées par ces changements en une seule unité systématique, l'ordre des Graptoloidea LAPWORTH, semble être bien légitime.

Quant aux formes pourvues de stolons chitinisés, celles dont le rhabdosome s'accroît suivant la règle de Wiman s'opposent nettement à toutes les autres où l'accroissement se fait d'une manière différente. Ce sont les premières seulement qui doivent rester dans l'ordre des Dendroidea NICHOLSON, fondé dès le début sur les genres tels que *Dictionema* et *Dendrograptus*, qui réalisent d'une façon typique la structure en question. Le groupe des Dendroidea au lieu de consister en un assemblage disparate formera ainsi une unité systématique très compacte.

Passons maintenant aux formes dont l'accroissement n'obéit pas à la règle de Wiman. Ces formes, à de rares exceptions près, se développent en colonies encroûtantes. Les thèques y sont fixées par une étendue plus ou moins grande de leur face dorsale au support. Parmi ces formes il y a deux espèces réunies dans un seul genre, *Stolonodendrum* n. gen., qui se distinguent nettement de toutes les autres par leur système stolonal. Leurs stolons ont un développement excessif, constituant la plus grande partie du rhabdosome. Ils sont flexueux, très irrégulièrement ramifiés et enchevêtrés. Les thèques semblent être de deux catégories seulement: les stolothèques et les autothèques. Ces dernières ne s'élèvent pas au-dessus de la surface du rhabdosome. Quoique ces formes sont encore très imparfaitement étudiées, il est impossible de les inclure dans aucun grand groupe de Graptolithes, de sorte qu'on est obligé d'établir pour elles un groupe à part, celui de Stolonidea n. ordo, équivalent probablement aux groupes des Dendroidea et des Graptoloidea. Il faut espérer que les recherches futures jettent plus de lumière sur leurs relations avec les autres Graptolithes, sur lesquelles il est impossible de dire quoi que ce soit de certain dans l'état actuel de nos connaissances de ce groupe.

Les Graptolithes à stolons chitinisés qui restent après l'élimination des Dendroidea et des Stolonidea, peuvent être répartis encore entre deux groupes, auxquels j'applique les noms de Tuboidea n. ordo et des Camaroidea n. ordo et qui se distinguent l'un de l'autre principalement par la morphologie des autothèques.

Les formes que je réunis dans le groupe des Tuboidea se rapprochent aux Dendroidea par la présence constante des bithèques ainsi que par l'aspect des autothèques, subconiques ou subcylindriques, à apertures pourvues en général de languette ventrale. Elles s'en distinguent néanmoins essentiellement par le mode irrégulier de bourgeonnement. En outre les rhabdosomes de toutes les formes connues, à l'exception d'une seule, *Tubidendrum bulmani*, sont encroûtantes: les parties initiales des autothèques, ensemble avec les bithèques et les stolothèques s'étendent en s'enchevêtrant dans le plan du support, constituant une *thécorhize*. Au-dessus de cette dernière s'élèvent les parties distales des thèques, isolées ou soudées entre elles de différentes manières. Quant au *Tubidendrum bulmani*, son rhabdosome, en forme d'un arbuscule dressé, a à peu près le même aspect que le rhabdosome d'un représentant des Dendroidea. Mais le mode de bourgeonnement des thèques est celui qui caractérise les autres Tuboidea. Il en résulte que les rameaux de son rhabdosome ont une structure très différente de celle qui caractérise les Dendroidea s. str.

La question de la relation génétique entre les Tuboidea et les Dendroidea est fort difficile à élucider. Tout d'abord nous ne disposons pas de données certaines sur leurs relations chronologiques. Quoique les Dendroidea typiques se présentent, comme l'ont montré les recherches de RUEDEMANN (51), déjà au Cambrien sup., il n'est pas exclu que les Tuboidea y existaient également. Au Tremadoc du moins les deux groupes sont bien

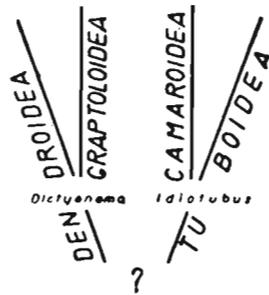
distinctes et les formes intermédiaires ne sont pas connues: On pourrait considérer, il est vrai, comme intermédiaire entre ces groupes l'espèce *Tubidendrum bulmani*, qui, tout en ayant la structure des *Tubeoidea*, présente un rhabdosome d'aspect général dendroïde. Mais il est plus vraisemblable que la forme analogue du rhabdosome fut réalisée dans ce cas indépendamment, car c'est là un caractère de nature plutôt adaptative. Le rhabdosome de *Tubidendrum* est assimilable à une thécorhize qui au lieu de s'épancher sur un support s'est dressée et, en se ramifiant, a affecté la forme d'un arbuscule. Il est possible que ce rhabdosome procède phylogénétiquement d'un rhabdosome encroûtant du type de *Dendrotubus*. Parmi les Graptolithes ordoviciens de Hälluden (Isle d'Öland, Suède), préparés par HOLM, que j'ai eu l'occasion d'examiner au Riksmuseum de Stockholm, se trouvent plusieurs échantillons, non encore décrits, qui s'approchent étroitement à *Tubidendrum*, mais dans lesquels les thèques sont plus lâchement rassemblées en rameaux, étant parfois, surtout dans les parties inférieures des rhabdosomes, soudés entre elles en quelques points seulement, comme le sont les thèques dans les parties basales des branches de *Dendrotubus*. Il est possible que les branches de ces formes ainsi que ceux du genre *Tubidendrum* étaient enracinées dans une expansion horizontale du rhabdosome, semblable à la thécorhize des *Tubeoidea* encroûtants.

Il est difficile de dire a priori, lequel de deux types de structure est plus primitif, celui des *Dendroidea* ou celui des *Tubeoidea*. Le premier est caractérisé par un bourgeonnement de très grande régularité et le second par un bourgeonnement irrégulier. Dans le premier toutes les thèques sont — et cela déjà chez les formes cambriennes — disposées suivant un principe fixe. Dans le second il y a une différence entre les formes connues du Tremadoc et les plus récentes: chez les premières les thèques sont disposées d'une manière assez désordonnée, quoique on y observe souvent une tendance à une disposition régulière des parties libres des autothèques, tandis que chez les représentants plus récents du groupe, tels que *Cyclograptus*, les parties libres des autothèques sont disposées d'une manière aussi régulière que le sont toutes les thèques dans un rhabdosome dendroïde. Il est évident que cette disposition régulière des thèques fut réalisée indépendamment chez les *Dendroidea* et les *Tubeoidea*. Mais tandis que chez ces derniers nous connaissons quelques étapes de cette évolution, chez les *Dendroidea* seule la structure définitive nous est connue. L'ontogenèse (astogenèse) des *Dendroidea* ne fournit aucune information certaine sur les types antérieurs, car les thèques qui bourgeonnent sur la première stolothèque de *Dendrograptus* se disposent en général dès la première génération conformément à la règle de Wiman. Quant à l'ontogenèse des *Tubeoidea*, nous n'en savons encore rien. Dans ces conditions toutes les conclusions au sujet des relations génétiques réciproques et de la phylogénèse de ces deux groupes ont forcément un caractère très hypothétique. On peut constater seulement que, dès le début de l'Ordovicien, les deux types de structure étaient déjà individualisés.

Plus clairement se présente la position des *Camaroidea*. En effet, il ne peut y avoir de doute qu'ils sont étroitement liés aux *Tubeoidea* et correspondent à un rameau phylétique qui a divergé de ce tronc. Ils ont de commun avec les *Tubeoidea* le mode irrégulier de bourgeonnement et la forme encroûtante du rhabdosome. Certains d'entre eux ont des bithèques tout-à-fait semblables et disposées aussi irrégulièrement que chez les *Tubeoidea*. Par contre, leurs autothèques sont d'un type très différent et unique dans le groupe entier des Graptolithes. Tandis que chez les *Tubeoidea* sessiles la partie thécorhizale de l'autothèque passe insensiblement dans sa partie libre, toutes les deux ayant à peu près le même diamètre, chez les *Camaroidea* cette partie est bien individualisée étant plus ou

moins renflée, en général d'un diamètre sensiblement plus grand que la partie libre, formant une spacieuse *camara*. La partie libre de l'autothèque ou *collum* est semblable à la partie correspondante de l'autothèque des *Tuboidea*, mais son ouverture est le plus souvent d'une conformation plus simple. Une forme primitive des *Camaroidea*, comme l'est par ex. *Bithecocamara gladiator* n. sp., ne se distingue d'une forme primitive des *Tuboidea* telle que *Idiotubus* que par la présence des *camaras*. Mais les représentants les plus spécialisés de deux groupes sont très distincts, ces groupes ayant dû évoluer dans deux directions différentes. Chez les *Tuboidea* il y a une tendance claire à différencier et à développer les parties libres des autothèques et de les rassembler en rameaux de plus en plus réguliers et régulièrement disposés sur la thécorhize. Chez les *Camaroidea*, d'autre part, les parties libres se simplifient et tendent à s'atrophier, sans jamais s'assembler en rameaux. Chez les premiers les bithèques sont toujours bien développées, chez les seconds elles tendent à disparaître et souvent n'existent pas. Sous ce rapport les *Camaroidea* spécialisés se ressemblent aux *Graptoloidea*. Tout comme ces derniers correspondent à un phylum divergent des *Dendroidea*, les premiers doivent représenter un phylum divergent des *Tuboidea*. Mais tandis que les *Graptoloidea* se sont adaptés, selon toute probabilité, à une vie planktonique, les *Camaroidea* sont restés benthoniques et sessiles, comme leurs ancêtres, et leurs colonies sont devenues encroûtantes.

De ces considérations il s'en suit que l'ensemble des Graptolithes, abstraction faite des *Stolonoidea* très imparfaitement connus, peut être réparti entre 4 grands groupes ou ordres suivants: *Dendroidea* NICHOLSON emend., *Graptoloidea* LAPWORTH, *Tuboidea* n. ordo et *Camaroidea* n. ordo. Ces quatre ordres appartiennent probablement à deux grandes branches phylétiques: 1<sup>o</sup> celle des *Dendroidea* avec les *Graptoloidea* et 2<sup>o</sup> celle des *Tuboidea* avec les *Camaroidea*. Le diagramme suivant exprime ces relations hypothétiques.



## II. PARTIE SYSTÉMATIQUE

Ordre DENDROIDEA NICHOLSON, emend.

### CONSIDÉRATIONS TAXONOMIQUES

En restreignant l'ordre des Dendroidea, comme nous l'avons fait (voir le chapitre précédent), aux formes pourvues de stolons chitinisés et dont le bourgeonnement s'effectue suivant la règle de WIMAN, on n'y peut ranger avec toute certitude que les genres dont la structure interne du rhabdosome nous est déjà connue. Ceux-ci sont peu nombreux, notamment les 6 suivants: *Dendrograptus* HALL, *Dictyonema* HALL, *Callograptus* HALL, *Desmograptus* HOPKINSON, *Rhipidodendrum* n. gen. et *Acanthograptus* SPENCER.

Les autres «genres» des Dendroidea ne nous sont connus que, pour ainsi dire, par leur silhouettes, c'est-à-dire par des échantillons aplatis, dont nous ne connaissons pas la structure interne et très peu de la morphologie externe des thèques. BULMAN avait raison en disant (10, 1934, p. 76) que «The diagnosis of all the genera of dendroid graptolites is to a large extent arbitrary». Il est évident aussi que dans un essai sérieux de classification ne peuvent entrer en ligne de compte que les formes dont la morphologie est connue au moins dans ses traits essentiels.

Une autre difficulté qui se présente quand on essaie de faire un groupement naturel des Dendroidea est celui de la hiérarchie des caractères. Il y en a deux catégories essentielles: 1<sup>o</sup> les caractères des thèques et 2<sup>o</sup> les caractères du rhabdosome. L'évolution des uns et des autres a dû s'accomplir d'une façon assez indépendante, car un même type d'autothèque ou des types très voisins peuvent se présenter sur des rhabdosomes d'aspect et de structure parfois foncièrement différents. Si c'est un type très simple, comme l'est par ex. l'autothèque subconique ou «siculiforme», à lèvres peu différenciées, il peut y s'agir souvent d'une convergence résultant d'une simplification secondaire. Mais il y a parfois des autothèques assez spéciales, qui se présentent aussi sur des rhabdosomes de type différent. La même remarque peut être faite en ce qui concerne le développement des bithèques, comme nous avons déjà eu l'occasion de l'exposer (p. 35). D'autre part, non moins fréquents sont les cas inverses, où des rhabdosomes ayant le même aspect général se composent de thèques d'un type différent.

Tandis que dans les Graptoloidea, grâce surtout aux travaux d'ELLES et de BULMAN on a pu établir les principales lignes directrices («trends») suivant lesquelles se sont effectués les changements de différents caractères, dans les Dendroidea cela reste entièrement à faire.

Comme presque tous les genres des Dendroidea furent établis sur des échantillons aplatis, leurs diagnostics sont fondées seulement sur l'aspect externe des rhabdosomes, faisant plus ou moins complètement abstraction de l'aspect des thèques et de leurs relations mutuelles.

Grâce aux études des échantillons non aplatis, faites d'abord par WIMAN et complétées dans les dernières années par BULMAN, on connaît aujourd'hui d'une façon assez détaillée la structure d'assez nombreuses espèces attribuées aux genres *Dendrograptus*, *Callograptus*, *Dictyonema*, *Desmograptus* et *Acanthograptus*. Malheureusement la structure des géotypes de ces genres reste inconnue.

Les espèces attribuables par l'aspect de leurs rhabdosomes aux genres *Dendrograptus*, *Callograptus*, *Dictyonema* et *Desmograptus*, dont on a pu étudier jusqu'ici la structure, présentent essentiellement la même composition des rameaux. A ce point de vue les différences d'une espèce à l'autre d'un même genre ne sont pas plus grandes que d'un genre à l'autre. Quant à la morphologie des thèques, il ne semble y avoir rien qui soit vraiment caractéristique pour un genre donné. Un groupement générique des espèces basé sur les thèques seulement ne concorderait certainement pas avec celui basé sur les rhabdosomes. Et on ne peut constater aucune corrélation fixe entre ces deux catégories de caractères, qui ont dû évoluer d'une manière assez autonome.

Mais ce qui est plus déconcertant encore, c'est le fait que le développement ontogénétique dans certains « genres » présente des différences très sensibles d'une espèce à l'autre. Tel est le cas du moins du « genre » *Dictyonema*, dont les espèces *Dictyonema flabelliforme* et *D. cavernosum* se développent (voir p. 29) suivant un plan bien distinct. Si on ajoute à cela le fait que la sicula de la première de ces espèces est pourvue d'un néma et celle de la seconde d'un disque adhésif sans néma, on arrive à la conclusion que leur attribution à un même genre à cause de la similitude du rhabdosome est arbitraire.

*Dictyonema flabelliforme* occupe une place spéciale parmi les espèces du genre. Elle s'en distingue par son développement ontogénétique, par la présence du néma ainsi que par sa vaste distribution géographique, liée évidemment à un autre genre de vie. C'est à ma connaissance le seul Graptolithe dendroïde, chez lequel on a constaté d'une façon certaine la présence d'un néma bien individualisé. Mais le caractère en question ne doit pas être encore tout-à-fait fixé dans cette espèce, puisque on y observe aussi des rhabdosomes pourvus soit d'un disque adhésif, soit d'un organe vésiculaire (STORMER, 58 et 59). Il est possible cependant que c'étaient là des organes surajoutés au néma.

Une autre forme où la présence du néma est probable est *Callograptus salteri* HALL (voir RUEDEMANN, 49, pl. 3, fig. 15 et HAHN, 34, p. 159), considérée par HAHN et par BULMAN (10, (1934), p. 84) comme le descendant possible de *Dictyonema flabelliforme*.

Le néma ne peut pas être regardé comme un organe primitif et typique des Dendroidea, mais au contraire comme une spécialisation relativement tardive et exceptionnelle dans ce groupe.<sup>1</sup> Les espèces de *Dictyonema* du Cambrien supérieur décrites par RUEDEMANN (52, p. 321—323, fig. 3, 4 et pl. 52, fig. 10) étaient pourvues seulement des disques basaux. L'évolution de cette partie du rhabdosome a dû s'accomplir non pas en allant du néma au disque basal, comme l'admet HAHN (34, p. 157), mais dans le sens opposé et cela seulement dans les limites d'une lignée phylétique ou de quelques lignées peu nombreuses. Les *Dictyonema* ordoviciens et gothlandiens pourvus de disques basaux ne doivent pas être des descendants de *Dictyonema flabelliforme*, mais des représentants d'autres lignées phylétiques, plus conservatives, chez lesquelles a persisté la fixation au moyen du disque basal. Le caractère exceptionnel de *Dictyonema flabelli-*

<sup>1</sup> Une opinion analogue fut exprimée dernièrement par BULMAN (31, p. 15).

forme a été souligné avec raison par plusieurs auteurs (WESTERGÅRD, HAIN, ELLES, BULMAN). C'est dans ce type que selon leur opinion a dû prendre origine le groupe des Graptoloidea, dans lequel le néma constitue un organe par excellence caractéristique. *Dictyonema flabelliforme* mériterait donc bien être placé dans un genre à part, comme cela a été proposé par certains auteurs. Mais avant de le faire il faut connaître la structure du génotype, *Dictyonema retiforme* HALL.

Une délimitation naturelle des genres des Dendroidea ne sera pas possible sans la connaissance exacte du développement ontogénétique (astogénétique) des espèces qu'on leur attribue. Il semble en effet que dans ce groupe, comme dans celui des Graptoloidea, ce sont les premières phases de développement du rhabdosome qui reflètent le mieux les tendances évolutives des rameaux phylétiques. Il est bien possible que les genres des Dendroidea fondés sur les rhabdosomes soient pour la plupart des groupes d'origine polyphylétique, comme l'admet aussi BULMAN (10 (1934), p. 77).

Il est difficile de décider aujourd'hui quel type de rhabdosome doit être considéré comme le plus primitif. Chronologiquement ils sont presque tous très anciens, puisque *Dendrograptus*, *Callograptus* et *Dictyonema* se présentent déjà au Cambrien supérieur (RUEDEMANN, 51). Morphologiquement le plus primitif est certainement le rhabdosome de *Dendrograptus* et le plus spécialisé celui de *Dictyonema*. Le rhabdosome de *Callograptus* est intermédiaire entre les deux derniers et celui de *Desmograptus* aussi spécialisé que le rhabdosome de *Dictyonema*, mais dans une direction différente. La plupart des auteurs admettent que l'évolution du rhabdosome pouvait s'accomplir aussi dans le sens inverse, c'est-à-dire qu'un rhabdosome dictyonemoïde, en perdant progressivement les dissépiments et changeant sa forme conique en flabelliforme et irrégulière, pouvait donner origine aux rhabdosomes callogrptoïdes et ensuite dendrogrptoïdes et bryogrptoïdes. Si les plus anciens Dichograptidae descendent effectivement de *Dictyonema flabelliforme*, ce processus de «désécialisation» du rhabdosome devait bien avoir lieu. Mais dans ce cas la valeur taxonomique du rhabdosome serait moindre encore.

En se fondant sur les relations thécales, on peut classer les genres étudiés déjà à ce point de vue dans trois groupes suivants: 1° *Dendrograptus*, *Callograptus*, *Dictyonema* et *Desmograptus*, 2° *Acanthograptus* et 3° *Rhipidodendrum*. Le premier groupe sera caractérisé par des rameaux composé chacun d'une seule rangée d'autothèques, accompagnées de bithèques placées régulièrement à gauche et à droite du rameau; le second, par un groupement particulier de thèques de différentes générations en branchettes, et le troisième, par une disposition particulière des thèques, qui se soudent latéralement l'une à l'autre, d'une façon peu régulière. La sicula dans le premier groupe est droite, dans le second inconnue et dans le troisième courbée.

On pourrait établir pour chacun de ces groupes une famille spéciale, mais cela serait prématuré, puisque en ce qui concerne le premier, il n'est pas sûr que les genres qui le composent soient vraiment liés génétiquement entre eux, et en ce qui concerne les deux autres, ils ne comprennent chacun qu'un seul genre.

BULMAN, dans son travail synthétique sur les Graptolithina (21, p. 16—23), distribue la plus grande partie des genres des Dendroidea entre 4 familles: Dendrograptidae ROEMER, Acanthograptidae BULMAN, Ptilograptidae HOPKINSON et Cyclograptidae BULMAN. De celles-ci la dernière doit être transférée, dans notre système, dans l'ordre des Tuboidea. Quant aux trois autres, aucune n'est susceptible, à l'exception peut être de la première, d'une définition précise.

Genre **DENDROGRAPTUS** HALL**Dendrograptus regularis** n. sp.

(Texte: fig. 2, 3 et 18; pl. II, fig. 1—46; pl. IV, fig. 10; pl. V, fig. 1; pl. VII, fig. 7, 8)

**Matériaux.** — Une dizaine de morceaux de rameaux, la plupart simples, quelques uns bifurqués. Partie basilaire du rhabdosome inconnue. Holotype No. 31, pl. V, fig. 1.

**Description.** — Rameaux plus ou moins droits, à relief thécal prononcé et thèques régulièrement disposées. Espacement thécal 750—800  $\mu$ . Épaisseur du rameau au-dessus d'une ouverture autothécale 200—250  $\mu$ .

*Autothèques* presque droites, soudées en général au rameau sur toute leur longueur, subconiques, de 1350—1450  $\mu$  de longueur. Aperture un peu évasée, subcirculaire, souvent un peu irrégulière, à bords épaissis, à diamètre d'environ 250  $\mu$ . Lèvre dorsale droite, entièrement soudée au rameau ou plus ou moins isolée, parfois même saillante. Lèvres latérales droites. Languette subtriangulaire, aplatie, de 130—170  $\mu$ , à extrémité obtuse, arrondie; elle est infléchie vers l'extérieur et forme avec la direction de la paroi ventrale de la thèque un angle variable entre aigu et droit.

*Bithèques* à relief en général fort, régulièrement alternantes, à peu près droites, courtes, à aperture placée du côté de l'origine de la thèque, au même niveau que celle de l'autothèque de la génération précédente ou un peu au-dessous d'elle, plus rarement au-dessus. Partie distale un peu évasée. Aperture à bord épaissi, à diamètre variable entre 150 et 200  $\mu$  se rapprochant plus fréquemment du dernier chiffre.

En cas de bifurcation, entre les deux stolothèques se forme toujours une autothèque et un des rameaux incorpore l'autothèque de la génération qui précède la bifurcation.

Cortex épais, compact, à surface en général lisse, un peu luisante. Seules les thèques jeunes montrent à l'extérieur une légère striation fusellaire. Fusellus régulièrement disposés, à espacement oscillant normalement entre 20 et 30  $\mu$ . Couleur des échantillons non décolorés, en lumière réfléchie, brun café noirâtre, et des échantillons décolorés, en lumière transmise, brun à nuance rougeâtre.

**Aberrations.** — Deux échantillons présentent un développement anormal des bithèques. Dans l'un (pl. VII, fig. 8), une bithèque a pris origine du même côté que celle qui l'a précédée et sa partie distale est contournée par dessous de l'autothèque adjacente, se dirigeant vers le côté opposé à son origine.

Dans un autre échantillon (pl. VII, fig. 7), consistant en un fragment bifurqué, trois bithèques sont contournées sous les autothèques adjacentes et une d'elles subit un tortillement tout-à-fait irrégulier. L'échantillon en question n'ayant pas été coupé, il est impossible de se rendre compte de la nature exacte de cette anomalie.

**Rapports et différences.** — L'absence de toute trace de disséminations sur les morceaux de branches disponibles rend improbable la supposition que cette espèce puisse

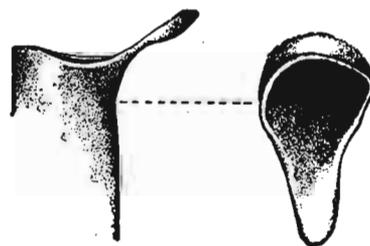


Fig. 18.

*Dendrograptus regularis* n. sp. (No. 32),  $\times 60$ . Une autothèque vue latéralement et du côté apertural.

appartenir au genre *Dictyonema*. Parmi les espèces décrites de *Dendrograptus*, connues à l'état non aplati, aucune ne peut être identifiée avec celle-ci. Par l'espacement thécal, la simplicité des autothèques et des bithèques, *D. regularis* n. sp. se ressemble à *Dictyonema flabelliforme* forma *typica*.

### *Dendrograptus longithecalis* n. sp.

(Texte: fig. 19 et 20; pl. V, fig. 7)

**Matériaux.** — Trois échantillons consistant en terminaisons de rameaux, dont un (holotype, No. 36 a, pl. V, fig. 7) à 4 autothèques, un à 2 et un à une seule.

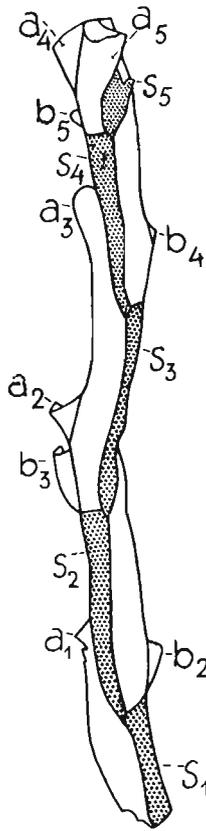


Fig. 19.

*Dendrograptus longithecalis* n. sp. (No. 36 a holotype),  $\times 30$ . Fragment d'un rameau vu par la face antiaperturifère et montrant le parcours des stolothèques (grisé).

**Description.** — Rameaux à relief thécal prononcé et thèques régulièrement disposées. Espacement thécal d'environ  $1200\ \mu$ . Épaisseur du rameau au-dessus d'une ouverture autothécale  $200-250\ \mu$ .

*Autothèques* presque droites, soudées au rameau sur toute leur longueur, subcylindriques, d'environ  $1550\ \mu$  de longueur totale. Aperture subcirculaire, d'environ  $250\ \mu$  de diamètre. Lèvre dorsale étirée, arrondie, entièrement soudée au rameau; lèvres latérales profondément concaves; lèvre ventrale étirée en une languette triangulaire, pas plus longue que la lèvre dorsale, s'étendant dans la direction de la paroi ventrale.

*Bithèques* régulièrement alternantes, très saillantes, à peu près droites, très courtes, à aperture placée au-dessous de l'aperture de l'autothèque de la génération précédente. Diamètre de l'aperture  $120\ \mu$ .

Tous les échantillons correspondent aux parties terminales des rameaux et sont presque dépourvus de cortex. Surface rugueuse, à striation fusellaire à peine visible. Stries très régulièrement disposées, à espacement moyen de  $25\ \mu$ .

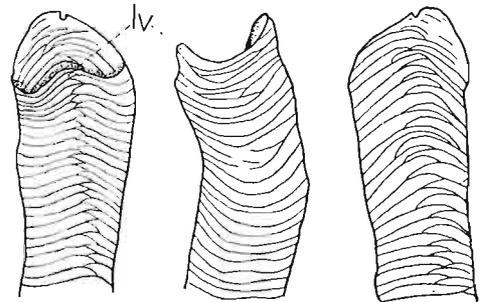


Fig. 20.

*Dendrograptus longithecalis* n. sp. (36 b),  $\times 60$ . Une autothèque terminale, vue par les faces ventrale, latérale et dorsale.

lv lèvre ventrale.

**Rapports et différences.** — Par la disposition régulière des thèques et la brièveté de ses bithèques cette espèce se rapproche de

la précédente, mais s'en distingue facilement par l'espacement thécal plus grand, le diamètre moindre des bithèques et leur moindre longueur ainsi que par la forme différente de l'aperture des autothèques.

**Dendrograptus communis** n. sp.

(Texte: fig. 1, 6, 21<sup>1</sup>—25 et 27; pl. I, fig. 1 et 3—9; pl. III, fig. 6—18; pl. IV, fig. 7 et 8; pl. VI, fig. 1—8)

**Matériaux.** — Très nombreux morceaux de rhabdosomes, représentés par des fragments plus ou moins longs de branches, simples et ramifiés, des bases et des terminaisons ainsi que différents stades du développement ontogénétique. Holotype No. 14, pl. VI, fig. 6.

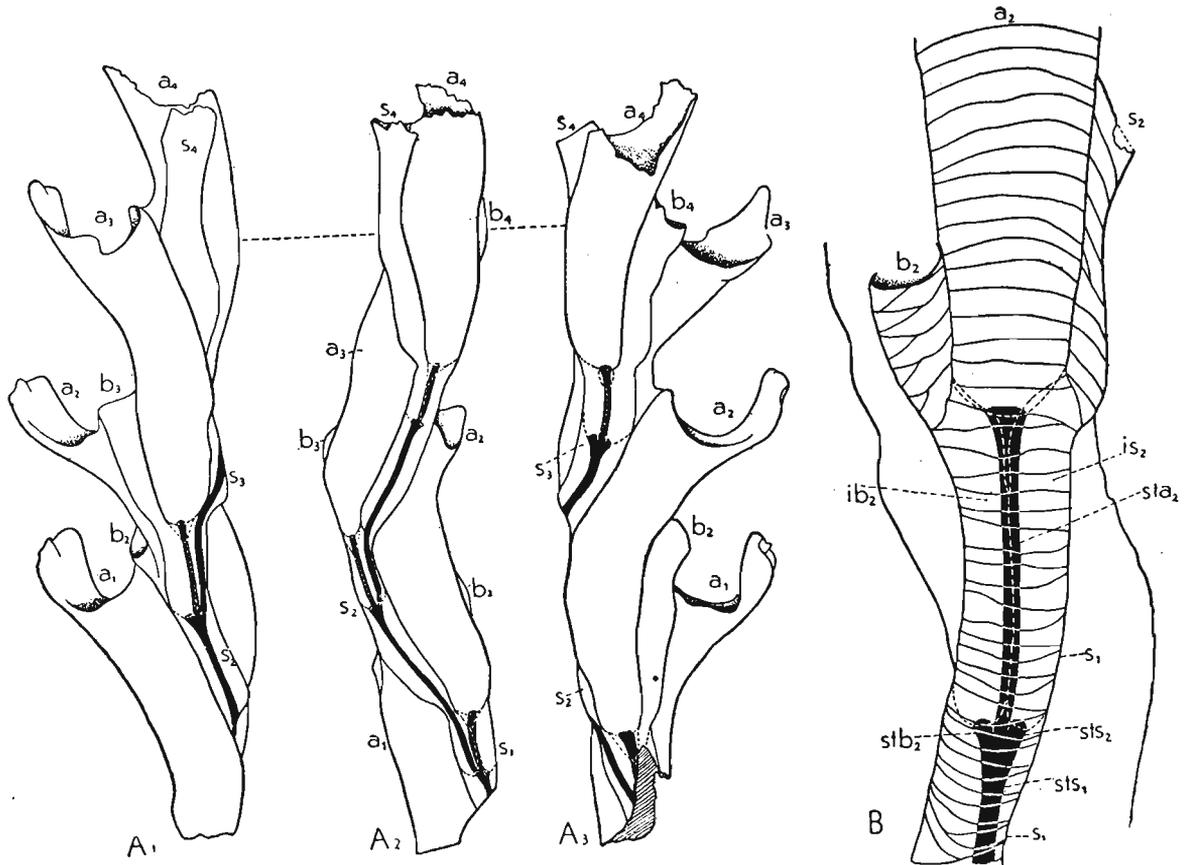


Fig. 22.

*Dendrograptus communis* n. sp. (Nos. 22 et 20). A<sub>1</sub>—A<sub>3</sub> fragment d'un rameau terminal vu par transparence en trois positions pour montrer le système stolonal, ×42. B fragment d'un rameau terminal vu par transparence et montrant les stolons ainsi que les relations entre les fusellus d'une triade thécale, ×120. Pour la légende voir fig. 2

**Description.** — Rameaux doucement flexueux, se courbant alternativement à gauche et à droite, à relief thécal prononcé et autothèques régulièrement disposées. Espacement thécal 540—730 μ. Épaisseur du rameau au-dessus d'une ouverture autothécale 250—475 μ.

**Autothèques** (texte: fig. 27, A et 24) assez arquées dans le sens ventral et latéralement, à section transversale subcirculaire, peu évasées dans la partie aperturale, atteignant (sans languette) 900—1200 μ de longueur. Aperture ovale-triangulaire, rétrécie du

<sup>1</sup> Le dessin de la fig. 21 étant perdu il n'a pas pu être reproduit.

côté dorsal, à diamètre dorso-ventral de 200—250  $\mu$ . Lèvre dorsale triangulaire-arrondie, de longueur très variable, entièrement soudée au rameau ou parfois libre vers son extrémité; elle est souvent liée au rameau par une palmure (texte: fig. 6, p). Lèvres latérales plus ou moins concaves, en général épaissies. Languette très saillante, de 220—300  $\mu$  de longueur, à contour variable entre trapézoïdal, carré et subtriangulaire, placée dans le prolongement direct de la paroi ventrale; sa surface est doucement courbée en long dans le sens dorsal; ses bords latéraux sont plus ou moins fortement retroussés vers l'extérieur et sa partie médiane un peu plissée en long, de manière à former une large gouttière du côté interne.

*Bithèques* à relief en général faible, à ouverture semicirculaire de 100—120  $\mu$  de diamètre. Leur parcours très variable est décrit plus bas.

Les bifurcations observées sur de nombreux échantillons, se produisent de la manière suivante: dans la triade de bifurcation, entre deux stolothèques il y a toujours une autothèque et un des rameaux incorpore l'autothèque de la génération qui précède la bifurcation. Quand dans cette dernière génération la stolothèque se trouve à droite de l'autothèque, cette dernière est incorporée dans le rameau gauche et inversement quand cette stolothèque se trouve à gauche (voir les schémas de la p. 28). L'angle de bifurcation est variable, mais reste toujours inférieur à 90°. La fréquence des bifurcations semble varier beaucoup, mais l'ensemble du rhabdosome devait être composé de rameaux peu nombreux et ses dimensions maximales ne devaient pas être grandes.

A la base du rhabdosome se trouve une expansion discoïdale de cortex, à bords déchiquetés, à surface supérieure lisse ou un peu plissée radialement et à surface inférieure aplatie ou irrégulière.

Cortex d'épaisseur très variable, se desquamant facilement, à surface mate, gris noirâtre. Les parties terminales des branches sont souvent dépourvues de cortex et portent alors à la surface externe des stries fusellaires assez accentuées, à espacement oscillant entre 20 et 40  $\mu$ .

**Variations.** — De très abondants matériaux ont permis d'étudier la latitude, assez large, de variation de différents caractères. Certaines de ces variations ont été déjà mentionnées plus haut. Dans les autothèques c'est la languette qui varie surtout (texte: fig. 24). Tantôt elle s'élargit progressivement de la base vers son extrémité libre et affecte alors une forme trapézoïdale, tantôt elle reste de largeur à peu près uniforme sur toute son étendue, étant subquadrangulaire, tantôt enfin elle subit même un léger rétrécissement vers sa partie terminale et devient subtriangulaire. Les formes extrêmes sont si différentes que ne connaissant pas les intermédiaires, on serait tenté de les attribuer à des espèces différentes. La forme de la languette dépend aussi, dans une certaine mesure, de l'âge de l'autothèque, celles-ci étant en moyenne plus longues et larges dans les autothèques âgées que dans les jeunes. Néanmoins l'étendue de variations dans les autothèques mûres est aussi très vaste. Comme un trait caractéristique de la languette de cette espèce qui, quoique en degré variable, se présente presque sans exception, il faut considérer le retroussement de ses bords latéraux vers l'extérieur. La lèvre dorsale a en général la forme d'une languette assez saillante, subtriangulaire, plus ou moins obtuse. Mais parfois elle est très réduite, à peine marquée (texte: fig. 24, A et B). Cette réduction résulte du dépôt secondaire des fusellus dans les concavités des lèvres latérales, parfois jusqu'à leur complet comblement et la réalisation des bords droits (fig. 24, A, rs). Dans les terminaisons des rameaux la dernière autothèque a tantôt une longueur normale, tantôt

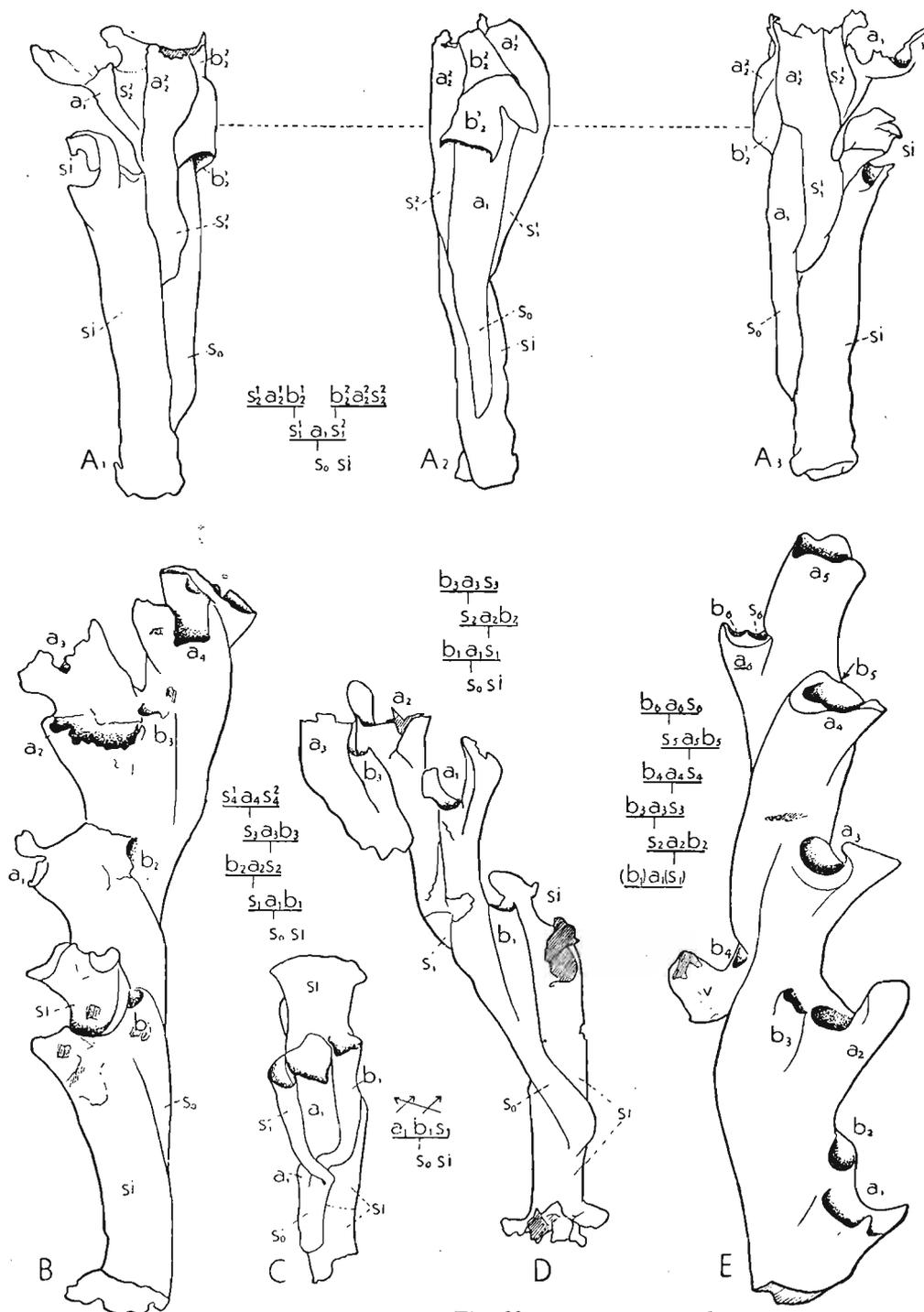


Fig. 23.

*Dendrograptus communis* n. sp.  $\times 40$ . A<sub>1</sub>—A<sub>3</sub> (No. 6) partie initiale d'un rhabdosome à bifurcation exceptionnellement précoce et à thèques b<sub>1</sub>' et s<sub>1</sub>' anormalement développées, vu en trois positions. B (No. 9) id. à bifurcation se produisant à la 4-ème génération. C (No. 7) id. avec les thèques de la première génération anormalement développées, subissant un réarrangement consécutif. D (No. 8) id. à 3 générations de thèques. E (No. 30) fragment d'un rameau à deux triades consécutives ayant la même disposition de thèques et dont la bithèque anormalement placée (b<sub>5</sub>) porte une vésicule (v).

elle est très raccourcie. Parfois ce raccourcissement se fait noter aussi dans l'avant-dernière autothèque (pl. VI, fig. 3, 4).

Les plus grandes variations s'observent dans le développement des bithèques (texte: fig. 25). Celles-ci ont une tendance générale de courber leur partie terminale et de placer l'aperture derrière la lèvre dorsale de l'autothèque adjacente. Mais souvent elles croisent plus loin encore, atteignant le côté opposé du rameau. Arrivées là, elles peuvent se recourber vers le bas et continuer à s'accroître dans cette direction, jusqu'à atteindre parfois l'aperture de l'autothèque précédente. Une relation évidente existe entre la longueur des bithèques et leur âge. Dans les parties terminales des rameaux les bithèques sont courtes, n'atteignant même pas en général le niveau de l'aperture de l'autothèque de la génération précédente. Plus bas, elles s'ouvrent derrière l'autothèque ou sur le côté opposé du rameau. Néanmoins on en observe aussi sur les branches très âgées qui n'arrivent pas sur le côté opposé plus bas que l'aperture de l'autothèque qu'elles accompagnent.

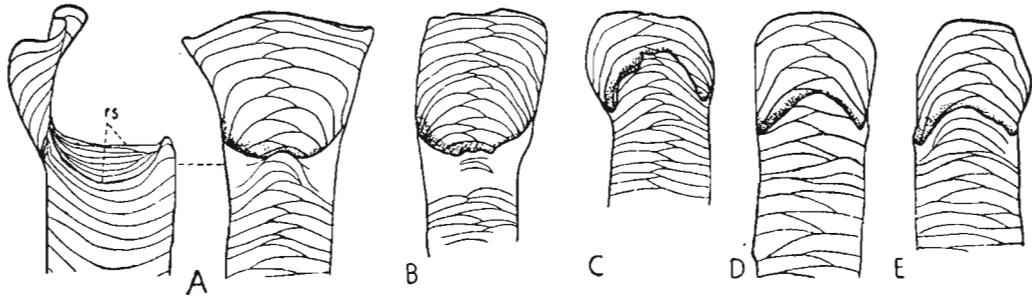


Fig. 21.

*Dendrograptus communis* n. sp. (Nos. 26 a—e),  $\times 60$ . A une autothèque typique vue latéralement et par la face dorsale. B—E quatre autothèques vues par la face dorsale et montrant les variations des languettes et de la structure fusellaire.

rs remplissage de la concavité de la lèvre latérale.

Les anomalies dans la composition des triades qui s'observent parfois dans cette espèce ont été décrites dans la partie générale (pp. 25—27).

**Développement ontogénétique.** — Plusieurs faits concernant le développement ontogénétique de cette espèce ont été exposés dans la chapitre général relatif aux Dendroidea. Il nous reste encore à ajouter ici les données relatives aux caractères propres à cette espèce.

La prosicula est ici à peu près cylindrique, ou ne s'élargit que très peu vers le haut. En général droite, elle est parfois légèrement courbée. La ligne hélicoïdale, observée sur deux spécimens, décrit 7 ou 8 tours, soit dans la direction de l'aiguille d'une montre, soit dans la direction contraire. La longueur moyenne de la prosicula est de  $500\ \mu$  et son diamètre moyen de  $190\ \mu$ . La métasicula est de même longueur ou un peu plus longue, mais sur un exemplaire elle est exceptionnellement élancée, sa longueur y étant plus du double de la prosicula. L'axe de la métasicula se place soit exactement dans le prolongement de celui de la prosicula, soit dévie légèrement de cette direction. Le porus est placé toujours à la face ventrale, soit à gauche, soit, plus rarement, à droite du plan de symétrie de la métasicula; sa distance de la base de la prosicula varie entre  $245\ \mu$  et  $365\ \mu$ , mais dans un échantillon exceptionnellement allongé elle atteint  $415\ \mu$ . Le tableau ci-dessous comprend les données numériques concernant 7 échantillons mesurés.

		Nos.	a	b	1	3	4	5	M. 3
proscicula	{	longueur . . . . .	535	440	510	490	440	490	530
		diamètre moyen . . . . .	195	170	180	220	170	195	180
		nombre de tours de la ligne hélicoïdale	?	?	8	7	?	?	?
métasicula	—	longueur . . . . .	1310	590	?	585	430	490	?
porus . . . . .	{	distance depuis la base . . . . .	415	340	?	340	320	365	300
		position . . . . .	g	g	?	d	d	g	g

(g — côté gauche, d — côté droit du plan de symétrie).

La première bithèque ( $b_1$ ) apparaît sur le premier nœud du stolon tantôt du côté droit, tantôt du côté gauche. L'aperture de la métasicula ne diffère en rien d'essentiel de l'aperture de l'autothèque normale. Sa lèvre dorsale est toujours très saillante, sa lan-

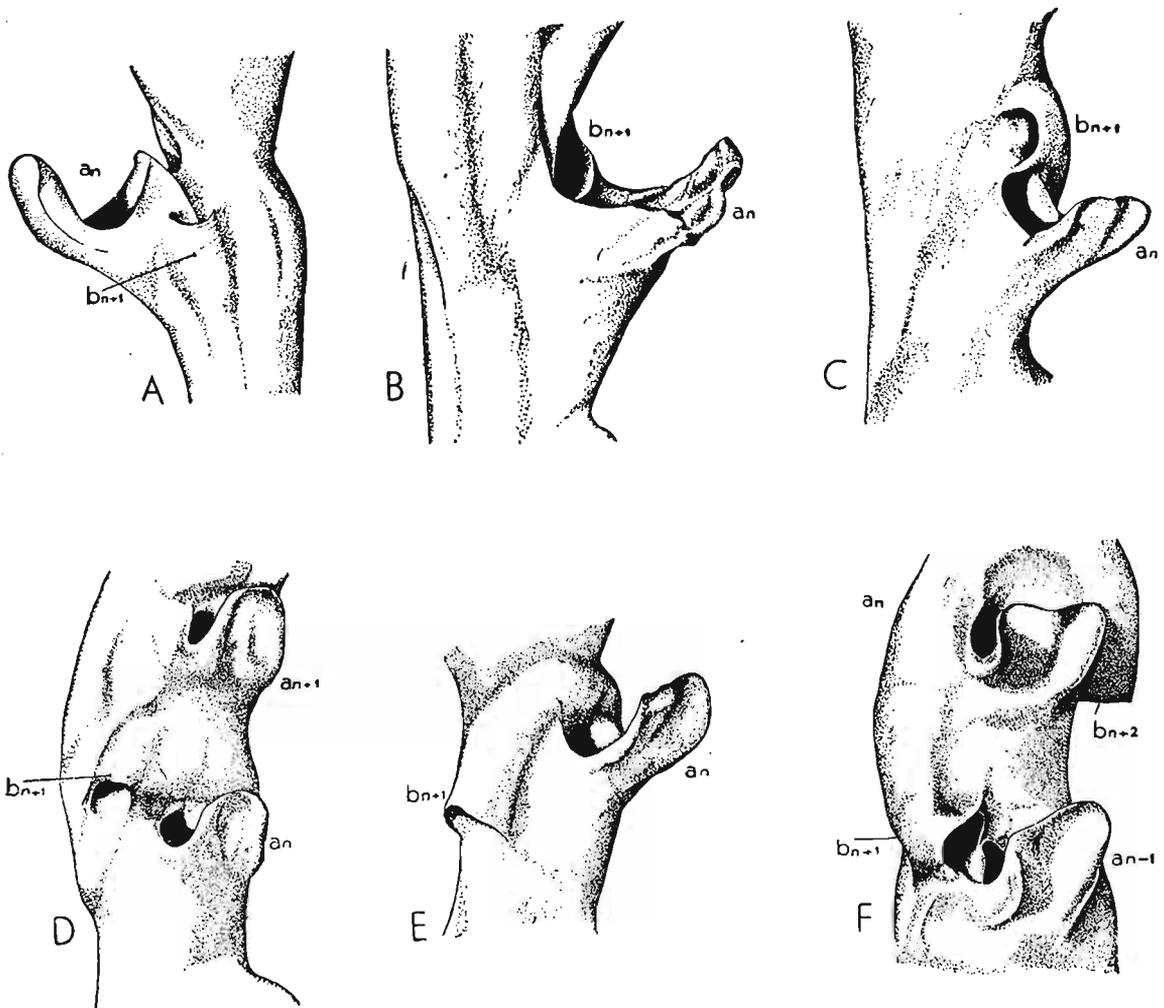


Fig. 25.

*Dendrograptus communis* n. sp. (Nos. 24 a—f),  $\times 60$ . A—F six fragments de rameaux à différent développement des bithèques.

guette est grande, trapézoïdale, fortement élargie vers son extrémité, en moyenne plus large et plus contournée qu'une languette de l'autothèque. Au stade le plus jeune observé, celui d'une prosicula avec la partie inférieure de la métasicula, la prosicula est encore dépourvue de toute expansion basale, celle-ci ne commence à se développer qu'après l'achèvement de la métasicula.

Sur trois échantillons observés qui montrent la première bifurcation du rhabdosome, celle-ci se produit sur un échantillon au 5-e nœud (pl. VI, fig. 5), sur un second au 4-e nœud (texte: fig. 23, B) et sur un troisième au premier nœud (texte: fig. 23, A), c'est-à-dire succédant immédiatement à la sicula. Ce dernier échantillon comprend une sicula avec l'autothèque de la première génération ( $a_1$ ) et les bases de deux autothèques de la seconde génération ( $a_2^1$  et  $a_2^2$ ). Chacune de deux stolothèques ( $s_1^1$  et  $s_1^2$ ) qui accompagnent  $a_1$  produit trois catégories de thèques de la seconde génération. Mais dans le premier groupe la stolothèque ( $s_2^2$ ) ne s'ouvre pas à l'extérieur, son bord péristomal étant soudé à l'autothèque adjacente. Dans le second groupe, la bithèque ( $b_2^1$ ) se recourbe aussitôt après son apparition et décrit un demi-cercle, de sorte que son ouverture se tourne vers la base du rhabdosome. Ces anomalies sont liées probablement d'un côté avec la bifurcation prématurée et de l'autre avec l'apparition de deux bithèques dans l'angle de la bifurcation, au lieu d'une seule comme cela a lieu dans un cas normal.

### **Dendrograptus cofeatus** n. sp.

(Texte: fig. 26—28; pl. VII, fig. 1—6)

**Matériaux.** — Quelques dizaines de morceaux de rhabdosomes, représentés par des fragments plus ou moins longs de branches, simples et ramifiées, des terminaisons et quelques stades de développement ontogénétique. Holotype No. 37, pl. VII, fig. 1.

**Description.** — Rameaux flexueux, se courbant alternativement à gauche et à droite, à relief thécal prononcé et thèques régulièrement disposées. Espacement thécal 500—600  $\mu$ . Épaisseur du rameau au-dessus d'une ouverture autothécale 220—260  $\mu$ .

*Autothèques* (texte: fig. 27, B—H) fortement courbées dans le sens dorso-ventral et latéralement, à section parfois subcirculaire, plus fréquemment elliptique, à diamètre dorso-ventral oscillant entre 170 et 220  $\mu$ , et diamètre transversal entre 150 et 170  $\mu$ . Leur partie distale reste isolée sur un espace de 120—170  $\mu$ . Aperture un peu évasée, à bords minces. Lèvre dorsale tantôt très saillante, semi-circulaire ou semi-elliptique, tantôt courte, à peine marquée. Lèvres latérales concaves ou droites. Languette très grande, subtrapézoïdale, infléchie à moitié de sa longueur à angle droit vers la lèvre dorsale, jusqu'à toucher parfois cette dernière ou la dépasser même vers le bas (fig. 27, H). La portion infléchie est souvent très élargie, convexe au milieu, à bords latéraux infléchis vers l'extérieur et angles libres arrondis et contournés.

*Bithèques* à relief variable, à aperture de 100—145  $\mu$ , s'ouvrant le plus souvent derrière la lèvre dorsale de l'autothèque adjacente.

Les bifurcations se produisent de la même manière que chez *D. communis* n. sp. et ici aussi l'autothèque de la génération qui précède la triade de bifurcation est incorporée tantôt dans le rameau gauche, tantôt dans le droit. L'angle de bifurcation est toujours inférieur à 90°. La fréquence de bifurcations est variable, mais semble être en général assez grande. Dans un cas (pl. VII, fig. 1), dans une terminaison libre, la bifurcation s'est produite deux fois de suite ce qui semble être exceptionnel pour un *Dendro-*

*graptus*. Les branches ne semblent pas avoir été longues, la plus longue observée (texte: fig. 26, G) atteint 4,5 mm. Les terminaisons des rameaux ont un aspect un peu variable, suivant le degré de recourbement de la dernière autothèque (pl. VII, fig. 3 et 4).

Cortex très épais, à surface mate, gris noirâtre. Stries fusellaires faiblement marquées, même sur les parties terminales. Espacement de stries oscillant entre 25 et 35  $\mu$ .

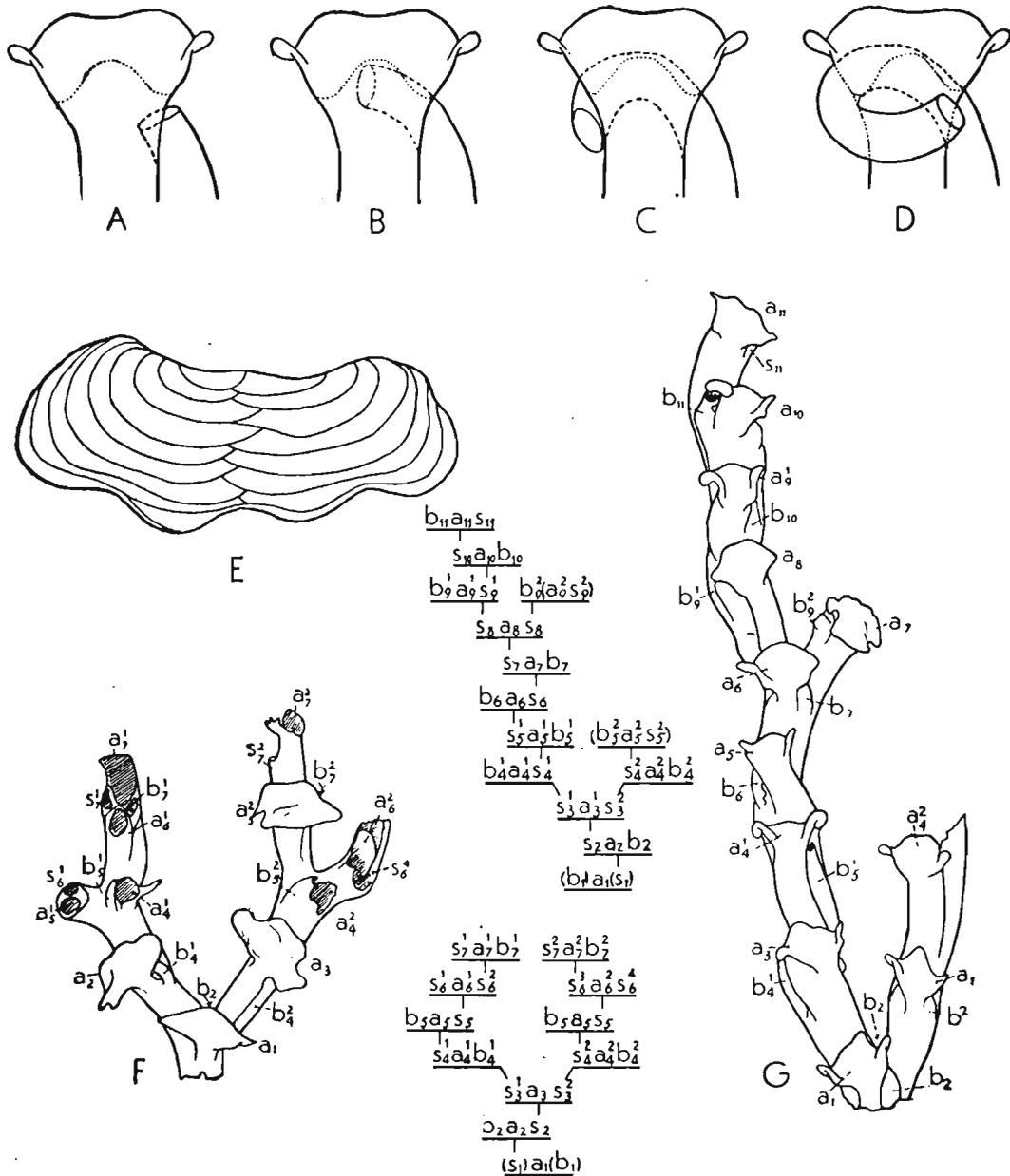


Fig. 26.

*Dendrograptus cofeatus* n. sp. A—D figures schématiques représentant le différent développement de la bithèque par rapport à l'autothèque adjacente. E (No. 46 a) languette ventrale d'une autothèque montrant la disposition des fusellus,  $\times 95$ . F (No. 44) et G (No. 45) deux fragments de branches montrant le mode de bifurcation,  $\times 25$ .

**Variations.** — Les principales variations que présente cette espèce concernent le développement des bithèques et des lèvres des autothèques. L'aperture d'une bithèque s'ouvre normalement derrière la lèvre dorsale de l'autothèque adjacente, étant tournée vers le côté opposé à celui de son origine; mais souvent la bithèque s'allonge plus, atteignant, du côté opposé à celui de son origine, la base de la partie libre de l'autothèque. Enfin, dans certains cas, elle contourne cette base, faisant un nœud autour d'elle et va s'ouvrir du côté de son origine (texte: fig. 26, A—D).

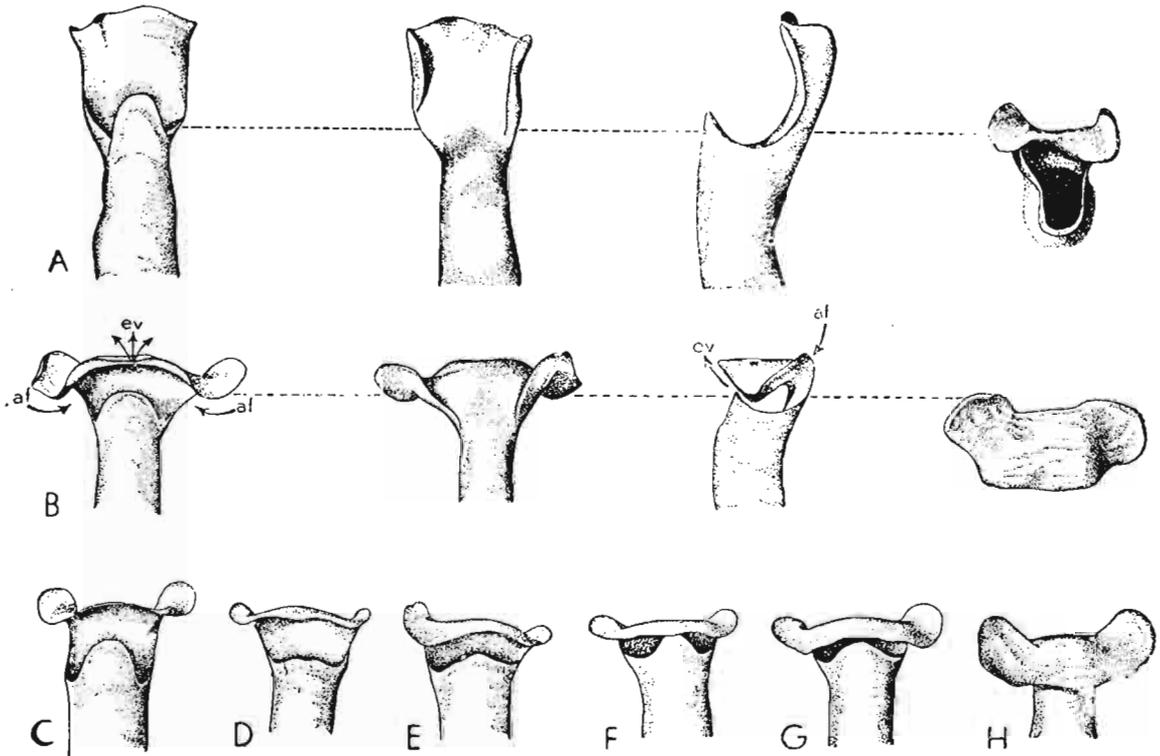


Fig. 27.

A *Dendrograptus communis* n. sp. (No. 25),  $\times 50$ . Une autothèque typique vue en quatre positions. B—H *Dendrograptus cofeatus* n. sp. (Nos. 46 b—g),  $\times 50$ . B une autothèque typique vue en quatre positions. C—H six autothèques à différent développement des languettes ventrale et dorsale.

af direction des courants afférents. ev direction des courants d'évacuation.

La languette des autothèques varie dans des limites assez larges, surtout en ce qui concerne sa largeur et son degré de recourbement (texte: fig. 27, B—H). Plus elle est large plus contournés sont ses angles libres. Quand elle ne se recourbe qu'à une certaine hauteur au-dessus de sa base, son bord libre reste bien au-dessus de la lèvre dorsale, mais si le recourbement est précoce, son bord peut toucher cette lèvre ou même s'infléchir jusqu'au dessous d'elle, de manière à couvrir complètement l'aperture du côté dorsal. Le développement de la languette dorsale est extrêmement variable: proéminente dans certains individus, elle ne fait presque aucune saillie dans d'autres. Quoique cela dépend un peu de l'âge de la thèque, en ce sens que dans les thèques âgées les concavités des lèvres latérales sont comblées peu à peu et la saillie relative de la lèvre dorsale diminue, ici ce phénomène n'a qu'une influence limitée. En général la longueur de la languette dorsale, de même que la forme de la languette ventrale, constituent chez *D. cofeatus* des

caractères individuels, qui semblent être assez constants dans les limites d'un rhabdosome. Dans le cas où la bithèque passe par derrière la lèvre dorsale d'un côté à l'autre du rameau cette lèvre n'est plus distincte et l'autothèque n'est pas isolée de la branche.

**Développement ontogénétique.** — Trois échantillons seulement représentent le développement du rhabdosome: deux d'entre eux consistent en une sicula avec la stolothèque  $s_0$  et le troisième en une sicula avec deux triades successives, dont la seconde n'a pas encore terminé son développement. Ces trois échantillons se distinguent sensiblement l'un de l'autre par la longueur de la métasicula: dans le premier (texte: fig. 28) celle-ci mesure  $680\ \mu$ , dans le second (pl. VII, fig. 5) seulement  $245\ \mu$  et dans le troisième  $490\ \mu$  (pl. VII, fig. 6). En outre, tandis que dans le premier la lèvre dorsale est à peine marquée, elle est étirée en une languette assez saillante dans le second et est bien individualisée dans le troisième. La largeur de la languette varie aussi. La prosicula est à peu près détruite dans le premier échantillon, elle mesure  $365\ \mu$  dans le second et  $490\ \mu$  dans le troisième. Le diamètre de la prosicula est dans ces trois échantillons respectivement de  $145$ ,  $145$  et  $195\ \mu$ . Le porus apparaît à  $220\ \mu$  de la base dans le second et à  $270\ \mu$  dans le troisième échantillon, dans l'un au milieu de la face ventrale, et dans l'autre un peu à droite du milieu. La première autothèque (pl. VII, fig. 6,  $a_1$ ) est fortement recourbée concave du côté ventral.

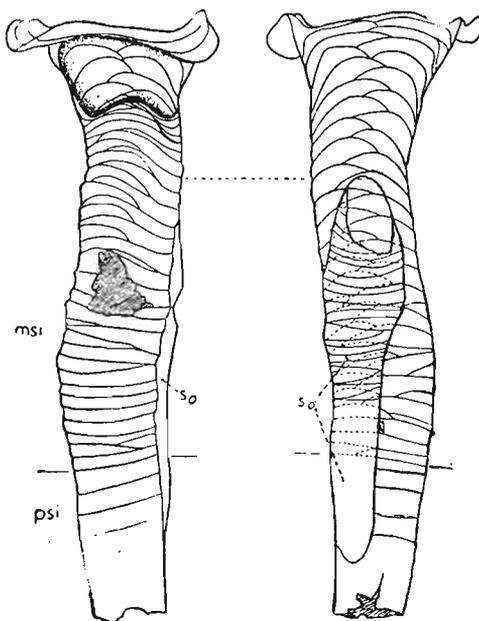


Fig. 28.

*Dendrograptus cofeatus* n. sp. (No. 39),  $\times 70$ . Sicula avec la stolothèque siculaire vue par la face dorsale et par la face ventrale. Les traits horizontaux indiquent la limite entre la prosicula et la métasicula.

**Rapports et différences.** — *D. cofeatus* présente des ressemblances seulement avec *D. communis* n. sp. Dans ces deux espèces la languette ventrale des autothèques a essentiellement la même forme générale, mais elle est en moyenne sensiblement plus large et plus recourbée chez *D. cofeatus*. Cependant cette différence, très nette dans les autothèques, l'est beaucoup moins dans les siculas, car chez *D. communis* la languette siculaire est plus large et plus recourbée qu'elle ne l'est en moyenne dans les autothèques. Une autre différence entre ces deux espèces, facile à saisir, consiste dans l'isolement de la partie terminale des autothèques chez *D. cofeatus*, à cause de leur forte courbure, tandis que chez *D. communis* les autothèques sont soudées au rameau sur toute leur longueur. Les bithèques de cette dernière espèce, en cas d'un développement excessif, descendent vers le bas, tandis qu'elles se recourbent sous l'autothèque chez *D. cofeatus*. Malgré toutes ces différences, il est probable que ces deux espèces sont étroitement apparentées.

## Genre CALLOGRAPTUS HALL

*Callograptus? infrabithecalis* n. sp.

(Texte: fig. 29, A; pl. V, fig. 4-6)

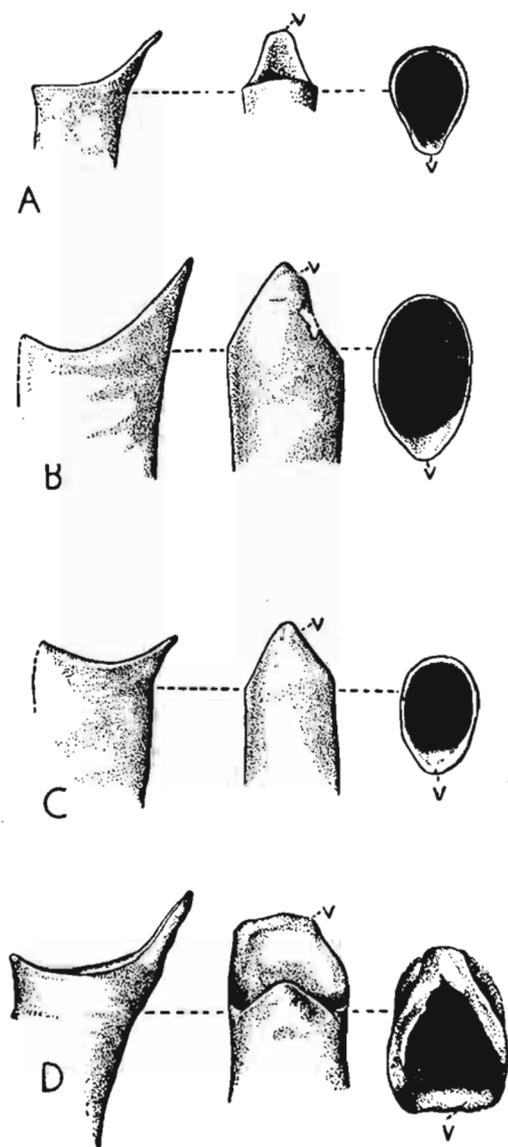


Fig. 29.

Autothèques de différents Dendroidea vue chacune en trois positions,  $\times 60$ . A, *Callograptus? infrabithecalis* n. sp. (No. 48). B, *Dictyonema wysoczkiannum macrothecale* n. sp. et var. (No. 72). C, *Dictyonema wysoczkiannum* n. sp. (No. 65). D, *Desmograptus? ruedemanni* n. sp. (No. 81).

v languette ventrale.

**Matériaux.** — Huit morceaux de rhabdosomes, consistant en fragments plus ou moins longs de branches, simples et ramifiées.

Holotype No. 47, pl. V, fig. 4.

**Description.** — Rameaux doucement flexueux, à relief thécal faible, sauf les parties terminales des bithèques, qui sont très saillantes. Espacement thécal  $540-635 \mu$ . Épaisseur du rameau au-dessus d'une ouverture autothécale  $245-320 \mu$ .

*Autothèques* peu courbées, soudées sur toute leur longueur au rameau, à ouverture non évasée, elliptique, mesurant en moyenne  $40 \mu$  sur  $170 \mu$ , à bords arrondis, peu épais. Lèvre dorsale non individualisée, lèvres latérales droites ou légèrement concaves, languette ventrale placée dans le prolongement de la paroi ventrale, très légèrement infléchie vers le bas, à surface aplatie, assez étroite, atteignant jusqu'à  $190 \mu$  de longueur.

*Bithèques* courtes, composées d'une partie inférieure droite, sans relief et une partie terminale, à relief très saillant, s'évasant progressivement vers l'aperture. Cette partie terminale de la bithèque fait un angle plus ou moins aigu avec la partie initiale, de manière à se placer sous la partie terminale de l'autothèque de la génération précédente. Aperture semi-circulaire, à diamètre de  $145-195 \mu$ , regardant vers le côté opposé à celui de l'origine de la bithèque et plus ou moins vers le bas.

Les bifurcations se produisent suivant le même mode que chez *D. communis* (p. 28). Angle de bifurcation aigu. Dans un morceau de rameau (pl. V, fig. 6) s'observent deux dissépiments, dont un très étroit, l'autre large; ils prennent origine sur les côtés latéraux du rameau, à peu près aux points opposés aux bithèques.

Cortex très compact, ne se desquamant pas, à surface lisse, souvent luisante, de couleur noir brunâtre.

**Variations.** — Les caractères de cette espèce ne varient que dans des limites très étroites, à l'exception de l'épaisseur des rameaux, qui augmente d'une façon sensible avec l'âge, à cause d'un intense dépôt de couches corticales.

**Rapports et différences.** — Par la position des parties terminales de ses bithèques au-dessous des ouvertures autothécales, cette espèce se distingue nettement de toutes celles dont la structure thécale est connue. Exceptionnellement les bithèques peuvent occuper la même place chez *Dendrograptus regularis* n. sp., mais là il s'agit d'une anomalie, tandis qu'ici le caractère en question est constant.

La présence des dissépiments de la même nature que ceux de *Dictyonema*, mais rares et irrégulièrement distribués, constitue le trait caractéristique du genre *Callograptus* HALL. Mais pour être sûr de cette détermination, on aurait besoin d'observer des portions plus grandes du rhabdosome.

#### Genre **DICTYONEMA** HALL

#### **Dictyonema longilingue** n. sp.

(Texte: fig. 30—32; pl. VIII, fig. 1—11)

**Matériaux.** — Plusieurs dizaines d'échantillons représentant des fragments plus ou moins grands de différentes parties du rhabdosome, à l'exception de la base. Holotype No. 50, pl. VIII, fig. 4.

**Description.** — Rhabdosome à branches bien ramifiées. Ramifications produites à des intervalles variables, mais avec une grande fréquence. Angles de divergence des rameaux compris entre 45° et 60°. Rameaux probablement 23—26 dans l'espace de 10 mm, flexueux, à relief thécal très prononcé. Espacement thécal de 400—475  $\mu$ . Épaisseur moyenne des rameaux 250—300  $\mu$ , mais presque double dans les parties basilaires, secondairement épaissies du rhabdosome. Rameaux réunis entre eux non seulement par des dissépiments, mais aussi par des coalescences directes de leurs faces latérales, sur des étendues variables.

*Autothèques* à courbure variable, à section transversale subelliptique, plus ou moins évasées dans la partie terminale, soudées sur toute leur longueur au rameau. Aperture le plus souvent elliptique, mesurant en moyenne 175  $\mu$  dans le sens dorso-ventral, sur 125  $\mu$  dans le sens transversal. Lèvres toujours plus ou moins épaissies, parfois même très épaisses. Lèvre dorsale droite, soudée au rameau, mais en général distincte. Lèvres latérales concaves dans les autothèques jeunes, droites ou plus ou moins convexes à l'état mûr. Languette en général très saillante, spiniforme, bien individualisée, grâce à un léger rétrécissement à sa base, plus ou moins infléchie vers le bas.

*Bithèques* à relief très fort, à ouverture semicirculaire, de 100—150  $\mu$  de diamètre. Leur longueur et leur parcours sont très variables. En général la partie terminale est recourbée vers l'axe du rameau, l'ensemble formant un crochet, dont la partie coudée fait saillie sur la face latérale du rameau. La place que les ouvertures des bithèques occupent par rapport à celles des autothèques est variable. Le plus souvent l'ouverture de la bi-



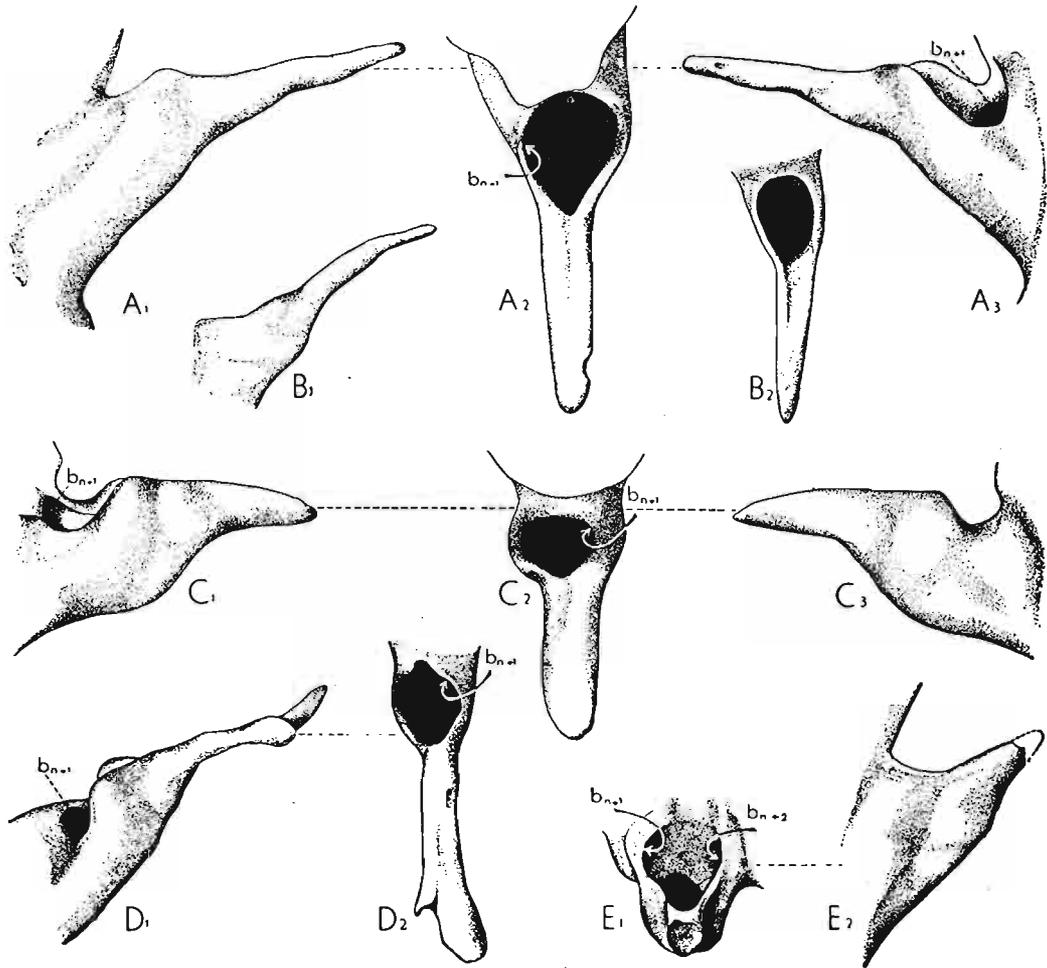


Fig. 31.

*Dictyonema longilingue* n. sp. ( $\times 60$ ).  $A_1-A_3$  (No. 61 a) une autothèque unie avec la bithèque de la génération suivante vue en trois positions.  $B_1-B_2$  (No. 61 b) une autothèque sans bithèque vue en deux positions.  $C_1-C_3$  (No. 61 c) une autothèque unie avec la bithèque de la génération suivante vue en trois positions.  $D_1-D_2$  (No. 56) une autothèque unie avec la bithèque de la génération suivante vue en deux positions. La languette de cette autothèque est irrégulièrement fourchue.  $E_1-E_2$  (No. 62) une autothèque unie avec deux bithèques des générations consécutives à la sienne vue en deux positions. Les flèches indiquent les points où les bithèques s'ouvrent dans la cavité de l'autothèque.

dant au plan dorso-ventral, souvent elle est presque circulaire, d'autres fois irrégulière et parfois son diamètre transversal excède le dorso-ventral. Comme exemple voici les chiffres (en microns) de 5 ouvertures mesurées, le premier se rapportant au diamètre dorso-ventral et le second au transversal:

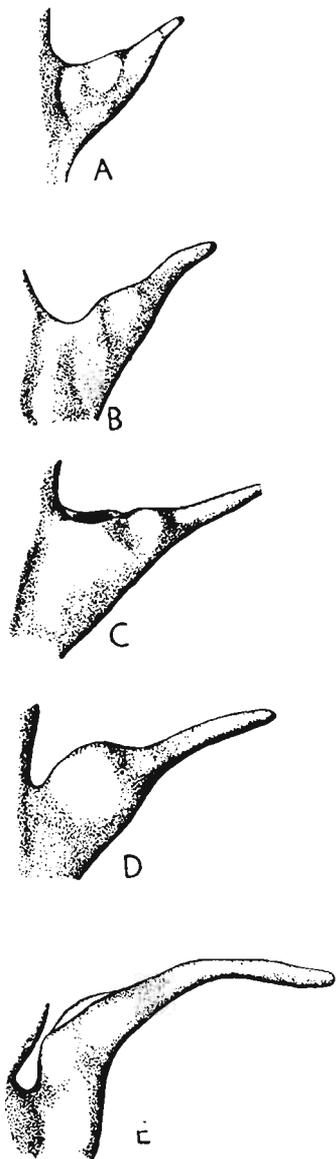
1. 136—160
2. 176—120
3. 184—136
4. 192—168
5. 272—200

Les lèvres latérales sont parfois presque droites, le plus souvent cependant elles sont convexes, séparées, de chaque côté, de la languette par une légère concavité et de la

lèvre dorsale par une concavité plus profonde. Les concavités qui les séparent de la lèvre dorsale sont parfois très profondes, sorte d'incisions. La languette a la forme d'un demi cône à extrémité obtuse. Sa face interne, excavée en gouttière à l'état jeune, s'épaissit en général peu à peu par le dépôt des couches corticales et devient plate. La longueur des languettes mûres varie du simple au triple, comme le montrent les chiffres suivants (en microns) concernant 5 autothèques: 160, 336, 360, 440, 440. Il n'y a aucune relation fixe entre la grandeur de l'aperture et la longueur de la languette et souvent des autothèques petites ont des languettes plus longues que les grandes. Exceptionnellement la languette s'élargit à son extrémité en spatule. Elle y présente alors presque toujours une incision qui divise l'extrémité élargie en deux lobes asymétriques (texte: fig. 31, D). La languette est rarement placée dans le prolongement de la paroi ventrale, presque toujours elle s'infléchit en degré variable, vers le bas. Les bithèques sont, à l'état mûr, toujours recourbées en crochet, mais ce recourbement se fait plus ou moins tôt et par conséquent l'aperture de la bithèque est placée à un niveau variable par rapport à l'aperture de l'autothèque. En règle générale l'aperture d'une bithèque donnée est placée entre les apertures de deux autothèques appartenant aux deux générations précédant immédiatement la sienne (par. ex.  $b_4$  entre  $a_3$  et  $a_2$ ). Mais elles s'approchent tantôt à l'une, tantôt à l'autre de ces autothèques. Si l'aperture de la bithèque vient se placer au même niveau que l'aperture d'une autothèque, il se produit en général une coalescence de leurs lèvres et l'aperture de la bithèque est alors incluse dans celle de l'autothèque. Si après cette coalescence le bord de l'aperture commune continue à s'accroître, l'aperture de la bithèque devient invisible à l'extérieur, s'ouvrant plus ou moins profondément dans la cavité de l'autothèque (texte: fig. 31, A, C et D). De temps en temps, quoique rarement, il arrive que les apertures de deux bithèques se placent au niveau de l'aperture d'une même autothèque (par ex.  $b_{n+1}$  et  $b_{n+2}$ , au niveau de  $a_n$ ) et s'unissent à celle-ci, s'ouvrant toutes les deux dans sa cavité (fig. 31, E).

Dans le cas de l'union d'une seule bithèque avec l'autothèque, de deux incisions qui existent à la limite des lèvres latérales avec la dorsale, celle qui se trouve en face de

l'aperture de la bithèque est beaucoup plus excavée que celle qui se trouve du même côté que la bithèque. Si deux bithèques s'unissent à l'autothèque les incisions en question



Rys. 32.

*Dicyonema longilingue* n. sp.  
(Nos. 60 a—e)  $\times 60$ . Cinq autothèques à différent développement de la languette ventrale vues du côté latéral.

disparaissent. Souvent, dans les limites d'un rameau, certaines bithèques s'unissent aux autothèques, d'autres restent libres.

**Rapports et différences.** — Les exemplaires typiques de *D. longilingue* se distinguent facilement de *Dictyonema wysoczkianum* n. sp. par l'aspect bien différent de la partie aperturale des autothèques. Cependant les rameaux jeunes, dont les autothèques ont une languette encore courte et des lèvres latérales concaves, sont très semblables aux autothèques mûres de *D. wysoczkianum* et la distinction devient alors difficile. Dans cette dernière espèce les bithèques occupent une position beaucoup plus constante et ne s'unissent jamais avec les autothèques.

### **Dictyonema wysoczkianum** n. sp.

(Texte: fig. 29, C et 33; pl. I, fig. 10; pl. IV, fig. 5, 6 et 9; pl. IX, fig. 1–5)

**Matériaux.** — Quelques dizaines d'échantillons représentant des fragments plus ou moins grands de différentes parties du rhabdosome (à l'exception de la base), dont un ayant environ 30 mm de longueur. Holotype No. 65, pl. IX, fig. 2.

**Description.** — Rhabdosome à branches divergentes d'un point et disposées probablement toutes dans un plan, en forme d'éventail. Ramifications produites par bifurcations à des intervalles très variables, l'angle de bifurcation étant compris entre 45° et 60°. Rameaux probablement 20–24 dans l'espace de 10 mm, flexueux, à relief thécal très prononcé dans les parties jeunes et s'atténuant beaucoup dans les parties âgées. Espace-thécal de 440–560  $\mu$ . Épaisseur des rameaux fort variable, suivant le degré de l'épaississement secondaire, étant en moyenne de 250  $\mu$  dans les parties terminales et jusqu'à plus du double de ce chiffre dans les parties basilaires, épaissies du rhabdosome.

*Autothèques* peu courbées dans le sens dorso-ventral, atteignant environ 1000  $\mu$  de longueur totale, à section transversale subelliptique, à partie aperturale non évasée, soudées sur toute leur longueur au rameau. Aperture elliptique, mesurant en moyenne: grand diamètre 190–220  $\mu$ , petit diamètre 135–150  $\mu$ . Lèvres minces, la dorsale convexe, arrondie, pas saillante, soudée au rameau, mais en général distincte sur toute sa longueur; les latérales faiblement concaves. Languette courte, en forme d'un triangle équilatéral à sommet obtus, placée dans le prolongement de la paroi ventrale ou légèrement infléchie tantôt vers l'extérieur, tantôt vers l'intérieur.

*Bithèques* à relief en général très fort, à aperture semi-circulaire, de 100–125  $\mu$  de diamètre. Leur parcours est assez constant, chaque thèque se composant de la partie basilaire dirigée vers le haut et sur le côté latéral du rameau et de la partie terminale qui fait un angle aigu avec la première, étant dirigée vers l'axe du rameau et un peu vers le bas, l'ensemble de la thèque décrivant un U. L'aperture, dirigée vers l'axe du rameau et plus ou moins vers le bas, s'ouvre sous l'aperture de l'autothèque de la génération précédente, souvent à mi-distance entre deux autothèques.

Les bifurcations se produisent suivant le même mode que chez *Dendrograptus communis* (p. 28).

Les dissépiments sont courts et d'épaisseur fort variable suivant le degré d'épaississement secondaire. Ils sont formés par l'union de deux excroissances aplaties, prenant origine sur deux rameaux opposés. Chaque excroissance dissépimentale se produit d'ordinaire sur la partie terminale d'une bithèque (texte: fig. 33, B); dans le cas cepen-

nant où vis-à-vis d'une bithèque donnée, il n'y a pas de bithèque sur le rameau opposé, l'excroissance peut s'y produire en un point quelconque. L'espacement des dissépiments ainsi que les dimensions des mailles qu'ils produisent semblent être très variables en différents points du rhabdosome.

Cortex à surface lisse, un peu luisante, noir brunâtre. Il devient très épais dans les parties basales du rhabdosome (pl. I, fig. 10), y masquant le relief thécal, réduisant les mailles et pouvant produire même la soudure directe des rameaux voisins.

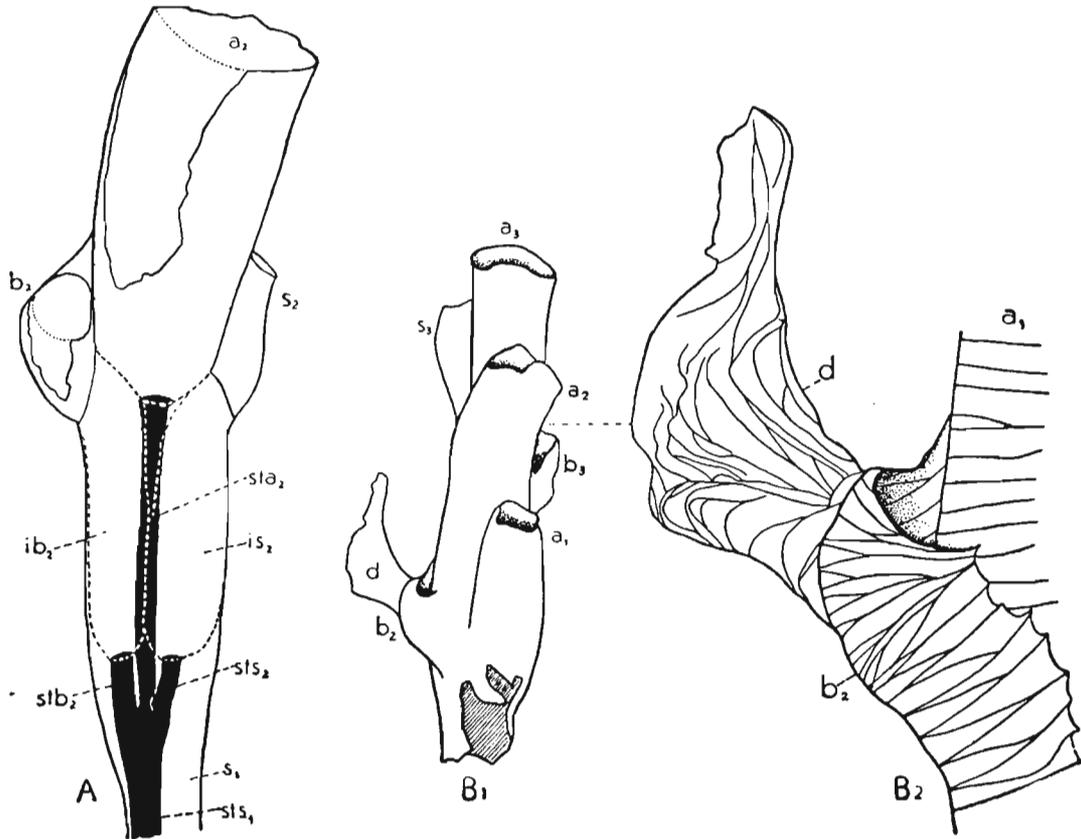


Fig. 33.

*Dictyonema wysoczkanum* n. sp. A (No. 74) terminaison d'un rameau à thèques inachevées, vue par transparence et montrant les stolons,  $\times 140$ . B<sub>1</sub> (No. 73) terminaison d'un rameau avec un dissépiment (*d*),  $\times 38$ . B<sub>2</sub> bithèque avec dissépiment de l'échantillon précédent vue par transparence et montrant le parcours des fusellus,  $\times 130$ .

**Aberrations.** — Si on exclut de l'espèce ici décrite la variété *macrothecale* n. var., ses caractères essentiels restent assez constants. Dans trois morceaux de branches (dont un figuré à la pl. IX, fig. 1), qui faisaient probablement partie d'un même rhabdosome, les bithèques, après avoir atteint leurs dimensions et formes normales, continuent à s'accroître en longueur vers le bas de la branche. Mais leur développement dans cette direction est variable d'une bithèque à l'autre, certaines d'entre elles se rapprochent jusqu'à l'autothèque qui les précède de trois générations (par ex. *b*<sub>4</sub> descend jusqu'à *a*<sub>1</sub>). La plupart des autothèques y sont ocluses.

Je mentionnerai encore un échantillon bifurqué (pl. IX, fig. 3), dans lequel un ra-

meau a subi une courbure pathologique et a passé sous le rameau voisin; là il s'est attaché à ce dernier à l'aide de son extrémité et de deux dissépiments. Une partie de ses thèques sont occluses. L'analyse thécale exacte de cet échantillon, où semblent exister des anomalies dans l'ordre d'apparition des thèques, ne pourrait être faite qu'à l'aide des coupes sérielles.

**Rapports et différences.** — L'espèce est caractérisée surtout par le grand rapprochement des rameaux du rhabdosome et, ce qui s'en suit, la brièveté des dissépiments, par la forme crochue des bithèques et leur position sous les ouvertures des autothèques. Aucune espèce dont la morphologie est connue ne réunit des caractères semblables.

### ***Dictyonema wysoczianum macrothecale* n. var.**

(Texte: fig. 29, B; pl. IX, fig. 6-8)

**Matériaux.** — Une vingtaine de fragments de branches, parfois unies par des dissépiments. Holotype No. 75, pl. IX, fig. 6.

**Description.** — Cette forme ne se distingue de *D. wysoczianum* que par des caractères d'importance secondaire et comme elle se relie à cette dernière par des intermédiaires, on peut la considérer comme une variété du même type spécifique. La principale différence consiste dans la forme des autothèques, qui sont ici plus grosses et pourvues d'une languette plus longue. Le diamètre dorso-ventral de l'ouverture est compris entre 200  $\mu$  et 250  $\mu$  et le transversal entre 175  $\mu$  et 250  $\mu$ . Quoique l'ouverture est le plus souvent elliptique elle s'approche parfois de circulaire. La languette, triangulaire comme chez l'espèce type, est ici en moyenne plus étirée. Enfin les bithèques, tout en étant aussi courtes, sont placées plus latéralement, ne forment pas de crochets aussi accentués et ne s'avancent en général pas sur la paroi ventrale de l'autothèque, ayant les ouvertures tournées vers l'axe du rameau. Cependant aucune des différences mentionnées n'est absolue et elles n'apparaissent pas toujours ensemble. Il est par conséquent parfois embarrassant de délimiter cette variété de l'espèce-type, malgré la différence sensible des formes extrêmes.

Dans un morceau (pl. IX, fig. 8), appartenant probablement à cette variété et qui correspond à une terminaison bifurquée du rameau, toutes les autothèques, au nombre de 5, sont occluses, tandis que les 4 bithèques ont leurs ouvertures ouvertes. Ces dernières se retournent vers le bas et croissent très loin dans cette direction, passant par dessus les ouvertures fermées des autothèques. Les ouvertures des bithèques si excessivement développées sont plus grandes que dans le cas normal, car le diamètre de la thèque augmente lentement au fur et à mesure de son allongement. Il est douteux que ce spécimen à bithèques excessivement allongées appartienne à une espèce ou variété spéciale. C'est là plutôt un cas de développement anormal, comme le semble indiquer aussi l'occlusion des autothèques.

### ***Dictyonema rectithecale* n. sp.**

(Pl. VII, fig. 9)

**Matériaux.** — Un seul échantillon (No. 78) consistant en une branche bifurquée en assez mauvais état de conservation,

**Description.** — Rameaux peu flexueux, à relief thécal moyen, espacement thécal assez grand, de 730—850  $\mu$ , épaisseur moyenne des rameaux 245  $\mu$ .

*Autothèques* très peu courbées, à section transversale sub-circulaire, à parties aperturales non évasées, soudées sur toute leur longueur au rameau. Aperture subelliptique, à diamètre dorso-ventral de 220  $\mu$  et le transversal de 195  $\mu$ . Lèvres épaisses, la dorsale droite, soudée au rameau, les latérales doucement concaves. Languette triangulaire, assez courte, à base large, placée dans le prolongement de la paroi ventrale.

*Bithèques* droites, à aperture semi-circulaire, ayant en moyenne un diamètre de 145  $\mu$ , s'ouvrant vers le haut à peu près au niveau de l'aperture des autothèques de la génération précédente. Bord de l'aperture épais.

La bifurcation se produit suivant le même mode que chez *Dendrograptus communis* (p. 28). Les deux rameaux courent parallèlement. De deux dissépiments qui existent, l'un est attaché à une autothèque et le second à une bithèque.

**Rapports et différences.** — Par ses bithèques droites cette espèce se distingue nettement des autres ici décrites. Elle se ressemble à *Dictyonema flabelliforme*, s'en distinguant cependant par la longueur plus grande des bithèques et par le plus fort développement de la languette des autothèques.

#### Genre DESMOGRAPTUS HOPKINSON

#### *Desmograptus? ruedemanni* n. sp.

(Texte: fig. 29, D; pl. V, fig. 2 et 3)

**Matériaux.** — Une vingtaine de morceaux de branches, simples et bifurquées. Holotype No. 79, pl. V, fig. 2.

**Description.** — Rameaux plus ou moins flexueux, à relief thécal assez prononcé et autothèques régulièrement disposées. Espacement thécal 440—685  $\mu$ . Épaisseur du rameau au-dessus d'une aperture autothécale 365—440  $\mu$ .

*Autothèques* faiblement courbées, ayant environ 850  $\mu$  de longueur, à section transversale subcirculaire, de 200—240  $\mu$  de diamètre. Aperture ovale, à diamètre dorso-ventral d'environ 250  $\mu$ . Lèvre dorsale très petite, triangulaire, en général très épaisse, visible seulement dans les thèques terminales, se soudant ensuite entièrement au rameau. Lèvres latérales droites ou légèrement concaves, en général épaisses. Languette spatuliforme à extrémité tronquée ou arrondie, à surface non plissée, aplatie, placée dans la direction de la paroi ventrale.

*Bithèques* à relief en général faible, à aperture semi-circulaire de 120—160  $\mu$  de diamètre. Elles sont en général assez courtes, s'ouvrant du côté de son origine, un peu au-dessous de l'aperture de l'autothèque de la génération précédente, à son niveau ou plus haut, derrière sa lèvre dorsale. Dans deux échantillons certaines bithèques passent même sur le côté opposé à celui de son origine et y descendent jusqu'au-dessous de l'aperture de l'autothèque, mais ce sont là des cas exceptionnels.

Les bifurcations se produisent suivant le même mode que chez *Dendrograptus communis* (p. 28). L'angle de bifurcation est aigu. Dans deux échantillons on observé une soudure de deux rameaux voisins par leurs faces latérales; dans l'un d'eux, après avoir couru ensemble sur une étendue d'environ 500  $\mu$ , les rameaux se séparent de nouveau.

Cortex épais, à surface mate, gris noirâtre. Structure fusellaire invisible à la surface externe, même sur les thèques terminales. Espacement des fusellus d'environ 30  $\mu$ .

**Variations.** — Elles sont assez limitées sur les échantillons disponibles et concernent la forme des languettes autothécales, qui sont plus ou moins longues et plus ou moins tronquées, ainsi que la longueur des bithèques.

**Rapports et différences.** — Par l'aspect de ses thèques cette forme se ressemble beaucoup à certains spécimens de *Dendrograptus communis* n. sp., de façon qu'il est parfois bien embarrassant de les distinguer. Quoique la languette autothécale est ici plus courte, plus aplatie, sans bords retroussés, droite au lieu d'être courbée, se rétrécissant vers l'extrémité, au lieu de s'y élargir, certains échantillons atypiques de *D. communis* ont des languettes très semblables. Les rameaux de *D. ? ruedemanni* sont en moyenne plus robustes que ceux de *D. communis* et ses thèques sont moins espacées.

La soudure directe des rameaux entre eux, sans qu'il y ait un interchange de thèques, est un trait caractéristique du genre *Desmograptus* HOPKINSON. Mais sans connaître la forme du rhabdosome entier, on ne peut pas être sûr de la détermination générique.

#### Genre RHIPIDODENDRUM n. gen.

(Génotype et unique espèce connue *Rhipidodendrum samsonowiczi* n. sp. décrite ci-dessous).

#### *Rhipidodendrum samsonowiczi* n. sp.

(Texte: fig. 4, D et 34—36; pl. X, fig. 1—5; pl. XI, fig. 1—20)

**Matériaux.** — Environ une vingtaine de rhabdosomes, entiers ou plus ou moins fragmentaires, à différents stades de développement; en outre plusieurs échantillons fragmentaires. Holotype No. 82, pl. X fig. 1.

**Description.** — Rhabdosome composé typiquement de 3 branches primaires partant de la sicula, ramifiées de manière variable, à rameaux disposés en éventail dans un plan et divergeant de la sicula qui constitue le manche de l'éventail. Tous les rhabdosomes étudiés correspondent à des colonies jeunes, avec quelques générations de thèques seulement. Un seul échantillon (pl. X, fig. 2), représenté par une branche isolée ayant onze générations de thèques, doit correspondre à un rhabdosome à peu près mûr. Comme cette branche atteint plus de 3 mm de longueur, le rhabdosome dont elle faisait partie devait avoir un diamètre presque double.

La *sicula* est fortement arquée dans le sens dorso-ventral, décrivant presque un demi-cercle, de manière que son côté ventral se trouve du côté interne, concave de l'arc; elle est en outre plus ou moins gauchie, de manière que le plan médian de l'aperture est tourné à gauche ou à droite par rapport à celui de la partie basilaire. La longueur de la sicula suivant la courbure, de son côté convexe, est de 720—900  $\mu$ ; moins d'un tiers de ce chiffre correspond à la prosicula, le reste à la métasicula. La prosicula est presque droite, subcylindrique, à section variable entre circulaire et elliptique, d'un diamètre de 100—150  $\mu$ . En coupe longitudinale sa paroi montre une structure homogène, cependant sur un exemplaire décoloré on observe à la surface une faible trace de la ligne hélicoïdale. La métasicula commence à se recourber bientôt après son origine; son diamètre

n'excède que très peu celui de la prosicula et reste à peu près constant jusqu'à l'aperture.

La base de la sicula est pourvue d'une petite expansion corticale de forme irrégulièrement hémisphérique, à surface d'adhésion profondément concave.

La stolothèque siculaire ( $s_0$ ) prend origine à la base de la prosicula. Elle apparaît à la surface de la prosicula en des points variables, tantôt sur sa face ventrale, tantôt sur la dorsale ou latéralement. En sortant à l'extérieur elle donne aussitôt origine à la première bithèque ( $b_1$ ) et à la première stolothèque ( $s_1$ ). Son stolon produit invariablement ces deux thèques seulement. Le premier nœud se trouve à environ 95  $\mu$  de la base de la prosicula. La bithèque  $b_1$  se trouve tantôt à droite, tantôt à gauche de la stolothèque  $s_1$ . Ainsi l'autothèque de la première génération ( $a_1$ ) est supprimée. Le second nœud, peu éloigné du premier, produit presque toujours trois catégories de thèques ( $b_2$   $a_2$   $s_2$ ). L'autothèque  $a_2$  et avec elle la bithèque  $b_2$ , qui sont placées à l'origine de la première branche, tournent tantôt à droite, tantôt à gauche de la sicula. Cela semble dépendre surtout de la position de la première bithèque ( $b_1$ ) par rapport à la première stolothèque ( $s_1$ ). Dans les spécimens où  $b_1$  se trouve à droite de  $s_1$ ,  $a_2$  et  $b_2$  tournent à gauche et inversement. Mais cette règle présente des exceptions. Le troisième nœud est presque toujours celui de la bifurcation, c'est-à-dire celui qui produit une autothèque entre deux stolothèques ( $s_3^1$   $a_3$   $s_3^2$ ). L'autothèque de cette génération se place en général approximativement dans le plan de la sicula, à la base d'une deuxième branche. L'apparition du nœud qui produit deux stolothèques est retardée parfois jusqu'à la 4-e (texte: fig. 34, *F*) ou même la 6-e (fig. 34, *D*) génération. Le plus souvent une autothèque de la quatrième génération ( $a_4$ ) se place du côté opposé à l'autothèque de la seconde génération ( $a_2$ ), constituant la base de la 3-e branche.

Dans un seul cas (fig. 34, *C*), la première bifurcation s'est effectuée déjà à la seconde génération. On y a alors deux autothèques de la 3-e génération ( $a_3^1$  et  $a_3^2$ ) au lieu d'une seule, comme c'est le cas général. Ces autothèques divergent de manière à entrer dans les deux branches latérales opposées, tandis que la position médiane est occupée ici par l'autothèque de la 4-e génération ( $a_4$ ); cette branche est condamnée à rester stérile, car les deux stolothèques de la 4-e génération sont entrées dans les branches latérales.

Dans la plupart des rhabdosomes s'observent trois branches primaires ayant à leurs bases les trois premières autothèques ( $a_2$ ,  $a_3$  et  $a_4$ ). Les quatre premières générations de thèques prennent naissance sur les parois de la sicula, principalement à sa face dorsale. Leurs parties initiales y forment un nœud à stolothèques très courtes et flexueuses, ce qui rend très difficile l'analyse de cette partie du rhabdosome. Le développement ultérieur de trois branches primaires du rhabdosome est très variable. Le plus souvent chaque branche comprend au moins une stolothèque qui assure son développement. Mais il y a des cas où une de ces branches ou même deux restent sans stolothèques et par cela même sont condamnées à ne plus se développer. De la précocité plus ou moins grande de la première bifurcation, ainsi que de la distribution de premières stolothèques dépend en grande partie la forme qu'affecte le rhabdosome.

Quoique en général à chaque nœud bourgeonnent trois thèques, de temps à autre il n'y apparaît que deux, la stolothèque ou la bithèque étant supprimée. La suppression

Fig. 34.

*Rhipidodendrum samsonowiczi* n. sp. (Nos. 83—89)  $\times 45$ . Sept rhabdosomes jeunes à différente disposition des thèques.

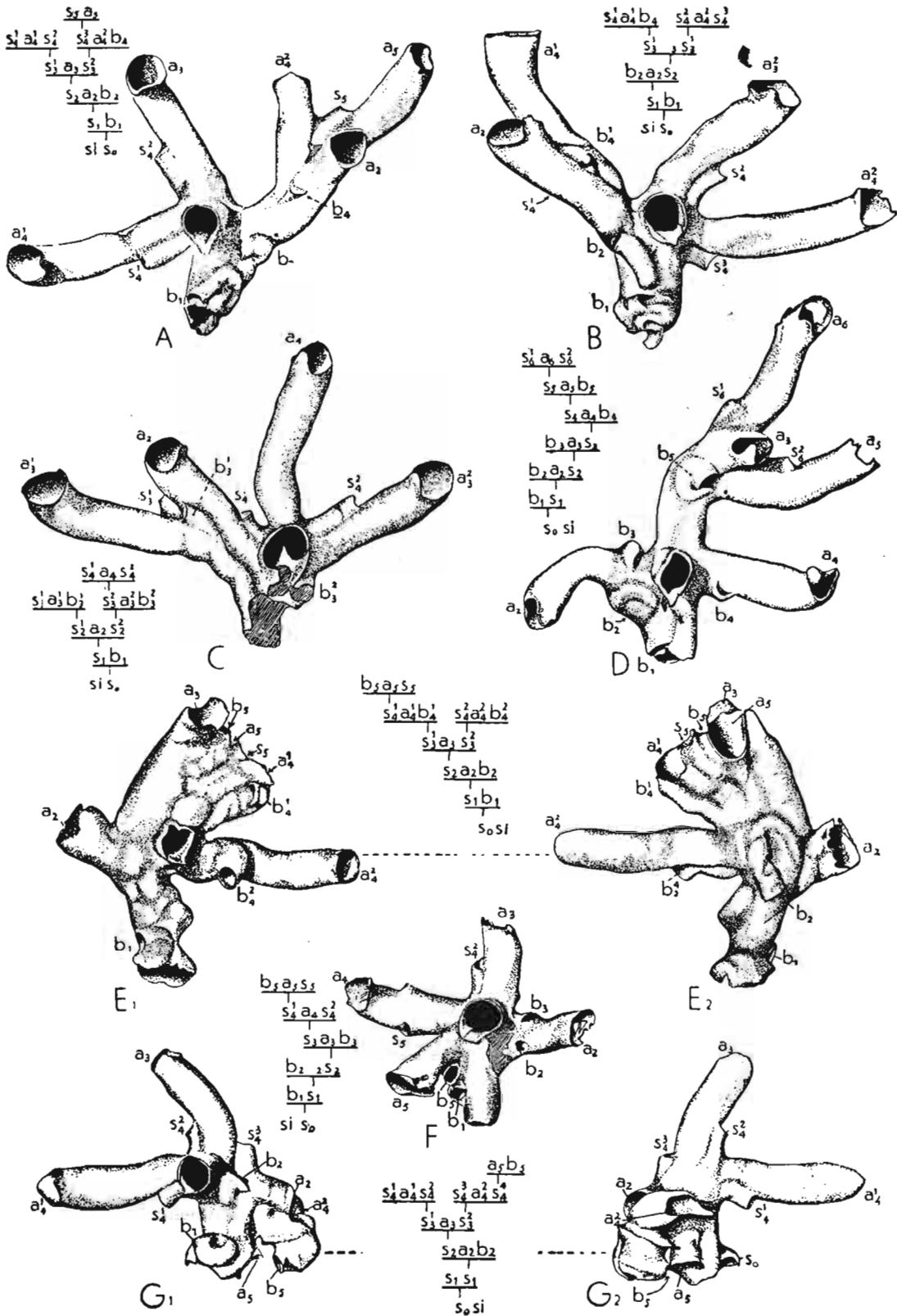


Fig. 34.

de la stolothèque est plus fréquente, il en résultent en général de petits rameaux stériles, composés d'une autothèque et d'une bithèque, de la même génération. La suppression de l'autothèque est tout-à-fait exceptionnelle, elle n'a été observée que sur un seul échantillon (pl. X, fig. 1,  $s_1^2$   $b_1^2$   $s_1^3$ ), où entre deux stolothèques au lieu d'une autothèque, comme c'est le cas habituel, s'est développée une bithèque.

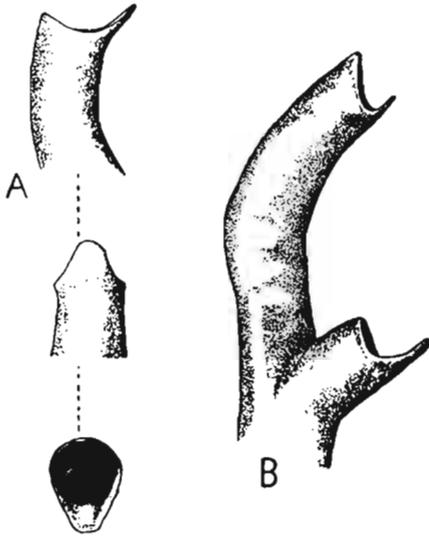


Fig. 35

*Rhipidodendrum samsonowiczi* n. sp.  
(Nos. 92 a—b)  $\times 75$ . A une autothèque typique vue en trois positions. B deux autothèques vues de profil.

L'aspect des branches varie dans des limites assez larges suivant le degré de coalescence plus ou moins grande des autothèques. Celles-ci sont tantôt isolées sur la plus grande partie de leur extension, tantôt se soudent entre elles sur des étendues variables. La coalescence se produit surtout par les côtés latéraux des autothèques, d'où résultent des branches larges et aplaties (pl. X, fig. 2). Cependant les parties terminales des autothèques restent toujours isolées.

*Autothèques* toujours courbées dans le sens dorso-ventral et souvent aussi latéralement, de 600—750  $\mu$  de longueur, à apertures tournées invariablement vers la même face que l'aperture de la sicula. Leur section transversale est subcirculaire ou plus fréquemment elliptique, à cause d'un léger aplatissement latéral. Dans la plupart des cas le plus grand diamètre n'est pas atteint à l'aperture, mais à peu près à la demi-longueur de la thèque, d'où résulte une forme caractéristique de l'autothèque, plus large dans la partie centrale qu'à la partie aperturale (texte: fig. 35, B). Le diamètre moyen oscille

entre 130 et 200  $\mu$ . Aperture elliptique, souvent plus ou moins asymétrique, à diamètre dorso-ventral excédant légèrement le transversal. Lèvre dorsale convexe, semi-circulaire, non étirée. Lèvres latérales doucement concaves. Languette linguiforme, à bout obtus, atteignant 50—75  $\mu$  de longueur et placée en général dans le prolongement de la paroi ventrale. L'aperture de la sicula ne se distingue pas de celles des autothèques.

*Bithèques* à relief en général accentué, recourbées de manière variée et distribuées le long des branches d'une façon assez capricieuse. La première bithèque ( $b_1$ ) fait apparition sur la paroi ventrale de la sicula, à gauche ou à droite du plan médian, non loin de sa base (à 130  $\mu$  environ dans l'échantillon coupé de la pl. XI); elle est toujours fortement contournée en U ou même en spirale, et son aperture peut être tournée de n'importe quel côté; parfois cette bithèque passe presque entièrement sur la face dorsale de la sicula et c'est là que se trouve alors son aperture. La bithèque de la seconde génération ( $b_2$ ) s'étend souvent aussi à la surface de la sicula, au voisinage de la première bithèque, étant également contournée; son aperture est placée le plus souvent près de la base de la seconde autothèque ( $a_2$ ). Les bithèques suivantes sont en règle générale accolées chacune à la base de l'autothèque de la même génération qu'elles, étant contournées de façon variable et s'ouvrant parfois sur leur face dorsale. Leur longueur est très variable suivant le degré de contournement et leur aperture, semi-circulaire, mesure 50—75  $\mu$ .

Les *stolothèques* qui s'ouvrent librement aux extrémités des rameaux ne peuvent

souvent que difficilement être distinguées des bithèques. En général elles sont beaucoup moins contournées et au lieu de s'étendre vers le côté ventral des autothèques, elles s'étendent latéralement et vers le côté dorsal. Les stolons ont des parois extrêmement minces et un diamètre moyen d'environ 20  $\mu$ .

Le cortex, presque imperceptible sur les rhabdosomes jeunes, devient assez épais, compact sur les rhabdosomes développés. Sa couleur est brun noirâtre et la surface un peu luisante, mais dans les échantillons altérés la couleur devient grisâtre et la surface mate. La couleur des échantillons décolorés, en lumière transmise, est brun clair, tirant parfois et seulement dans les parties sans cortex, au jaune. Les fusellus sont très serrés, n'ayant en moyenne que 20  $\mu$  de hauteur et souvent beaucoup moins encore.

**Aberrations.** — Certaines colonies jeunes présentent un développement anormal dans la disposition des branches primaires. Dans un cas par exemple (texte: fig. 34, F) l'autothèque de la 5-e génération ainsi que la bithèque qui l'accompagne, au lieu de s'incorporer dans une des branches définies par les thèques  $a_2$ ,  $a_3$  ou  $a_4$ , comme c'est le cas habituel, se dirige vers le bout du rhabdosome et se place entre la thèque  $a_4$  et la sicula. Dans un autre échantillon (fig. 33, E), à disposition normale de trois branches primaires, les autothèques  $a_4$  et  $a_5$  ainsi que les stolothèques de mêmes générations s'accolent à l'autothèque médiane  $a_3$ , formant avec elle une branche de largeur excessive. Enfin dans un spécimen (fig. 34, G) l'autothèque  $a_2$  est restée tout-à-fait courte, presque sans languette et les autothèques  $a_4^2$  et  $a_5$  ainsi que la bithèque  $b_3$ , qui entrent dans la constitution de la même branche, sont contournées vers la base et dorsalement par rapport à la sicula et s'ouvrent à sa face dorsale; l'autothèque  $a_3$  est aplatie, sans languette, semblable à une bithèque et l'autothèque  $a_4^2$ , quoique pourvue d'une languette, est tout-à-fait asymétriquement développée vers son extrémité et tordue dans sa partie basilaire.

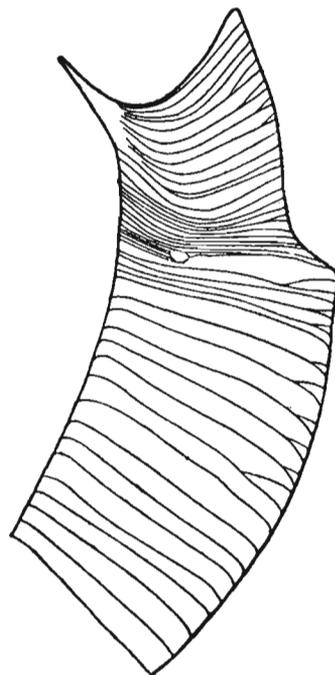


Fig. 36.

*Rhipidodendrum samsonowiczii* n. sp. (No. 90)  $\times 150$ . Une autothèque anormalement rétrécie vue de profil et montrant le resserrement des fusellus au niveau du rétrécissement.

## Genre ACANTHOGRAPTUS SPENCER

### *Acanthograptus czarnockii* n. sp.

(Texte: fig. 37; pl. XV, fig. 1 et 2)

**Matériaux.** — 4 échantillons dont 3 représentent chacun l'extrémité d'une branche, composée de quelques thèques seulement et le quatrième — la partie initiale d'un rhabdosome. Holotype No. 93 pl. XV, fig. 1 et texte: fig. 37, A.

**Description.** — Rameaux asymétriquement construits, à thèques différemment orientées, disposées en groupes qui tendent à s'isoler du rameau sous forme de branchettes.

*Autothèques* tubulaires, à peu près droites, plus ou moins évasées dans la partie aperturale, à longueur assez variable dans les limites d'un rameau, comprise entre  $825\ \mu$  et  $1100\ \mu$ . Section transversale subcirculaire, de  $145\text{--}170\ \mu$  de diamètre dans la partie terminale. Aperture subcirculaire ou ovale, un peu plus développée dans le sens dorso-ventral que dans le transversal, à lèvres assez minces. Lèvre dorsale convexe, semi-circulaire; lèvres latérales plus ou moins concaves; languette en forme d'un triangle équilatéral, placée dans le prolongement de la paroi ventrale, à extrémité souvent infléchie vers le bas.

*Bithèques* courtes, droites ou un peu flexueuses, à fort relief, à aperture semi-circulaire de  $95\text{--}120\ \mu$  de diamètre.

Bifurcations non observées.

Les *stolothèques* sont très courtes et le bourgeonnement des triades se produit à des intervalles très petits. Les thèques tendent à se grouper en branchettes composées d'ordinaire chacune de deux autothèques appartenant non pas à deux générations successives, mais à trois générations (par ex.  $a_1$  et  $a_3$  ou  $a_2$  et  $a_5$ ) et d'une bithèque appartenant à la même génération que l'autothèque plus jeune (par ex.  $a_1, a_3, b_3$  ou  $a_2, a_5, b_5$ ). Une autre bithèque ( $b_2$  dans le premier groupe et  $b_4$  dans le second) se place dans l'aisselle formée par deux rameaux. De la sorte la composition de 3 branchettes successives (sans compter les stolothèques) est la suivante:

- I.  $a_1\ a_3\ b_2\ b_3$
- II.  $a_2\ a_5\ b_4\ b_5$
- III.  $a_4\ a_6\ b_6$

La troisième branchette de l'holotype comprend la stolothèque  $s_6$ , ouverte à l'extérieur; elle subirait encore par conséquent une modification par l'adjonction de  $b_7$ . Les autothèques ont une orientation variable, mais tendent à diriger leur face ventrale vers l'axe commun du rameau.

Cortex des échantillons étudiés mince, laissant nettes les stries fusellaires.

**Remarques.** — Un des échantillons (No. 96, pl. XV, fig. 2) mérite une description spéciale. Il représente la partie initiale d'un rameau ne comprenant que 3 autothèques et 2 bithèques. Sur un petit fragment d'une base s'élève une autothèque tubulaire, droite, de  $135\ \mu$  de longueur, à section subcirculaire, s'élargissant lentement de la base, où son diamètre mesure environ  $120\ \mu$ , jusqu'à l'aperture, où il atteint le double de ce chiffre. Les lèvres de l'aperture sont épaisses, la dorsale convexe, assez saillante, les latérales concaves et la languette a la forme d'un triangle équilatéral, étant placée dans le prolongement de la paroi ventrale. Accolée à cette autothèque, sur sa face ventrale, un peu à droite du plan de symétrie, court une stolothèque qui à une distance d'environ  $560\ \mu$  de la base produit une triade thécale. L'autothèque de cette triade s'isole peu après son origine, divergeant de la première autothèque sous un angle d'environ  $30^\circ$ , tandis que la bithèque et la stolothèque se placent dans l'aisselle ainsi produite de l'un et de l'autre côté de l'autothèque. La bithèque est presque droite, d'environ  $400\ \mu$  de longueur et de  $100\ \mu$  de diamètre à l'aperture. La stolothèque est très courte, car elle produit la triade de la génération suivante déjà après un parcours d'environ  $250\ \mu$ . La bithèque de cette seconde triade ( $b_2$ ), placée du même côté que celle de la triade précédente, va s'accoder à l'autothèque  $a_2$ , la stolothèque  $s_2$  suit  $a_1$  et l'autothèque  $a_3$ , après avoir suivi  $a_1$  sur un court trajet, s'en sépare, divergeant à peu près sous le même angle que  $a_2$ .

S'appuyant sur le seul examen externe de cet échantillon, on pourrait prendre l'autothèque  $a_1$  pour la sicula, mais l'étude de l'échantillon en lumière transmise permet de constater qu'il n'en est rien. La première autothèque ( $a_1$ ) et la première stolothèque ( $s_1$ ) sont tout-à-fait indépendantes l'une de l'autre jusqu'à dans la base de l'échantillon, où chacune d'elles s'infléchit et devait certainement avoir encore sa continuation dans cette base. Le stolon qui se trouve dans la stolothèque s'infléchit avec elle et devait se continuer également dans la partie basilaire de l'échantillon. Le fragment conservé

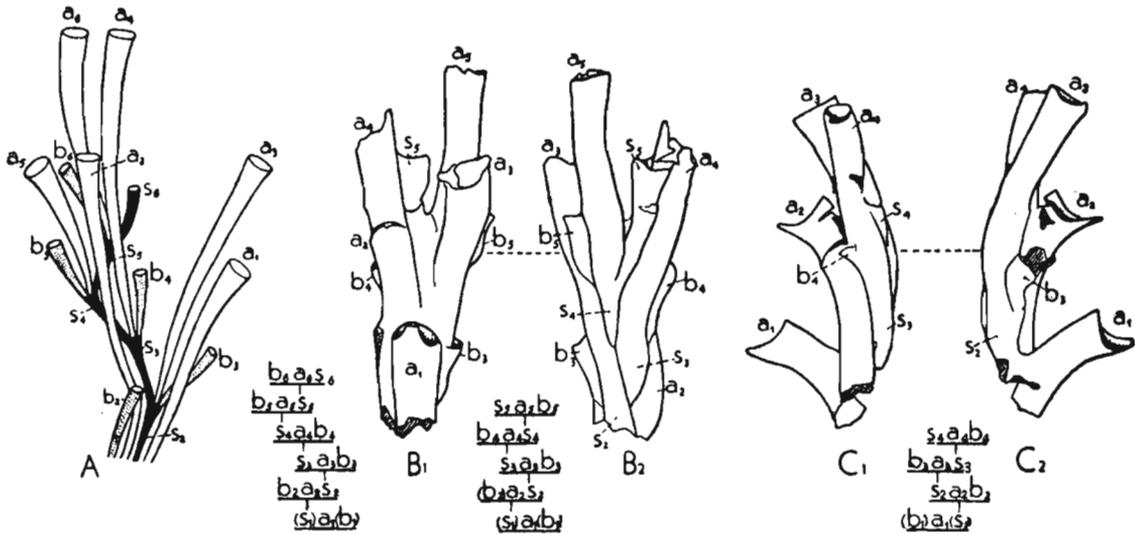


Fig. 37.

*Acanthograptus czarnockii* n. sp.  $\times 30$ . A représentation diagrammatique de la composition thécale de l'holotype (voir pl. XV, fig. 1).  $B_1$ — $B_2$  (No. 94) et  $C_1$ — $C_2$  (No. 95) deux terminaisons de rameaux vues chacune en deux positions.

de cette dernière se compose de la continuation des parois de l'autothèque et de la stolothèque; il a la structure fusellaire et devait former partie d'une base plus grande composée de thèques, une sorte de thécorhize. La première autothèque montre dans toute son extension la structure fusellaire, il n'y a rien qui puisse correspondre à une prosicula. Mais les fusellus, à l'exception de la partie tout-à-fait terminale, ne sont pas orientés. Ils ressemblent en cela aux fusellus de la partie basilaire de la métasicula de *Dendrograptus*. Dans les autothèques suivantes par contre les fusellus sont orientés.

Dans le cas de cet échantillon il s'agit, selon toute probabilité, de la partie initiale d'un rhabdosome secondaire qui s'est développé non pas à partir d'une sicula, mais à partir d'un stolon issu probablement de la partie basilaire d'un rhabdosome primaire.

**Rapports et différences.** — La comparaison de cette espèce avec les espèces décrites par WIMAN, *Acanthograptus suecicus* et *Acanthograptus muscififormis*, les seuls dont la composition thécale est connue, est difficile à faire, à cause de l'exiguïté des matériaux polonais et du fait que ni WIMAN ni BULMAN n'ont décrit en détail la morphologie des thèques. Mais il n'y pas de doute qu'il s'agit ici d'une espèce différente, se distinguant surtout par la longueur beaucoup moindre de la partie isolée de ses autothèques. Dans le groupement des thèques de deux espèces il y aurait certaines différences en ce sens que dans notre forme les deux autothèques associées dans une branchette sont séparées tan-

tôt par une tantôt par deux générations, tandis que chez *Acanthograptus suecicus*, d'après BULMAN (19, p. 185), elles seraient séparées toujours par deux générations. Toutefois les données de WIMAN (66, p. 65) semblent indiquer plutôt une concordance avec notre espèce.

## Ordre TUBOIDEA n. ordo

### CONSIDÉRATIONS MORPHOLOGIQUES ET TAXONOMIQUES

Ce groupe est destiné à réunir certains genres, pour la plupart nouveaux, qui, tout en ayant une série de caractères importants communs avec les Dendroidea, s'en distinguent néanmoins par certains autres si nettement, qu'ils doivent représenter, selon toute probabilité, un phylum indépendant. Ils ont de commun avec les Dendroidea la différenciation des thèques en autothèques, bithèques et stolothèques. Leurs autothèques et leurs bithèques, comparées à celles de Dendroidea, ne présentent que des différences secondaires. Mais leurs stolothèques sont beaucoup moins individualisées, formant un système de tubes irréguliers, de longueur variable, à stolons également variables quant à la grosseur et la structure. Le bourgeonnement des thèques, au lieu de se produire suivant le rythme régulier des Dendroidea, est très variable, capricieux, n'obéissant en apparence à aucune règle fixe. Le stolon produit en général à chaque nœud deux thèques seulement. En plus, l'espacement des nœuds, autrement dit la fréquence de bourgeonnement des thèques le long du stolon, est très variable.

Les formes que je range dans cet ordre. présentent deux types très différents du rhabdosome, que j'appellerai respectivement le *tubidendroïde* et le *tuboïde*.

Le rhabdosome tubidendroïde, réalisé par *Tubidendrum bulmani* n. sp., est par son aspect général semblable au rhabdosome dendroïde. Comme dans celui-ci il consiste en un arbuscule ramifié. Les rameaux sont réunis entre eux par des dissépiments transversaux, ce qui produit un réseau, analogue à celui de *Dictyonema*, quoique beaucoup moins régulier. Mais ici, ces dissépiments ne sont pas constitués par des excroissances corticales, mais par des bithèques ou par des faisceaux de thèques qui se séparent d'un rameau pour s'incorporer dans le rameau voisin. Chaque rameau est constitué par tout un faisceau de thèques et de stolons. Il n'y a pas ici ce rythme régulier dans le bourgeonnement de différentes catégories de thèques, ni cet ordre dans leur distribution le long des rameaux qui caractérisent les Dendroidea. La distribution des autothèques et des bithèques est irrégulière et variable d'un rameau à l'autre. Mais les ouvertures autothécales s'ouvrent, ici aussi, sur une face du rameau seulement. Le nombre d'autothèques et de bithèques s'ouvrant en différents points d'un rameau oscille dans des limites assez larges et la distribution de leurs ouvertures le long du rameau varie d'un rameau à l'autre. Les bithèques sont concentrées en grand nombre en certains espaces du rameau, étant très dispersées en d'autres. Les positions qu'occupent leurs ouvertures par rapport à celles des autothèques n'a rien de fixe ni de régulier. La bifurcation des rameaux se produit d'une manière tout-à-fait différente que dans les Dendroidea typiques: ici elle n'est pas causée par l'apparition de deux stolothèques sur un nœud, mais consiste en une simple division en deux, parfois même en trois faisceaux de nombreuses thèques et stolons contenus dans un rameau.

La structure des rameaux est très différente de celle qui caractérise les Dendroidea. Le bourgeonnement des thèques ne se fait pas ici suivant la règle de Wiman, le

stolon, au lieu de produire des triades thécales, ne donne origine en général, à chaque nœud, qu'à deux thèques seulement, formant une *diade*. En plus l'espacement des nœuds, autrement dit la fréquence de bourgeonnement des thèques le long du stolon est fort variable suivant les stolons, ainsi que dans l'étendue d'un même stolon. La composition d'une diade est aussi variable: il peut y avoir une autothèque avec une bithèque ou avec une stolothèque, deux bithèques, une bithèque avec une stolothèque ou deux stolothèques (*ab, as, bb, bs, ss*). Une association de deux autothèques (*aa*) n'a pas été observée.

La partie basilaire du rhabdosome tubidendroïde ni son développement ontogénétique ne sont pas connus.

Le type tuboïde du rhabdosome (pl. XIII, fig. 7) consiste en un assemblage irrégulier de thèques, se développant dans un plan, comme une colonie encroûtante. Mais au-dessus de cet assemblage encroûtant, que j'appellerai la *thécorhize*, s'élèvent des autothèques tubiformes, tantôt isolément, tantôt soudées en faisceaux. Chaque autothèque se compose de deux parties: une horizontale, englobée dans la thécorhize et une libre, s'élevant au-dessus de la surface de la thécorhize. Tandis que la partie libre est formée des fusellus régulièrement disposés, formant les deux sutures en zigzag, dans la partie thécorhizale seule la paroi supérieure est formée par des fusellus, tandis que l'inférieure, aplatie, adhérente au support, est anhiste. Les fusellus de la paroi supérieure sont disposés en général d'une façon plus ou moins irrégulière, sans former le plus souvent une suture en zigzag nette (texte: fig. 38). Le fait que la languette aperturale de la partie libre se trouve du côté de la paroi supérieure indique que celle-ci correspond à la face ventrale et la paroi inférieure à la dorsale d'une autothèque des Dendroïdea. Les stolothèques sont entièrement limitées à la thécorhize, ne s'élevant pas au-dessus de celle-ci. Leur structure et le mode de bourgeonnement ne sont encore qu'imparfaitement connus, mais ne semblent pas se distinguer en rien d'essentiel de ce qui a été constaté dans le rhabdosome du type tubidendroïde. Les bithèques sont tantôt limitées à la thécorhize, tantôt s'élèvent au-dessus de celle-ci, rampant plus ou moins haut le long des autothèques. Leur distribution à la surface de la thécorhize est tout-à-fait irrégulière, n'obéissant à aucun plan apparent et leurs ouvertures ont des orientations quelconques. Chez *Idiotubus* gen. n. elles sont disséminées sur toute la surface de la thécorhize; chez *Dendrotubus* gen. n. et *Discograptus schmidti* WIMAN elles se concentrent surtout à la base et dans la partie inférieure des groupes des autothèques; chez *Galeograptus wannersteni* WIMAN elles montent même très haut le long des faisceaux des autothèques.

Dans le genre *Idiotubus*, qui semble correspondre à un des types les plus primitifs du groupe, les autothèques s'élèvent isolément au-dessus de la thécorhize, sans se souder entre elles. Dans le genre *Dendrotubus*, les parties basilaires des autothèques se concentrent en groupes, en différents points de la thécorhize et, en convergeant les unes vers les autres, se soudent, formant des faisceaux. Dans les parties libres de ces faisceaux l'arrangement des tubes autothécaux est le plus souvent chaotique, mais vers le haut une tendance se manifeste à réaliser une disposition régulière. En général les tubes s'y soudent entre eux, de façon que la face ventrale d'un tube est soudée à la face dorsale du tube voisin et leur ensemble se dispose approximativement dans un plan, la longueur des tubes augmentant progressivement dans le sens ventro-dorsal. Leur ensemble arrive à former un rameau analogue à celui d'un Dichograptidae, mais qui n'est presque jamais tout-à-fait régulier, car en général certaines autothèques y sont soudées d'une façon irrégulière (pl. XVI). Souvent un rameau, unique dans la partie inférieure, se di-

visé vers le haut en deux ou trois rameaux, comprenant chacun quelques tubes. La longueur des tubes formant un rameau est très inégale, le tube situé du côté dorsal du rameau étant souvent deux à quatre fois plus long que celui situé du côté ventral. Tous les tubes s'enracinent dans la thécorhize, où se trouvent leurs parties rampantes.

Le genre *Calycotubus* gen. n. n'est connu que par des fragments de rhabdosomes. Ceux-ci consistent en autothèques subconiques, se soudant entre elles d'une façon très irrégulière par leurs parties inférieures. Leur orientation ne semble obéir à aucun plan. Les bithèques semblent être limitées à la thécorhize, à la base des autothèques. La forme et la structure de la thécorhize restent inconnues.

C'est aussi dans le groupe des *Tuboidea*<sup>1</sup> que doivent être rangées sans doute les formes décrites par WIMAN (69, p. 189 et 191) sous le nom de *Discograptus schmidti* WIMAN et *Galeograptus wennersteni* WIMAN et qui doivent être attribuées très probablement, comme l'a remarqué RUEDEMANN (50, p. 183) au genre *Cyclograptus* SPENCER, dont l'holotype n'est connu qu'à l'état aplati. Ce sont des *Tuboidea* dont nous connaissons des rhabdosomes entiers. J'ai pu examiner les deux formes suédoises mentionnées dans la collection du Professeur WIMAN à Uppsala, où la première est représentée par plusieurs dizaines d'échantillons et la seconde seulement par les deux originaux figurés par WIMAN. Tout en étant construites suivant le plan général de *Dendrotubus*, elles sont sensiblement plus spécialisées. Le rhabdosome de chacune d'elles comprend une thécorhize plane, discoïdale, sur laquelle s'élèvent de nombreux rameaux. Chez *Discograptus schmidti* les rameaux sont toujours simples et chez *Galeograptus wennersteni* chaque rameau, après avoir atteint une certaine hauteur, se bifurque une seule fois. Les rameaux consistent en autothèques tubiformes, soudées entre elles, face dorsale contre face ventrale, et disposées strictement dans un plan, l'une derrière l'autre, leur longueur augmentant très régulièrement dans le sens ventro-dorsal. Les ouvertures des bithèques semblent être très rares à la surface même de la thécorhize, tandis qu'elles se concentrent en grand nombre à la base et sur les parties inférieures de chaque rameau. Chez *Discograptus schmidti* les bithèques ne montent pas très haut sur les rameaux, tandis que chez *Galeograptus wennersteni* on observe souvent leurs ouvertures jusqu'à la moitié de la hauteur et parfois même près du sommet des rameaux. Cependant elles sont de plus en plus clairsemées en allant de la base, où elles sont souvent très nombreuses, jusqu'au sommet. En ce qui concerne *Discograptus schmidti*, je me suis persuadé que ses rameaux sont dépourvus de stolothèques et que toutes les autothèques et les bithèques dont ils sont composés sont enracinées dans la thécorhize. En cela cette forme ne se distingue pas de *Dendrotubus wimani* n. sp.

*Galeograptus wennersteni* n'a pas pu être étudié qu'extérieurement. Comme ses rameaux peuvent atteindre jusqu'environ 7 mm, on hésite quelque peu à admettre que toutes les autothèques et les bithèques dont ils sont composés prennent origine dans la thécorhize. Il serait plus naturel de voir les stolothèques se continuer dans les rameaux et d'y donner origine à des autothèques et des bithèques à différents niveaux, comme c'est le cas des rameaux d'un rhabdosome tubidendroïde. Mais il est plus probable qu'à

<sup>1</sup> C'est au même groupe qu'appartiennent aussi les thèques fragmentaires extraites par EISENACK (27, pl. 10, fig. 2-7 et texte: fig. 2, 3) des blocs erratiques de calcaire ordovicien (D<sub>1</sub>). Ce sont des autothèques dont certaines (*loc. cit.*, pl. 10, fig. 2, 3 et texte: fig. 3) conservent encore des fragments de leur partie thécorhizale et une (*loc. cit.*, pl. 10, fig. 2) semble être accompagnée d'une bithèque. Dans l'idée qu'il y puisse s'agir des stades de développement ontogénétique, EISENACK leur a appliqué le nom des «parasiculae».

ce point de vue cette forme ne se distingue pas de *Discograptus schmidti*, c'est-à-dire, que malgré la grande longueur de certains rameaux, toutes les autothèques et les bithèques qui les composent prennent aussi origine dans la thécorhize.

Certains échantillons, presque complets, de *Discograptus schmidti* de Öjle Myr donnent une bonne idée de la morphologie externe du rhabdosome non seulement de cette forme, mais également d'autres Tuboidea à thécorhize. Les rameaux y sont disposés sur une thécorhize discoïdale, de manière qu'ils semblent rayonner de son centre. Au centre se trouve quelques autothèques dont les ouvertures sont à rez de la surface de la thécorhize, de sorte que seules leurs languettes s'élèvent au-dessus de celle-ci. Il est probable qu'une de ces autothèques centrales correspond à la sicula cachée par sa plus grande partie au sein dans la thécorhize.

La longueur des rameaux et le nombre d'autothèques dont ils se composent croissent assez régulièrement du centre de la thécorhize vers sa périphérie. Les rameaux voisins du centre sont très courts et comprennent 1—2 autothèques chacun; ceux de la périphérie sont très longs et peuvent contenir jusqu'à 8 et peut être plus d'autothèques. Chaque rameau est orienté de façon que son autothèque la plus courte se trouve du côté du centre de la thécorhize et la plus longue du côté de sa périphérie. Les autothèques tournent d'une façon générale leur face ventrale dans le sens du centre de la thécorhize. Il est évident que la thécorhize devait s'accroître du centre vers la périphérie et que les petits rameaux situés près de son centre sont les plus âgés et ceux de la périphérie les plus jeunes. L'ordre de formation des autothèques a dû être le même dans chaque rameau: l'autothèque la plus courte a dû être formée la première et la plus longue la dernière. Cela est confirmé par l'étude de la relation entre les autothèques en coupes transversales: on y constate notamment que la paroi ventrale d'une autothèque donnée est un peu concave et se moule sur la paroi dorsale convexe de la thèque voisine, plus courte; cette dernière devait donc exister déjà au moment quand se formait la première. De plus, dans les rameaux, très rares, où on observe une ou deux autothèques non mûres, dépourvues encore de leur péristome définitif, celles-ci se trouvent invariablement du côté externe ou dorsal du rameau. Il y a ainsi une certaine analogie entre la disposition des thèques dans un rameau des Tuboidea et dans celui des Dendroidea: dans les deux cas, en allant de la base au sommet du rameau, on a des ouvertures de thèques de plus en plus jeunes.

Les colonies de *Cyclograptus*, et probablement aussi celles des autres formes de ce groupe, devaient atteindre d'assez grandes dimensions. Un échantillon d'une espèce non encore décrite de ce groupe, que j'ai reçu du Professeur WIMAN présente une thécorhize de 25 mm de diamètre, sans être complet. Ses rameaux périphériques atteignent 5 mm de longueur.

Il est tout-à-fait probable que les rhabdosomes de *Dendrotubus* et d'*Idiotubus* ont une structure analogue à celle de *Discograptus schmidti*, en ce sens que leur thécorhize doit s'accroître aussi radialement à partir d'une sicula centrale et que les thèques y sont d'autant plus jeunes qu'elles sont placées plus près de la périphérie. Ici aussi les faces ventrales des autothèques doivent être tournées en moyenne dans la direction du centre de la thécorhize, car c'est de cette direction que viennent les parties thécorhizales des autothèques.

Quoique la sicula des rhabdosomes tuboïdes n'a pas été encore étudiée, il est permis de supposer, d'après ce qu'on observe chez *Discograptus schmidti*, qu'elle est couchée sur le support, y s'attachant pour toute une face, probablement la dorsale, comme

c'est le cas des autothèques; seule sa partie aperturale doit être orientée verticalement. La thécorhize se forme probablement à partir d'une stolothèque siculaire et représente une sorte de rhabdosome ramifié, dont les rameaux rampent sur un support, s'enchevêtrant et se soudant irrégulièrement entre eux. Seules les autothèques, et parfois les bithèques, ont le pouvoir de s'élever librement au-dessus de la surface de la thécorhize.

Le péristome des autothèques des *Tuboidea* ne se distingue en rien d'important du péristome des *Dendroidea*. Ici c'est aussi la languette ventrale qui est la plus développée et différenciée, à l'exception cependant de *Galeograptus wennersteni*, où c'est le phénomène inverse qui a lieu. Chez *Discograptus schmidtii* les deux languettes sont fourchues, mais la ventrale est néanmoins beaucoup plus longue que la dorsale.

Les bithèques des *Tuboidea* ont essentiellement les mêmes caractères qu'elles ont chez les *Dendroidea*, seule leur distribution est différente n'étant jamais régulière. Cela tient certainement au mode irrégulier de bourgeonnement des thèques en général.

Une particularité curieuse des autothèques de certaines formes est leur enroulement hélicoïdal, observé dans les genres *Tubidendrum* et *Dendrotubus*. Dans le premier l'enroulement est très régulier, constant et affecte toute la partie moyenne de l'autothèque. Dans le second il est moins régulier et constant et affecte la thèque sur une très petite étendue seulement.

En se fondant sur la forme à la fois que sur la structure du rhabdosome, on peut distinguer deux groupes de *Tuboidea*, auxquels on peut attribuer provisoirement la valeur des familles: 1<sup>o</sup> *Idiotubidae* n. fam., avec les genres *Idiotubus* n. gen., *Dendrotubus* n. gen., *Cyclograptus* SPENCER (avec *Discograptus* et *Galeograptus* de WIMAN), *Calycotubus* n. gen. et *Conitubus* n. gen.; 2<sup>o</sup> *Tubidendridae* n. fam. avec le genre *Tubidendrum* n. gen.

### Famille *Idiotubidae* n. fam.

#### Genre **IDIOTUBUS** n. gen.

(Génotype: *Idiotubus typicalis* n. sp.)

*Rhabdosome* encroûtant, composé principalement d'une thécorhize qui s'épanche horizontalement. Au-dessus de la thécorhize s'élèvent, isolés l'une de l'autre, seuls les tubes autothécaux.

*Thécorhize* (pl. XII, XIII, fig. 7 et XIV, fig. 12) encroûtante, aplatie, mince, composée des tubes un peu aplatis et disposés, suivant les points, en une ou en deux couches. Surface supérieure vermiculée, l'inférieure ou surface d'attache, lisse. Stolothèques incomplètement connues, se multipliant par bifurcation, rarement par trifurcation; leur cavités sont plus ou moins remplies de dépôts endothécaux. Stolons à diamètre variable. Autothèques et bithèques apparaissant sans aucun ordre apparent.

*Autothèques* distribuées sur la thécorhize d'une façon en apparence irrégulière, implantées plus ou moins obliquement et en général inclinées toutes dans une même direction. Parties thécorhizales des autothèques tantôt rampantes sur une grande partie de leur extension à la surface de la thécorhize, tantôt cachées en profondeur de celle-ci, n'apparaissant qu'au point où la thèque se dresse. Parties libres des autothèques en général droites, souvent très longues, excédant probablement de beaucoup leurs parties thécorhizales. La paroi supérieure de la partie thécorhizale de l'autothèque correspond toujours à la face ventrale, car c'est dans la continuation de cette paroi que dans la partie

libre de l'autothèque se trouve la languette ventrale. Le sens de l'inclinaison de la partie libre est variable dans les limites d'une espèce: tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, il est ventral, tantôt dorsal ou même latéral. Fusellus de la partie thécorhizale de l'autothèque non orientés ou à orientation imparfaite et à espacement variable; dans la partie libre ils sont, au contraire, en général très régulièrement disposés, à espacement assez fixe

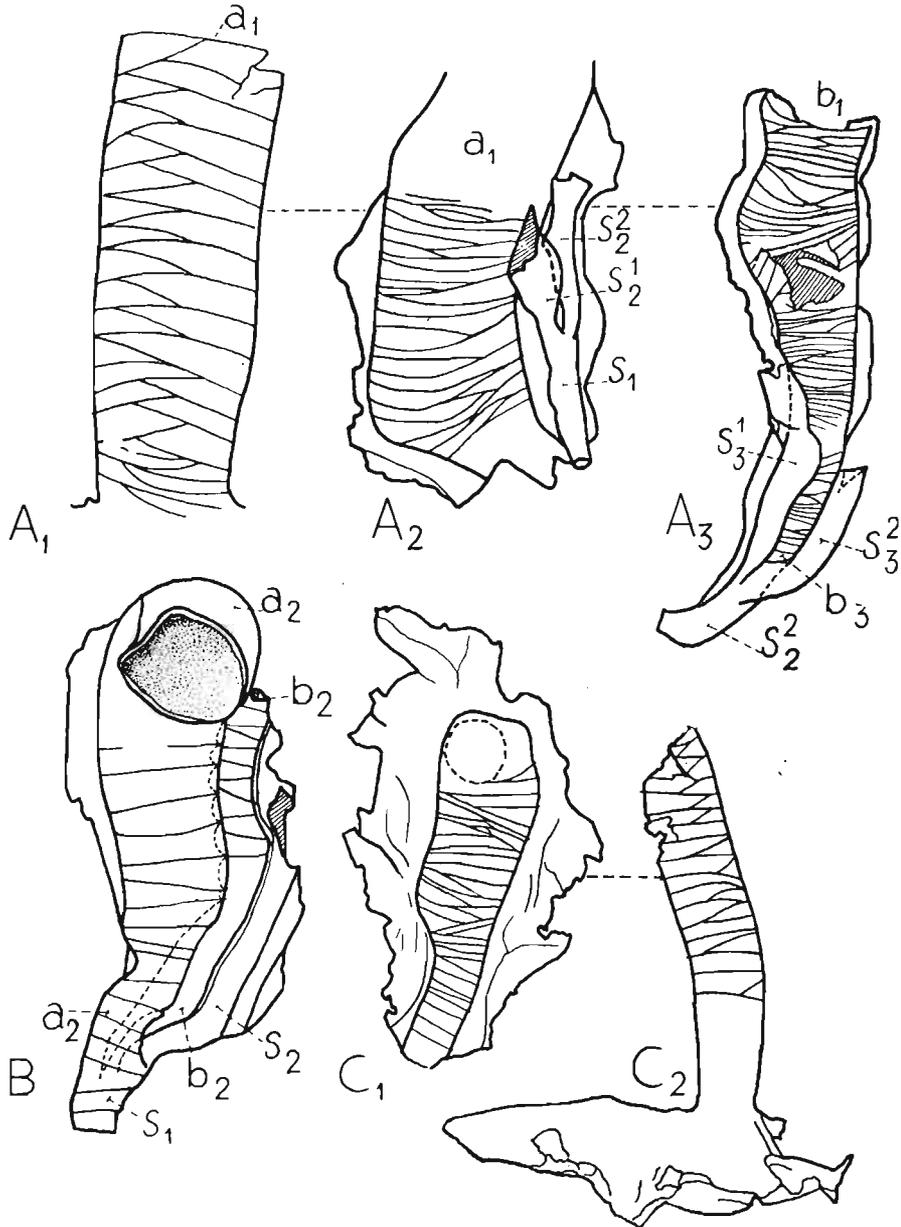


Fig. 38.

*Idiotubus* sp. A<sub>1</sub>—A<sub>3</sub> différentes parties d'un même échantillon vues par transparence. A<sub>1</sub> (No. 120) partie libre de l'autothèque vue par la face ventrale, × 80. A<sub>2</sub> partie thécorhizale de la même autothèque avec trois stolothèques, × 80. A<sub>3</sub> une bithèque avec des stolothèques. Cet échantillon se trouvait en continuation de la stolothèque S<sub>3</sub><sup>2</sup> de l'échantillon précédent × 40. B (No. 122) une autothèque accompagnée d'une bithèque et de deux stolothèques, × 80. C<sub>1</sub>—C<sub>2</sub> (No. 121) une autothèque avec un fragment de thécorhize vue d'en haut et de profil, × 40.

dans les limites d'une espèce et formant les deux sutures en zigzag dans le plan de symétrie. Péristome d'aspect variable, pourvu toujours d'une languette ventrale et souvent aussi de la dorsale.

*Bithèques* de longueur variable, sinueuses, s'ouvrant à la surface de la thécorhize, ou leurs ouvertures, quoique irrégulièrement disséminées, ont la tendance nette de se diriger toutes dans une même direction, qui correspond à la direction de l'inclinaison des autothèques. Ouvertures semi-circulaires, de diamètre assez variable dans les limites d'une même thécorhize. Fusellus marqués seulement à la paroi supérieure, non orientés, plus ou moins irréguliers et à espacement variable.

Tandis que la surface inférieure de la thécorhize est formée seulement par les parois minces des tubes aplatis, sa surface supérieure est revêtue d'une couche corticale plus ou moins épaisse, recouverte par place par place par des thèques qui s'y sont étendues après son dépôt.

### **Idiotubus typicalis** n. sp.

(Texte: fig. 39, B et 40, B; pl. IV, fig. 4; pl. XIII, fig. 1—6; pl. XIV, fig. 5 et 13; pl. XVIII, fig. 7)

**Matériaux.** — Une vingtaine d'autothèques isolées, à péristome conservé, mais sans thécorhize; quelques morceaux de thécorhize avec autothèques à péristome cassé et un seul échantillon gardant l'autothèque intacte sur un morceau de la thécorhize. Ce dernier (No. 97, pl. XIII, fig. 1) est choisi comme holotype.

**Description.** — *Autothèques* implantées sur la thécorhize un peu obliquement par rapport à son plan et inclinées toutes dans un même sens. Partie thécorhizale de chaque autothèque assez longue. Autothèques cylindroïdes, droites ou un peu flexueuses, ne s'élargissant que faiblement depuis la base jusqu'au péristome, atteignant de 2250 à plus de 3000  $\mu$  de longueur et de 250 à 335  $\mu$  de grosseur au péristome. Section transversale sub-circulaire dans la partie inférieure et subelliptique vers le haut, à diamètre dorso-ventral un peu plus grand que le transversal, leur rapport moyen dans la partie péristomale étant comme 6:5. Plan du péristome orienté plus ou moins obliquement par rapport à l'axe de l'autothèque. Bords du péristome minces. Lèvre dorsale non individualisée; lèvres latérales droites ou légèrement concaves; languette placée dans le prolongement de la paroi ventrale, linguiforme, à extrémité obtuse, arrondie, non délimitée des lèvres latérales, à surface interne faiblement concave, à longueur égale à peu près au diamètre transversal du péristome.

*Bithèques* limitées à la thécorhize, s'ouvrant souvent à la base des autothèques. Leur partie visible à la surface de la thécorhize varie quant à la longueur et au relief. Ouverture de contour variable, entre semi-circulaire et subcirculaire, à diamètre moyen de 100  $\mu$ .

Surface lisse, stries fusellaires en général peu marquées.

**Observations.** — Le caractère très fragmentaire des échantillons qui ont conservé la thécorhize ne permet pas de se rendre compte des variations dans la distribution des autothèques et des bithèques. Sur trois échantillons conservant deux ou trois autothèques les bases de celles-ci sont éloignées l'une de l'autre de 250 à 500  $\mu$ . Mais dans un échantillon (pl. XIV, fig. 5), à trois autothèques dont les ouvertures ne se distinguent pas de celles de l'espèce ici décrite, les tubes autothécaux sont très rapprochés l'un à l'autre et deux d'entre eux restent même en contact sur un certain espace, sans présenter ce-

pendant aucune soudure. Il est possible néanmoins que cet échantillon représente une variété ou une espèce particulière, car il se distingue aussi des autres par la brièveté de ses autothèques, dont la plus longue ne mesure qu'environ 1400  $\mu$ .

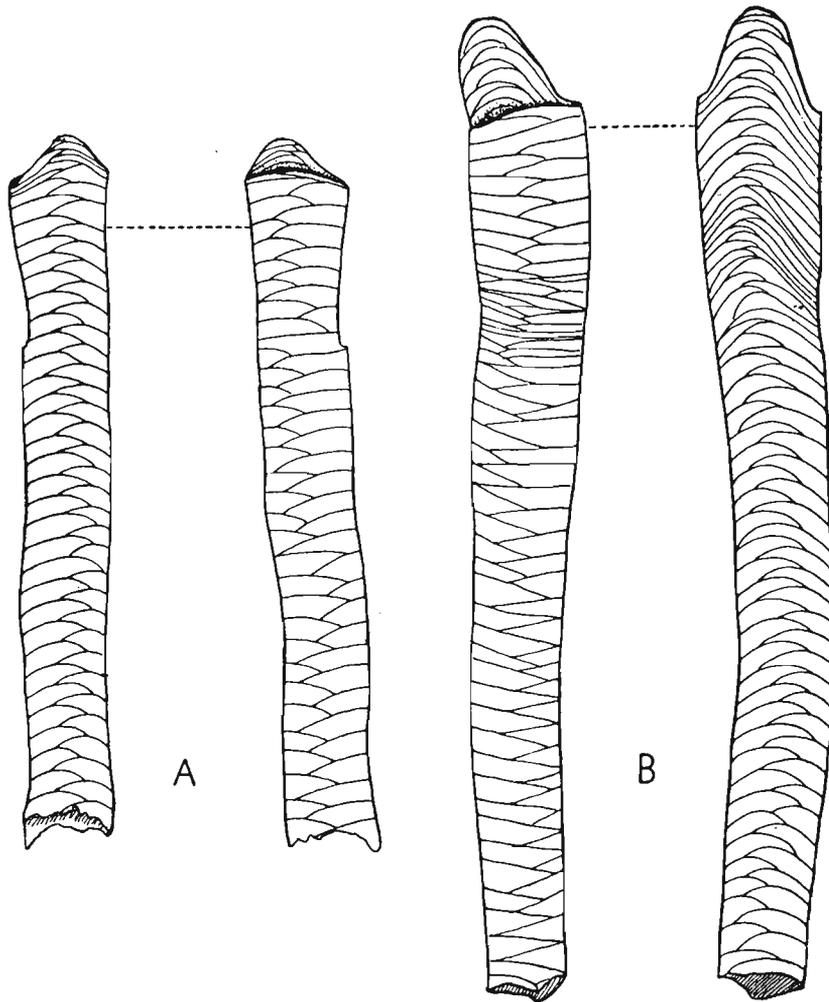


Fig. 39.

A *Idiotubus rectus* n. sp. (No. 103)  $\times 60$ . Partie libre d'une autothèque vue du côté ventral et du côté dorsal. B (No. 99) *Idiotubus typicalis* n. sp. Partie libre d'une autothèque vue du côté dorsal et du côté ventral,  $\times 60$ .

### *Idiotubus rectus* n. sp.

(Texte: fig. 39, A et fig. 40, A<sub>1</sub>–A<sub>3</sub>; pl. XIV, fig. 2 et 3)

**Matériaux.** — Une dizaine d'échantillons consistant seulement en autothèques. Holotype No. 104 b, pl. XIV, fig. 3.

**Description.** — Autothèques à peu près droites, cylindroïdes, à section transversale subcirculaire dans toute leur extension, ne s'élargissant que très peu dans la direction péristomale, mais souvent un peu évasées près du péristome. Parmi les échantillons en-

tiers, le plus court a une longueur d'environ  $1600\ \mu$  et le plus long d'environ  $2450\ \mu$ . Le diamètre transversal oscille entre  $170\ \mu$  et  $250\ \mu$  dans la partie moyenne et entre  $200\ \mu$  et  $300\ \mu$  près du péristome. Plan du péristome placé à peu près normalement à l'axe de la thèque. Bords du péristome minces; lèvres dorsale non individualisée, placée dans un même plan avec les lèvres latérales; languette droite, triangulaire, à extrémité arrondie, très courte, assez nettement délimitée des lèvres latérales.

Surface lisse, à stries fusellaires en général invisibles.

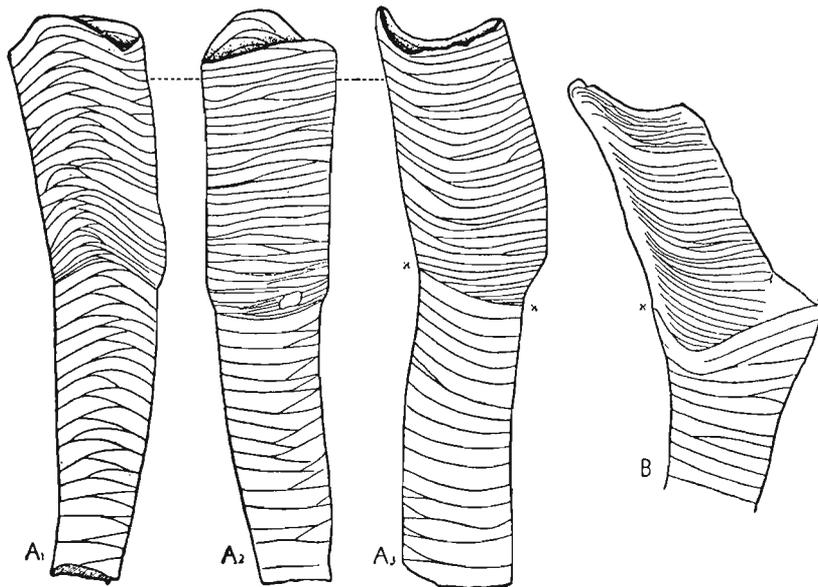


Fig. 40.

$A_1$ — $A_3$  *Idiotubus rectus* n. sp. (No. 105)  $\times 60$ . Partie libre d'une autothèque montrant un changement brusque d'accroissement fusellaire au niveau  $xx$ , vue du côté ventral, du côté dorsal et de profil.  $B$  *Idiotubus typicalis* n. sp. (No. 101)  $\times 60$ . Partie terminale d'une autothèque vue de profil et montrant un brusque rétrécissement accompagné d'un changement de la structure fusellaire au niveau  $xx$ .

**Rapports et différences.** — Cette espèce se distingue de *Idiotubus typicalis* n. sp., dont elle s'approche étroitement, par sa section subcirculaire et par son péristome différemment orienté et à languette plus courte.

### *Idiotubus linguatus* n. sp.

(Texte: fig. 41; pl. XIV, fig. 6—8)

**Matériaux.** — Quelques échantillons consistant en parties distales des autothèques. Holotype No. 107 c, pl. XIV, fig. 8.

**Description.** — *Autothèques* droites, cylindroïdes, à section transversale subcirculaire dans la partie inférieure, devenant elliptique dans la partie terminale. Partie péristomale souvent un peu évasée. Épaisseur d'un tube de  $1350\ \mu$  de longueur est de  $200\ \mu$  dans la partie inférieure et  $270$  sur  $340\ \mu$  au niveau du péristome, où la section est elliptique. Péristome différencié, à lèvres dorsale saillante, de contour hyperbolique ou tra-

pézoïdal, à lèvres latérales concaves et à languette saillante en forme d'une langue à bords épaissis et partie médiane doucement excavée, en général un peu infléchi. Dans l'holotype, dont le péristome mesure 220 sur 270  $\mu$ , la longueur de la languette dorsale est de 145  $\mu$  et celle de la languette ventrale de 250  $\mu$ . Bords du péristome et surtout de la languette ventrale épaissis.

Surface à stries fusellaires peu distinctes.

**Rapports et différences.** — Cette espèce se distingue de *Idiotubus typicalis* n. sp. par le fort développement de la languette dorsale.

### *Idiotubus bilinguis* n. sp.

(Pl. XIV, fig. 11)

**Matériaux.** — Un seul échantillon (No. 108), holotype, consistant en une autothèque entière avec un fragment de la partie thécorhizale.

**Description.** — Tube d'environ 530  $\mu$  de longueur, à section transversale elliptique; diamètre dorso-ventral au niveau du péristome atteignant environ 240  $\mu$  et diamètre transversal environ 165  $\mu$ . Partie basilaire un peu rétrécie. Lèvre dorsale et ventrale étirées en languettes semblables, linguiformes, ne se rétrécissant que peu de la base au sommet, séparées par des lèvres latérales concaves. Languette ventrale un peu plus étroite et plus longue que la dorsale, mesurant environ 325  $\mu$  de longueur contre 250  $\mu$  de cette dernière. Les deux languettes se développent dans le prolongement des parois respectives de la thèque, en divergeant légèrement. A la base se trouve un fragment de la partie thécorhizale de la thèque, faisant un angle obtus avec sa partie libre et étant placé de son côté ventral.

**Observations.** — Cet échantillon représente une espèce qui s'éloigne de toutes les autres du genre par la très petite longueur de la partie libre de l'autothèque, à la fois que par le très fort développement de la languette dorsale.

### *Idiotubus tubilinguis* n. sp.

(Pl. XIV, fig. 1)

**Matériaux.** — Un seul échantillon (No. 109, holotype), correspondant à la partie distale d'une autothèque.

**Description.** — Tube (morceau ?) d'environ 1300  $\mu$  de longueur, à peu près droit, de section transversale subcirculaire, d'épaisseur approximativement égale dans toute sa longueur, d'environ 190  $\mu$ . Lèvre dorsale large, semi-circulaire, s'élevant environ 150  $\mu$  au-dessus du fond des concavités des lèvres latérales. Languette droite, très longue, atteignant environ 790  $\mu$ . Sa largeur reste à peu près constante dans toute son ex-

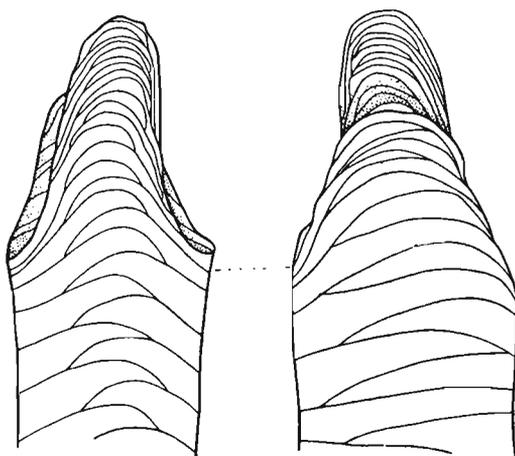


Fig 41.

*Idiotubus linguatus* n. sp. (No. 106)  $\times 120$ .  
Partie terminale d'une autothèque vue du côté ventral et du côté dorsal.

tension et ses bords latéraux sont réfléchis vers sa face externe (ventrale) et y sont complètement soudés, de manière à former une sorte de tube ouvert distalement et fermé à la base.

Surface sans stries fusellaires.

### ***Idiotubus hyperlinguatus* n. sp.**

(Texte: fig. 42, F; pl. XIV, fig. 4)

**Matériaux.** — Deux échantillons consistant chacun en partie terminale de l'autothèque, dont un mal conservé; en outre, deux languettes isolées. Holotype No. 110, pl. XIV, fig. 4 et texte: fig. 42, F.

**Description.** — Tube droit, à section transversale elliptique, mesurant près du péristome  $345\ \mu$  dans le sens dorso-ventral et  $260\ \mu$  dans le sens transversal. Lèvre dorsale large, trapézoïdale, peu saillante. Lèvres latérales concaves. Languette très longue atteignant environ  $800\ \mu$ , se rétrécissant progressivement depuis la base jusqu'au sommet, très épaisse, surtout le long de ses bords latéraux, composée de fusellus assez espacés. Surface sans stries fusellaires.

Une languette isolée ayant exactement le même aspect que celle de l'holotype atteint environ  $1225\ \mu$  de longueur.

Par la forme de la languette, le grand aplatissement latéral, l'extrême longueur, cette espèce se distingue facilement de toutes les autres.

### ***Idiotubus crassus* n. sp.**

(Texte: fig. 42, II et G; pl. IV, fig. 3 et pl. XIV, fig. 9 et 10)

**Matériaux.** — Une dizaine d'échantillons représentant des autothèques fragmentaires à péristome conservé. Holotype No. 111, pl. XIV, fig. 10 et 10 a.

**Description.** — Tube légèrement flexueux, à section transversale subcirculaire ou subelliptique, ayant environ  $300\ \mu$  de diamètre moyen. Lèvre dorsale non individualisée, continue avec les latérales. Languette très large à sa base, concave du côté interne, de contour hyperbolique, ayant jusqu'à  $270\ \mu$  de longueur, placée dans le prolongement de la face ventrale. Bords du péristome épaissis.

Surface à côtes fusellaires très marquées. Fusellus à bord supérieur très épais et bord inférieur mince, ayant en section parallèle à l'axe du tube la forme d'une virgule. Paroi épaisse, mais cortex peu développé.

**Observations.** — Cette espèce se distingue des autres par sa structure fusellaire particulière, ainsi que par la conformation du péristome.

Fig. 42.

Parties terminales des autothèques de différentes espèces du genre *Idiotubus*  $\times 60$ . A (No. 113) *Idiotubus* sp. A vu par la face dorsale et de profil. B (No. 114) *Idiotubus* sp. B vu par la face dorsale et de profil. Concavités des lèvres latérales à fort remplissage secondaire. C (No. 115) *Idiotubus* sp. C. Spécimen un peu déformé vu par la face dorsale et de profil. D (No. 116) *Idiotubus* sp. D vu par la face dorsale et de profil. Spécimen légèrement déformé. E (No. 117) *Idiotubus* sp. E. Spécimen assez déformé vu par la face dorsale et de profil. F (No. 110) *Idiotubus hyperlinguatus* n. sp. vu par la face dorsale. G et H *Idiotubus crassus* n. sp. G (No. 111, holotype) individu adulte vu par les faces ventrale et dorsale. H (No. 112 a) individu à accroissement non achevé vu de profil et par les faces ventrale et dorsale.

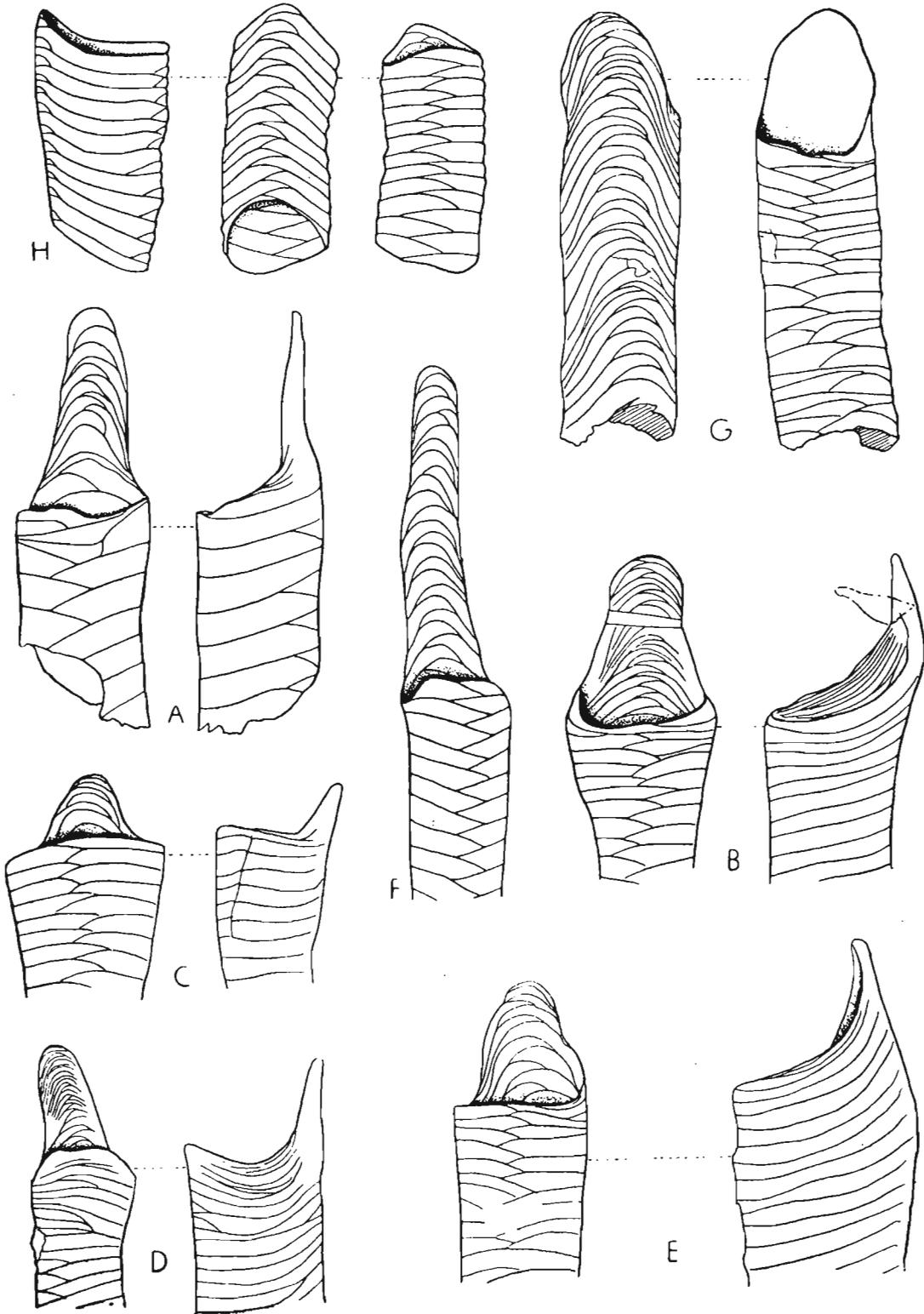


Fig. 42

**Idiotubus** sp. A

(Texte: fig. 42, A)

**Matériaux.** — Un seul échantillon (No. 113) consistant en partie terminale d'une autothèque.

**Description.** — Tube à section transversale subcirculaire, ayant environ 300  $\mu$  de diamètre. Lèvre dorsale et latérales continues, non individualisées. Languette longue, droite, aplatie, très large à la base, se rétrécissant d'abord assez brusquement, ensuite progressivement et atteignant une longueur d'environ 440  $\mu$ .

Test très mince, lisse. Bords du péristome épaissis, ceux de la languette très épais. Fusellus très élevés, ayant 60—80  $\mu$  de hauteur.

**Observations.** — Cette espèce se ressemble par la forme et la longueur de sa languette à *Idiotubus hyperlinguatus*, mais s'en distingue par sa section circulaire et par la hauteur sensiblement plus grande des fusellus.

**Idiotubus** sp. B

(Texte: fig. 42, B)

**Matériaux.** — Un seul échantillon (No. 114) consistant en partie terminale d'une autothèque.

**Description.** — Tube à partie péristomale évasée, à section transversale subcirculaire, ayant environ 360  $\mu$  de diamètre au péristome. Péristome placé dans un plan oblique par rapport à l'axe du tube. Lèvre dorsale non individualisée, continue avec les latérales. Languette à base très large, continuant insensiblement les lèvres latérales, subtriangulaire, à extrémité obtuse, à surface concave du côté interne, atteignant une longueur d'environ 320  $\mu$ . Test épais, lisse. Bords du péristome et de la languette très épaissis. Fusellus peu élevés, ayant 25—50  $\mu$  de hauteur dans les parois et beaucoup moins dans la languette.

**Idiotubus** sp. C

(Texte: fig. 42, C)

**Matériaux.** — Un seul échantillon (No. 115) consistant en partie terminale d'une autothèque, un peu déformé.

**Description.** — Tube à partie terminale évasée, à section transversale subcirculaire (?). Péristome placé dans le plan normal à l'axe du tube. Lèvre dorsale très large, doucement convexe, lèvres latérales un peu concaves. Languette subtriangulaire, à base n'occupant qu'un tiers environ du péristome, aplatie, ayant une longueur d'environ 100  $\mu$ . Test mince, lisse. Bords du péristome et de la languette épais. Fusellus peu élevés, ayant 30—50  $\mu$  de hauteur.

**Observations.** — Cette espèce se rapproche de *Idiotubus* sp. B., mais s'en distingue par la position du péristome, par sa languette plus triangulaire, à base beaucoup plus étroite et par son mince test.

**Idiotubus** sp. D

(Texte: fig. 42, D)

**Matériaux.** — Un seul échantillon (No. 116) consistant en partie terminale d'une autothèque.

**Description.** — Tube à section subelliptique, mesurant 255  $\mu$  sur 330  $\mu$  au niveau du péristome. Lèvre dorsale convexe, lèvres latérales concaves. Languette droite, étroite, linguiforme, aplatie, ayant une longueur d'environ 240  $\mu$ . Test épais. Bords du péristome et de la languette très épais. Fusellus peu élevés dans les parois et extrêmement serrés dans la languette; leur bord supérieur est épais, donnant lieu à une forte costulation de la surface.

**Observations.** — Cette espèce se rapproche par sa surface à fusellus très accentués de *Idiotubus crassus* n. sp., mais la conformation de son péristome est bien différente.

**Idiotubus** sp. E

(Texte: fig. 42, E)

**Matériaux.** — Deux échantillons (holotype No. 117) consistant chacun en partie terminale d'une autothèque, tous les deux assez fortement déformés.

**Description.** — Tube à section transversale subelliptique (?), d'épaisseur variable, le plus gros ayant un diamètre d'environ 500  $\mu$  et le plus étroit d'environ 320  $\mu$ . Lèvre dorsale non individualisée, continue avec les lèvres latérales et placée avec elles dans un plan oblique par rapport à l'axe du tube. Languette concave du côté interne, large, à contour hyperbolique, à base large, continuant insensiblement les lèvres latérales et atteignant une longueur d'env. 250  $\mu$  (dans l'holotype). Test mince, surface lisse, bords du péristome et de la languette légèrement épaissis. Fusellus peu élevés.

**Observations.** — Cette espèce se rapproche beaucoup par la conformation générale de son péristome de *Idiotubus* sp. B., mais s'en distingue néanmoins par la forme et la structure de sa languette et par son mince test.

Genre **DENDROTUBUS** n. gen.(Génotype: *Dendrotubus wimani* n. sp.)

Ce genre se distingue de *Idiotubus* principalement par le fait que les parties libres des autothèques, au lieu de rester séparées les unes des autres, se soudent entre elles, formant des faisceaux. Les bases des autothèques sont en général rapprochées les unes aux autres et la soudure s'effectue parfois déjà depuis la surface de la thécorhize, mais plus souvent elle ne s'accomplit qu'à une certaine hauteur, très variable au-dessus de celle-ci.

Les autothèques, soudées en faisceaux, se disposent aussitôt ou progressivement plus ou moins dans un plan qui correspond à leur plan de symétrie; en outre, toutes les autothèques prennent à peu près une même orientation, tournant leur côté ventral, et par conséquent aussi la languette, d'un seul côté. Dans les rameaux ainsi constitués les auto-

thèques sont de plus en plus longues dans la direction dorsale du rameau, la dernière dans cette direction peut atteindre une longueur double de celle qui est placée du côté opposé. Si le faisceau est composé de nombreuses thèques, celles-ci au lieu de se disposer en un seul rameau, peuvent en former plus qui divergent alors du tronc commun. La *thécorhize* au lieu de former une lame plane et unie, comme c'est le cas de *Idiotubus*, semble avoir une surface irrégulière; elle pénètre entre les autothèques remplissant en certains points les espaces entre leurs parties basilaires. Les *bithèques* ne sont pas limitées à la surface de la thécorhize, mais s'élèvent parfois au-dessus d'elle, montant assez haut le long des parties basilaires des autothèques.

La composition de la thécorhize et le mode de formation des bithèques et des autothèques à partir des stolothèques ne semblent pas se distinguer en rien d'important de ce qui a lieu dans le genre *Idiotubus*.

### *Dendrotubus wimani* n. sp.

(Texte: fig. 43 et 44; pl. XV, fig. 3-8; pl. XVI, fig. 1-9; pl. XVII, fig. 5-11)

**Matériaux.** — Plusieurs dizaines de morceaux de rhabdosomes, comprenant, souvent de groupes de nombreuses autothèques. Thécorhizes fragmentaires, bithèques rares, Holotype No. 123, pl. XVI, fig. 8.

**Description.** — *Autothèques* cylindroïdes, de longueur variable, souvent très longues, soudées entre elles de différentes manières, tendant à prendre une même orientation et de se grouper dans un plan pour former des rameaux. Section transversale des autothèques variant entre subelliptique et subcirculaire, le diamètre transversal atteignant 75 à 100% du diamètre dorso-ventral. Le calibre des autothèques oscille dans des limites assez larges, presque du simple au triple, car les tubes les plus minces n'ont que

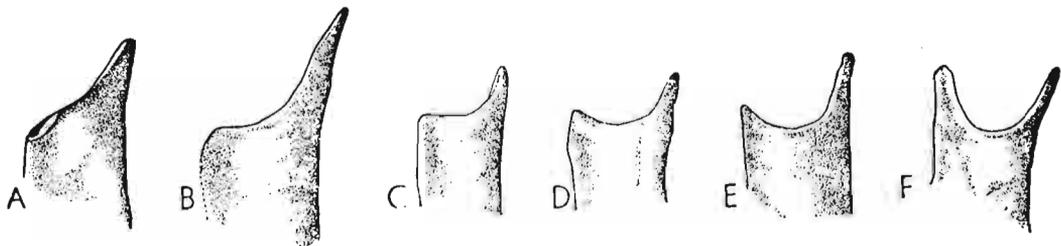


Fig. 43.

*Dendrotubus wimani* n. sp. (Nos. 126 a-d et 130 a-b)  $\times 60$ . Parties terminales de six autothèques illustrant le développement variable des languettes.

120  $\mu$  et les plus gros atteignent jusqu'à 300  $\mu$ . Leur longueur est sujette à des variations plus considérables encore. Les autothèques d'un rhabdosome s'élèvent à des hauteurs différentes, suivant toute probabilité indépendamment de leur âge, car les autothèques courtes peuvent avoir des péristomes aussi bien formés que les longues. Les plus courtes atteignent à peine 1000  $\mu$  et les plus longues jusqu'à 3000  $\mu$ . La partie terminale libre est toujours plus grosse que la partie soudée et la partie péristomale est légèrement évasée. Le péristome montre des variations assez étendues. La lèvre dorsale est le plus souvent doucement convexe, mais parfois sa convexité est forte et exceptionnellement cette lèvre s'étire en une languette presque aussi longue que la languette ventrale. Les lèvres latérales sont d'autant plus concaves que la lèvre dorsale est plus dé-

veloppée. La languette ventrale est en général droite, rarement infléchie vers l'extérieur; elle est triangulaire, à base occupant de  $1/3$  jusqu'à près de la moitié du péristome, indistinctement délimitée des lèvres latérales, à extrémité plus ou moins aiguë; sa longueur varie dans des limites assez larges, depuis  $115\ \mu$  jusqu'à  $250\ \mu$  (depuis la moitié du diamètre du tube jusqu'à un diamètre). Bords du péristome et de la languette minces. Partie basilaire de l'autothèque souvent enroulée en spirale hélicoïdale (texte: fig. 44). Extension de cette partie enroulée varie suivant les échantillons de un à trois tours. Parfois elle est limitée à la partie thécorhizale de l'autothèque et souvent l'enroulement ne se produit guère. Test mince, surface lisse.

*Bithèques* petites, à aperture semi-circulaire ou elliptique, à diamètre de  $80-100\ \mu$ . Elles ne sont pas limitées à la thécorhize, mais montent souvent le long des autothèques jusqu'à une hauteur de  $725\ \mu$  au-dessus de leurs bases.

*Thécorhize* irrégulière, s'insinuant entre les parties inférieures des autothèques, dont les bases sont souvent noyées dans l'enchevêtrement des tubes thécorhizaux. Les parties thécorhizales, horizontales des autothèques sont parfois très longues. Stolothèques peu étudiées, renfermant des stolons épais, qui se multiplient par bifurcations (pl. XVII, fig. 5-11).

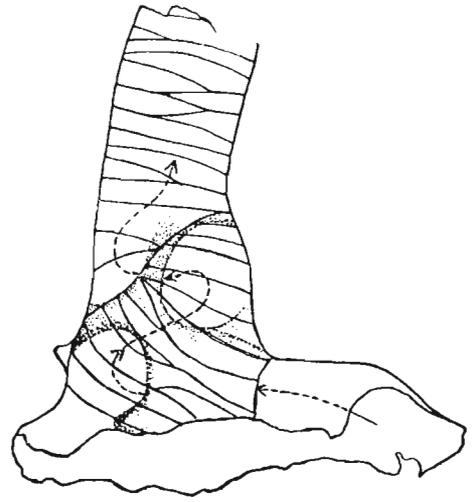


Fig. 44.  
*Dendrotubus wimani* n. sp. (No. 138)  
 $\times 100$ . Partie basilaire d'une autothèque  
vue par transparence et montrant la  
structure hélicoïdale. Les flèches indiquent  
le parcours du canal spiral.

**Observations.** — Malgré les grands écarts dans les caractères des autothèques ainsi que dans le mode de leur groupement, il est impossible dans les abondants matériaux disponibles de distinguer plus qu'une seule espèce. Les variations sont progressives et des transitions existent entre les types extrêmes. Dans la plupart des échantillons les autothèques sont irrégulièrement disposées sur la thécorhize, très serrées et se soudant tout d'abord d'une façon irrégulière. Ce n'est en général que plus haut que les tubes commencent à se disposer en faisceaux réguliers et former progressivement des rameaux, chacun composé de thèques à peu près d'une même orientation. Mais parfois cette tendance à prendre une orientation déterminée se manifeste dès le début, les bases des autothèques étant disposées déjà à peu près dans un plan (pl. XVI, fig. 2 et 4) et les tubes ayant une même orientation. Elles se groupent alors immédiatement en rameaux latéralement aplatis, à thèques ayant une disposition analogue à celle d'un Dichograptidé. Ce qui est remarquable, c'est le fait que l'espacement des apertures thécales dans un tel rameau, quoique sujet à une certaine variabilité, tend visiblement à se régulariser. Parfois les thèques se soudent sur toute leur longueur, d'autres fois leurs parties terminales s'isclent sur des étendues variables. Sous ce rapport on peut remarquer aussi une tendance à fixer l'un ou l'autre mode, car dans certains rameaux la plupart de thèques sont soudées entièrement, dans d'autres la grande majorité présentent des extrémités isolées.

Certains échantillons fragmentaires comprennent des autothèques libres sur toute

leur étendue, depuis la base jusqu'au péristome (pl. XV, fig. 6 et 7), sans trace de soudure. Comme leurs caractères généraux sont les mêmes que ceux des autothèques soudées, il est tout-à-fait probable qu'elles appartiennent à la même espèce et représentent des thèques de la partie périphérique de la thécorhize où les faisceaux n'ont pas encore eu le temps de se constituer.

Genre **CALYCOTUBUS** n. gen.

(Génotype: *Calycotubus infundibulatus* n. sp.)

Ce genre se distingue de *Dendrotubus* par le fait que les autothèques s'unissent entre elles irrégulièrement, se soudant par leurs parois latérales sur des étendues variables, sans s'assembler en vrais rameaux. Dans le génotype les autothèques semblent être implantées normalement par rapport à la surface de la thécorhize, tandis que dans *Calycotubus? tortuosus* n. sp. elles paraissent avoir été plus ou moins couchées sur un côté. Dans les deux espèces les fusellus ont une section transversale piriforme, étant très minces en bas et renflés en haut, ce qui donne lieu à une forte costulation de la surface. La couche corticale est peu développée et souvent les tubes, sans être soumis à la décoloration, sont plus ou moins transparents sur toute leur longueur. La thécorhize, dont des fragments seulement sont conservés dans le génotype, paraît avoir eu la structure habituelle des *Tuboidea* et les bithèques semblent être distribuées seulement à la surface de la thécorhize. Chez *Calycotubus? tortuosus* les autothèques sont groupées en une rangée, montrant ainsi une certaine tendance à s'unir en rameaux.

**Calycotubus infundibulatus** n. sp.

(Texte: fig. 13 B et 45 B; pl. XVIII, fig. 1-4)

**Matériaux** — Nombreuses autothèques isolées, bien conservées et des fragments de colonies à plusieurs thèques unies. Holotype No. 139, pl. XVIII, fig. 1.

**Description.** — *Autothèques* implantées sur la thécorhize d'une façon variable, serrées et plus ou moins soudées par leurs parois latérales, sans constituer cependant des rameaux. La plupart des autothèques sont irrégulièrement développées et différenciées en une partie inférieure cylindroïde ou conique, à élargissement très lent et une partie supérieure plus nettement conique, de calibre beaucoup plus fort. Souvent la partie inférieure présente une surface lisse et la supérieure est marquée de fortes stries fusellaires. Les autothèques sont droites ou plus souvent légèrement courbées dans le sens ventral. Leur section transversale est subcirculaire. Dans leur partie inférieure elles sont parfois géciculées et tournées vers leurs voisines pour s'y rattacher. Leur partie terminale élargie est plus ou moins conique dans les autothèques mûres. Le péristome est toujours plus ou moins évasé et placé dans un plan normal à l'axe du tube. Ses bords sont toujours épaissis, souvent d'une manière accentuée. Lèvre dorsale convexe, s'étendant sur  $\frac{2}{3}$  environ de la périphérie. Lèvres latérales concaves. Languette petite, ayant approximativement la forme d'un triangle équilatère, à extrémité arrondie et côtés légèrement concaves; elle est généralement infléchie vers l'extérieur.

Les *bithèques* semblent être limitées à la thécorrhize. Leur ouverture est semi-circulaire.

Test très épais, fusellus en général très marqués, se manifestant à la surface par des côtes aiguës, saillantes, en général irrégulières.

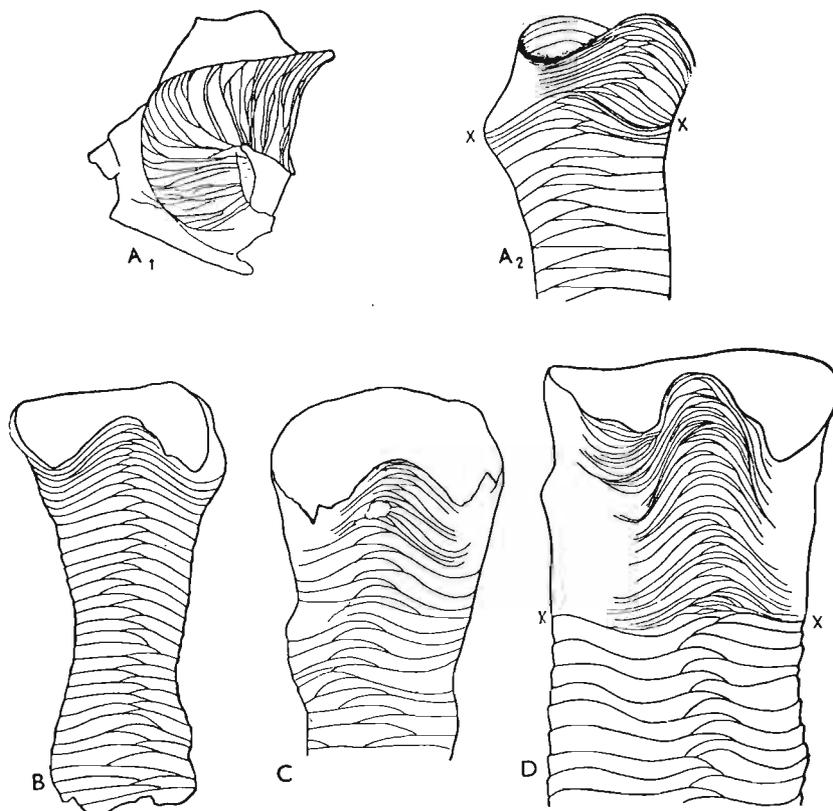


Fig. 45.

*Calycotubus infundibulatus* n. sp.  $\times 50$ . A<sub>1</sub> (No. 142) une bithèque montrant la disposition irrégulière des fusellus. A<sub>2</sub> partie terminale de l'autothèque appartenant au même échantillon, vue par la face ventrale, montrant un changement d'accroissement au niveau xx accompagné d'une torsion du plan de symétrie. B et C (Nos. 143 et 144) deux autothèques de différent calibre vues par la face ventrale. D (No. 145) partie terminale d'une autothèque particulièrement grosse montrant un changement radical de la structure fusellaire au niveau xx.

**Observations.** — A cause du développement très irrégulier de la plupart des thèques, il est difficile d'en établir les dimensions. La longueur des autothèques est très variable; quoique elle dépend en partie de leur âge, on observe cependant que des thèques à languette bien formée, ayant probablement atteint leur maturité, présentent aussi des écarts considérables, leur longueur étant comprise entre 500 et 1500  $\mu$ . Dans l'étendue d'une autothèque le diamètre varie entre ses parties basilaire et terminale du simple au double. Souvent aussi on observe un phénomène analogue au «rajeunissement» des Coralliaires: une thèque ayant atteint un certain diamètre se rétrécit assez brusquement pour s'élargir ensuite de nouveau progressivement. L'orientation de la partie nouvellement formée n'est pas toujours exactement la même que l'orientation de la partie précédente, le plan de symétrie ayant parfois tourné progressi-

vement sous un certain angle (texte: fig. 45, A<sub>2</sub>). Dans un fragment de colonie (pl. XVIII, fig. 4), comprenant trois autothèques, deux d'entre elles, très courtes, sont coniques, la troisième, beaucoup plus longue, est cylindrique. Dans un autre échantillon, consistant en trois autothèques étroitement soudées, privées de leurs parties basilaires, une d'elles est légèrement conique, à péristome évasé, les deux autres sont franchement cylindriques, sans évasement péristomal. Rien n'est plus variable dans cette espèce que l'espacement des fusellus. Dans une même autothèque la hauteur des fusellus varie, suivant les parties, dans la proportion de 1 à 5. Un grand changement des fusellus s'observe surtout dans les parties rajeunies des autothèques, où des fusellus très serrés succèdent brusquement aux fusellus à espacement normal des parties précédentes (texte: fig. 45, D).

### ***Calycotubus? tortuosus* n. sp.**

(Pl. XVIII, fig. 5 et 6)

**Matériaux.** — Un fragment de colonie, un peu déformé, comprenant 5 autothèques, mais pas de bithèques ni de thécorhize; en outre des autothèques isolées. Holotype No. 147 a, pl. XVIII, fig. 5.

**Description.** — *Autothèques* cylindroïdes, gardant à peu près un même calibre dans toute leur longueur, courbées chacune en arc et soudées entre elles sur une grande étendue par leurs parois ventrales et dorsales. Bases de toutes les thèques placées d'un seul côté de la colonie, où devait s'étendre la thécorhize. Section transversale des autothèques subelliptique, voisine de la subcirculaire, la relation du petit diamètre au grand étant à peu près comme 9 à 10 (220 et 245  $\mu$  au péristome d'une thèque non déformée). La courbure des thèques se fait de manière que leurs concavités sont placées ventralement et latéralement, leur côté dorsal étant convexe. L'autothèque la plus longue atteint, suivant la courbure, 2160  $\mu$ . La lèvre dorsale est convexe, peu élevée, les lèvres latérales concaves et la languette de contour hyperbolique, large, assez courte, obtuse, souvent un peu infléchie ventralement. Bords du péristome épaissis. Surface marquée de côtes fusellaires saillantes, aiguës, souvent irrégulièrement espacées.

**Rapports et différences.** — Les autothèques de cette espèce se rapprochent par l'aspect de leur surface, par leur développement plus ou moins irrégulier et par la forme de leur péristome des autothèques de *Calycotubus infundibalatus* n. sp., surtout de ses individus cylindroïdes. Mais elles s'en distinguent par leur forme courbée, leur longueur beaucoup plus grande, leur section constamment subelliptique et la largeur plus grande de la languette. Par la conformation du péristome et la forte costulation de la surface l'espèce se ressemble beaucoup à *Idiotubus crassus* n. sp., mais les thèques de cette dernière espèce ne sont pas tordues et ne montrent pas de traces de soudure; en outre, la languette y est moins individualisée.

Genre **CONITUBUS** n. gen.

Les caractères de ce genre sont ceux de l'unique espèce connue, décrite à la suite et correspondant au génotype.

**Conitubus siculoïdes** n. sp.

(Texte: fig. 46; pl. XV, fig 9)

**Matériaux.** — Une dizaine d'autothèques isolées, plus ou moins fragmentaires, dont une seule, l'holotype No. 148 de la pl. XV, fig. 9 et fig. 46, A du texte, conserve le péristome et la partie basilaire.

**Description.** — *Autothèques* plus ou moins régulièrement coniques, atteignant plus de 2 mm de longueur, à section transversale subcirculaire, à angle du sommet oscillant entre 15° et 20°. La thèque semble passer à sa base en un tube rampant. Vers la moitié supérieure elle se recourbe doucement. Péristome droit, sans lèvres différenciées, placé dans le plan normal à l'axe de la thèque. Parois minces, couches corticales peu développées. Chaque fusellus forme un anneau entier à une seule suture oblique. Sutures obliques disséminées, non ordonnées en une suture en zigzag, quoique

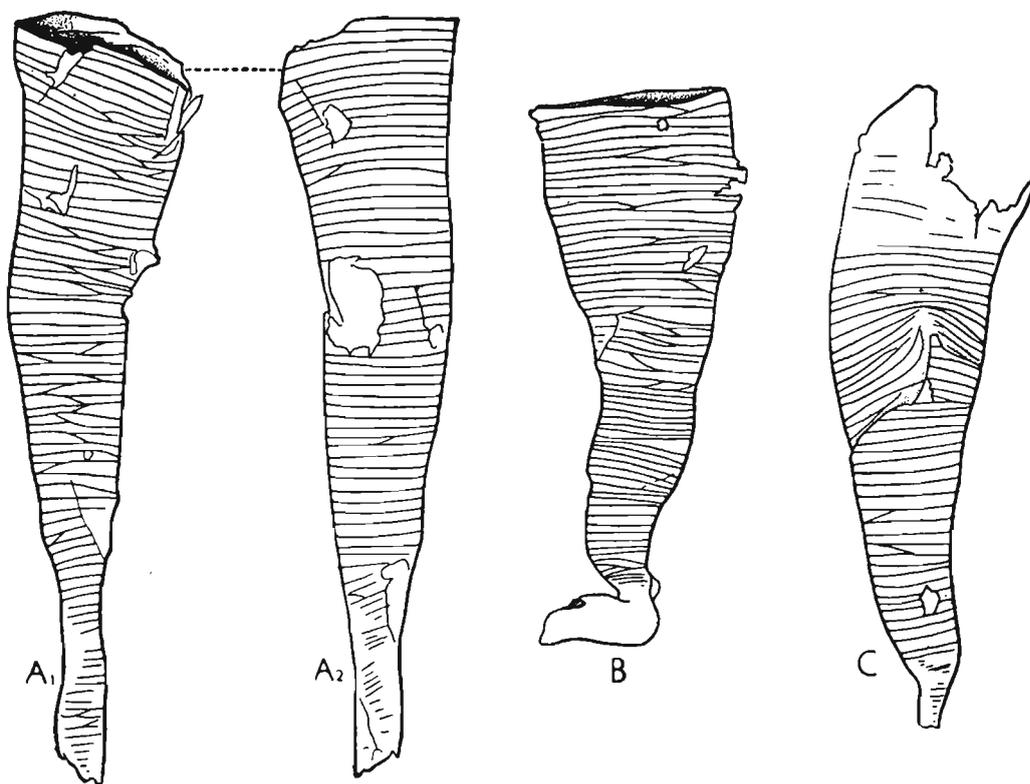


Fig. 46.

*Conitubus siculoïdes* n. sp.  $\times 50$ . A<sub>1</sub>—A<sub>2</sub> (No. 148), holotype, autothèque vue par deux faces opposées (voir aussi pl. XV, fig. 9). B (No. 150) une autothèque avec un fragment de la partie thécorhizale(?).

C (No. 149) une autothèque qui fut cassée et avait subi une régénération.

groupées principalement du côté concave de la thèque. Hauteur des fusellus oscillant entre 20 et 40  $\mu$ .

**Rapports et différences.** — On pourrait comparer cette forme avec *Protistograptus* MC LEARN (41, p. 55) et *Haplograptus* RUEDEMANN (51, p. 323). Le premier se présente aussi sous forme de thèques isolées coniques, mais le péristome de sa thèque est étiré en une sorte de languette ou épine et ses dimensions sont beaucoup plus grandes. Son attribution aux Graptolithes est du reste assez arbitraire, puisque la structure de ses parois est inconnue. *Haplograptus* est une forme coloniale, la colonie étant composée de thèques coniques à ouverture droite, ayant souvent à peu près la même forme que les thèques de *Conitubus*. Mais ces thèques ont des dimensions beaucoup plus grandes. La nature de *Haplograptus* est aussi incertaine comme l'est celle de *Protistograptus*, car son test, carbonisé, ne présente, suivant RUEDEMANN, aucune trace de structure fusellaire.

### Famille Tubidendridae n. fam.

#### Genre TUBIDENDRUM n. gen.

(Génotype et unique espèce connue, *Tubidendrum bulmani* n. sp., décrite ci-dessous)

#### *Tubidendrum bulmani* n. sp.

(Texte: fig. 47—51; pl. III, fig. 19—23; pl. IV, fig. 1, 2 et pl. XIX—XXIII)

**Matériaux.** — Plusieurs dizaines de fragments de rhabdosomes correspondant à des morceaux plus ou moins longs de rameaux, souvent à leurs parties terminales. Un seul fragment (pl. XIX, fig. 5) conserve une maille de réseau. Quatre échantillons furent coupés au microtome, fournissant des séries suffisamment complètes pour comprendre la structure du rameau.

Holotype échantillon No. M. 36, coupé au microtome (pl. XXI, fig. 1—34 et texte: fig. 47 et 48).

**Description.** — Le rhabdosome de cette espèce devait atteindre des dimensions assez considérables, comme l'indiquent la grande épaisseur des branches et leur construction très solide. Les plus grands fragments connus atteignent 4,5 mm de longueur et les plus épais jusqu'à 1,3 mm d'épaisseur. Dans les fragments trifurqués et ceux qui conservent plus d'un rameau, les rameaux sont disposés à peu près dans un plan et dans la plupart des fragments les autothèques et une grande partie de bithèques s'ouvrent sur une face seulement. Ces faits indiquent que les rameaux du rhabdosome étaient disposés, selon toute probabilité, à peu près dans un plan, probablement en éventail. Les rameaux s'unissaient d'une façon assez irrégulière, soit au moyen de thèques, surtout de bithèques, qui passaient d'un rameau à l'autre, séparément ou par groupes de deux, soit en se soudant et se fusionnant complètement. De vrais dissépiments n'ont pas été observés. La surface des rameaux présente en général un relief assez accidenté, à cause des saillies que font les tubes autothécaux flexueux et les quilles dont il sera question plus loin.

Dans son ensemble le rhabdosome devait avoir la forme d'un réseau à mailles irrégulières, analogue à celui de *Dictyonema*, avec cette différence cependant que les dissépiments étaient remplacés par les tubes bithécaux.

Les apertures des autothèques sont disposées en général sur une face seulement, mais de temps en temps s'observent aussi des thèques isolées qui s'ouvrent latéralement. Dans leur distribution le long du rameau il n'y a parfois aucune régularité et leur nombre sur une étendue déterminée du rameau est fort variable. En général cependant il y a une tendance nette à réaliser une disposition en deux rangées et alors les autothèques alternent plus ou moins d'une rangée à l'autre. La partie terminale des autothèques est presque sans exception isolée du rameau. Souvent, surtout près du



Fig. 47.

*Tubidendrum bulmani* n. sp. (No. M. 46)  $\times$  env. 28. Holotype vu en trois positions (voir aussi pl. XXI, fig. 1—34).

sommet du rameau, la partie libre de l'autothèque est très longue (jusqu'à  $650\ \mu$ ); elle est alors assez fortement recourbée. Mais les cas ne sont pas rares où la partie libre est courte, faisant parfois à peine saillie au-dessus de la surface du rameau. La forme et l'épaisseur de la partie libre des autothèques présentent des variations très étendues (texte: fig. 51). En général leur section transversale est subelliptique, à grand diamètre dorso-ventral, mais parfois elle est à peu près circulaire. Le grand diamètre oscille entre  $200$  et  $300\ \mu$  et le petit entre  $150$  et  $200\ \mu$ . Les autothèques normalement développées ont leur partie terminale cylindrique, mais les arrêts d'accroissement la font modifier souvent, de sorte que parfois elle s'élargit vers l'aperture ou, plus rarement, s'y rétrécit. La lèvre dorsale est tantôt bien marquée, semi-circulaire, mais plus

souvent elle n'est que légèrement convexe et parfois droite, non individualisée. Les lèvres latérales sont d'autant plus concaves que la lèvre dorsale est plus développée. La languette a en général la forme d'une langue, à extrémité plus ou moins obtuse; elle est placée dans le prolongement de la paroi ventrale ou légèrement infléchie vers le bas. Normalement elle n'est pas plus longue que large à sa base, mais dans certains exemplaires, appartenant peut être à une variété, elle est très élargie (jusqu'à  $750\mu$

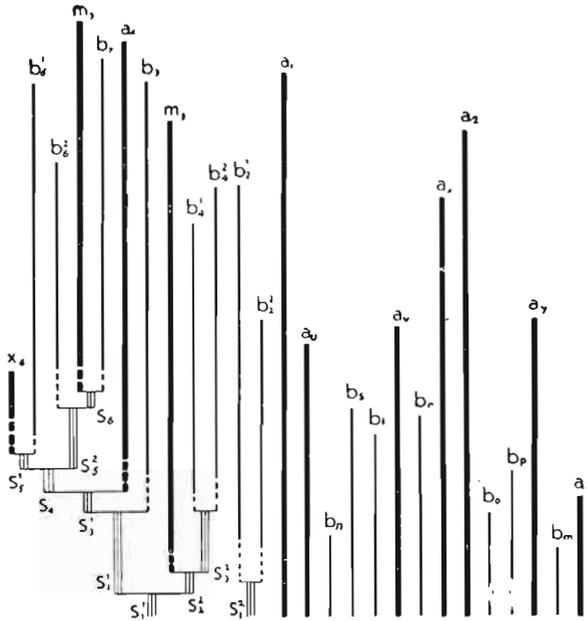


Fig. 48.

Diagramme de la composition thécale et des relations mutuelles des thèques de l'holotype de *Tubidendrum bulmani* n. sp. de la fig. 47, en commençant par la coupe No. 150. Les lignes triples correspondent aux stolothèques, les grosses aux autothèques, les minces aux bithèques et les discontinues aux stolons.  $\times 25$ .

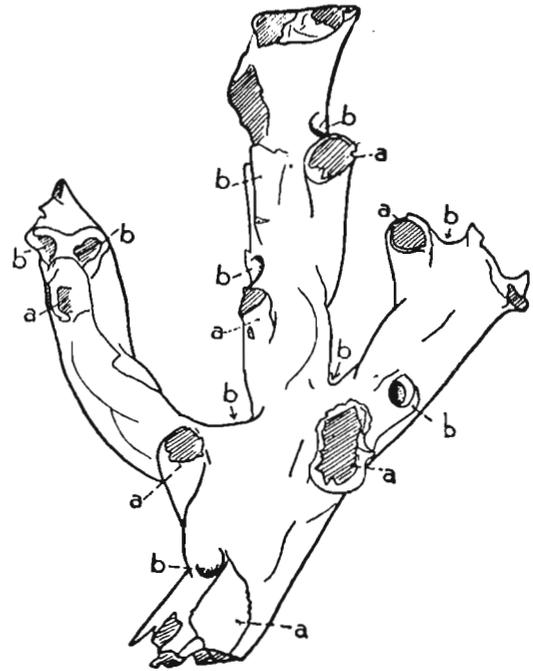


Fig. 49.

*Tubidendrum bulmani* n. sp. (No. 168)  $\times 25$ .  
Fragment d'une branche trifurquée vue par la face aperturale.

dans l'échantillon de la fig. 51, F'). Les parois des autothèques, minces dans leur partie cachée à l'intérieur du rameau, sont épaisses dans leur partie libre; leur épaisseur moyenne est d'environ  $25\mu$ , mais peut atteindre le double de ce chiffre près de l'aperture, dans les thèques âgées, à cause d'un épaissement secondaire dû au dépôt des couches corticales.

La particularité la plus étrange des autothèques de cette espèce consiste dans l'enroulement en spirale hélicoïdale de leur partie moyenne (texte: fig. 50, A, B et C). Cet enroulement se produit tantôt dans le sens de l'aiguille d'une montre, tantôt dans le sens inverse, dans les limites d'un même rameau (voir par ex. pl. XX, fig. 5). Le nombre total de tours n'a pas pu être établi, mais comme dans certaines thèques à partie hélicoïdale incomplète on en compte jusqu'à 7, il est probable qu'il en pouvait avoir plus encore. Dans une autothèque mesurée dans ses diverses parties ( $a_1$  dans l'échantillon coupé de la pl. XXI) le stolon a une longueur de  $175\mu$ , la partie initiale non enrou-

lée 1315  $\mu$ , la partie enroulée, mesurée suivant l'axe de la spire, 620  $\mu$  et la partie terminale, non enroulée, 250  $\mu$ . Dans la partie hélicoïdale il existe au centre un axe ou columelle, tout-à-fait analogue à celle d'une coquille de Gastropode. Cette columelle est tantôt droite, tantôt courbée. Le diamètre de la thèque est à peu près deux fois plus grand dans sa partie enroulée que dans ses parties non enroulées. Dans les parties terminales des rameaux, à cortex mince, les sutures entre les tours spiraux successifs sont souvent bien distinctes à la surface. Dans les parties vieilles, couvertes de plusieurs couches corticales, rien ne traduit à la surface la structure hélicoïdale. Ce type si particulier de l'autothèque mérite d'être distingué sous un nom spécial, on peut l'appeler *l'hélicothèque*.

Une autre particularité de *Tubidendrum bulmani* consiste dans un certain dimorphisme des autothèques. En outre des autothèques à partie terminale normale, il en existent d'autres, que j'appellerai *microthèques*, qui se distinguent par un fort rétrécissement de leur partie terminale (pl. XIX, fig. 1 et 4, m). Le diamètre de leur partie libre est environ trois fois plus petit que celui d'une autothèque normale (texte: fig. 50, E et pl. XIX, fig. 1 et 4). Leur aperture est aussi différente. Le plan de l'aperture est orienté toujours très obliquement par rapport à l'axe de la thèque et la languette n'est pas délimitée

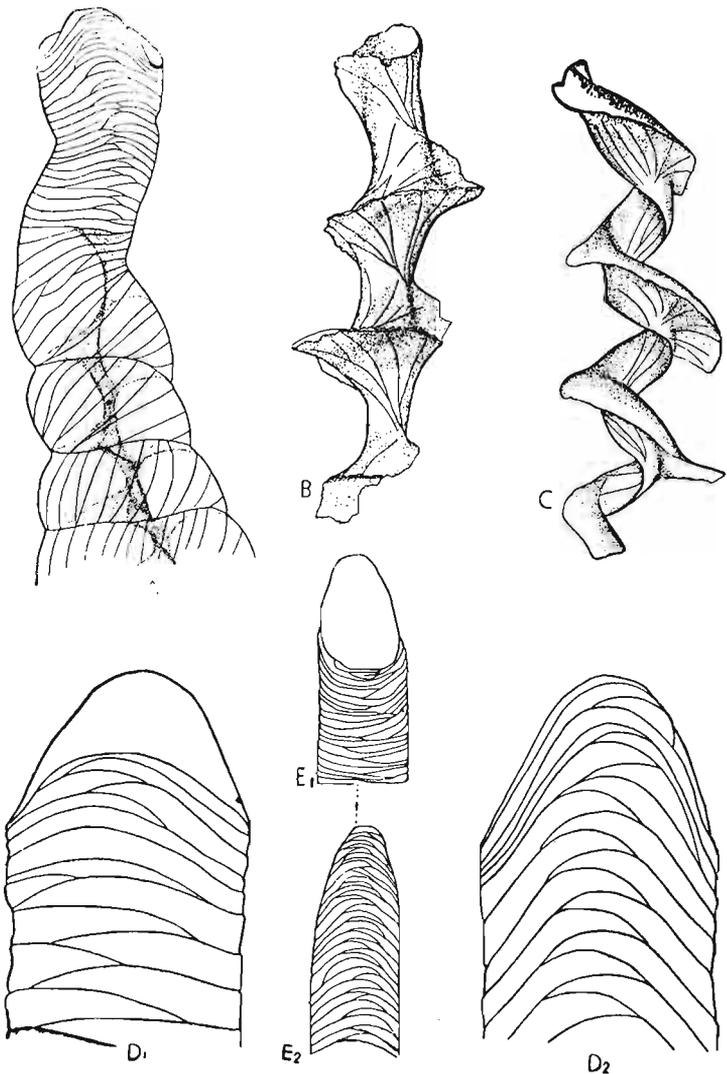


Fig. 50.

*Tubidendrum bulmani* n. sp. A (No. 169) une autothèque vue par transparence du côté ventral et montrant la structure de la partie hélicoïdale. B et C (No. 170 a—b) deux columelles extraites des autothèques et montrant une conformation différente. D<sub>1</sub> et D<sub>2</sub> (No. 154) partie terminale d'une autothèque vue par les faces dorsale et ventrale. E<sub>1</sub> et E<sub>2</sub> (No. 160) partie terminale d'une microthèque vue par les faces dorsale et ventrale. Fig. A  $\times 60$ , toutes les autres  $\times 135$ .

des lèvres latérales. La longueur de leur partie libre varie beaucoup: atteignant jusqu'à 500  $\mu$  dans certains cas, elle descend à moitié de ce chiffre dans d'autres. Les microthèques n'ont été observées qu'au sommet et près du sommet des terminaisons des rameaux, mais leur présence n'y est pas constante. Dans ses autres caractères les

microthèques ne se distinguent presque pas des autothèques normales, si ce n'est que leur partie libre a une orientation différente, ayant sa face ventrale tournée vers le rameau et non vers l'extérieur, comme c'est la règle dans les autothèques normales. Les microthèques sont comme les autothèques normales enroulées en hélice dans leur partie moyenne.

Les dimensions approximatives (en microns) de différentes parties de deux autothèques ( $a_1$  et  $a_4$ ) et de deux microthèques ( $m_3$  et  $m_7$ ), mesurées dans la série de coupes de l'holotype, sont données ci-dessous:

thèque	stolon	partie inf.	partie enroulée	partie terminale	longueur totale de la thèque sans stolon
$a_4$	174	1314	618	250	2182
$m_3$	96	1410	678	180	2268
$m_7$	126	1266	420	126	1812
$a_1$	?	966	990	930	2886

Ces chiffres montrent que les relations en question sont essentiellement variables: tandis que dans  $a_1$  les trois parties de la thèque ont un développement à peu près égal, dans  $a_4$ ,  $m_3$  et  $m_7$  la partie inférieure est plus longue que les deux autres réunies et la partie terminale n'y atteint que 7 à 12% de la longueur totale. Parfois, comme c'est le cas de  $a_1$ , la longueur de la thèque (y compris le stolon) est égale à presque quatre fois l'espacement thécal moyen.

Les *bithèques* sont très variables quant à leur aspect, dimensions, position par rapport aux autothèques et répartition de leurs apertures à la surface du rameau. Leur ouverture est tantôt semi-circulaire, tantôt et plus fréquemment subcirculaire. Parfois, dans les exemplaires épaissis, l'ouverture est entourée d'une lèvre continue. Le diamètre de l'ouverture varie beaucoup, souvent dans les limites du rameau, le plus petit observé était de 100  $\mu$  et le plus grand de 200  $\mu$ . Quoique on remarque une tendance assez générale des bithèques à s'ouvrir dans les aisselles constituées par les parties libres des autothèques avec le rameau, on trouve leurs apertures disséminées un peu partout, parfois même sur le dos du rameau. Leur distribution est parfois tout-à-fait irrégulière: très rares en certaines parties des rameaux, elles se concentrent excessivement en d'autres. Souvent la bithèque qui a pris origine dans un rameau passe au rameau voisin, s'y accole avec sa partie aperturale, de sorte que son ouverture est située sur un rameau différent de celui de son origine. De cette façon les bithèques jouent souvent le rôle de dissépiments qui n'existent pas dans cette forme. Ces «pseudodissépiments» peuvent être formés également par les autothèques ou par des faisceaux entiers de thèques passant d'un rameau à l'autre. Chaque bithèque est pourvue d'un stolon, dont la longueur oscille du simple au triple dans les limites d'un rameau, comme le montre les chiffres du tableau ci-dessous, où sont donnés les résultats des mesures d'une série

Fig. 51.

*Tubidendrum bulmani* n. sp. A—E (Nos. 160 et 155—159). Cinq autothèques vues chacune de profil, par la face dorsale et par l'ouverture illustrant la grande variabilité de cette thèque. F et G (Nos. 167 et 161) deux autothèques de calibre exceptionnellement grand. H (No. 152) microthèque de l'échantillon de la pl. XIX, fig. 4 vue de profil et par la face dorsale. I (No. 156) microthèque de l'échantillon de la pl. XIX, fig. 1 vue de profil et par la face dorsale. Fig. A—H  $\times 60$ , fig. H et I  $\times 135$ .

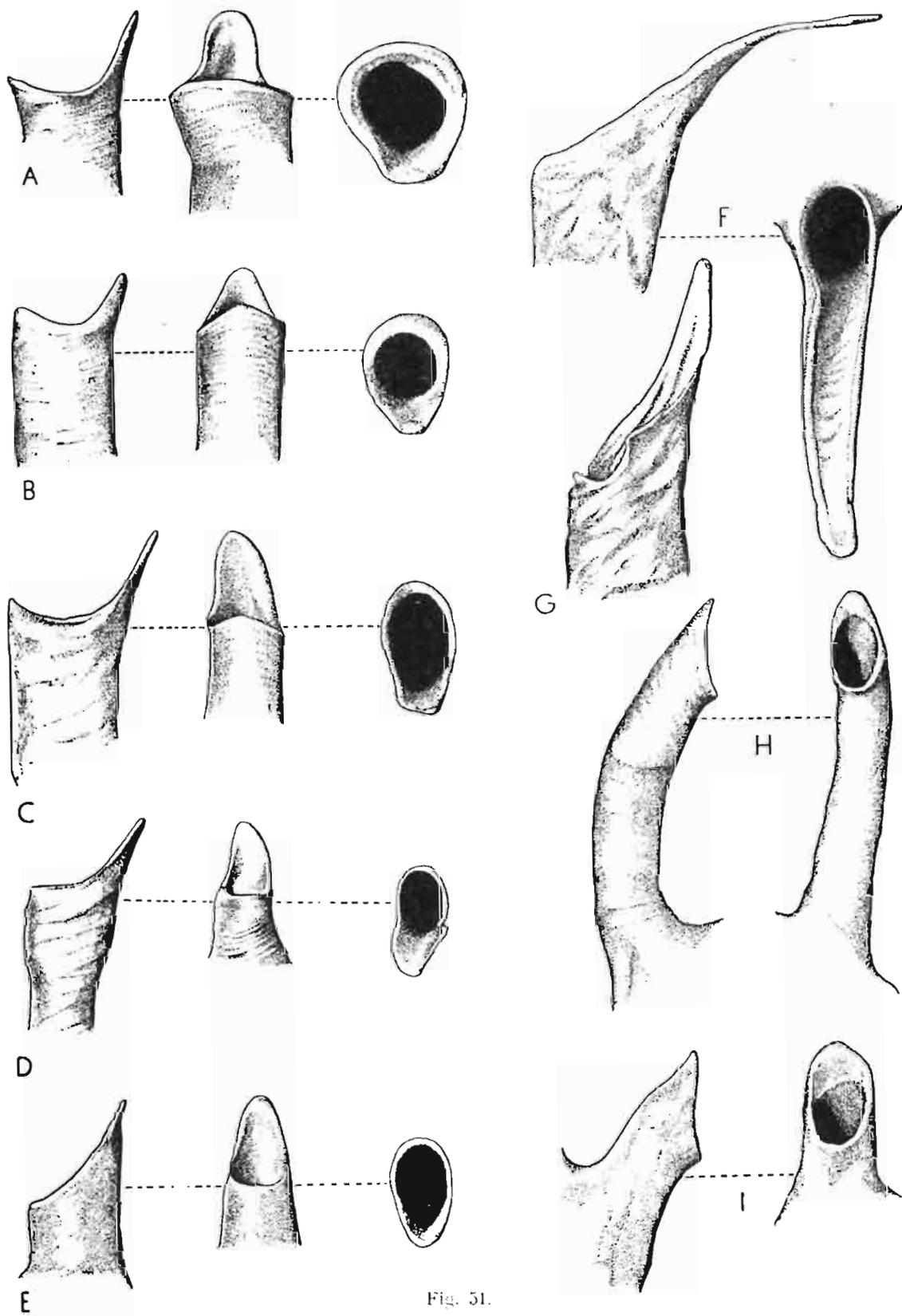


Fig. 51.

de bithèques dans deux échantillons coupés (Nos. M. 36 et M. 37)<sup>1</sup>. On y voit aussi que la longueur des bithèques peut présenter des variations très grandes, quoique elles semblent être beaucoup moindres dans les limites d'un seul rameau que d'un rameau à l'autre. On peut dire d'une manière générale, qu'en moyenne la longueur des bithèques oscille dans les mêmes limites que celle des autothèques. Entre les thèques à développement normal s'observent parfois des thèques très courtes, comme avortées. Ainsi dans l'échantillon de la pl. XXII l'autothèque  $a_4$ , ayant un stolon assez long (204  $\mu$ ), est elle-même excessivement courte, n'atteignant que 234  $\mu$ , c'est-à-dire 1/9 environ d'une autothèque normale. En outre cette thèque est complètement dépourvue de la partie hélicoïdale. Dans l'échantillon de la pl. XXI la thèque désignée  $x_6$ , pourvue d'un stolon de 162  $\mu$  de longueur, n'atteint dans sa partie thécale que 186  $\mu$ . Cette thèque est irrégulièrement enroulée et peut par conséquent correspondre à une autothèque avortée, mais son aperture est du type d'une bithèque.

Échantillon	bithèque	stolon	thèque	longueur totale
No. 36 (pl. XXI)	$b_2$	216	1851	2070
	$b_3$	162	1224	1386
	$b_3$	180	2070	2250
	$b_4$	84	2154	2238
	$b_4$	156	1554	1710
	$b_6$	72	1866	1938
	$b_7$	132	1620	1752
No. 37 (pl. XXII)	$b_3$	216	576	792
	$b_4$	132	666	798
	$b_4$	312	?	?

Le système stolonial est très développé et les stolons se distinguent en général par leur parois épaisses, fortement pigmentées, souvent opaques même en coupes de 5—6  $\mu$  d'épaisseur. On en peut distinguer trois catégories: ceux des autothèques (et microthèques), ceux des bithèques et ceux des stolothèques. Leur longueur varie dans chaque catégorie dans de larges limites, sans qu'il soit possible d'établir quoi que ce soit de caractéristique pour une catégorie donnée. Dans les divisions des stolons et dans la production de trois catégories de thèques il n'y a non plus de régularité. Les divisions du stolon s'opèrent à des intervalles variables et consistent en bifurcations. Les deux thèques produites lors d'une bifurcation peuvent appartenir à des catégories quelconques, quoique l'association de deux autothèques ne se présente pas. Si aucune de deux thèques n'est une stolothèque le stolon s'achève. Le stolon de chaque catégorie de thèques est inclus, plus ou moins tôt après son apparition, dans un tube thécal propre, plus ou moins nettement délimité, mais rempli le plus souvent, surtout dans la partie inférieure des rameaux, de subtils dépôts endothécaux. Dans ce tube, qui correspond à la stolothèque, le stolon est situé tantôt près du centre, tantôt plus ou moins excentriquement. Dans le cas des autothèques et des bithèques leur sto-

<sup>1</sup> Ces chiffres ne sont pas très exacts, car 1° il est impossible de fixer la limite entre le stolon et la thèque proprement dite, le passage de l'un à l'autre étant le plus souvent graduel, et 2° le parcours du stolon et des thèques est supposé rectiligne, ce qui n'est jamais réalisé.

lon s'élargit en entonnoir vers son sommet, ses parois d'abord très épaisses s'amincissent progressivement et s'unissent aux parois du tube qui devient alors une thèque. Souvent la bifurcation du stolon donne deux nouveaux stolons et si ce phénomène se répète le rameau peut contenir tout un faisceau de stolons appartenant à différentes générations. La bifurcation du rameau n'est pas fonction directe de la bifurcation stolonale, comme c'est le cas des *Dendroidea*, elle semble se produire au moment quand le rameau est trop chargé de thèques. C'est alors que les thèques et les stolons se répartissent entre deux faisceaux qui se séparent, formant deux rameaux.

Aucune apertures de la stolothèque n'a été observée dans les terminaisons intactes des rameaux étudiés. Cela peut s'expliquer en admettant que ces échantillons correspondaient à des terminaisons des rameaux dans lesquels le pouvoir de bourgeonnement des stolons s'est épuisé et qui ont achevé par conséquent leur accroissement en longueur.

Une particularité de cette forme, non observée ailleurs, consiste dans la présence à la surface des rameaux des épaississements ou *quilles* (pl. XIX, fig. 7 et pl. XX, fig. 5). Ce sont des bourrelets plus ou moins saillants, de section transversale semi-circulaire ou semi-elliptique, pleins, parcourant les rameaux dans le sens de leur longueur. Les quilles se présentent aussi bien à la face aperturifère qu'à la face opposée des rameaux en nombre de une ou deux par rameau. Cependant la plupart des rameaux en sont dépourvus. Elles font toujours défaut sur les parties terminales des rameaux, ce qui indique qu'il y s'agit des formations qui apparaissent après que le rameau ait acquis un certain développement. Comme les rameaux à quille ne se distinguent en rien d'essentiel de ceux sans quille, il est impossible d'y voir des fragments appartenant à deux espèces différentes. Il est probable que dans un même rhabdosome les quilles se formaient sur certains rameaux et faisaient défaut sur d'autres, peut être suivant les nécessités mécaniques.

**Rapports et différences.** — Un Graptolithe qui par sa structure thécale ainsi que par l'aspect de son rhabdosome pourrait être comparé à *Tubidendrum bulmani* est celui que WIMAN a décrit sous le nom de *Desmograptus formosus* WIMAN (67, p. 361, pl. 11, fig. 5 et pl. 14, fig. 1—31; 69, p. 188, pl. 8, fig. 21). Dans le rhabdosome de cette forme suédoise ce sont aussi les thèques qui jouent le rôle de dissépinements, les parties libres des autothèques sont tantôt courtes, tantôt très longues et les rameaux sont aussi composés de faisceaux de thèques très nombreuses. Mais suivant la description et les figures données par WIMAN, le bourgeonnement des thèques sur les stolons s'y produirait par triades, comme chez les *Dendroidea*. Il est probable donc qu'il y s'agit d'un représentant de ce dernier ordre ayant une structure des rameaux différente de celle qui caractérise ses représentants typiques.

Le même type du rhabdosome se présente chez *Koremagraptus onniensis* BULMAN (9), dont les autothèques sont également tuboïdes. Mais sans connaître exactement la structure des rameaux de cette forme il est impossible de dire quoi que ce soit de certain sur son rapport avec *Tubidendrum*<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Depuis que ces lignes furent écrites O. M. B. BULMAN a donné une analyse très approfondie de la structure de *Coremagraptus* (BULMAN, O. M. B. A Monograph of the Caradoc (Baclatchie) Graptolites from Limestones in Laggan Burn, Ayrshire. Part I. — Palaeontographical Society, 1944). Il résulte de cette étude que les thèques de la forme en question bourgeonnent par triades et qu'il y s'agit par conséquent d'un représentant des *Dendroidea*.

Tuboidea? *incertae sedis*

## Échantillon No. 171

(Texte: fig. 52; pl. XVIII, fig. 9)

**Description.** — Cet échantillon présente une structure très particulière. C'est une autothèque isolée, tuboïde, ayant à peu près les caractères externes de *Idiotubus rectus* n. sp. Elle mesure 1465  $\mu$  de longueur sur 200  $\mu$  d'épaisseur moyenne, étant un peu fle-

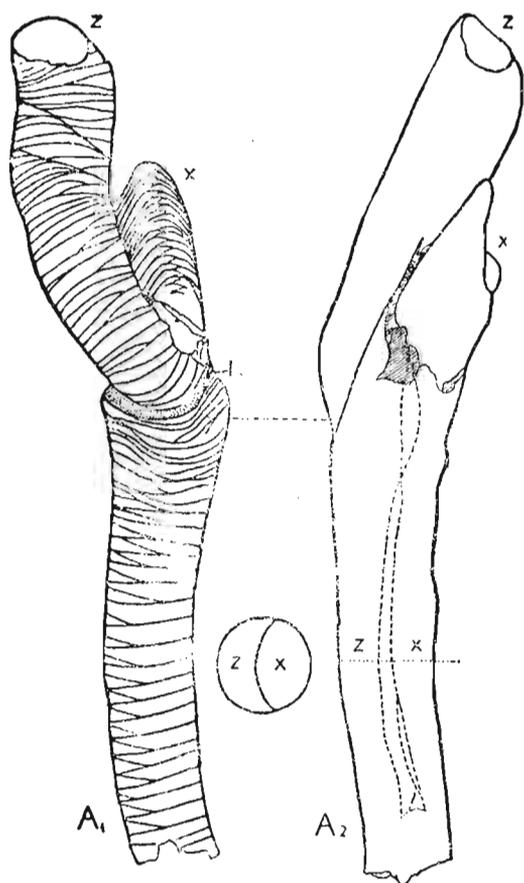


Fig. 52.

Échantillon No. 171  $\times 60$  (voir pl. XVIII, fig. 9), vu en deux positions: A<sub>1</sub> avec les fusellus, A<sub>2</sub> avec la trace de la cloison interne, entre les deux la coupe transversale au niveau marqué par la ligne pointillée.

x thèque plus ancienne, z thèque plus récente, *lv* position de la lèvre ventrale de la thèque x avant le bourgeonnement de la thèque z.

xueuse, à section transversale subcirculaire. Sa languette est droite, subtriangulaire, courte, à extrémité arrondie. La lèvre dorsale n'est pas individualisée. A une hauteur de 930  $\mu$  de la base la thèque présente un léger évasement, suivi d'un épaissement causé par un arrêt d'accroissement. Ensuite il se produit à droite un rétrécissement du péristome et à cet endroit du péristome de cette thèque (x) bourgeonne une seconde thèque (z), tuboïde aussi, à peu près de même diamètre que la thèque x. La thèque x continue à s'accroître à peu près dans sa direction primitive et la paroi dorsale de son tronçon supérieur se trouve dans la continuation directe de la même paroi du tronçon inférieur. Par contre la paroi ventrale est interrompue par la base de la thèque nouvelle (z); elle se reforme cependant, à peu près dans sa direction primitive, au-dessus de cette base. La thèque z, un peu tordue, suit le tronçon supérieur de la thèque x, se soudant à lui le long de sa paroi droite. Tandis que les fusellus de la thèque x ont une disposition régulière, à l'exception de la partie voisine de la base de la thèque z, cette dernière thèque est composée de fusellus sans orientation régulière et présente quelques lignes obliques d'arrêt, suivies de changement d'orientation des fusellus. Le péristome de cette thèque est arrondi, sans languette. Le tronçon supérieur de la thèque x se compose des fusellus orientés à peu près de la même façon que dans son tronçon inférieur, mais beaucoup plus serrés.

L'étude de cet échantillon en lumière transmise fait constater que dans le tronçon inférieur de la thèque x existe, dans toute sa longueur, une cloison longitudinale qui la divise en deux compartiments. Cette cloison est orientée en moyenne presque pa-

rallèlement au plan de symétrie. Le compartiment situé du côté gauche et un peu dorsalement se continue dans la thèque  $x$  et celui, plus étroit, qui est situé du côté opposé, correspond à la thèque  $z$ .

**Observations.** — L'interprétation de cette structure, si particulière, est embarrassante. Si l'échantillon appartient effectivement aux Tuboidea, comme il le semble, sa structure doit correspondre à un cas anormal, tératologique. La cloison interne a dû se former dans la thèque  $x$  après que celle-ci a atteint le niveau où apparaît à l'extérieur la thèque  $z$ , car cette cloison n'affecte en rien le parcours normal des fusellus dans le tronçon inférieur. Elle a dû être sécrétée par le zoïde qui a construit la thèque  $z$ . Mais le zoïde de la thèque  $x$  n'a pas été éliminé par celui de la thèque  $z$ , car après l'apparition de ce dernier à l'extérieur, probablement par son péristome, il a sécrété encore le tronçon supérieur de la thèque  $x$ . Le bourgeonnement de l'individu  $z$  s'est produit probablement encore dans la partie thécorrhizale de la thèque  $z$ .

### Échantillon No. 172

(Texte: fig. 53; pl. XVIII, fig. 10)

**Description.** — Échantillon fragmentaire à structure aberrante, ne permettant de le classer dans aucun groupe connu. Il se compose de deux thèques subconiques, à section subcirculaire, dont une ( $z$ ) bourgeonne de l'autre ( $x$ ). La thèque  $x$ , la plus ancienne, a la forme d'un cône légèrement courbé, de  $410\ \mu$  de longueur, environ deux fois plus large dans sa partie supérieure qu'à sa base. La partie initiale et le péristome ne sont pas conservés. La thèque plus récente ( $z$ ) bourgeonne de la plus ancienne vers le milieu de sa longueur. Elle reste libre de son côté convexe dans toute sa longueur, formant avec la thèque  $x$  un angle d'environ  $35^\circ$  et atteignant  $825\ \mu$  de longueur. Son péristome n'est pas conservé. Son diamètre est d'environ  $47\ \mu$  au point du bourgeonnement et d'environ  $100\ \mu$  à l'extrémité distale.

La décoloration de l'échantillon, primitivement brunâtre foncé, à peine translucide, l'a rendu tout-à-fait transparent, jaune clair, et a permis d'étudier son intérieur. La thèque  $z$  sort de la thèque  $x$  par un porus circulaire, coupant net les lignes fusellaires de sa paroi. Cette thèque  $z$  se continue, conservant à peu près le même diamètre, à l'intérieur de la thèque  $x$  jusqu'à son extrémité inférieure. A l'intérieur de la thèque  $x$  se trouve, en outre de la thèque  $z$ , un autre tube ( $y$ ), à parois très minces, assez étroit en bas, s'élargissant rapidement et se furetant vers le haut; son extrémité supérieure est cassée.

La surface des thèques est lisse et les lignes fusellaires sont très minces. Les fusellus, dont l'espacement est très variable, semblent avoir la forme d'anneaux complets, à une seule suture oblique, comme dans le genre

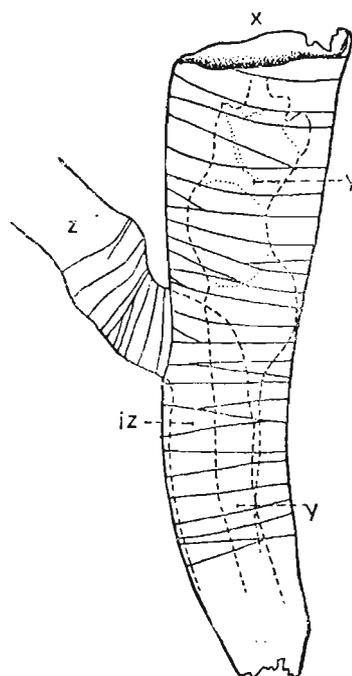


Fig. 53.

Échantillon No 172 (voir pl. XXIV, fig. 1)  $\times 180$ . Vue partielle montrant la structure fusellaire et le parcours des tubes internes.

$x$  thèque plus ancienne,  $z$  thèque plus récente,  $iz$  partie interne de la thèque  $z$ ,  $y$  tube stolonal(?).

*Conitubus*. Les sutures obliques sont distribuées irrégulièrement, n'arrivant pas à constituer une suture en zigzag.

**Observations.** — L'interprétation de la structure décrite est très difficile. La grande minceur des parois de l'échantillon indique qu'on y a à faire, selon toute probabilité, à la partie initiale d'un jeune rhabdosome. La présence dans la thèque  $x$  d'un porus ferait considérer celle-ci comme une sicula. Mais elle n'est pas différenciée en prosicula et métasicula, si toutefois ce n'était pas son extrémité cassée qui correspondait à la prosicula. D'autre part, la thèque  $z$  pourrait être considérée comme homologue d'une stolothèque siculaire ( $s_0$ ) d'un rhabdosome dendroïde. Mais cette dernière reste toujours adhérente à la paroi de la sicula, tandis que la thèque  $z$  est libre dès son origine. Reste aussi énigmatique le tube stolonial  $y$ . Rien de pareil ne s'observe dans une sicula dendroïde, où le stolon se trouve à l'intérieur d'une stolothèque et sort avec elle par le porus.

Il faut donc conclure que la structure fusellaire des thèques en question et leurs relations réciproques sont foncièrement différentes de ce qui s'observe dans les *Dendroidea* s. str. Il est peu probable aussi qu'il y puisse s'agir d'un représentant des *Tuboidea*. On y a peut être affaire à une forme représentant un groupe à part. Le fait que les fusellus sont, selon toute probabilité, annulaires et qu'il n'y a pas de suture en zigzag rapproche cette forme du genre *Conitubus* n. gen., dont l'attribution aux *Tuboidea* n'est que provisoire.

## Ordre CAMAROIDEA n. ordo

### CONSIDÉRATIONS MORPHOLOGIQUES ET TAXONOMIQUES

Les formes réunies dans cet ordre sont toutes nouvelles, spécifiquement aussi bien que génériquement. Malgré les très grandes variations morphologiques, les différents types des *Camaroidea* sont liés assez étroitement entre eux et certains traits importants de structure leur sont communs à tous. Comparés aux autres *Graptolithes*, il se rapprochent surtout des *Tuboidea* et c'est de la structure de ces derniers qu'il est le plus facile de faire dériver leur structure.

Les *Camaroidea* forment, comme les *Idiotubidae* parmi les *Tuboidea*, des colonies encroûtantes. Dans certains d'entre eux il est aisé de distinguer, comme dans les *Tuboidea*, les trois éléments constitutifs de la colonie: autothèques, bithèques et stolothèques. Dans d'autres les bithèques font entièrement défaut et les stolothèques sont à peine distinctes. L'élément le plus caractéristique de la colonie camaroïde est l'*autothèque*. Celle-ci se compose, comme l'*autothèque* des *Tuboidea*, de deux parties: une rampante et une dressée, libre (pl. XXIV). Mais ici ces deux parties sont beaucoup plus individualisées. Le diamètre de la partie rampante est en général sensiblement supérieur au diamètre de la partie libre, de sorte qu'elle affecte la forme d'une chambre ou vésicule plus ou moins spacieuse, le plus souvent subellipsoïdale, à laquelle j'applique le nom de *camara*. Par contre la partie libre a le plus souvent la même forme tuboïde comme dans le cas des *Tuboidea*; je la distingue sous le nom de *collum*. Le collum est placé en général près d'une des extrémités de la camara. Dans certaines formes la camara présente une section semi-circulaire, sa paroi inférieure étant aplatie et fixée directement au support; dans d'autres sa section est arrondie, car

entre la paroi inférieure et le support s'intercale un tissu extracamaraal. La paroi supérieure de la camara présente une structure fusellaire, tandis que l'inférieure est anhiste. Il y a donc sous ce rapport une concordance complète avec ce qui a lieu chez les Tuboidea et on est pleinement autorisé à considérer ici la paroi supérieure de la camara comme la ventrale et l'inférieure comme la dorsale.

Le *collum* est l'équivalent morphologique de la partie libre de l'autothèque des Tuboidea. Dans deux genres, *Graptocamara* et *Tubicamara* (pl. XXX), qui correspondent à des formes aberrantes du groupe, le péristome du collum est pourvu d'une languette. Celle-ci est placée sur la paroi du collum qui se trouve dans la continuation de la paroi supérieure ou ventrale de la camara. Elle doit donc être homologue à la languette ventrale des Tuboidea et d'autres Graptolithes. Cependant dans la plupart des Camaroidea le péristome semble avoir eu une conformation différente. Il est en effet tout-à-fait frappant qu'en dehors de deux genres cités plus haut, dont le péristome est pourvu de languette, aucune autre forme, malgré le nombre considérable d'individus examinés, à l'exception d'une, *Cysticamara accollis* n. sp., qui est dépourvue de collum, ne présente pas le péristome intact. Ce phénomène est lié sans doute à la nature même du péristome. On observe notamment que la paroi du collum de toutes ces formes s'amincit considérablement vers son extrémité libre et s'y termine par un rebord irrégulièrement déchiqueté. Il est donc tout-à-fait probable que le bord péristomal ne s'est jamais conservé précisément à cause de son extrême ténuité et qu'il devait y avoir un passage progressif de la paroi chitineuse à la peau souple du zoïde. D'autre part, l'examen du parcours des fusellus dans les parois du collum dans différentes formes, près de son extrémité, ne révèle dans ceux-ci aucune tendance à former la languette. Chez *Cysticamara accollis*, où le collum fait défaut, l'aperture, placée directement sur la paroi supérieure de la camara, s'est conservée en général intacte. Or, elle y est régulièrement arrondie, entourée en général d'un rebord épaissi, sans aucune trace de languette. Il me semble donc que tous ces faits autorisent à conclure que chez la plupart des Camaroidea l'aperture consistait en un orifice arrondi, sans lèvres différenciées.

Les *bithèques* n'ont été observées que dans certaines espèces, groupées dans le genre *Bithecocamara*. Elles y ont tout-à-fait le même aspect que les bithèques des Tuboidea. Leur distribution est très inégale: très nombreuses sur certains fragments de colonies, elles peuvent faire entièrement défaut sur d'autres de la même espèce. Elles ne s'élèvent jamais au-dessus de la surface de la colonie. Dans leur ensemble les bithèques s'étendent par dessus les camaras.

Il est tout-à-fait probable que tous les Camaroidea étaient pourvus de *stolons*, quoique ceux-ci n'ont pu être étudiés avec quelques détails que dans certaines formes seulement. Il y en a deux types de structure assez différente, qui semblent représenter le deux degrés extrêmes de différenciation. Dans un type, qui se présente par ex. chez *Bithecocamara gladiator* n. sp. (pl. XXV et XXVI) et que je considère comme le plus primitif, le stolon présente à peu près les mêmes caractères que celui des Tuboidea. C'est un tube de 35—40  $\mu$  de diamètre, inclus dans un autre de diamètre trois à quatre fois plus grand, qui correspond évidemment à la *stolothèque*. Le stolon se multiplie par bifurcation, accompagnée d'une division de la stolothèque qui le renferme en deux stolothèques filles. Les stolothèques s'étendent ensemble avec les bithèques par dessus les camaras, y formant un enchevêtrement analogue à celui de la thécorrhize des Tuboidea. Quoique les stades de bourgeonnement des autothèques et

des bithèques n'ont pas été observés, il a été possible du moins d'étudier la connexion entre les stolons et les autothèques. Ces dernières se rattachent au stolon par l'extrémité postérieure de leurs camaras (texte: fig. 54, F). Cette extrémité est souvent plus ou moins élargie formant une sorte de traîne et sa cavité est séparée de la cavité de la camara par quelques cloisons transversales. De la sorte la cavité du stolon ne communique pas avec celle de la camara, elle est du reste plus ou moins remplie de dépôts granuleux, irrégulièrement distribués. Ces dépôts secondaires sont particulièrement concentrés au point de la connexion du stolon avec l'extrémité élargie de la camara. La connexion des bithèques avec les stolons n'a pas été observée, mais il n'y a aucune raison de douter de son existence.

Le second type de stolon, étudié chez *Cysticamara accollis* n. sp. (pl. XXIX), est assez différent du premier et reste en relation avec une structure différente de la colonie. Dans cette forme les bithèques sont entièrement défaut. Il n'y a non plus de stolothèques individualisées. A l'extérieur des camaras, au-dessus et entre elles, existe un abondant tissu extracamaral, à structure fusellaire. Au milieu de ce tissu s'étendent, distribuées d'une façon irrégulière, des stolons. Ceux-ci consistent en cordons pleins de 25—50  $\mu$  de diamètre. En coupes transversales du stolon on peut distinguer le plus souvent une membrane externe noire et un remplissage consistant en un tissu moins dense, translucide, contenant parfois des couches concentriques noires (pl. III, fig. 5). Il se peut donc que ce stolon consistait primitivement en un tube creux, sa cavité ayant été remplie ensuite par des dépôts chitineux secondaires. Dans certaines sections on peut observer encore, au centre du stolon, une trace du canal primitif. Les bandes fusellaires du tissu extracamaral avoisinant le cordon stolonal se disposent plus ou moins nettement autour de celui-ci, lui constituant une sorte de gaine. Ce sont là peut être les vestiges des stolothèques très modifiées. Le stolon se rattache à la paroi postérieure de chaque camara et se multiplie par bifurcation. En outre de ces stolons autothécaux on en observe d'autres qui, après s'être séparés du stolon maternel et avoir atteint une certaine longueur, s'amincissent et se perdent progressivement dans le tissu extracamaral (pl. XXIX, s.). Étant donnée l'absence complète chez *Cysticamara accollis* de bithèques — bien développées cependant chez *Bithecocamara gladiator*, il n'est pas impossible que ces stolons stériles représentent les derniers vestiges de bithèques atrophiées.

Chez les Camaroides il n'est pas aussi facile de faire la distinction entre le tissu fusellaire et le cortical, comme dans d'autres groupes de Graptolithes. Ainsi chez *Cysticamara accollis* le tissu extracamaral (pl. III, fig. 4), abondamment développé, comparable par sa position par rapport aux autothèques au tissu cortical, présente une structure fusellaire bien nette. En outre ce tissu semble être l'homologue des stolothèques de *Bithecocamara gladiator*, à cause de son intime liaison avec les stolons. Le vrai tissu cortical, comme celui qui revêt en minces couches compactes et parallèles la surface du rhabdosome d'autres Graptolithes, n'existe pas chez *Cysticamara accollis*. Chez *Cysticamara? embryoniformis* et *Cysticamara? bicollis* un semblable tissu extracamaral paraît remplacer également le tissu cortical. Chez *Bithecocamara gladiator* (pl. XXVI, fig. 8 et 9), d'autre part, chez laquelle à l'extérieur des camaras au lieu d'un tissu extracamaral existe un enchevêtrement des tubes stolothécaux, il se produit certainement un épaississement secondaire des parois des thèques, en particulier des camaras et des collums. Sur ces derniers les couches corticales compactes, noires se détachent nettement de la paroi fusellaire primitive qu'elles

enveloppent. On peut dire la même chose de *Bithecomamara vermicollis* (pl. III, fig. 1 et 2). Le plus grand développement du tissu cortical typique s'observe chez *Tubicomamara coriacea* n. sp. (pl. XXX), chez laquelle les parois primitives des camaras et des collums sont recouvertes d'une grande épaisseur de couches parallèles, compactes, qui s'étendent à la manière d'une écorce à la surface de toute la colonie.

Dans les sections d'un échantillon de *Bithecomamara gladiator* (pl. XXV, fig. 2—14) on observe des couches noires, opaques, de parcours souvent capricieux, d'aspect dendritique, intercalées dans les parois des thèques. La signification de ces couches reste incertaine. Elles ne peuvent pas résulter d'une carbonisation de la chitine, liée aux phénomènes de fossilisation, car les couches fusellaires autour d'elles restent transparentes, jaunes, sans aucune trace de carbonisation. Ce ne sont pas non plus des couches de tissu cortical qui auraient tapissé primitivement la surface des thèques, étant recouvertes ensuite par des thèques nouvelles, car dans ce cas elles ne pourraient pas s'entrecouper avec les fusellus des parois. Il faut ajouter que dans les sections d'un autre spécimen de *Bithecomamara gladiator* (pl. XXVI) de telles couches noires ne s'observent pas.

D'autre part on observe souvent chez les Camaroidea un dépôt de couches secondaires à la surface interne des parois des camaras et des collums (pl. III, fig. 1, lk), ce qui ne se voit jamais chez les Tuboidea. Il semble que ce mode particulier d'épaississement du côté interne est lié chez les Camaroidea à un phénomène analogue à l'enkystement. Les autothèques dont les parois sont doublées de couches secondaires semblent être toujours occluses et la cavité de leurs camaras est remplie de toute sorte de dépôts chitineux à structure granuleuse et spongieuse.

L'occlusion des autothèques est un phénomène si répandu dans les colonies des Camaroidea, que les autothèques occluses sont beaucoup plus fréquentes que les ouvertes. Chez *Cysticomamara accollis*, dont les thèques sont dépourvues de collums, l'occlusion se fait à rez de la surface de la colonie. Dans les sections verticales de l'aperture occluse de cette forme (pl. III, fig. 3) on constate que la fermeture se fait de deux côtés: du côté interne l'aperture est bouchée par un tissu qui reste en connexion avec la ou les couches secondaires qui tapissent l'intérieur de la camara occluse et y constituent une sorte de kyste; du côté externe s'étend par dessus l'aperture un tissu qui est la continuation directe des couches extracamarales.

Dans les formes à collum bien développé, comme le sont *Bithecomamara vermicollis* (pl. III, fig. 1 et 2) et *B. gladiator* (pl. XXVI, fig. 8 et 9), l'occlusion se fait principalement, ou peut être exclusivement, à l'intérieur du collum, en général à sa base. Le «bouchon» y consiste habituellement en plusieurs membranes transversales superposées, plus ou moins irrégulières. En général la membrane inférieure est la plus épaisse et reste en connexion avec les couches du kyste intracamaral. Chez *Graptocomamara hyperlinguata* l'occlusion se fait à la limite de la camara et du collum, de sorte que la membrane occluante n'est pas visible à l'extérieur. Dans les coupes longitudinales des autothèques de *Bithecomamara vermicollis* on constate que la couche foncée, tapissant l'intérieur de la camara occluse à la manière d'un kyste, se prolonge également dans le collum (pl. III, fig. 1). Un tel collum, comparé au tube autothécral d'un *Idiotubus*, présente une inversion apparente des feuillettes: au lieu d'une couche corticale du côté externe, il montre une couche d'aspect semblable du côté interne.

Un échantillon de *Cysticomamara accollis*, comprenant 4 autothèques dont 3 ouver-

tes et une occluse, présente un intérêt tout-à fait particulier, car elle renferme des œufs (voir p. 97 et pl. XXVI, fig. 1).

La structure des parois des thèques des Camaroidea est fusellaire. Mais la paroi inférieure des thèques, attachée directement au support, est anhiste. La structure fusellaire des camaras ne peut être en général bien étudiée que sur des échantillons isolés des autothèques, dépourvus de bithèques, de stolothèques et de tissu extracamaral qui le recouvre. Sur tels échantillons, après leur décoloration, on peut constater presque toujours la présence, dans la paroi dorsale de la camara, des bandes fusellaires orientées dans leur ensemble transversalement par rapport à son grand axe (texte: fig. 57, E). Dans la plupart de formes elles sont assez nettes, dans certaines (*Cysticamara? embryoniformis* n. sp.) cependant, malgré l'excellent état de conservation, elles sont à peu près indistinctes. Il est possible que dans ces dernières elles tendent à s'effacer. Jamais les fusellus de la paroi dorsale de la camara n'arrivent à constituer une suture en zigzag régulière, quoique souvent la tendance à la former est bien nette. Il semble y avoir une assez grande variation dans l'espacement des fusellus d'une camara à l'autre dans une même colonie. Vers les côtés latéraux de la camara les limites de fusellus s'effacent progressivement et sur la face plantaire il n'en reste plus de trace.

Les collums ont également une structure fusellaire, mais celle-ci y est souvent difficile à déceler, à cause du développement d'une couche corticale du côté externe et du dépôt fréquent des couches analogues du côté interne. Quoique on y observe souvent une tendance à constituer des sutures en zigzag sur les faces ventrale et dorsale, celles-ci ne sont jamais tout-à-fait régulières. En tous cas les fusellus sont ici, comme dans les Dendroidea et les Tuboidea, semi-annulaires. La paroi fusellaire même, sans couches secondaires, est en général mince et les fusellus, à de rares exceptions près (*Bithecocamara? tubicellata* n. sp.) ne se manifestent pas à sa surface par une costulation transversale, comme cela est si fréquent chez *Idiotubus*.

Comme tous les échantillons disponibles des Camaroidea consistent en fragments assez petits de colonies, il n'est pas possible de se former une idée exacte de la forme de celles-ci ni de leur développement. En particulier on ne peut rien dire de l'aspect de la première thèque et de premiers stades de développement de la colonie. Or ces données permettraient d'élucider les relations entre les Camaroidea et les autres Graptolithes. Cependant la grande ressemblance entre certains Camaroidea et les Tuboidea ne permet pas de douter de la liaison étroite du moins entre ces deux groupes. Une colonie de *Bithecocamara gladiator* ne se distingue presque pas extérieurement d'une colonie d'*Idiotubus* (comparer la fig. 7 de la pl. XIII avec les fig. 1 et 2 de la pl. XXIV). Ici et là on a une thécorhize formée par un enchevêtrement de bithèques et de stolothèques, au-dessus de laquelle s'élèvent les tubes cylindriques des autothèques. Ce n'est qu'en coupes verticales que ressortent bien les différences, dont la première et essentielle consiste dans la forme de la partie thécorhizale de l'autothèque: chez *Idiotubus* c'est un tube à peu près du même diamètre que la partie libre de l'autothèque, tandis que chez *Bithecocamara* c'est une grande chambre, la camara. Comme différences secondaires des autothèques on peut signaler: la présence constante d'une languette ventrale chez *Idiotubus* et son absence chez *Bithecocamara*, la disposition toujours beaucoup moins régulière des fusellus chez la dernière et la présence fréquente chez elle de dépôts secondaires internes.

Deux représentants des Camaroidea, *Graptocamara* et *Tubicamara*, s'approchent de *Idiotubus* par la présence de la languette ventrale. Le premier de ceux-ci possède en

plus une camara tuboïde qui ne se distingue pas excessivement de la partie thécorhizale de l'autothèque de *Idiotubus*. Mais il est dépourvu de bithèques.

Il y a d'autre part des Camaroïdea qui s'éloignent sensiblement du type primitif représenté par *Bithecocamara gladiator*. La spécialisation s'y manifeste de différentes manières. Dans plusieurs formes les bithèques n'existent plus, les stolothèques deviennent souvent indistinctes et à la place de ces deux catégories de thèques se développe parfois un tissu extracamaral à structure fusellaire. Le collum est tantôt très court, tantôt infléchi et soudé à la paroi ventrale de la camara, tantôt à peu près complètement atrophié. Les camaras au lieu d'être semi-cylindriques prennent une forme vésiculaire. Ces différentes modifications indiquent que les Camaroïdea constituent un groupe à évolution divergente, probablement à partir d'un type voisin de *Idiotubus*. Mais il n'est pas exclu que l'évolution du type tuboïde vers le camaroïde s'est effectuée suivant plus d'une lignée phylétique.

Le groupe des Camaroïdea devait avoir des représentants beaucoup plus nombreux de ceux dont les fragments se sont conservés dans la faune de Wysoczki. Il est intéressant de constater que ces Graptolithes ont persisté encore au delà du Tremadoc. Dans la collection de HOLM au Riksmuseum de Stockholm j'ai vu quelques échantillons (Nos. 897—907) d'une espèce non encore décrite, appartenant au même groupe, dépourvue de bithèques. Ces échantillons proviennent du «Glaukonithaltig grå Vaginatunkalk» de Hälluden, île Öland, horizon qui correspond probablement aux calcaires à *Asaphus* (voir aussi la note infrapaginale de la p. 98). Le groupement générique d'une douzaine d'espèces de Camaroïdea distinguées dans les matériaux de Wysoczki ne présenterait probablement pas de grandes difficultés si on disposerait d'échantillons bien conservés. Mais étant donné l'état très fragmentaire de la plupart des spécimens, leur position taxonomique ne peut être souvent établie que d'une manière tout-à-fait provisoire. Autour du type le plus primitif, représenté par *Bithecocamara gladiator*, caractérisé par le développement normal des bithèques et par l'aspect général de la colonie tout-à-fait semblable à celui d'une colonie de *Idiotubus*, se groupent des espèces chez lesquelles la présence de bithèques n'est pas souvent tout-à-fait certaine, quoique la structure tuboïde du tissu extracamaral le rend tout-à-fait probable. Je les attribue toutes au genre *Bithecocamara*, quoique il est possible que l'étude des meilleurs matériaux correspondant à ces formes les fera transférer dans l'avenir dans d'autres genres.

Les formes dépourvues de bithèques présentent des types de structure si variés, qu'il est nécessaire d'admettre que la suppression de bithèques s'est produite indépendamment dans différents phylums.

Les données, très incomplètes encore, que nous possédons sur la structure de la plupart des Camaroïdea ne permettent pas d'effectuer un groupement de 5 genres ici distingués en unités taxonomiques plus élevés. Mais on peut constater que les genres *Bithecocamara*, *Cysticamara* et *Flexicollicamara* ont plusieurs caractères communs, tandis que les genres *Graptocamara* et *Tubicamara* occupent chacun une place à part et doivent représenter des phylums distincts.

En outre des formes représentées par des matériaux suffisants pour les classer dans les Camaroïdea, il y en a quelques unes trop fragmentaires, à la fois que trop aberrantes, pour donner la certitude complète qu'il y s'agisse du même groupe. J'en donne néanmoins la description à la fin de ce chapitre.

Genre **BITHECOCAMARA** n. gen.(Génotype: *Bithecocamara gladiator* n. sp.)

Les caractères de ce genre sont pour la plupart ceux de l'espèce-type. Les trois catégories de thèques sont nettement individualisées. Le collum des autothèques est subcylindrique, de longueur très variable, apparemment sans lèvres différenciées.

On peut assigner à ce genre sans hésitation, en outre de l'espèce-type, deux autres: *B. vermicollis* n. sp. et *B. platicellata* n. sp. La position de *B.? sinuaticellata* n. sp. et *B.? misera* n. sp. est incertaine, car il n'est pas sûr si elles sont pourvues de bithèques. La même observation concerne *B.? tubicellata* n. sp., chez laquelle la présence de bithèques est également incertaine et qui présente en outre un type de camara très différent de la forme typique.

**Bithecocamara gladiator** n. sp.

(Texte: fig. 54; pl. XXIV, fig. 1-7; pl. XXV, fig. 1-13; pl. XXVI, fig. 2-8)

**Matériaux.** — C'est le plus commun représentant du groupe dont nous avons recueilli plusieurs dizaines d'échantillons. La plupart cependant ne sont que des camaras isolées. Plusieurs consistent en quelques camaras unies, mais dépourvues de couche extracamarale. Quelques uns seulement gardent encore cette couche plus ou moins intacte. Holotype No. 173, pl. XXIV, fig. 1.

**Description.** — *Camaras* grandes, plus ou moins aplaties, en général plus longues que larges, de contour irrégulier et tout-à-fait variable. Face supérieure des camaras plus ou moins convexe. Bords de la camara en général déprimés, formant une sorte de limbe périphérique. Face inférieure plate, à paroi mince, rarement conservée. Les parois supérieure et inférieure se raccordent au pourtour sous des angles très aigus. Extrémité stolonale (postérieure) de la camara très étirée, formant souvent une «traîne», le plus souvent infléchi latéralement. Dimensions des camaras variables du simple au double. Les chiffres suivants (en microns) qui correspondent à la longueur (sans traîne stolonale) et à la largeur maximale de 10 camaras complètes illustrent ces variations de grandeur et de proportions:

	Longueur	Largeur max.		Longueur	Largeur max.
1.	730	730	6.	1225	730
2.	800	490	7.	1345	730
3.	850	610	8.	1345	850
4.	850	730	9.	1465	615(?)
5.	975	490	10.	1465	730

*Collum* subcylindrique, de section transversale subcirculaire, en général un peu plus gros près de la base que vers l'extrémité libre, placé en avant, à proximité du bord antérieur. Longueur variable, atteignant exceptionnellement jusqu'à 2000  $\mu$  pour un tube ayant un diamètre transversal moyen de 150  $\mu$ . Bord libre du collum aminci, jamais conservé intact. En cas d'occlusion, celle-ci se fait au niveau de l'orifice basal du collum. Les collums sont rarement verticaux, presque toujours ils s'inclinent dans un même sens, vers l'avant par rapport à leur camara. L'angle de l'inclinaison est variable, mais ce n'est qu'exceptionnellement que l'inclinaison est très forte.

A l'extrémité tronquée de la traîne stolonale est attaché le stolon. Celui-ci est un tube de 35—40  $\mu$  de diamètre (texte: fig. 54, F), souvent plus ou moins rempli de dépôts foncés, surtout près de son point d'attache à la traîne. Dans le canal de la traîne les dépôts foncés se disposent en forme de cloisons transversales, qui séparent complètement la cavité de la camara de celle du stolon. Comme les camaras sont disposées plus ou moins en quinconce, le stolon dans sa partie proximale est placé toujours dans le sillon séparant les camaras voisines. Le stolon se trouve toujours dans un tube stolonale (stolothèque) de diamètre 2—3 fois plus grand que le sien. Il se multiplie par bifurcations.

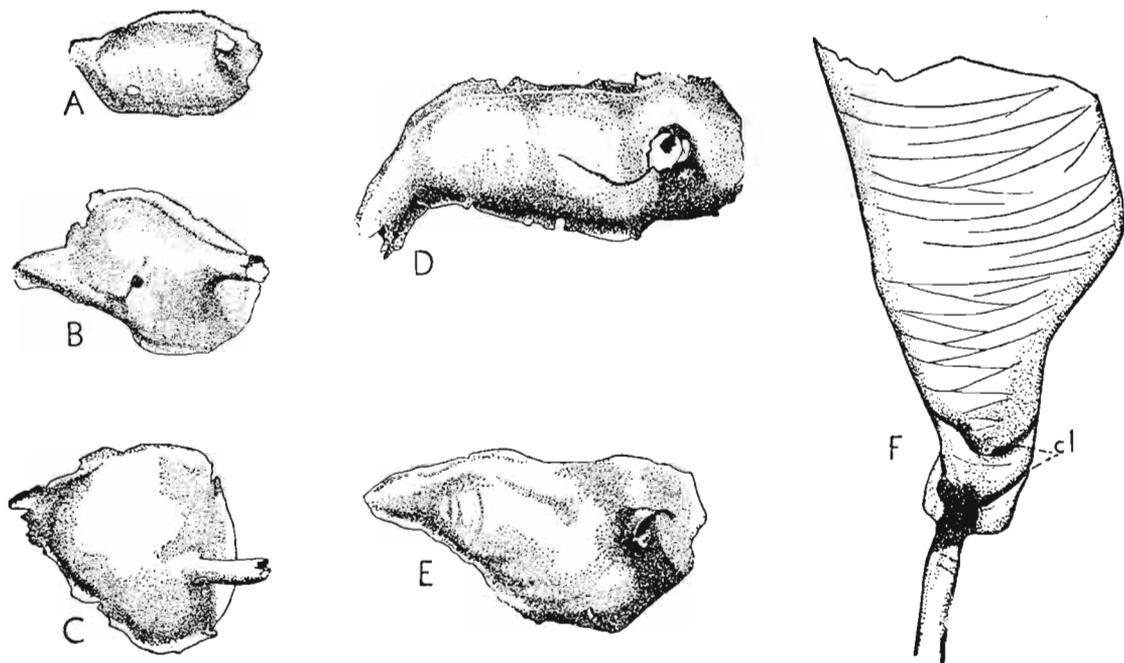


Fig. 54.

*Bithecocamara gladiator* n. sp. A—E (Nos. 178 a—e) cinq camaras de différente forme et dimensions vues d'en haut,  $\times 28$ . F (No. 180) partie postérieure d'une camara pourvue d'une partie de stolon, vue par transparence et montrant la structure fusellaire de la paroi ventrale (supérieure) ainsi que les cloisons (cl) et les dépôts chitineux dans la traîne.

Camaras assez serrées, de manière à chevaucher les unes sur les autres par leurs bords. Au-dessus d'elles s'étendent les formations extracamarales qui les cachent complètement. Elles se composent de tubes disposés plus ou moins en une couche. Il y a des tubes stolonaux et des tubes bithécaux, les premiers se distinguant de seconds par la présence à leur intérieur du stolon. Leur diamètre moyen est à peu près le même. Les tubes bithécaux ne s'ouvrent à la surface qu'en certains endroits privilégiés de la colonie, où leurs ouvertures forment alors de petits groupes. Ailleurs la surface de la couche extracamarale est à peu près unie, la présence de tubes ne se trahissant que par de très légères vermiculures.

Les ouvertures bithécales sont plus ou moins semi-circulaires, sans lèvre interne, de diamètre oscillant entre 100 et 135  $\mu$ . Leur orientation est variable, mais elle reste

le plus souvent la même dans les limites d'un groupe. La connexion des bithèques avec les stolons n'a pas été observée.

La face supérieure des camaras ainsi que la surface des collums sont recouvertes d'un cortex très compact. Dans les cassures transversales du collum on peut observer que le cortex est disposé en général en deux couches principales, dont une externe, mate et noir grisâtre et la seconde sous-jacente, complètement noire, brillante. Les dépôts corticaux masquent souvent à peu près complètement la structure fusellaire, qui ne peut être alors observée que sur les thèques jeunes, où ces dépôts sont encore très minces. La paroi externe d'une camara est formée par des fusellus assez irréguliers (texte: fig. 54, F), de densité variable, tendant à affecter une disposition régulière vers l'extrémité stolonale où se forme suivant le plan médian une suture en zigzag. Dans les collums les fusellus sont assez espacés, plus régulièrement disposés, de manière à former deux sutures en zigzag, ventrale et dorsale, assez nettes.

### **Bithecocamara vermicollis** n. sp.

(Texte: fig. 55; pl. III, fig. 1 et 2; pl. XXVII, fig. 1—3)

**Matériaux.** — Plusieurs dizaines de fragments de colonies dont certains comprenant plus de 10 autothèques. Holotype No. 181, pl. XXVII, fig. 1.

**Description.** — *Camaras* de forme très variable: il y a des passages entre les formes subconiques, à axe du cône presque vertical et les formes où cet axe devient de plus en plus incliné vers l'avant, jusqu'à former un angle très aigu avec la surface de la colonie. Plus cet axe est incliné, plus étirée devient la camara, affectant dans les cas extrêmes la forme d'un fuseau environ trois fois plus long que large. Les camaras coniques ont en moyenne environ 500  $\mu$  de longueur sur autant de diamètre transversal à la base, les fusiformes atteignent jusqu'à 750  $\mu$  de longueur sur 250  $\mu$  de diamètre maximum. Dans les camaras coniques la base est en général aplatie, dans celles qui ont la forme d'un cône incliné elle est plus ou moins convexe. La surface inférieure de la colonie est dans le premier cas plate et lisse, dans le second accidentée, grumeleuse.

*Collum* placé au sommet du cône ou à l'extrémité antérieure du fuseau camaral. Il est rarement à peu près droit, étant presque toujours irrégulièrement courbé, dans différents sens, quoique dans son ensemble infléchi vers l'arrière. Parfois le passage de la camara au collum se fait progressivement, d'autres fois leur limite est assez marquée. Le collum est subcylindrique, mais se rétrécit néanmoins vers son extrémité libre. Son épaisseur dans sa partie moyenne est de 75—100  $\mu$ . Sa longueur totale ne peut pas être fixée, car aucun individu ne garde le péristome intact. Dans la plupart des individus il atteint 250—300  $\mu$ , mais devait primitivement être plus long, car dans un individu, qui en outre de la partie habituelle du collum à parois secondairement épaissies, garde aussi sa partie terminale, très mince, à demi cassée et accidentellement recourbée vers l'arrière, il atteint environ 400  $\mu$ . Donc, dans ce dernier cas, le collum entier atteignait probablement plus de 450  $\mu$ .

Les camaras sont disposées plus ou moins nettement en quinconce et ont généralement toutes une orientation semblable, tournant leurs extrémités antérieures dans une même direction.

Les *formations extracamarales* sont très épaisses et cachent entièrement les camaras, enveloppant aussi souvent les bases des collums. Elles pénètrent aussi entre les

camaras et les soudent si solidement entre elles, qu'on ne rencontre presque jamais de thèques isolées. Leur surface est accidentée à cause du relief, souvent fort, des tubes bithécaux.

Les *bithèques* ont un diamètre égal à celui des collums autothécaux ou même plus grand. Leurs ouvertures semi-circulaires sont disséminées et orientées tout-à-fait irrégulièrement.

Les tubes stolonaux et les *stolons* semblent être placés principalement entre les camaras, mais ils n'ont pu être mis nettement en évidence ni dans les coupes ni dans les échantillons décolorés. La partie postérieure de la camara, où doit s'attacher le stolon, forme, ici comme chez *Bithecocamara gladiator*, une sorte de traîne au bord postérieur de la camara.

Les autothèques sont presque toujours occluses. L'occlusion se fait surtout à la base du collum, mais souvent ce dernier est rempli dans toute son étendue par des dépôts secondaires. En coupes longitudinales (pl. III, fig. 1 et 2) on constate en général que les dépôts du collum consistent en lamelles transversales plus ou moins nombreuses et irrégulières, d'un tissu très subtil. Sous ces lamelles, à la limite du collum et de la camara, se trouve en général une lame transversale plus épaisse, compacte, qui correspond à la paroi d'un kyste remplissant plus ou moins complètement la camara.

La structure fusellaire est en général masquée du côté externe par les formations extracamarales et du côté interne par la paroi du kyste. Sur certains échantillons décolorés on peut observer cependant que les fusellus des parois supérieure et antérieure de la camara sont irrégulièrement espacés et ne constituent pas de suture en zigzag. Dans le collum ils ont également une disposition irrégulière, quoique on y voit une certaine tendance à la formation de deux sutures en zigzag.

**Rapports et différences.** — Cette espèce est voisine de *B. platicellata* n. sp., les différences entre elles étant signalées dans la description de cette dernière espèce.

### *Bithecocamara platicellata* n. sp.

(Pl. XXVII, fig. 5 et 6; pl. XXVIII, fig. 5)

**Matériaux.** — En outre de l'holotype (No. 186, pl. XXVIII, fig. 5), qui consiste en un fragment de colonie conservant 5 camaras, l'espèce est représentée par quelques autres fragments plus petits.

**Description.** — *Camaras* plus longues que larges, un peu sinueuses, assez fortement aplaties. Face supérieure convexe, à section transversale arrondie, atteignant la plus grande élévation près de l'extrémité antérieure, où se trouve le collum. Face inférieure plate, à parois minces. Dimensions assez variables, difficiles à établir à cause de l'irrégularité des camaras; une camara mesurée avait 550  $\mu$  de longueur sur 390  $\mu$  de largeur.

*Collum* placé près de l'extrémité antérieure de la camara, à son point le plus élevé, subcylindrique, se rétrécissant légèrement de la base vers l'extrémité, orienté norma-

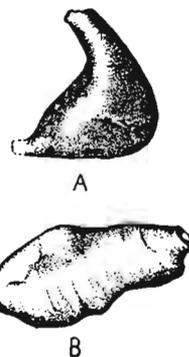


Fig. 55.

*Bithecocamara vermicolis* n. sp. A et B (Nos. 182 et 183) deux types extrêmes de camaras vues de profil,  $\times 35$ .

lement au plan de la colonie ou plus ou moins obliquement, dans ce dernier cas incliné vers l'arrière. Il est toujours un peu courbé, surtout près de son extrémité libre. Sa longueur maximale reste inconnue, le péristome n'étant jamais conservé; la partie conservée atteint jusqu'à  $350\ \mu$  de longueur sur  $100\ \mu$  d'épaisseur moyenne. Dans les thèques ocluses tout le collum est rempli de dépôts secondaires, qui sont en général plus compacts dans la partie axiale qu'à la périphérie.

Les camaras semblent être disposées assez irrégulièrement, mais tendent à prendre une même orientation. Au-dessus des camaras s'étendent les *formations extracamarales* qui les cachent à peu près complètement, seule la partie entourant la base du collum peut rester à nu. Ces formations se composent de tubes stolonaux et bithécaux, irrégulièrement sinueux, qui produisent des vermiculures très saillantes à la surface. Les tubes bithécaux sont très gros, atteignant  $110\text{--}150\ \mu$  de diamètre. Leurs ouvertures, assez clairsemées sur les échantillons disponibles, sont distribuées sans aucun ordre apparent. Les stolons n'ont pas pu être étudiés.

Le cortex est peu développé à la surface des bithèques et du collum. Les fusellus de la paroi ventrale des autothèques sont irrégulièrement espacés, assez serrés, ne formant pas de suture en zigzag. La structure des fusellus du collum n'a pas pu être bien analysée, à cause de l'occlusion de tous les collums par d'assez denses dépôts secondaires. Il semble néanmoins que les fusellus n'y sont pas orientés. Une fine costulation fusellaire s'observe souvent à la surface externe des collums.

**Rapports et différences.** — Cette espèce s'approche le plus, par les dimensions des thèques et la construction générale de la colonie, de *B. vermicollis*. Elle s'en distingue surtout par l'aplatissement et l'allongement vers l'arrière des camaras. En outre, les collums, quoique très semblables, ne sont ici jamais aussi irrégulièrement tordus, comme c'est le cas de *B. vermicollis*.

### ***Bithecocamara? sinuaticellata* n. sp.**

(Pl. XXX, fig. 7)

**Matériaux.** — Un seul fragment de colonie (holotype No. 189), comprenant 4 autothèques complètes et 3 fragmentaires. Formations extracamarales presque complètement détruites.

**Description.** — *Camaras* très aplaties, longues et sinueuses. Leur longueur oscille entre  $500$  et  $730\ \mu$  et leur largeur entre  $250$  et  $340\ \mu$ , c'est-à-dire qu'elles sont en moyenne deux fois plus longues que larges. La largeur maximale est atteinte en général vers le milieu de la longueur. L'épaisseur maximale est de  $120\ \mu$ , mais reste en général au-dessous de ce chiffre. Face supérieure doucement convexe, face inférieure plate. Les deux parois se rencontrent sous des angles très aigus et au pourtour se trouve un limbe aplati. Extrémité postérieure se rétrécissant progressivement et passant au stolon. Extrémité antérieure arrondie.

*Collum* placé près du bord antérieur de la camara, à section transversale subcirculaire, d'environ  $70\ \mu$  de diamètre. Sa longueur reste inconnue, tous les collums étant cassés à une petite hauteur au-dessus de leurs bases.

Les camaras sont disposées de manière qu'elles semblent irradier d'un point dans différentes directions.

*Stolons* tuboïdes, placés entre les camaras, à la face supérieure de la colonie.

*Bithèques* inconnues, mais il semble y avoir des traces de tubes bithécaux. Surface inférieure de l'échantillon aplatie, mais irrégulière, grumeleuse.

La structure fusellaire n'a pas pu être analysée.

**Rapports et différences.** — Les autothèques de cette espèce se ressemblent un peu à celles de *B. platicellata*, mais sont beaucoup plus aplaties et relativement plus longues, en outre leurs collums sont moins gros.

### *Bithecocamara? tubicellata* n. sp.

(Texte: fig. 56; pl. XXIV, fig. 10)

Cette espèce est fondée sur un seul échantillon (holotype No. 190), très fragmentaire, car il ne comprend qu'une camara avec son collum et des restes de formations extracamarales. Mais sa camara a une conformation si spéciale qu'elle suffit pour distinguer cette espèce de toutes les autres décrites. Elle consiste en un tube irrégulièrement boursoufflé et décrivant des anses dans le plan de symétrie. La grosseur maximum du tube est réalisée dans sa partie antérieure et de là elle diminue lentement vers l'extrémité stolonale. A cette dernière reste attaché un petit fragment de stolon d'environ  $25\mu$  de diamètre. La longueur du tube camaral, mesurée sans tenir compte de ses sinuosités, est d'environ  $800\mu$ . La partie conservée du collum est placée à l'extrémité antérieure élargie de la camara. Les fragments qui restent de la couche extracamarale indiquent l'existence probable de gros tubes bithécaux.

Les fusellus dans les parois du collum sont assez fortement marqués, non orientés; leurs limites sont indiquées à la surface par de fines côtes transversales.

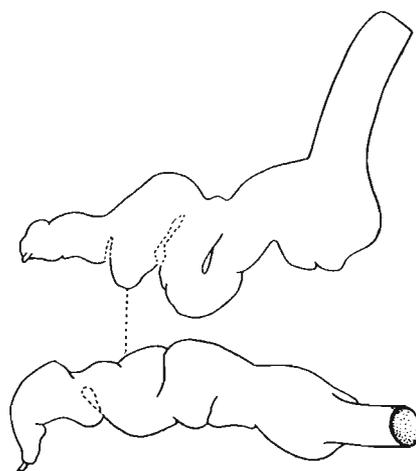


Fig. 56.

*Bithecocamara? tubicellata* n. sp.  $\times 50$   
(No. 190, holotype, voir aussi pl. XXI, fig. 10). Camara vue par transparence en deux positions.

### *Bithecocamara? misera* n. sp.

(Pl. XXVII, fig. 4)

**Matériaux.** — Deux fragments de colonie, dont un (holotype, No 191) comprenant une dizaine d'autothèques, ayant leurs deux surfaces bien conservées, et le second composé d'une vingtaine d'autothèques, mais à couche extracamarale détruite.

**Description.** — *Camaras* environ 1,5 fois plus longues que larges, atteignant  $400-600\mu$  de longueur et jusqu'à  $200\mu$  de largeur, sinueuses, à deux faces convexes, peu bombées, atteignant la plus grande largeur vers le milieu de la longueur et se rétrécissant vers ses deux extrémités. Section transversale subelliptique. Extrémité antérieure arrondie, extrémité postérieure étirée, passant en stolon.

*Collum* réduit à un faible rebord autour de l'aperture et placé sur un léger soulèvement conique, près de l'extrémité antérieure de la camara. Aperture subcirculaire,

de 50—70  $\mu$  de diamètre. Dans les camaras occluses l'aperture est fermée par une lamelle placée au niveau de son bord externe.

*Camaras* ayant la tendance à se disposer plus ou moins parallèlement et en quinconce, leurs extrémités aperturales étant tournées dans un même sens. Face supérieure des camaras recouverte presque entièrement par une couche extracamarale, composée de tubes bithécaux aplatis, flexueux, ayant jusqu'à 100  $\mu$  de diamètre, étirés pour la plupart dans le même sens que les camaras et produisant un fort relief à la surface. Cependant aucune aperture bithécale n'a été observée. Les stolons semblent se trouver plus profondément, dans les espaces intercamarax. Les camaras, aussi bien que les tubes bithécaux, ont une structure fusellaire, à fusellus plus ou moins irrégulièrement disposés.

**Rapports et différences.** — Par l'absence de collums cette espèce se ressemble à *Cysticamara accollis* n. sp., mais s'en distingue essentiellement par la structure de la couche extracamarale. La forme sinueuse de ses camaras la rapproche de *B.? sinuaticellata* n. sp., dont la distingue cependant l'absence de collum.

### Genre FLEXICOLLICAMARA n. gen.

(Génotype *Flexicollicamara bryozoaeformis* n. sp.)

Le caractère essentiel de ce genre consiste dans la forme très particulière du collum, qui est infléchi vers le côté ventral et soudé à la paroi supérieure (ventrale) de la camara. L'absence de bithèques est lui commune avec les genres *Cysticamara*, *Tubicamara* et *Graptocamara*, dont la distingue la forme du collum. En outre il se distingue du premier de ces genres par l'absence de tissu extracamaral et du second par le très faible développement du cortex. Quant au genre *Graptocamara*, ses tubes stolonaux, placés entre les camaras sont extérieurement très semblables à ceux de *Flexicollicamara*, mais leur structure reste inconnue dans les deux cas. Les camaras de *Flexicollicamara* sont du type de celle de *Bithecocamara*.

### *Flexicollicamara bryozoaeformis* n. sp.

(Pl. XXVIII, fig. 1)

**Matériaux.** — Deux fragments de colonie dont un (holotype No. 192) à 8 autothèques plus ou moins complètes et le second à 5 autothèques.

**Description** — *Camaras* à contour semi-elliptique, de 370—500  $\mu$  de longueur sur 250—320  $\mu$  de largeur maximale. Face supérieure doucement convexe, face inférieure plate. Épaisseur maximale d'environ 100  $\mu$ .

*Collum* placé près du bord antérieur, infléchi vers le côté ventral et soudé dans toute son extension à la face supérieure de la camara. Sa face soudée à la camara est aplatie, de manière que sa section transversale est semi-circulaire. Épaisseur de sa paroi soudée est très faible, souvent réduite à peu près à zéro. Aperture semi-circulaire. Longueur du collum 150—200  $\mu$ , diamètre transversal de 100—120  $\mu$ .

Extrémité postérieure des camaras un peu élargie et prolongée par un tube stolonal, ayant 75 à 100  $\mu$  d'épaisseur. Les tubes stolonaux sont placés à la face supérieure de la colonie, entre les camaras, où ils ont un relief saillant. Face su-

périeure des camaras découverte, lisse, apparemment sans couverture de tissu extracamaral ni tubes bithécaux. Dépôts corticaux assez faibles. Parois supérieures des camaras, des collums et des tubes stolonaux constituées par des fusellus irrégulièrement disposés, mais qui arrivent à former localement et sur un parcours très limité des sutures en zigzag.

Genre **CYSTICAMARA** n. gen.

(Géotype *Cysticamara accollis* n. sp.)

Les caractères essentiels de ce genre, dont seul le géotype a pu être bien étudié, consistent en absence de bithèques et en présence d'un tissu extracamaral à structure fusellaire, au sein duquel se trouvent les stolons. Comme caractères secondaires on peut ajouter l'aspect vessiforme des camaras et l'absence de tissu cortical. La structure du tissu extracamaral ne semble pas être tout-à-fait la même dans les trois espèces attribuées à ce genre. Très compacte dans le géotype, ce tissu est extrêmement subtil chez *C.? embryoniformis* n. sp. et présente une structure tubuliforme ou fibreuse, très particulière, chez *C.? bicollis* n. sp. Il n'est pas par conséquent tout-à-fait sûr que ces deux dernières formes soient congénériques avec la première.

L'absence complète de collum chez *C. accollis* n'est peut être qu'un caractère de valeur spécifique. Par l'ensemble de ses caractères cette forme s'éloigne le plus du type primitif des Camaroidea, représenté par *Bithecocamara gladiator*.

**Cysticamara accollis** n. sp.

(Pl. III, fig. 3—5; pl. XXVI, fig. 1; pl. XXVIII, fig. 1 et 2; pl. XXIX, fig. 1—17)

**Matériaux.** — Plusieurs fragments de colonies et thèques isolées. Holotype No. 193, pl. XXVIII, fig. 1.

**Description.** — *Camaras* vessiformes, de contour variable, circulaire, elliptique, fusiforme ou irrégulier. Dimensions très variables, comme le montrent les chiffres suivants (en microns) correspondant aux longueurs et largeurs des 6 camaras mesurées:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.
Longueur	925	805	560	490	490	415
Largeur	340	440	560	490	490	340

Face supérieure doucement convexe, l'inférieure un peu aplatie, Côtés convexes, section transversale elliptique. Épaisseur moyenne des camaras d'environ 300  $\mu$ . Extrémités arrondies, l'antérieure en général plus large que la postérieure.

Pas de *collum*. Aperture placée à petite distance du bord antérieur de la camara, sur un très faible soulèvement conique, limité tout autour par un très étroit rebord épais. Elle est en général régulièrement circulaire et son diamètre moyen est de 85  $\mu$ , s'élevant exceptionnellement à 95  $\mu$  ou descendant jusqu'à 60  $\mu$ . A la face inférieure, bien conservée de la colonie les limites des camaras sont masquées par du tissu extracamaral; quand ce dernier est détruit, ce qui est le cas de la plupart des échantillons, les limites sont très nettes. Face supérieure des camaras recouverte d'une couche continue de tissu extracamaral, pénétrant aussi entre les camaras et dont la surface externe

est unie, lisse, se soulevant à peine autour des apertures. En coupes normales à la surface cette couche présente une structure fusellaire très nette dans toute son extension.

*Stolons* très nets, attachés aux extrémités postérieures des camaras, sans intermédiaire d'aucune sorte de traîne. L'attachement est faible et dans la plupart des camaras isolées il ne reste à peu près aucune trace de stolon. Le stolon consiste en un cordon plein (pl. III, fig. 3—5), mais en coupes transversales sa partie centrale est souvent plus claire que la partie périphérique et on observe fréquemment une structure concentrique. L'épaisseur du cordon stolonal varie entre 25  $\mu$  et 50  $\mu$  et sa section transversale est bien variable: circulaire, elliptique triangulaire ou aplatie. Il se multiplie par bifurcations qui se produisent à des intervalles variables. Il n'y a pas de tube stolonal spécial autour du stolon, celui-ci étant placé directement au sein du tissu extracamaral. Mais les fusellus de ce dernier se disposent souvent plus ou moins concentriquement autour de lui, à la manière d'une gaine. Quoique la plupart des stolons se trouvent dans les espaces intercamaraux, il y en a aussi qui courent au-dessus de la face supérieure des camaras. On n'observe en général aucune régularité dans leur disposition, si ce n'est une tendance à s'orienter suivant les axes longitudinaux des camaras. En outre des stolons auxquels sont attachées les camaras, il y en a aussi qui, en s'amincissant progressivement, se perdent dans le tissu extracamaral, sans donner origine à aucune thèque.

En cas, très fréquent, d'occlusion, l'aperture est recouverte du côté externe par des couches du tissu extracamaral prolongeant directement les couches de son pourtour (pl. III, fig. 3). Si ces couches sont nombreuses, il est, difficile parfois de fixer le point où se trouve enfouie l'aperture occluse. Sous les couches du tissu extracamaral il y a dans l'aperture occluse une lame plus foncée, mieux soudée aux lèvres de l'aperture, restant en connexion directe avec une couche qui double la paroi de la camara occluse du côté interne, formant à son intérieur une sorte de kyste.

La structure fusellaire des camaras n'est bien visible qu'après l'enlèvement des couches extracamarales. Les fusellus sont nets seulement sur la face supérieure (ventrale) et autour de l'aperture, s'effaçant progressivement sur les faces latérales des camaras. Ils sont disposés irrégulièrement, mais avec une tendance plus ou moins nette à former une suture en zigzag suivant la ligne médiane. Ils sont très serrés au pourtour immédiat de l'aperture.

### *Cysticamara? bicollis* n. sp.

(Texte: fig. 57; pl. XXVII, fig. 7)

**Matériaux.** — Plusieurs dizaines d'autothèques isolées, souvent avec des fragments plus ou moins grands du tissu extracamaral. Holotype No. 195, pl. XXVII, fig. 7.

**Description.** — *Camaras* vessiformes, de contour très variable, mais plus ou moins fusiformes, aplaties, en général plus longues que larges (texte: fig. 57, A—D). Dans les échantillons les plus allongés la longueur est parfois le double de la largeur, tandis que dans les plus larges, la longueur peut être la même que la largeur ou exceptionnellement même moindre. Épaisseur faible, égale à  $1/3$ — $1/2$  de la largeur.

*Collum* placé à l'extrémité antérieure même, dans l'axe longitudinal de la camara, recourbé doucement vers le haut. Il est cylindroïde, mais toujours un peu rétréci à la base et élargi vers l'extrémité. Sa longueur varie du simple au double, mais le péristome n'étant jamais tout-à-fait intact, il n'est pas possible de l'estimer exactement. Le

plus long collum observé atteint  $330\ \mu$  de longueur sur  $110\ \mu$  d'épaisseur moyenne. Dans le cas, très fréquent, d'occlusion, le collum est rempli dans toute sa longueur d'un tissu spongieux et bouché à son extrémité par une lamelle concave.

Extrémité postérieure de la camara pourvue d'un *appendice stolon*al tuboïde (texte: fig. 57, F), à peu près de même diamètre que le collum, mais moins régulier et plus court. Son bout libre est tronqué et fermé. Dans cet appendice se trouve le stolon proprement dit, qui d'un côté sort à l'extérieur, de l'autre se prolonge dans toute la longueur de l'appendice et parfois encore un peu dans la camara. Le stolon est un cordon plein, noir, de  $25\text{--}35\ \mu$  de diamètre. Dans l'appendice stolon al se voient souvent quelques lamelles septales transversales, convexes du côté externe, irrégulièrement espacées. En outre, à la base de l'appendice, il y a en général un dépôt noir, plus ou moins abondant.

La paroi inférieure des camaras est très mince, presque toujours mal conservée, dépourvue de structure fusellaire. La paroi supérieure est plus épaisse, recouverte d'un tissu extracamaral plus ou moins développé; elle a une structure fusellaire nette (texte: fig. 57, E), les fusellus y étant disposés plus ou moins régulièrement et d'autant plus régulièrement que la camara est plus étroite. En général, dans les parties antérieure et postérieure, rétrécies de la camara, les fusellus sont disposés beaucoup plus régulièrement que dans la partie moyenne élargie, car là s'intercalent des fusellus complémentaires, d'autant plus nombreux que la largeur de la camara est plus grande. Dans les collums les fusellus sont souvent régulièrement disposés, de manière à constituer deux sutures en zigzag, ventrale et dorsale.

Au-dessus des camaras et probablement aussi entre elles est développé le *tissu extracamaral* d'une structure très particulière: il se compose de tubules de  $25\text{--}35\ \mu$  d'épaisseur et de  $200\text{--}400\ \mu$  de longueur, plus ou moins droits, fermés aux deux bouts, se croisant sous des angles variables et très enchevêtrés. Aucune trace de tubes bithécaux n'a été observée.

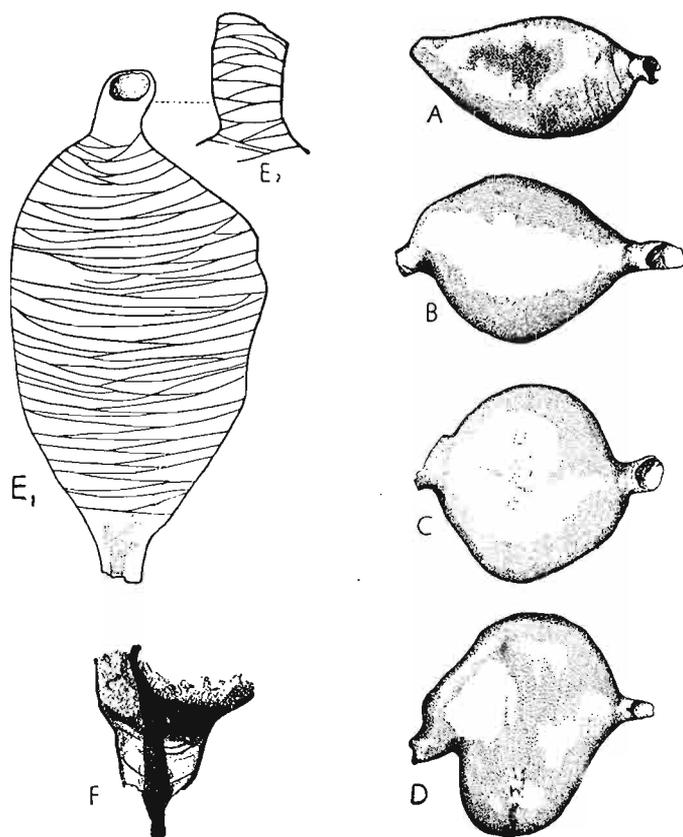


Fig 57.

*Cysticamara? bicollis* n. sp. A—D (Nos. 197 a—d) quatre camaras de différente forme vues d'en haut,  $\times 35$ , E<sub>1</sub> (No. 196) une camara vue par transparence et montrant la structure fusellaire de la paroi ventrale,  $\times 65$  E<sub>2</sub> collum du même spécimen montrant le parcours des fusellus à la face ventrale  $\times 90$  F (No. 198) appendice stolon al d'une camara vue par transparence et montrant les dépôts chitineux, les cloisons et le cordon stolon al,  $\times 108$ .

**Cysticamara? embryoniformis** n. sp.

(Texte: fig. 58; pl. XXIV. fig. 8 et 9)

**Matériaux.** — Quelques morceaux à 2—4 autothèques unies et en outre nombreuses autothèques isolées. Holotype No. 199, pl. XXIV, fig. 9.

**Description.** — *Camaras* vessiformes, irrégulièrement boursoufflées, d'aspect variable, plus longues que larges et à peu près aussi épaisses que larges, arrondies de tous les côtés. La relation entre la longueur et la largeur varie depuis 2 : 1 jusqu'à 3 : 2. La longueur oscille entre 400 et 500  $\mu$ . Souvent la camara présente un étranglement vers le milieu de sa longueur. Extrémités arrondies, obtuses.

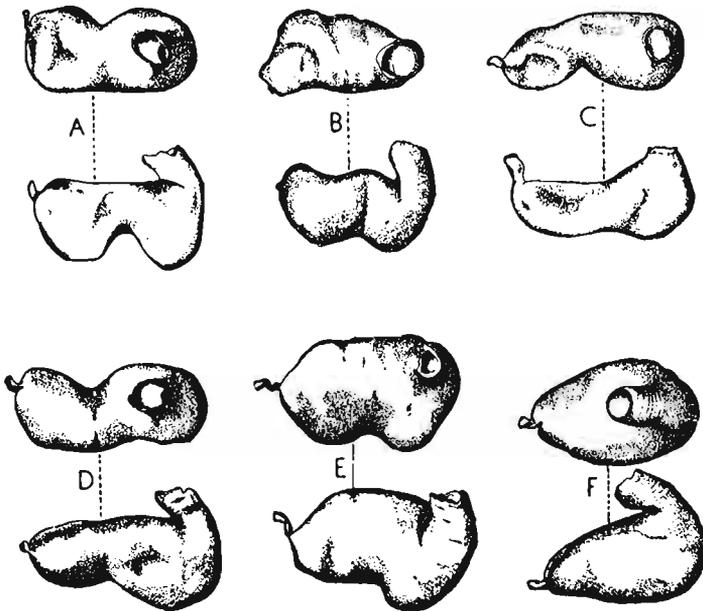


Fig. 58.

*Cysticamara? embryoniformis* n. sp. (Nos. 201 a—f)  $\times 50$ .  
Six camaras de différente forme, vues chacune d'en haut  
(par la face ventrale) et de profil.

*Collum* placé au bord antérieur, cylindroïde, à section plus ou moins régulièrement subcirculaire, toujours infléchi vers l'arrière. Quoique son péristome n'est jamais intact, sa longueur ne devait pas être grande: sur les échantillons examinés elle ne dépasse pas 200  $\mu$ . Diamètre transversal du collum variant entre 90 et 100  $\mu$ .

Camaras assez serrées, quoique en général ne se touchant pas directement par leurs parois, disposées plus ou moins en quinconce et tournant leurs extrémités antérieures dans un même sens. Elles sont noyées dans un *tissu extracamaral* abondant, qui les enveloppe de tous les côtés, mais qui atteint la plus grande épaisseur à la face supérieure de la colonie. Ce tissu est extrêmement subtil, transparent même sur des échan-

tillons non décolorés; il se désagrège facilement de sorte que la plupart des échantillons consistent en thèques isolées. Dans ce tissu on ne voit aucune trace de tubes bithécaux et la surface externe de la colonie paraît avoir été lisse. En cas d'occlusion — phénomène très fréquent — le collum est entièrement rempli d'un subtil tissu anhiste et son extrémité est recouverte des couches du tissu extracamaral.

*Stolons* à parois assez résistantes, souvent conservés à l'extrémité postérieure des thèques. Ils sont tubulaires, de 25—30  $\mu$  d'épaisseur, à parois très minces, à canal rempli de distance en distance de dépôts brun foncé et ne communiquant pas avec la cavité de la camara, dont les sépare toujours un dépôt compact. Ils se multiplient par bifurcations. Ils sont noyés dans le tissu extracamaral, sans qu'on puisse y distinguer des tubes stolonaux individualisés.

Parois autothécales toujours minces, se décolorant facilement, mais à structure

fusellaire presque complètement effacée, si ce ne sont quelques fines lignes suturales, à peine perceptibles. Cependant dans les collums la structure fusellaire reste parfois assez nette et on y peut observer des fusellus serrés, irrégulièrement disposés.

**Rapports et différences.** — Cette espèce se distingue de *Cysticamara accollis* surtout par la présence de collum et par la grande subtilité du tissu extracamara; en outre les camaras ont des formes différentes dans les deux cas.

### Genre **GRAPTOCAMARA** n. gen.

(Génotype *Graptocamara hyperlinguata* n. sp.).

Ce genre, assez imparfaitement étudié, monotypique, est caractérisé principalement par la conformation du collum, qui est tout-à-fait différent de celui des autres représentants de l'ordre, mais très voisin de l'aperture autothéciale des *Dendroidea* et des *Tuboidea*. Au lieu d'un collum tuboïde la camara porte ici une languette ventrale, très longue, ayant la même structure fusellaire que la languette ventrale des *Dendroidea* et des *Tuboidea*. Comme d'autre part l'aperture a un diamètre égal au diamètre maximum de la camara, le passage entre celle-ci et le collum est progressif, comme dans le cas des autothèques des *Tuboidea*. Cette conformation du collum constitue selon toute probabilité un caractère primitif, hérité peut être des ancêtres tuboïdes. La camara est aussi d'un type primitif, ne s'éloignant pas trop de la partie thécorhizale d'une autothèque des *Tuboidea*. Mais les bithèques font défaut.

*Graptocamara* doit appartenir à un phylum assez indépendant des autres *Camaroidea*.

### **Graptocamara hyperlinguata** n. sp.

(Texte: fig. 59; pl. XXX, fig. 3-6)

**Matériaux.** — Échantillons fragmentaires, le plus grand (holotype No. 202, pl. XXX, fig. 6) consiste en 5 camaras dont trois seulement conservent leurs parties aperturales; d'autres échantillons n'ont que deux camaras ou une seule ou consistent en languettes isolées.

**Description.** — *Camaras* semi-coniques, à face supérieure convexe et face inférieure aplatie. Elles se rétrécissent très lentement de l'extrémité aperturale vers l'extrémité stolonale et atteignent une longueur de 1000—1250  $\mu$  et une largeur de 200—250  $\mu$  au voisinage de l'aperture. Extrémité aperturale tronquée dans le plan normal à l'axe longitudinal de la camara.

Pas de *collum* tubulaire, les bords de l'aperture étant développés à la manière de lèvres dans les autothèques des *Dendroidea*. Lèvre ventrale faisant la continuation directe de la face ventrale (supérieure) de la camara, mais placée à l'angle droit par rapport à celle-ci, étirée en une languette extrêmement longue. Bords latéraux de la languette plus ou moins repliés en gouttière vers sa face interne et se continuant vers la base de la languette par les lèvres latérales. Lèvre dorsale non individualisée, concave. La languette atteint une longueur égale à celle de la camara ou plus grande, sa largeur à la base étant égale à la largeur maximale de la camara.

Dans les échantillons ayant gardé plus d'une camara les camaras sont disposées plus ou moins parallèlement et leurs apertures sont tournées toutes dans un même sens. Entre les camaras, près de la surface externe de la colonie, courent des tubes stolo-

naux, faisant saillie à la surface. Leur connexion avec les camaras et leur structure n'ont pas été étudiées. Ils se multiplient par bifurcation.

La plupart des thèques sont occluses, l'occlusion se faisant en dedans de l'aperture, par une lamelle oblique. La structure fusellaire est très nette dans toute l'extension des thèques.

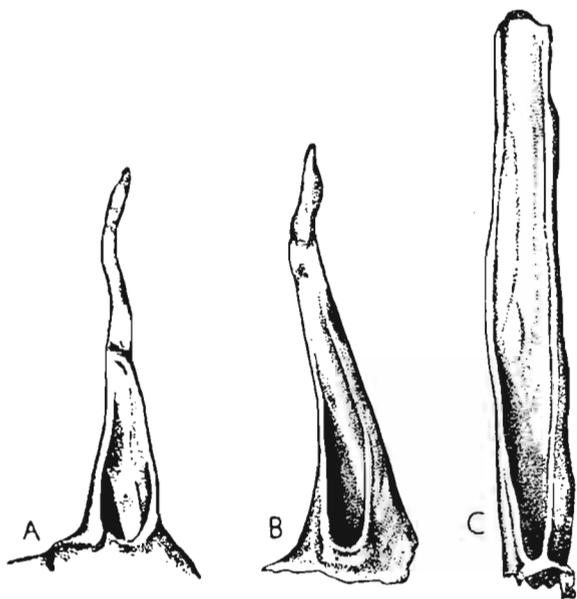


Fig. 59.

*Graptocamara hyperlinguata* n. sp.  $\times 50$ . A—C (Nos. 206 a—c) parties aperturales de trois camaras avec languettes de différente longueur et conformation. Spécimen C à extrémité cassée.

Dans la paroi externe des camaras les fusellus sont irréguliers et les sutures obliques ont une disposition désordonnée. Dans la languette les fusellus se disposent plus régulièrement, ils affectent la forme d'une lame de faucille (pl. XXX, fig. 5), tournant leur convexité alternativement vers le bord gauche et droit de la languette. Dans les bords repliés de la languette chaque fusellus se continue, en s'amincissant progressivement, loin vers l'arrière. La languette subit en général un fort épaissement secondaire, à cause du dépôt des couches corticales, et la section transversale de sa pointe, primitivement en auget aplati, devient peu à peu subcirculaire. En même temps la gouttière de la languette se rétrécit et s'approfondit progressivement. A la surface des camaras et des canaux stolonaux se déposent également des couches corticales et masquent leur structure fusellaire.

### Genre **TUBICAMARA** n. gen.

(Génotype *Tubicamara coriacea* n. sp.)

Ce genre, monotypique, occupe une place bien isolée dans l'ordre des Camaroides. Ayant un collum tuboïde, comme le genre *Bithecocamara*, il s'en distingue néanmoins par la différenciation du péristome, qui est pourvu d'une sorte de large languette ventrale. Le développement excessif du tissu cortical à la surface supérieure de toute la colonie constitue un autre caractère distinctif de sa structure. L'absence de bithèques lui est commune avec les genres *Cysticamara*, *Flexicollicamara* et *Graptocamara*.

### **Tubicamara coriacea** n. sp.

(Pl. XXX, fig. 1 et 2)

**Matériaux.** — Un échantillon (holotype No. 207) à 3 autothèques dont les collums sont seuls conservés; un autre (No. 208) à deux autothèques dont une conserve la plus grande partie du collum avec la camara et la seconde est fragmentaire; en outre, plusieurs échantillons conservant seulement la couche extracamarale avec les bases des collums.

**Description.** — *Camaras* très aplaties, de contour subrhombique, mesurant environ  $750\ \mu$  de longueur sur  $500\ \mu$  de largeur et sur  $170\ \mu$  d'épaisseur. Parois supérieures des camaras recouvertes entièrement par un épais dépôt cortical, parois inférieures assez épaisses, aplaties, marquées de faibles stries concentriques.

*Collum* placé à la face supérieure de la camara, tout près de son bord antérieur. Il a l'aspect d'un tube à section transversale subcirculaire, droit ou recourbé vers l'avant, élargi à la base, rétréci vers le tiers inférieur et s'élargissant ensuite progressivement vers le haut. Péristome placé dans un plan très incliné vers l'avant par rapport à l'axe du tube, à contour ovale, plus large du côté postérieur, tantôt plus développé en long, tantôt en large. Lèvre ventrale très large, convexe, formant une sorte de languette; lèvre dorsale étroite, concave. Bord du péristome mince. La hauteur du collum du côté ventral est à sa hauteur du côté dorsal comme 5 : 3. Le diamètre du collum près de sa base est de  $250\ \mu$  et le diamètre moyen de son péristome est de  $500-600\ \mu$ .

*Tissu extracamara*l consiste en plusieurs couches horizontales, alternativement épaisses, noires, opaques et minces, brunâtres, translucides. Les couches noires ont une surface granuleuse, les brunâtres sont plus ou moins lisses. Ces couches se continuent aussi, en s'amincissant progressivement, sur les collums, produisant un fort épaississement secondaire de leurs parties inférieures. Il n'y a aucune trace de canaux ni dans ces couches ni à la surface externe de la colonie. Il semble que les canaux stolonaux se trouvent cachés entre les camaras, sous les couches extracamarales.

Dans la lèvre ventrale des collums — la seule partie translucide — on peut distinguer des fusellus très serrés et irrégulièrement disposés. Une striation fusellaire s'observe à la surface interne de la paroi supérieure des camaras, ce qui est assez exceptionnel pour un représentant des Camaroidea.

### *Camaroidea incertae sedis*

#### Échantillon No. 211

(Pl. XXVIII, fig. 3)

Une seule autothèque isolée présente les caractères suivants:

La *camara* est subconique, à base plate. Son contour est subelliptique, le grand diamètre atteignant environ  $540\ \mu$  et le petit  $415\ \mu$ . La face inférieure est plate, lisse, la supérieure a la forme d'un cône aplati, d'environ  $175\ \mu$  de hauteur. Au sommet, à peu près au centre, est placé le *collum*. Il est cassé, seule sa base reste conservée, montrant une section subelliptique de  $165$  sur  $130\ \mu$ . Ses parois sont minces. Le canal du collum est séparé de la camara par une lamelle transversale, percée au centre d'un orifice d'environ  $85\ \mu$  de diamètre.

À la périphérie de la camara, d'un côté, reste attaché un petit fragment d'une seconde camara soudée à la première sur une extension d'environ  $300\ \mu$  par une surface aplatie. Il y a à la périphérie de la camara encore deux surfaces ou tronçatures analogues qui doivent correspondre aux points d'attache de deux autres camaras. La surface externe de la camara est à peu près lisse.

**Observations.** — Il est possible que la lamelle séparant le collum de la camara soit une lame d'occlusion et son orifice soit accidentel, mais elle est beaucoup plus régulière que ne le sont en général de telles lames et en plus l'orifice dont elle est percée

n'a pas l'aspect d'un trou accidentel. D'autre part cependant, nous avons une autre camara, plus fragmentaire encore, ayant à peu près la même forme et les mêmes dimensions et présentant aussi une troncation d'accolement, mais dont l'orifice basal du collum a le même diamètre que le collum.

### Échantillons Nos. 213 et 214

(Pl. XXXI, fig. 1—4 et 8)

Plusieurs autothèques isolées semblent se rattacher à la forme No. 211. Ces *camaras* ont toujours la forme d'un cône peu élevé, à base subcirculaire et fond plat et à collum placé approximativement au centre. Leurs dimensions sont très variables, le diamètre de la plus petite camara observée étant de  $340\ \mu$  et celui de la plus grande de  $730\ \mu$  et il y a tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes. La hauteur atteint de  $1/4$  à  $1/3$  du diamètre. Le diamètre du *collum* à sa base oscille entre  $75$  et  $120\ \mu$ , étant assez indépendant du diamètre de la camara. Le collum est presque toujours cassé à sa base même, sur un seul exemplaire il en reste une partie d'environ  $240\ \mu$  de longueur. L'épaisseur des parois du collum est fort variable et cela indépendamment de la camara. Le contour des *camaras* est régulièrement arrondi, sans montrer de tronctures d'accolement.

Un spécimen (No. 213, pl. XXXI, fig. 8) mérite une mention spéciale. C'est une camara subcirculaire, d'environ  $500\ \mu$  de diamètre, du même aspect que les autres, mais recouverte du côté externe d'une épaisse couche de tissu extracamaral qui se continue loin en dehors de la camara, formant un fragment d'environ  $600\ \mu$  de longueur. Ce tissu a l'aspect d'un feutre très dense, à cassure irrégulière et on n'y voit aucune différenciation en canaux.

### Échantillon No 212

(Pl. XXXI, fig. 7)

Deux échantillons dont un composé de deux *camaras* unies et le second d'une seule camara, présentent les caractères suivants:

Les *camaras* sont subconiques, à contour subcirculaire, à bords déchiquetés par des entailles qui les divisent en lobes. Les diamètres des *camaras* sont compris entre  $550$  et  $600\ \mu$  et leur hauteur est d'environ  $250\ \mu$ . Leur fond ou paroi inférieure est plat et leur paroi supérieure convexe, épaisse. La surface externe est lisse, veloutée. Les collums sont cassés à leur base. Dans le spécimen qui comprend un seul individu le *collum* était de section subcirculaire et dans celui à deux individus une camara était pourvue de collum à section irrégulièrement elliptique et l'autre d'un collum anormalement développé, tordu dès sa base et très rétréci. Les *camaras* ne sont pas soudées directement, mais par l'intermédiaire d'un tissu extracamaral très compact, se distinguant peu de celui dont sont composées les parois des *camaras* mêmes.

### Échantillon No. 209

(Pl. XXXI, fig. 5)

Une seule autothèque isolée présente les caractères suivants:

La *camara* est irrégulièrement conique, à base plate. Le contour de sa base est irrégulièrement déchiqueté, son diamètre moyen atteint environ  $500\ \mu$ . L'élévation maximale de la camara est de  $340\ \mu$ . Le *collum* est placé excentriquement au point le plus

élevé de la camara, s'élevant à peu près normalement par rapport au plan de sa base, étant un peu flexueux, de section subcirculaire de 100 sur 125  $\mu$ . Sa longueur est très grande, atteignant 1580  $\mu$  et devait être primitivement plus grande encore, car le péristome n'est pas conservé. Son diamètre à la base mesure environ 100  $\mu$  et à l'extrémité libre 125  $\mu$ . Ses parois s'amincissent progressivement de sa base au sommet. La surface externe de la thèque est lisse.

**Observations.** — L'autothèque de cette espèce peut être comparée avec les autothèques de *Bithecocamara gladiator*, auxquelles l'approche le développement excessif du collum, mais sa camara a une forme nettement distincte.

### Échantillon No. 210

(Pl. XXXI, fig. 6)

Cet échantillon consiste en une camara pourvue d'un très long collum. La *camara* a la forme d'une calotte sphérique d'un diamètre d'environ 675  $\mu$  et d'une hauteur de 225  $\mu$ . Sa paroi inférieure est plate, lisse et la supérieure régulièrement bombée. A sa périphérie existe un étroit rebord aplati. Le *collum* est placé un peu excentriquement, étant de section circulaire et s'élargissant lentement de la base au sommet. Sa partie basilaire est légèrement inclinée vers le côté plus distant de la camara. A une petite hauteur il se recourbe plus fortement dans la même direction, court ensuite sur une grande étendue presque horizontalement, pour s'incliner finalement vers le bas. Sa longueur totale est inconnue, le péristome n'étant pas conservé, la partie conservée est d'environ 2400  $\mu$ . Son diamètre près de la base est de 150  $\mu$  et près de l'extrémité de 180  $\mu$ . Ses parois sont assez épaisses dans la partie inférieure, s'amincissant légèrement vers l'extrémité. Leur structure est compacte, sans aucune tendance à l'exfoliation. La surface externe de la camara et du collum est noire, lisse, veloutée.

**Observations.** — Étant donnée la structure très particulière du test de cet échantillon et le développement si particulier du collum, son attribution aux Camaroides n'est que provisoire.

## Ordre STOLONOIDEA n. ordo

### CONSIDÉRATIONS MORPHOLOGIQUES ET TAXONOMIQUES

De nombreux échantillons, malheureusement toujours très fragmentaires, présentent une structure si particulière et si différente de tous les autres Graptolithes, qu'on est forcé d'y voir des représentants d'un ordre à part. Malgré l'abondance d'échantillons, ceux-ci sont toujours très détériorés. Il n'y a aucun échantillon dont la surface externe soit tout-à-fait intacte et aucun ne conserve les parties initiales et terminales de la colonie. Par conséquent la morphologie de ces curieuses formes n'a pu être étudiée que très imparfaitement.

Le caractère distinctif essentiel des Stolonoidea consiste dans l'excessif développement et dans la structure par excellence irrégulière des *stolons*. Ceux-ci consistent en tubes très ramifiés, dont les ramifications ne semblent obéir à aucune règle, changeant d'un échantillon à l'autre (texte: fig. 60). Les branches stolonales apparaissent à des intervalles tout-à-fait variables: en certains points il s'en forment des groupes entiers, en d'autres des rameaux isolés. Parfois on a une sorte de tronc axial dont se séparent con-

tinuellement des rameaux latéraux, d'autres fois les rameaux partent les uns des autres et sont à peu près équivalents. Ce qui frappe dans ces stolons en second lieu, c'est leur forme et leur parcours extrêmement capricieux. En général le stolon change continuellement de diamètre, se gonflant et se rétrécissant à des intervalles irréguliers, dans les limites très larges. Son épaisseur moyenne varie, suivant les échantillons, de 50 à 350  $\mu$ . Les stolons sont tordus de différentes manières, courent dans une direction pour retourner ensuite brusquement sur ses pas, s'entrelaçant irrégulièrement, pour se séparer de nouveau etc.

En suivant le stolon dans son développement, on constate souvent que les rameaux qui s'en séparent courent d'abord à peu près parallèlement au tronc primitif, formant avec lui un faisceau de tubes serrés, ensuite, à un certain niveau, ces rameaux divergent dans tous les sens et se tordent de différente manière. D'autres fois les rameaux divergent du tronc principal aussitôt après leur bourgeonnement, de sorte que le complexe stolonale affecte la forme d'un tronc garni dans toute sa longueur de rameaux latéraux, irrégulièrement distribués.

Les parois des stolons sont en général assez épaisses et résistantes, dépourvues de toute structure, si ce n'est en couches concentriques. Les canaux des stolons (pl. XVII, fig. 1—4) sont rarement vides, renfermant presque toujours des dépôts secondaires, d'aspect variable: tantôt, et le plus souvent, ce sont des granulations brunâtres, fines ou grossières, disséminées ou concentrées en taches; souvent aussi ces granulations se concentrent en masses compactes qui remplissent la cavité sur une étendue plus ou moins grande. Les parois des stolons s'épaissent avec l'âge par l'adjonction des couches nouvelles du côté interne. Cet épaississement est plus ou moins accentué suivant les stolons et les points d'un stolon donné.

Sur les échantillons qui gardent en outre des stolons d'autres parties constitutives de la colonie, on peut constater que les faisceaux de stolons et souvent aussi les stolons simples sont inclus dans des *tubes stolothécaux* à parois constituées le plus souvent d'une substance très subtile, plus ou moins transparente, laissant apercevoir à leur intérieur les stolons. Ces stolothèques sont, à l'opposé des stolons, très fragiles et se désagrègent facilement, étant rarement bien conservées. Elles sont parfois plus ou moins retilignes, mais plus souvent tortueuses, irrégulièrement entrelacées. Leurs parois sont en général plus épaisses que celles des stolons et, à l'opposé de ceux-ci, elles ont toujours une structure nettement fusellaire. Sur un échantillon (texte: fig. 61, B) décoloré, où cette structure a pu être analysée, on constate que chaque fusellus forme un anneau complet et non un semi-anneau. Les sutures obliques ne sont pas orientées, étant distribuées irrégulièrement sur tout le pourtour du tube. La cavité des stolothèques autour des stolons est plus ou moins remplie d'un tissu subtil, transparent.

Les stolons contenus dans la stolothèque sortent en dehors de celle-ci par des orifices dans sa paroi, produits probablement par résorption, à la manière du porus dans la sícula d'autres Graptolithes. Il est possible que dans le cas de divergence à partir d'un point de nombreux stolons, ceux-ci sortent directement par l'aperture terminale de la stolothèque, mais ce fait n'a pas pu être établi d'une façon certaine. Les stolons qui ont quitté la stolothèque appartiennent à deux catégories: ceux qui donnent origine à de nouveaux stolons et ceux qui constituent les bases des thèques. Le passage du stolon à la thèque se fait — autant que cela a pu être observé sur certains échantillons — progressivement: le diamètre du stolon augmente et en un certain point sa structure anhiste fait place à la structure fusellaire. Les fusellus sont en général irréguliers et irré-

gulièrement disposés, sans constituer des sutures en zigzag nettes. Leur densité est aussi assez variable d'une thèque à l'autre de la même colonie. Les thèques produites par les stolons — abstraction faite des stolothèques — semblent être toutes d'une seule catégorie. Ce sont des tubes, parfois droits, mais le plus souvent tortueux, dont les ouvertures se trouvent à la surface de la colonie, sans s'élever jamais, semble-t-il, librement au-dessus de cette surface. Les rares ouvertures qui sont conservées intactes sont semi-circulaires ou semi-lunaires, en général sans lèvre interne, ayant donc à peu près l'aspect des ouvertures bithécales d'autres Graptolithes. Mais l'absence d'autres thèques fait penser que ce sont là plutôt des équivalents des autothèques. Ces ouvertures sont disséminées à la surface sans aucun ordre apparent et tournées dans tous les sens.

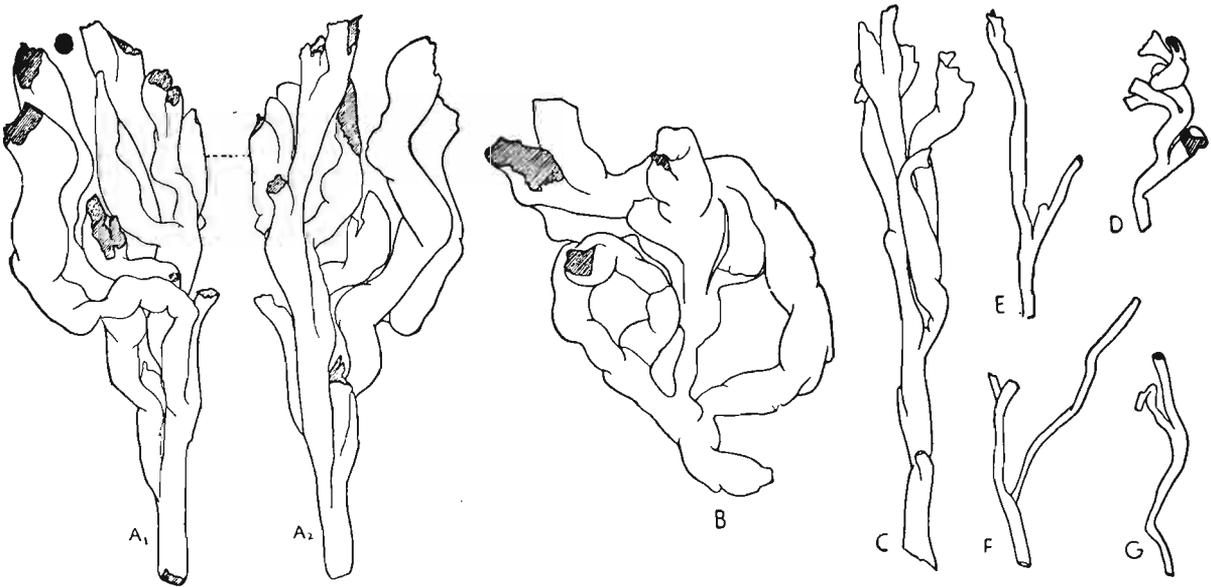


Fig. 60.

*Stolonodendrum* sp. A—G (Nos. 221, 222, 223 a—b, 224 a—c) sept fragments de stolons de différent calibre et conformation,  $\times 30$ .

D'après leur aspect externe les échantillons des Stolonoides peuvent être groupés en deux catégories: 1<sup>o</sup> colonies encroûtantes, attachées à la surface des coquilles et 2<sup>o</sup> colonies subcylindriques, dépourvues de trace d'attache.

Les colonies encroûtantes sont fixées presque toujours à la surface de petites coquilles tubiformes, aplaties, appartenant à un représentant nouveau des Torellellidae ou des Conularidae. Elles enveloppent souvent ces coquilles de tous les côtés et semblent avoir des formes tout-à-fait irrégulières. Aucun exemplaire de ces colonies attachées aux coquilles ne conserve intacte sa surface externe. Mais l'examen de nombreux échantillons incomplets, inclus encore dans la gangue calédonique transparente ou isolés après la dissolution de celle-ci, indique qu'elles ne forment pas de rameaux libres et que leurs thèques ne s'élèvent pas non plus au-dessus de la surface de la colonie. Il est à noter que dans les autothèques qui sont attachées directement au support, la paroi attachée est dépourvue de structure fusellaire, tout comme l'est la paroi inférieure (dorsale) d'une camara des Camaroidea. Au contraire cette structure est très nette dans la paroi opposée (texte: fig. 61, A).

Les colonies non encroûtantes se présentent sous forme de baguettes à section transversale arrondie, à ouvertures thécales distribuées de tous les côtés. Aucun échantillon observé n'est pourvu de rameaux secondaires, de sorte que la colonie devait consister, selon toute probabilité, en rameaux subcylindriques simples. Elle devait s'attacher au support par la partie basilaire du rameau, mais celle-ci ne s'est conservée sur aucun échantillon.

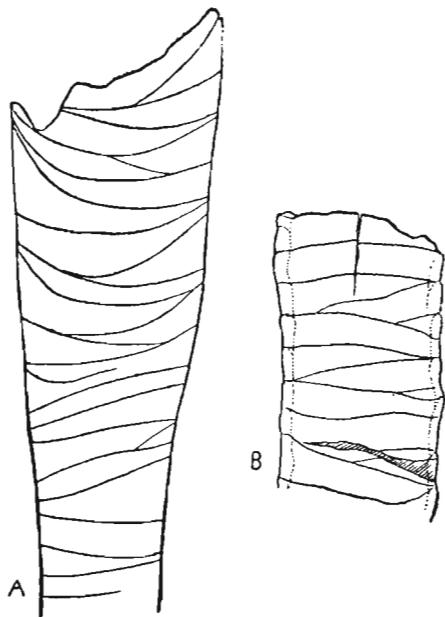


Fig. 61.

A *Stolonodendrum parasiticum* n. sp. (No. 225, holotype, voir aussi pl. XXXII, fig. 1). Une théque vue par la face ventrale (supérieure),  $\times 75$ . B *Stolonodendrum uniramiosum* n. sp. (No. 217, voir aussi pl. XXXII, fig. 8). Partie d'une stolothèque vue par transparence et montrant la disposition des fusellus ainsi que la grande épaisseur des parois,  $\times 51$ .

a mis en évidence, sur quelques fragments attribués à cette forme, la structure fusellaire. Les fusellus n'y sont pas orientés. La forme décrite par ÖPIK sous le nom de *Melanostrophus signum* ÖPIK (43, p. 12, pl. 3, fig. 3) semble s'approcher plutôt des Graptovermida (voir plus bas p. 204).

### Genre STOLONODENDRUM n. gen.

#### *Stolonodendrum uniramiosum* n. sp.

(Texte: fig. 61, B; pl. XVII, fig. 1-4; pl. XXXII, fig. 6-8)

**Matériaux.** — Plusieurs échantillons fragmentaires. Holotype No. 215, pl. XXXII, fig. 7.

**Description.** — Colonies subcylindriques, formant des baguettes simples, droites ou flexueuses, atteignant jusqu'à 15 mm de longueur et jusqu'à 2 mm d'épaisseur. Sto-

La structure de ces deux catégories de colonies étant essentiellement la même, il est légitime d'admettre qu'il y s'agit de deux espèces d'un seul genre. J'applique à celui-ci le nom de *Stolonodendrum* n. gen. La caractéristique de ce genre est provisoirement la même que celle de l'ordre dont il est l'unique représentant. Je choisis comme génotype la forme non encroûtante, *Stolonodendrum uniramiosum* n. sp. La forme encroûtante est distinguée sous le nom de *Stolonodendrum parasiticum* n. sp.

La plus grande partie des échantillons consistent en stolons dépourvus de théques. Dans ces cas il est impossible de déterminer avec certitude à laquelle de ces deux espèces il faut les attribuer. En général cependant les stolons de *S. parasiticum* se disposent dans un plan, parallèlement à la surface d'attache, tandis que ceux de *S. uniramiosum* se développent à peu près également dans toutes les directions de l'espace.

Il n'est pas impossible que c'est au groupe des Stolonoidea qu'appartient la forme ordovicienne décrite par ÖPIK (43, p. 11, pl. I, fig. 2 et 3) sous le nom de *Melanostrophus fokini* ÖPIK. Il y s'agit aussi des faisceaux de tubes noduleux et enchevêtrés. EISENACK (26, p. 103, fig. 2-5)

lons groupés surtout dans la partie axiale du rameau. Apertures des autothèques semi-circulaires, semi-lunaires ou ovales, mesurant 200—300  $\mu$ , distribuées irrégulièrement sur toute la surface et dirigées dans tous les sens.

**Stolonodendrum parasiticum** n. sp.

(Texte: fig. 61, A; pl. XXXII, fig. 1 et 2)

**Matériaux.** — Plusieurs échantillons fragmentaires. Holotype No. 225, pl. XXXII, fig. 1.

**Description.** — Colonies encroûtantes, irrégulières, attachées à la surface des coquilles, atteignant jusqu'à 10 mm de longueur. Surface d'attache aplatie, moulée sur celle de la coquille. Stolons concentrés surtout près de la face attachée de la colonie. Autothèques élargies en général suivant l'axe longitudinal de la coquille et dirigeant leurs apertures semi-circulaires de préférence vers une des extrémités, probablement la supérieure de la coquille.

Classe PTEROBRANCHIA RAY LANKESTER

Famille Eocephalodiscidae n. fam.

Genre EOCEPHALODISCUS n. gen.

(Génotype *Eocephalodiscus polonicus* n. sp.)

**Eocephalodiscus polonicus** n. sp.

(Texte: fig. 62; pl. XXXIII, fig. 1 et 2; pl. XXXIV, fig. 1—38)

**Matériaux.** — Deux échantillons, dont l'un (No. M. 59), choisi comme holotype, correspond à une colonie complète, parfaitement conservée. Il a été coupé au microtome. Le second spécimen (No. 227), correspondant à une colonie moitié aussi grande que celle de l'holotype, est assez fortement détérioré.

**Description de l'holotype. A. Morphologie externe.** — Colonie ayant l'aspect d'un tubercule irrégulier, asymétrique, pourvu d'une expansion basale ou disque d'attache. Si on considère comme axe vertical de la colonie la ligne normale au plan moyen de la surface d'attache, la colonie peut être décrite comme grossièrement ovoïdale, un peu aplatie latéralement, à l'axe longitudinal de l'ovoïde orienté horizontalement. Elle mesure environ 1385  $\mu$  suivant son axe longitudinal, 730  $\mu$  suivant son petit axe et 1130  $\mu$  suivant l'axe vertical.

La colonie s'étant développée asymétriquement, ses différentes faces ont des aspects distincts et pour en décrire la morphologie il est nécessaire de désigner chacune d'elles par une lettre spéciale. Nous désignerons par *A* et *B* les deux faces parallèles à la fois aux axes vertical et longitudinal, par *C* et *D* les faces parallèles à la fois aux axes vertical et transversal, par *E* la face supérieure et par *F* la face basale. Commençons par cette dernière.

L'expansion basale présente un contour déchiqueté, elle est plus développée dans le sens de l'axe transversal que dans celui de l'axe longitudinal, mesurant dans le premier environ 860  $\mu$  et dans le second environ 540  $\mu$ . Sa surface inférieure est concave dans

le sens de l'axe longitudinal et devait adhérer à quelque corps cylindroïde. Entre le corps proprement dit de la colonie et son expansion basale s'intercale une sorte de trépied. Un des pieds de ce dernier (*X*) est très épais et les deux autres (*Y* et *Z*) n'ont chacun qu'un tiers environ de l'épaisseur du premier. Entre les pieds *Y* et *Z* se trouve, sur la face *C*, un orifice (*c*) subquadrangulaire, d'environ  $130\mu$  de diamètre; entre les pieds *Y* et *Z* d'un côté et le pied *X* de l'autre passe un canal, dans lequel donne l'orifice *c*; ce canal s'ouvre à la face *A* par l'orifice *a* et à la face *B* par l'orifice *b*. Sur le pied *X*, à la limite des faces *A* et *D*, se trouve une ouverture (*1*) en forme d'une fente approximativement verticale, s'ouvrant vers la face *A* et ayant environ  $220\mu$  de longueur. Elle conduit dans une sorte de vestibule spacieux. La lèvre externe de cette ouverture est assez mince, sa lèvre interne n'est pas individualisée. Au fond du vestibule se trouve une ouverture arrondie d'environ  $120\mu$  de diamètre. Sur les pieds *Y* et *Z* il n'y a aucune ouverture. A la face *A* s'ouvrent encore deux autres ouvertures: *6* et *4*, ayant toutes les deux également la forme d'une fente. L'ouverture *6* est orientée à peu près verticalement, s'ouvrant dans la direction de la face *C*; sa lèvre externe est épaisse et la lèvre interne n'est pas individualisée; elle mesure environ  $300\mu$  de longueur. Près de l'extrémité supérieure de l'ouverture *6* se trouve un petit enfoncement à peine marqué, correspondant à une ouverture occluse (*10*), comme on le verra dans la suite. L'ouverture *4* est dirigée obliquement par rapport à l'axe vertical de la colonie; sa lèvre externe est mince. A la face *B* s'ouvrent trois ouvertures: *9*, *2* et *8*. L'ouverture *9*, placée au fond d'un enfoncement, au-dessus du pied *Z*, est arrondie et a un diamètre d'environ  $70\mu$ . L'ouverture *2*, placée à la limite des faces *A* et *E*, vers le milieu, est subcirculaire, à péristome continu, épais; elle a un diamètre d'environ  $150\mu$ . A la face *C*, qui est aplatie, il n'y a qu'un enfoncement qui correspond à une seconde ouverture occluse (*7*). A la face *D*, qui est subconique, il y a, à la limite de la face *B*, un faible enfoncement qui correspond à une troisième ouverture occluse (*3*). Enfin, à la face supérieure ou *E* s'ouvrent, à sa limite avec la face *A* et vers le milieu, une petite ouverture (*11*), en forme de fente de  $75\mu$ , bordée d'un enfoncement et pourvue d'une mince lèvre externe.

En somme, à la surface de la colonie s'ouvrent sept ouvertures et il y a en outre trois enfoncements correspondants aux trois ouvertures occluses.

La surface de la colonie présente des enfoncements et des crêtes irréguliers, ainsi que de courtes apophyses. Une apophyse (*m*), triangulaire, mince, forme une sorte de languette à l'ouverture occluse *7*. Une autre apophyse (*o*), en forme d'une crête saillante et épaisse à deux mamelons, se trouve entre l'ouverture *6* et l'ouverture *a*, et une troisième (*n*), conique, s'élève au centre de la face *D*.

**B. Morphologie interne.** — L'étude de la série de 195 coupes microtomiques (pl. XXXIV), exécutées avec un espacement de  $6\mu$ , à peu près normalement à l'axe vertical de la colonie, à partir de sa base, permet de constater les faits suivants:

Les ouvertures conduisent dans des loges de forme et de dimensions non moins variables que les ouvertures. Les unes sont plus ou moins tuboïdes, d'autres camaroïdes, mais en général asymétriques, irrégulières. Certaines loges prennent origine dans l'expansion basale, d'autres dans le trépied et d'autres encore à différents niveaux du corps de la colonie. Il y en a en tout onze. Nous allons les numéroter de *1* à *11*, suivant les niveaux auxquels elles prennent origine.

La loge *1*, la plus ancienne, commence à la base du pied *Y* par un tube irrégulier et qui n'a à son commencement qu'environ  $50\mu$  de diamètre. Tout près de son origine

cette loge se divise en deux parties: une plus petite, qui semble correspondre à sa continuation directe et une seconde, plus grande, que nous désignerons par le numéro 2. La loge 1 passe, en se recourbant en arc, par dessus de l'expansion basale et pénètre dans le pied X, jusqu'à sa base; de là, en s'élargissant en entonnoir, elle va déboucher par un orifice relativement petit dans le vestibule de l'aperture 1. La partie initiale de cette loge est remplie d'une substance granuleuse, mais le reste en est libre.

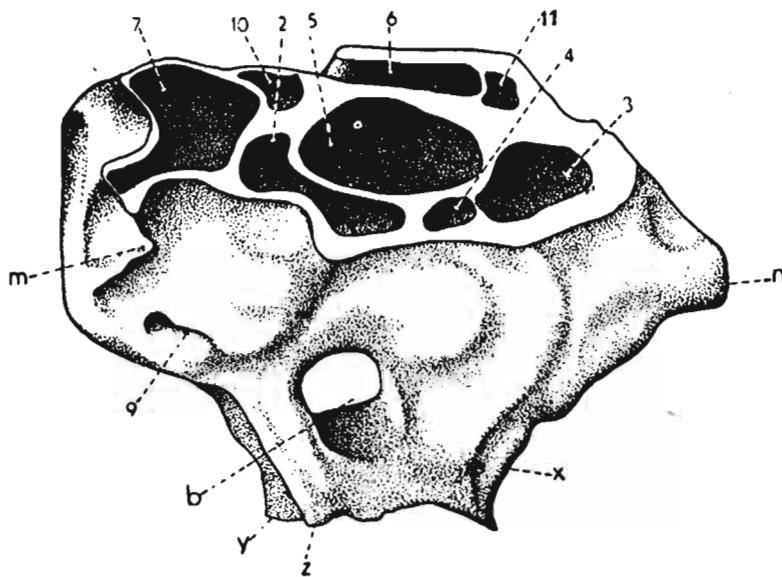


Fig. 62.

*Eocephalodiscus polonicus* n. sp. Holotype représenté coupé au niveau de la coupe No. 143, avec l'axe incliné vers l'observateur, vu par la face B,  $\times$  env. 65. Pour la légende voir le texte.

La loge 2, qui a pris l'origine par la séparation d'une portion de la loge 1 à son commencement, se dirige également vers le pied X, mais sans s'élargir sensiblement. Une fois là, elle se divise en deux parties, dont une, située près de la face B, peut être considérée comme sa continuation directe et la seconde, restée près de la face A, comme une loge nouvelle, 3. La loge 2 se recourbe vers le haut, et en gardant un diamètre d'environ  $60\mu$ , se continue ainsi jusqu'à la partie de la colonie où se produit la confluence du pied X avec les pieds Y et Z, ces deux derniers réunis auparavant. A cette hauteur, dans la loge 2 apparaît un septum longitudinal qui la divise en deux tubes verticaux, imparfaitement séparés tout d'abord l'un de l'autre, mais s'isolant complètement vers le haut. En considérant l'un de ces tubes comme la continuation de la loge 2, nous désignerons l'autre par le numéro 8. Après la séparation de cette dernière, la loge 2 s'élargit lentement à peu près jusqu'au plan qui passe par les apertures occluses 7 et 3. A ce niveau elle subit une dilatation rapide au-dessus de la loge 5, en devenant, après cette dernière, la seconde quant à la grandeur. Elle occupe alors à elle seule plus de la moitié du corps de la colonie à ce niveau. Elle débouche à l'extérieur non pas au sommet, mais latéralement, en haut et vers le milieu de la face B. Son aperture est la seule ayant une forme subcirculaire, c'est aussi la plus grande entre toutes. La loge 2 est dépourvue de dépôts secondaires.

La loge 3, qui s'est séparée de la loge 2 près de la base de la colonie, reste dans

le pied *X*, d'abord près de la face *A*, pour passer ensuite à la face *D*. Elle est assez tortueuse et il s'en sépare, à une certaine hauteur au-dessous de la confluence du pied *X* avec les pieds *Y* + *Z*, une loge que nous désignerons par le numéro 6. Elle s'élargit ensuite progressivement, jusqu'à atteindre un diamètre maximum d'environ 260  $\mu$ . Dans les coupes Nos. 122 et 140 on peut constater que cette loge, qui n'a aucune ouverture à la surface, en avait primitivement une assez grande à la face *B*, immédiatement au-dessus de l'apophyse *n*. Cette dernière apophyse lui formait une sorte d'épaisse lèvre. L'ouverture de cette loge 6 fut complètement occluse. La cavité de la loge 3 se continue, en se rétrécissant progressivement, encore au-dessus de l'aperture. La cavité de la loge 3 est remplie dans toute son extension de dépôts secondaires. Dans sa partie inférieure ce sont des granulations, mais après la séparation de la loge 6 il y apparaît une sorte de kyste fusiforme, à parois épaisses, d'environ 250  $\mu$  de longueur sur 175  $\mu$  de diamètre transversal. Ce kyste occupe moins de la moitié de la cavité de la loge, le reste étant rempli par des granulations de différent calibre. Le long du kyste s'étend, dans la loge, une espèce de cordon plein, irrégulier. La cavité du kyste est fermée de tous les côtés et remplie aussi en partie par des granulations.

La loge 4 fait son apparition dans le pied *X*, presque au même niveau que la loge 3. Peu après son apparition elle s'étire dans le sens transversal et se divise en deux parties, dont celle qui occupe la place primitive peut être considérée comme sa continuation directe et l'autre comme une loge nouvelle que nous désignerons avec le numéro 5. La loge 4 a la forme d'un étroit tube, à diamètre moyen d'environ 60  $\mu$ . Elle court près de la face *B*, au milieu du pied *X*, y produisant une crête assez marquée qui disparaît dans la partie supérieure de son parcours. C'est la plus longue de toutes les loges, car elle atteint la face supérieure de la colonie et passe par dessus pour s'ouvrir à la face *A*. Sa partie aperturale forme un vaste vestibule, ayant un diamètre presque trois fois plus grand que le diamètre moyen de la loge proprement dite. Dans sa moitié inférieure la loge est remplie de dépôts secondaires sous forme de tubes emboîtés l'un dans l'autre; sa moitié supérieure est libre de ces dépôts.

La loge 5 s'élargit rapidement aussitôt après sa séparation de la loge 4 et acquiert d'épaisses parois. C'est la plus spacieuse de toutes les loges. Elle a la forme d'un fuseau plus large que long, assez fortement aplati parallèlement aux faces *A* et *B*, à extrémité inférieure effilée et à extrémité supérieure obtuse. Sa hauteur totale est d'environ 665  $\mu$  et, dans sa partie plus large, sa section transversale est elliptique, mesurant environ 700 sur 320  $\mu$ . C'est la seule loge qui n'a aucune ouverture à la surface de la colonie, qu'elle soit ouverte ou occluse. Mais il semble qu'elle avait une ouverture, juste à son sommet, mais celle-ci après avoir subi une occlusion, fut recouverte par la loge 2, épanchée par dessus d'elle. Les épaisses parois de la loge 5 sont formées de couches concentriques qui, dans la partie inférieure de la loge sont écartées l'une de l'autre et doivent correspondre à des enveloppes successives d'un kyste. Dans cette loge il n'y a pas de dépôts secondaires. Une autre particularité curieuse de la loge 5 consiste dans le fait qu'elle forme un diverticule (*5 a*) en forme de poche qui descend dans les pieds réunis *Y* + *Z* et s'y termine en cul-de-sac. La cavité de ce diverticule contient un prolongement du kyste de la cavité principale, remplie dans sa partie inférieure d'un dépôt spongieux.

La loge 6 est produite par la loge 3 à un niveau placé un peu au-dessus de l'aperture 1. Elle court sur une certaine étendue à la limite des faces *B* et *D*, passe ensuite à la face *D*, pour s'étendre enfin sur la face *A*, du bas vers le haut et obliquement par rapport à l'axe longitudinal. Elle est aplatie par rapport aux faces *A* et *B*, très large

dans sa partie terminale, où se forme un vestibule très étendu dans le sens vertical et ouvert à l'extérieur par une longue fente. La cavité de la loge est remplie de lamelles concentriques et de granulations dans sa partie inférieure, mais reste presque vide dans son tronçon supérieur.

La loge 7 est la seule qui prend origine dans les pieds réunis  $Y + Z$ . Elle commence à s'y développer sur la face  $C$ , à peu près au même niveau que l'apophyse  $o$  sur la face  $A$ . Elle est comme accolée au corps de la colonie, restant soudée aux parois des loges 5 et 2 sur la face  $C$ . Sa cavité est vaste, subquadrangulaire, ayant environ  $680\ \mu$  de hauteur sur  $260\ \mu$  de largeur maximale. Son aperture occluse se trouve au bout d'un goulot qui forme un vestibule tuboïde, à peu près à moitié de la hauteur de la loge, étant dirigé vers la face  $B$ . L'aperture est pourvue d'une lèvre triangulaire ou apophyse  $m$ , terminée par une pointe aiguë. Cette loge est dépourvue de dépôts secondaires.

La loge 8 prend origine dans la loge 2 un peu au-dessus du niveau où se produit la confluence du pied  $X$  avec les pieds  $Y + Z$ . Elle reste dans tout son parcours au milieu de la face  $B$ . C'est une loge tuboïde, à diamètre transversal moyen de  $85\ \mu$ . Elle est la plus courte de toutes, n'ayant qu'une extension d'environ  $185\ \mu$ . Elle débouche par une petite aperture placée au fond d'un enfoncement sous l'aperture 2. Sa cavité est dépourvue de dépôts secondaires.

La loge 9 débute très haut à la face  $B$ , à côté et un peu au-dessus de l'aperture 8. Au lieu de se diriger vers le haut, comme c'est le cas de toutes les autres loges, elle se dirige obliquement vers le bas, vers le pied  $Z$  et débouche à la limite des faces  $B$  et  $D$ , près de la base de la loge 7. Cette loge est tuboïde, d'environ  $280\ \mu$  de longueur sur  $90\ \mu$  d'épaisseur moyenne. Son aperture est tournée obliquement vers le bas et se trouve au fond d'un petit enfoncement. La loge est presque dépourvue de dépôts secondaires.

La loge 10 débute très haut, à la limite des faces  $A$  et  $E$ , près de l'extrémité inférieure de l'aperture 6, dans l'angle formé par les parois des loges 7, 2 et 5. Elle s'étend vers le haut le long de cette aperture, à peu près jusqu'à son extrémité supérieure. Elle est subelliptique et mesure environ  $200\ \mu$  de hauteur sur  $120\ \mu$  de longueur. Son aperture, placée sur la face  $A$ , près de l'extrémité supérieure de l'aperture 6 et un peu à droite, est occluse et si profondément recouverte de couches corticales, qu'il n'en reste presque aucune trace à la surface. Cette loge est dépourvue de dépôts secondaires.

La loge 11 commence à peu près au même niveau que la loge 10. Elle prend origine dans la loge 6 par la séparation au moyen d'une cloison d'une petite partie de cette dernière. Par son extrémité inférieure sa cavité reste en communication avec la cavité de la loge 6. Très épaisse dans la partie inférieure de la loge, sa paroi externe s'amincit rapidement vers le haut, étant très mince, translucide au voisinage de l'aperture. La longueur de la loge est d'environ  $215\ \mu$  et son diamètre transversal varie irrégulièrement dans les limites entre  $40$  et  $115\ \mu$ . Son aperture n'a qu'environ  $75\ \mu$  de diamètre; elle est bordée d'une petite dépression. La cavité de la loge est sans dépôts secondaires.

De la description des loges il s'en suit que leur forme présente des variations extrêmement étendues, étant par excellence irrégulière, asymétrique. Les unes sont de vastes poches, d'autres ont la forme d'entonnoir, d'autres encore sont plus ou moins tuboïdes. Les dimensions des loges varient aussi dans des limites très vastes: la loge 5, la plus grande, atteint environ  $665\ \mu$  de hauteur et  $320$  sur  $700\ \mu$  dans le sens transversal, tandis que la loge 8, la plus petite, n'a qu'une longueur d'environ  $185\ \mu$  et un diamètre transversal d'environ  $85\ \mu$ . Les apertures de la plupart des loges sont placées soit au fond des enfoncements plus ou moins marqués de la paroi, soit au fond des vestibules

qui correspondent à la partie terminale, élargie de la loge. Les loges 1, 2, 3, 6, 8 et 11 sont intimement liées entre elles, sans avoir aucune liaison nette avec les restes. Les loges 1, 2, 3, 4 et 5 débutent soit à la base même de la colonie, soit à sa proximité. La loge 5 est remarquable pour avoir un diverticule descendant dans les pieds réunis Y+Z. La loge 6 apparaît plus haut dans le pied X, la loge 8 déjà dans le corps proprement dit de la colonie, et la 11 vers la moitié de sa hauteur. Les loges 7, 9 et 10 sont dès leur origine tout-à-fait indépendantes, sans avoir aucune connexion avec d'autres loges.

La base du pied Y et tout le pied X correspondent aux parties de la colonie où débutent la plupart des loges et le pied X correspond au tronc principal de la colonie. Le pied Z est dépourvu de loges: il n'y a à son intérieur que les parties initiales des loges 1 et 2 et cela seulement à sa base, plus haut ce pied est plein. Le pied produit par la confluence de Y avec Z est dans sa moitié inférieure aussi dépourvu de loges, mais dans sa moitié supérieure pénètre le diverticule de la loge 5, qui se termine en pointe vers le bas, en une sorte de cordon plein. Un peu au-dessous du point où sur les pieds Y + Z s'appuie le corps de la colonie prend origine la loge 6.

Dans plusieurs loges les parties initiales sont plus ou moins remplies de dépôts secondaires, granuleux ou lamellaires. Ces dépôts existent dans les loges occluses aussi bien que dans les ouvertes. Dans la loge 3 les dépôts granuleux remplissent presque toute la cavité et il y a en outre un kyste à parois épaisses, de volume sensiblement moindre que la loge. Dans la loge 5 il y a aussi un kyste, mais qui n'est pas bien individualisé que dans sa partie inférieure, car vers le haut la paroi du kyste double celle de la loge. Ces deux loges à kyste sont fortement occluses. Sur onze loges cinq sont occluses.

Les parois des loges et les apophyses à la surface de la colonie ont une structure nettement fusellaire. Les fusellus ont des longueurs variables et leur disposition est irrégulière. Dans les parties initiales des loges les parois sont très minces et les limites des loges qui restent en contact ne sont pas toujours nettement définies. Vers le haut les loges s'individualisent nettement et leurs parois s'épaississent souvent considérablement. Cet épaississement semble être dû exclusivement au dépôt des couches corticales à l'extérieur des loges. S'il y a parfois, comme c'est le cas des loges 3 et 5, des couches nettes doublant la paroi du côté interne, cela tient probablement au phénomène d'enkystement.

Dans le phénomène d'occlusion des apertures on peut observer différents stades. Ainsi dans l'aperture de la loge 8 se trouve un bouchon d'un tissu très subtil, qui semble avoir une structure finement granulaire, il est recouvert du côté externe par de minces couches de cortex. Dans l'aperture de la loge 10 il y a du côté interne une couche de tissu transparent, recouverte du côté externe par des couches corticales, mais ces dernières sont beaucoup plus épaisses, masquant presque complètement la place de l'aperture. Enfin dans le cas de la loge 3 le bouchon est très épais, composé d'un tissu dense qui reste en connexion avec l'extrémité supérieure du kyste qui se trouve dans cette loge. Du côté externe, par dessus le bouchon, s'étendent d'épaisses couches corticales, masquant complètement la place de l'aperture.

**Description du paratype** (No. 227, pl. XXXIII, fig. 2). — Le second exemplaire qui peut être attribué à la même espèce est mal conservé: la base de la colonie est détruite, sur une de ses faces la paroi est brisée sur presque la moitié de son étendue et à l'intérieur les parois qui séparaient les loges sont pour la plupart cassées.

La colonie a une forme ellipsoïdale, à axe vertical correspondant à la direction de l'allongement. Elle mesure environ  $1075\ \mu$  de hauteur sur  $550\ \mu$  de largeur. Son sommet est arrondi. A sa base il y a des traces d'une expansion cassée. On observe quatre ouvertures certaines, non occluses, mais il y en avait probablement encore au moins deux à la face détériorée. Il est possible aussi qu'il y ait eu des ouvertures occluses. Sur quatre ouvertures ouvertes, la plus inférieure (1) est subcirculaire, d'environ  $85\ \mu$  de diamètre. Comme la paroi dans laquelle elle se trouve est fortement desquamée, il semble qu'il y avait encore un vestibule et que la vraie ouverture externe fut détruite, tandis que celle qui existe correspond au débouché de la loge dans le vestibule. L'ouverture 2 est elliptique, mesurant environ  $100$  sur  $50\ \mu$ . Sa lèvre externe est très épaisse. L'ouverture 3 est une fente d'environ  $250\ \mu$  de longueur sur  $50\ \mu$  de largeur. L'ouverture 4 est en grande partie détériorée. A la surface de la colonie il y a cinq apophyses subconiques (*m*, *n*, *o*, *p*, *r*) n'ayant aucune connexion avec les ouvertures.

Les parois externes de la colonie sont très épaisses, formées de nombreuses couches corticales se desquamant facilement. Les cloisons internes sont presque entièrement détruites, de sorte qu'il est impossible de se former une idée de la forme et des dimensions des loges.

Quoique cet échantillon est sensiblement plus petit que l'holotype et de forme différente, son attribution à la même espèce que l'holotype semble être bien fondée, étant donnée l'absence chez *Eocephalodiscus* de toute symétrie et régularité dans la construction de la colonie.

**Considérations générales.** — Malgré certaines ressemblances avec les Graptolithes les deux échantillons décrits réalisent une morphologie qui les placent décidément en dehors de ce groupe d'animaux. *Eocephalodiscus* a de commun avec les Graptolithes, en outre de son caractère d'animal colonial, la nature chimique du test et surtout la structure fusellaire de celui-ci. Par contre il se distingue des Graptolithes par le développement tout-à-fait irrégulier de la colonie, les relations mutuelles des loges et leur forme essentiellement variable.

Dans la colonie d'*Eocephalodiscus* aucune loge ne peut être qualifiée de sicula. Les loges 1 et 2 de l'holotype, les plus anciennes selon toute probabilité, sont essentiellement irrégulières, comme le sont toutes les autres loges de la colonie. Les relations mutuelles entre les loges dont se compose la colonie sont très différentes de celles qui existent entre les thèques d'un rhabdosome graptolithique. Tout d'abord, dans les relations entre les loges 1 et 2 il n'y a rien qui puisse être interprété comme un bourgeonnement perforant, phénomène par excellence caractéristique des Graptolithes. Leurs cavités s'individualisent progressivement à partir d'une cavité commune. La plupart des autres loges procèdent aussi de la séparation insensible d'une partie de la cavité des loges antérieurement formées. Mais, et c'est là un fait de la plus grande importance, il y a aussi des loges dont la cavité est dès le commencement tout-à-fait indépendante des cavités des autres loges. Tel est le cas des loges 7, 9 et 10 de l'holotype. En examinant dans les coupes les premières phases de leur développement, on constate que chacune de ces loges s'est formée à l'extérieur des loges antérieurement construites, étant apposées aux parois externes de celles-ci, sans que les cavités des unes eussent à aucun moment communiqué avec celles des autres.

Dans les loges d'*Eocephalodiscus* il n'y a pas de stolons et l'existence de ces orga-

nes à l'état non chitinisé est tout-à-fait improbable, étant donnée l'indépendance complète de certaines loges du reste de la colonie.

Les dimensions et les formes essentiellement variables et irrégulières des loges et de leurs ouvertures constituent un phénomène tout-à-fait étrange à une colonie graptolithique, à l'exception peut être du groupe des *Stolonoidea*, dont la structure n'est qu'imparfaitement connue et la position taxonomique encore incertaine.

Quelle est l'interprétation qu'on puisse donner à tous ces faits?

On doit admettre qu'une colonie d'*Eocephalodiscus* fut construite, tout comme l'était un rhabdosome des Graptolithes, par des zoïdes procédant du bourgeonnement les uns des autres et à partir d'un oozoïde. Mais tandis que les blastozoïdes d'une colonie graptolithique étaient liés entre eux par un système de stolons, les blastozoïdes de l'*Eocephalodiscus* devaient être indépendants les uns des autres et tout-à-fait libres dans leurs loges. C'est de cette façon seulement qu'on peut comprendre la formation des loges telles que 7, 9 et 10 de l'holotype, construites à la surface de la colonie constituée par l'ensemble des loges antérieures, sans aucune connexion avec ces dernières. Il y a lieu d'admettre dans le cas de ces loges que leurs blastozoïdes, bourgeonnés sur les blastozoïdes plus âgés, se sont détachés complètement de ceux-ci et ayant quitté leurs loges, sont sortis à la surface de la colonie et y ont construit des loges propres.

La grande individualité des loges doit être fonction de l'indépendance de leurs habitants. Dans le rhabdosome d'un Graptolithe, de même que dans le tubarium de *Rhabdopleura*, les zoïdes, liés entre eux par un système de stolons, sont forcés en quelque sorte à construire d'une façon stéréotypée leurs thèques ainsi que l'édifice colonial dans son ensemble. Par contre les zoïdes d'*Eocephalodiscus*, doués, selon toute probabilité, d'une indépendance au même degré que le sont les zoïdes des *Cephalodiscus* actuels, construisaient chacun sa loge d'une manière différente, quant à sa forme, ses dimensions et son orientation. Il en est résulté un édifice irrégulier, différent d'une colonie à l'autre.

Les couches corticales qui tapissent d'un manteau épais la surface de la colonie d'*Eocephalodiscus* n'impliquent pas l'existence chez lui, comme chez les Graptolithes, d'un tissu mou extrathécal. Il est beaucoup plus probable que ces couches furent déposées directement par les zoïdes qui pouvaient se mouvoir à la surface de la colonie, comme le font les zoïdes des *Cephalodiscus* actuels. C'est à l'activité sécrétrice directe des zoïdes que doit être attribuée aussi l'origine des apophyses à la surface et celle des bouchons et couches occluant les ouvertures.

Toutes ces considérations font comprendre que la colonie d'*Eocephalodiscus*, tout en étant construite d'une façon foncièrement différente d'une colonie graptolithique, l'est d'une façon tout-à-fait similaire à une colonie de *Cephalodiscus*.

On sait que les espèces de *Cephalodiscus*, malgré une concordance complète de tous les traits essentiels de la structure de leur corps, présentent un polymorphisme extraordinaire des constructions chitineuses ou cœnecciums. Les types extrêmes de ceux-ci sont si différents les uns des autres quant à leur aspect externe et les relations entre les loges dont elles se composent, qu'un paléontologiste qui disposerait des cœnecciums fossiles sans savoir rien des animaux mêmes, les attribuerait sans doute non seulement à des genres, mais à des familles, voir même des ordres distincts. Cependant les zoologistes attribuent à ces différences du cœneccium à peine la valeur de caractères sous-génériques, car elles doivent être liées à la grande liberté physiologique dont jouissent les individus construisant le cœneccium. C'est ainsi qu'on a distingué trois

sous-genres suivants: 1° *Orthæcus* Andersson, à cœnecium composé de loges indépendantes en forme de tubes cylindriques, dont les cavités sont tout-à-fait séparées les unes des autres (texte: fig. 9, A et B). Ces tubes, construits et habités chacun par un zoïde, sont soudés entre eux tantôt par leurs parties inférieures seulement, tantôt sur la plus grande extension de leurs parois. 2° *Idiothecia* Ridewood, à cœnecium formant un seul édifice (texte: fig. 9, C), à l'intérieur duquel chaque zoïde a une loge indépendante qui s'ouvre à l'extérieur par une ouverture propre. 3° *Demiothecia* Ridewood, à cœnecium formant un seul édifice (texte: fig. 10, A), à l'intérieur duquel il n'y a qu'une cavité commune à tous les zoïdes. Chaque ouverture correspond probablement à un zoïde. Les cœneciums d'*Idiothecia* se distinguent en outre de ces de *Demiothecia* également par leur aspect externe. Dans les premiers chaque ouverture est située au bout d'une proéminence tubiforme et dans les seconds elle s'ouvre directement à la surface. Dans ces derniers il y a en général, au voisinage des ouvertures, des processus péristomiaux souvent très longs et irréguliers.

Par les caractères de ses loges, à peu près indépendantes, *Eocephalodiscus* se rapproche surtout d'*Idiothecia*. Mais le fait que certaines de ces loges communiquent entre elles par leurs parties initiales et que leurs ouvertures sont placées directement à la surface le font rapprocher aussi de *Demiothecia*. Les excroissances irrégulières à la surface de la colonie d'*Eocephalodiscus*, homologues probablement des processus péristomiaux de *Demiothecia*, le font ressembler aussi à ce dernier type.

Il est évident que ces ressemblances ne peuvent préjuger rien quant à l'affinité réelle avec un type actuel plutôt qu'avec un autre, elles indiquent néanmoins que des structures très semblables à celles que présentent les cœneciums des formes actuelles étaient réalisées déjà par un représentant paléozoïque de ce groupe. Les différences entre le cœnecium d'*Eocephalodiscus* et certains cœneciums des *Cephalodiscus* actuels ne sont pas plus grandes que celles qui s'observent entre les types particuliers de ces derniers. Mais les cœneciums des formes actuelles se composent en moyenne d'un nombre beaucoup plus grand de loges que le cœnecium d'*Eocephalodiscus*. A ce point de vue celui-ci est plus primitif. La supposition que les spécimens ici décrits pourraient correspondre à des colonies jeunes, encore en voie d'accroissement, est peu probable, étant donné la présence d'apophyses, la grande épaisseur des parois, ainsi que la présence d'ouvertures occluses.

La lacune chronologique immense qui sépare l'*Eocephalodiscus* des *Cephalodiscidae* actuels ne constitue pas une difficulté de caractère essentiel pour admettre leur étroite affinité. De semblables lacunes sont connues aussi dans d'autres phylums d'animaux et sont de temps à autre comblées grâce aux heureuses trouvailles paléontologiques.

La différence chronologique entre l'*Eocephalodiscus* et les *Cephalodiscidae* actuels, le nombre très limité de loges dont est composée la colonie du premier et le fait que le corps de la forme fossile ne nous est pas connu, ne permettent pas de ranger cette dernière dans la famille unique dans laquelle les zoologistes unissent toutes les espèces actuelles. Nous la plaçons par conséquent dans une famille séparée, celle des *Eocephalodiscidae* n. fam.

## ANIMAUX INCERTAE SEDIS

## Groupe Graptovermida nov.

(Pl. XXXV et XXXVI)

## CONSIDÉRATIONS MORPHOLOGIQUES ET TAXONOMIQUES

Je désigne sous le nom de Graptovermida, en les attribuant à un seul genre, *Graptovermis* n. gen., des tubes chitineux, d'aspect assez variable, mais dont les formes extrêmes sont liées par des intermédiaires. La plupart des échantillons consistent en tubes plus ou moins irrégulièrement flexueux ou pelotonnés, ayant une face aplatie, par laquelle ces tubes devaient être attachés au support. En somme, ces tubes, dont le diamètre oscille entre 100 et 400  $\mu$ , rappellent ceux des Vers Tubicoles et appartiennent à des animaux non coloniaux qui ont dû avoir à peu près le même genre de vie que ces derniers.

Les divers échantillons peuvent être groupés en deux catégories: 1<sup>o</sup> tubes enroulés en spirale plus ou moins régulière et 2<sup>o</sup> tubes irrégulièrement flexueux et pelotonnés.

Les tubes spiraux se ressemblent quelque peu à ceux d'un *Spirorbis*. Mais ils ont une section transversale très aplatie et sont enroulés en spirale hélicoïdale, mais tellement aplatie qu'elle a l'aspect d'une spirale plane. Du reste l'enroulement n'est jamais très régulier et le tube après avoir décrit 3 ou 4 tours peut s'éloigner de la spirale et

s'accroître d'une façon capricieuse. La partie initiale du tube, conservée sur trois échantillons, est délimitée du tube proprement dit par un très léger étranglement. Un échantillon, composé de deux tours de spire et un quart, garde son ouverture à peu près intacte. Celle-ci est subovale, à lèvre externe très épaisse.

Les échantillons enroulés en spirale doivent correspondre seulement à la partie jeune du tube, laquelle était suivie encore, comme on l'observe sur quelques échantillons, malheureusement assez mal conservés, d'un tube irrégulièrement flexueux. A la face supérieure de cette partie initiale les limites entre les tours du tube enroulé sont en général plus ou moins masquées grâce au dépôt de couches secondaires de chiline qui recouvrent d'un manteau commun, lisse tous les tours.

La chitine dont sont construits les tubes a tout-à-fait le même aspect, consistance et couleur que celle des Graptolithes. Sur un échantillon décoloré on peut observer, en lumière transmise, la structure de la paroi externe (texte: fig. 63). On y peut constater que l'accroissement du tube s'effectuait essentiellement de la même manière que dans

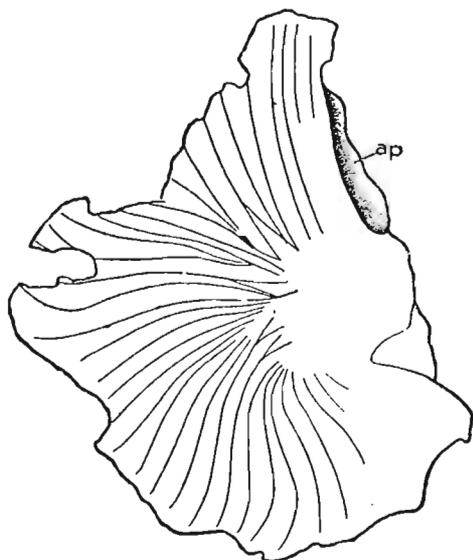


Fig. 63.

*Graptovermis spiralis* n. sp. (No. 228)  
 $\times 75$ . Holotype vu par transparence et montrant la structure fusellaire de la paroi supérieure. Voir aussi pl. XXXVI, fig. 7.

ap aperture.

les thèques des Graptolithes, c'est-à-dire par addition des segments fusellaires, séparés par des lignes suturales très fines. Les fusellus sont terminés en pointe du côté de l'axe

de la spirale et s'élargissent progressivement vers la périphérie. Du côté de l'axe s'intercalent des fusellus secondaires en forme de coin, à pointe dirigée vers l'extérieur, ce qui produit une ébauche d'une structure en zigzag, irrégulière et discontinue. A la surface interne de la paroi supérieure la structure fusellaire se traduit par d'étroites côtes, séparées par des lignes suturales. La paroi inférieure du tube est dépourvue de toute structure.

Les tubes non spiraux dont nous avons de nombreux fragments de différente longueur, mais toujours sans parties initiale et terminale, ont des aspect variés. Le plus souvent ils sont irrégulièrement pelotonnés, mais il y a aussi des tronçons assez longs plus ou moins flexueux, mais non enroulés. La face inférieure du tube est, dans la plupart des cas, aplatie et la face supérieure arrondie en travers ou anguleuse. Parfois les deux faces sont anguleuses et la section transversale devient subrhombique. Le calibre du tube est aussi très variable. Certains tubes conservent un calibre à peu près constant dans toute leur étendue, d'autres présentent de grandes et brusques variations, étant en certains points irrégulièrement boursoufflés, en d'autres très rétrécis.

Un autre caractère variable est l'aspect de la surface externe: celle-ci est tantôt entièrement lisse, tantôt marquée de faibles côtes transverses, tantôt des côtes bien accentuées. Le développement des côtes va de paire avec le développement d'une crête médiane: celle-ci est en général d'autant plus accentuée que les côtes sont plus marquées. Cela est dû au fait que les côtes alternent de deux côtés de la ligne médiane. Sur des échantillons à côtes particulièrement accentuées, on peut observer le long de la ligne médiane l'ébauche d'une crête ou ligne en zigzag, semblable à celle qui caractérise les Graptoblastes (voir plus bas, p. 207). Entre les échantillons garnis de côtes et ceux à surface lisse il y a des passages et parfois un même tube est, suivant les points, lisse ou costulé.

Il est à signaler que dans un échantillon de la forme spirale et dans un autre de la forme non spirale on a pu constater la présence d'une cloison transversale. Cela indique que l'animal, en se déplaçant vers l'avant à mesure de l'allongement de son tube, pouvait, en sécrétant des cloisons, séparer la partie habitée de la partie abandonnée.

Les relations entre les deux catégories de tubes, spiraux et non spiraux, sont difficiles à établir en présence des matériaux si fragmentaires. On pourrait admettre que les uns et les autres appartiennent à une seule espèce et que leurs différences sont principalement de caractère ontogénétique, c'est-à-dire que les échantillons spiraux correspondent à des parties jeunes et les échantillons droits, flexueux et pelotonnés à des parties adultes des tubes sécrétés par un animal de la même espèce. Cette supposition est corroborée par le fait que dans certains échantillons spiraux la partie spirale est suivie d'un accroissement irrégulier. D'autre part cependant il y a certaines différences significatives. Les tubes spiraux sont toujours lisses, arrondis, sans côtes qui sont fréquentes sur les tubes non spiraux. Par contre à la face interne de la paroi supérieure des formes spiralées on peut voir presque toujours les traces des fusellus, tandis que celles-ci ne s'observent sur aucun de nombreux échantillons non spiraux. En vue de ces faits il me paraît prudent d'attribuer chacune de ces deux catégories de tubes à une espèce différente. Mais il est évident que cette classification, basée sur des matériaux très fragmentaires, est provisoire.

Il est possible que c'est aux Graptovermida qu'appartient la forme décrite par ÖPIK (43, p. 1, pl. 3, fig. 3) sous le nom de *Melanostrophus signum* ÖPIK, provenant de la zone C<sub>2</sub> de l'Estonie. Ce sont là aussi des tubes chitineux pelotonnés, sessiles.

Genre **GRAPTOVERMIS** n. gen.

(Génotype *Graptovermis spiralis* n. sp.)

**Graptovermis spiralis** n. sp.

(Texte: fig. 63; pl. XXXV, fig. 1-4; pl. XXXVI, fig. 7)

**Matériaux.** — Plusieurs échantillons plus ou moins fragmentaires, dont trois gardent la partie initiale du tube. Holotype No. 228, pl. XXXVI, fig. 7.

**Description.** — Tube enroulé d'abord en spirale hélicoïdale très aplatie, croissant ensuite irrégulièrement. Il commence par un cul-de-sac ovale, très aplati, de 130—160  $\mu$  de largeur, séparé par un léger rétrécissement du tube proprement dit. Le diamètre du tube croît progressivement et le second tour recouvre plus ou moins la face du premier. La paroi inférieure du tube est concave, moulée sur les tours précédents et la supérieure doucement convexe, de sorte que la section transversale du tube est semi-lunaire ou en croissant. L'holotype, comprenant deux tours et un quart, conserve l'aperture intacte, à lèvre externe très épaisse.

A la surface interne de la paroi supérieure du tube s'observent en général des stries fusellaires, tandis que la surface externe est lisse. Après avoir décrit deux ou trois tours spiraux, le tube commence à s'accroître irrégulièrement, s'étendant par dessus de la partie spirale, la recouvrant entièrement et formant un peloton en forme de bouclier, plus ou moins bombé, dans lequel les limites entre les divers tronçons du tube sont plus ou moins effacées.

**Graptovermis intestinalis** n. sp.

(Pl. XXXV, fig. 1-12)

**Matériaux.** — Nombreux fragments de tubes de différente longueur, dépourvus de la partie initiale et de l'aperture. Holotype No. 231, pl. XXXV, fig. 6.

**Description.** — Tubes flexueux ou irrégulièrement pelotonnés, s'étendant de préférence dans un plan. Une face du tube est dans la plupart des échantillons aplatie et devait s'attacher au support, l'autre convexe, arrondie ou angulaire. Entre les formes arrondies et angulaires il y a des intermédiaires. Le diamètre transversal des formes arrondies présente parfois de grandes variations, le tube est formé par une alternance des parties très élargies, séparées par des rétrécissements. Les tubes angulaires ont un diamètre plus constant et sont en général moins flexueux, tendant à s'allonger en ligne droite.

Groupe **Graptoblasti** nov.

(Texte: fig. 64; pl. XXXVI—XXXIX)

**Morphologie.** — J'applique le nom de Graptoblastes à de petits corps chitineux, de contour en moyenne subelliptique, plus ou moins irréguliers, aplatis, qui par une face s'attachaient au support. La face libre ou supérieure d'un Graptoblaste est plus ou moins convexe et sa face inférieure ou plantaire est plate ou concave. La face supérieure est garnie de côtes transversales, disposées en deux rangées et alternant de gauche à droite. Le long

de la ligne médiane du Graptoblaste les côtes se rencontrent et forment une *crête en zigzag*. De la sorte la face supérieure présente une structure analogue à celle de la paroi d'une thèque d'un Graptolithe. Ici les espaces plus ou moins concaves entre les côtes correspondent aux segments fusiilaires et les côtes aux sutures. Les côtes forment parfois des crêtes tranchantes, mais plus souvent elles ont un relief faible et ne s'aperçoivent bien qu'à un fort éclairage oblique. Avant d'atteindre la périphérie les côtes s'infléchissent en général vers l'une des extrémités du Graptoblaste et s'effacent de sorte qu'à la périphérie il reste souvent une sorte de rebord ou limbe lisse. Appelons postérieure l'extrémité vers laquelle s'infléchissent les côtes et antérieure l'extrémité opposée. Cette orientation a évidemment un caractère arbitraire, car nous ne savons rien de la structure et de l'orientation des parties molles. Si je la choisis, c'est en me basant sur des considérations qui vont suivre.

Les côtes qui se trouvent au voisinage de l'extrémité que j'appelle postérieure sont en général fortement recourbées vers l'arrière et les dernières entre elles y délimitent souvent un petit champ arrondi, une sorte de nœud que j'appellerai l'*ombilic*. Or, il est possible que cet ombilic correspond à l'endroit où a commencé la construction du Graptoblaste, se continuant ensuite dans la direction de l'extrémité opposée. Si, d'autre part, le Graptoblaste s'accroissait progressivement d'une extrémité à l'autre, il est probable que les côtes tournaient leur convexité dans le sens de l'accroissement, soit vers l'extrémité que je considère comme antérieure.

En arrivant au voisinage de l'extrémité antérieure les côtes deviennent de moins en moins saillantes et s'effacent enfin complètement, de sorte que souvent on y a une surface plus ou moins grande, lisse. L'extrémité antérieure du Graptoblaste est pourvue parfois d'un appendice filiforme ou *filum*. Cet appendice, aplati à sa face inférieure, devait adhérer au support ensemble avec la face plantaire du Graptoblaste. La face plantaire est tantôt plate, tantôt concave en travers ou en long, tantôt irrégulièrement gauchie. Le plus souvent elle est lisse, mais parfois rugueuse. Sa conformation dépend sans doute de la nature du support auquel elle était attachée. A cette face correspond une paroi membraneuse, mince qui, sur la plupart des échantillons, est plus ou moins détériorée ou a complètement disparu. Sur tels échantillons on peut constater que le Graptoblaste correspond à une vésicule vide dont la cavité est divisée presque toujours par une cloison transversale en deux compartiments ou *chambres*, antérieure et postérieure. La chambre antérieure, c'est-à-dire celle qui est située du côté de l'extrémité antérieure, est presque toujours la plus courte et souvent elle n'occupe qu'un tiers de l'espace total. Rarement les deux chambres ont une longueur égale et jamais la cham-

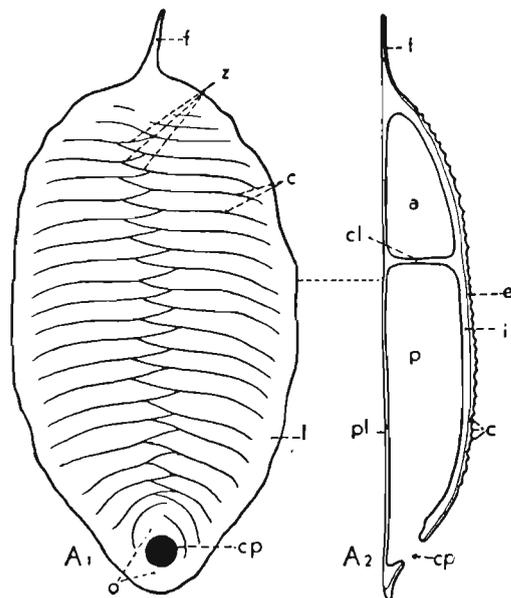


Fig. 61.

Figures schématiques d'un *Graptoblastus*. A<sub>1</sub> vu par la face supérieure et, A<sub>2</sub> en coupe longitudinale.

a chambre antérieure, c côtes, cl cloison intercamarale, cp cryptopyle, e couche externe, f filum, i couche interne, l limbe, o ombilic, p chambre postérieure, pl paroi plantaire, z crête en zigzag.

bre antérieure n'est plus longue que la postérieure. La *cloison intercamarale* est orientée plus ou moins normalement à la face plantaire et s'étend sans interruption d'une paroi à l'autre et est dépourvue de toute orifice. De la sorte les deux chambres sont complètement séparées l'une de l'autre et hermétiquement fermées.

On observe cependant, sur de nombreux échantillons, à la face supérieure, au voisinage de l'extrémité postérieure, dans l'ombilic ou à son voisinage, un petit orifice circulaire, ovale ou semi-ovale, à bords régulièrement arrondis, qui fait communiquer la chambre postérieure avec l'extérieur. Je lui appliquerai le nom de *cryptopyle*. Exceptionnellement cet orifice peut être placé excentriquement par rapport à l'ombilic. Il est invariablement lié à la chambre postérieure, de sorte que cette chambre seule pouvait à un moment donné communiquer avec l'extérieur, tandis que la chambre antérieure restait privée de toute communication avec le milieu externe.

Les coupes longitudinales des Graptoblastes (pl. XXXVI, fig. 5 et 6) font voir que la paroi plantaire est très mince, plus ou moins translucide, d'environ 4—5  $\mu$  d'épaisseur, sans trace d'aucune structure. La paroi supérieure est 3—4 fois plus épaisse et se compose de deux couches: 1<sup>o</sup> la couche interne consistant en une substance dense, foncée, à structure grossièrement fibrilleuse, à fibrilles orientées normalement à la paroi et 2<sup>o</sup> la couche externe environ trois fois plus mince translucide, sans structure, se décolorant facilement. Les côtes fusellaires semblent être limitées à la couche externe, car là où cette couche s'est détachée, la surface reste lisse ou ne porte que de faibles traces de costulation. En outre, en coupes longitudinales de la paroi supérieure, on n'observe dans la couche interne rien qui refléterait la structure fusellaire. Si après la destruction de la couche externe la surface de la couche interne garde parfois des traces de la costulation fusellaire, cela est dû probablement au fait que cette couche s'est moulée sur la face inférieure de la couche externe plissée.

La cloison intercamarale a la même structure que la couche interne. Entre le corps de la cloison et la substance des parois supérieure et inférieure du Graptoblaste il n'y a aucune suture. A la surface externe de la paroi supérieure de certains échantillons on observe un étroit sillon transversal qui correspond exactement au parcours de la cloison. Mais c'est là un trait spécifique ou individuel, plutôt rare (pl. XXXVIII, fig. 9—11). Parfois on observe, à l'endroit où est située la cloison, une légère perturbation dans la succession des côtes.

**Nature des Graptoblastes.** — La structure des Graptoblastes est bien difficile à interpréter, parce que je ne vois rien dans la nature actuelle avec quoi ces corps puissent être bien comparés. Le fait que la grande majorité des échantillons consistent en capsules entièrement fermées, indique qu'il y s'agit non pas d'organismes mûrs, mais d'un stade passager de développement d'un organisme enkysté. L'aspect général des Graptoblastes et surtout la présence dans la plupart d'eux d'une cloison transversale, ne permettent pas de les considérer comme étant des œufs. S'il y s'agit d'un organisme enkysté, on se demande qu'elle a pu être la signification de cet enkystement? Chez les Métazoaires actuels, qui seuls peuvent entrer en ligne de compte, l'enkystement est lié le plus souvent aux phénomènes de métamorphose pendant le développement ontogénétique. Des kystes peuvent s'y former également autour des agglomérations des cellules destinées à la reproduction asexuelle. Tels sont les gemmules des Éponges et les statoblastes des Bryozoaires. Enfin des enveloppes chitineuses analogues aux kystes peuvent se former autour des pontes d'œufs, constituant des cocons, comme c'est le cas des Hirudinés.

La structure relativement compliquée des Graptoblastes me semble exclure la possibilité qu'il y puisse s'agir de cocons. Les formations actuelles qui présentent à mon avis les plus grandes analogies avec les Graptoblastes sont les statoblastes des Bryozoaires Phylactolèmes, surtout leurs variétés sessiles. Il se peut que les Graptoblastes étaient liés aussi au phénomène de reproduction asexuelle et renfermaient chacun une sorte de bourgeon, destiné à fonder une colonie.

L'organisme autour duquel était secrété le kyste graptoblastique devait quitter celui-ci par la voie du cryptopyle, après avoir subi préalablement une métamorphose ou un développement. L'orifice cryptopylaire est dû certainement à la résorption de la paroi. Quoique il s'ouvre en général à l'endroit de l'ombilic, parfois il est placé plus ou moins excentriquement. Dans ce dernier cas (pl. XXXVII, fig. 8) on peut observer qu'il coue à l'emporte-pièce les côtes.

L'organisme qui se développait dans le Graptoblaste pouvait former en définitive un seul ou plusieurs individus. La seconde éventualité est plus vraisemblable, étant donnée la petitesse du cryptopyle par rapport au volume de la chambre postérieure. La signification de la chambre antérieure, fermée de tous les côtés, est tout-à-fait énigmatique. Sa formation devait être liée aux transformations qu'a dû subir l'organisme après l'enkystement.

**Taxonomie.** — Le fait que la paroi supérieure des Graptoblastes présente une structure similaire au type fusellaire fait penser que ces corps pouvaient rester en quelque rapport avec les Graptolithes ou avec les Ptérobranches. L'hypothèse qu'il y puisse s'agir des corps produits par les Graptolithes, à la manière des statoblastes des Bryozoaires, est assez invraisemblable, parce que les dimensions moyennes des Graptoblastes sont sensiblement supérieures au diamètre des thèques des Graptolithes.

Il est bien possible aussi que les Graptoblastes se rattachent aux organismes que nous avons décrits dans le chapitre antérieur sous le nom des Graptovermidés. Dans les deux cas on a à faire à des constructions chitineuses attachées au support par une face plantaire et dont la face supérieure présente une costulation du type fusellaire. L'aspect de cette dernière face est parfois si semblable dans les deux cas, qu'en présence des échantillons fragmentaires, il est difficile de décider auquel de deux groupes on doit les attribuer.

Les nombreux Graptoblastes dont nous disposons peuvent être assez facilement groupés en un certain nombre de types spécifiques, lesquels, malgré la grande variabilité individuelle de chaque type, peuvent être en général délimités d'une manière assez satisfaisante. Le caractère principal qui permet de faire la classification des Graptoblastes est celui de la costulation fusellaire. L'espacement des côtes, leur relief relatif et le développement de la crête en zigzag fournissent les meilleurs caractères distinctifs. En second lieu vient la convexité relative et la forme du Graptoblaste en section transversale. Cette section peut être semi-circulaire, triangulaire, subtrapézoïdale ou former une courbe plus ou moins aplatie. Le contour du Graptoblaste constitue un des caractères les plus variables et par conséquent ne peut avoir qu'une faible valeur taxonomique. Les dimensions peuvent varier du simple au double dans les limites d'une espèce. La présence ou l'absence et le développement relatif du filum à l'extrémité antérieure ne semblent pas avoir une grande importance, d'autant plus que souvent il est difficile de décider si l'absence du filum est accidentelle ou non. La forme et les dimensions du cryptopyle sont sujettes à de grandes variations. Enfin la position de la cloison intercam-

rale et, ce qui en découle, les dimensions relatives de deux chambres sont aussi loin de présenter une constance dans les limites d'un type. Quoique à l'exception des côtes et de la section transversale chacun des caractères énumérés présente à lui seul une faible valeur taxonomique, leurs associations aident à délimiter les unités spécifiques.

Sur 13 espèces qu'il a été possible de distinguer, deux s'opposent à toutes les autres par un caractère négatif singulier: l'absence complète de cloison intercamarale. On pourrait suspecter de prime abord qu'il y s'agit d'un caractère accidentel, c'est-à-dire que la cloison y fut simplement détruite. Mais si tel était le cas, il resterait toujours une trace de la cloison cassée à la surface interne de la paroi supérieure, avec laquelle le corps de la cloison est intimement uni. Or, sur les nombreux échantillons sans cloison, aucun ne présente une telle trace, la surface interne de leur paroi supérieure étant parfaitement unie sur toute son extension. Du reste, en ouvrant la paroi plantaire de deux échantillons fermés et intacts, appartenant à une de deux espèces de ce groupe (*Graptoblastoides nowaki* n. sp.), je me suis persuadé de l'absence originelle de la cloison. Dans les espèces de l'autre groupe il n'y a aucun individu dépourvu de cloison, de sorte qu'il n'y s'agit non plus d'un caractère individuel.

La différence signalée permet de distinguer deux genres de Graptoblastes: l'un que j'appellerai *Graptoblastus* n. gen. (génotype: *Graptoblastus planus* n. sp.), pourvu de la cloison transversale et le second, *Graptoblastoides* n. gen. (génotype: *Graptoblastoides nowaki* n. sp.), sans cloison transversale. Au premier appartiennent 10 espèces, au second deux seulement.

### Genre GRAPTOBLASTUS n. gen.

#### *Graptoblastus planus* n. sp.

(Pl. XXXVI, fig. 5 et 6; pl. XXXVII, fig. 1-8)

**Matériaux.** — Près d'une centaine d'échantillons entiers. Holotype No. 236, pl. XXXVII, fig. 3.

**Description.** — *Forme* très variable, oscillant entre elliptique très allongée et subcirculaire; bords plus ou moins déchiquetés. Largeur maximale atteinte en général vers le milieu de la longueur. Les chiffres suivants (en microns) correspondent à la longueur et à la largeur maximum de 10 spécimens mesurés, ils donnent une idée de leurs dimensions et de leurs formes:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
Longueur	515	535	560	655	730	800	900	930	1000	1000
Largeur	380	365	365	725	440	490	345	760	450	585

Les spécimens plus ou moins asymétriques ne sont pas rares.

Convexité de la paroi supérieure faible, partie médiane aplatie, coupe transversale plus ou moins subtrapézoïdale.

*Côtes* en général nettes, à pente postérieure plus raide que l'antérieure. Leur densité varie dans les limites assez larges, puisque, suivant les spécimens, il en correspond 30 à 50 à 1 mm. Crête en zigzag en général assez nette. Étroit limbe périphérique lisse. En avant les côtes arrivent le plus souvent au voisinage même de l'extrémité. Un *filum bien* formé d'environ 80  $\mu$  de longueur, a été observé sur un seul échantillon; sur

quelques autres il y avait un filum plus court et sur la plupart il a dû être cassé ou peut être n'existait pas.

*Ombilic* plus ou moins nettement individualisé, portant parfois la trace circulaire d'un cryptopyle en voie de s'ouvrir. Cryptopyle ouvert observé sur 3 échantillons seulement: il est subcirculaire d'environ  $40\ \mu$  de diamètre.

Face plantaire de conformation variable, sur un échantillon (pl. XXXVII, fig. 3) elle est parsemée de petites fossettes qui doivent reproduire quelque surface granuleuse, sur laquelle était fixé ce Graptoblaste.

*Cloison* intercamarale placée le plus souvent à une distance de l'extrémité antérieure égale à peu près à  $1/3$  de la longueur. Elle se trouve parfois un peu plus en arrière et dans un échantillon exceptionnellement élancé elle est placée tout près de l'extrémité antérieure (pl. XXXVI, fig. 1).

### **Graptoblastus planus tenuicostatus** n. var.

(Pl. XXXVII, fig. 9 et 10)

Certains exemplaires, peu nombreux, ayant les caractères essentiels de *G. planus*, se distinguent des individus typiques de cette espèce par la finesse sensiblement plus grande des côtes, dont 60—75 correspondent à 1 mm. Ce sont pour la plupart des spécimens petits, dont le plus petit mesure  $380\ \mu$  de longueur sur  $295\ \mu$  de largeur, et le plus grand  $635\ \mu$  sur  $390\ \mu$ . Les côtes sont en général nettes, assez aiguës, celles de la moitié antérieure étant souvent infléchies vers l'avant. Comme il est impossible de tracer une limite nette entre ces formes finement costulées et les représentants typiques de *G. planus*, il faut les considérer comme des représentants d'une variété de cette espèce.

### **Graptoblastus planissimus** n. sp.

(Pl. XXXVIII, fig. 8)

**Matériaux.** — Cinq échantillons assez bien conservés. Holotype No. 247, pl. XXXVIII, fig. 8.

**Description.** — *Forme* irrégulière, asymétrique, à contour plus ou moins capricieux, parfois subelliptique, toujours plus longue que large, atteignant la largeur maximale tantôt dans la moitié antérieure, tantôt dans la postérieure et tantôt vers le milieu. Les dimensions (en microns) de 5 échantillons sont les suivantes:

	1.	2.	3.	4.	5.
Longueur	535	560	560	615	685
Largeur	315	390	415	460	390

Paroi supérieure très aplatie, même légèrement déprimée suivant la ligne médiane. Côtes très faibles, visibles seulement à un éclairage très oblique. Crête en zigzag indistincte. *Omblic* non individualisé. *Cryptopyle*, ouvert sur deux échantillons, subcirculaire, d'environ  $45\ \mu$ . Filum non observé. Paroi inférieure plate. *Cloison* intercamarale placée à une distance de l'extrémité antérieure égale à peu près à  $1/3$  de la longueur.

**Rapports et différences.** — Par sa forme aplatie cette espèce se rapproche de *G. planus*, mais s'en distingue surtout par l'effacement des côtes. On pourrait la considérer peut être comme étant une variété de *G. planus*.

**Graptoblastus cristatus** n. sp.

(Pl. XXXVII, fig. 11 et 12)

**Matériaux.** — 15 échantillons. Holotype No. 240, pl. XXXVII, fig. 11.**Description.** — *Forme* subelliptique, souvent plus ou moins infléchi latéralement et gauchie. Huit échantillons mesurés ont les dimensions (en microns) suivantes:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Longueur	480	535	660	685	685	690	975	975
Largeur	240	415	315	315	440	370	560	560

Paroi supérieure assez fortement convexe, triangulaire en section transversale, marquée d'une arête médiane. *Côtes* très saillantes, en général aiguës, en forme de crêtes à deux pentes ayant à peu près la même inclinaison. Il en correspond 35—45 à 1 mm. Crête en zigzag en général nette, saillante. Limbe à peine marqué. Extrémité postérieure à ombilic parfois individualisé. Extrémité antérieure lisse. Court *filum* observé sur deux échantillons. Face plantaire irrégulièrement concave. *Cloison* intercamarale placée à une distance de l'extrémité antérieure variant entre  $1/3$  et  $2/5$  de la longueur. Aucun échantillon n'a le cryptopyle ouvert.

**Rapports et différences.** — Cette espèce se distingue de *G. planus* par le développement d'une arête médiane ainsi que par le relief sensiblement plus accentué de ses côtes. Certains échantillons à arête peu marquée se ressemblent à *Graptoblastoides horwitzi*.

**Graptoblastus rotundicostatus** n. sp.

(Pl. XXXIX, fig. 7—9)

**Matériaux.** — Une douzaine d'échantillons bien conservés. Holotype No. 242, pl. XXXIX, fig. 8.**Description.** — *Forme* subelliptique, presque deux fois aussi longue que large. 10 échantillons mesurés ont les dimensions (en microns) suivantes:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
Longueur	560	560	585	610	610	635	685	730	800	825
Largeur	365	390	260	465	465	345	365	365	340	440

Paroi supérieure assez convexe, arrondie, de section transversale oscillant entre semi-circulaire et doucement arquée. *Côtes* assez nettes, arrondies séparées par des sillons plus étroits qu'elles. Elles forment souvent deux groupes assez nets: les côtes qui sont situées en arrière de la cloison et qui s'infléchissent vers l'arrière et celles situées en avant de la cloison et qui sont presque droites ou s'infléchissent vers l'avant. Grosseur et espacement des côtes assez variables: on en compte 45—55 dans l'espace de 1 mm. Crête en zigzag effacée. Pas de limbe, les côtes arrivent jusqu'à la périphérie et les bords ne sont pas aplatis. Extrémité antérieure lisse sur une étendue variable, tronquée et pourvue parfois d'une espèce d'apophyse trapézoïdale. *Filum*, conservé sur un échantillon, mesure  $125\mu$  de longueur; sur certains autres échantillons seule sa base est conservée. Extrémité postérieure irrégulièrement tronquée et souvent échancrée,

à ombilic placé dans une dépression. Face plantaire plate. *Cloison* intercamarale placée vers le milieu de la longueur ou un peu plus vers l'avant, les deux chambres ayant à peu près la même longueur. Le *cryptopyle* n'a été observé sur aucun échantillon.

### **Graptoblastus tectiformis** n. sp.

(Pl. XXXVIII, fig. 1—7)

**Matériaux.** — C'est l'espèce la plus commune, représentée dans la collection par plus d'une centaine d'échantillons. Holotype No. 244, pl. XXXVIII, fig. 1.

**Description.** — *Forme* très variable, à contour subelliptique, subovale ou irrégulier, plus ou moins asymétrique. Dans les formes ovales le bout large correspond le plus souvent à l'extrémité postérieure. Les chiffres suivants (en microns) donnent les longueurs et les largeurs de 10 échantillons mesurés:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
Longueur	465	515	535	535	560	685	780	825	875	900
Largeur	245	245	245	465	365	295	365	415	340	515

Paroi supérieure convexe, avec une arête médiane bordée souvent de chaque côté d'une légère dépression. Section transversale triangulaire, oscillant entre celle d'un triangle équilatéral et d'un triangle isocèle à hauteur égale à  $1/3$  de la base.

*Côtes* à relief très faible, souvent indistinctes, 40—50 dans l'espace de 1 mm. Crête en zigzag indistincte. Extrémité antérieure marquée souvent d'un aplatissement. *Filum* peu fréquent, court. *Cryptopyle*, ouvert sur une dizaine d'exemplaires, placé en général tout près du bord postérieur, circulaire ou semi-circulaire, de 35—50  $\mu$  de diamètre. Paroi inférieure plate ou concave. *Cloison* intercamarale placée entre  $1/3$  et la  $1/2$  de la longueur de l'extrémité antérieure.

### **Graptoblastus convexus** n. sp.

(Pl. XXXVI, fig. 4)

**Matériaux.** — Deux échantillons dont un à extrémité antérieure cassée et le second (holotype No. 248) entier, bien conservé.

**Description.** — *Forme* à contour subelliptique, très allongée, un peu flexueuse, atteignant 1020  $\mu$  de longueur sur 415  $\mu$  de largeur maximale, un peu plus large en avant qu'en arrière. Paroi supérieure très arquée en travers, à section transversale semi-elliptique.

*Côtes* bien marquées, arrondies, 35—40 dans l'espace de 1 mm; elles s'amincissent et deviennent indistinctes vers la ligne médiane. Crête en zigzag indistincte. Pas de limbe, les côtes arrivent jusqu'à la périphérie. *Ombilic* grand, bien individualisé. *Cryptopyle* ouvert excentriquement, au voisinage du bord postérieur, de forme subcirculaire, de 48  $\mu$  de diamètre. Extrémité antérieure irrégulièrement développée, échan-crée. Paroi inférieure très concave en travers. *Cloison* intercamarale placée à une distance de l'extrémité antérieure égale à peu près à  $1/3$  de la longueur. Au parcours de la cloison correspond à la surface de la paroi supérieure un étroit sillon, passant à travers toute la paroi.

**Rapports et différences.** — Cette espèce se distingue de toutes les autres par sa grande convexité unie à la grande longueur.

**Graptoblastus longissimus** n. sp.

(Pl. XXXIX, fig. 11)

**Matériaux.** — Un seul échantillon entier, holotype No. 249.

**Description.** — *Forme* très allongée, à bords latéraux subparallèles et extrémités arrondies, mesurant 1130  $\mu$  de longueur sur 340  $\mu$  de largeur et conservant une largeur assez uniforme sur toute son étendue. Paroi supérieure doucement arquée en travers. *Côtes* assez nettes, peu élevées, bien espacées, environ 25 dans l'espace de 1 mm. Crête en zigzag peu distincte. Limbe très étroit. Face inférieure gauchie, lisse. *Cloison* intercamarale placée à une distance de l'extrémité antérieure égale à peu près à  $1/3$  de la longueur.

**Rapports et différences.** — Par son extrême allongement et le grand espacement des côtes cette espèce se distingue nettement de toutes les autres.

**Graptoblastus cinctus** n. sp.

(Pl. XXXVIII, fig. 9–11)

**Matériaux.** — Une dizaine d'échantillons assez bien conservés. Holotype No. 250, pl. XXXVIII, fig. 10.

**Description.** — *Forme* de contour subovale ou subelliptique, plus ou moins asymétrique, plus longue que large, à largeur maximale réalisée à peu près vers le milieu. Les 10 échantillons mesurés présentent les dimensions (en microns) suivantes:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
Longueur	560	705	730	730	754	803	825	850	925	975
Largeur	390	560	490	490	440	490	415	535	535	490

Paroi supérieure doucement et régulièrement arquée en travers, sans arête médiane ou à arête à peine marquée. *Côtes* arrondies, assez fines, à relief très faible, souvent à peine visibles. Crête en zigzag indistincte. Au parcours de la cloison correspond à la surface un mince et étroit sillon, visible sur tous les échantillons, passant d'un bord à l'autre de la face supérieure. *Filum* observé sur un seul échantillon, droit, de 75  $\mu$  de longueur. *Cryptopyle* circulaire ou transversalement elliptique, s'ouvrant tout près du bord postérieur. Sur un exemplaire le cryptopyle s'ouvre juste à l'extrémité, à la limite des faces supérieure et inférieure, ce qui est unique, et il est bordé en arrière d'une sorte de languette de même diamètre que lui (pl. XXXVIII, fig. 9). Paroi inférieure plate. *Cloison* intercamarale placée à une distance de l'extrémité antérieure variant de  $1/3$  à  $1/2$  de la longueur.

**Rapports et différences.** — Les exemplaires de cette espèce qui ont une faible crête médiane se ressemblent à *G. tectiformis*, mais s'en distinguent néanmoins toujours par leur forme plus arrondie et l'absence de dépressions latérales. En outre leurs côtes sont plus arrondies et plus serrées. Enfin le sillon cloisonnaire qui se présente ici sur tous les échantillons, n'existe jamais chez *G. tectiformis*.

**Graptoblastus exfoliatus** n. sp.

(Pl. XXXVI, fig. 1—3)

**Matériaux.** — Six échantillons. Holotype No. 252, pl. XXXVI, fig. 1.

**Description.** — Graptoblaste grand, de *forme* variable, le plus souvent subelliptique, plus long que large, mais exceptionnellement plus large que long. La plus grande largeur est atteinte vers le milieu. Les dimensions (en microns) de six échantillons sont les suivantes:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.
Longueur	730	805	925	975	1120	1125
Largeur	875	585	660	585	730	610

La paroi supérieure est doucement convexe, marquée le long du milieu d'une arête arrondie. *Côtes* à relief faible, arrondies, environ 45 dans l'espace de 1 mm, arrivant jusqu'aux bords. Crête en zigzag indistincte. *Filum* conservé sur un échantillon, robuste, de 145  $\mu$ . *Cryptopyle*, visible sur deux échantillons, subcirculaire, de 50—60  $\mu$  de diamètre, placé tout près de l'extrémité.

La couche supérieure du test de cette espèce s'exfolie très facilement, n'étant intacte sur aucun échantillon. *Cloison* intercamarale placée à une distance de l'extrémité antérieure égale à environ 1/3 de la longueur. Elle court en général un peu obliquement par rapport à l'axe longitudinal et, sur un échantillon (pl. XXXVI, fig. 2), exceptionnel pour être plus large que long, elle est placée tout-à-fait obliquement par rapport à l'axe.

**Rapports et différences.** — Voisine de *G. tectiformis* cette espèce s'en distingue par le profil transversal moins anguleux de la paroi supérieure et par le caractère différent des côtes.

**Graptoblastus gigas** n. sp.

(Pl. XXXIX, fig. 10)

**Matériaux.** — Deux échantillons aux extrémités cassées. Holotype No. 254, pl. XXXIX, fig. 10.

**Description.** — Graptoblaste très grand, à *contour* subovale, se rétrécissant progressivement d'arrière vers l'avant. L'holotype mesure 1240  $\mu$  de longueur sur 700  $\mu$  de largeur maximale, mais devait atteindre à l'état intact près de 1400  $\mu$  de longueur. Sa plus grande largeur est atteinte à une distance de l'extrémité antérieure égale à 1/3 de la longueur. Paroi supérieure doucement arquée en travers. *Côtes* très larges, à relief très faible, à peine visibles vers les bords latéraux, très espacées, environ 15 dans l'espace de 1 mm. Crête en zigzag indistincte. Face inférieure plate, lisse. *Cloison* intercamarale placée à une distance de l'extrémité antérieure n'excédant probablement pas 1/5 de la longueur.

**Rapports et différences.** — C'est la plus grande de toutes les espèces, se distinguant aussi par la grande largeur à la fois que le faible relief des côtes et la position très antérieure de la cloison.

Genre **GRAPTOBLASTOIDES** n. gen.

Ce genre se distingue de *Graptoblastus* uniquement par le fait que sa cavité n'est pas divisée en deux chambres, la cloison intercamarale faisant défaut. Ses autres caractères sont essentiellement les mêmes que dans le genre précédent et, en se fondant sur l'aspect externe seul, il est impossible de distinguer ces deux genres. Les deux espèces par lesquelles il est représenté s'éloignent sensiblement l'une de l'autre.

**Graptoblastoides nowaki** n. sp.<sup>1</sup>

(Pl. XXXIX, fig. 1—4)

**Matériaux.** — Une trentaine d'échantillons, la plupart bien conservés. Holotype No. 255, pl. XXXIX, fig. 1.

**Description.** — Forme très variable, le plus souvent subelliptique, à peu près symétrique, mais parfois asymétrique, à largeur atteignant jusqu'à  $\frac{3}{4}$  de la longueur. Les dimensions (en microns) de 10 échantillons mesurés sont les suivantes.

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.
Longueur	315	415	415	440	535	535	635	730	755	780
Largeur	245	295	340	365	390	535	535	340	610	440

La plus grande largeur est atteinte vers le milieu ou un peu plus en arrière. Un échantillon (pl. XXXIX, fig. 2) porte à l'extrémité antérieure un filum de  $190\ \mu$  de longueur, recourbé latéralement. Sur deux autres il y a un filum d'environ  $75\ \mu$ . Face supérieure plus ou moins convexe avec une faible arête médiane arrondie. Le développement des côtes est fort variable: sur certains spécimens elles sont nettes, arrondies, au nombre de 45 dans l'espace de 1 mm, sur d'autres elles ne sont distinctes qu'à un fort éclairage oblique et sur certains enfin elles sont pratiquement indistinctes. Comme les formes extrêmes sont liées par des passages, il n'est pas possible d'y voir deux espèces indépendantes. La crête en zigzag est indistincte. Le *cryptopyle*, ouvert sur certains échantillons, est subcirculaire, de  $35\text{--}40\ \mu$  de diamètre, placé près du bord postérieur. Extrémité antérieure lisse. Paroi inférieure plate.

**Rapports et différences.** — Certains échantillons de cette espèce s'approchent beaucoup de *Graptoblastus tectiformis*, autant par la présence d'une crête médiane que par l'effacement des côtes. Mais en moyenne ils sont plus larges et leur dos est plus arrondi.

**Graptoblastoides horwitzi** n. sp.<sup>2</sup>

(Pl. XXXIX, fig. 5 et 6)

**Materiaux.** — Trois échantillons. Holotype No. 257, pl. XXXIX, fig. 5.

**Description.** — Forme subovale, à moitié antérieure plus large que la postérieure, atteignant la plus grande largeur un peu en avant du milieu. Les dimensions (en microns) de 3 échantillons sont les suivantes:

<sup>1</sup> Espèce dédiée à la mémoire de Jan Nowak, professeur de géologie à l'Université de Cracovie, mort en 1940 à la sortie du camp de concentration de Sachsenhausen en Allemagne.

<sup>2</sup> Espèce dédiée à la mémoire de Ludwik Horwitz, géologue du Service Géologique de Pologne, assassiné avec sa femme par les Allemands en 1943.

	1.	2.	3.
Longueur	535	610	710
Largeur	415	365	345

Paroi supérieure régulièrement arquée en travers, à section transversale à peu près semi-circulaire. *Côtes* proéminentes, formant de minces lamelles, placées à peu près normalement à la surface. Seul un étroit espace à l'extrémité antérieure en est dépourvu. Il y en a 45—50 dans l'espace de 1 mm. Crête en zigzag assez nette. *Ombilic* bien délimité, ovale, marqué, dans sa moitié antérieure dans l'holotype, d'une petite tache également ovale qui correspond au cryptopyle fermé.

**Rapports et différences.** — Cette espèce se distingue des autres par le caractère lamellaire des côtes. Néanmoins certains spécimens de *Graptoblastus cristatus* à côtes aiguës s'en rapprochent beaucoup.

### Groupe *Acanthastida* nov.

(du grec *akantha* — épine et *asty* — lieu habité, colonie)

Les fossiles auxquels j'applique ce nom consistent en petits corps chitineux, de structure assez compliquée, qui doivent représenter des sécrétions d'organismes coloniaux, sessiles, entièrement nouveaux pour la science.

Le très grand nombre d'échantillons disponibles dont la plupart à différent degré de destruction, mais certains d'entre eux à peu près complets, a permis d'analyser d'une façon approfondie la structure de ces curieux restes animaux. De plus, la présence de colonies à divers stades de développement a rendu possible de suivre l'apparition et les modifications de différents caractères. Je décrirai dans cette partie générale tout d'abord la morphologie d'une colonie adulte, je passerai ensuite à l'examen du développement ontogénétique (astogénétique) et je tâcherai enfin à interpréter la structure décrite. La description des espèces, au nombre de cinq, que je suis arrivé à distinguer dans ce groupe, terminera ce chapitre.

**Morphologie de la colonie adulte.** (Texte: fig. 65). — Une colonie d'*Acanthastida* a l'aspect d'un corps discoïdal, à une face convexe et l'autre aplatie, de 4—5 mm de diamètre en moyenne. La face convexe de la colonie correspond sans aucun doute à la supérieure et la face plate — à l'inférieure. Par cette dernière la colonie devait s'attacher au support.

La face supérieure de la colonie consiste en une *calotte* plus ou moins bombée, à contour subcirculaire, à bords découpés au degré variable en festons. La partie centrale de la calotte a une structure assez compliquée. Comme elle est hérissée de longues épines, plus ou moins nombreuses, j'appliquerai à son ensemble le nom de *spinarium*. Dans celui-ci on peut distinguer trois éléments constitutifs, à savoir: le *réticulum*, la *cavité sous-réticulaire* et les *épines*.

Le réticulum s'étend par dessus la cavité sous-réticulaire. Il consiste en *trabécules* plus ou moins flexueuses, d'épaisseur assez variable, souvent très développées en hauteur et minces dans le sens latéral. Elles se soudent entre elles sous des angles variables, formant un réseau. Les grosses mailles ou *fenestelles* de ce réseau sont irrégulières et variables quant à leurs dimensions dans l'étendue d'un réticulum.

La cavité sous-réticulaire s'étend jusqu'à une profondeur égale ou moindre à la moitié de la distance entre le plan du réticulum et la face inférieure de la colonie. Son *fond* est plus ou moins irrégulier et en certains points, surtout près de la périphérie de la cavité, en s'élevant, il se soude aux trabécules du réticulum.

Les épines du spinarium sont distribuées surtout à la périphérie du réticulum, à la limite de ce dernier et de la calotte proprement dite. Elles y forment le plus souvent une *couronne* complète. Leurs dimensions sont assez variables, plus elles sont longues, plus grande est aussi leur épaisseur. En outre de ces épines de la couronne il y a presque toujours d'autres, plus ou moins nombreuses, qui s'élèvent sur les trabécules du réticulum, surtout aux nœuds du réseau. Ces épines du réticulum dépassent par leurs dimensions celles de la couronne. Parfois la couronne n'est pas continue et la distinction entre ses épines et celles du réticulum n'est pas nette, car les épines peuvent être distribuées irrégulièrement à la périphérie du réticulum et sur celui-ci. Les épines de la couronne sont en général plus ou moins inclinées vers le centre du réticulum, plus rarement certaines d'entre elles s'enroulent légèrement dans ce sens.

Les épines du spinarium sont en moyenne subconiques; parfois elles sont très longues, élancées et aiguës, d'autres fois grosses, courtes et obtuses. Certaines épines, rencontrées isolées, atteignent jusqu'à près de 3,5 mm de longueur. En section transversale les épines sont tantôt arrondies, tantôt aplaties dans le sens externo-interne. Leurs bases sont toujours aplaties et élargies dans ce sens et dans la couronne elles se soudent souvent entre elles, formant alors une sorte de *muraille* autour du réticulum. Cette muraille, très nette dans les colonies jeunes, à spinarium petit, est plus ou moins effacée dans les colonies adultes, à spinarium étendu. Le contour du spinarium est plus ou moins arrondi, mais dans les colonies grandes il devient souvent lobé.

La *calotte* qui entoure le spinarium a un diamètre égal 3—5 fois celui du spinarium. Elle a dans son ensemble la forme d'un cône plus ou moins surbaissé, à sommet tronqué par le spinarium. Son contour est en moyenne subcirculaire, mais souvent très déchiqueté et irrégulier, à cause du développement inégal dans les directions des rayons. Il y a fréquemment à sa périphérie des expansions linguiformes.

La surface de la calotte est rarement lisse, étant garnie le plus souvent d'*excroissances* de différent aspect. Parfois ce sont des verrucosités irrégulières qui produisent une surface très rugueuse. D'autres fois ce sont des épines plus ou moins individualisées. Quoique en général de telles épines sont beaucoup plus courtes que les épines du spinarium, dans une espèce elles ont la même longueur et le même aspect. Leur distribution à la surface de la calotte est assez irrégulière. Leurs dimensions sont d'une façon générale d'autant moindres que les épines soient plus près de la périphérie de la calotte. Près du bord de celle-ci elles sont souvent minuscules. Dans la plupart des cas ces épines sont inclinées plus ou moins fortement dans le sens du spinarium.

La face inférieure de la colonie offre un aspect bien différent de sa face supérieure. Il y a un certain nombre de grandes *chambres*, délimitées par des parois propres et distribuées radialement autour du spinarium. Dans la plupart des échantillons cependant ces chambres sont détruites, sans laisser de traces; le même sort a subi le plus souvent le fond de la cavité sous-réticulaire. Sur tels échantillons, qui sont les plus fréquents, la face inférieure de la calotte est lisse, marquée seulement de quelques faibles côtes rayonnantes, correspondant aux limites entre les chambres disparues. Le bord de la calotte est presque toujours légèrement épaissi et relevé vers la face externe. Dans les échantillons à réticulum bien conservé les trabécules de celui-ci sont convexes

à leur face inférieure, mais au stade avancé de décomposition elles se scindent suivant leur longueur, leur partie inférieure tombe et il n'en reste que la partie supérieure, à surface inférieure concave.

Dans les échantillons ayant conservé leurs chambres, celles-ci se présentent sous forme de vésicules subovoïdales dans leur ensemble, mais à contour plus ou moins irrégulier; leurs sommets sont tournés vers le spinarium et elles s'élargissent vers la périphérie de la calotte. Chaque chambre est délimitée de tous les côtés par des parois

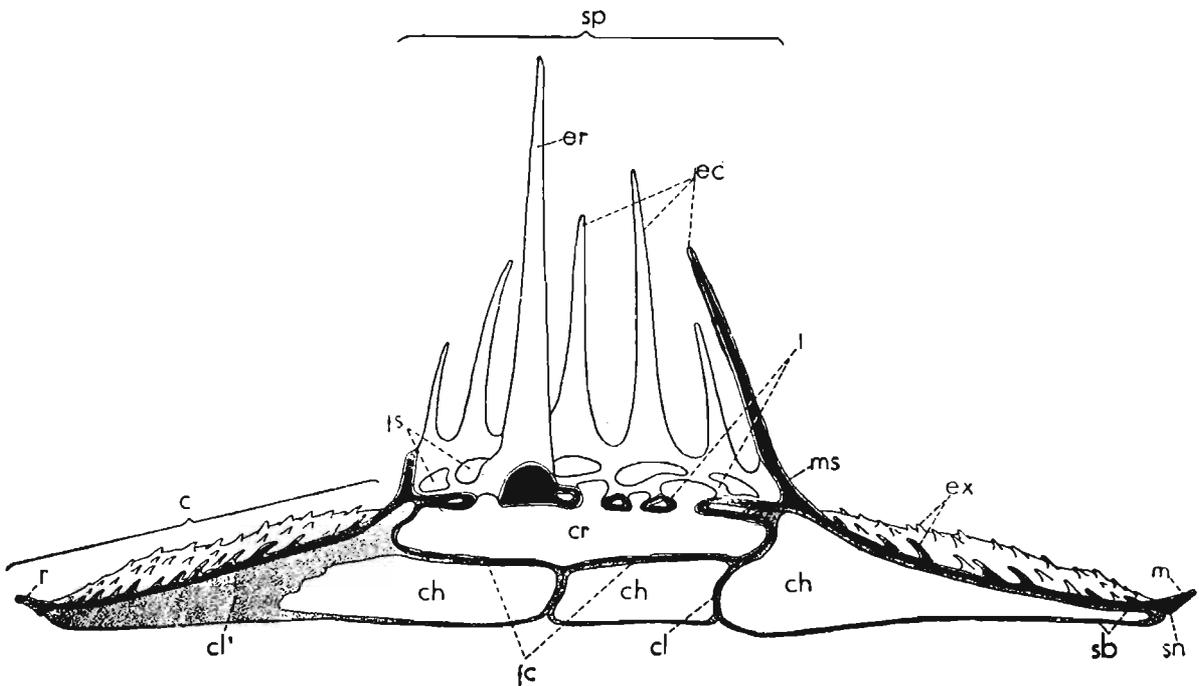


Fig. 65.

Figure schématique d'une colonie adulte d'*Acanthastus* coupée suivant l'axe.

*c* calotte, *ch* chambres, *cl* cloison entre les chambres en coupe transversale, *cl'* id. en coupe longitudinale oblique, *cr* cavité sous-réticulaire, *ec* épines de la couronne, *er* épine du réticulum, *ex* excroissances épineuses de la calotte, *fc* fond de la cavité sous-réticulaire, *fs* fenestelles, *m* membrane externe, *ms* muraille du spinarium, *r* rebord de la calotte, *sb* substance brune, *sn* substance noire, *sp* spinarium, *t* trabécules.

propres. La paroi supérieure est soudée à la surface inférieure de la calotte et la paroi inférieure, très mince, n'est conservée intacte sur aucun échantillon, étant plus ou moins déchiquetée. Cela peut être attribué au fait qu'elle devait adhérer à un support et se cassait facilement quand le squelette de la colonie se séparait de celui-ci. Par leurs parois latérales les chambres contiguës sont soudées entre elles, mais cette soudure n'est pas très intime, de sorte que la limite entre les chambres voisines est marquée en général d'une suture bien nette.

Là où le sommet d'une chambre vient en contact du réticulum, il se prolonge par une trabécule de ce dernier. De la sorte à chaque trabécule qui prend origine à la périphérie du spinarium semble correspondre une chambre. Tel est du moins toujours le cas des colonies à réticulum peu développé, les seules qui ont leur chambres bien conservées.

Le fond de la cavité sous-réticulaire est formé par une lame qui s'attache à la

périphérie du réticulum aux sommets convergents des chambres, là précisément, où ces sommets donnent origine aux trabécules. Cette cavité ne communique nulle part avec les chambres sous-jacentes et sa communication avec l'extérieur se fait par les fenestelles du réticulum. D'autre part, chaque chambre est fermée de tous les côtés, ne communiquant pas avec l'extérieur ni avec les chambres adjacentes.

**Développement de la colonie (astogénèse).** — Parmi les très nombreux échantillons extraits de la calcédoine, les colonies qui peuvent être considérées comme adultes sont relativement rares. La plupart des échantillons correspondent certainement à des colonies jeunes. Ce fait s'explique par la fragilité beaucoup plus grande des colonies adultes. La partie la plus fragile de la colonie est son réticulum, or, celui-ci s'accroît avec l'âge et plus il était développé, plus facilement se fragmentait le squelette détaché du support après la mort de l'organisme qui le sécrétait. Il en résulte que les colonies grandes ne se rencontrent qu'à l'état fragmentaire.

Les colonies les plus jeunes observées (pl. XLI, fig. 1, 2 et pl. XLII, fig. 1) se distinguent assez sensiblement des colonies âgées. Leur spinarium est très petit et comprend deux épines seulement, placées l'une vis-à-vis de l'autre. Entre les bases de ces épines s'étend une muraille continue, parfois assez élevée, formant une sorte de tube. Les épines de telles colonies sont tantôt minces et courtes, tantôt grosses et longues. En général une de ces épines excède l'autre quant à la grosseur et la longueur. Il est possible qu'au stade plus jeune — non observé cependant — il n'y avait qu'une seule épine. Au stade à deux épines le réticulum n'existe pas encore, à sa place il n'y a qu'une seule ouverture à bord continu. Comme les échantillons — peu nombreux — qui réalisent ce stade ne conservent pas leurs chambres, il n'est possible de rien dire quant au nombre et au développement de celles-ci. Le fond de la cavité sous-réticulaire n'est pas non plus conservé.

Au stade suivant (pl. XLI, fig. 3) les épines sont au nombre de trois, une étant en général nettement plus petite que les deux autres. La muraille n'a guère changé, mais elle décrit en moyenne une circonférence plus grande. A ce stade le réticulum parfois n'existe pas, mais le plus souvent il commence déjà à se développer. On voit notamment se développer à la périphérie de l'ouverture du spinarium deux ébauches de trabécules, distantes l'une de l'autre d'environ  $\frac{1}{3}$  de la circonférence. Ce sont des apophyses digitiformes à extrémité émoussée, n'arrivant en général pas jusqu'au centre de l'ouverture. Sur un échantillon réalisant ce stade (pl. XLII, fig. 2) il y a deux chambres et la cavité sous-réticulaire est pourvue d'un fond.

Entre le stade à trois épines et celui à quatre (pl. XLI, fig. 4 et texte: fig. 66) il n'y a souvent pas de limite nette, car les échantillons à trois épines portent déjà souvent l'ébauche de la quatrième. Dans le stade à quatre épines bien formées il y a en général trois ébauches de trabécules. Celles-ci correspondent plus ou moins nettement aux espaces entre les épines. Tantôt elles n'arrivent pas encore à se souder au centre, tantôt elles y sont déjà soudées, formant ainsi un réticulum à 3 fenestelles. A ce stade il y a trois chambres.

Les stades caractérisés par le nombre d'épines plus grand que quatre ne peuvent plus être bien délimités l'un de l'autre, car il ne semble pas y avoir de relation fixe entre le nombre d'épines, celui de trabécules et celui de chambres. Par ex. sur un échantillon bien conservé (pl. XLII, fig. 3), ayant cinq épines, il y a trois ébauches de trabécules non encore soudées, tandis que sur d'autres les trois trabécules peuvent

être soudées déjà au stade de quatre épines. D'autre part il y a des échantillons portant déjà jusqu'à dix épines et n'ayant développé encore que trois trabécules (pl. XLI, fig. 12). Il y a certainement à ce point de vue une grande latitude de variations dans les limites d'une espèce. A mesure qu'apparaissent les nouvelles épines et se multiplient les trabécules le diamètre du spinarium augmente.

Lors de premiers stades du développement les fenestelles se forment seulement dans les limites de la muraille primitive, grâce à la subdivision de l'ouverture primitive

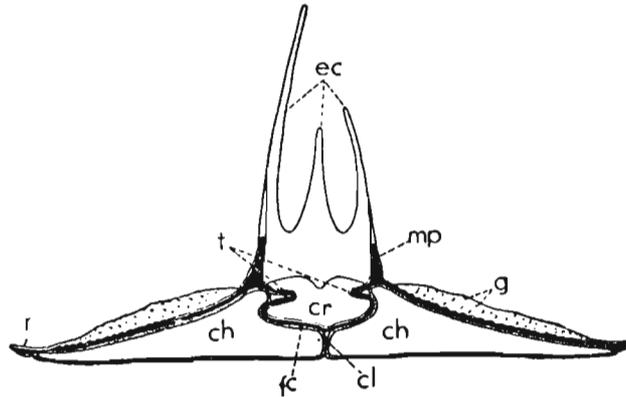


Fig. 66.

Figure schématique d'une colonie jeune d'*Acanthustus* coupée suivant l'axe.

*g* granulations à la surface de la calotte; pour le reste de la légende voir la fig. 65.

du spinarium par des trabécules qui prennent origine à sa périphérie. Plus ou moins tôt cependant le phénomène se complique par le fait que les fenestelles commencent à se former aussi en dehors de la muraille primitive. Elles y apparaissent comme des perforations de la calotte, au voisinage immédiat de la muraille. Sur un échantillon (p. XLI, fig. 8) à trois trabécules un tel cas se présente très nettement. Sur un autre (pl. XL, fig. 2) l'apparition de la première fenestelle extramurale est plus tardive, car les trabécules y sont déjà au nombre de quatre et il y avait, semble-t-il, sept épines à la muraille primitive. Parfois, au contraire, il peut y avoir l'apparition très précoce d'une fenestelle extramurale. Ainsi sur un échantillon (pl. XLI, fig. 10), sur trois fenestelles deux semblent être intramurales et la troisième a l'apparence d'une fenestelle extramurale.

Le secteur de la muraille primitive qui sépare une fenestelle extramurale de la fenestelle intramurale adjacente acquiert le caractère d'une trabécule. Si ce secteur portait une épine, celle-ci est incluse avec la trabécule dans les limites du réticulum. Ces épines qui passent de la sorte de la muraille au réticulum doivent correspondre aux plus anciennes, étant en général les plus grandes (pl. XLI, fig. 1 et pl. XLII, fig. 9). Dans la plupart des spinariums qui ont plus de trois fenestelles il y a une ou deux de ces épines sur le réticulum. Il semble que dans certains cas, après l'apparition des fenestelles extramurales, la muraille se reconstitue plus ou moins autour de ces fenestelles et on a ainsi une couronne d'épines le long d'une muraille secondaire, entourant un réticulum à plusieurs fenestelles et à une ou deux épines (pl. XLI, fig. 11 et pl. XLII, fig. 9). D'autres fois, à mesure d'apparition de fenestelles extramurales, la muraille

s'efface progressivement et le contour du spinarium devient irrégulier, lobé (pl. XLII, fig. 10, 11 et 13). Ces différences sont peut être spécifiques, mais les matériaux disponibles ne permettent pas de l'affirmer.

Sur les échantillons ayant une fenestelle extramurale et qui conservent les éléments structuraux à leur face inférieure, on peut constater que cette fenestelle est pourvue d'un fond propre et que sa cavité ainsi délimitée communique avec la cavité générale du spinarium. Il semble que dans les limites d'un spinarium les cavités de toutes les fenestelles sont plus ou moins largement unies entre elles.

Dans certains cas on observe (pl. XLII, fig. 13) à la périphérie du spinarium des dépressions délimitées par un rebord, portant parfois une épine. Ces dépressions correspondent sans doute aux futures fenestelles extramurales.

Il semble qu'une fenestelle qui a atteint d'assez grandes dimensions peut se subdiviser en deux au moyen d'une trabécule transversale. Telle paraît être du moins la signification des ébauches des trabécules qu'on observe dans des fenestelles très grandes.

A mesure que s'accroît une colonie augmente le nombre de chambres sous la calotte. Les chambres nouvelles se forment par intercalation entre les chambres plus anciennes et à une chambre jeune correspond toujours une ébauche de trabécule à la périphérie du réticulum (pl. XL, fig. 1).

Comme les colonies vraiment adultes sont toujours fragmentaires et ne conservent pas en règle générale leurs chambres, il n'est pas possible de dire quelle est la relation entre le nombre de chambres et celui des éléments du spinarium (épines, trabécules et fenestelles).

Certaines colonies devaient atteindre des dimensions assez considérables à en juger par des fragments isolés des réticulums qui peuvent mesurer près de 3 mm. Les trabécules de tels échantillons atteignent près de 0,5 mm d'épaisseur. A leur face inférieure se trouvent dans presque tous les nœuds du réticulum des appendices en entonnoirs correspondant aux points de liaison du réticulum avec les chambres (pl. XLI, fig. 15 a). Cela indique que la forme à laquelle appartenaient ces fragments de réticulum devait avoir une structure différente de celle que nous venons de décrire, en ce sens que dans le cas typique seules les trabécules qui partent de la périphérie du réticulum sont liées à des chambres, tandis que toutes les autres s'étendent librement au-dessus du fond de la cavité centrale.

Pendant le développement ontogénétique de la colonie se modifient non seulement les éléments du spinarium, mais aussi l'aspect de la calotte. Celle-ci s'accroît sur toute sa périphérie, souvent d'une façon plus ou moins irrégulière, formant des expansions linguiformes. Mais ce qui fait changer plus profondément son aspect, c'est l'apparition à sa surface d'excroissances en forme de verrucosités ou d'épines. La surface de la calotte des échantillons jeunes, à 2—5 épines au spinarium, est lisse ou finement granuleuse. Ce n'est qu'aux stades suivants que commencent à apparaître les verrucosités et les épines. Leurs dimensions semblent augmenter ensuite pendant toute la vie de la colonie, de la même façon qu'augmentent les épines du spinarium. Au voisinage du bord de la calotte, où celle-ci s'accroît continuellement, les épines sont pour la plupart très petites.

Parmi les très nombreux échantillons correspondant à des colonies jeunes deux sont tout-à-fait exceptionnels: ils se distinguent par la présence sur la calotte de deux spinariums au lieu d'un seul. Dans l'un de ces échantillons (pl. XLI, fig. 13) ayant ses

épines bien conservées, chaque spinarium en porte trois: une très longue et deux courtes. Il me semble que de pareils échantillons, portant deux spinariums jumeaux, constituent plutôt des phénomènes tératologiques.

**Structure intime du test.** — L'étude de très nombreux échantillons cassés dans tous les sens ainsi que celle de quelques coupes microtomiques ont permis d'élucider les principaux caractères du test. Celui-ci se compose toujours de trois couches ou substances différentes que j'appellerai respectivement, en allant de la face externe de la colonie à sa face interne: 1<sup>o</sup> *membrane externe*, 2<sup>o</sup> *substance noire* et 3<sup>o</sup> *substance brune*.

La *membrane externe* est une lame très mince, presque incolore, translucide, très finement rugueuse, qui tapisse toute la surface externe de la colonie, la calotte aussi bien que les épines, les trabécules de tous les côtés et le fond de la cavité centrale. Elle semble se continuer aussi à la face inférieure, au rebord réfléchi de la calotte. Cette membrane se détache facilement de la substance noire qu'elle recouvre. Il en résulte que la surface des échantillons est tantôt mate et présente une couleur grisâtre foncée, tantôt très luisante et d'un profond noir. Le premier cas est celui des échantillons conservant leur membrane, le second celui des spécimens décorliqués. La couleur grisâtre des premiers résulte du fait que la substance noire sous-jacente se voit à travers la mince et transparente membrane. La membrane est assez flexible et un peu élastique. Examinée au microscope, elle est très finement et irrégulièrement gaufrée.

La *substance noire* sous-jacente à la membrane est très compacte, d'un noir de jais, à cassure plus ou moins conchoïdale, d'apparence amorphe. Elle est très cassante, dépourvue de toute flexibilité et c'est là la cause principale de la grande fragilité des échantillons et de l'impossibilité d'obtenir de bonnes coupes microtomiques. Mais primitivement cette substance devait être douée d'une grande flexibilité, puisque il y a parfois des échantillons contournés secondairement en rouleau sans être cassés. La couleur noire de cette substance est peut être secondaire, mais comme elle est constante dans tous les échantillons, il est probable que la couleur primitive était déjà foncée. L'épaisseur de la couche de la substance noire dans la calotte excède considérablement celle de la membrane externe. Les épines du spinarium et les excroissances de la calotte sont formées de cette substance et couvertes à l'extérieur par la membrane. Les unes et les autres sont pleines. Dans les cassures transversales de grosses épines du spinarium on distingue parfois nettement une structure en couches concentriques de la substance noire. Leur accroissement se faisait donc par l'adjonction des couches successives du côté externe. Les trabécules ont une structure différente: en outre de la membrane externe et de la substance noire dans leur constitution prend part la substance brune dont il va être question. La substance noire est souvent beaucoup plus développée à la face externe de la trabécule qu'à sa face tournée vers la cavité centrale; l'épaississement de la trabécule se fait surtout à sa face externe et la trabécule, primitivement aplatie dans le sens de l'axe vertical de la colonie, prend peu à peu la forme d'une lame placée verticalement. A l'intérieur de la trabécule se trouve la substance brune. Mais le plus souvent cette substance ne remplit pas entièrement l'intérieur de la trabécule, sa partie axiale restant creuse.

La *substance brune* forme entièrement les parois des chambres y étant disposée en général en couches plus ou moins nombreuses qui devaient se déposer à la face interne des parois. Ces couches s'exfolient assez facilement sur les échantillons décomposés. Là où une trabécule s'attache à une chambre, les couches brunes les plus externes de cette

dernière pénètrent à l'intérieur de la trabécule. Le plus souvent elles ne la remplissent pas entièrement, laissant un canal au centre. Mais ce canal ne communique pas avec la cavité de la chambre, étant fermé par les couches suivantes. Tandis que la substance noire ne se laisse pas décolorer, restant opaque même dans des coupes de  $5\mu$  d'épaisseur, la brune se décolore assez bien. Sur telles préparations décolorées, dans le cas des parois suffisamment minces, il est possible d'étudier leur structure intime. Chaque couche de la substance brune est formée par d'étroites bandes, délimitées l'une de l'autre par de fines lignes suturales, très nettement marquées. Ces bandes sont disposées concentriquement par rapport au sommet de la chambre. Elles atteignent leur plus grande largeur suivant la ligne médiane de la paroi supérieure de la chambre, deviennent de plus en plus étroites vers les bords latéraux et semblent se terminer en coin dans les parois latérales. Dans la paroi inférieure, mince de la chambre, qui devait être attachée au support, ces bandes ne s'observent pas. Dans son ensemble la structure en question rappelle sensiblement celle des parois thécales des Graptolithes, surtout des Camaroides. Les bandes concentriques ne semblent pas se distinguer essentiellement des fusellus et les lignes qui les séparent des sutures interfusellaires. La différence consiste surtout en une disposition distincte des unes et des autres, en ce sens qu'il n'y a pas ici de sutures en zigzag et que les bandes fusellaires sont continues à travers toute la largeur de la paroi supérieure.

**Interprétation de la structure décrite.** — La morphologie des Acanthastida qui vient d'être décrite est si spéciale que je ne vois rien parmi les animaux fossiles ou vivants qui puissent être bien comparé avec ces fossiles. Il en résulte l'impossibilité de donner une interprétation biologique satisfaisante de leur morphologie.

La première question qui se pose est celle s'il y s'agit vraiment d'animaux coloniaux, comme je l'ai tacitement admis dans la description qui précède. Il me semble que l'hypothèse opposée serait bien difficile à soutenir. Les changements que subissent ces organismes pendant leur développement ontogénétique ainsi que leur morphologie au stade adulte sont de la catégorie de ceux qu'on observe seulement chez les animaux coloniaux. L'augmentation progressive du nombre d'épines du spinarium et plus encore celle des fenestelles dans le réticulum, la présence de plusieurs chambres indépendantes l'une de l'autre sous la calotte, ce sont là des traits qui s'accordent beaucoup mieux avec l'organisation d'une colonie qu'avec celle d'un individu.

En admettant la nature coloniale de ces organismes, on est obligé d'y voir des colonies fort spécialisées, dans lesquelles en outre de zoïdes plus ou moins indépendants l'un de l'autre, il y avait plusieurs éléments structuraux communs à tous les membres de la colonie. On se demande tout d'abord quelle partie du squelette était occupée par les zoïdes mêmes de la colonie. Il me semble que cela devait être le spinarium. Là les zoïdes pouvaient bien être logés dans les fenestelles du réticulum, tandis que leurs parties basilaires remplissaient la cavité sous-réticulaire.

Le fait que les éléments structuraux tels que les épines du spinarium, la calotte et ses excroissances s'épaississent avec l'âge par l'adjonction de la substance chitineuse à leur surface externe, indique que tous ils étaient tapissés de tissu mou qui constituait la propriété commune de la colonie. L'épaississement progressif de la couche de substance noire, malgré l'existence à sa surface de la membrane externe, serait difficile à comprendre si on admettait que le tissu mou s'étendait par dessus cette mem-

brane. Je pense qu'il devait s'étendre plutôt entre la membrane et la couche noire et que la mince et transparente membrane pourrait correspondre à la cuticule de ce tissu mou, laquelle, après la décomposition de ce dernier, se collait à la surface de la couche noire. De cette manière s'expliquerait aussi la facilité avec laquelle cette membrane se détache de la couche noire.

Le changement assez profond que subissait le squelette de ces organismes lors de leur développement ontogénétique ne peut pas être compris autrement que si on admet qu'il était accompagné d'un processus continu de résorption et du nouveau dépôt de la substance chitineuse. De cette façon seulement pouvait s'élagir le spinarium et s'accroître le réticulum.

Les épines du spinarium et celles de la calotte pouvaient avoir une valeur protectrice pour la colonie. Quant aux chambres inférieures, leur signification biologique est tout-à-fait énigmatique, puisque leurs cavités ne communiquent ni avec l'extérieur ni entre elles. Peut être jouaient elles quelque rôle dans la multiplication, sexuelle ou asexuelle.

**Considérations taxonomiques.** — Comme nous ne connaissons aucun organisme fossile ou vivant dont la morphologie ressemblerait à celle des Acanthastida il n'est pas possible de préciser actuellement leur position taxonomique. La morphologie plutôt compliquée de leur squelette chitineux et sa structure intime qui est loin d'être simple, me semblent exclure l'hypothèse qu'il y puisse s'agir d'un groupe éteint des Cœlentérés. Les Bryozoaires et les Tuniciers n'offrent non plus de points de comparaison solides. Les animaux qui pourraient, à mon avis, entrer peut être en ligne de compte sont les Ptérobranches et les Graptolithes. Les Acanthastida s'en rapprochent par la nature de leur test et surtout par la structure semblable des parois de leurs chambres. La morphologie de l'ensemble de leur squelette est néanmoins bien différente. Le plus qu'on pourrait admettre c'est que les Acanthastida appartiennent au même embranchement que ces derniers. Cependant leur nature exacte ne pourra être comprise que si on trouve dans l'avenir quelques formes intermédiaires entre eux et d'autres groupes à position taxonomique bien établie.

La différenciation des Acanthastida n'est pas grande. Je suis arrivé à y distinguer 5 espèces, attribuables, à mon avis, à un seul genre, auquel j'applique le nom d'*Acanthastus* n. gen. La structure générale de ces espèces est essentiellement la même, le seul caractère qui présente une différenciation assez nette pour servir de critérium spécifique consiste dans le développement et la forme des excroissances à la surface de la calotte. Dans une espèce (*A. czyzewskii*) la calotte est dépourvue de ces excroissances, dans une autre (*A. mazureki*) elle n'est garnie que de petites verrucosités et dans trois autres elle porte des épines. Ces épines ont un aspect distinct dans chacune de ces trois espèces: elles sont courtes et spatuliformes dans une d'elles (*A. luniewskii*), grosses, mais assez courtes dans une autre (*A. mizerjai*) et très longues dans la troisième (*A. kobyleckii*). Dans cette dernière les épines de la calotte ne se distinguent guère, quant à la forme et la longueur, des épines du spinarium. Cela place l'espèce en question un peu à part de toutes les autres, mais ne suffit pas pour la placer dans un genre distinct.

Il est à remarquer enfin que les colonies jeunes, n'ayant pas encore développées les excroissances à leur calotte ne peuvent pas souvent être attribuées avec certitude à une des espèces ici distinguées.

Genre **ACANTHASTUS** n. gen.(Génotype: *Acanthastus luniewskii* n. sp.)**Acanthastus luniewskii** n. sp.<sup>1</sup>

(Pl. XL, fig. 1 et 2, pl. XLI, fig. 12)

**Matériaux.** — C'est l'espèce la plus fréquente, représentée par de très nombreux échantillons plus ou moins fragmentaires et quelques uns presque complets. Holotype No. 259, pl. XL, fig. 2.

**Description.** — *Calotte* assez déprimée, atteignant dans le plus grand échantillon observé près de 3,5 mm de diamètre. Surface de la calotte parsemée de petites *excroissances* en forme de spatules. Elles s'élargissent en s'aplatissant de la base vers l'extrémité libre et se terminent par un bord droit ou arrondi; exceptionnellement leur bord libre est concave, de manière que la spatule devient plus ou moins profondément bilobée. Sur un même échantillon ces excroissances peuvent montrer parfois une très grande variabilité quant à la forme et aux dimensions. Il peut y avoir à côté des formes typiques en spatule, des formes profondément bilobées et d'autres subconiques, se rétrécissant vers l'extrémité au lieu de s'élargir. Mais en moyenne le type spatuliforme domine toujours sensiblement sur les autres. La longueur moyenne de ces excroissances est de 0,05 mm et la maximale n'atteint pas le double de ce chiffre. Leurs dimensions augmentent en moyenne en allant du bord de la calotte vers le spinarium. Près du bord elles sont très petites. Elles sont implantées obliquement à la surface de la calotte, s'inclinant toutes dans la direction de son centre. Leur nombre sur une surface donnée varie beaucoup: parfois la distance entre les épines voisines excède peu leur longueur, d'autres fois les épines sont très clairsemées.

Le *spinarium* a un contour assez variable: arrondi, elliptique, plus ou moins trilobé ou, plus rarement, irrégulier. Ses épines sont également variables, le plus souvent elles sont épaisses, à section arrondie, mais parfois minces, aplaties dans le sens externo-interne. Tantôt elles sont droites, tantôt plus ou moins recourbées, surtout dans la direction du centre du spinarium, parfois enfin légèrement enroulées (pl. XLI, fig. 12). Parmi les très nombreuses colonies rares sont celles, dans lesquelles le nombre d'épines au spinarium dépasse une dizaine. Il semble donc que les colonies de cette espèce n'atteignaient pas de grandes dimensions. Dans le plus grands spinariums observés il y a toujours deux épines, ou plus rarement une, particulièrement grandes, placées sur le réticulum. Il est difficile d'estimer quelle est la longueur maximale atteinte par ces épines, car les plus longues sont toujours cassées. Mais elles pouvaient atteindre certainement plus de 1 mm.

<sup>1</sup> Espèce dédiée à la mémoire de Adam Luniewski, chef des travaux pratiques au Laboratoire de Géologie de l'Université de Varsovie, mort en 1945 dans le camp de concentration de Belsen, en Allemagne.

**Acanthastus czyzewskii** n. sp.<sup>1</sup>

(Pl. XLI, fig. 7-10, pl. XLII, fig. 14)

**Matériaux.** — Plusieurs échantillons à différents stades de développement. Holotype No. 269, pl. XLII, fig. 13.

**Description.** — Les colonies adultes de cette espèce devaient atteindre d'assez grandes dimensions, car le diamètre du spinarium seul de certains fragments atteint plus de 3,5 mm. Le caractère distinctif principal est négatif, celui de l'absence de toutes excroissances à la surface de la *calotte*. Chez l'holotype, qui représente une colonie adulte, cette surface est marquée, il est vrai, de faibles dépressions, ayant souvent une forme semi-lunaire; cela produit une apparence d'une certaine rugosité. La calotte des colonies jeunes est par contre entièrement lisse.

Le contour du *spinarium* des formes adultes devait être le plus souvent irrégulier, tandis que dans les colonies jeunes il est presque toujours trilobé, en forme d'une feuille de trèfle, à cause du développement de trois fenestelles, symétriquement placées. Les épines du spinarium sont le plus souvent de deux espèces: la plupart sont courtes, triangulaires, très aplaties dans le sens externo-interne, à larges bases entourant les fenestelles en demi-cercle; en outre de telles épines, il y a presque toujours une épine au réticulum, excentriquement placée, beaucoup plus grande et épaisse, à section transversale arrondie. Sur certains échantillons les épines ont un développement très faible et sur un échantillon, n'ayant encore développé que trois fenestelles, elles font entièrement défaut (pl. XLI, fig. 7).

Les fenestelles se développent surtout par perforation de la calotte et apparaissent avec une vitesse inégale dans les directions de différents rayons, d'où résulte un réticulum à contour lobé, sans une muraille secondaire bien individualisée. Les colonies adultes devaient atteindre d'assez grandes dimensions, car le diamètre du spinarium seul de certains échantillons fragmentaires atteignait plus de 3,5 mm. Il devait y avoir alors une vingtaine de fenestelles.

**Acanthastus mazureki** n. sp.<sup>2</sup>

(Pl. XLII, fig. 11-13)

**Matériaux.** — Plusieurs échantillons, toujours plus ou moins fragmentaires. Holotype No. 274, pl. XLII, fig. 12.

**Description.** — *Calotte* en général renflée, irrégulièrement hémisphérique, garnie de petites verrucosités, très serrées, donnant à la surface l'aspect d'une fourrure frisée. *Spinarium* à contour irrégulier, lobé. Épines irrégulièrement distribuées à la périphérie, aussi bien que sur le réticulum, sans former une couronne. Elles sont généralement grosses, à section arrondie, souvent très longues.

**Rapports et différences.** — Par le développement irrégulier du spinarium et les excroissances plutôt faibles de la calotte cette espèce s'approche surtout de *A. czyzew-*

<sup>1</sup> Espèce dédiée à la mémoire de Marian Czyzewski, géologue-assistant au Service Géologique de Pologne, mort en 1945 dans le camp de concentration de Buchenwald, en Allemagne.

<sup>2</sup> Espèce dédiée à la mémoire de Alojzy Mazurek, géologue au Service Géologique de Pologne, mort en 1944 dans un camp de concentration en Allemagne.

*skii*. Ses spécimens typiques s'en distinguent par la présence des verrucosités à la surface de la calotte et par ses épines plus grosses et plus nombreuses. Ces différences s'atténuent néanmoins beaucoup dans les colonies jeunes.

### ***Acanthastus mizerjai* n. sp.<sup>1</sup>**

(Pl. XLII, fig 7—10)

**Matériaux.** — Plusieurs échantillons, toujours très fragmentaires. Un seul consiste en un spinarium complet (pl. XLII, fig. 9), mais son attribution à cette espèce n'est pas certaine, à cause de l'absence de la calotte. Holotype No. 277, pl. XLII, fig. 7.

**Description.** — *Calotte* garnie d'épines coniques, irrégulièrement distribuées, tantôt serrées, tantôt assez clairsemées. Leur longueur augmente de la périphérie de la calotte vers le spinarium, où elles peuvent atteindre jusqu'à 0,25 mm. Là où les épines sont serrées, leurs bases ont la tendance de s'unir par des crêtes sinueuses. Près du bord de la calotte au lieu d'épines il y a en général des verrucosités saillantes.

Le contour du *spinarium* semble être irrégulier, mais sur un spécimen, dont l'attribution à cette espèce n'est pas certaine (pl. XLII, fig. 9), il est subelliptique, entouré d'une couronne continue d'épines. Les épines du spinarium sont très développées, atteignant jusqu'à 1,75 mm et peut être même plus. Elles sont plus ou moins aplaties à la périphérie du spinarium et arrondies au réticulum.

**Rapports et différences.** — Cette espèce se rapproche surtout de *A. mazureki* et il n'est pas impossible que ce soit une variation extrême du même type spécifique.

### ***Acanthastus kobyleckii* n. sp.<sup>2</sup>**

(Pl. XLII, fig. 1—6)

**Matériaux.** — Échantillons assez nombreux, mais les colonies adultes toujours très fragmentaires, seules les colonies jeunes sont plus ou moins complètes. Holotype No. 281, pl. XLII, fig. 6.

**Description.** — *Calotte* aplatie, garnie d'épines qui ne se distinguent ni par leur forme ni par leur longueur des épines du spinarium. Ces épines sont à peu près toutes d'une même longueur, atteignant en moyenne 0,5 mm. Elles sont élargies et aplaties à la base, mais ont une section arrondie plus haut. Elles sont plus ou moins flexueuses, souvent courbées, parfois toutes dans un même sens, notamment vers la périphérie de la calotte (pl. XLII, fig. 5), et garnissent toute la surface de la colonie, la calotte aussi bien que la périphérie du spinarium et le réticulum. Sur ce dernier elles s'élèvent sur chaque trabécule et leurs bases y confluent souvent, entourant les fenestelles d'un rebord.

Dans les colonies les plus jeunes observées (pl. XLII, fig. 1 et 3) la cavité du spinarium est entourée d'une élevée muraille en forme d'un tube, à bord supérieur portant

<sup>1</sup> Espèce dédiée à la mémoire de Włodzimierz Mizerja, géologue au Service Géologique de Pologne, assassiné par les Allemands lors de l'insurrection de Varsovie, en 1944.

<sup>2</sup> Espèce dédiée à la mémoire de Mieczysław Kobylecki, géologue au Service Géologique de Pologne, assassiné par les Allemands lors de l'insurrection de Varsovie, en 1944.

des épines fortement aplaties dans le sens externo-interne. Au stade à deux épines la calotte est dépourvue encore d'épines, étant garnie de fins granules. Au stade à 5—6 épines apparaissent les épines à la calotte, mais elles sont encore très courtes et coexistent avec les granules.

La membrane externe se détache très facilement sur les échantillons de cette espèce et la plupart en sont dépourvus, présentant alors la surface externe très luisante de la substance noire.

**Rapports et différences.** — Par le fait que les épines de la calotte sont identiques avec celles du *spinarium* cette espèce s'éloigne de toutes les autres. Elle peut être comparée néanmoins avec *A. mizerjai*, dont la calotte porte aussi des épines, mais chez celle-ci ces épines sont beaucoup plus courtes qu'au *spinarium*.

## OUVRAGES CITÉS

1. ALLMAN, G. J. 172. On the Morphology and Affinities of Graptolites. — *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, (4) **9**, 364—380, London.
2. ANDERSSON, K. A. 1908. Die Pterobranchier der Schwedischen Südpolarexpedition 1901—1903. — *Wiss. Ergeb. d. Schwed. Südpolar-Exp. 1901—1903*, **5**, Zool. I, Stockholm.
3. BARRANDE, J. 1850. Graptolites de Bohême. — Extrait du Système Silurien du Centre de la Bohême, Prague.
4. BERGERSEN, B. & H. BROCH. 1932. Pterobranchia. I. Rhabdopleuridae, mit einem Beitrage über den Bau der Graptolithen und ihre Stellung im System der Tiere. — In KÜRENTHAL, W. & T. KRUMBACH, *Handbuch der Zoologie*, **3**, II, Berlin.
5. BORG, F. 1926. Studies on recent Cyclostomous Bryozoa. — *Zool. Bidr. f. Uppsala*, **10**, 181—507, Uppsala.
6. — 1933. A Revision of the Recent Reteroporidae (Bryozoa). *Ibid.*, **14**, 253—354, Uppsala.
7. BROCH, H. 1925. Hydroidea. — In KÜRENTHAL, W. & T. KRUMBACH, *Handbuch der Zoologie*, **1**, Berlin.
8. BULMAN, O. M. B. 1925. Notes on the Structure of an Early Dictyonema. — *Geol. Mag.*, **67**, 50—67, London.
9. — 1927. Koromagraptus, a new Dendroid Graptolite. — *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, (9) **19**, 344—347, London.
10. — 1927, 1928 & 1934. A Monograph of British Dendroid Graptolites. Pt. I, II & III. — *Palaeontogr. Soc.*, A. 1925, 1926, 1932, London.
11. — 1932. On the Graptolites prepared by Holm I. Certain «Diprionidian» Graptolites and their Development. — *Ark. f. Zool.*, **24** A, No. 8, 1—46, Stockholm.
12. — 1932. Id. II. The structure and Development of Climacograptus typicalis Hall. — *Ibid.*, **24** A, No. 9, 1—10, Stockholm.
13. — 1932. Id. III. The Structure of some Monograpti from Retiolites-Shales of Stygforsen, Dalarna. — *Ibid.*, **24** A, No. 9, 10—15, Stockholm.
14. — 1932. Id. IV. New Species of Didymograptus and Dichellograptus from Öland, with remarks on the Development of Dichellograptus. — *Ibid.*, **24** A, No. 9, 15—21, Stockholm.
15. — 1932. Id. V. Isograptus, Meandrograptus, and the Isograptus mode of Development. *Ibid.*, **24** A, No. 9, 21—29, Stockholm.
16. — 1933. Id. VI. Structural Characters of some Dictyonema and Desmograptus species from Ordovician and Silurian Rocks of Sweden and the East Baltic Region. — *Ibid.*, **26** A, No. 5, 1—52, Stockholm.
17. — 1936. Id. VII. The Graptolite Fauna of the Lower Orthoceras Limestone of Hälluden, Öland, and its bearing of the Evolution of the Lower Ordovician Graptolites. — *Ibid.*, **28** A, No. 17, 1—107, Stockholm.
18. — 1933. Notes on the Evolution and Morphology of certain Graptoloidea. — *Ibid.*, **24** A, No. 13, 1—33, Stockholm.
19. — 1937. The Structure of Acanthograptus succicus and Affinities of Acanthograptus. — *Geol. Fören i Stockh. Förhandl.*, **59**, H. 2, 182—188, Stockholm.
20. — 1937. Carl Wiman's Work on the Structure of the Graptoloidea. — *Bull. Geol. Institut. Uppsala*, **27**, 10—18, Uppsala.
21. — 1938. Graptolithina. — In *Handbuch der Paläozoologie*, herausg. v. O. H. Schindewolf, **2** D, Lief. 2, 1—92, Berlin.

22. COX, J. H. 1934. On the Structure of *Monograptus dubius* (Suess). — *Ann. and Mag. Nat. Hist.* (10) **14**, 421—435, London.
23. CUMINGS, E. R. 1904. Development of some Paleozoic Bryozoa. — *Amer. J. Sci.*, (4) **17**, 49—78, New Haven.
24. — 1905. Development of *Fenestella*. — *Ibid.* (4) **20**, 169—177, New Haven.
25. EISENACK, A. 1935. Neue Graptolithen aus Geschieben baltischen Silurs. — *Palaeont. Z.*, **17**, 73—90, Berlin.
26. — 1937. Was ist *Melanostrophus*? *Z. f. Geschiebefor. u. Flachlandsgeol.*, **13**, 100—104, Leipzig.
27. — 1938. Jugendstadien eines festsitzenden Graptolithen unbekannter Stellung. — *Ibid.*, **14**, 152—160, Leipzig.
28. ELLES, G. L. 1922. The Graptolites Faunas of the British Isles. A Study in Evolution. — *Proc. Geol. Assoc.*, **33**, 168—200, London.
29. — & E. M. R. WOOD. 1901—1918. Monograph of British Graptolites, pts. I—XI. — *Palaeontogr. Soc.*, London.
30. FRECH, F. 1897. Graptolithiden. — In ROEMER, Lethaea geognostica, I. Lethaea paleozoica, **1**, 544—684, Stuttgart.
31. GÜMBEL, C. W. 1878. Einige Bemerkungen über Graptolithen. — *N. Jb. f. Mineral. etc.*, Jahrg. 1878, 292—296, Stuttgart.
32. GÜRICH, G. 1896. Bemerkungen zur Gattung *Monograptus*. — *Z. d. Deutsch. geol. Ges.*, **48**, 954—962, Berlin.
33. HABERFELNER, E. 1933. Muscle-Scars of Monograptidae. — *Amer. J. Sci.*, **25**, 298—302, New Haven.
34. HAHN, F. F. 1912. On the Dictyonema-Fauna of Navy Island, New Brunswick. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **22**, 135—160, New York.
35. HARMER, S. F. 1905. The Pterobranchia of the Siboga-Expedition. — *Siboga Expeditie*, **26**-bis, Leyden.
36. HOLM, G. 1890. Gotlands Graptoliter. — *Bihang till. K. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, **16**, afd. 4, No. 7, 1—32, Stockholm.
37. — 1895. Om *Didymograptus*, *Tetragraptus* och *Phyllograptus*. — *Geol. Fören. Förhandl.*, **17**, H. 3, 319—359, Stockholm.
38. HUNDT, R. 1936. Spuren vom Graptolithentier. — *Z. f. Geschiebefor. u. Flachlandsgeol.*, **12**, 76—90, Leipzig.
39. KOZŁOWSKI, R. 1938. Informations préliminaires sur les Graptolithes du Tremadoc de la Pologne et sur leur portée théorique. — *Ann. Mus. Zool. Polon.*, **13**, Nr. 16, 183—196, Warszawa.
40. KRAFT, P. 1926. Ontogenetische Entwicklung und Biologie von *Diplograptus* und *Monograptus*. — *Palaeont. Z.*, **7**, 207—249, Berlin.
41. McLEARN, F. H. 1915. The Lower Ordovician (*Tetragraptus* Zone) at St. John, New Brunswick, and the New Genus *Protistograptus*. — *Amer. J. Sci.*, **40**, 49—59, New Haven.
42. MÜNCH, A. 1938. Einige grundlegende Fragen über Bau und Struktur von *Monograptus* Gein. und *Barrandeograptus* Bouč. — *Z. f. Geschiebeforsch. u. Flachlandsgeol.*, **14**, 31—70, Leipzig.
43. ÖPIK, A. 1930. Beiträge zur Kenntniss der Kukruse ( $C_2$ — $C_3$ ) Stufe in Eesti. — *Acta et Comment. Univ. Tartuensis*, A. **19**, 2, Tartu.
44. PERNER, J. 1894. Études sur les Graptolites de Bohême. I. Structure microscopique des genres *Monograptus* et *Rastrites*. Prague.
45. POMPECKI, J. F. 1912. Graptolithida (Graptolithen). — In Handwörterb. d. Naturwiss., **2**, 718—724, Jena.
46. POULSEN, C. 1924. *Syrhipidograptus nathorsti* a new Graptolite Genus from Ordovician of Bornholm. — *Medd. Dansk. Geol. Foren.*, **6**, No. 25, 1—7, København.
47. RICHTER, R. 1871. Aus Thüringischen Schiefergebirge. — *Z. d. Deutsch. geol. Ges.*, **23**, 231—256, Berlin.
48. RIDWOOD, W. G. 1907. Pterobranchia. *Cephalodiscus*. — *Nat. Antarct. Exped. 1901—1904*, **2**, Zool., London.
49. RUEDEMANN, R. 1904. Graptolites of New York. I. — *N. Y. State Mus., Mem.* **7**, 457—803, Albany.
50. — 1908. Id. II. — *Ibid.*, Mem. **11**, 4—583, Albany.

51. RUEDEMANN, R. 1933. The Cambrian of the Upper Mississippi Valley. III. Graptolitoidea. — *Bull. Mus. City Milwaukee*, **12**, No. 3, 307—348, Milwaukee.
  52. — 1936. Ordovician Graptolites from Quebec and Tennessee. — *J. of Paleont.*, **10**, 385—387, Menasha.
  53. SAMSONOWICZ, J. 1916. On the Cambrian rocks of the St. Cross Mountains, Poland. — *C. R. Soc. Sci. Varsovie*, A, **9**, Fasc. 4, Warszawa.
  54. SCHEPOTIEFF, A. 1905. Über die Stellung der Graptolithen im zoologischen System. — *N. Jb. f. Mineral. etc.*, Jahrg. 1905, **2**, 79—98, Stuttgart.
  55. — 1906 & 1907. Die Pterobranchier. I. Rhabdopleura normani Allman. — *Zool. Jahrbücher, Anat. etc.*, **23**, 463—534, & **24**, 193—238, Jena.
  56. — 1908. Die Pterobranchier. II. Cephalodiscus dodecalophus McInt. — *Ibid.*, **25**, 405—494, Jena.
  57. — 1910. Die Pterobranchier des Indischen Ozeans. — *Ibid., Syst. etc.*, **28**, 429—448, Jena.
  58. STØRMER, L. 1934. A floating organ in Dictyonema. — *Norsk Geol. Tidsskr.*, **13**, 102—112, Oslo.
  59. — 1935. Additional Remarks on the Presence of a Floating Organ in Dictyonema flabelliforme (Eichw.). — *Ibid.*, **14**, 316—318, Oslo.
  60. STUBBLEFIELD, C. J. 1925. Notes on some British Graptolites. — *Geol. Mag.*, **66**, 268—285, London.
  61. TÖRNQUIST, S. L. 1897. On the Diplograptidae and Heteroprionidae of the Scanian Rastrites Beds. — *Kgl. Fysiogr. Sällsk. Lund Handl.*, **8**, Lund.
  62. ULRICH, E. O. & R. Ruedemann. 1931. Are the Graptolites Bryozoans? — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **42**, 589—604, New York.
  63. WHITTARD, W. F. 1927. On the Structure of Glyptograptus aff. tamariscus (Nicholson). — *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, (9) **19**, 469—477, London.
  64. WIMAN, C. 1894. Über Diplograptidae Lapw. — *Bull. Geol. Institut. Upsala*, **1**. (1893), 97—104, Upsala.
  65. — 1894. Über Monograptus Geinitz. — *Ibid.*, **1** (1893), 113—117, Upsala.
  66. — 1895. Über die Graptoliten. — *Ibid.*, **2** (1895), 1—74, Upsala.
  67. — 1897. Über Dictyonema cavernosum n. sp. — *Ibid.*, **3** (1896), 1—13, Upsala.
  68. — 1898. Über den Bau einiger gottländischer Graptoliten. — *Ibid.*, **3** (1897), 352—368, Upsala.
  69. — 1902. Über Bornholmer Schicht im Mittelbaltischen Silurgebiet. — *Ibid.*, **5** (1901), 149—222, Upsala.
  70. ZITTEL, K. v. 1880. Handbuch der Palaeozoologie, **2**. Abt. I, München & Leipzig.
-

# INDEX ALPHABÉTIQUES

## I. INDEX DES NOMS D'AUTEURS

	Page		Page
<b>A</b>			
ALLMAN, G. J. . . . .	61, 62, 65, 68	LAMANSKY, V. . . . .	4
ANDERSSON, K. A. . . . .	67, 105	LANKESTER, E. R. . . . .	69
<b>B</b>			
BARRANDE, J. . . . .	37, 60	LAPWORTH, CH. . . . .	67, 107
BASSLER, R. . . . .	83	<b>M</b>	
BERGERSEN, B. . . . .	66	MAYER, P. . . . .	15
BOECK, C. . . . .	60	MICKWITZ, A. . . . .	4
BORG, F. . . . .	81, 82, 90, 100	MÜNCH, A. . . . .	39
BROCH H. . . . .	65, 66	<b>N</b>	
BULMAN, O. M. B. . . . .	16, 18, 19, 27, 28, 29, 30, 34, 35, 36	NEUMAYR, M. . . . .	59
	42, 43, 44, 50, 51, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 61, 62, 63, 64,	NICHOLSON, H. A. . . . .	17, 48, 61, 63, 65, 107
	66, 81, 82, 87, 93, 106, 110, 111, 112, 139, 140, 167	NILSSON, . . . . .	60
<b>C</b>			
CARRUTHERS, W. C. . . . .	61, 80	<b>P</b>	
COX, J. H. . . . .	51, 52, 55, 56	PERNER, J. . . . .	37, 38
CUMINGS, E. R. . . . .	100	POMPECKI, J. F. . . . .	66
CZARNOCKI, J. . . . .	2	PORTLOCK, J. E. . . . .	61
<b>D</b>			
DAMES, W. . . . .	48	POULSEN, C. . . . .	45
<b>E</b>			
EISENACK, A. . . . .	51, 53, 54, 55, 56, 64, 98, 99, 142, 194	PROUT, H. G. . . . .	61
ELLES, G. L. . . . .	39, 110, 112	<b>R</b>	
ELLES, G. L. & WOOD E. M. R. . . . .	48, 51, 60, 63, 65, 68, 80, 93	RICHTER, R. . . . .	20, 27, 39, 65, 80, 85
<b>F</b>			
FRECH, F. . . . .	84	RIDEWOOD, W. G. . . . .	69, 71, 90
<b>G</b>			
GEINITZ, H. B. . . . .	61	RUEDEMANN, R. . . . .	8, 19, 29, 38, 61, 63, 64, 65, 66, 67, 80, 81, 82, 83, 85, 91, 93, 96, 99, 102, 107, 111, 142
GÜMBEL, C. W. . . . .	37, 61	<b>S</b>	
GÜRICH, G. . . . .	38, 91	SALTER, J. W. . . . .	48, 80
<b>H</b>			
HABERFELNER, E. . . . .	81	SAMSONOWICZ, J. . . . .	1, 2, 9,
HAHN, F. F. . . . .	39, 45, 111, 112	SCHARENBERG, W. . . . .	60
HALL, J. . . . .	48, 60, 61, 63, 80	SCHEPOTIEFF, A. . . . .	39, 40, 65, 66, 67, 69, 73, 78, 85, 92, 96, 97, 105
HARMER, S. F. . . . .	86, 92, 104	SOLLAS, W. J. . . . .	37
HISINGER, W. . . . .	60	STUBBLEFIELD, C. J. . . . .	29, 49, 54, 87
HOLM, G. . . . .	11, 13, 17, 18, 45, 47, 49, 50, 54, 67, 84, 108, 175	<b>T</b>	
HOPKINSON, J. . . . .	61, 63	TARR, W. A. . . . .	4, 5
HUNDT, R. . . . .	95	TÖRNQUIST, S. L. . . . .	37, 54
<b>K</b>			
KRAFT, P. . . . .	13, 19, 22, 39, 47, 51, 52, 53, 54, 55, 58, 59, 64, 92, 98, 99, 100	TWENHOFEL, W. H. . . . .	4
<b>L</b>			
<b>M</b>			
<b>N</b>			
<b>P</b>			
<b>R</b>			
<b>S</b>			
<b>T</b>			
<b>U</b>			
<b>W</b>			



E	Page
Échantillon 171	168*, XVIII
.. 172	169*, XVIII
.. 209	190, XXXI
.. 210	191, XXXI
.. 211	189, XXXVIII
.. 212	190, XXXI
.. 313	190, XXXI
.. 211	190, XXXI
Eocephalodiscidae	195, 203
Eocephalodiscus	105, 195, 201, 202, 203
polonicus	7, 79, 90, 195, 197*, XXXIII, XXXIV
F	
<i>Fenestella</i>	48, 80, 81
<i>Flexicollicamara</i>	6, 175, 182, 188
<i>bryozoaeformis</i>	182, XXVIII
G	
<i>Galeograptus</i>	144
<i>wennersteni</i>	141, 142, 144
<i>Glossograptus</i>	81
<i>quadrimumcronatus</i>	80
<i>Glyptograptus</i> aff. <i>tamariscus</i>	99
<i>Goniograptus</i>	39
Graptoblasti	7, 206, XXXVI—XXXIX
Graptoblastoides	7, 210, 216,
<i>horwitzi</i>	212, 216, XXXIX
<i>nowaki</i>	210, 216, XXXIX
Graptoblastus	7, 207*, 210
<i>cinctus</i>	214, XXXVIII
<i>convexus</i>	213, XXXVI
<i>cristatus</i>	212, 217, XXXVII
<i>exfoliatus</i>	215, XXXVI
<i>gigas</i>	215, XXXIX
<i>longissimus</i>	214, XXXIX
<i>planissimus</i>	211, XXXVIII
<i>planus</i>	210, 211, 212, XXXVI, XXXVII
<i>rotundicostatus</i>	212, XXXIX
<i>tectiformis</i>	213, 214, 215, 216, XXXVIII
var. <i>tenuicostatus</i>	211, XXXVII
Graptocamara	6, 95, 96, 171, 175, 182, 187, 188
<i>hyperlinguata</i>	71, 173, 187, 188*, XXX
Graptovermida	7, 204, XXXV, XXXVI
Graptovermis	7, 204, 206
<i>intestinalis</i>	206, XXXV, XXXVI
<i>spiralis</i>	204*, 206, XXXV
H	
<i>Haltograptus</i>	48
<i>Hyplograptus</i>	160
I	
<i>Idiothecia</i>	70, 203
Idiotubidae	144
Idiotubus	6, 64, 73, 109, 141, 143, 144, 145, 151*, 153,
	154, 168, 173, 174, 175
<i>bilinguis</i>	149, XIV
<i>crassus</i>	150*, 151*, 153, IV, XIV
<i>hyperlinguatus</i>	150, 151*, 152, XIV
<i>linguatus</i>	148, 149*, XIV
<i>rectus</i>	147*, 148*, XIV
<i>tubilinguis</i>	149, XIV
<i>typicalis</i>	146, 147*, 148*, 149, IV, XIII,
	XIV, XVIII
sp. A.	151*, 152
sp. B.	151*, 152, 153
sp. C.	151*, 152
sp. D.	151*, 153
sp. E.	151, 153
<i>Isograptus gibberulus</i>	51, 56

K	Page
<i>Koremagraptus onniensis</i>	167
L	
<i>Lasiograptus</i>	39, 94
<i>Leptograptus</i>	51
M	
<i>Mastigograptus</i>	85
<i>Melanostrophus fokini</i>	191
<i>signum</i>	194
<i>Monograptus</i>	37, 38, 39, 48, 51, 53*, 55, 56, 57, 59, 66, 67,
	81, 82, 99
<i>acinaces</i>	51
<i>dubius</i>	52, 56
<i>gregarius</i>	51
<i>prodion</i>	39
<i>roemeri</i>	52, 55
<i>spiralis</i>	94
O	
<i>Orthoecus</i>	70, 73, 203
<i>Orthograptus</i>	51
<i>gracilis</i>	62
P	
<i>Pennatula</i>	60
<i>Phoromis</i>	83
<i>Phyllograptus</i>	38, 99
<i>Plumularia</i>	61
<i>Protistograptus</i>	160
<i>Pterobranchia</i>	195
<i>Ptilograptus</i>	85
R	
<i>Retiolites</i>	37
<i>Rhabdopleura</i>	48, 65, 66, 67, 68, 69, 73*, 74, 75, 76, 77*,
	78, 79, 80, 84, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 96, 100, 101, 104, 105, 202
<i>normani</i>	65, 68, 72*, 73, 74*, 85
<i>striata</i>	68, 69, 74*, 85
<i>Rhipidodendrum</i>	29, 30, 32, 36, 79, 110, 133
<i>samsonowiczi</i>	10, 31*, 133, 135*, 136*, 137*, X, XI
<i>Rhipidograptus</i>	6
S	
<i>Sertularia</i>	61
<i>Spirorbis</i>	204
<i>Stolonoidea</i>	191
<i>Stolonodendrum</i>	69, 107, 193*, 194
<i>parasiticum</i>	191, 195, XXXII
<i>uniramosum</i>	194, XVII, XXXII
<i>Stomatograptus</i>	37
<i>Synrhipidograptus nathorsti</i>	45
T	
<i>Tetragraptus</i>	39, 51
<i>Tubicamara</i>	6, 95, 96, 171, 174, 175, 182, 188
<i>coriacea</i>	173, 188, XXX
<i>Tubidendridae</i>	160
<i>Tubidendrum</i>	6, 43, 73, 91, 108, 144, 160, 167
<i>bulmani</i>	85, 86, 89, 97, 107, 108, 140, 160, 161*,
	162*, 163*, 165*, III, IV, XIX, XXXIII
<i>Tuboidea</i>	140
<i>Tuboidea incertae sedis</i>	168
V	
<i>Virgularia</i>	60



## PLANCHES

Les échantillons figurés sur les planches appartiennent à la collection du Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Varsovie. Ils portent les numéros signalés dans les explications des planches et dans les descriptions. Les échantillons ne portant pas de numéro dans les explications et toutes les coupes microtomiques n'existent plus.

Le grossissement de la figure est donné sur la planche auprès de son numéro (entre parenthèses).

Les figures représentant les coupes microtomiques portent en outre du numéro de la figure celui (placé entre parenthèses) que la coupe occupe dans la série, tandis, que leur grossissement est donné dans l'explication de la planche.

Dans toutes les figures on a employé la même légende suivante:

*a* — autothèque, *b* — bithèque, *s* — stolothèque, *si* — sicula, *sl* — stolon.

La génération d'une thèque est distinguée par un chiffre placé en bas de la lettre et la série ou rameau auquel appartient une thèque donnée — par un chiffre placé en haut de la lettre. Une lettre soulignée désigne une thèque occluse.



R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE I

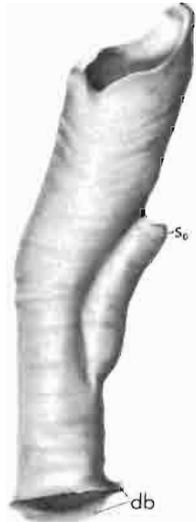
	Page
DENDROGRAPTUS COMMUNIS n. sp. .... (voir aussi pls. III, IV et VI)	115
Fig. 1. Prosicula avec la partie inférieure de la métasicula, vue de profil. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 1 A. (No. 1), × 50.	
Fig. 2. Prosicula avec la partie inférieure de la métasicula, la paroi de la première percée par le porus. Appartenance spécifique incertaine. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 1 B. (No. 2), × 50.	
Fig. 3. Sicula avec la partie métasiculaire presque complètement formée, portant à la face ventrale la stolothèque siculaire et à la base une ébauche du disque basal. Vue de profil. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 1 C. (No. 3), × 50.	
Fig. 4 et 4a. Sicula dont la stolothèque siculaire a bourgeonné la première triade thécale. Vue de profil et du côté ventral. (No. 4), × 50.	
Fig. 5 et 5a. Partie basilaire d'un jeune rhabdosome à extrémité cassée, × 50.	
Fig. 6. Fragment d'un rhabdosome conservant l'aperture métasiculaire ouverte, mais fortement épaissie. (No. 11), × 30.	
Fig. 7. Partie basilaire fortement épaissie d'un rhabdosome à disque basal en partie conservé. (No. 10), × 30.	
Fig. 8. Fragment d'un rhabdosome à autothèques (sauf une — a <sub>2</sub> ) et bithèques ocluses. (No. 12), × 25.	
Fig. 9. Fragment d'un rhabdosome à autothèques complètement ocluses, mais bithèques ouvertes. (No. 13), × 25.	
DICTYONEMA WYSOCZKIANUM n. sp. .... (voir aussi pls. IV et IX)	129
Fig. 10. Fragment d'un rhabdosome très détérioré, montrant le caractère irrégulier des dissé- piments. (No. 68), × 25.	



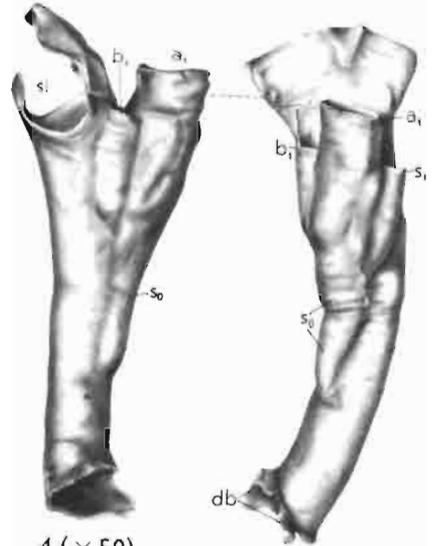
1 (× 50)



2 (× 50)

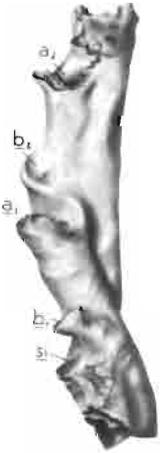


3 (× 50)

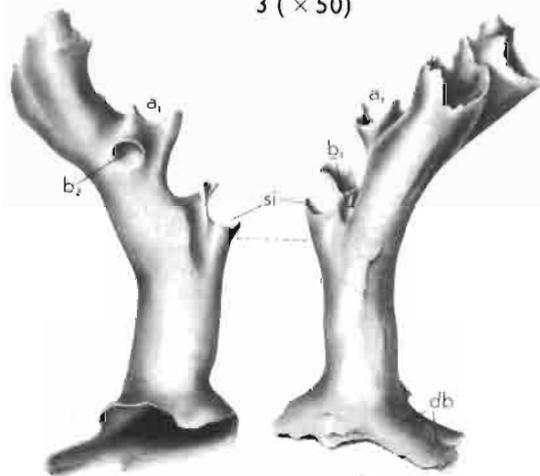


4 (× 50)

4a

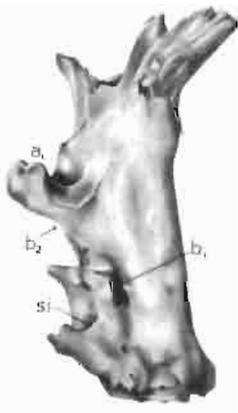


8 (× 25)



5 (× 27)

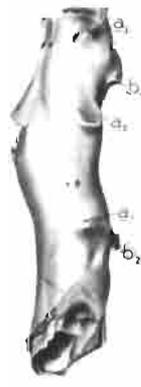
5a



6 (× 30)



7 (× 30)



9 (× 25)



10 (× 25)

Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC  
DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

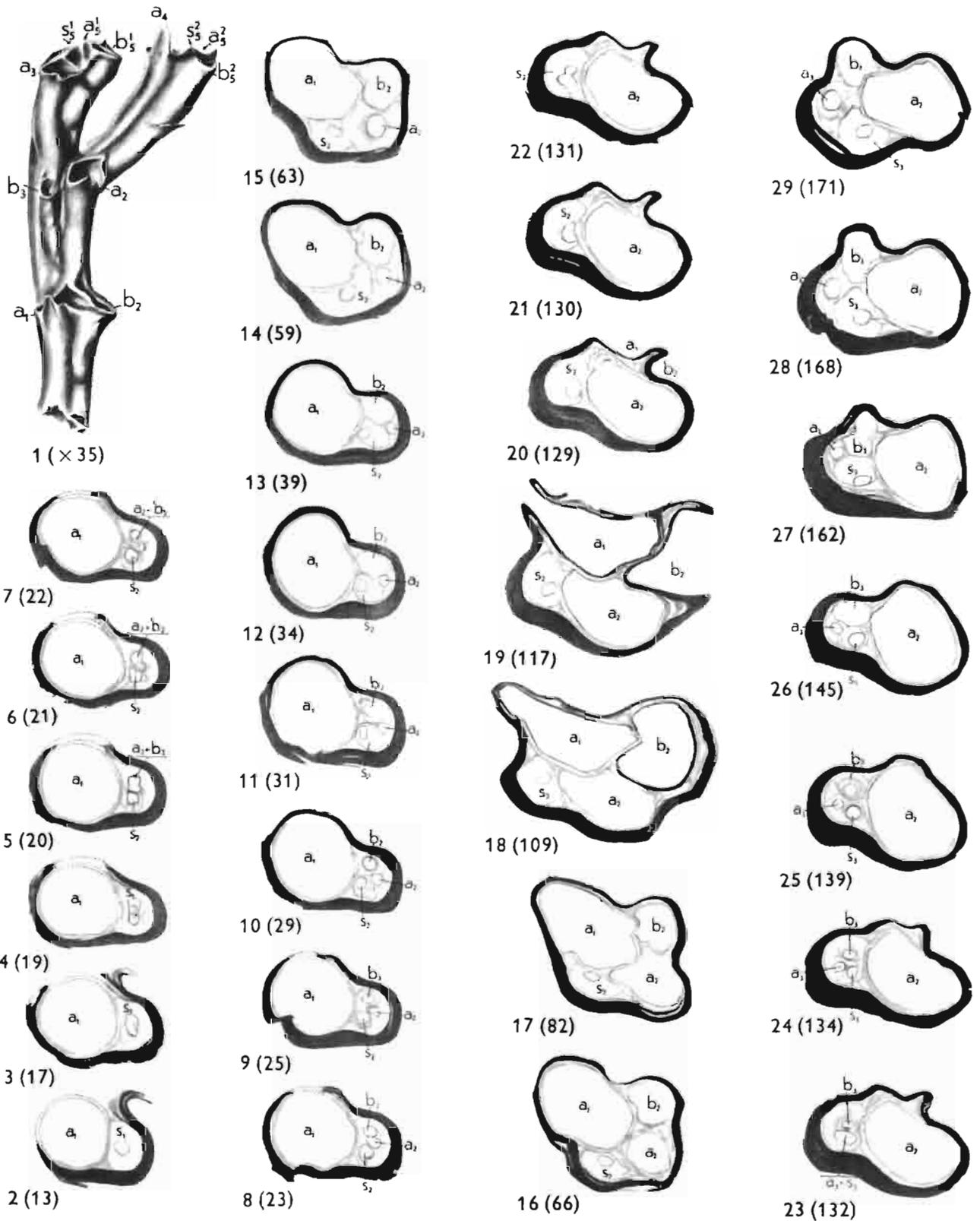
PLANCHE II

	Page
DENDROGRAPTUS REGULARIS n. sp. ....	113
(voir aussi pl. IV, V et VII)	

Fig. 1. Fragment d'un rhabdosome bifurqué,  $\times 35$ .

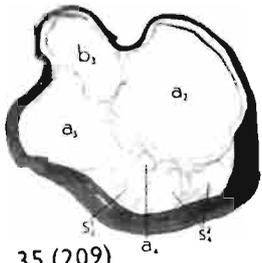
Fig. 2--16. Série de coupes transversales de l'échantillon de la figure précédente, exécutées aux intervalles de 6  $\mu$  à partir de sa base,  $\times 100$



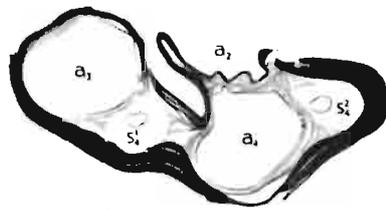


Dessins de l'auteur

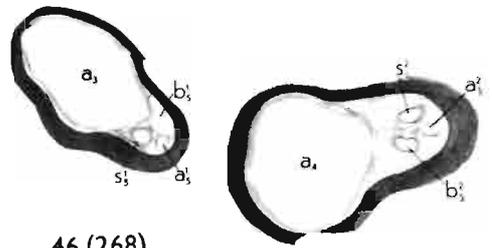
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC  
DE LA POLOGNE.



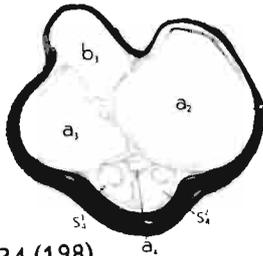
35 (209)



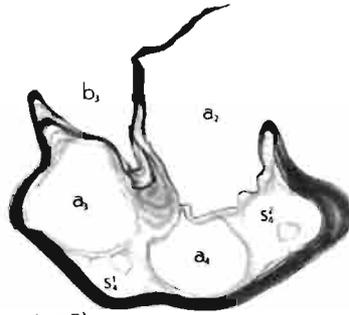
40 (246)



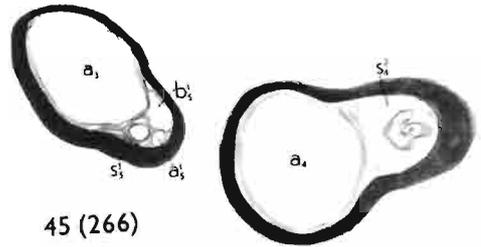
46 (268)



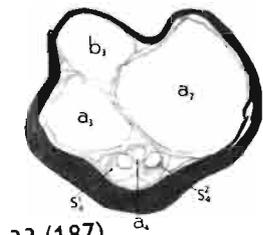
34 (198)



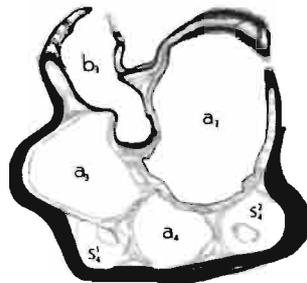
39 (235)



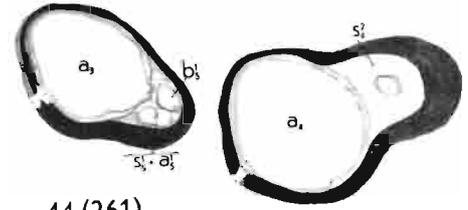
45 (266)



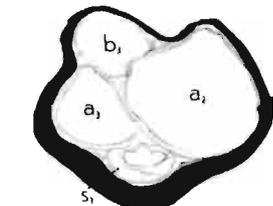
33 (187)



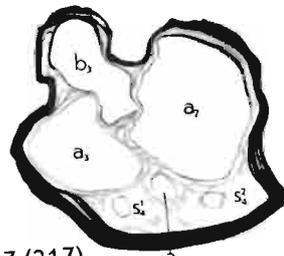
38 (227)



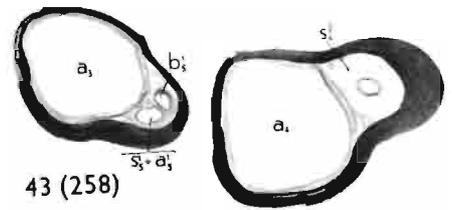
44 (261)



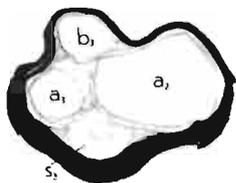
32 (185)



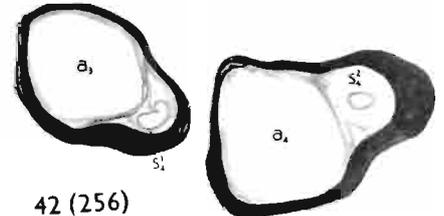
37 (217)



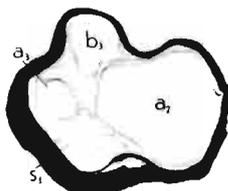
43 (258)



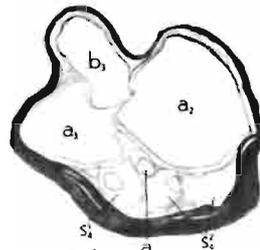
31 (173)



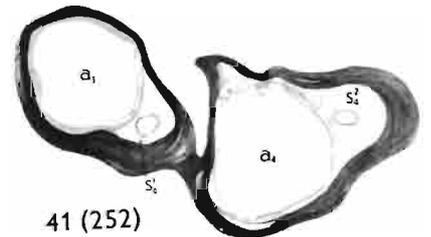
42 (256)



30 (172)



36 (210)



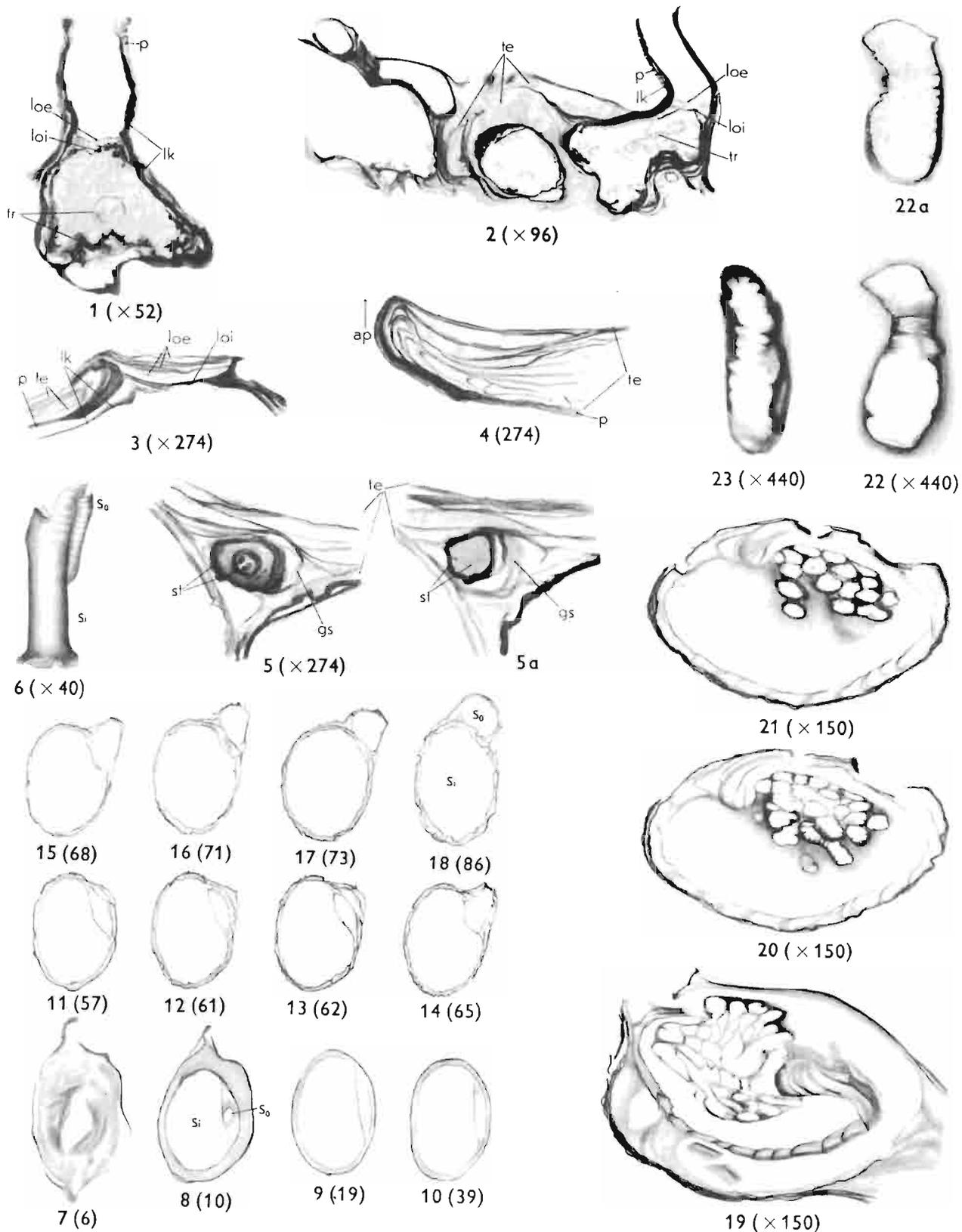
41 (252)

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE III

Figures illustrant différentes particularités de la structure histologique.

	Page
BITHECOCAMARA VERMICOLLIS n. sp. .... (voir aussi pl. XXVII)	178
Fig. 1. Coupe verticale d'une thèque ocluse passant par le collum, $\times 52$ .	
Fig. 2. Coupe verticale d'un fragment de rhabdosome avec une autothèque ocluse, $\times 96$ .	
CYSTICAMARA ACCOLLIS n. sp. .... (voir aussi pls. XXVI, XXVIII et XXIX)	183
Fig. 3. Coupe verticale d'une ouverture thécale ocluse, $\times 274$ .	
Fig. 4. Coupe verticale de la paroi supérieure d'une autothèque passant par la lèvre de l'aperture, $\times 274$ .	
Fig. 5 et 5a. Deux coupes transversales d'un stolon au milieu des tissus extrathécaux, $\times 274$ .	
DENDROGRAPTUS COMMUNIS n. sp. .... (voir aussi pls. I, IV et VI)	115
Fig. 6. Sicula (à métasicula en grande partie cassée) pourvue de stolothèque siculaire. Échantillon à couche corticale à peine développée, $\times 40$ .	
Fig. 7—18. Série de coupes transversales de l'échantillon de la figure précédente exécutées à partir de sa base, $\times 115$	
TUBIDENDRUM BULMANI n. sp. .... (voir aussi pls. IV et XIX—XXIII)	160
Fig. 19—21. Trois coupes transversales d'une même hélicotheque exécutées à différents niveaux, portant un paquet d'embryons. Coupes appartenant à la série représentée à la planche XXIII. $\times 150$ .	
Fig. 22—22a. Deux coupes longitudinales successives d'un même embryon faites à l'intervalle de 6 $\mu$ et dont la seconde passe approximativement par son axe, $\times 440$ .	
Fig. 23. Coupe longitudinale d'un autre embryon, $\times 440$ .	
<i>ap</i> — aperture, <i>g</i> — gaine du stolon, <i>lk</i> — lame du kyste, <i>loc</i> — lame externe d'occlusion, <i>loi</i> — lame interne d'occlusion, <i>p</i> — paroi du collum (à structure fusellaire), <i>te</i> — tissus extracamaraux, <i>tr</i> — tissus de remplissage de la thèque ocluse, <i>st</i> — stolon.	



Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

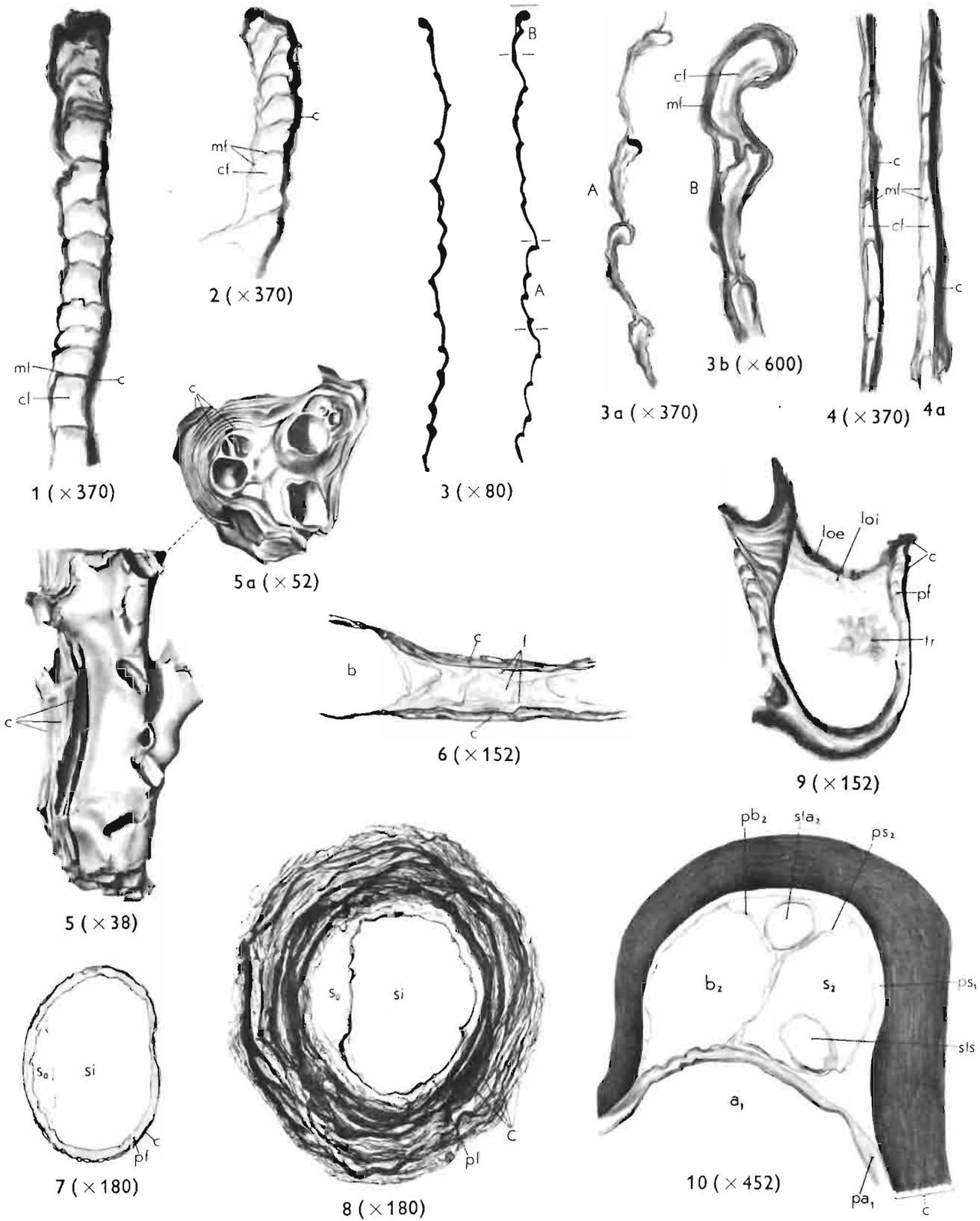
BÖRTZELLS, ESSÉLTE, STHLM.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE IV

Figures illustrant différentes particularités de la structure histologique.

	Page
TUBIDENDRUM BULMANI n. sp. .... (voir aussi pl. III et XIX—XXIII)	160
Fig. 1. Coupe verticale de la paroi d'une autothèque, × 370.	
Fig. 2. Coupe verticale de la paroi d'une bithèque, × 370.	
IDIOTUBUS CRASSUS n. sp. .... (voir aussi pl. XIV)	150
Fig. 3. Coupe verticale d'une autothèque à anneaux fusellaires particulièrement accentués, × 80.	
Fig. 3a. Partie A de la même coupe, × 370.	
Fig. 3b. Partie B (bord du péristome) de la même coupe, × 600.	
IDIOTUBUS TYPICALIS n. sp. .... (voir aussi pls. XIII, XIV et XVIII)	146
Fig. 4 et 4a. Fragments des parois des autothèques en coupes verticales, × 370.	
DICTYONEMA WYSOCZKIANUM n. sp. .... (voir aussi pls. I et IX)	129
Fig. 5. Fragment d'un rameau à l'état de décomposition partielle, son épaisse couche corticale étant en grande partie desquamée mettant à nu la surface de la paroi primitive. (No. 69), × 38.	
Fig. 5a. Même échantillon vu en cassure transversale, × 52.	
Fig. 6. Coupe longitudinale d'un dissépiment, × 152.	
DENDROGRAPTUS COMMUNIS n. sp. .... (voir aussi pls. I, III, IV et VI)	115
Fig. 7. Coupe transversale d'une sicula avec la stolothèque siculaire montrant le début de l'épaississement secondaire, × 180.	
Fig. 8. Coupe transversale de la base d'un vieux rhabdosome passant par la sicula avec la stolothèque siculaire et montrant un fort épaissement secondaire résultant du dépôt de nombreuses couches corticales, × 180.	
DICTYONEMA WYSOCZKIANUM n. sp. .... (voir aussi pls. I et IX)	129
Fig. 9. Coupe transversale d'une bithèque ocluse, × 152	
DENDROGRAPTUS REGULARIS n. sp. .... (voir aussi pl. II, V et VII)	113
Fig. 10. Une partie de la coupe transversale d'un rameau montrant le contraste entre la structure des parois primitives des thèques et des stolons et leur enveloppe corticale, × 452.	
<p><i>c</i> — cortex, <i>cf</i> — corps du fusellus, <i>f</i> — tissu fusellaire, <i>loc</i> — lame externe d'occlusion, <i>loi</i> — lame interne d'occlusion, <i>mf</i> — membrane externe du fusellus, <i>pa</i><sub>1</sub> — paroi primitive de la thèque à structure fusellaire, <i>pb</i><sub>2</sub> — paroi primitive de la bithèque, <i>ps</i><sub>1</sub> — paroi primitive de la stolothèque-mère, <i>ps</i><sub>2</sub> — paroi primitive de la stolothèque-fille, <i>sta</i><sub>2</sub> — stolon de l'autothèque, <i>sts</i> — stolon de la stolothèque, <i>tr</i> — tissu de remplissage de la bithèque ocluse.</p>	



Dessins de l'auteur

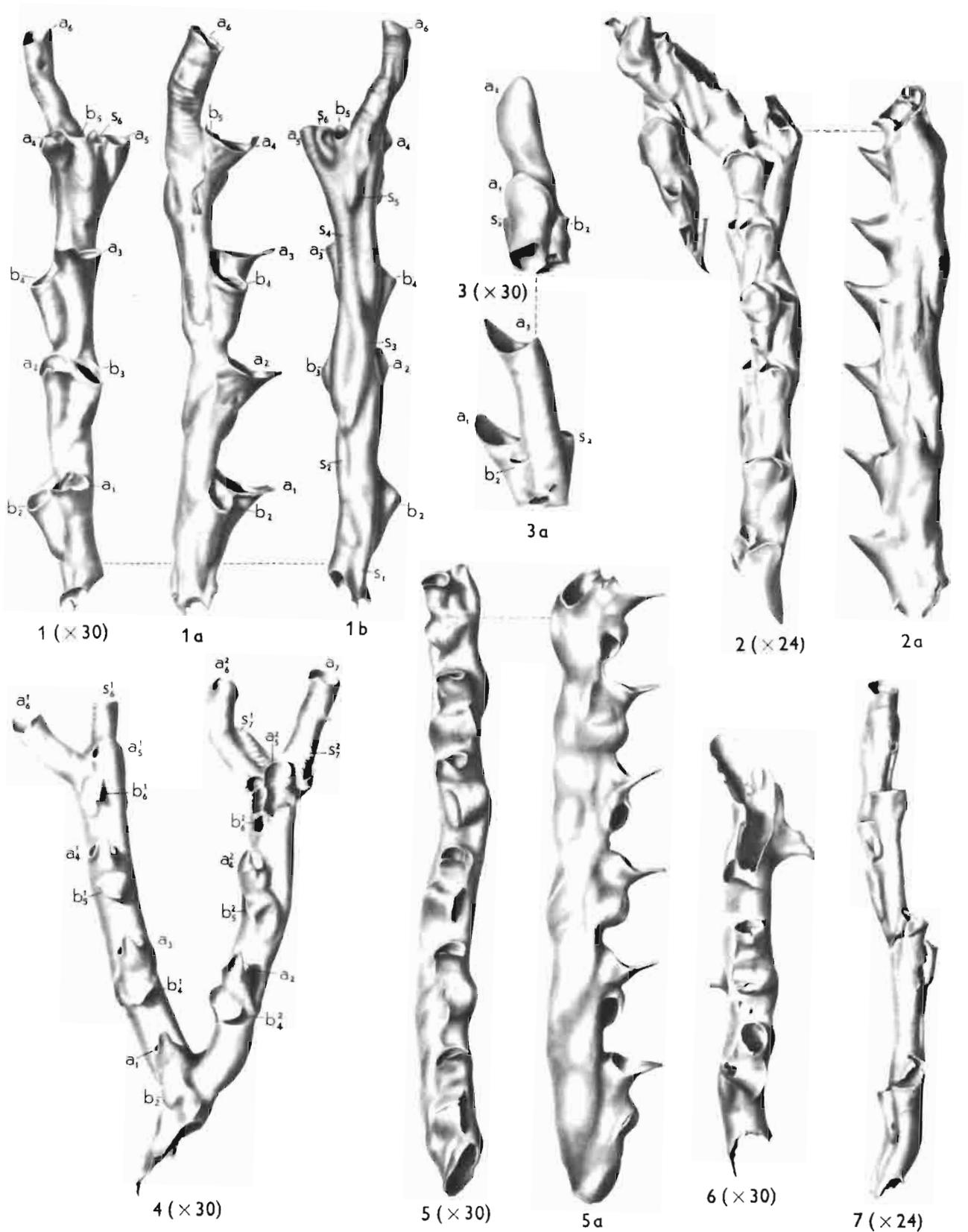
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE V

	Page
DENDROGRAPTUS REGULARIS n. sp. .... (voir aussi pls. II, IV et VII)	113
Fig. 1, 1a et 1b. Partie terminale d'un rameau vue par la face aperturifère, de profil et par la face antiaperturifère. Holotype (No. 31), $\times 30$ .	
DESMOGRAPTUS ? RUEDEMANNI n. sp. ....	132
Fig. 2 et 2a. Fragment d'un rameau vu par la face aperturifère et de profil. Holotype. (No. 79), $\times 21$ .	
Fig. 3 et 3a. Thèques terminales d'un rameau vues par la face aperturifère et de profil (No. 80), $\times 30$ .	
ÇALLOGRAPTUS ? INFRABITHECALIS n. sp. ....	124
Fig. 4. Rameau jeune bifurqué à terminaisons conservées, vu par la face ventrale. Holotype. (No. 47), $\times 30$ .	
Fig. 5 et 5a. Fragment d'un rameau vu par la face aperturifère et de profil. (No. 48), $\times 30$ .	
Fig. 6. Fragment d'un rameau conservant les bases de deux dissépiments, vu par la face aperturifère. (No. 49), $\times 30$ .	
DENDROGRAPTUS LONGITHECALIS n. sp. ....	114
Fig. 7. Terminaison d'un rameau vue par la face aperturifère. Holotype. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 19 et 20. (No. 36a), $\times 21$ .	

---



Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

PLANCHE VI

	Page
DENDROGRAPTUS COMMUNIS n. sp. .... (voir aussi pls. I, III et IV)	115
Fig. 1 et 1a. Terminaison d'un rameau ayant une bithèque ( $b_1$ ) anormalement développée. (No. 28), $\times 25$ .	
Fig. 2. Fragment d'un rameau bifurqué à bithèques particulièrement longues. (No. 23), $\times 25$ .	
Fig. 3. Thèques terminales d'un rameau particulièrement élançées. (No 21), $\times 30$ .	
Fig. 4 et 4a. Terminaison d'un rameau à thèques raccourcies. (No. 15), $\times 25$ .	
Fig. 5. Rhabdosome jeune à disque basal bien conservé. (No. 15), $\times 25$ .	
Fig. 6 et 6a. Fragment d'un rameau bifurqué, présentant l'aspect typique de l'espèce, vu par les faces aperturifère et antiaperturifère. Holotype. (No. 11), $\times 25$ .	
Fig. 7 et 7a. Terminaison d'un rameau à dernière autothèque ( $a_4$ ) ocluse, infléchie, à languette soudée à celle de l'autothèque précédente ( $a_3$ ). (No. 29), $\times 30$ .	
Fig. 8 et 8a. Terminaison d'un rameau à bithèque ( $b$ ) développée du côté anormal et restée très courte (No. 27), $\times 25$ .	



R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

PLANCHE VII

	Page
DENDROGRAPTUS COFEATUS n. sp. ....	120
Fig. 1. 1a et 1b. Terminaison d'un rameau à deux bifurcations, à quatre autothèques mûres pourvus de grandes languettes et deux jeunes à languettes à peine marquées. Échantillon vu en trois positions. Holotype. (No. 37), $\times 30$ .	
Fig. 2. Fragment d'un rameau vu de profil et montrant un grand infléchissement des languettes des autothèques. (No. 41), $\times 30$ .	
Fig. 3. Deux autothèques terminales du type raccourci. (No. 21), $\times 30$ .	
Fig. 4. Deux autothèques terminales du type élargi. (No. 43), $\times 30$ .	
Fig. 5. Sícula avec la stolothèque siculaire. (No. 38), $\times 60$ .	
Fig. 6 et 6a. Rhabdosome jeune à deux triades thécales, vu par la face ventrale et de profil. (No. 40), $\times 46$ .	
DENDROGRAPTUS REGULARIS n. sp. ....	113
(voir aussi pls. II, IV et V)	
Fig. 7. Fragment d'un rameau bifurqué à bithèques anormalement développées, contournées sous les autothèques et dont une ( $b_1$ ) a subi un tortillement. (No. 55), $\times 30$ .	
Fig. 8 et 8a. Fragment d'un rameau à une bithèque ( $b_2$ ) placée du côté anormal et contournée sous l'autothèque. (No. 34), $\times 30$ .	
DICTYONEMA RECTITHECALE n. sp. ....	131
Fig. 9. Fragment d'un rameau bifurqué. Holotype. (No. 78), $\times 30$ .	

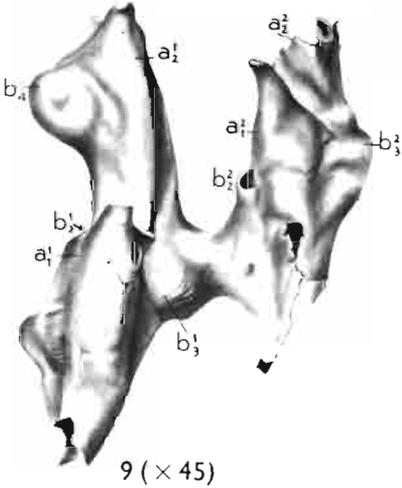
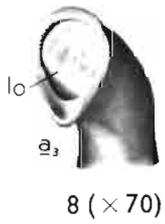
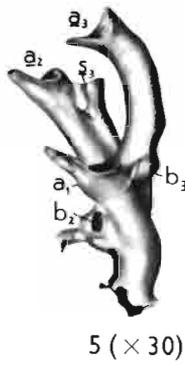
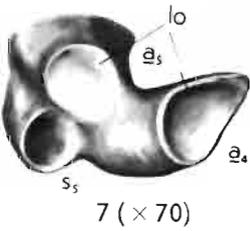
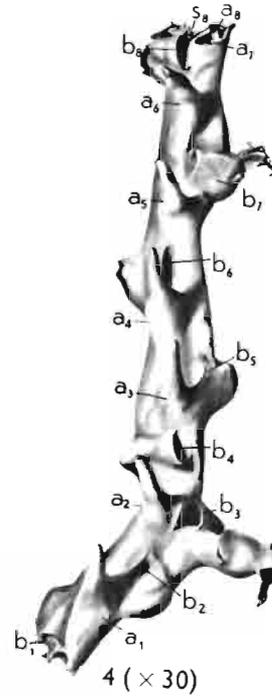
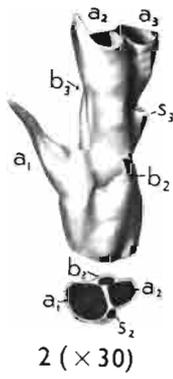
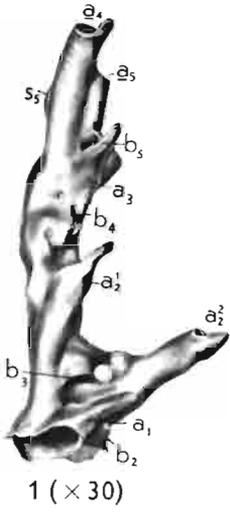
---



PLANCHE VIII

	Page
DICTYONEMA LONGLINGUE n. sp. ....	125
Fig. 1. Terminaison bifurquée d'un rameau, présentant un dissépiment et deux dernières autothèques ( $a_4$ et $a_5$ ) ocluses. (No. 57), $\times 30$	
Fig. 2. Thèques terminales d'un rameau du type raccourci. (No. 52), $\times 30$ .	
Fig. 3. Fragment d'un rhabdosome à rameaux unis par deux dissépiments et une coalescence. (No. 58), $\times 30$ .	
Fig. 4 et 4a. Fragment d'un rameau vu par la face aperturifère et de profil. Holotype. (No. 50), $\times 30$ .	
Fig. 5. Terminaison d'un rameau à deux autothèques terminales ( $a_2$ et $a_3$ ) et la stolothèque terminale ( $s_2$ ) ocluses. (No. 53), $\times 30$ .	
Fig. 6. Terminaison d'un rameau du type élané, ayant développé dans la dernière triade une bithèque ( $b_3$ ) à la place de la stolothèque. (No. 55), $\times 30$ .	
Fig. 7. Thèques terminales d'un rameau à deux autothèques ocluses par d'épaisses lames ( $lo$ ). (No. 57), $\times 70$ .	
Fig. 8. Une autothèque ocluse, à lame occluante ( $lo$ ) placée à une certaine distance du bord apertural. (No. 53), $\times 70$ .	
Fig. 9. Fragment de deux rameaux unis par un dissépiment. Partie du même échantillon figurée dans le texte, fig. 31 E. (No 62), $\times 45$ .	
Fig. 10. Fragment d'un rameau à très fort épaissement secondaire et à apertures des bithèques s'ouvrant dans celles des autothèques. (No. 51), $\times 30$ .	
Fig. 11 et 11a. Fragment d'un rameau, vu en deux positions, à apertures des bithèques s'ouvrant dans celles des autothèques. (No. 63), $\times 40$ .	





Dessins de l'auteur

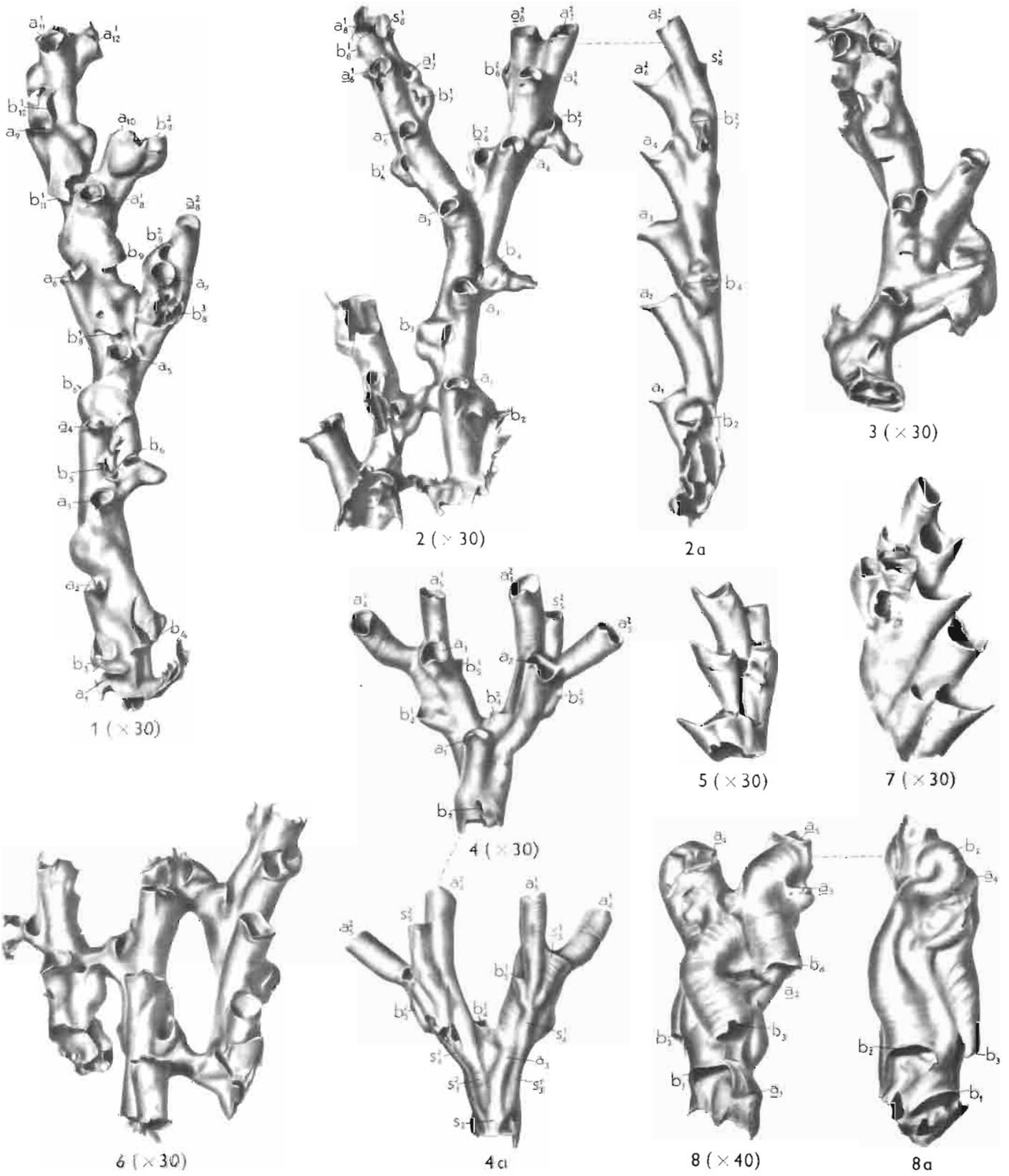
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE IX

	Page
DICTYONEMA WYSOCZKIANUM n. sp. .... (voir aussi pls. I et IV) .	129
Fig. 1. Fragment d'un rameau à deux bifurcations, à bithèques particulièrement longues. $b_3$ avec un dissépiment en voie de formation. (No. 67), $\times 30$ .	
Fig. 2 et 2a. Fragment d'un rhabdosome conservant quelques dissépiments, vu par la face aperturifère et de profil. Holotype. (No. 65), $\times 30$ .	
Fig. 3. Fragment d'un rameau bifurqué à développement anormal des thèques et coalescence irrégulière des rameaux. (No. 70), $\times 30$ .	
Fig. 4 et 4a. Jeune rameau terminal bifurqué, vu par les faces aperturifère et antiaperturifère. (No. 66), $\times 30$ .	
Fig. 5. Thèques terminales d'un rameau. (No. 71), $\times 30$ .	
DICTYONEMA WYSOCZKIANUM MACROTHECALE n. var. ....	131
Fig. 6. Fragment d'un rhabdosome à trois rameaux unis par de courts dissépiments. Holotype. (No. 75), $\times 30$ .	
Fig. 7. Terminaison d'un rameau du type raccourci. (No. 76), $\times 30$ .	
Fig. 8 et 8a. Terminaison bifurquée d'un rameau à toutes les autothèques occluses et bithèques ouvertes, ces dernières anormalement contournées, allongées et élargies. Vue par la face aperturifère et de profil. Numération des thèques arbitraire. (No. 77), $\times 40$ .	





Dessins de l'auteur

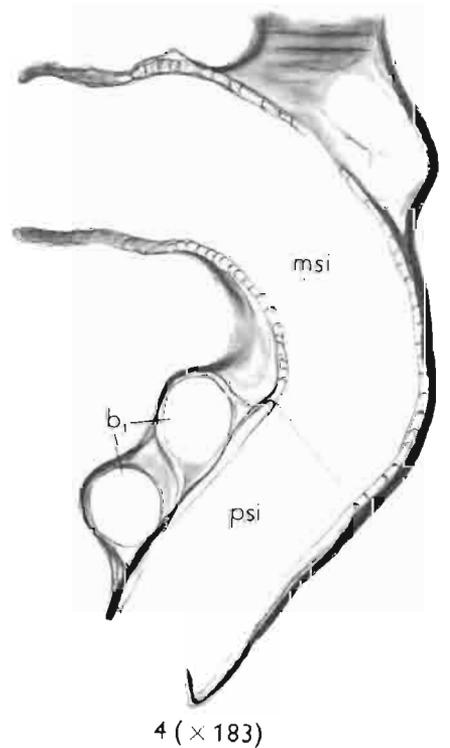
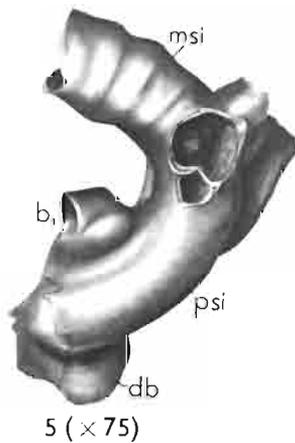
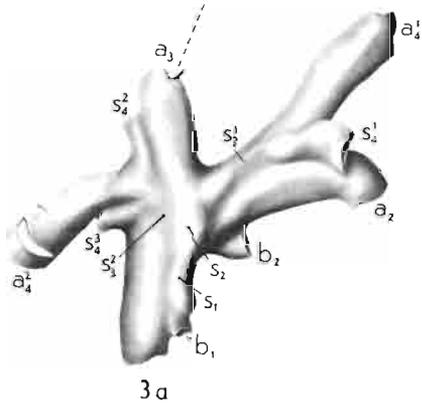
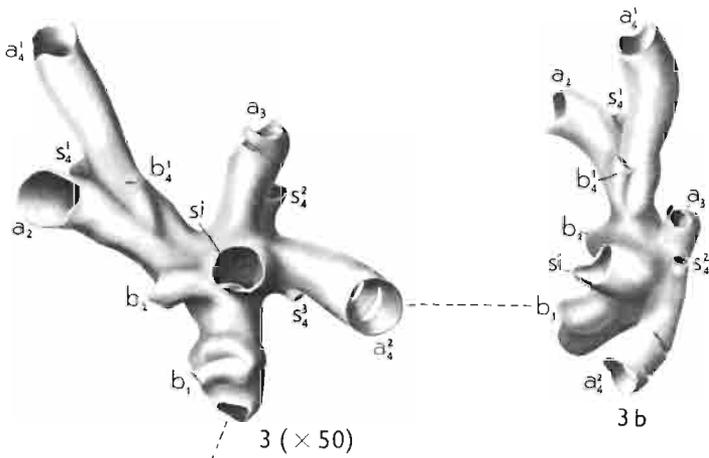
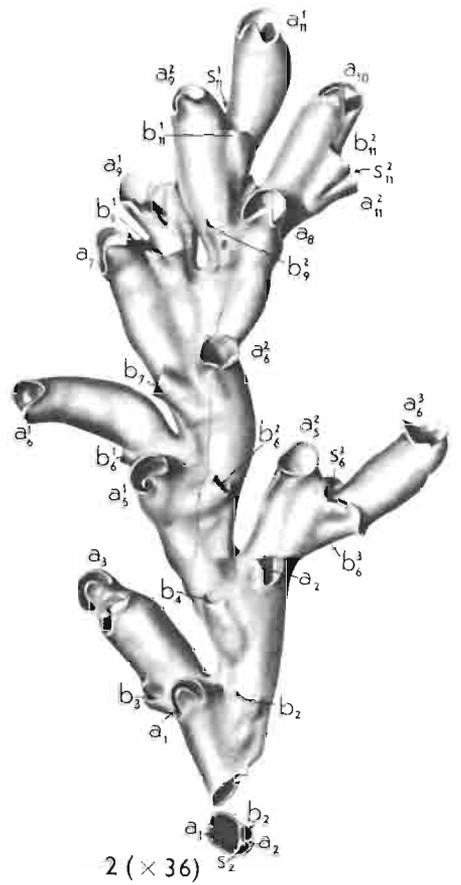
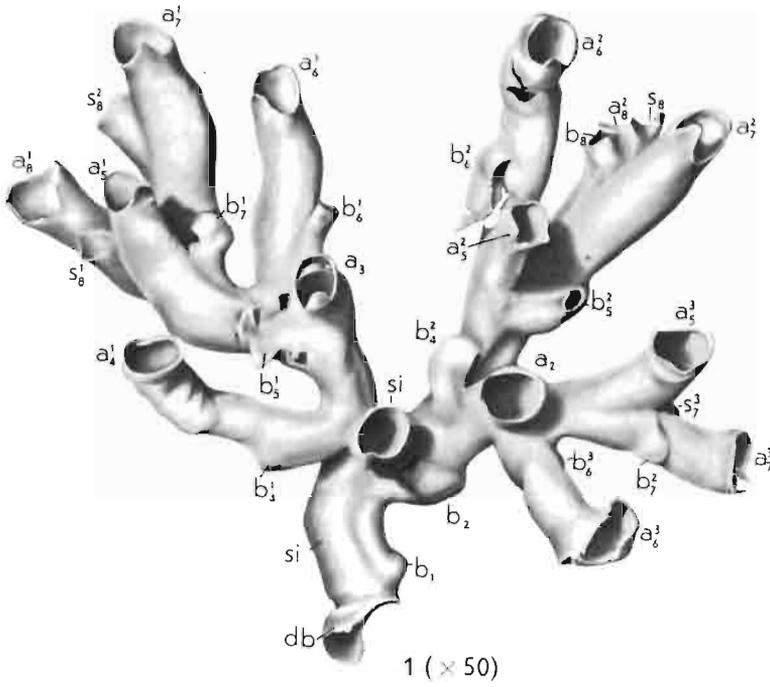
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE X

	Page
RHIPIDODENDRUM SAMSONOWICZI n. sp. ....	133
(voir aussi pl. XI)	
Fig. 1. Rhabdosome complet avec son disque basal ( <i>db</i> ) vu par la face aperturifère. Holotype. (No. 87), $\times 50$ .	
Fig. 2. Fragment d'un grand rhabdosome dont les autothèques montrent différents degrés d'isolement et de coalescence. Partie du même échantillon figurée dans le texte, fig. 35, A et B. (No. 91), $\times 36$ .	
Fig. 3. 3a et 3b. Jeune rhabdosome vu par la face aperturifère, par la face antiaperturifère et de profil, $\times 50$ .	
Fig. 4. Coupe longitudinale d'une sicula avec la première bithèque. <i>psi</i> — prosicula, <i>msi</i> — métasicula, ligne pointillée marquant la limite entre elles. On distingue nettement la structure anhiste de la paroi primaire de la prosicula et la structure fusellaire de la paroi primaire de la métasicula ainsi que la couche corticale. $\times 183$ .	
Fig. 5. Partie basilaire d'un rhabdosome pourvu de disque basal ( <i>db</i> ), vue de profil. (No. 92c), $\times 75$ .	





Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

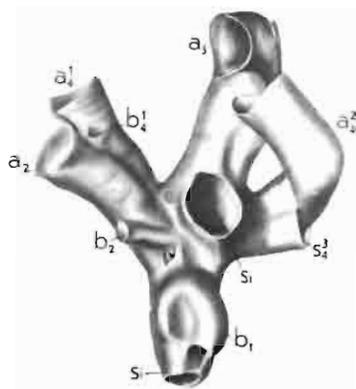
PLANCHE XI

	Page
RHIPIDODENDRUM SAMSONOWICZI n. sp. ....	133
(voir aussi pl. X)	

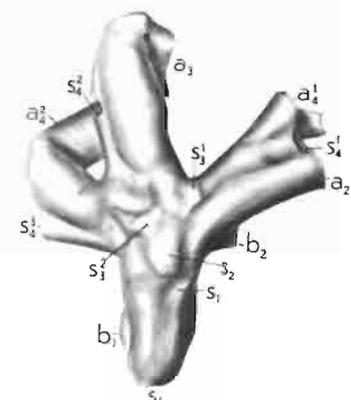
Fig. 1 et 1a. Jeune rhabdosome vu par les faces aperturifère et antiaperturifère,  $\times 50$ .

Fig. 2—20. Série de coupes transversales de l'échantillon de la figure précédente exécutées à partir de sa base.  $\times 100$ .

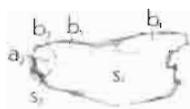




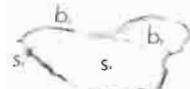
1 (x 50)



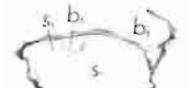
1 a



6 (48)



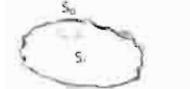
5 (39)



4 (29)



3 (22)



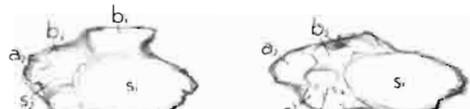
2 (18)



12 (85)



11 (81)



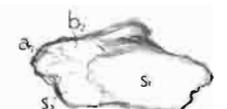
8 (66)



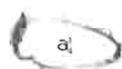
10 (77)



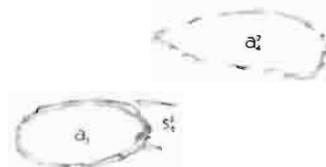
7 (54)



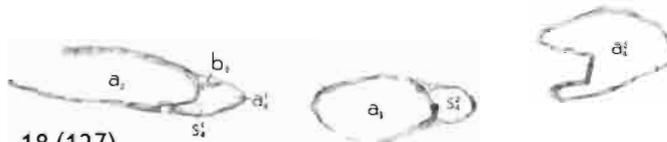
9 (69)



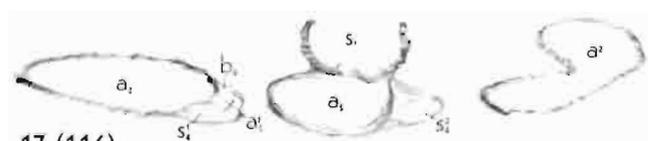
20 (151)



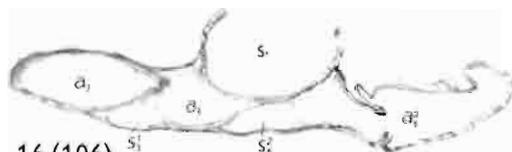
19 (133)



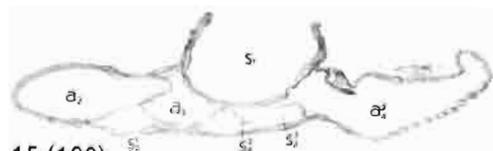
18 (127)



17 (116)



16 (106)



15 (100)



14 (97)



13 (92)

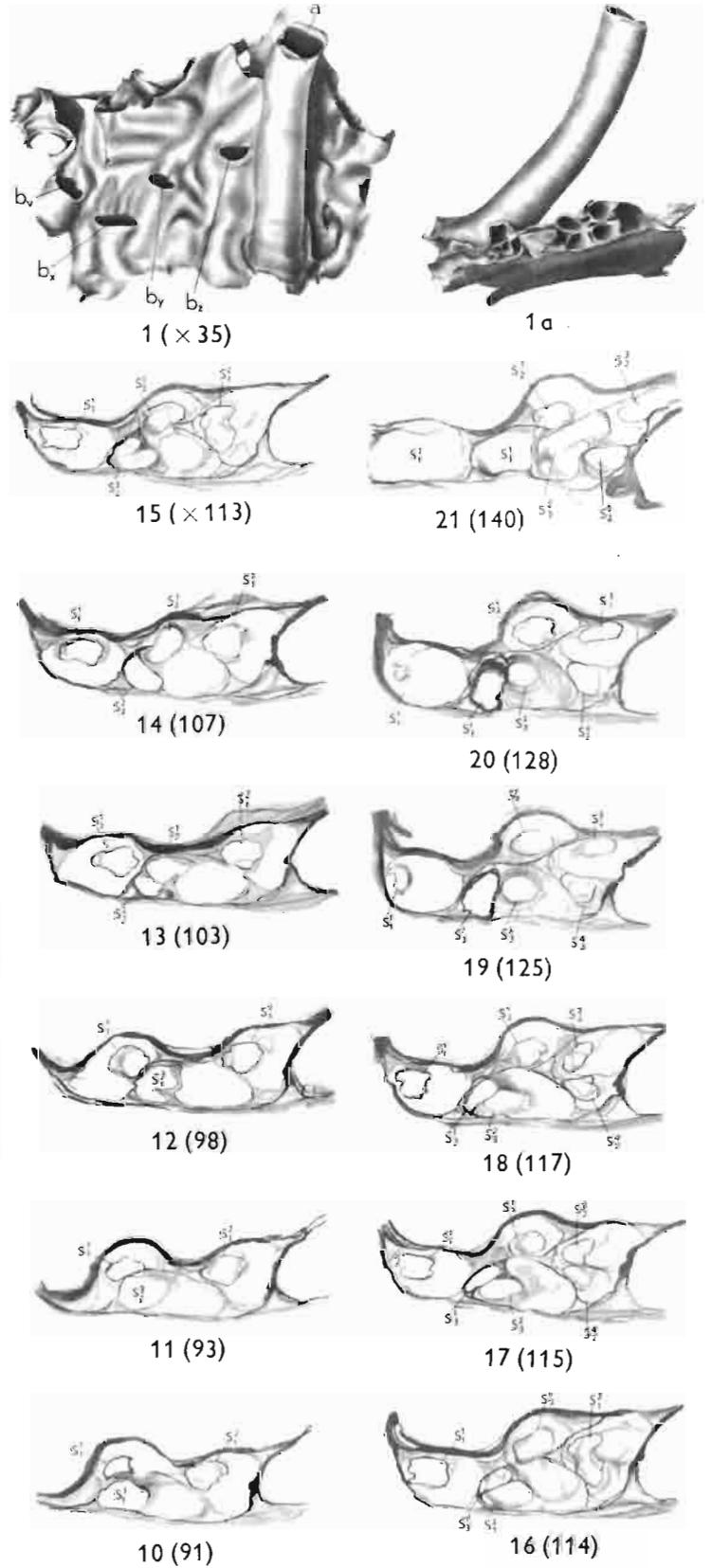
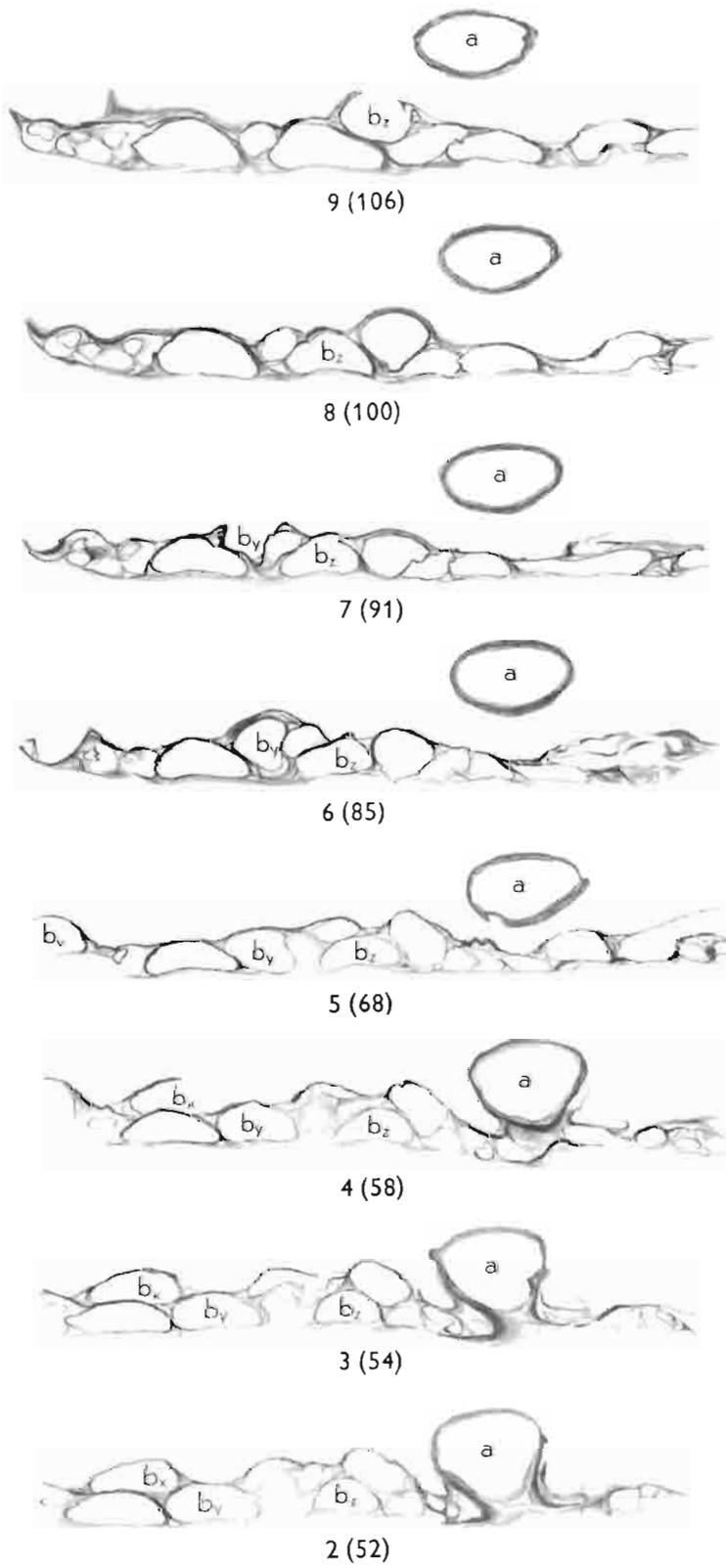
Dessins de l'auteur

R. KOZLOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

PLANCHE XII

	Page
IDIOTUBUS sp. ....	144
Fig. 1 et 1a. Fragment d'une thécorhize avec une autothèque et quatre bithèques, vu par la face supérieure et de profil, $\times 35$ .	
Fig. 2—9. Série de coupes verticales de l'échantillon de la figure précédente, $\times$ ca. 80.	
Fig. 10-21. Coupes appartenant à la même série que celles des figures précédentes, mais représentant seulement la partie gauche de l'échantillon (à partir de la coupe No. 91) et illustrant la multiplication des stolons et des stolothèques. $\times 150$ .	





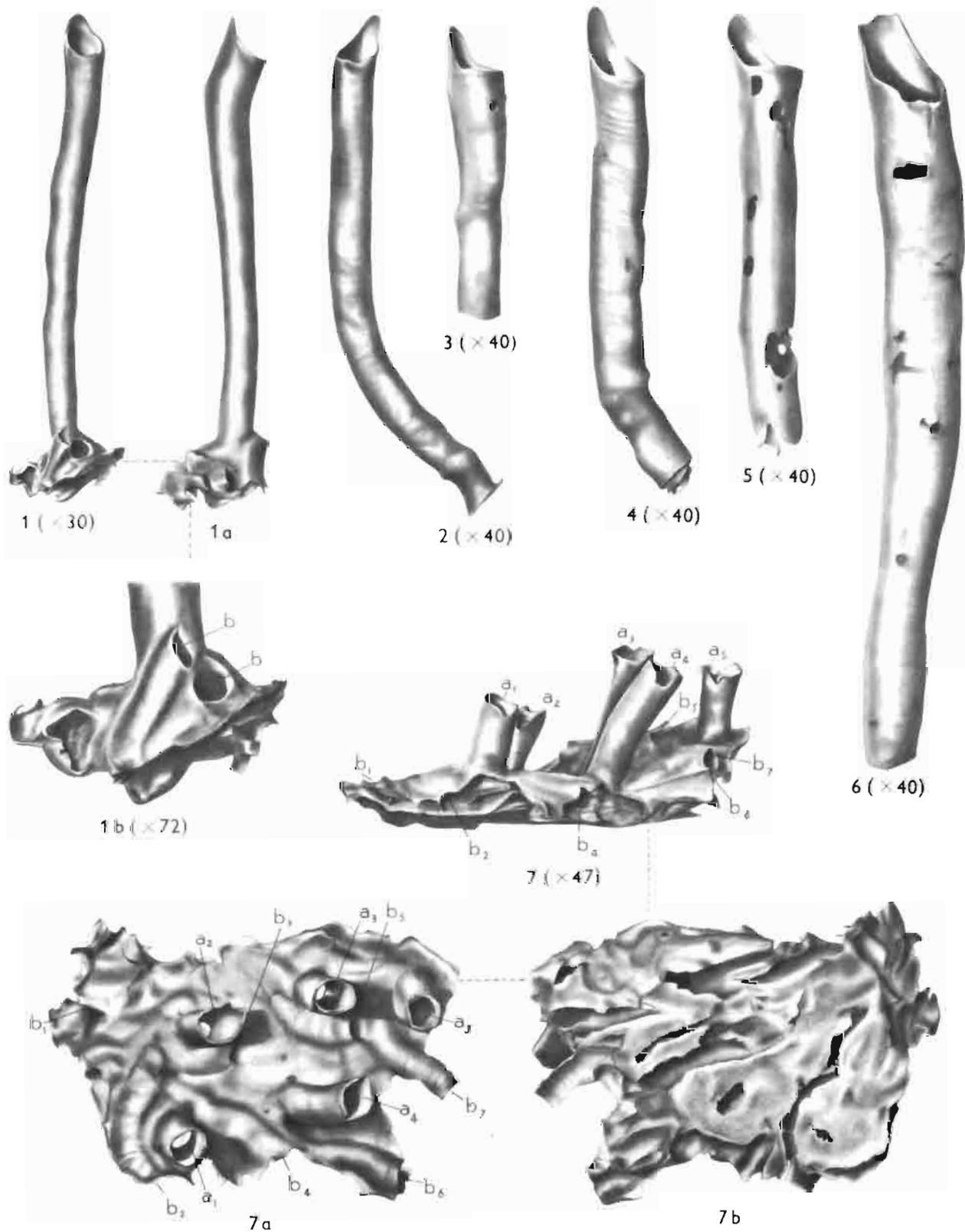
Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

PLANCHE XIII

	Page
IDIOTUBUS TYPICALIS n. sp. .... (voir aussi pls. IV, XIV et XVIII)	146
Fig. 1, 1a et 1b. Une autothèque avec fragment de thécorrhize conservant deux bithèques. Holo- type. (No. 97). 1 et 1a $\times 30$ , 1b $\times 72$ .	
Fig. 2—6. Cinq autothèques isolées de différent calibre. (Nos. 98a—98e), $\times 40$ .	
IDIOTUBUS sp. ....	144
Fig. 7, 7a et 7b. Fragment d'un rhabdosome portant cinq autothèques et sept bithèques, vu de profil, d'en haut et par la surface de fixation. Numération des thèques arbitraire. (No. 118), $\times 47$ .	

---



Dessins de l'auteur

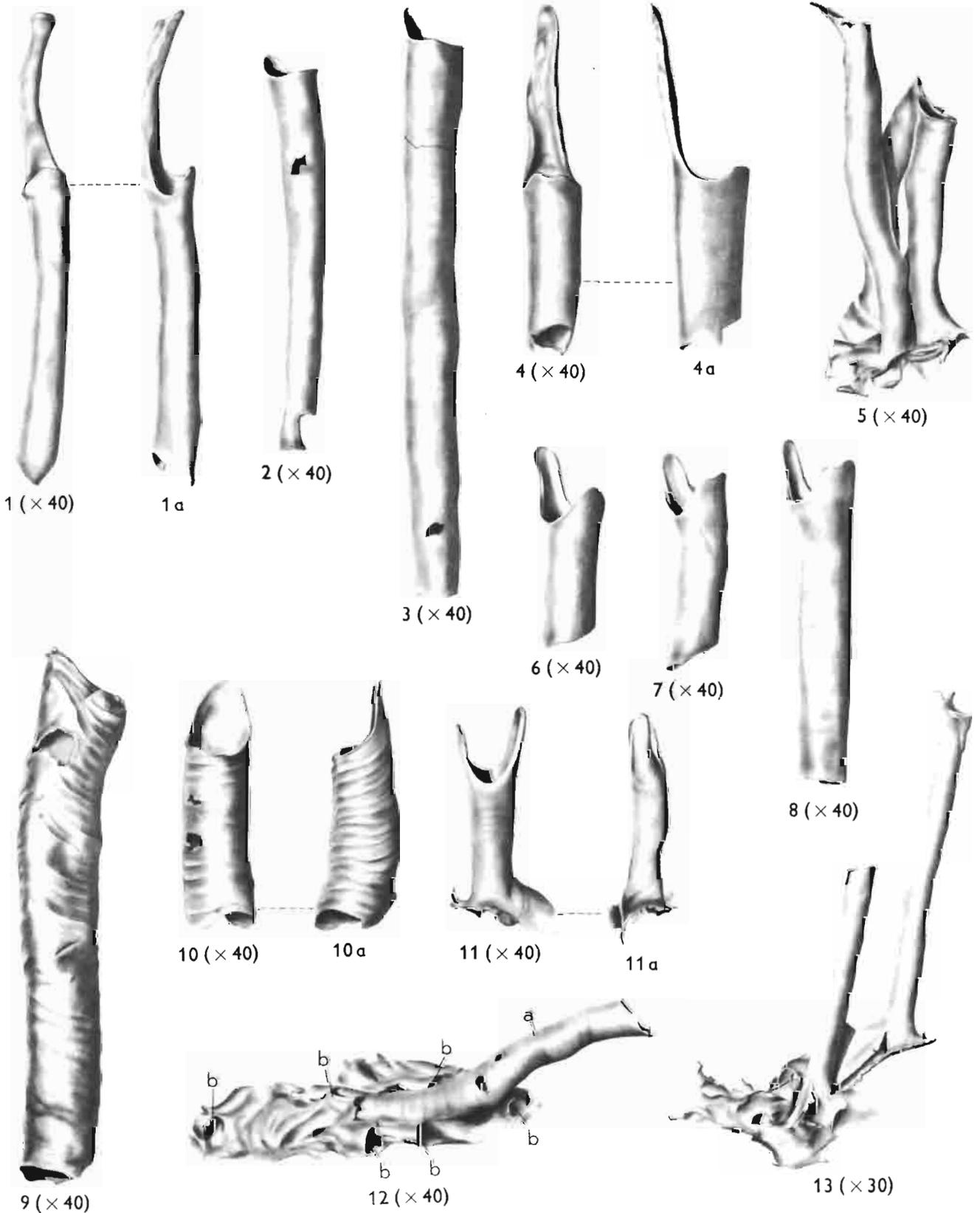
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XIV

	Page
IDIOTUBUS TUBILINGUIS n. sp. ....	149
Fig. 1 et 1a. Une autothèque isolée vue par la face dorsale et de profil. Holotype. (No. 109), × 40.	
IDIOTUBUS RECTUS n. sp. ....	147
Fig. 2 et 3. Deux autothèques isolées de différent calibre. Holotype fig. 3. (Nos. 98a et 98b), × 40.	
IDIOTUBUS HYPERLINGUATUS n. sp. ....	150
Fig. 4 et 4a. Partie distale d'une autothèque vue par la face dorsale et de profil. Holotype. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 42 F. (No. 110), × 40.	
IDIOTUBUS TYPICALIS n. sp. .... (voir aussi pls. IV, XIII et XVIII)	146
Fig. 5. Fragment d'un rhabdosome comprenant trois autothèques sur un fragment de thécorhize. (No. 102), × 40.	
IDIOTUBUS LINGUATUS n. sp. ....	148
Fig. 6—8. Parties distales de trois autothèques. Holotype fig. 8. (Nos. 107a, 107b et 107c), × 40.	
IDIOTUBUS CRASSUS n. sp. .... (voir aussi pl. IV)	150
Fig. 9. Autothèque isolée vue de profil. (No. 112b), × 40.	
Fig. 10 et 10a. Partie distale d'une autothèque vue par la face dorsale et de profil. Holotype. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 42 G. (No. 111), × 40.	
IDIOTUBUS BILINGUIS n. sp. ....	149
Fig. 11 et 11a. Une autothèque conservant un fragment de thécorhize, vue de profil et par la face ventrale. Holotype. (No. 108), × 40.	
IDIOTUBUS sp. ....	144
Fig. 12. Fragment d'un rhabdosome conservant une autothèque et six bithèques. (No. 119), × 40.	
IDIOTUBUS TYPICALIS n. sp. ....	146
Fig. 13. Deux autothèques avec un fragment de thécorhize. (No. 100), × 30.	





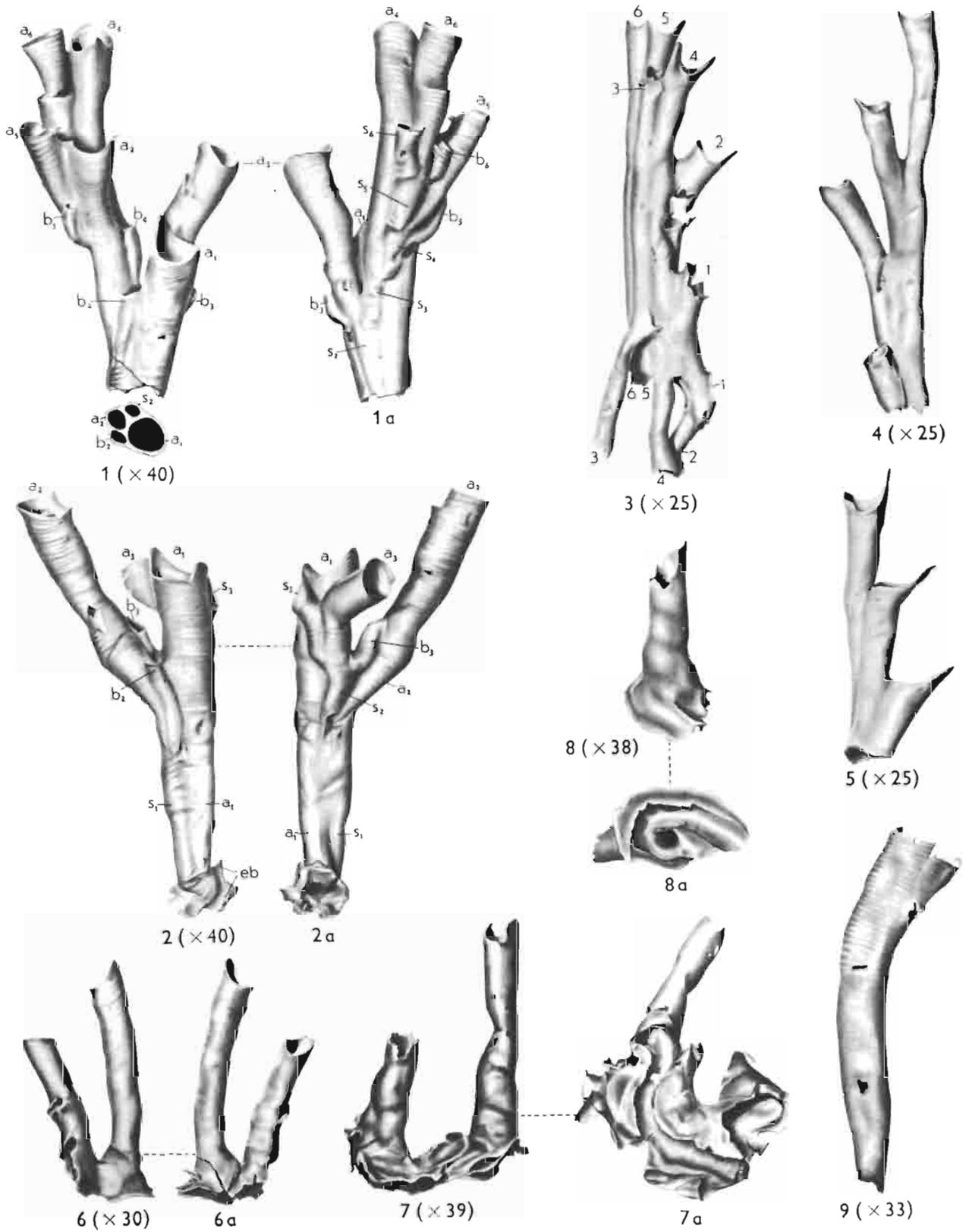
Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

PLANCHE XV

	Page
ACANTHIOGRAPTUS CZARNOCKII n. sp. ....	137
Fig. 1 et 1a. Terminaison d'une branche vue en deux positions. Holotype. (No. 93), $\times 40$ .	
Fig. 2. Partie initiale d'un rameau correspondant probablement à un rhabdosome secondaire, vue en deux positions. <i>cb</i> — expansion basale. (No. 96), $\times 40$ .	
DENDROTUBUS WIMANI n. sp. ....	154
(voir aussi pls. XVI et XVII)	
Fig. 3, 4 et 5. Trois faisceaux isolés d'autothèques. (Nos. 120, 125 et 136), $\times 25$ .	
Fig. 6 et 6a. Deux autothèques initiales des faisceaux, vues en deux positions. (No. 135), $\times 30$ .	
Fig. 7 et 7a. Deux autothèques initiales des faisceaux avec un fragment de thécorhize. Fig. 7a montre la partie basilaire de l'autothèque comprise dans la thécorhize. (No. 137a), $\times 39$ .	
Fig. 8 et 8a. Partie basilaire d'une autothèque enroulée en spirale hélicoïdale. Fig. 8a montre la partie thécorhizale de l'autothèque. (No. 137b), $\times 39$ .	
CONITUBUS SICULOIDES n. sp. ....	159
Fig. 9. Une autothèque isolée vue de profil. Holotype. (No. 148), $\times 38$ .	





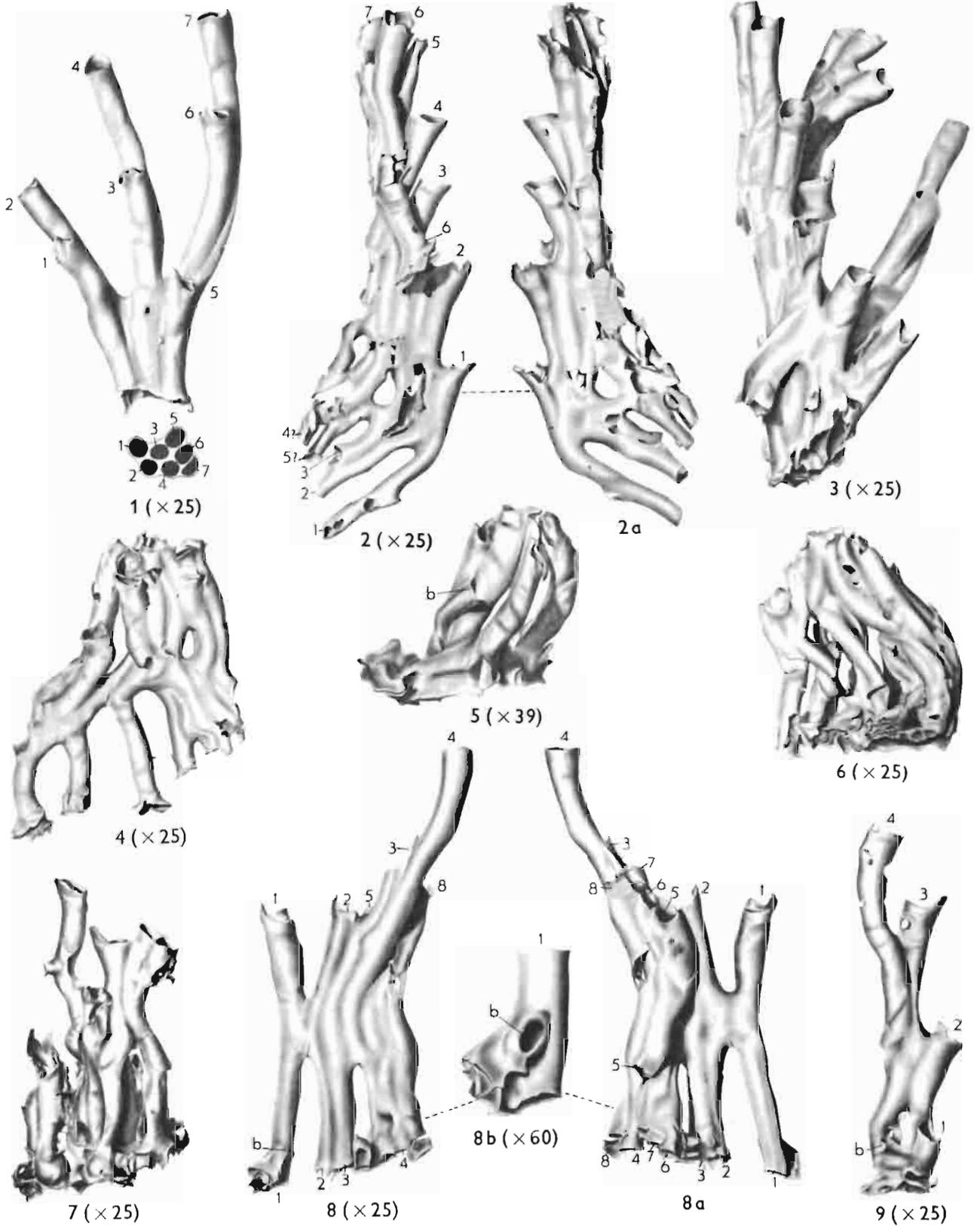
Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

PLANCHE XVI

	Page
DENDROTUBUS WIMANI n. sp. .... (voir aussi pls. XV et XVII)	154
Fig. 1. Faisceau de sept autothèques de longueur variable, se rassemblant en trois rameaux de disposition exceptionnellement régulière. (No. 127), $\times 25$ .	
Fig. 2 et 2a. Faisceau d'autothèques qui tendent à se disposer dans un plan; vu par deux faces. (No. 129), $\times 25$ .	
Fig. 3. Faisceau d'autothèques irrégulièrement disposées. (No. 124), $\times 25$ .	
Fig. 4. Partie basilaire d'un faisceau d'autothèques. (No. 131), $\times 25$ .	
Fig. 5. Partie basilaire d'un faisceau d'autothèques avec une bithèque. (No. 133), $\times 39$ .	
Fig. 6. Partie basilaire d'un faisceau d'autothèques. (No. 132), $\times 25$ .	
Fig. 7. Faisceau d'autothèques enracinées dans la thécorhize. (No. 134), $\times 25$ .	
Fig. 8, 8a et 8b. Faisceau d'autothèques avec une bithèque. Fig. 8 et 8a vu par deux faces, $\times 25$ , fig. 8b — partie basilaire de l'autothèque 1 avec une bithèque. $\times 60$ . Holotype (No. 123).	
Fig. 9. Faisceau de quatre autothèques avec une bithèque. (No. 128).	





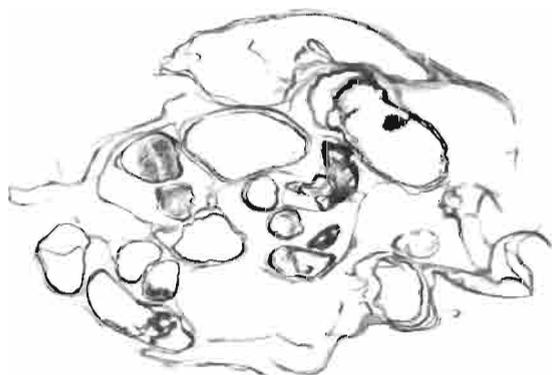
Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

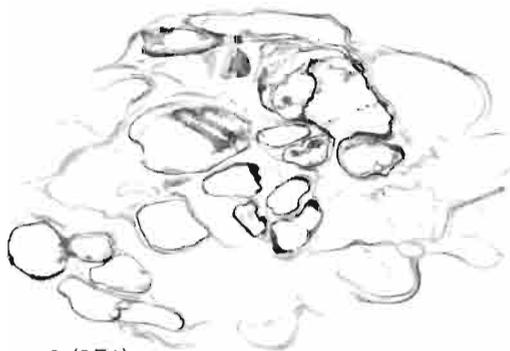
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCIE XVII

	Page
STOLONODENDRUM UNIRAMOSUM n. sp. .... (voir aussi pl. XXXII)	194
Fig. 1—4. Quatre coupes transversales d'un rameau, $\times 70$ .	
DENDROTUBUS WIMANI n. sp. ....	154
(voir aussi pls. XV et XVI)	
Fig. 5—11. Série de coupes transversales d'un fragment de rhabdosome portant deux autothèques, deux bithèques et quelques stolothèques, $\times 90$ .	



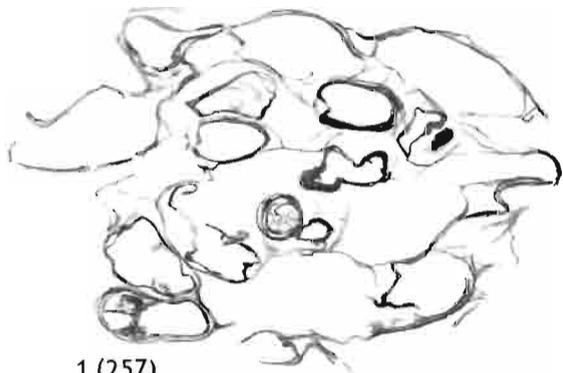
4 (278)



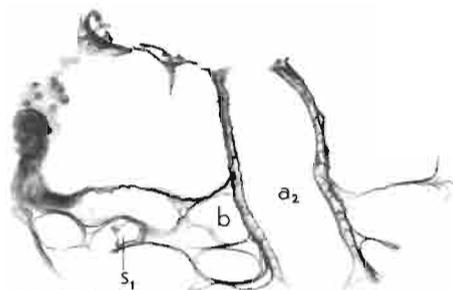
3 (271)



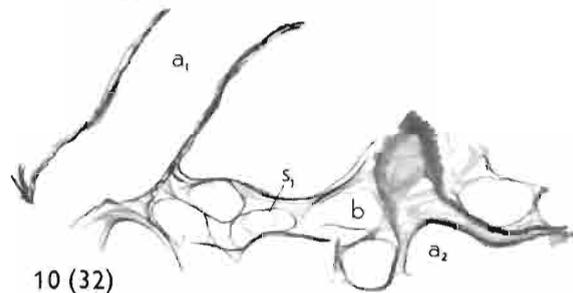
2 (264)



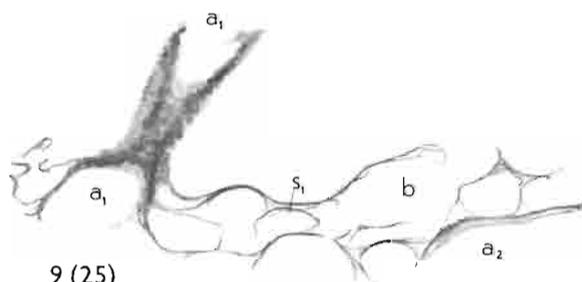
1 (257)



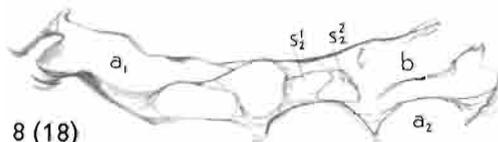
11 (41)



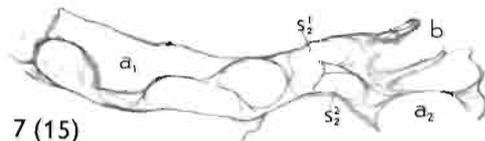
10 (32)



9 (25)



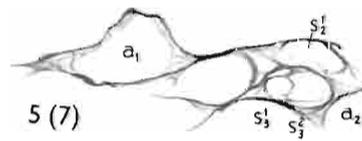
8 (18)



7 (15)



6 (10)



5 (7)

Dessins de l'auteur

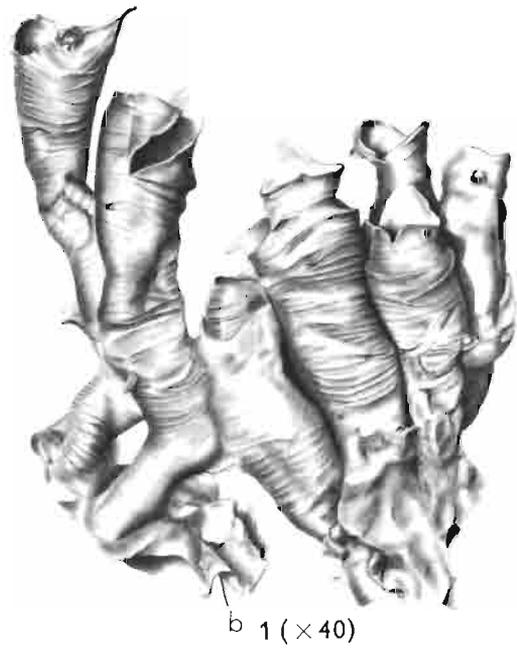
R. KOZLOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

BÖRTZELLS ESSÉLTE STHM.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XVIII

	Page
CALYCOTUBUS INFUNDIBULATUS n. sp. ....	156
Fig. 1. Groupe d'autothèques avec fragment de thécorhize et une bithèque. Holotype. (No. 139), × 40.	
Fig. 2 et 2a. Autothèque isolée vue par la face ventrale et de profil. (No. 141), × 67.	
Fig. 3. Autothèque isolée montrant un «rajeunissement» de l'aperture et conservant un frag- ment de thécorhize avec une bithèque. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 45 A. (No. 142), × 67.	
Fig. 4. Groupe d'autothèques de différent aspect. (No. 140), × 40.	
CALYCOTUBUS ? TORTUOSUS n. sp. ....	158
Fig. 5. Faisceau d'autothèques. Holotype. (No. 147a), × 40.	
Fig. 6. Autothèque isolée. (No. 147b), × 40.	
IDIOTUBUS TYPICALIS n. sp. ... ..	146
(voir aussi pls. IV, XIII et XIV)	
Fig. 7 et 7a. Autothèque isolée montrant un «rajeunissement», vue du côté apertural et de pro- fil. x — x, aperture primitive. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 40 B. (No. 101), × 40.	
IDIOTUBUS sp. ....	144
Fig. 8 et 8a. Fragment d'un rhabdosome comprenant une autothèque et une bithèque, vu en deux positions. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 38 (A <sub>1</sub> , A <sub>2</sub> et A <sub>3</sub> ). (No. 120), × 41.	
ECHANTILLON No. 171 .....	168
Fig. 9. Fragment d'un rhabdosome comprenant deux thèques (x et z). Même échantillon figuré dans le texte, fig. 52 (A <sub>1</sub> et A <sub>2</sub> ). (No. 171), × 40.	
ECHANTILLON No. 172 .....	169
Fig. 10. Fragment d'un rhabdosome comprenant deux thèques (x et z). Même échantillon figuré dans le texte, fig. 53. (No. 172), × 85.	



b 1 (×40)



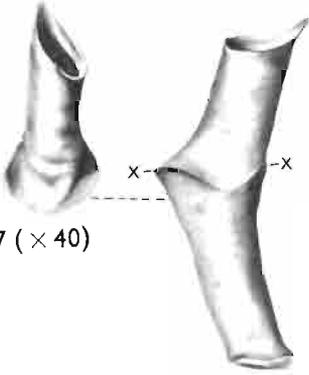
2 (×67)



2a



3 (×67)



7 (×40)

7a



6 (×40)



4 (×40)



5 (×40)



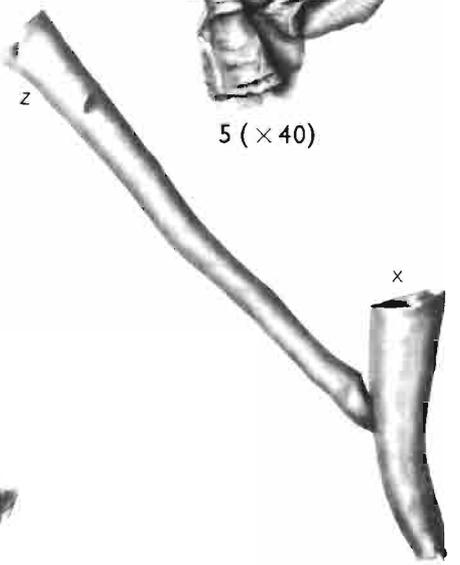
9 (×40)



8 (×44)



8a



10 (×85)

Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

HORTZELL'S ESSELTE. STILM

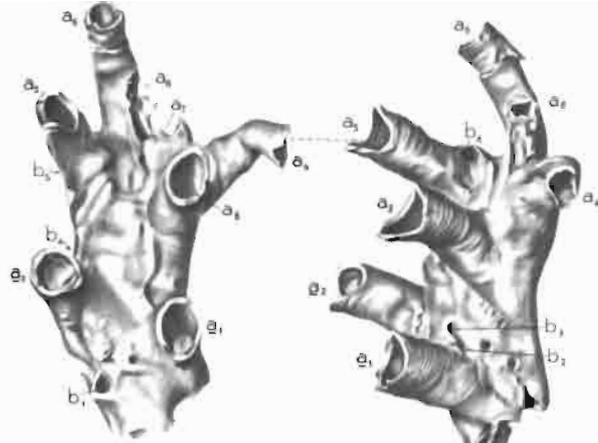
PLANCHE XIX

	Page
TUBIDENDRUM BULMANI n. sp. .... (voir aussi pls. III, IV et XX—XXIII)	160
Fig. 1. Terminaison d'un rameau montrant quatre autothèques, une bithèque et une microthèque ( <i>m</i> ), vue de profil. (No. 156), × 25.	
Fig. 2 et 2a. Terminaison d'un rameau montrant huit autothèques et six bithèques, vue en deux positions. Deux autothèques ocluses. Numération des thèques arbitraire. (No. 155), × 25.	
Fig. 3. Terminaison d'un rameau montrant sept autothèques et sept bithèques. (No. 151), × 25.	
Fig. 4. Thèques terminales d'un rameau comprenant deux autothèques, une bithèque et une microthèque. Même échantillon figuré dans le texte, fig. 51 II. (No. 152), × 25.	
Fig. 5. Fragment d'un rhabdosome montrant une maille de réseau. (No. 159), × 25.	
Fig. 6. Fragment d'un rameau particulièrement épais. (No. 153), × 25.	
Fig. 7 et 7a. Fragment d'un rameau pourvu de deux quilles ( <i>q</i> <sub>1</sub> et <i>q</i> <sub>2</sub> ) sur deux faces opposées, vu de deux côtés. Bithèque <i>b</i> <sub>x</sub> jouant le rôle de dissépinement. Numération des thèques arbitraire. (No. 163), × 25.	

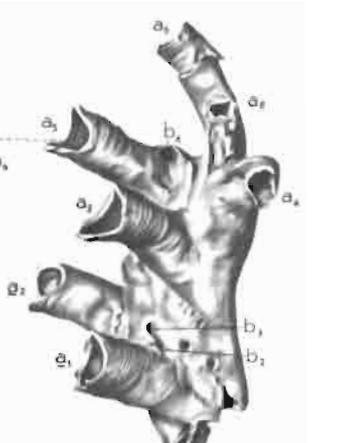




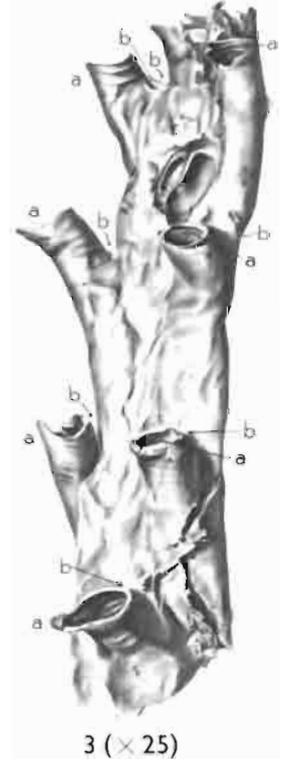
1 (× 25)



2 (× 25)



2a



3 (× 25)

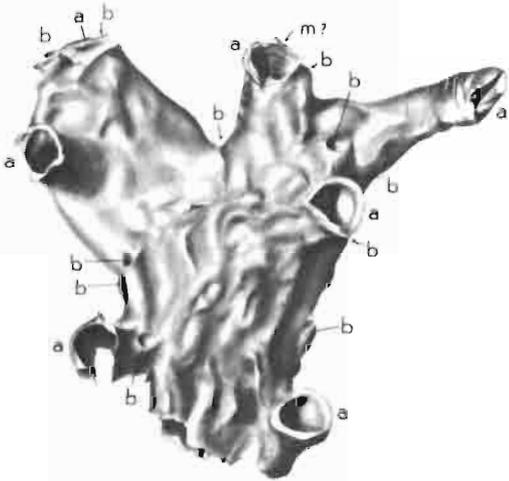


5 (× 25)

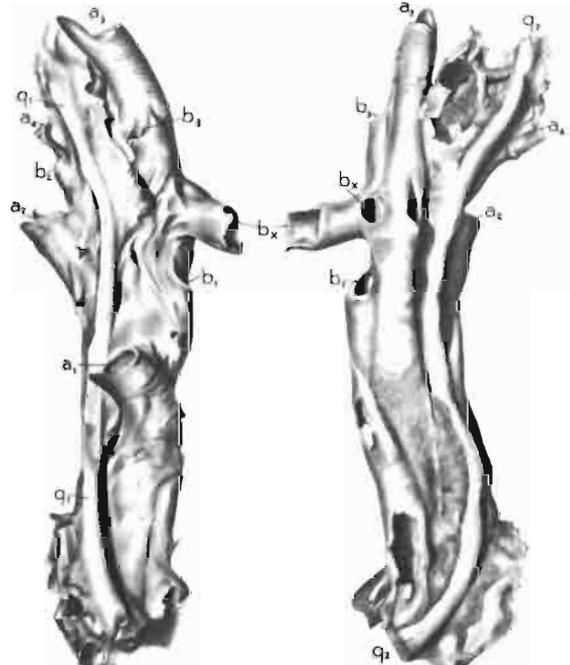


4 (× 25)

4a



6 (× 25)



7 (× 25)

7a

Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

PLANCHE XX

	Page
TUBIDENDRUM BULMANI n. sp. .... (voir aussi pls. III, IV, XIX et XXI—XXIII)	160
Fig. 1. Fragment d'un rameau à autothèques cassées. (No. 165), $\times 17$ .	
Fig. 2. Fragment d'un rameau à autothèques cassées. (No. 166), $\times 17$ .	
Fig. 3 et 3a. Terminaison d'un rameau à parties hélicoïdales des autothèques marquées à travers les minces parois. Numération des thèques arbitraire. Vue en deux positions. (No. 157), $\times 25$ .	
Fig. 4. Fragment comprenant deux autothèques à parties isolées particulièrement raccourcies (dont une occluse) et deux bithèques, <i>lo</i> — lame d'occlusion. (No. 164), $\times 42$ .	
Fig. 5 et 5a. Fragment d'un rameau portant deux quilles ( $q_1$ et $q_2$ ) sur les faces opposées, vu en deux positions. Les parois de deux autothèques furent enlevées pour faire voir leurs parties hélicoïdales. Numération des thèques arbitraire. (No. 162), $\times 35$ .	
Fig. 6 et 6a. Fragment d'un rameau à quatre autothèques et trois bithèques, vu en deux positions. Bithèque <i>br</i> jouant le rôle de dissépinent. Numération des thèques arbitraire. $\times 25$ .	

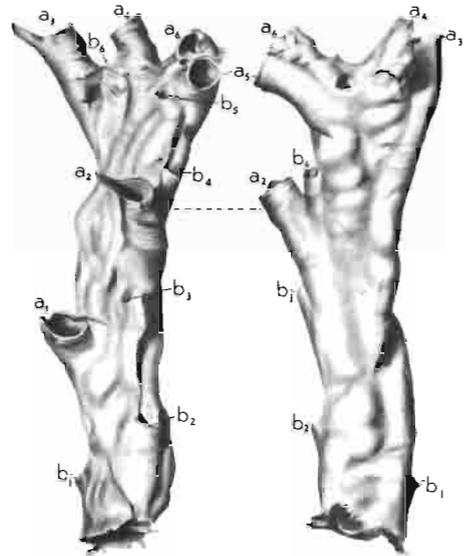




1 (×17)

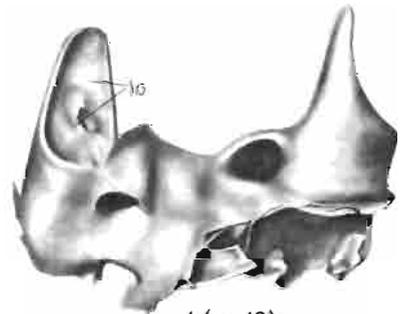


2 (×17)

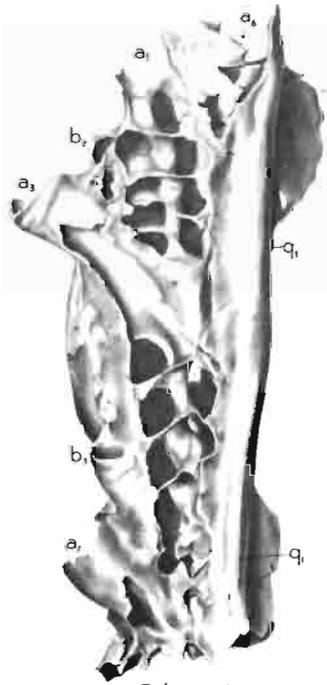


3 (×25)

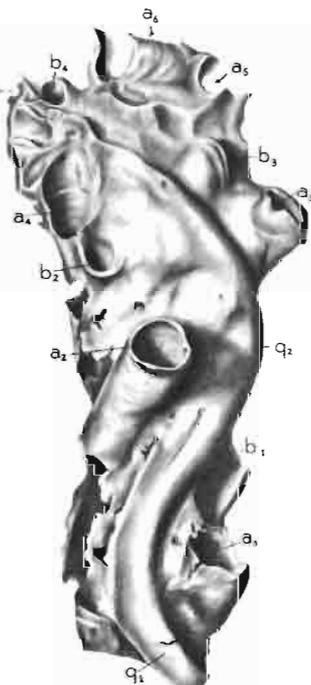
3a



4 (×42)



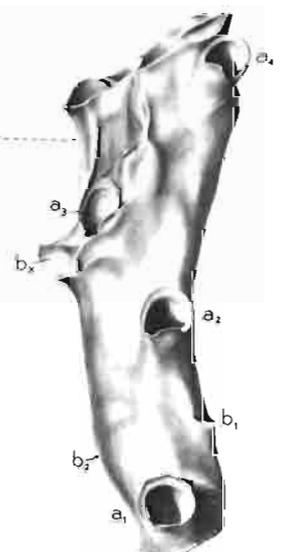
5 (×35)



5a



6 (×25)



6a

Dessins de l'auteur

R. KOZLOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

ROITZELLS ESSELTE. BTHLM.

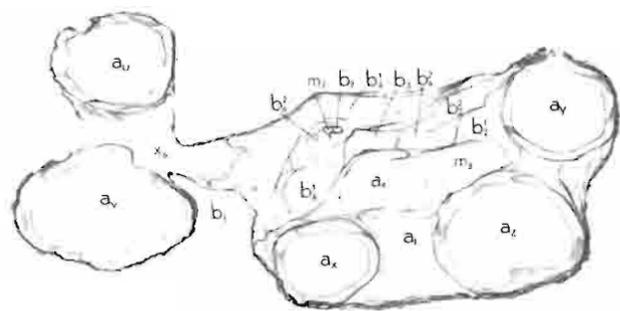
PLANCHE XXI

TUBIDENDRUM BULMANI n. sp. ....	Page 160
(voir aussi pls. III, IV, XX, XXII et XXIII)	

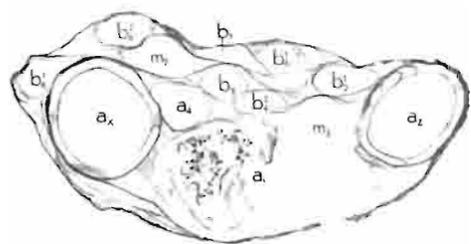
Fig. 1. Terminaison d'un rameau. Holotype,  $\times 25$ .

Fig. 2—31. Série de coupes transversales de l'échantillon de la figure précédente exécutées à partir de sa base aux intervalles de 6  $\mu$ . Les thèques portant des numéros sont les seules qui ont pu être suivies des leur origine.  $m_3$  et  $m_7$  — microthèques.  $x_6$  — thèque de caractère indéterminé. Les figures 2—5 correspondent seulement au secteur supérieur gauche des autres coupes.  $\times 60$ .

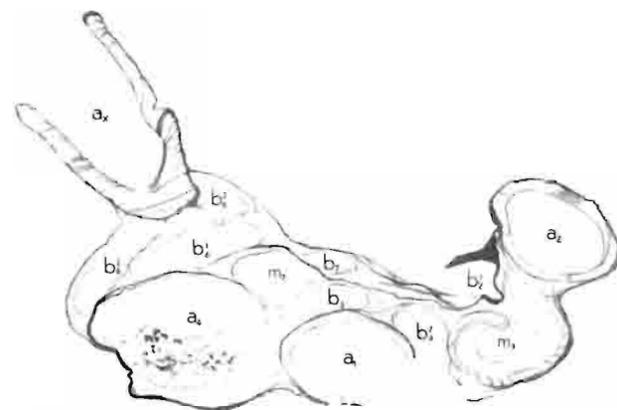




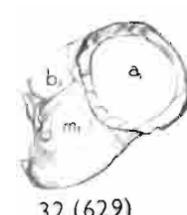
18 (341)



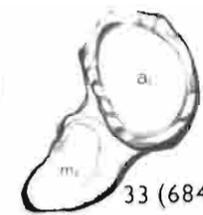
22 (452)



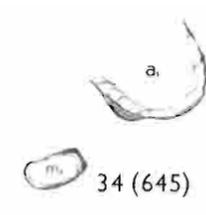
26 (523)



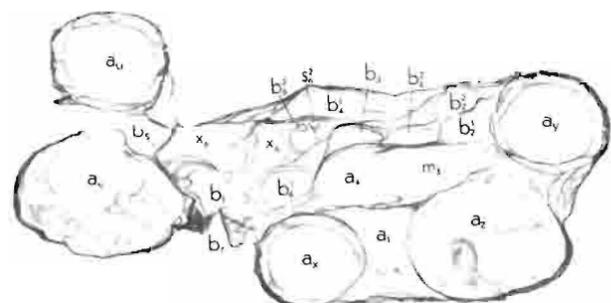
32 (629)



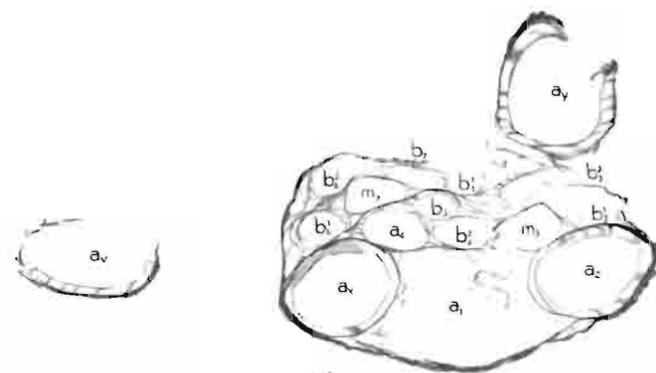
33 (684)



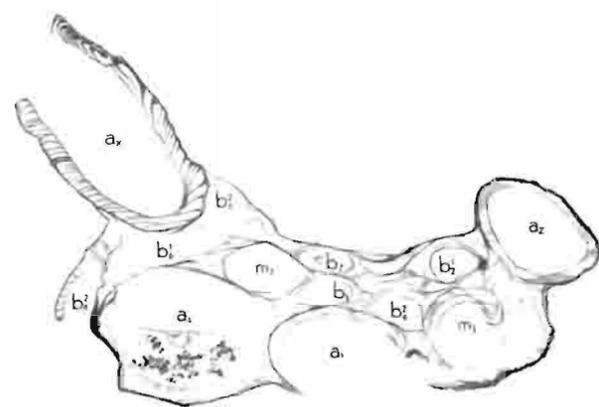
34 (645)



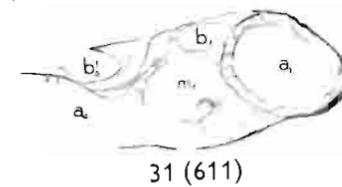
17 (331)



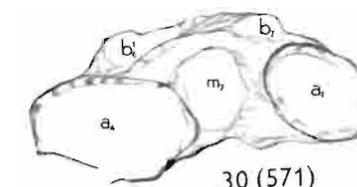
21 (409)



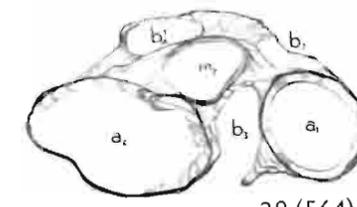
25 (516)



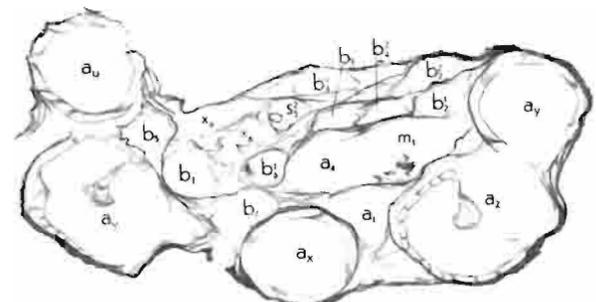
31 (611)



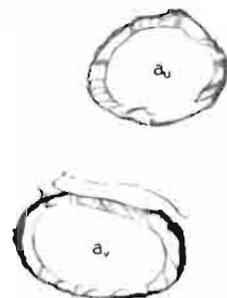
30 (571)



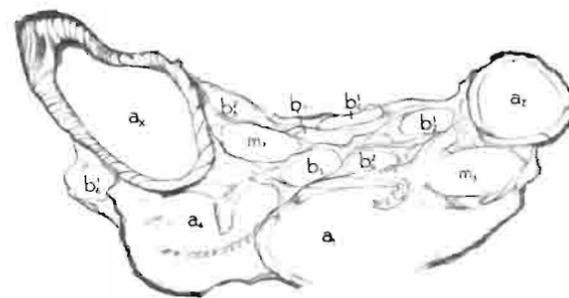
29 (564)



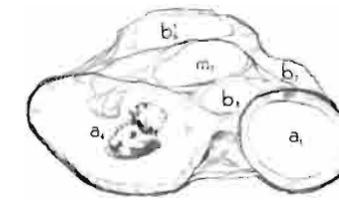
16 (321)



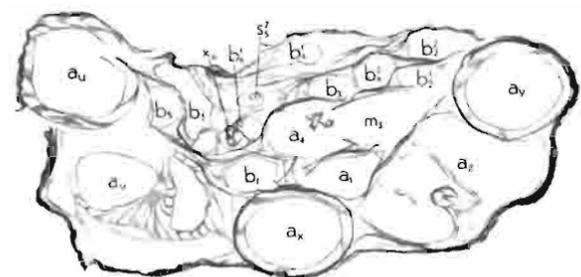
20 (376)



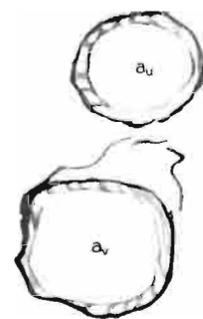
24 (495)



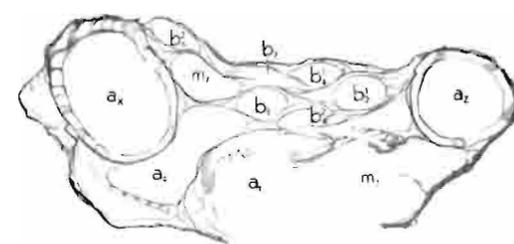
28 (552)



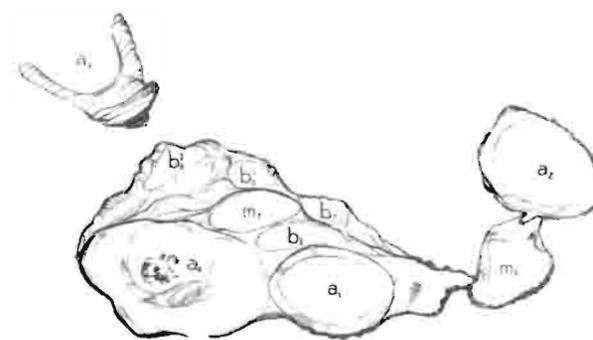
15 (300)



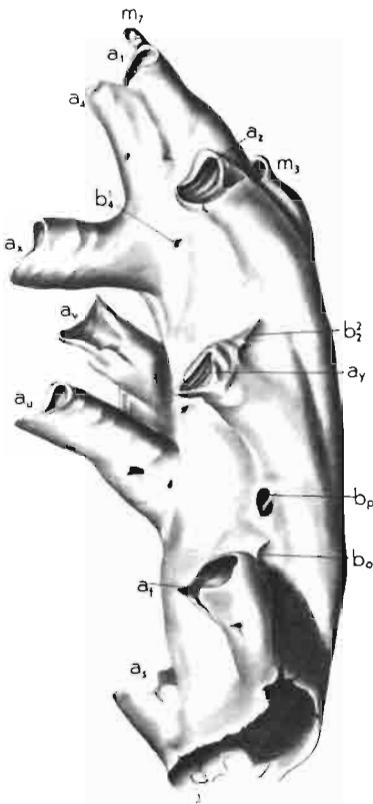
19 (360)



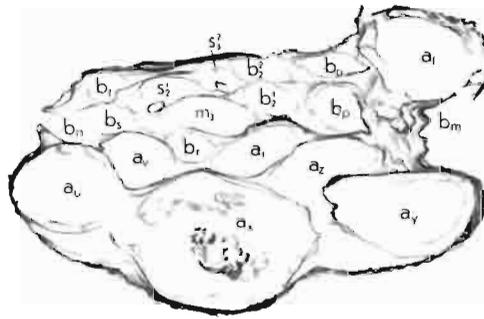
23 (476)



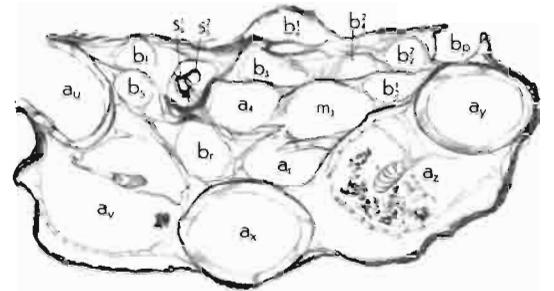
27 (534)



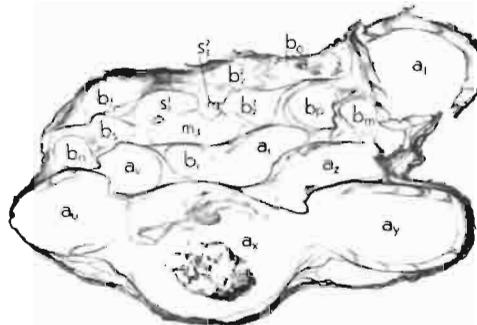
1 (x 25)



10 (262)



14 (279)

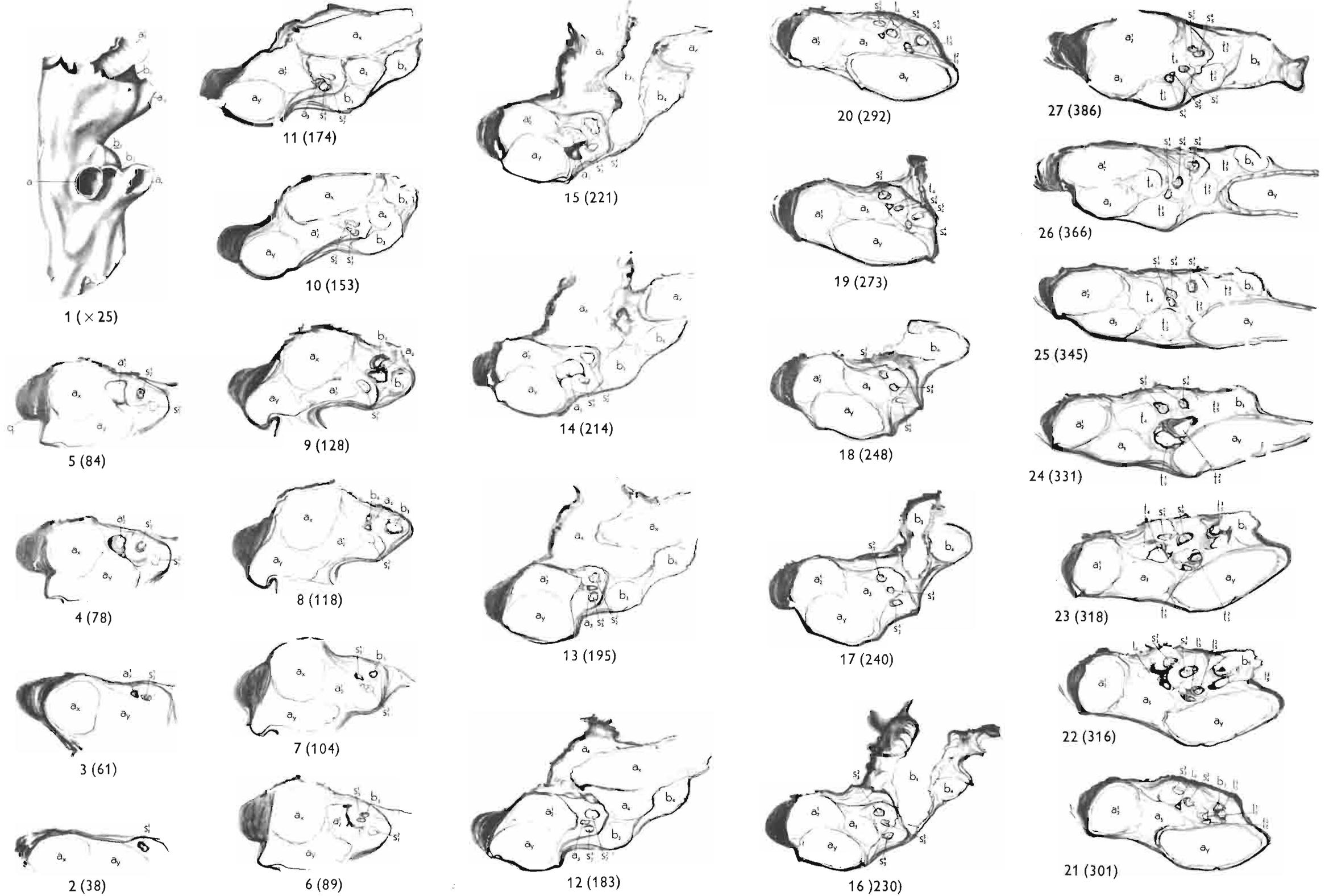


R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXII

	Page
TUBIDENDRUM BULMANI n. sp. ....	160
(voir aussi pls. III, IV, XX, XXI et XXIII)	
Fig. 1. Fragment d'un rameau pourvu d'une quille à la face antiaperturifère. $\times 25$ .	
Fig. 2—27. Série de coupes transversales de l'échantillon de la figure précédente exécutées à partir de sa base, aux intervalles de 6 $\mu$ . <i>q</i> — quille, <i>t</i> — thèque de caractère indéterminé. $\times 60$ .	





Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

BORTZELLS-ESSELTE-STILM.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

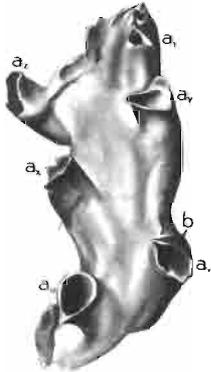
PLANCHE XXIII

	Page
TUBIDENDRUM BULMANI n. sp. ....	160
(voir aussi pls. III, IV, XX, XXI et XXII)	

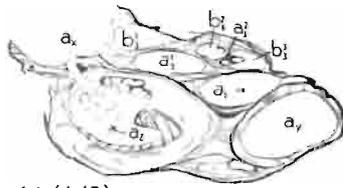
Fig. 1. Fragment d'un rameau,  $\times 25$ .

Fig. 2--18. Série de coupes transversales de l'échantillon de la figure précédente, exécutées à partir de sa base, aux intervalles de  $6\mu$ . Autothèques  $a_y$ ,  $a_z$  et  $a_1$  portant des vestiges d'embryons groupés en paquets serrés dans les parties hélicoïdales des thèques.  $\times 60$ .

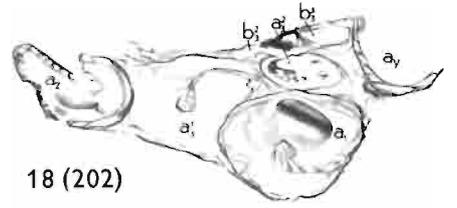




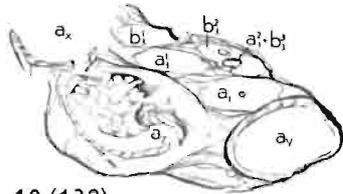
1 (x 25)



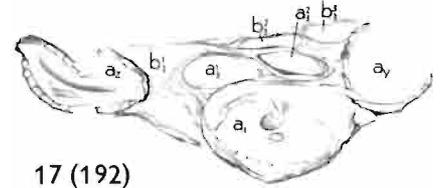
11 (142)



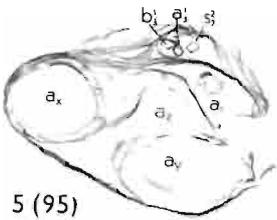
18 (202)



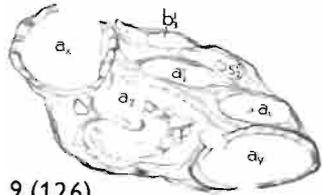
10 (139)



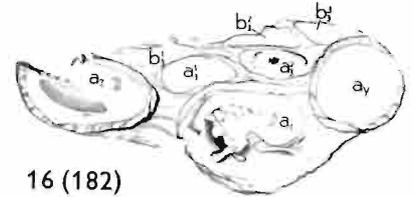
17 (192)



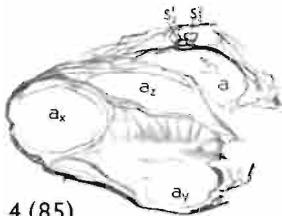
5 (95)



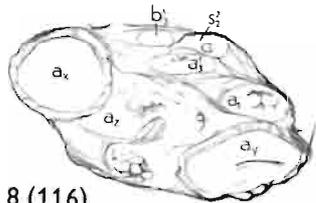
9 (126)



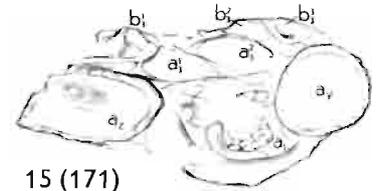
16 (182)



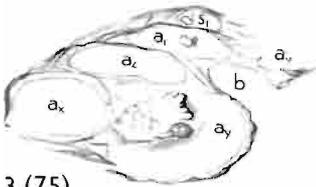
4 (85)



8 (116)



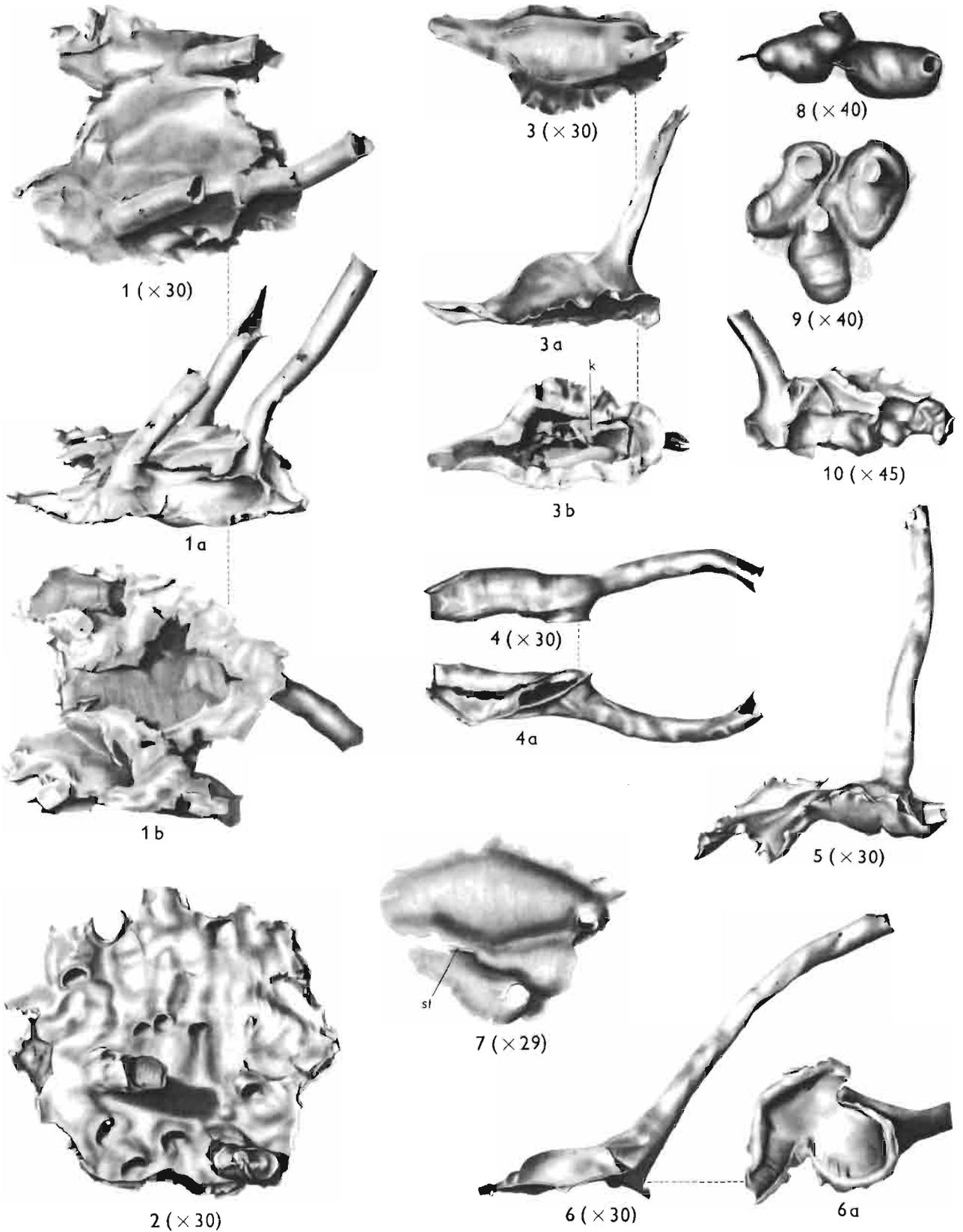
15 (171)



R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXIV

	Page
BITHECOCAMARA GLADIATOR n. sp. .... (voir aussi pls. XXV et XXVI)	176
Fig. 1. 1a et 1b. Fragment d'un rhabdosome comprenant trois autothèques, vu d'en haut, de profil et par la face de fixation. Les fonds des camaras sont en grande partie détériorés. Holotype (No. 173), $\times 30$ .	
Fig. 2. Fragment d'un rhabdosome à deux autothèques et plusieurs bithèques, vu d'en haut. (No. 179), $\times 30$ .	
Fig. 3. 3a et 3b. Autothèque isolée, dégagée du tissu extrathécal, vue d'en haut, de profil et par la face de fixation. Le fond de la camara est détruit et dans sa cavité se voit (fig. 3b) la membrane d'un kyste interne. (No. 174), $\times 30$ .	
Fig. 4 et 4a. Autothèque isolée, dégagée du tissu extrathécal, à collum exceptionnellement infléchi et à surface de fixation tordue, vue en deux positions. (No. 177), $\times 30$ .	
Fig. 5. Autothèque isolée, dégagée du tissu extrathécal, à camara grande et très aplatie. (No. 175), $\times 30$ .	
Fig. 6 et 6a. Autothèque isolée dégagée du tissu extrathécal, à camara très courte et contournée et à collum particulièrement long, vue de profil et par la face inférieure. (No. 176), $\times 30$ .	
Fig. 7. Trois autothèques dégagées du tissu extrathécal, dont une conservant un fragment de stolon (st), $\times 29$ . Le même échantillon est représenté dans le texte, fig. 51 F.	
CYSTICAMARA ? EMBRYONIFORMIS n. sp. ....	186
Fig. 8. Deux autothèques à camaras pourvues de stolons. (No. 200), $\times 40$ .	
Fig. 9. Trois autothèques réunies par du tissu extrathécal, à collums occlus. Holotype. (No. 199), $\times 40$ .	
BITHECOCAMARA ? TUBICELLATA n. sp. ....	181
Fig. 10. Autothèque partiellement recouverte par du tissu extrathécal. Holotype. (No. 190), $\times 45$ . Même échantillon figuré dans le texte, fig. 56.	



Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

BÖRTZELLS. ESSELTE. STHLM.

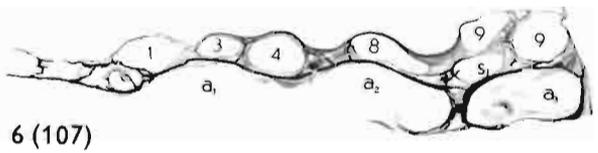
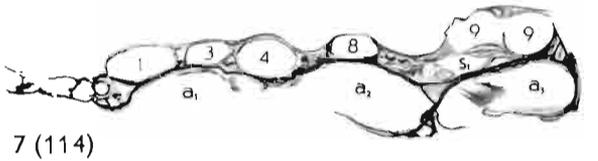
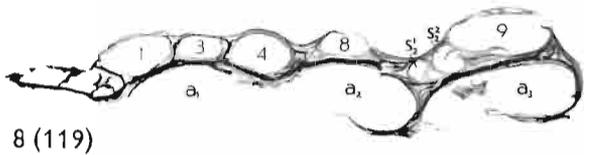
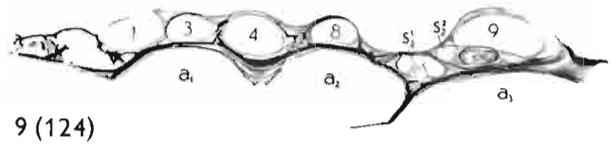
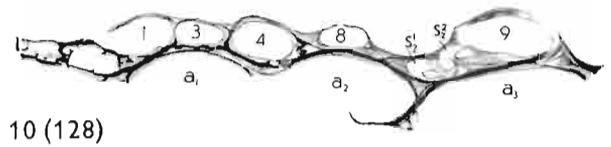
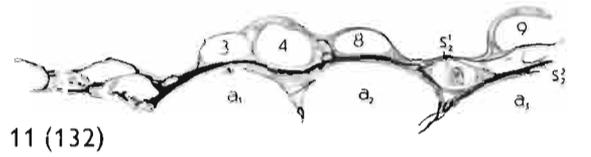
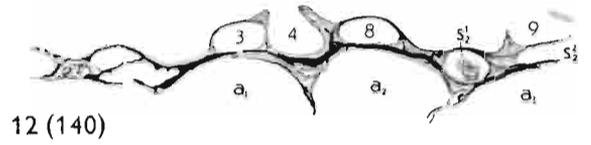
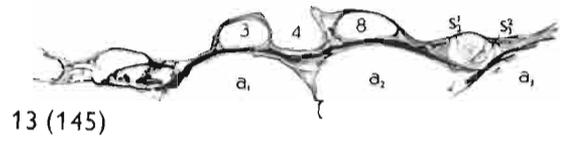
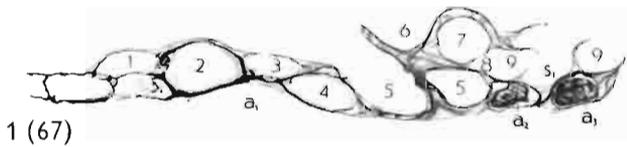
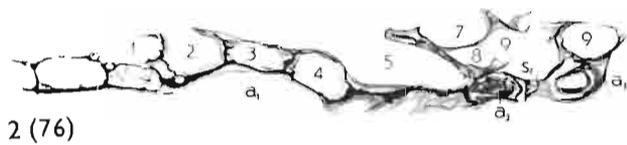
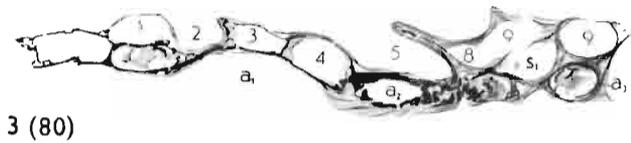
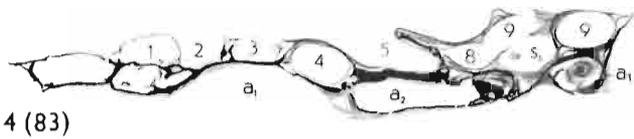
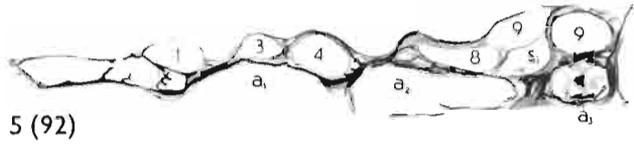
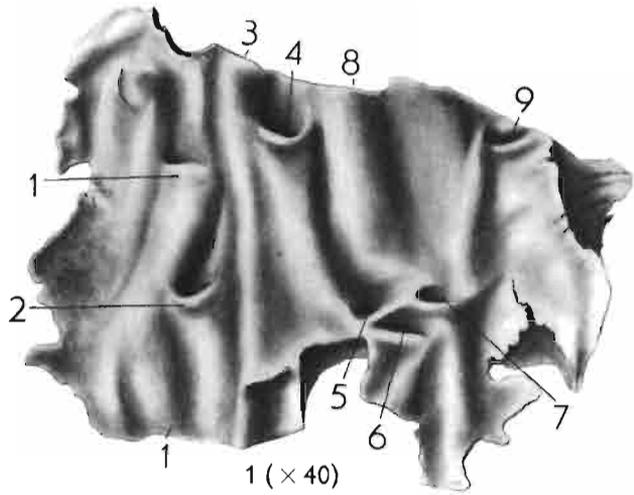
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXV

	Page
BITHECOCAMARA GLADIATOR n. sp. ....	176
(voir aussi pl. XXIV et XXVI)	

Fig. 1. Fragment d'un rhabdosome à neuf ouvertures bithécales, vu d'en haut.  $\times 40$ .

Fig. 1a—13. Série de coupes transversales de l'échantillon de la figure précédente exécutées à partir de son bord inférieur, aux intervalles de  $5\mu(?)$ .  $\times 65$ .



Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCIE XXVI

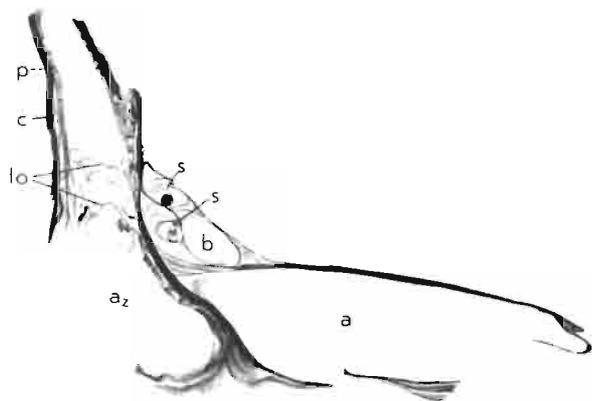
	Page
CYSTICAMARA ACCOLLIS n. sp. .... (voir aussi pls. III, XXVIII et XXIX)	183
Fig. 1 et 1a. Deux coupes longitudinales d'une autothèque occluse passant par l'aperture. Dans la cavité de la camara se voit du tissu chitineux granuleux, au milieu duquel sont suspendus des œufs. × 42.	
BITHECOCAMARA GLADIATOR n. sp. .... (voir aussi pls. XXIV et XXV)	176
Fig. 2 et 2a. Fragment d'un rhabdosome à trois autothèques vu d'en haut et par la face inférieure. × 27.	
Fig. 3—7. Série de coupes verticales de l'échantillon de la figure précédente exécutées parallèlement aux flèches de cette figure, × 40.	
Fig. 8. Coupe verticale, d'un fragment de rhabdosome passant par deux autothèques, une bi-thèque et deux stolothèques contenant des stolons. × 77.	
Fig. 8a. Une partie de la coupe précédente × 152, montrant les détails de la structure. <i>c</i> — cortex, <i>lo</i> — lames occluentes, <i>p</i> — paroi primitive du collum de l'autothèque, <i>te</i> — couche de tissu extrathécal.	



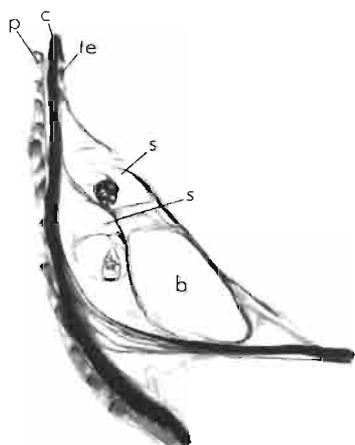
1 (x 42)



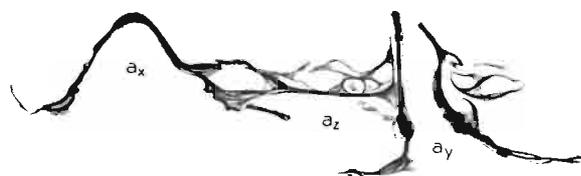
1a



8 (x 77)



8a (x 152)



7 (108)



6 (96)



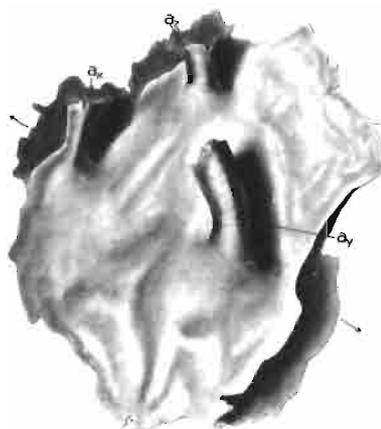
5 (68)



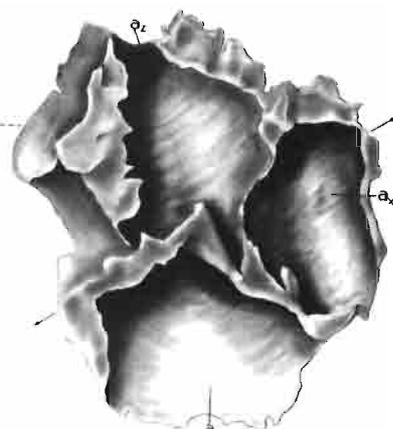
4 (63)



3 (51)



2 (x 27)



2a

Dessins de l'auteur

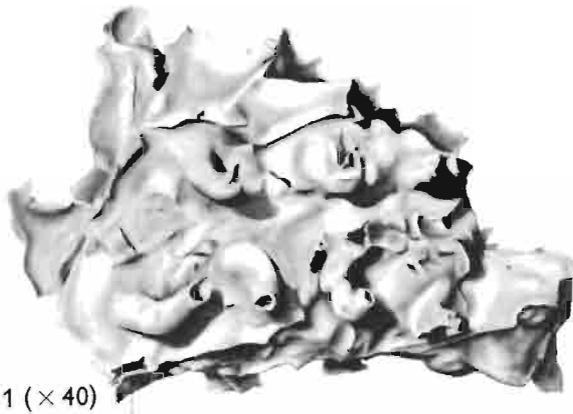
R. KOZLOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

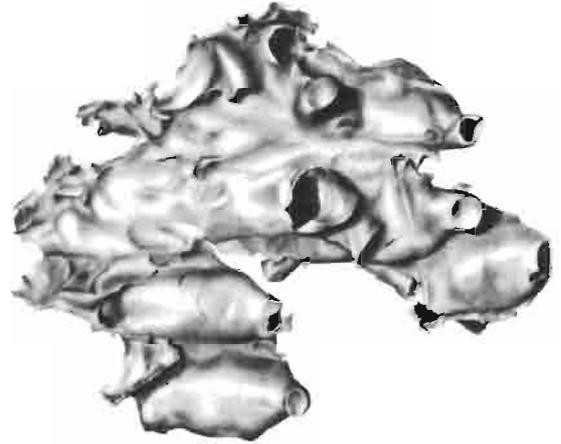
PLANCHE XXVII

	Page
BITHECOCAMARA VERMICOLLIS n. sp. .... (voir aussi pl. III)	178
Fig. 1, 1a et 1b. Fragment d'un rhabdosome à plusieurs autothèques et bithèques bien conservées, vu d'en haut, de profil et par la face de fixation. Holotype. (No. 181), $\times 40$ .	
Fig. 2 et 2a. Fragment d'un rhabdosome à plusieurs autothèques dont trois ocluses, vu d'en haut et de profil. (No. 184), $\times 40$ .	
Fig. 3. Fragment d'un rhabdosome à quatre autothèques, vu de profil. (No. 185), $\times 10$ .	
BITHECOCAMARA ? MISERA n. sp. ....	181
Fig. 1. Fragment d'un rhabdosome à plusieurs autothèques, mais sans ouvertures bithécales, vu d'en haut. Holotype. (No. 191), $\times 34$ .	
BITHECOCAMARA PLATICELLATA n. sp. .... (voir aussi pl. XXVIII)	179
Fig. 5 et 5a. Fragment d'un rhabdosome à deux autothèques, vu d'en haut et de profil. (No. 187), $\times 14$ .	
Fig. 6. Autothèque isolée vue d'en haut et de profil. (No. 188), $\times 11$ .	
CYSTICAMARA ? BICOLLIS n. sp. ....	184
Fig. 7. Autothèque isolée vue d'en haut et de profil. Holotype. (No. 195), $\times 49$ .	

---



1 (× 40)



2 (× 40)



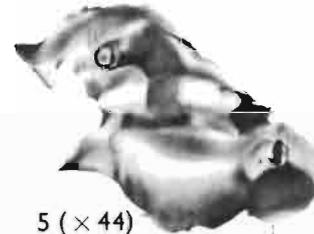
1a



2a



1b



5 (× 44)



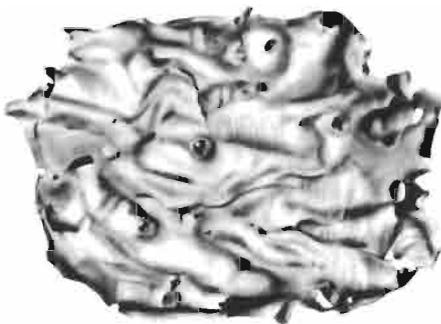
6 (× 44)



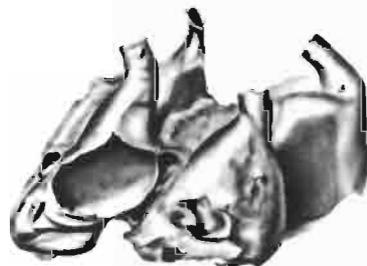
5a



6a



4 (× 34)



3 (× 40)



7 (× 49)



7a

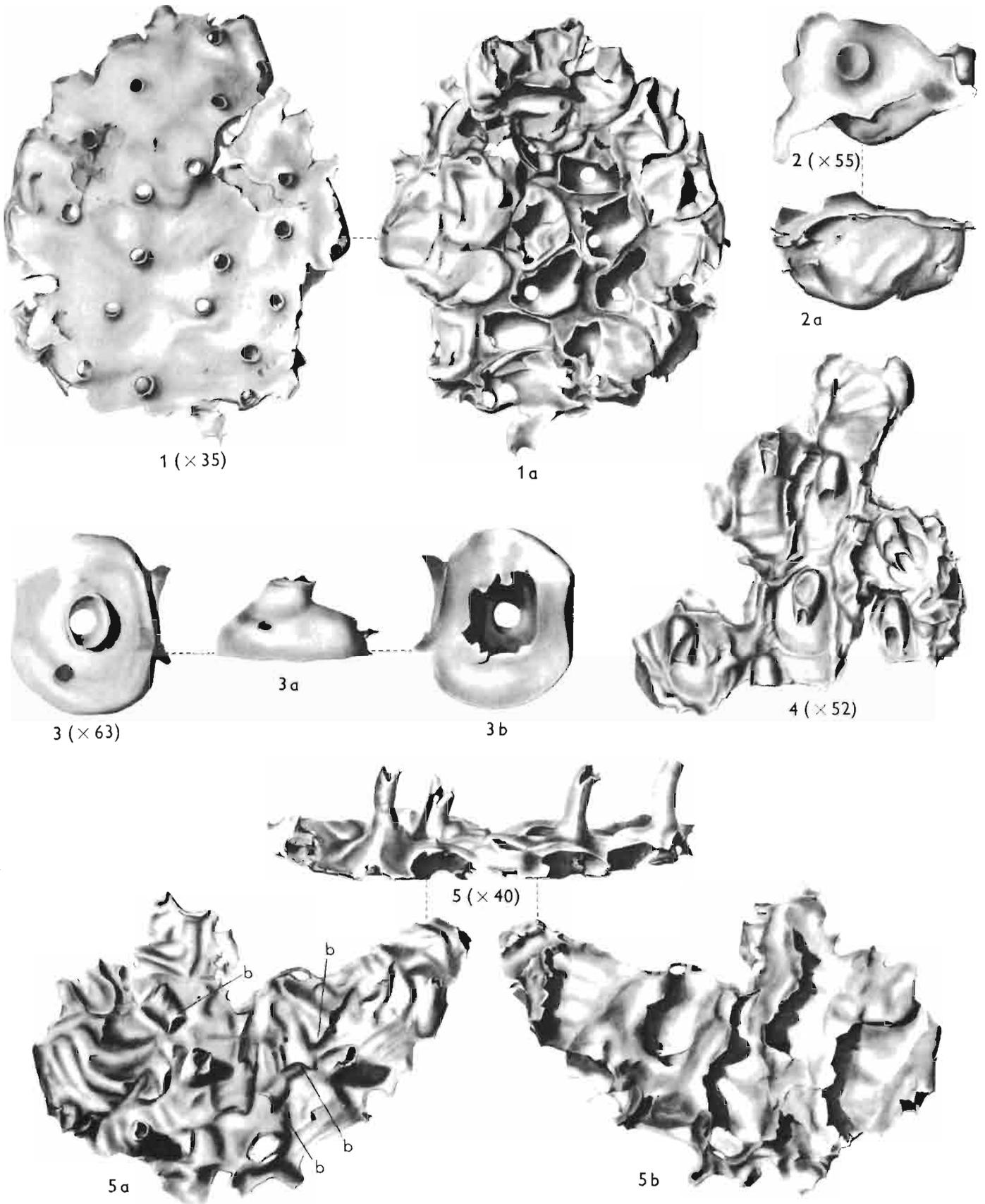
Dessins de l'auteur

R. KOZLOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXVIII

	Page
CYSTICAMARA ACCOLLIS n. sp. .... (voir aussi pls. III, XXVI et XXIX)	183
Fig. 1 et 1a. Grand fragment d'un rhabdosome vu d'en haut et par la face inférieure. Holotype. (No. 193), $\times 35$ .	
Fig. 2 et 2a. Autothèque isolée à aperture ocluse, vue d'en haut et de profil. (No. 194), $\times 55$ .	
ECHANTILLON No. 211 .....	189
Fig. 3, 3a et 3b. Autothèque isolée vue d'en haut, de profil et par la face inférieure. (No. 211), $\times 63$ .	
FLEXICOLLICAMARA BRYOZOAEFORMIS n. sp. ....	182
Fig. 1. Fragment d'un rhabdosome vu d'en haut. Holotype. (No. 192), $\times 52$ .	
BITHECOCAMARA PLATICELLATA n. sp. .... (voir aussi pl. XXVII)	179
Fig. 5, 5a et 5b. Fragment d'un rhabdosome à plusieurs autothèques et bithèques, vu de profil, d'en haut et par la face inférieure. Holotype. (No. 186), $\times 40$ .	



Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC  
DE LA POLOGNE.

HÖRTZELL'S ESSELTE STHM.

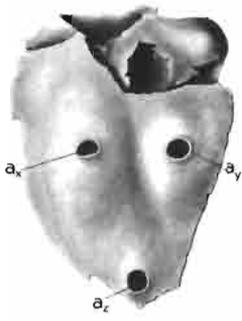
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXIX

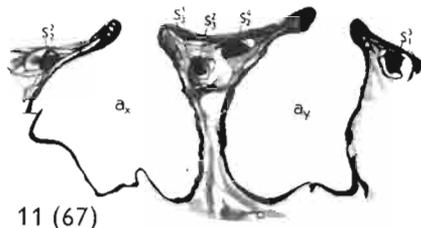
	Page
CYSTICAMARA ACCOLLIS n. sp. ....	183
(voir aussi pls. III, XXVI et XXVIII)	

Fig. 1. Fragment d'un rhabdosome conservant trois autothèques, vu d'en haut,  $\times 40$ .

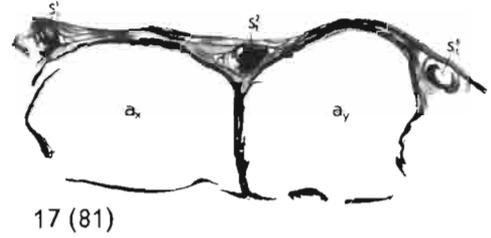
Fig. 2 -17. Série de coupes verticales de l'échantillon de la figure précédente exécutées à partir de son bord inférieur,  $\times 80$ .



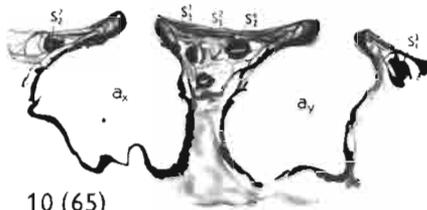
1 (× 40)



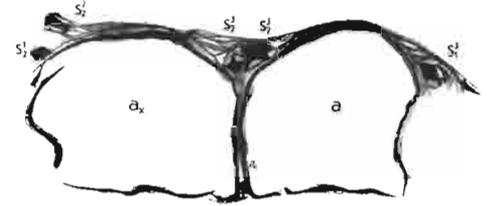
11 (67)



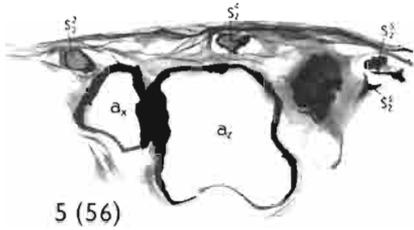
17 (81)



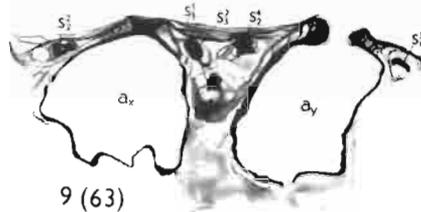
10 (65)



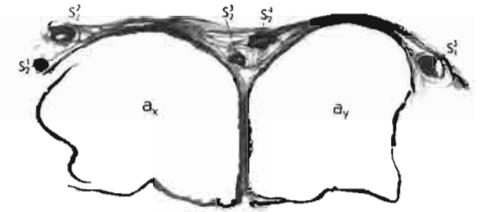
16 (78)



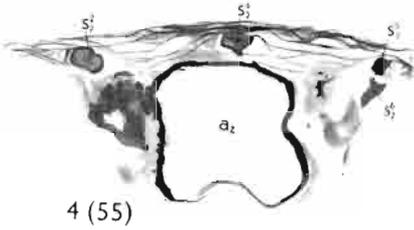
5 (56)



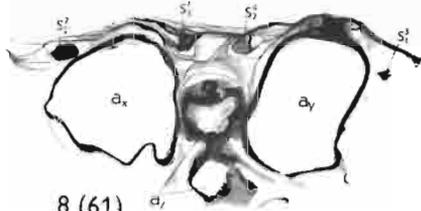
9 (63)



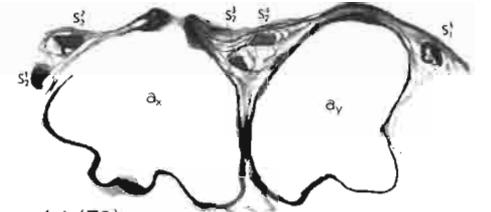
15 (76)



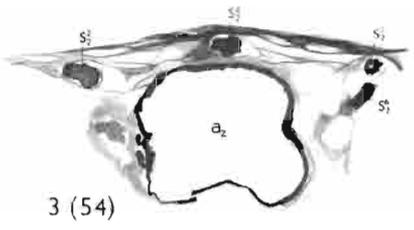
4 (55)



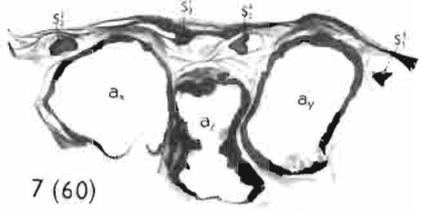
8 (61)



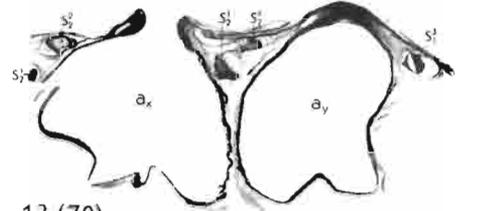
14 (72)



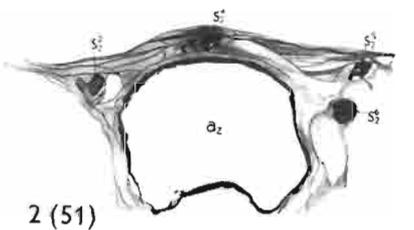
3 (54)



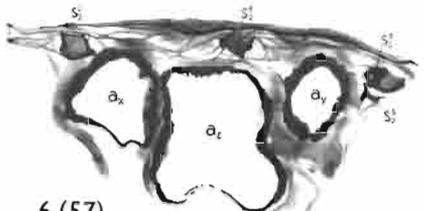
7 (60)



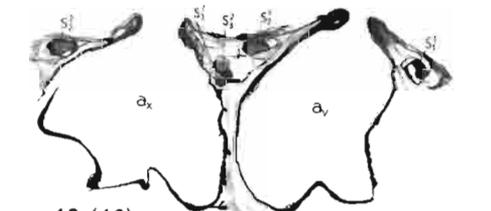
13 (70)



2 (51)



6 (57)



12 (69)

Dessins de l'auteur

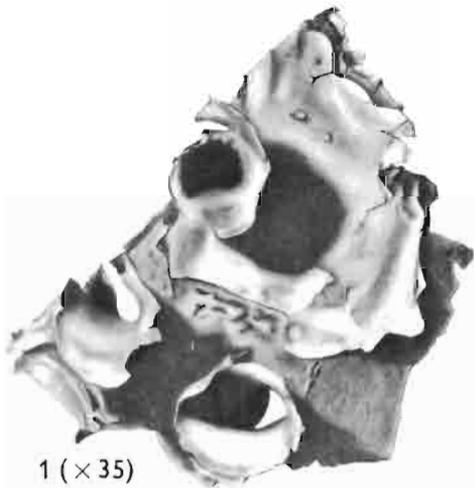
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXX

	Page
TUBICAMARA CORIACEA n. sp. . . . .	188
Fig. 1, 1a et 1b. Fragment d'un rhabdosome à trois autothèques vu d'en haut, de profil et par la face ventrale. Holotype. (No. 207), × 35.	
Fig. 2. Fragment d'un rhabdosome à deux autothèques conservant leur parois inférieures, vu par la face inférieure et de profil. (No. 208), × 35.	
GRAPTOCAMARA HYPERLINGUATA n. sp. . . . .	187
Fig. 3. Fragment d'un rhabdosome à deux autothèques dont une à languette conservée, vu de profil. (No. 203), × 40.	
Fig. 4 et 4a. Fragment d'un rhabdosome conservant une autothèque, vu de profil et d'en haut. (No. 201), × 40.	
Fig. 5. Collum d'une autothèque vu du côté dorsal, en lumière en partie réfléchie et en partie transmise pour montrer le parcours des sutures fusellaires. (No. 205), × 54.	
Fig. 6. Fragment d'un rhabdosome à cinq autothèques dont deux à languettes cassées, vu de profil. Holotype. (No. 202), × 35.	
BITHECOCAMARA ? SINUATICELLATA n. sp. . . . .	180
Fig. 7. Fragment d'un rhabdosome à sept autothèques dont trois fragmentaires, à tissu extrathéal à peu près détruit. Holotype. (No. 189), × 31.	

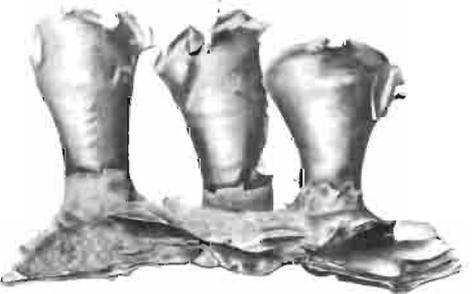




1 ( $\times 35$ )



1a



1b



7 ( $\times 34$ )



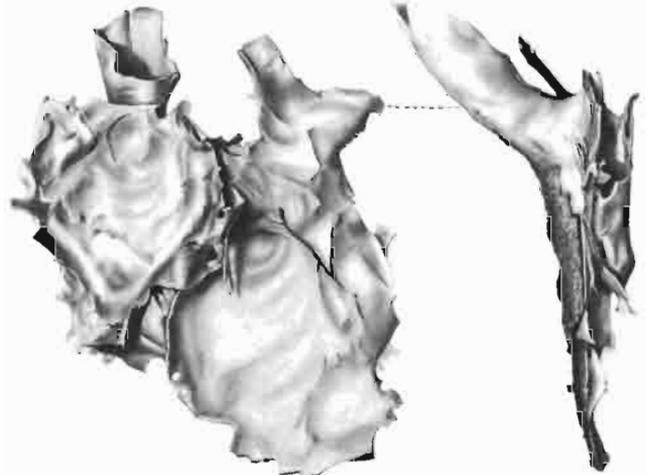
3 ( $\times 40$ )



5 ( $\times 54$ )

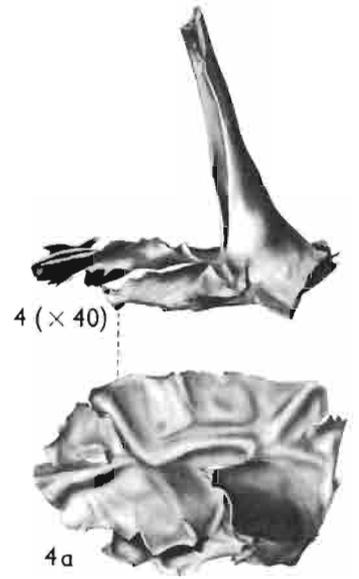


6 ( $\times 35$ )

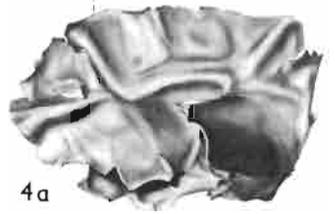


2 ( $\times 35$ )

2b



4 ( $\times 40$ )



4a

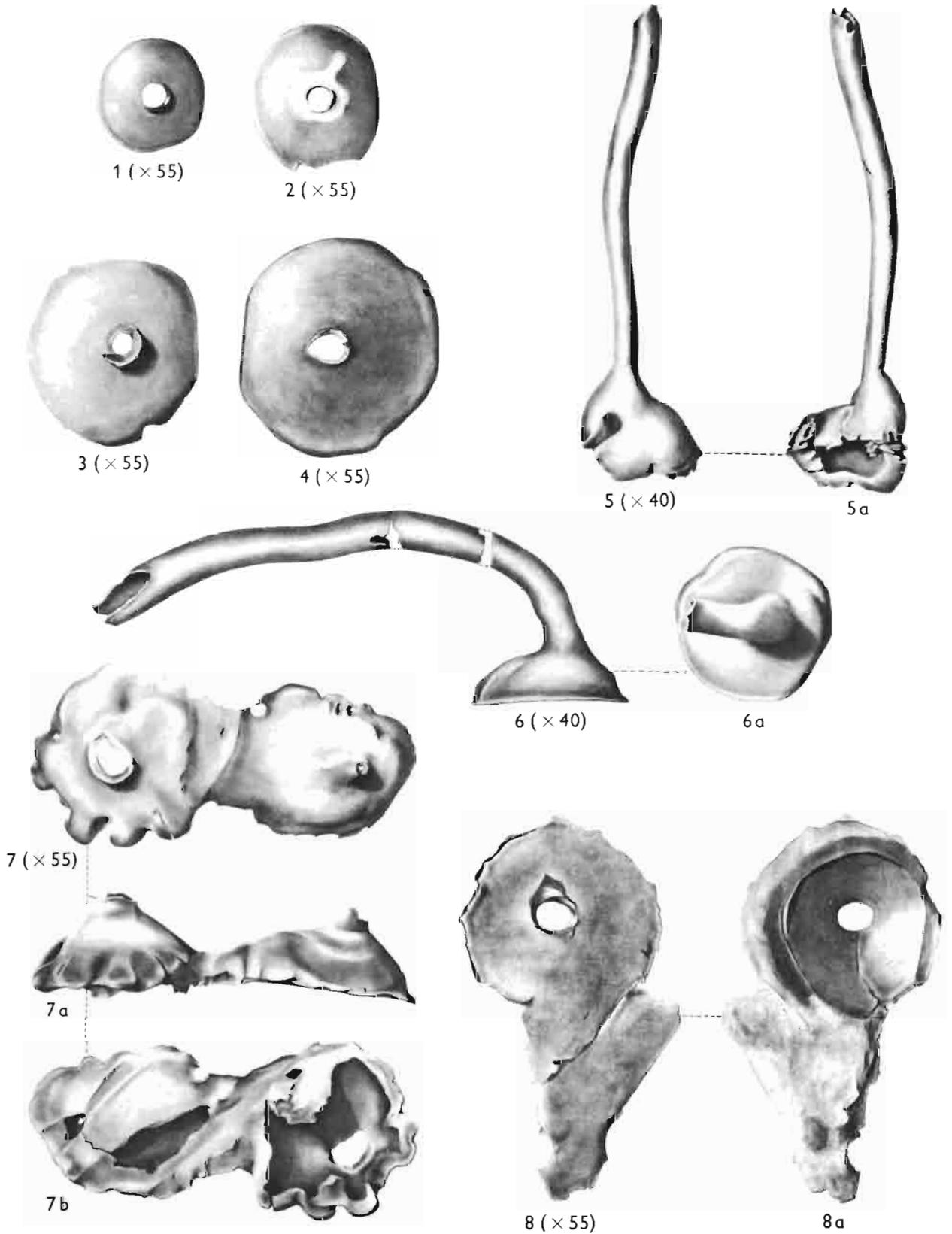
Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXXI

	Page
ECHANTILLONS Nos. 214 (a-d) .....	190
Fig. 1—4. Quatre autothèques isolées de différent diamètre, appartenant probablement à une même espèce, vues d'en haut, [No. 214 (a—d)], × 55.	
ECHANTILLON No. 209 .....	190
Fig. 5 et 5a. Autothèque isolée pourvue d'un collum particulièrement long, vue en deux positions. (No. 209), × 40.	
ECHANTILLON No. 210 .....	191
Fig. 6 et 6a. Autothèque isolée pourvue d'un collum particulièrement long et recourbé, vue de profil et d'en haut. (No. 210), × 40.	
ECHANTILLON No. 212 .....	190
Fig. 7, 7a et 7b. Deux autothèques réunies par du tissu extrathécal, vues d'en haut, de profil et par leurs faces inférieures. (No. 212), × 55.	
ECHANTILLON No. 213 .....	190
Fig. 8 et 8a. Autothèque recouverte d'un tissu extrathécal fentré, vue d'en haut et d'en bas. Cet échantillon pourrait appartenir à la même espèce que ceux des fig. 1—4. (No. 213), × 55.	



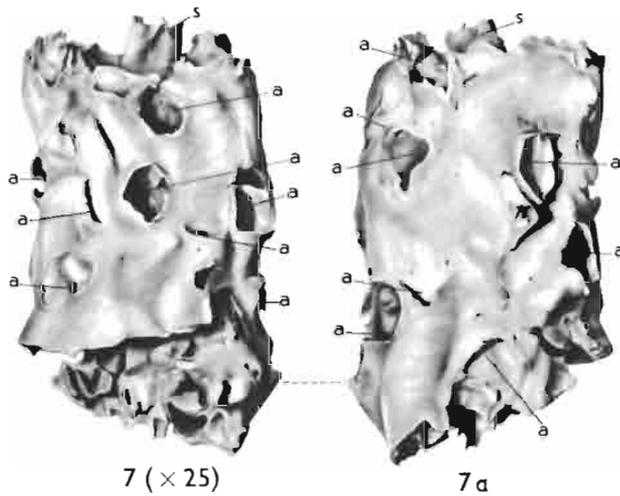
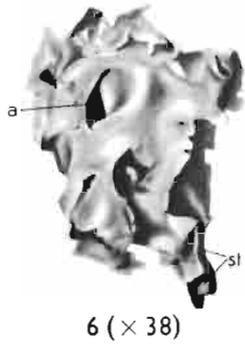
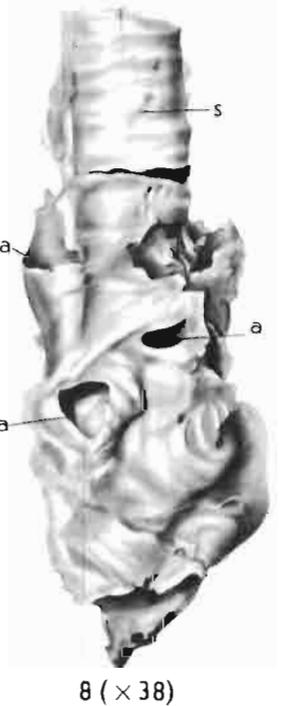
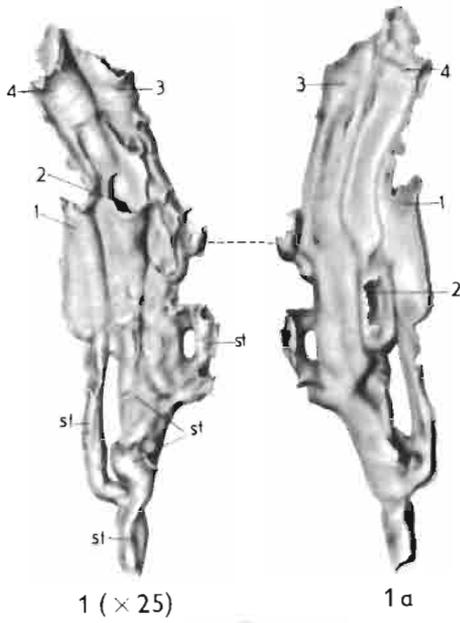
Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXXII

	Page
STOLONODENDRUM PARASISTICUM n. sp. ....	195
Fig. 1 et 1a. Fragment d'un rhabdosome conservant plusieurs stolothèques et quatre autothèques (1—4), vu par la face supérieure et par la face inférieure (surface de fixation). Holotype. (No. 225), $\times 25$ .	
Fig. 2. Fragment d'un rhabdosome encroûtant vu par la surface de fixation. (No. 226), $\times 25$ .	
STOLONODENDRUM sp. ....	191
Fig. 3—5. Trois rhabdosomes conservant seulement leurs stolons enchevêtrés. Nos. 218, 219 et 220), $\times 38$ , 27 et 38.	
STOLONODENDRUM UNIRAMOSUM n. sp. ....	194
(voir aussi pl. XVII)	
Fig. 6. Fragment d'un rhabdosome conservant une aperture autothécale. (No. 216), $\times 38$ .	
Fig. 7 et 7a. Fragment d'un rhabdosome conservant plusieurs apertures des autothèques, vu de deux côtés. Holotype. (No. 215), $\times 25$ .	
Fig. 8. Fragment d'un rhabdosome conservant trois apertures des autothèques et une grosse stolothèque. (No. 217), $\times 38$ .	



Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

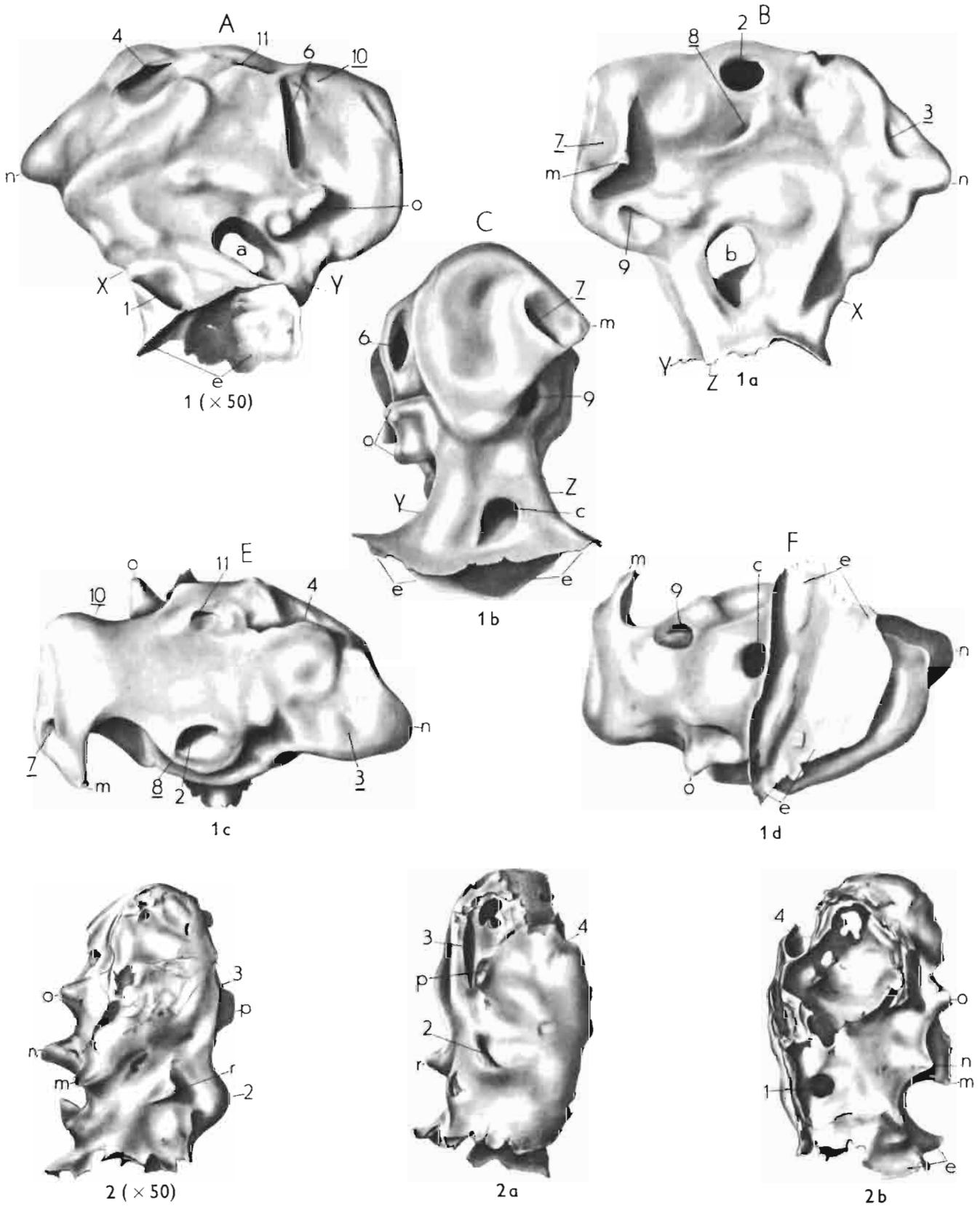
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXXIII

EOCEPHALODISCUS POLONICUS n. sp. ....	Page 195
(voir aussi pl. XXXIV)	

Fig. 1, 1a, 1b, 1c et 1d. Colonie complète vue en cinq positions. 1—11, apertures des loges (les chiffres soulignés correspondent aux loges occluses). *a*, *b* et *c* — orifices des canaux passant à travers la partie basilaire de la colonie, *e* — expansion basale (disque de fixation), *m*, *n* et *o* — apophyses, *X*, *Y* et *Z* — pieds formant la partie basilaire de la colonie. Holotype,  $\times 50$ .

Fig. 2, 2a et 2b. Échantillon incomplet d'une colonie vu en trois positions. 1—3, apertures des loges, *e* — expansion basale, *m*, *n*, *o*, *p* et *r* — apophyses. (No. 227),  $\times 50$ .



Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

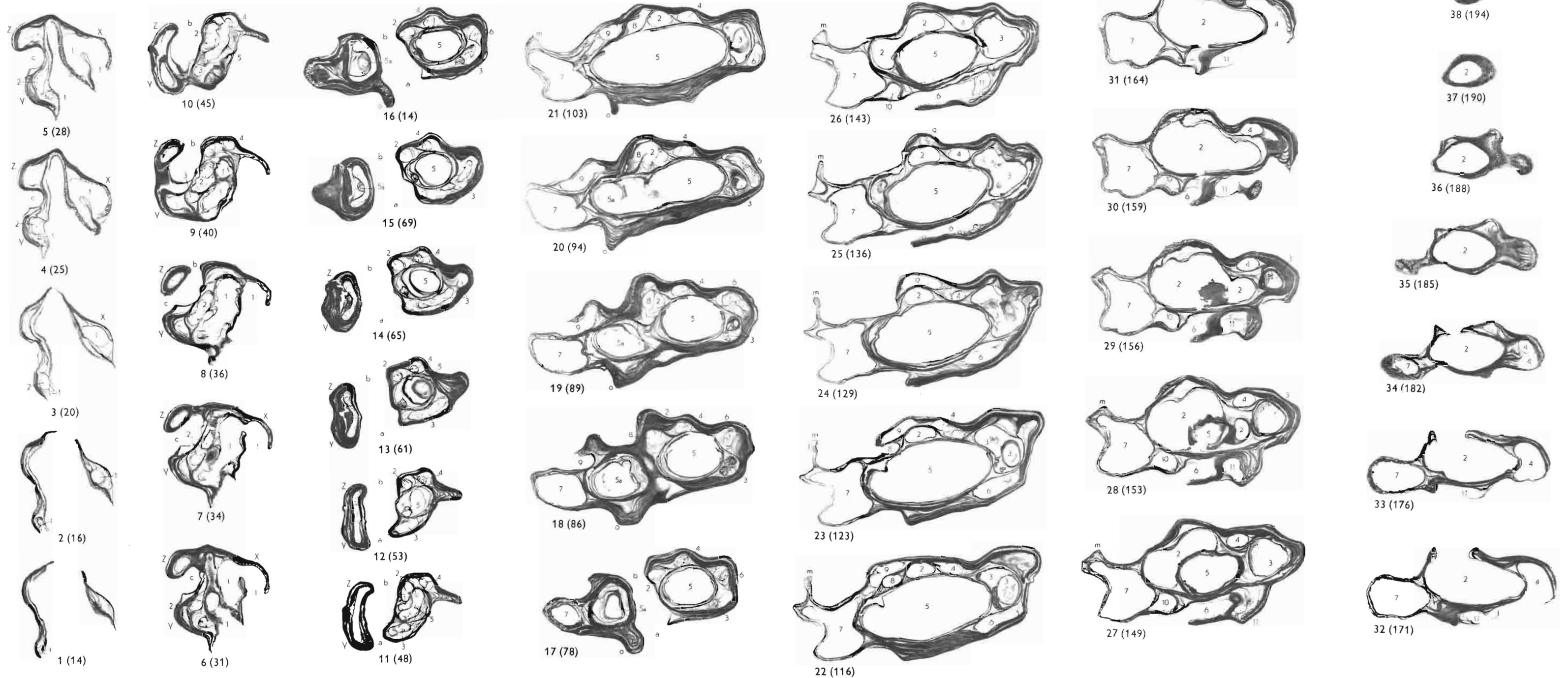
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXXIV

EOCEPHALODISCUS POLONICUS n. sp. . . . .	Page
(voir aussi pl. XXXIII)	195

Fig. 1—38. Série de coupes transversales de l'échantillon de la pl. XXXIII, fig. 1 (holotype), exécutées à partir de sa base aux intervalles de 6  $\mu$ . Même légende qu'à la fig. 1 de la pl. XXXIII.





Dessins de l'auteur

BOHNEZELLE ESSELTE BTHLM.

R. KOZLOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXXV

	Page
GRAPTOVERMIS SPIRALIS n. sp. .... (voir aussi pl. XXXVI)	206
Fig. 1—3. Trois échantillons de différente grandeur et forme, vus par leurs faces inférieures dont les parois sont à peu près détruites. <i>i</i> — partie initiale du tube. [Nos. 229 (a—c)], × 40.	
Fig. 4 et la. Tube enroulé en spirale irrégulière, vu par ses deux faces. A la face interne du tube se voient des stries fusellaires. (No. 230), × 40.	
GRAPTOVERMIS INTESTINALIS n. sp. ....	206
Fig. 5—9. Cinq échantillons de différent calibre et forme, vus par leurs faces supérieures. Nos. 233 (fig. 5), 231 (fig. 6 — holotype), 234 a—b (figs. 7 et 9), 232 (fig. 8). × 40.	
Fig. 10—12. Trois fragments de tubes à côtes transversales particulièrement accentuées. [Nos. 235 (a—c)], × 40.	





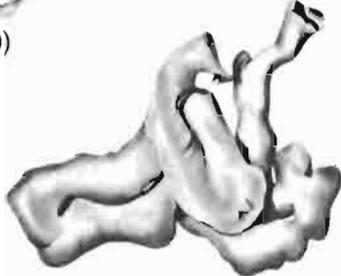
1 (× 40)



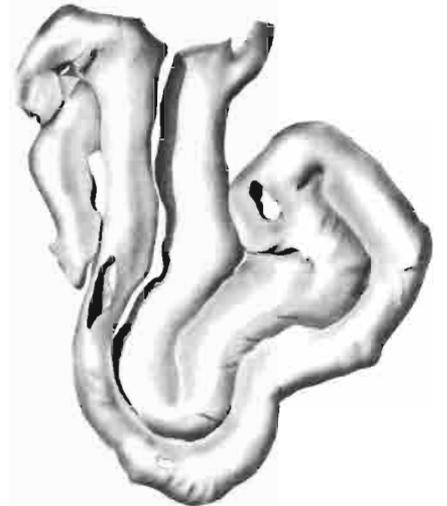
2 (× 40)



3 (× 40)



5 (× 40)



6 (× 40)



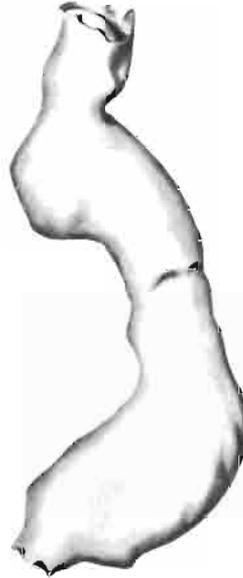
10 (× 40)



11 (× 40)



12 (× 40)



7 (× 40)



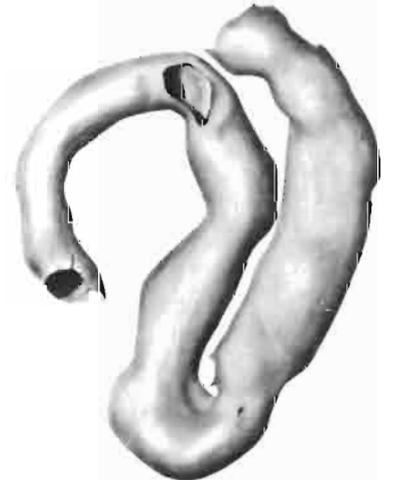
8 (× 40)



4 (× 40)



4a



9 (× 40)

Dessins de l'auteur

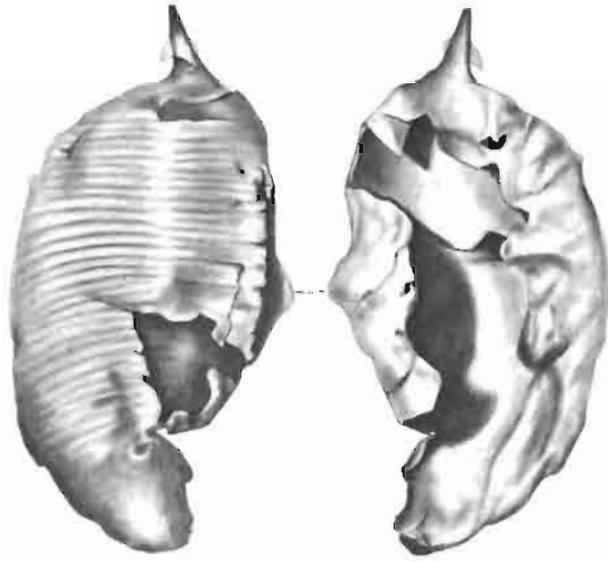
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXXVI

	Page
GRAPTOBLASTUS EXFOLIATUS n. sp. ....	215
Fig. 1 et 1a. Spécimen typique conservant le filum, vu par ses deux faces. Holotype. (No. 252), × 65.	
Fig. 2. Spécimen exceptionnellement large, à cloison placée obliquement, vu par ses deux faces. (No. 253a), × 65.	
Fig. 3. Spécimen à cryptopyle ouvert, vu par la face supérieure. (No. 253b), × 65.	
GRAPTOBLASTUS CONVEXUS n. sp. ....	213
Fig. 4. Spécimen typique vu par la face supérieure. Holotype. (No. 248), × 65.	
GRAPTOBLASTUS PLANUS n. sp. ....	210
(voir aussi pl. XXXVII)	
Fig. 5 et 6. Coupes longitudinales de deux spécimens, × 108. <i>an</i> — chambre antérieure, <i>cl</i> — cloison, <i>e</i> — couche externe du test, <i>fp</i> — paroi infé- rieure ou plantaire, <i>i</i> — couche interne du test, <i>p</i> — chambre postérieure.	
GRAPTOVERMIS SPIRALIS n. sp. ....	206
(voir aussi pl. XXXV)	
Fig. 7, 7a et 7b. Spécimen à partie initiale ( <i>i</i> ) et aperture ( <i>ap</i> ) conservées, vu par les faces supérieure et inférieure ainsi que du côté de l'aperture. Holotype. (No. 228), × 70.	



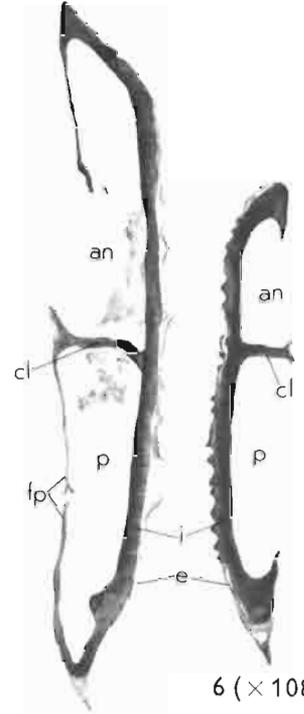


1 (× 65)

1a

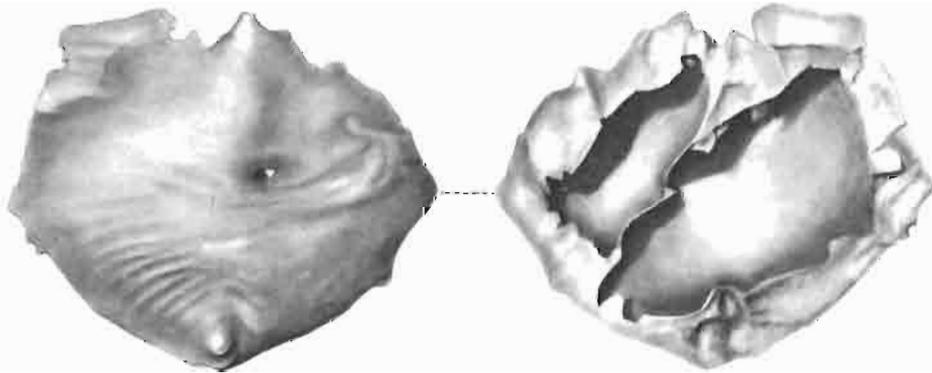


4 (× 65)



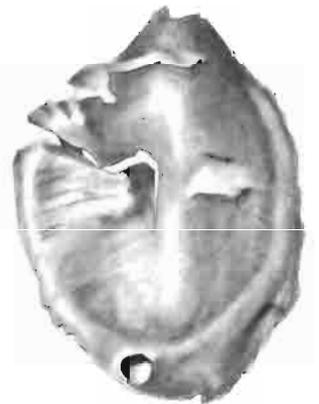
5 (× 108)

6 (× 108)

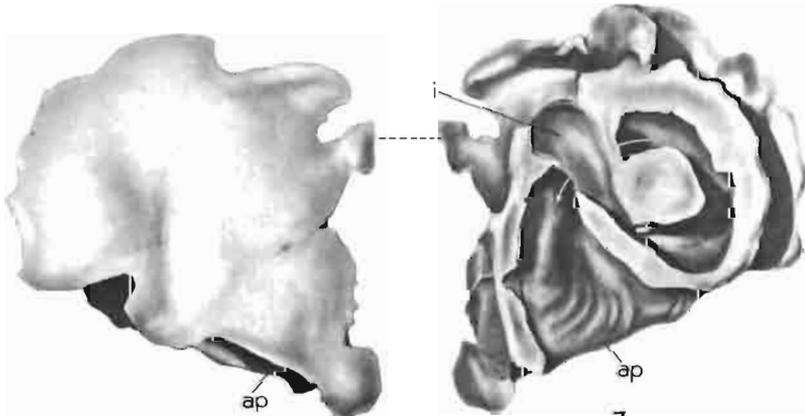


2 (× 65)

2a



3 (× 65)



7 (× 70)

7a



7b

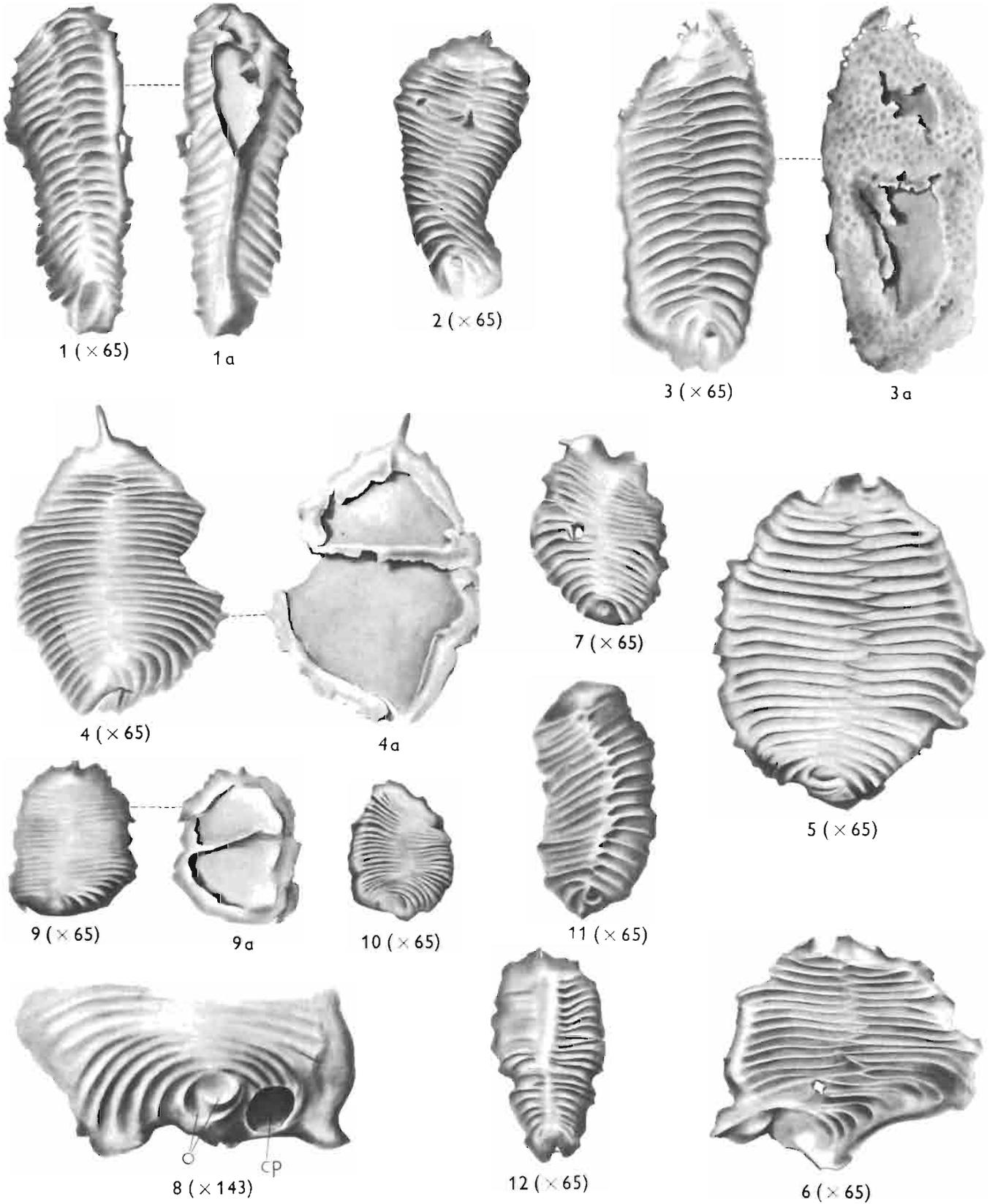
Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXXVII

	Page
GRAPTOLASTUS PLANUS n. sp. .... (voir aussi pl. XXXVI)	210
Fig. 1 et 1a. Spécimen exceptionnellement étroit, à face plantaire pourvue d'une crête longitudinale, vu par ses deux faces. (No. 237a), × 65.	
Fig. 2. Spécimen asymétrique pourvu d'un filum très court. (No. 237b), × 65.	
Fig. 3 et 3a. Spécimen à filum remplacé par des excroissances irrégulières, vu par ses deux faces, à face plantaire marquée de fossettes. Holotype. (No. 236), × 65.	
Fig. 4 et 4a. Spécimen typique, à filum bien développé, vu par ses deux faces. (No. 237c), × 65.	
Fig. 5. Spécimen large. (No. 237d), × 65.	
Fig. 6. Spécimen exceptionnellement large à contour irrégulier. (No. 237e), × 65.	
Fig. 7. Spécimen petit à cryptopyle marqué, mais fermé. (No. 237f), × 65.	
Fig. 8. Partie postérieure d'un spécimen à cryptopyle ( <i>cp</i> ) ouvert en dehors de l'ombilic ( <i>o</i> ). × 113.	
GRAPTOLASTUS PLANUS TENUCOSTATUS n. var. ....	211
Fig. 9. Spécimen typique vu par ses deux faces. Holotype. (No. 238), × 65.	
Fig. 10. Spécimen à côtes irrégulières. (No. 240), × 65.	
GRAPTOLASTUS CRISTATUS n. sp. ....	212
Fig. 11. Spécimen typique. Holotype. (No. 240), × 65.	
Fig. 12. Spécimen à côtes inégalement développées. (No. 241), × 65.	



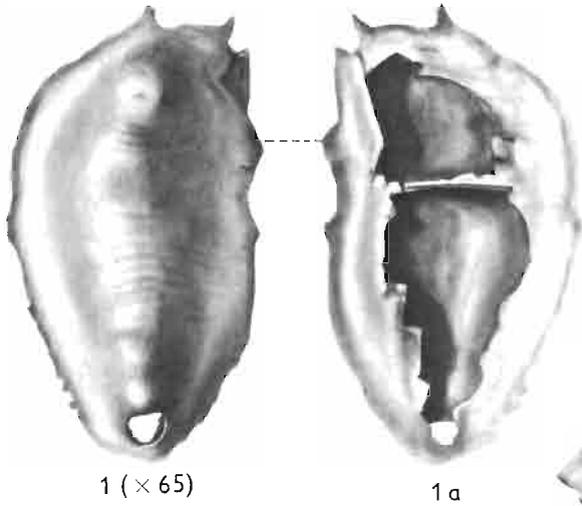
Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

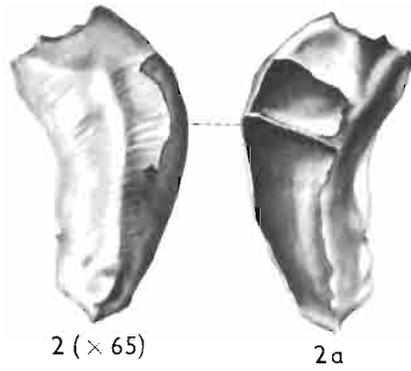
PLANCHE XXXVIII

	Page
GRAPTOLASTUS TECTIFORMIS n. sp. ....	213
Fig. 1 et 1a. Spécimen typique à cryptopyle ouvert, vu par ses deux faces. Holotype. (No. 244), × 65.	
Fig. 2 et 2a. Spécimen courbé latéralement vu par ses deux faces. (No. 245a), × 65.	
Fig. 3. Spécimen étroit. (No. 245b), × 65.	
Fig. 4. Spécimen à cryptopyle marqué, mais fermé. (No. 245c), × 65.	
Fig. 5. Spécimen exceptionnellement petit. (No. 245d), × 65.	
Fig. 6. Deux spécimens associés dont l'un attaché à l'autre par son bord. (No. 246a), × 65.	
Fig. 7 et 7a. Deux spécimens associés dont l'un attaché à la surface de l'autre, vus par leurs deux faces. (No. 246b), × 65.	
GRAPTOLASTUS PLANISSIMUS n. sp. ....	211
Fig. 8. Spécimen typique vu par ses deux faces. Holotype. (No. 247), × 65.	
GRAPTOLASTUS CINCTUS n. sp. ....	214
Fig. 9. Spécimen à cryptopyle s'ouvrant à la limite des faces supérieure et inférieure et bordé d'une languette. (No. 251a), × 65.	
Fig. 10. Spécimen typique à cryptopyle s'ouvrant au bord postérieur, vu par ses deux faces. Holotype. (No. 250), × 65.	
Fig. 11. Spécimen petit à cryptopyle ouvert. (No. 251b), × 65.	



1 (× 65)

1a

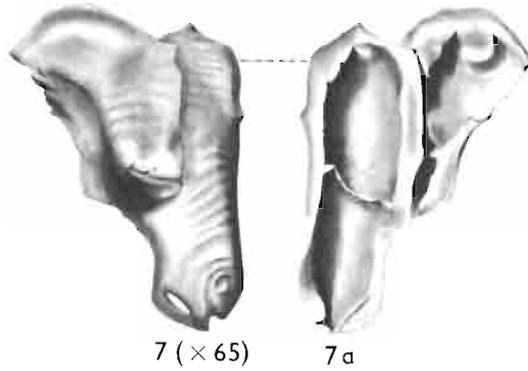


2 (× 65)

2a



3 (× 65)

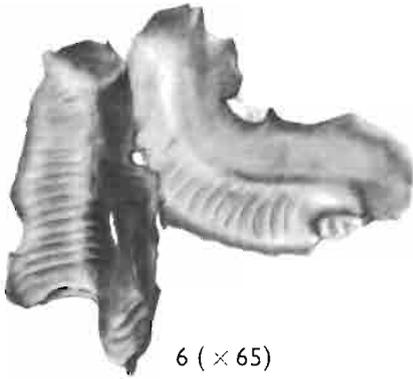


7 (× 65)

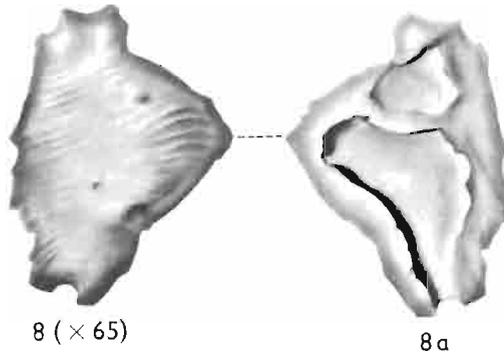
7a



4 (× 65)



6 (× 65)



8 (× 65)

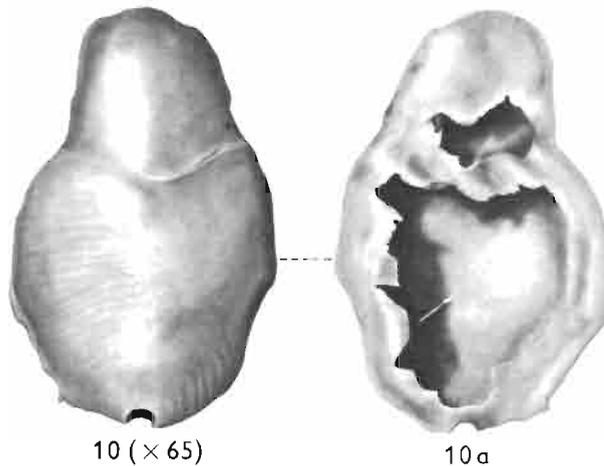
8a



5 (× 65)



9 (× 65)



10 (× 65)

10a



11 (× 65)

Dessins de l'auteur

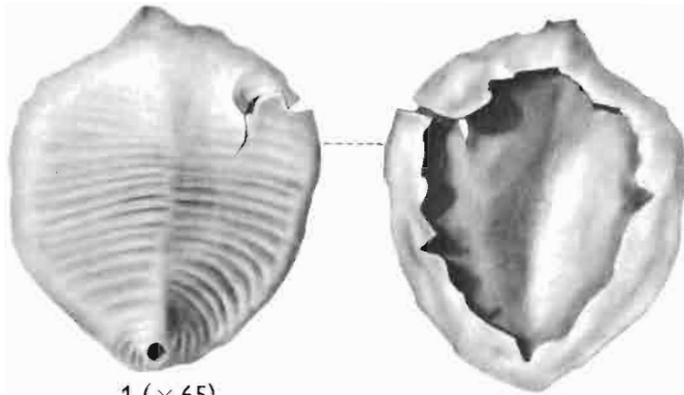
R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCHE XXXIX

	Page
GRAPTOBLASTOIDES NOWAKI n. sp. ....	216
Fig. 1 et 1a. Spécimen typique à cryptopyle ouvert, vu par ses deux faces. Holotype. (No. 255), × 65.	
Fig. 2. Spécimen à filum exceptionnellement long. (No. 256a), × 65.	
Fig. 3. Spécimen asymétriquement développé. (No. 256b), × 65.	
Fig. 4. Spécimen petit à côtes à peine marquées. (No. 256c), × 65.	
GRAPTOBLASTOIDES HORWITZI n. sp. ....	216
Fig. 5. Spécimen typique. Holotype. (No. 257), × 65.	
Fig. 6. Spécimen à côtes s'effaçant vers l'extrémité antérieure. (No. 258), × 65.	
GRAPTOBLASTUS ROTUNDICOSTATUS n. sp. ....	212
Fig. 7. Spécimen typique. (No. 243a), × 65.	
Fig. 8. Spécimen typique. Holotype. (No. 242), × 65.	
Fig. 9 et 9a. Spécimen à long filum, à paroi plantaire entièrement conservée, vu par ses deux faces. (No. 243b), × 65.	
GRAPTOBLASTUS GIGAS n. sp. ....	215
Fig. 10 et 10a. Spécimen incomplet vu par ses deux faces. Holotype. (No. 251), × 65.	
GRAPTOBLASTUS LONGISSIMUS n. sp. ....	214
Fig. 11 et 11a. Holotype vu par ses deux faces. (No. 249), × 65.	

---



1 (× 65)

1a



2 (× 65)



3 (× 65)



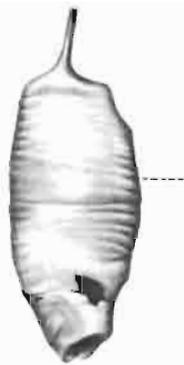
4 (× 65)



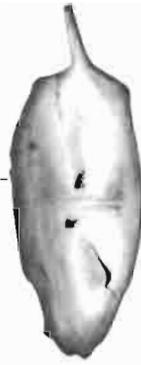
7 (× 65)



8 (× 65)



9 (× 65)



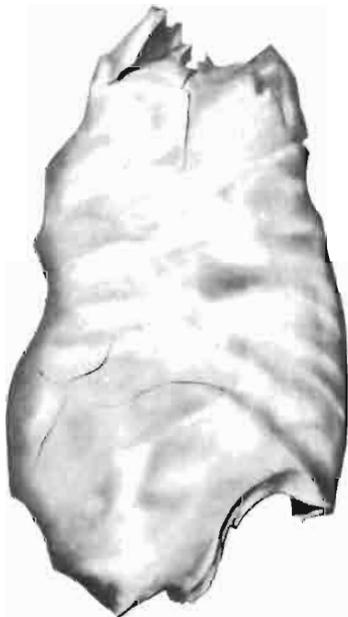
9a



5 (× 65)



6 (× 65)



10 (× 65)



10a



11 (× 65)



11a

Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

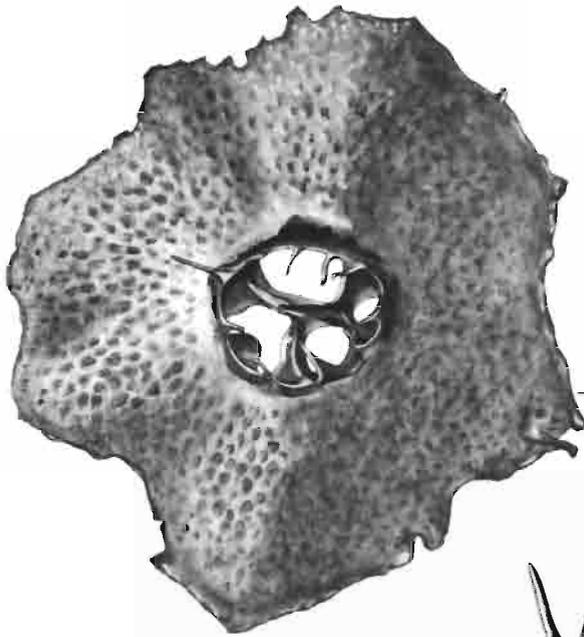
PLANCHE XL

ACANTHASTUS LUNIEWSKII n. sp. ....	Page <b>226</b>
(voir aussi pl. XLI)	

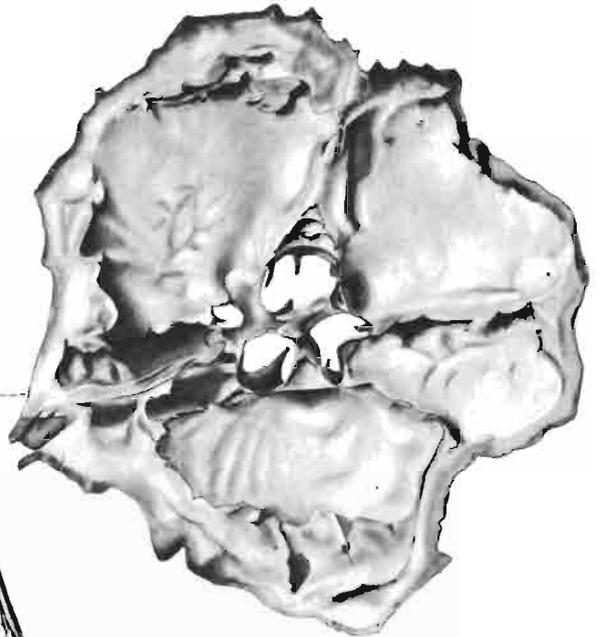
Fig. 1 et 1a. Spécimen entier vu d'en haut et par la face inférieure. (No. 260),  $\times 30$ .

Fig. 2, 2a et 2b. Spécimen plus âgé que celui de la figure précédente, presque entier, vu d'en haut, de profil et par la face inférieure. Holotype. (No. 259).  $\times 30$ .

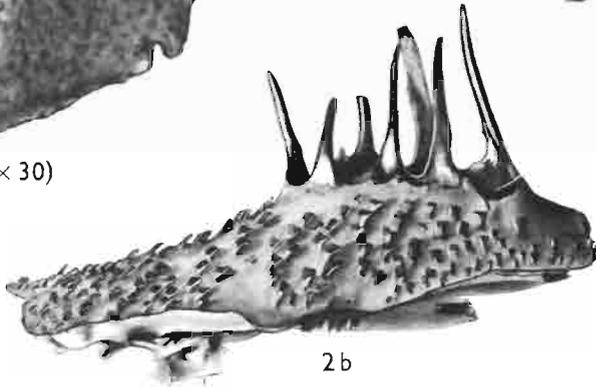




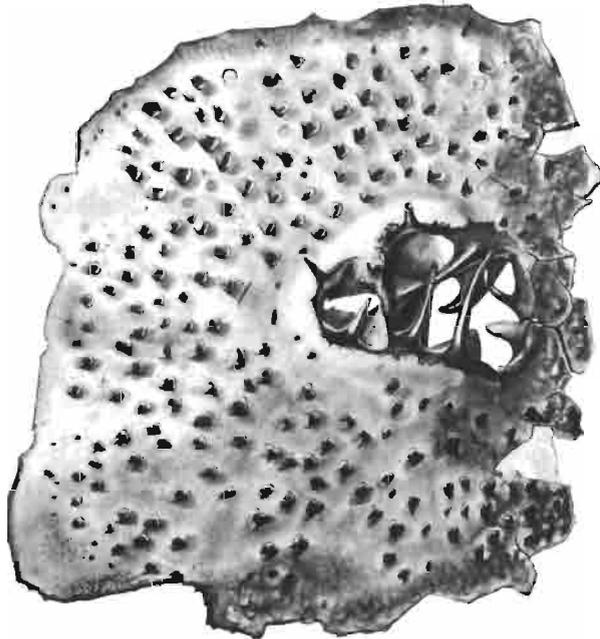
1 ( $\times 30$ )



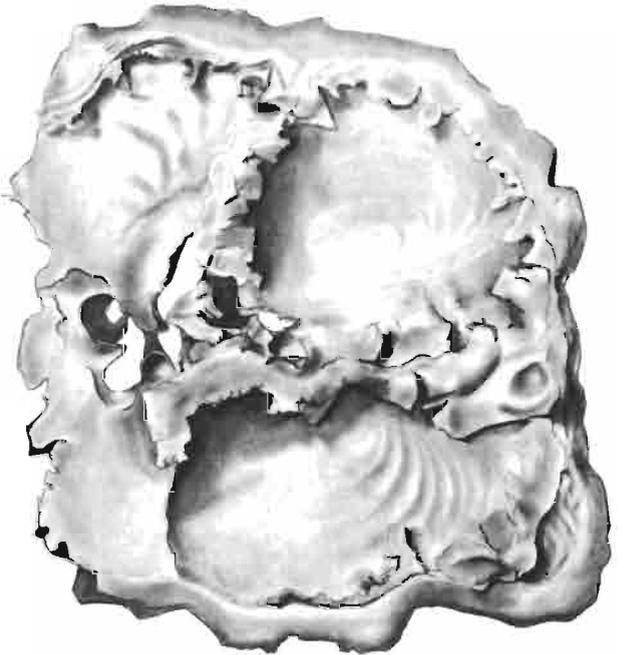
1a



2b



2 ( $\times 30$ )



2a

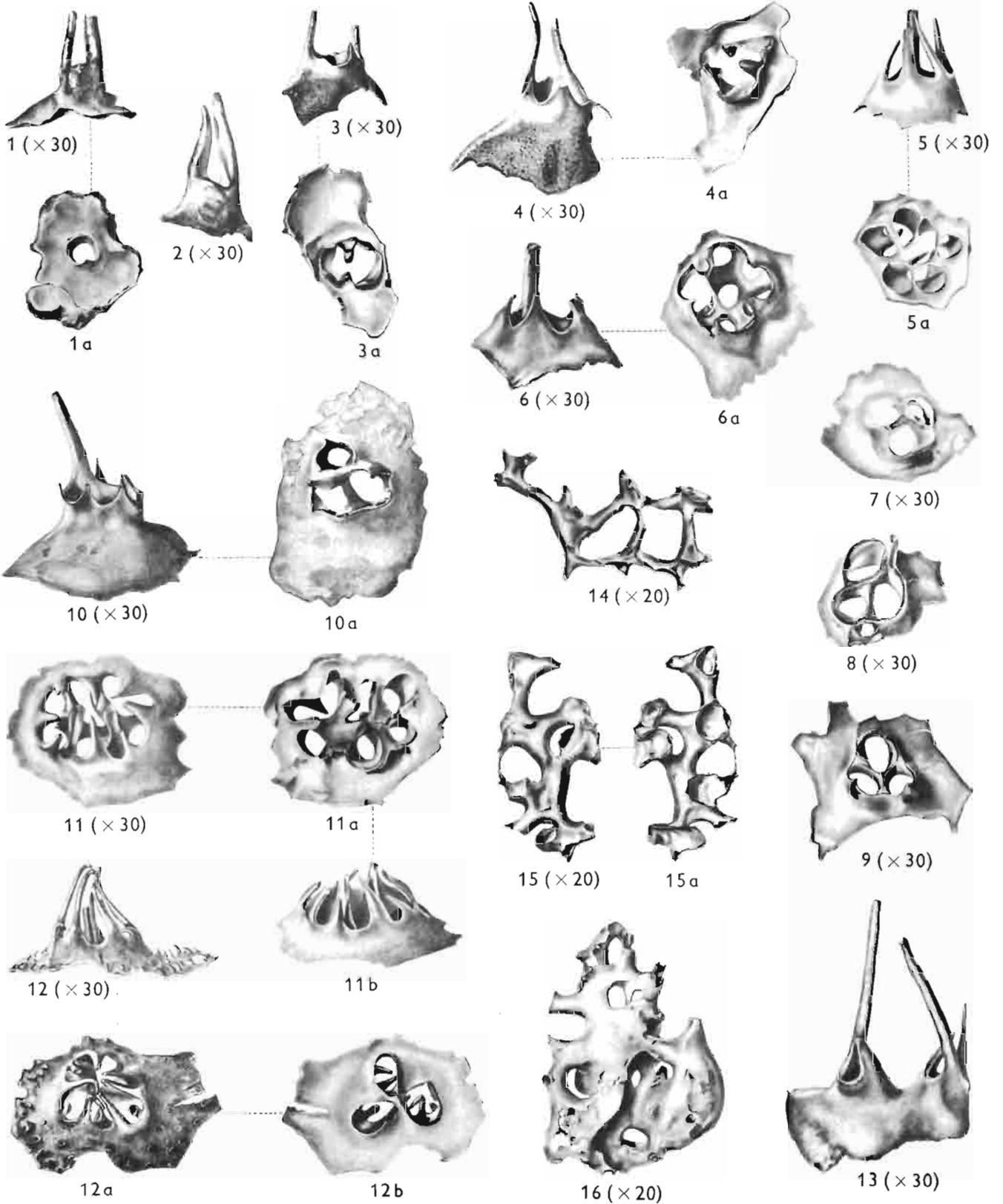
Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC  
DE LA POLOGNE.

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE

PLANCIE XLI

	Page
ACANTHASTUS sp. ....	220
Fig. 1, 1a et 2. Deux spécimens jeunes au stade à deux épines, dont le premier vu de profil et d'en bas. (Nos. 262 et 263), $\times 30$ .	
Fig. 3 et 3a. Spécimen jeune au stade à trois épines, ayant deux ébauches de trabécules, vu de profil et d'en bas. (No. 264), $\times 30$ .	
Fig. 4 et 4a. Spécimen jeune au stade à quatre épines, ayant trois ébauches de trabécules, vu de profil et d'en bas. (No. 265), $\times 30$ .	
Fig. 5 et 5a. Spécimen jeune au stade à cinq épines, ayant un réticulum à six fenestelles, vu de profil et d'en bas. (No. 266), $\times 30$ .	
Fig. 6 et 6a. Spécimen jeune au stade à cinq épines, ayant un réticulum à six fenestelles, vu de profil et d'en haut. (No. 267), $\times 30$ .	
ACANTHASTUS CZYZEWSKII n. sp. ....	227
(voir aussi pl. XLII)	
Fig. 7. Spécimen jeune à trois fenestelles, mais sans épines, vu d'en haut. (No. 273), $\times 30$ .	
Fig. 8. Spécimen jeune à une épine, ayant un réticulum comprenant trois fenestelles à l'intérieur de la muraille et une à l'extérieur. (No. 272), $\times 30$ .	
Fig. 9. Spécimen jeune à trois épines sur la muraille et ayant un réticulum à trois fenestelles. (No. 271), $\times 30$ .	
Fig. 10 et 10a. Spécimen jeune à cinq épines sur la muraille et une sur le réticulum, ce dernier comprenant trois fenestelles, vu de profil et d'en haut. (No. 270), $\times 30$ .	
ACANTHASTUS sp. ....	221
Fig. 11, 11a et 11b. Spécimen à plusieurs épines et fenestelles vu d'en haut, d'en bas et de profil. (No. 273), $\times 30$ .	
ACANTHASTUS LUNIEWSKII n. sp. ....	226
(voir aussi pl. XL)	
Fig. 12, 12a et 12b. Spécimen à dix épines, ayant un réticulum à trois fenestelles seulement, vu de profil, d'en haut et d'en bas. (No. 261), $\times 30$ .	
ACANTHASTUS sp. ....	222
Fig. 13. Spécimen jeune exceptionnel, à calotte pourvue de deux spinariums à trois épines chacun, vu de profil. (No. 287), $\times 30$ .	
Fig. 14. Fragment d'un réticulum à mailles particulièrement grandes. (No. 288), $\times 20$ .	
Fig. 15 et 15a. Fragment d'un réticulum(?) à trabécules très épaisses, vu d'en haut et d'en bas. (No. 289), $\times 20$ .	
Fig. 16. Fragment d'un réticulum(?) à trabécules excessivement épaisses et fenestelles très réduites. (No. 290), $\times 20$ .	

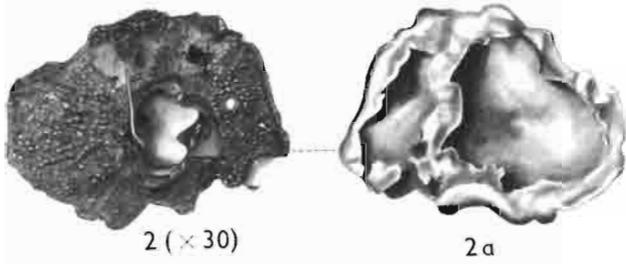


Dessins de l'auteur

R. KOZŁOWSKI: GRAPTOLITES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

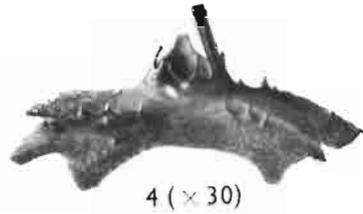
PLANCHE XLII

	Page
ACANTHASTUS KOBYLECKII n. sp. ....	228
Fig. 1. Spécimen jeune au stade à deux épines, vu de profil. (No. 286), × 30.	
Fig. 2 et 2a. Spécimen jeune à trois épines, à deux ébauches de trabécules, à calotte dépourvue encore d'épines et à deux chambres sous la calotte, vu d'en haut et d'en bas. (No. 285), × 30.	
Fig. 3 et 3a. Spécimen jeune à cinq épines sur la muraille, avec des ébauches d'épines sur la calotte et avec trois chambres sous la calotte, vu de profil et d'en bas. (No. 284), × 30.	
Fig. 4. Spécimen jeune à six épines sur la muraille et avec de courtes épines sur la calotte. (No. 283), × 30.	
Fig. 5. Fragment d'un grand spécimen à longues épines sur la calotte. (No. 282), × 60.	
Fig. 6. Fragment d'un grand spécimen à grandes mailles du réticulum et avec de longues épines sur la calotte. Holotype. (No. 281), × 60.	
ACANTHASTUS MIZERIAI n. sp. ....	228
Fig. 7. Fragment de calotte garnie d'épines et conservant deux épines du spinarium. Holotype. (No. 277), × 30.	
Fig. 8. Fragment de spinarium à épines très longues. (No. 278), × 30.	
Fig. 9. Fragment de calotte garnie de courtes épines. (No. 279), × 30.	
Fig. 10 et 10a. Spinarium (d'appartenance spécifique incertaine) à plusieurs épines et six fenestelles, vu d'en haut et de profil. (No. 280), × 30.	
ACANTHASTUS MAZUREKI n. sp. ....	227
Fig. 11. Réticulum à plusieurs fenestelles vu d'en haut (No. 275), × 20.	
Fig. 12. Partie centrale de la calotte avec réticulum et épines du spinarium partiellement conservées. Holotype. (No. 274), × 30.	
Fig. 13. Spécimen à calotte et épines en grande partie conservés, vu de profil. (No. 276), × 30.	
ACANTHASTUS CZYZEWSKII n. sp. ....	227
(voir aussi pl. XLI)	
Fig. 14. Partie centrale de la calotte à réticulum pourvu d'épines très courtes et aplaties et à fenestelles formées pour la plupart en dehors de la muraille primitive. Holotype. (No. 269), × 30.	



2 (× 30)

2a



4 (× 30)



7 (× 30)



3 (× 30)



1 (× 30)



10 (× 30)



3a



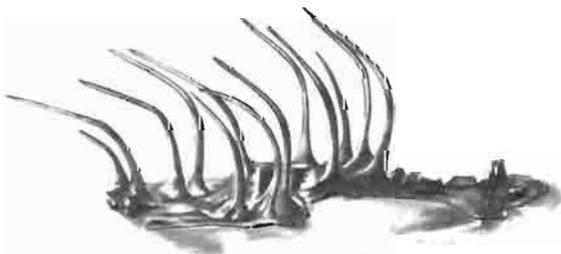
8 (× 30)



10a



11 (× 20)



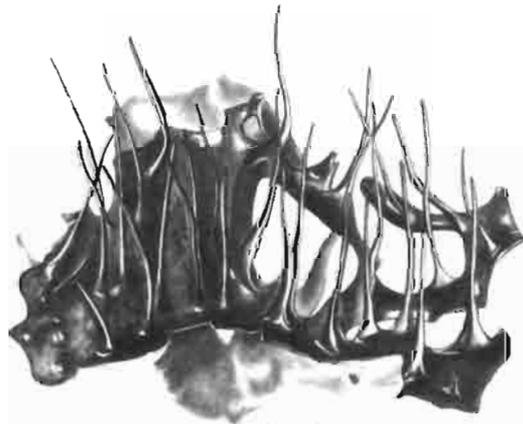
5 (× 60)



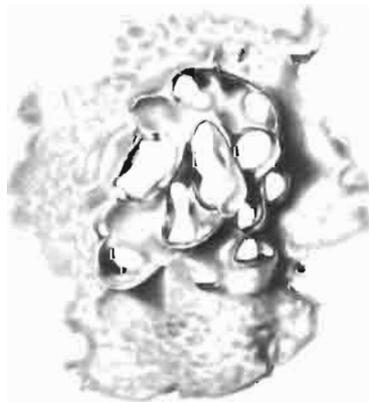
9 (× 30)



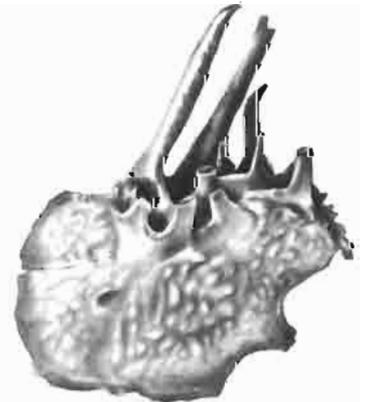
12 (× 30)



6 (× 60)



14 (× 30)



13 (× 30)

Dessins de l'auteur

R. KOZLOWSKI: GRAPTOLITHES DU TREMADOC DE LA POLOGNE.

BORTZELLS ESSELYE STILM



