

ROMAN KOZŁOWSKI

NOUVELLES OBSERVATIONS SUR LES CONULAIRES

Table des matières

	Page
Sommaire . . . . .	497
Introduction . . . . .	497
Ontogénie des Conulaires . . . . .	499
Microstructure du test . . . . .	508
Côtes et tubercules . . . . .	510
Morphologie interne de la thèque . . . . .	517
Structure de la thèque et sa relation avec le corps de l'animal . . . . .	518
Conditions de vie des Conulaires . . . . .	521
Position systématique des Conulaires . . . . .	523
Appendice — Reproduction chez les Conulaires . . . . .	525
Ouvrages cités . . . . .	528

*Sommaire.* — L'auteur donne l'exposé de ses observations faites sur des Conulaires ordoviciennes, de leur ontogénie et de la microstructure de leur test. Pour la première fois depuis les découvertes faites par Ruedemann (1896, 1898) ont été trouvées plusieurs théques des Conulaires jeunes et on a pu mettre en évidence la diversité de leur morphologie, ainsi que la présence fréquente chez elles d'épines creuses. Pour la première fois aussi on a pu constater la présence des pores dans le test. L'analyse de la microstructure du test conduit l'auteur à admettre que celui-ci devait être sécrété à l'intérieur du tégument. L'étude des „tubercules perforés”, observés il y a un siècle par Barrande, auxquels l'auteur applique ici le nom des *choanophymes*, fait supposer la présence chez les Conulaires d'organes spéciaux de sens. Après avoir fait une revue critique de différentes hypothèses, concernant la position des Conulaires dans le système zoologique, l'auteur arrive à la conclusion que ces animaux fossiles représentaient un embranchement à part, n'ayant aucune liaison phylétique directe avec les autres embranchements connus.

INTRODUCTION

Les Conulaires sont connues des paléontologistes depuis plus d'un siècle et demi. On leur a consacré une série de monographies et de nombreuses notes. Il semblerait donc qu'il ne reste plus grand' chose à leur connaissance, outre des descriptions de nouvelles espèces et des améliorations de la taxonomie du groupe. Cependant, après m'être occupé

de ces animaux fossiles de position toujours énigmatique, je suis arrivé à la conviction qu'il y a encore de grandes possibilités d'approfondir nos connaissances dans ce domaine.

Quoique le matériel qui a servi à mes recherches soit très limité, puisqu'il comprend environ une vingtaine d'individus jeunes, le plus souvent incomplets, dont les dimensions varient entre 1,5 et 2,5 mm, et quelques dizaines de fragments de thèques, mesurant de 1 à 4 mm, l'état de conservation de ces échantillons est souvent exceptionnellement avantageux. Leur étude m'a permis de faire plusieurs observations nouvelles qui font, me semble-t-il, mieux caractériser les Conulaires que ce qu'y a été fait jusqu'ici. Ces observations concernent avant tout deux domaines: l'ontogénie et la microstructure des parois de la thèque.

J'ai dû passer outre aux questions de taxonomie des Conulaires, considérant que les spécimens jeunes, dont je disposais, sans que soient connus leurs stades successifs de développement, ne se prêtent pas à la détermination des genres et espèces. Par conséquent, les échantillons décrits et illustrés ont été désignés seulement par le nom générique de *Conularia*, accompagné du numéro qu'ils portent dans ma collection.

Le matériel ayant servi à mes études fut rassemblé, durant une vingtaine d'années, à l'occasion de dissolution dans l'acide acétique des roches ordoviciennes, provenant de deux sources: 1° les blocs erratiques, et 2° les échantillons prélevés de forages, exécutés par le Service Géologique de Pologne dans les localités Mielnik et Krzyże.

Les roches, calcaires et marnes, furent dissoutes dans l'acide acétique de 15 à 20%, lequel n'attaque pas les Conulaires, dont le test est composé essentiellement de phosphate de chaux. A partir du résidu de dissolution, les restes de Conulaires, appartenant — en comparaison avec d'autres organismes — aux fossiles très rares, furent extraits à l'aide de pipette et mis dans des petites boîtes en plastique remplies de glycérine. Ce n'est que dans la glycérine qu'il fut possible de manipuler les thèques des individus jeunes, dont les parois ne dépassaient parfois pas 5  $\mu$  d'épaisseur.

Les fragments des parois de thèques étaient souvent transparents à différent degré, ce qui a permis d'étudier leur microstructure aussi bien en lumière transmise que réfléchie. L'étude de tels fragments avait cet avantage sur l'étude des plaques minces qu'elle permettait souvent d'observer différents détails structuraux en trois dimensions, au lieu d'un seul plan.

On n'a pas fait d'études chimiques, étant donné l'exiguïté du matériel. Je ne doute pas cependant que les études biochimiques du test des Conulaires pourraient ajouter beaucoup de faits nouveaux. En particulier, elles permettraient d'élucider, quelles substances organiques contiennent leur test minéral. Quoique tous les auteurs admettaient jusqu'à présent qu'il y s'agissait de chitine, personne — à ma connaissance — n'a apporté des preuves décisives à cet égard.

Une autre méthode, dont l'application à l'étude de la microstructure du test des Conulaires promet d'apporter d'intéressants résultats, serait une étude au microscope électronique.

Il est certain qu'on pourrait faire encore beaucoup d'observations nouvelles, si les paléontologistes, surtout dans ces pays où les Conulaires se présentent en abondance, appliqueraient à leur étude des méthodes de préparation chimique. Ce n'est que de cette façon qu'il est possible d'extraire de la roche des individus jeunes et d'établir le développement ontogénique de différentes formes.

Ce serait une grande satisfaction pour moi, si mon modeste travail stimulait les études des Conulaires, tellement délaissées par les paléontologistes dans les derniers temps.

\* \*  
\*

La préparation chimique et le triage des matériaux ayant servi à mon étude ont été conduits par M<sup>me</sup> J. Skarżyńska, et les photographies exécutées par M. J. Kaźmierczak. Je tiens à remercier ces travailleurs de l'Institut de Paléozoologie de l'Académie Polonaise des Sciences pour l'aide efficace qu'ils m'ont apportée.

#### ONTOGÉNIE DES CONULAIRES

Bien que le genre *Conularia* fut défini, il y a un siècle et demi, par Sowerby (1818), ce n'est que dans un seul cas que furent trouvées et décrites des thèques<sup>1</sup> d'individus jeunes de ces animaux. Ruedemann (1896, 1898), en étudiant différents fossiles ordoviciens de l'Utica shale de New York, a découvert de nombreux individus jeunes, attachés à différents objets, surtout aux tests des Conulaires adultes. Ils furent attribués à *Conularia gracile* (Hall) (*recte Sphenothallus angustifolius* Hall). Toutes les considérations ultérieures sur l'ontogénie des Conulaires sont basées exclusivement sur les belles observations de Ruedemann.

Quoique théoriquement les stades de l'ontogénie de la thèque pourraient se conserver au bout proximal des individus adultes, comme cela s'observe souvent chez les Gastropodes, néanmoins cette partie exceptionnellement fragile de la thèque des Conulaires est, en règle générale, détruite.

Les individus jeunes, étudiés par Ruedemann, étaient fixés au support par l'intermédiaire d'un disque basal arrondi. Ce disque était composé de deux vésicules concentriques en forme de cloche. Cet appareil fixateur fut assimilé par Ruedemann (1898) à une ventouse. A cette interprétation

---

<sup>1</sup> Je considère qu'il est préférable d'appliquer au test des Conulaires, à l'exemple de H. & G. Termier (1948), le nom de thèque, au lieu de celui de coquille, employé alors qu'on considérerait ces fossiles comme représentants des Ptéropodes.

s'est opposé, avec raison, Kiderlen (1937, pp. 132-135), ainsi que Moore et Harrington (1956, p. F36). Si cet appareil avait pu être élastique au stade de larve, n'ayant pas encore acquis un test minéralisé, il ne pouvait l'être après la sécrétion de celui-ci et formait uniquement un point stable de fixation de la thèque au support.

La découverte et l'étude d'assez nombreuses thèques d'individus jeunes, appartenant selon toute probabilité à différentes espèces, m'ont permis

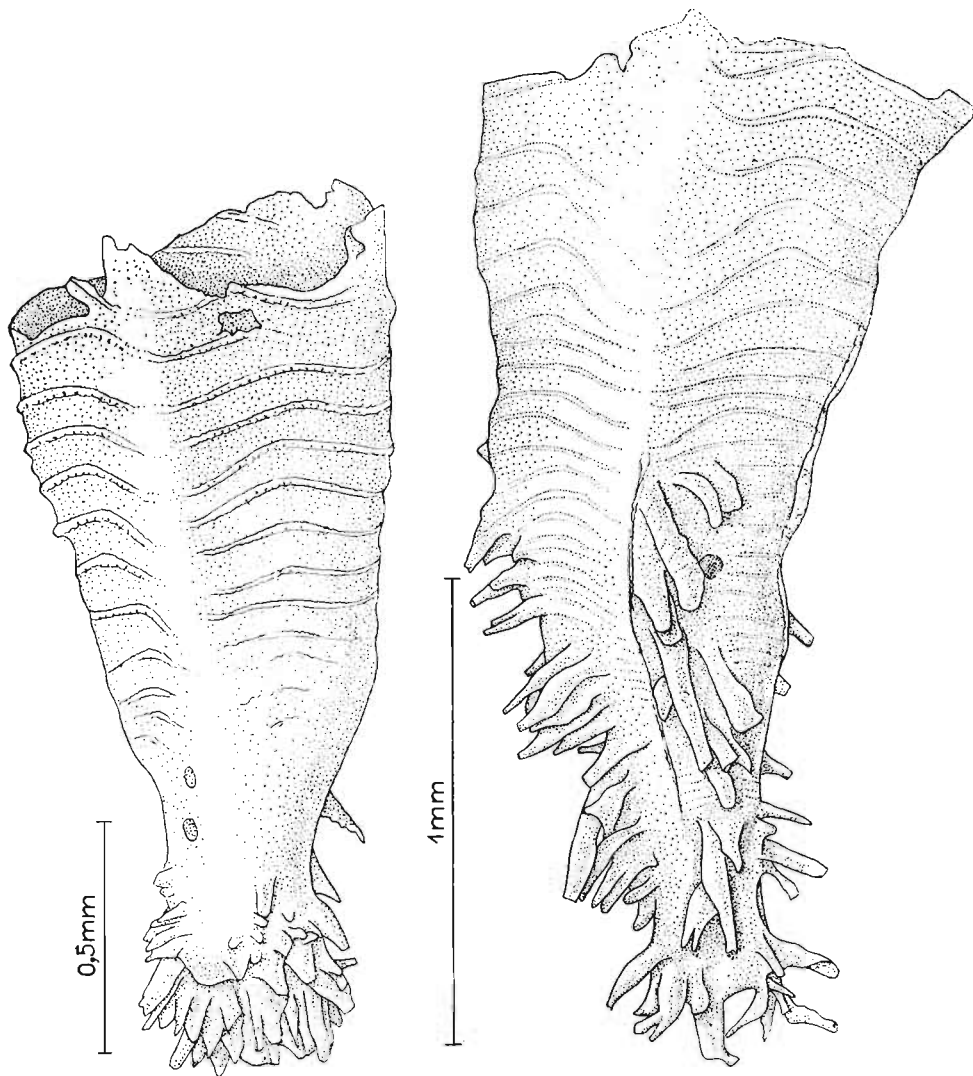


Fig. 1

Fig. 1. — *Conularia* sp. No. 4. Thèque jeune à apex pourvu d'une touffe d'épines serrées. Galet O. 34.

Fig. 2

Fig. 2. — *Conularia* sp. No. 2. Thèque jeune légèrement courbée, pourvue d'épines assez irrégulières à l'apex et dans la partie inférieure. Vue du côté de l'arête. Galet O. 405.

de constater qu'un tel appareil de fixation qu'a décrit Ruedemann chez *Sphenothallus angustifolius* Hall, n'était pas caractéristique aux Conulaires en général et que la manière de fixation de thèques jeunes de ces animaux était variable, et la fixation même n'était probablement pas générale. Variable était aussi la morphologie de la partie apicale de la thèque.

Un fait tout à fait imprévu, constaté dans plusieurs cas, était la présence d'épines sur la partie apicale des thèques d'individus jeunes. Ces épines sont parfois concentrées seulement sur l'apex (Fig. 1), mais plus souvent sont distribuées sur une étendue plus grande de la partie apicale (Fig. 2). Mais il y a aussi des thèques dépourvues d'épines. Dans certains cas, l'absence d'épines est accidentelle, celles-ci étant cassées; alors on peut observer à leur place de trous arrondis.

Prenant en considération le développement d'épines, on peut distinguer deux types de thèques jeunes: 1° thèques à épines nombreuses et serrées, et 2° thèques à épines rares, ou absentes. Dans les deux cas, les épines se trouvent uniquement sur la partie la plus jeune de la thèque,

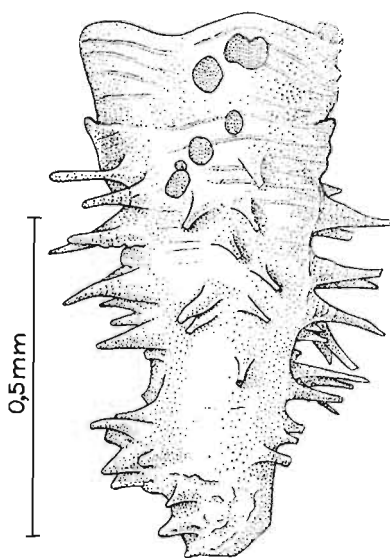


Fig. 3

Fig. 3. — *Conularia* sp. No. 1. Thèque jeune presque complète, à apex épaissi et aplati. Galet O. 507.

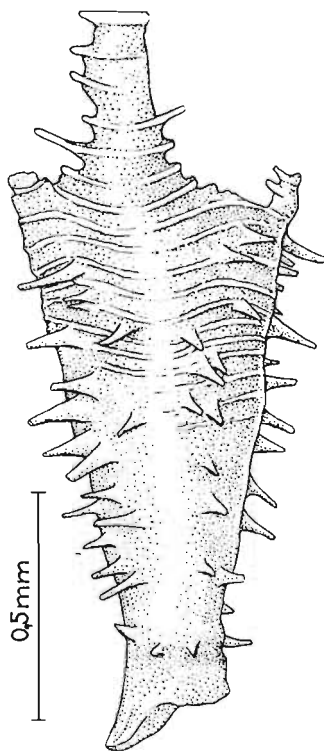


Fig. 4

Fig. 4. — *Conularia* sp. No. 3. Thèque jeune à partie aperturale cassée, à apex épaissi et obliquement aplati. Vue du côté de l'arête. Galet O. 508.

sur une étendue de 1 à 1,5 mm, et ne se formaient plus dans les stades plus avancés du développement de la thèque.

La distribution et l'arrangement des épines est très variable, différant presque sur chaque spécimen. Souvent toutes les épines sont concentrées en une touffe à l'apex même. Elles sont alors si serrées que leurs bases se touchent et les épines mêmes sont collées les unes aux autres par leurs côtés.

On ne peut constater aucune relation entre la distribution des épines par rapport aux côtes transversales de la thèque. Les épines peuvent être placées sur les côtes, entre elles et parfois leurs bases sont étendues de manière qu'elles recouvrent plusieurs côtes.

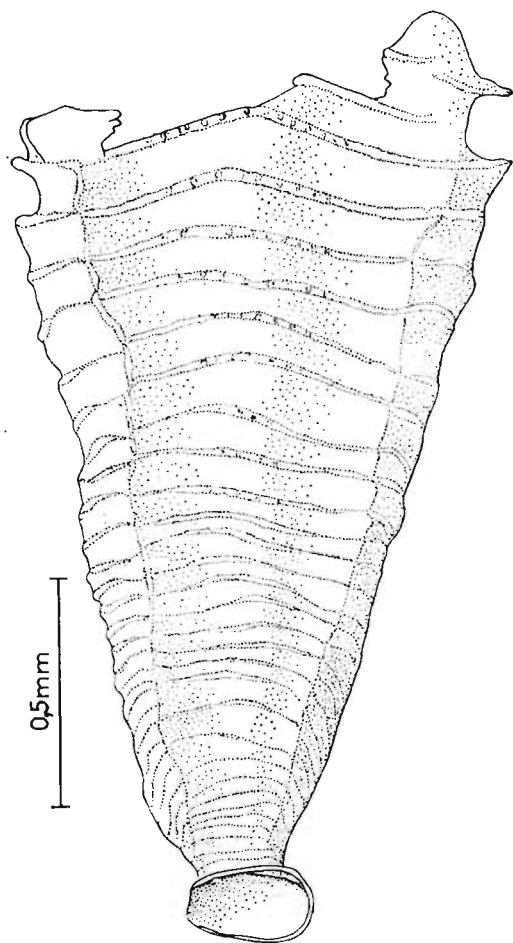


Fig. 5

Fig. 5. — *Conularia* sp. No. 5. Thèque jeune à test très mince, à apex ouvert, arrondi, séparé par un col de partie quadrangulaire. Galet O. 400.

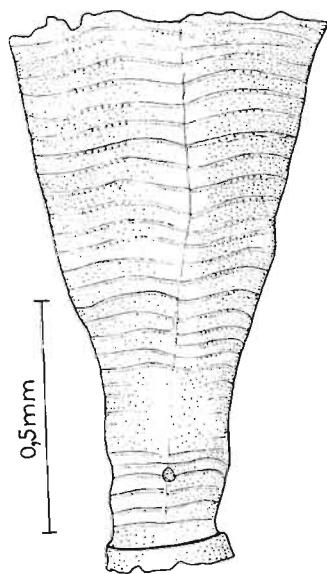


Fig. 6

Fig. 6. — *Conularia* sp. No. 6. Thèque jeune sans épines, à apex ouvert, pourvu d'une collerette. Galet O. 400.

Les épines consistent toujours en tubules fermés à l'extrémité et communiquant avec l'intérieur de la thèque à leur base. Elles sont le plus souvent coniques, mais parfois cylindriques ou différemment aplaties. Dans certains cas (Fig. 11) elles ont l'apparence de plaquettes irrégulières. Mais même dans ce cas, elles communiquent avec l'intérieur de la thèque par une ouverture.

Sur les spécimens à épines plus ou moins dispersées l'apex même en est parfois dépourvu et alors aplati (Fig. 3 et 4).

Les épines des Conulaires devaient se former de la même façon que les épines des Brachiopodes tels que *Siphonotreta* parmi les Inarticulés, et les Productidae parmi les Articulés, c'est-à-dire par des processus épithéliaux de la surface du corps. Parfois on peut observer sur les épines des stries transversales, correspondant probablement aux stades successifs de leur accroissement.

Le fait que les épines contiguës sont souvent collées par leurs surfaces, indique qu'au moment de leur sécrétion le phosphate de chaux devait être gluant.

Les théques jeunes dépourvues d'épines ou à épines peu nombreuses se distinguent par un apex très délicat et ouvert (Fig. 5). Sur aucun

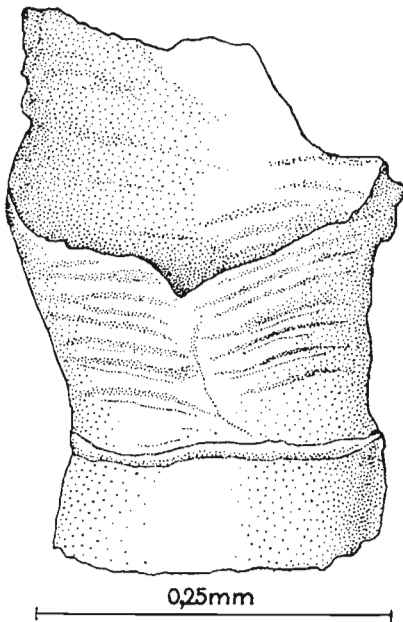


Fig. 7

Fig. 7. — *Conularia* sp. No. 36. Partie apicale d'une thèque jeune, à apex ouvert, sans épines, pourvue d'une collerette délimitée par un filet épaissi. Forage de Mielnik, 1160-1166 m, Caradoc.

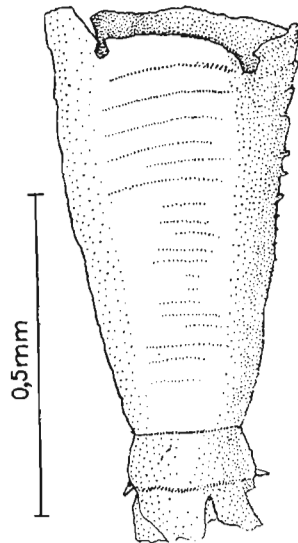


Fig. 8

Fig. 8. — *Conularia* sp. No. 37. Thèque jeune à deux collerettes apicales, dont la supérieure portant quelques menues épines. Forage de Mielnik, 1160-1166 m, Caradoc

spécimen n'a été observée la présence de plaque basale. L'apex débute par une espèce de collerette arrondie (Fig. 6). La symétrie tetraradiaire ne s'y manifeste pas encore. Au-dessus de la collerette la thèque est plus ou moins rétrécie, formant une sorte de col. La limite entre la collerette et le col est, en général, nettement marquée, soit en forme d'une arête, soit comme un filet épaissi (Fig. 7). Exceptionnellement (Fig. 8) il y a une seconde collerette, également circulaire. Sur un spécimen (Fig. 9) il

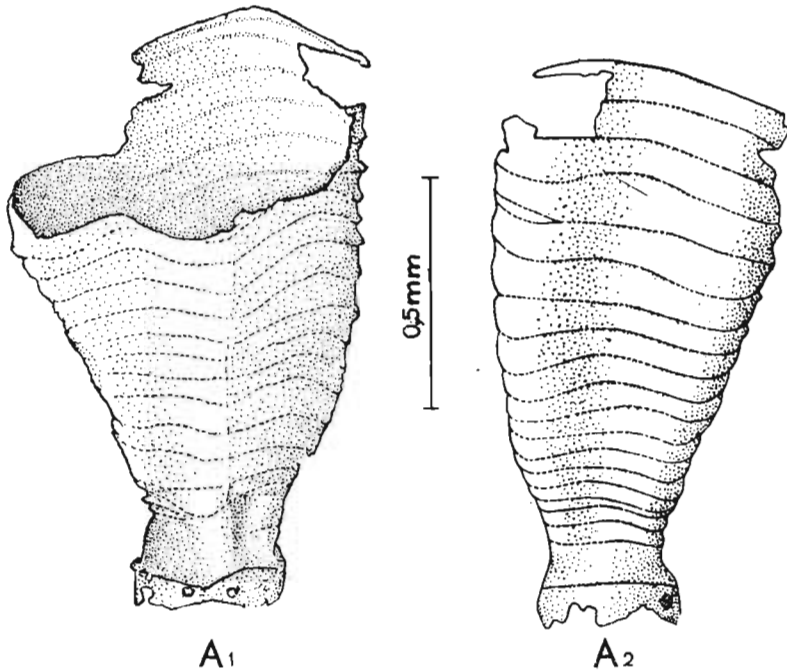


Fig. 9. — *Conularia* sp. No. 10. Thèque jeune à apex ouvert, pourvue d'une collerette (marquée de quelques trous laissés par des épines cassées), séparée par un col du reste de la thèque. A<sub>1</sub> vue du côté de l'arête et A<sub>2</sub> par une face. Galet O. 472.

y a quelques petits trous arrondis, correspondant sans doute à menues épines détachées. En général, cependant, la collerette est dépourvue d'épines.

Un spécimen (Fig. 10) se distingue de tous les autres par son apex en forme de spatule élargie, séparée par un long col de la thèque proprement dite.

Il faut remarquer qu'aucun des spécimens, dont je disposais, n'était pourvu d'un disque basal de fixation, comme celui qu'avaient les théques jeunes de *Sphenothallus angustifolius* Hall, si bien illustrées par Ruedemann.

En ce qui concerne les côtes transversales, elles n'apparaissent qu'exceptionnellement déjà sur le col. En général, elles ne se font remarquer que plus haut. Dans les stades précoces du développement de la thèque,



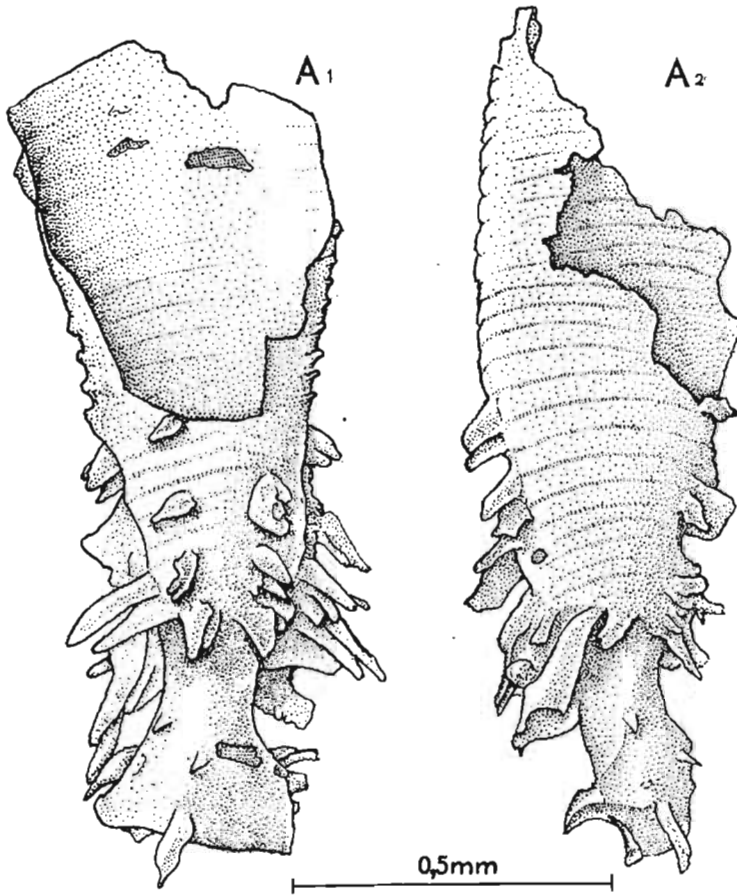


Fig. 10. — *Conularia* sp. No. 15. Thèque jeune fragmentaire, légèrement courbée, pourvue d'épines irrégulières. Apex en forme de spatule, séparé par un long col de la thèque proprement dite.  $A_1$ , vue par la face concave,  $A_2$  vue de profil. Forage de Mielnik, 1160-1166 m, Caradoc.

les côtes devaient jouer le rôle de poutrelles, renforçant les parois excessivement minces.

Sur deux spécimens la partie apicale présente une structure très particulière. Sur l'un (Fig. 11), à l'intérieur de l'apex se trouvent trois vésicules à section polygonale. Une de ces vésicules est bien conservée et fermée en bas et en haut. Il est probable que toutes les trois étaient primitivement fermées.

Le second échantillon (Fig. 12), dépourvu complètement d'épines, présente une structure plus complexe. Sa partie basale est formée par 7 vésicules de différentes dimensions, étroitement contiguës. Elles semblent avoir été toutes fermées. Le spécimen, dont il s'agit, mesure à peine 0,75 mm et n'a pas de morphologie typique d'une Conulaire, car ses arêtes sont arrondies et au lieu de côtes transversales, il porte d'assez épais et irréguliers plis transversaux.

L'interprétation de ces deux échantillons, pourvus de vésicules dans la partie apicale, est embarrassante. Mais il est possible qu'une telle structure était liée à l'état libre de vie.

En observant sur les thèques jeunes le développement des côtes, on

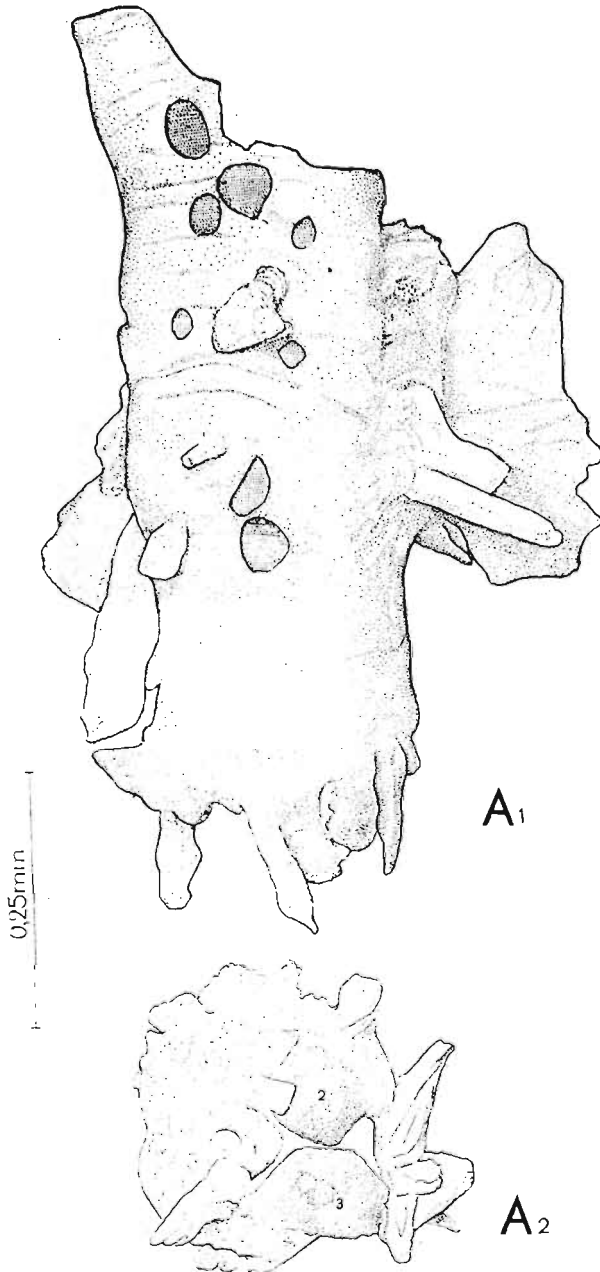


Fig. 11. — *Conularia* sp. No. 39. Partie apicale d'une thèque, pourvue d'épines, pour la plupart très irrégulières. A<sub>1</sub> vue par une face, A<sub>2</sub> vue par l'apex dans lequel sont visibles trois vésicules (1-3). Galet O. 39.

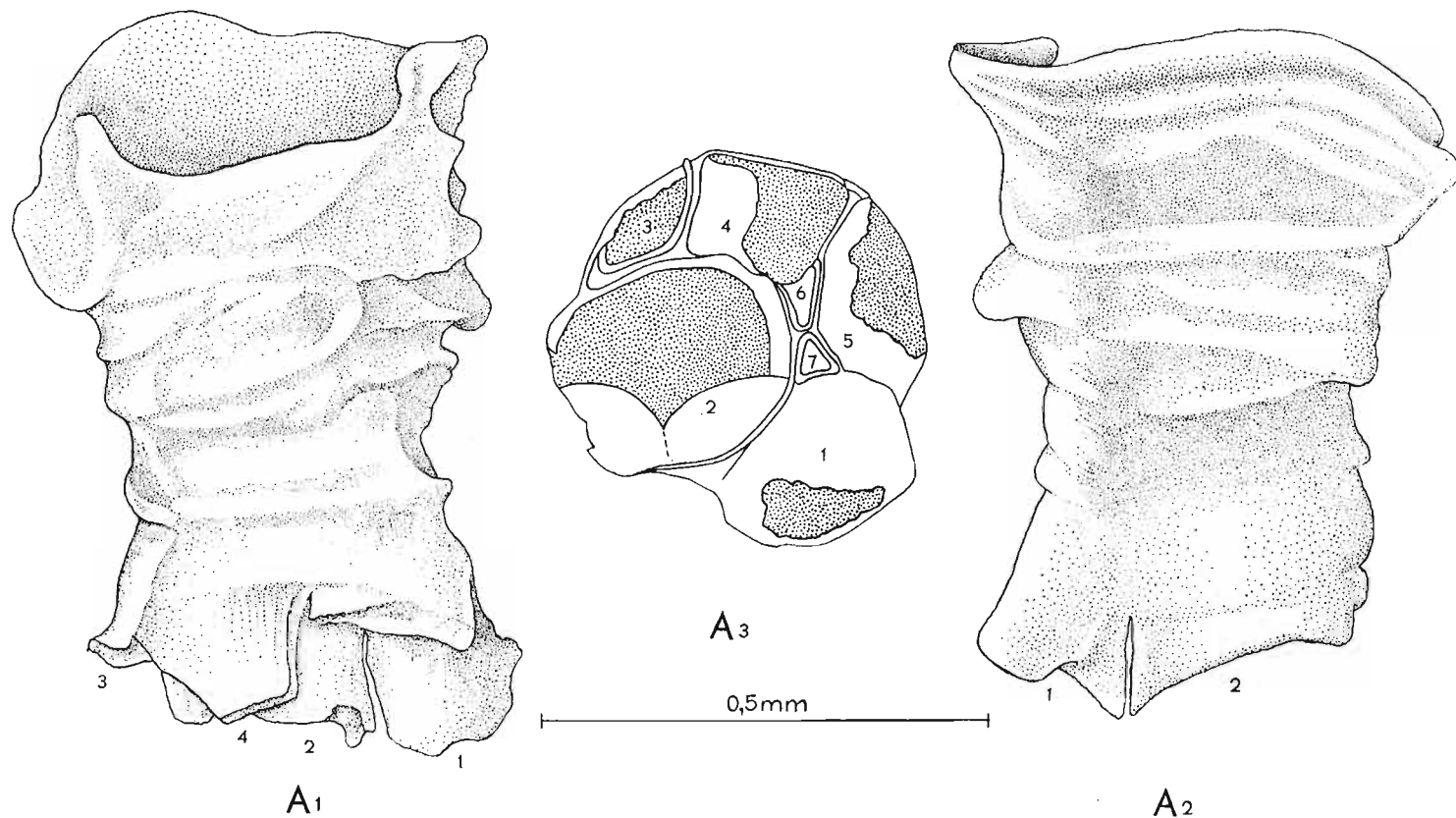


Fig. 12. — *Conularia* sp. No. 7. Thèque jeune à partie apicale pourvue de sept vésicules (1-7) de différentes dimensions. A<sub>1</sub> et A<sub>2</sub> vue de deux côtés opposés; A<sub>3</sub> vue par l'apex rempli de vésicules. Forage de Mielnik, 1160-1166 m, Caradoc.

peut constater qu'avec l'âge celles-ci deviennent de plus en plus épaisses, et les intervalles entre elles augmentent régulièrement. Leur parcours à peu près horizontal au commencement devient progressivement arqué, avec la convexité dirigée vers l'aperture. Chez les formes à côtes pourvues de tubercules, les rudiments de ceux-ci apparaissent précocement et leur grosseur augmente progressivement dans la direction de l'aperture.

Aucune thèque jeune, dont je disposais, n'avait de lobes operculaires qui se formaient dans les stades très précoces chez *Sphenothallus angustifolius* étudié par Ruedemann.

#### MICROSTRUCTURE DU TEST

La microstructure du test des Conulaires était jusqu'ici très insuffisamment étudiée. Tous les auteurs constataient seulement que la paroi de la thèque est formée de plusieurs minces lamelles.

Barrande (1867, p. 16) a constaté, en outre, que ces lamelles sont groupées en deux couches essentielles: 1° couche extérieure avec laquelle est liée l'ornementation, et 2° couche intérieure, en général lisse. Ces deux couches se séparent aisément l'une de l'autre lors de l'altération de la thèque.

Les observations de Barrande furent confirmées par Slater (1908, p. 9) qui a ajouté que la couche extérieure est en général de couleur foncée et semi-transparente, marquée d'une forte ornementation; la couche intérieure est, par contre, plus claire et opaque.

Plus approfondie fut l'étude de la structure et de la composition chimique du test, faite par Bouček et Ulrich (1929, pp. 208—209). Ces auteurs ont constaté aussi la présence de deux couches distinctes, toutes les deux composées d'une série de minces lamelles. Ils ont observé aussi que l'ornementation de la thèque est liée à la couche extérieure. La limite entre les deux couches n'est parfois pas nette. Cette structure a été illustrée par une série de coupes exécutées normalement à la surface de la thèque.

Sur les échantillons, dont j'ai fait l'étude, les deux couches distinguées par les auteurs mentionnés peuvent être, en général, bien discernées. Comme chacune d'elles présente des caractères différents et a été probablement sécrétée par différents tissus, il sera utile de leur appliquer de noms distincts. Je propose donner le nom de *couche ornementogène* à la couche extérieure, et celui de *couche basale* — à la couche intérieure.

Chacune de ces deux couches s'épaissit avec l'âge de la thèque. Lors du développement ontogénique, la couche ornementogène est sécrétée la première, et les théques des individus jeunes sont constituées seulement de cette couche. La couche basale se formait plus tard. Toutes les deux couches s'épaississent à partir de l'aperture vers la partie apicale de la

thèque, de sorte que le bord apertural de celle-ci correspond à la partie la plus mince.

Il est surprenant qu'aucun auteur n'a remarqué l'existence dans la structure du test d'un caractère, à mon avis remarquable, celui de la *présence de pores*. Sur de nombreux échantillons que j'ai étudiés, les pores sont très nets (Pl. I, Fig. 2), surtout quand on étudie les plaques du test parallèles à la surface. Par contre, dans les coupes perpendiculaires à la surface, les pores sont plus difficiles à apercevoir. Ceci explique probablement le fait que sur les photographies reproduites par Bouček et Ulrich (1929, Pl. 1 et 2) les pores ne sont pas visibles. Du reste, les grossissements étaient trop faibles.

Les pores dans les parois de la thèque sont liés presque exclusivement à la couche ornementogène. Dans la couche basale ils font défaut, ou n'apparaissent que sporadiquement. Les pores observés dans le plan de la couche (Pl. II, Fig. 3) ont un contour arrondi. Leur diamètre oscille dans les limites entre 4,5 et 7  $\mu$ . Ils ne percent jamais toute la couche ornementogène, étant limités à des lamelles particulières, dont celle-ci est composée. Ils sont présents aussi bien entre les côtes, que sur celles-ci et sur les tubercules. Ces pores consistent, en réalité, en de courts canalicules cylindriques, dont la longueur est 2 à 5 fois plus grande que leur diamètre. Les canalicules sont légèrement élargis à leurs extrémités, ce qui leur donne la forme, semblable à une bobine très allongée. Ils sont orientés en moyenne normalement aux lamelles. La densité des pores est variable, aussi bien dans des fragments particuliers des parois, que dans les limites d'un même fragment. Ainsi dans l'échantillon No. 27 on en peut compter sur 1 mm<sup>2</sup>, suivant les points, de 10 à 22, tandis que dans l'échantillon No. 19 leur nombre varie de 6 à 10.

Lors du développement ontogénique de la thèque, les pores apparaissent assez tard, quand les parois sont devenues suffisamment épaisses. Ils font leur apparition tout d'abord sur les arêtes de la thèque, qui s'épaississent le plus tôt. Ainsi, sur la thèque No. 15, ayant 0,85 mm de longueur, les pores commencent à apparaître à une distance de 0,45 mm de l'apex. Dans la plupart des théques très jeunes, les pores ne se voient point.

Je ne puis pas affirmer que la présence de pores soit un caractère général des Conulaires, car mes matériaux sont très limités. Il faudrait pour cela étudier systématiquement des formes, appartenant à différents groupes taxonomiques et de différent âge géologique. Sur certains fragments de parois thécales, dont je dispose, les pores ne sont pas visibles, mais il se peut que cela dépend aussi de l'état de conservation.

Un autre caractère très spécifique, et jusqu'ici non observé dans la microstructure du test, est la présence de fins *canalicules vermiculaires* (Pl. I, Fig. 2), s'étendant dans la couche ornementogène et grossièrement parallèles à sa surface. Ces canalicules n'ont été observés que dans deux

fragments de parois. Les canalicules sont sinueux et parfois ramifiés. Leur diamètre oscille entre 7 et 10  $\mu$ , et leur longueur atteint jusqu'à 100  $\mu$ . Ils s'ouvrent aussi bien à la surface extérieure de la couche, qu'à sa surface intérieure, par des orifices arrondis. Il est à noter que les échantillons à canalicules vermiculaires sont dépourvus de pores. Il semble que ces canalicules remplacent les pores.

Ce n'est qu'en s'appuyant sur des matériaux abondants et bien conservés qu'il sera possible d'établir la valeur taxonomique et la signification biologique de canalicules en question.

Un fragment de paroi (Pl. II, Fig. 1), consistant en une côte pourvue de 9 tubercules, a permis d'observer la microstructure des lamelles dont se compose la couche ornementogène. Sur cet échantillon, peut être sous l'influence de l'acide acétique employé lors de la préparation, les lamelles inférieures de la couche se sont en partie dissociées, ce qui a permis d'étudier mieux leur structure. Il s'est avéré que chaque lamelle se compose de *cellules polygonales*, de diamètre compris entre 12 et 24  $\mu$ . Ces cellules forment un réseau bien caractéristique. La surface de la côte, convenablement éclaircie et à un assez grand grossissement, montre aussi cette microstructure cellulaire. Il se peut qu'on y ait affaire à des traces laissées par les cellules épithéliales qui ont sécrété les lamelles de phosphate de chaux.

#### CÔTES ET TUBERCULES

Les côtes transversales, pourvues chacune d'une rangée de tubercules de différents aspects, constituent un des caractères, par excellence distinctif, des Conulaires. C'est l'ornementation de la thèque, à laquelle tous les auteurs attachent une grande importance pour la taxonomie de ces fossiles.

Sur le matériel dont je disposais, quoique comprenant seulement de menus fragments des parois, mais d'un excellent état de conservation, j'ai pu étudier à fond la morphologie et la structure des tubercules et leur relation aux parois.

Il y a plus d'un siècle, Barrande (1867, p. 17) a remarqué que les tubercules sont souvent ouverts à leur sommet et a ajouté: „Il est probable, que dans certains cas, ces ouvertures sont le résultat du frottement qu'a éprouvé la coquille, par le ballotement des eaux, après la mort de l'animal. Mais, dans d'autres cas, les tubercules finissent par s'ouvrir, naturellement, en atteignant le terme de leur développement.” Plus loin, le même auteur constate que près de l'aperture de la thèque, au lieu de côtes avec des tubercules, existent „...une série de petits tubes ouverts au gros bout, dirigé vers l'ouverture de la coquille. Dans ce cas, il est vraisemblable que l'ouverture des tubes existait du vivant de l'animal, car

les individus sur lesquels nous les observons paraissent parfaitement conservés". Enfin, Barrande (l. c., p. 49), s'appuyant sur l'étude de *Conularia proteica* Barr., arriva à la conclusion suivante: „Nous reconnaissons par certaines empreintes que ces petits tubes coniques étaient ouverts à l'intérieur de la coquille."

Certains auteurs postérieurs (Holm, 1893, p. 137; Slater, 1907, p. 38; Bouček, 1928, p. 84) ont également constaté que les tubercules sont parfois perforés. Mais ils attribuaient cette apparence à l'usure secondaire des sommets des tubercules.

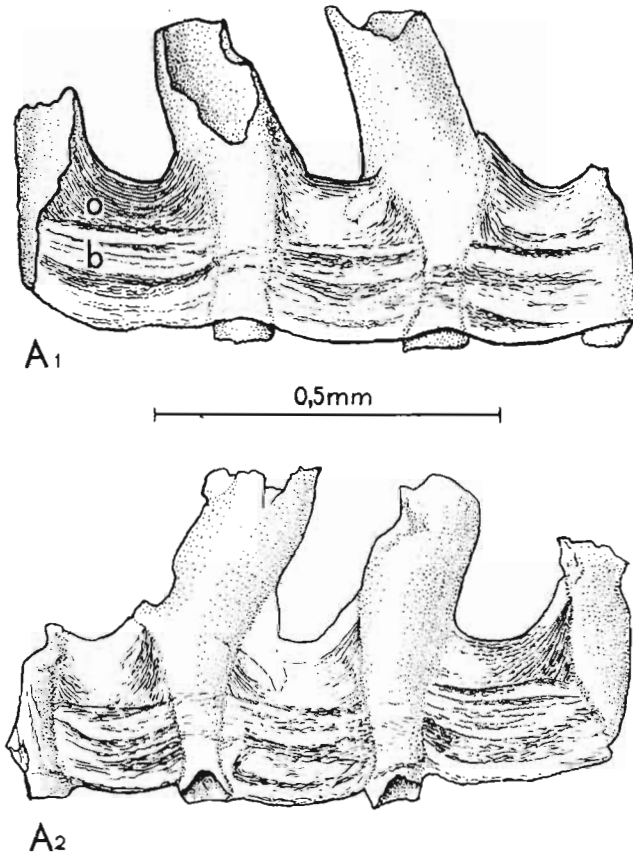


Fig. 13. — *Conularia* sp. No. 13. Fragment d'une côte gardant 4 choanophymes, dont deux, du milieu, à peu près complets. Vu de deux côtés opposés. Microstructure des couches ornementogène (o) et basale (b) bien marquée. Galet O. 324.

Mes recherches ont confirmé entièrement les observations pénétrantes de Barrande. Sur quelques fragments de parois j'ai pu étudier exactement les tubercules perforés et je suis arrivé à la conclusion que de tels tubercules n'étaient pas assimilables à des tubercules ornementaux, comme le sont ceux, par exemple, de la coquille des Gastropodes, mais devaient correspondre à des organes définis de la surface du corps de la Conulaire.

A ces tubercules perforés je propose d'appliquer le nom de *choanophymes* (du grec *choane* = entonnoir, et *phyma* = tubercule).

Sur les cassures naturelles le long des côtes on peut constater la structure suivante des choanophymes (Fig. 13, 14, 15). Le tubercule est percé de part en part par un canal, ayant la forme d'un entonnoir allongé, à ouverture large placée à son sommet et à ouverture étroite s'ouvrant sur la face intérieure de la thèque. Cet entonnoir, en passant par la couche ornementogène, est limité par de minces lamelles de cette couche,

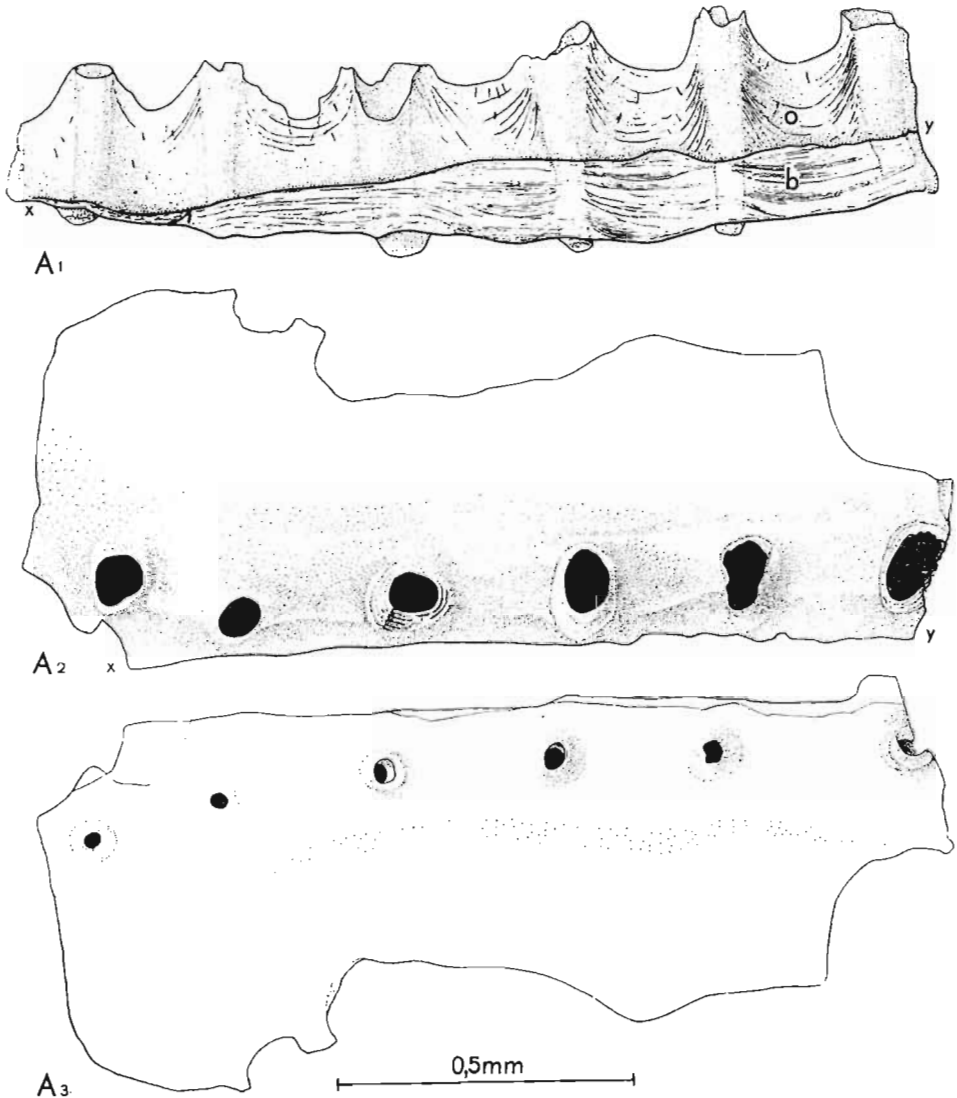


Fig. 14. — *Conularia* sp. No. 40. Fragment d'une côte gardant 6 choanophymes. A<sub>1</sub> section longitudinale vue par transparence, A<sub>2</sub> id., vue du côté extérieur, A<sub>3</sub> id., vue du côté intérieur; o couche ornementogène, b couche basale, x-y limite entre ces couches. Galet O. 324.



s'élevant obliquement par rapport à son axe. Sur son passage à travers la couche basale, les lamelles de celle-ci sont orientées plus ou moins perpendiculairement à son axe.

Sur un fragment de la paroi (Fig. 16), sur lequel se trouvent quatre rangées de choanophymes et qui correspond, selon toute probabilité, à la partie voisine de l'aperture de la thèque, composée presque exclusi-

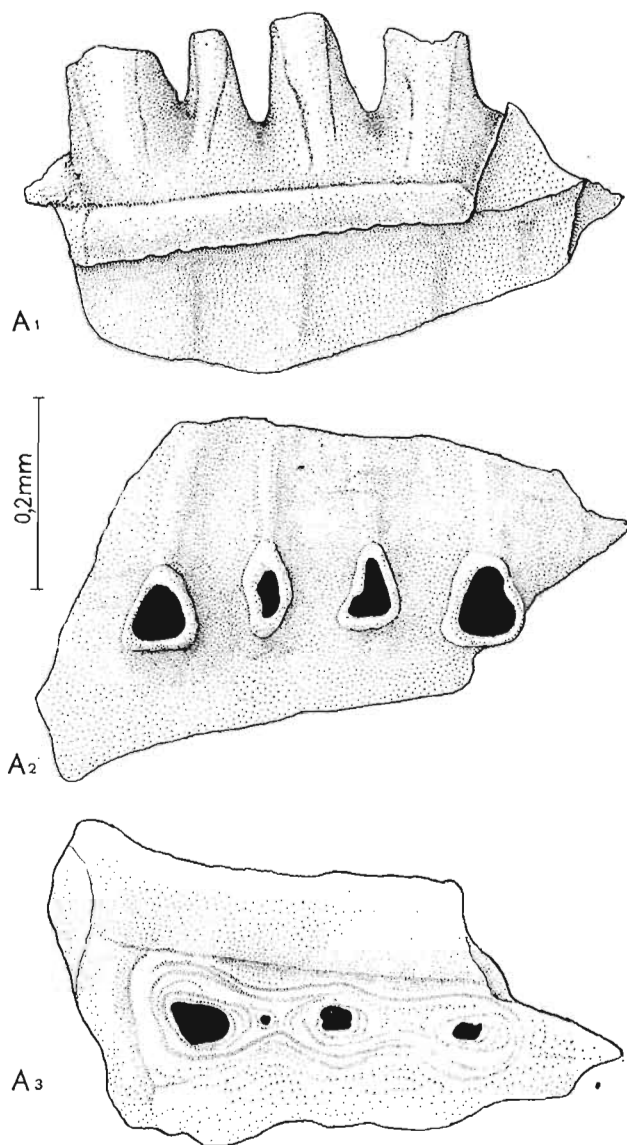


Fig. 15. — *Conularia* sp. No. 14. Fragment d'une côte gardant 4 choanophymes ouverts de part en part.  $A_1$  vu de profil,  $A_2$  vu du côté extérieur,  $A_3$  vu du côté intérieur. Galet O. 324.

vement de la couche ornementogène, il est possible de suivre le développement graduel des choanophymes. Au bord le plus mince de la plaque, avoisinant probablement l'aperture, la première côte (I) est à peine marquée comme une bande plus foncée, et au lieu de tubercules, porte une rangée d'ouvertures arrondies. La II<sup>e</sup> côte est plus marquée et ses ouvertures sont entourées par un rebord. Sur la III<sup>e</sup> côte les rebords des

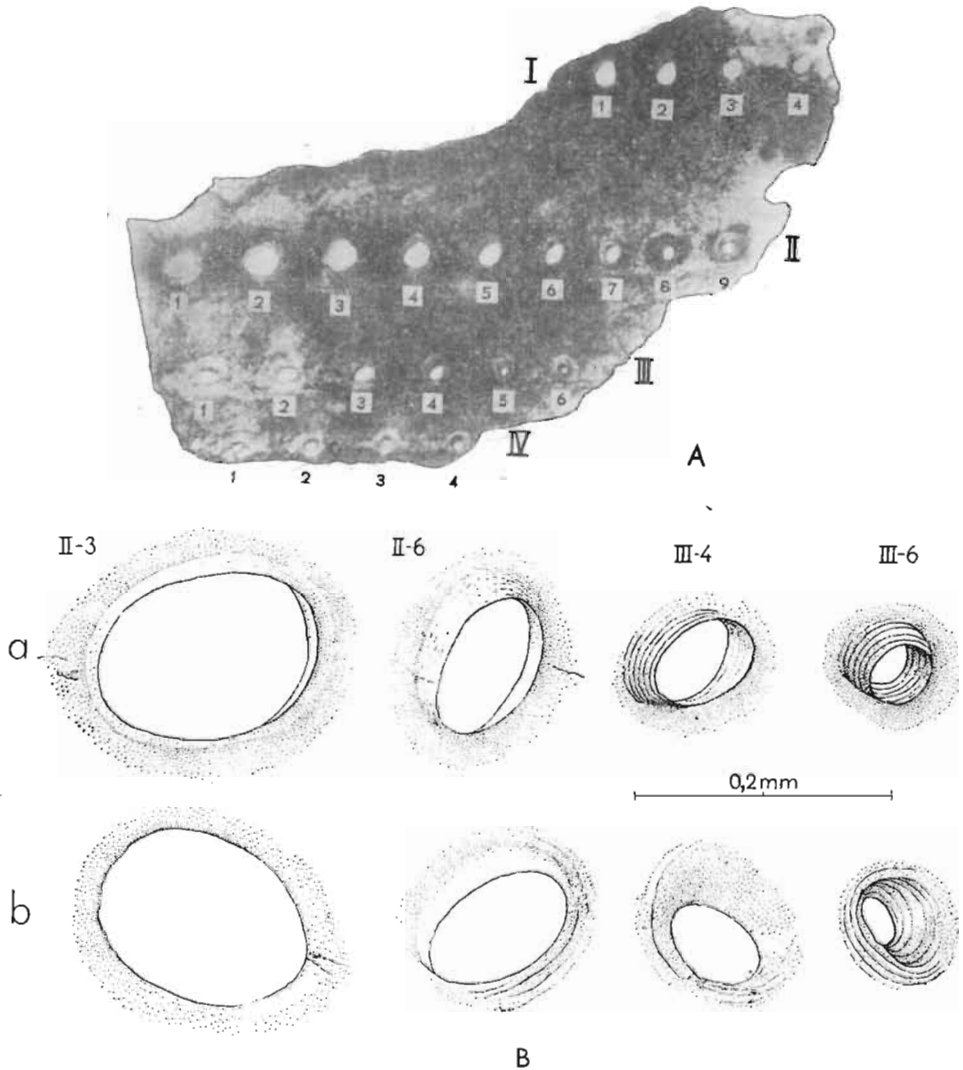


Fig. 16. — *Conularia* sp. No. 16. A photographie d'un fragment de paroi voisine probablement de la partie aperturale de la thèque, gardant 4 côtes (I-IV), chacune à choanophymes ouverts de part en part, à différents stades de développement; B dessins de quatre choanophymes choisis pour illustrer leurs modifications successives. Rangée a vus du côté extérieur, rangée b les mêmes, vus du côté intérieur. Chiffres romains = numéros des côtes, chiffres arabes = numéros des choanophymes dans chaque rangée. Galet O. 324.

ouvertures sont en forme de collerettes ou tubes cylindriques, d'autant plus élevés qu'ils se trouvent plus près du bord droit de la plaque, plus proche probablement de l'arête de la thèque. Les parois des tubes cylindriques sont marquées de stries d'accroissement. Sur la face intérieure de la plaque, les ouvertures sont entourées par des anneaux concentriques, qui les rétrécissent progressivement.

Les observations faites sur d'autres échantillons indiquent que les ouvertures, aussi bien extérieures qu'intérieures, des choanophymes ont tendance à se cicatrifier progressivement en liaison avec l'épaississement progressif de la couche ornementogène et de la couche basale. Ce processus de cicatrisation des choanophymes peut être bien suivi sur le fragment de paroi No. 30 (Fig. 17). Cet échantillon conserve 6 côtes. Les côtes situées près du bord mince de la plaque, donc plus approchées à l'aperture, sont bien marquées. En allant dans la direction du bord épais, les côtes deviennent de moins en moins élevées, à cause de l'épaississement progressif de la couche ornementogène dans les espaces intercostaux, ainsi que sur les côtes mêmes. En rapport avec cet épaississement, les ouvertures extérieures de choanophymes deviennent de plus en plus réduites et sur les côtes IV<sup>e</sup>, V<sup>e</sup> et VI<sup>e</sup> il n'en restent que des cicatrices fermées. Du côté intérieur de la plaque, les ouvertures correspondant aux côtes I<sup>e</sup>, II<sup>e</sup> et III<sup>e</sup> ne sont pas fermées, et celles de la IV<sup>e</sup> côte le sont en partie, tandis que celles des côtes V<sup>e</sup> et VI<sup>e</sup> sont fermées complètement. Etudiant ces deux dernières côtes en forte lumière transmise, on peut constater que, correspondant aux ouvertures fermées, il y a à l'intérieur de la paroi les traces des canalicules.

Les observations faites sur cet échantillon et quelques autres conduisent aux conclusions suivantes:

1° Les choanophymes ouverts existaient seulement sur les côtes voisines de la partie péristomale de la thèque. A mesure de l'accroissement de la thèque, les choanophymes situés sur les côtes distales se cicatrisaient graduellement du côté extérieur à cause de l'épaississement de la couche ornementogène, et du côté intérieur en rapport avec l'épaississement de la couche basale.

2° Les phénomènes de l'épaississement progressif de la paroi thécale du côté extérieur dans la direction de l'apex ne peuvent être autrement expliqués qu'en admettant que la paroi était recouverte à l'extérieur de tissu mou, sécrétant les lamelles successives de la couche ornementogène.

A une conclusion analogue est arrivé Barrande (1867, p. 16) en admettant que „...les ornemens du test sont formés par un appendice ou organe externe”. L'auteur pensait probablement qu'il pouvait y avoir des lobes, pendant du péristome de façon semblable à ceux, qui chez les Coralliaires sécrètent l'épithèque. Mais la présence de semblables appendices chez les Conulaires n'est pas concevable en présence des lobes

aperturax, pouvant fermer l'aperture. Il faut plutôt admettre que toute la surface extérieure était recouverte par le tissu épidermique, dont les cellules sécrétaient les lamelles successives, dont est formée la couche ornementogène.

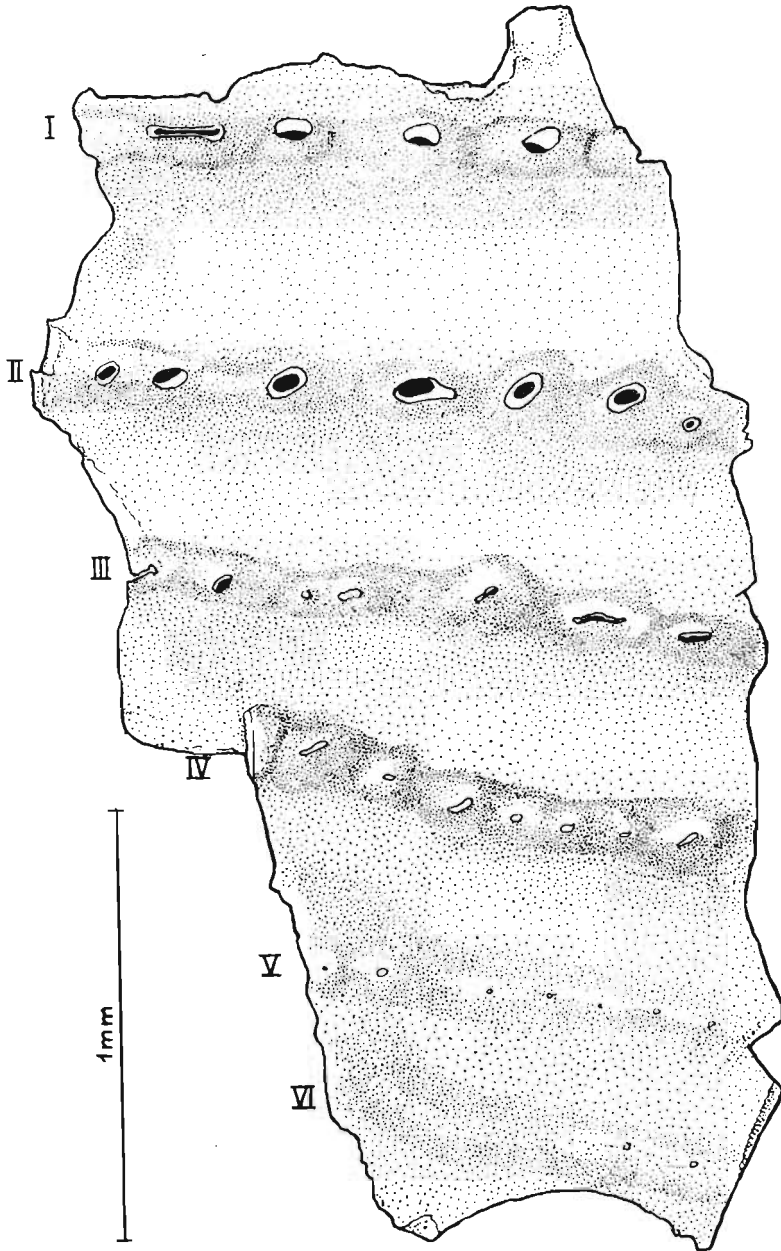


Fig. 17. — *Conularia* sp. No. 30. Fragment de paroi gardant 6 côtes, dont 4 (I-IV) à choanophymes ouverts de part en part, mais à différents degrés de cicatrisation, et deux (V-VI) à choanophymes complètement cicatrisés. Galet O. 324.

En ce qui concerne la cicatrisation progressive des canaux des choanophymes, ce processus se poursuivait aussi bien à leurs ouvertures extérieures qu'intérieures. Autour de ces dernières se formaient d'abord des anneaux concentriques (Fig. 15, A3), qui les rétrécissaient graduellement, jusqu'à les recouvrir enfin complètement par des lamelles de la couche basale.

#### MORPHOLOGIE INTERNE DE LA THÈQUE

Les auteurs décrivant les Conulaires se concentraient pour la plupart sur l'analyse de la morphologie extérieure de la thèque et sur la taxonomie du groupe. Ce n'est que rarement qu'on exécutait des sections transversales de la thèque et qu'on étudiait la morphologie de la surface intérieure de ses parois. On a constaté seulement que les arêtes de la thèque sont, en général, fortement épaissies du côté intérieur et qu'à la ligne pariétale de chaque paroi correspond, du côté intérieur, une carène plus ou moins saillante. Dans un seul cas, on a eu la chance de constater la présence, le long de cette ligne, de minces septes bifurqués en Y. Cette observation fut faite par Wiman (1895) sur deux exemplaires de thèques jeunes, décrites sous le nom de *Conularia oculata* Wiman, trouvés dans un galet erratique silurien, à l'île de Gotland. Sur les coupes transversales (l. c., Pl. 5, Fig. 9—11) d'un diamètre d'environ 2 mm, les septes (sans leurs bifurcations) atteignent 0,5 mm. Aucun autre auteur n'a observé de semblables septes. Ils n'existaient non plus sur plusieurs exemplaires jeunes bien conservés que j'ai pu étudier.

Sur un de mes spécimens représentant un fragment de l'arête de la pyramide, on peut observer de minces stries longitudinales (Pl. II, Fig. 3). Il se peut que ce soient des traces d'attache de tissus musculaires ou des ligaments longitudinaux.

Certaines observations sur les traces présumées d'organes internes ont été faites par Kowalski (1935) sur un exemplaire de moule interne de *Conularia pyramidata* Hoeningh, provenant de l'Ordovicien (grès de May) de France.<sup>2</sup> Cet exemplaire est cassé en trois parties. A la surface de cassure du tronçon inférieur (l. c., Fig. 3) on peut apercevoir deux petites enfonçures, placées de chaque côté du sillon de l'arête de la pyramide. Kowalski interprétait ces enfonçures comme étant des traces de deux canaux, longeant l'arête près de la surface de la thèque. Non loin de ces enfonçures, vers l'intérieur, on voit une ligne semicirculaire, appelée septum par Kowalski. Enfin, plus près de la paroi opposée se trouve, située un peu excentriquement, la trace d'un troisième canal longitudinal. Les traces des „canaux” doubles existent aussi sur le tronçon moyen de

<sup>2</sup> Cet échantillon me fut prêté du Musée d'Histoire Naturelle de Nantes, par Mme Baudoin-Baudin, le conservateur, à laquelle je tiens à exprimer ici mes remerciements.

l'échantillon, ce qui parle en faveur de la supposition que ces „canaux” se continuaient au moins à travers les tronçons supérieur et moyen. Tous ces traces sont marquées dans la masse de grès avec la limonite.

L'interprétation des traces signalées par Kowalski est plutôt embarrassante, car elles se trouvent dans une roche quartziteuse à grain assez grossier, dans laquelle la chance de conservation des traces de quelques parties organiques était plutôt minimale. Il serait nécessaire d'étudier un certain nombre de *C. pyramidata* de ce gisement pour vérifier, si ces traces se répètent ou si elles sont d'origine étrangère.

#### STRUCTURE DE LA THÈQUE ET SA RELATION AVEC LE CORPS DE L'ANIMAL

Tous les auteurs, ayant étudié les Conulaires, sont d'accord que leur thèque est formée principalement de phosphate de chaux. Bouček et Ulrich (1929) ont établi que ce phosphate correspond au minéral, nommé la collophanite. La plupart des auteurs admettent, en outre, que dans la composition de la thèque entre aussi une substance organique, considérée en général comme étant de la chitine. Mais personne, à ma connaissance, n'a fait jusqu'ici une analyse chimique de cette présumée chitine. En ce qui concerne la teneur en phosphate de chaux, suivant différentes analyses, elle oscille entre 66,6 et 96% (*vide* Moore & Harrington, 1956, p. F34).

On a souligné souvent la grande minceur des parois de la thèque. Bouček et Ulrich (*l. c.*, p. 212) donnent pour deux spécimens de *Conularia imperialis* Barr. 0,056—0,070 et 0,170—0,82 mm respectivement. Moore et Harrington (1956, p. F34) donnent pour 7 différentes espèces des chiffres, variant entre 0,23 à 0,37 mm.

L'épaisseur des parois des thèques jeunes que j'ai pu mesurer varie entre 0,005 et 0,01 mm. Le plus épais fragment de la paroi atteignait 0,13 mm.

On admet que chez l'animal vivant la thèque devait être très élastique. Ceci s'appuie sur les observations démontrant que souvent les échantillons, plus ou moins déformés, ne portaient pas de traces de craquelures. Sur un de mes échantillons jeunes (Fig. 18) existe un enfoncement de la paroi qui n'est pas accompagné de cassure. Cet enfoncement a dû se produire pendant la vie de l'animal, car il a provoqué une certaine perturbation dans le développement des côtes.

En faveur d'une grande élasticité parlent explicitement les échantillons décrits par R. et E. Richter (1930) du Dévonien inférieur (Hunsrück-schiefer) de Bundebach. Ces échantillons ont subi une déformation et un aplatissement très poussés, sans qu'on y puisse voir des craquelures.

L'élasticité de la partie péristomale de la thèque est mise en évidence aussi par la présence des lobes aperturax, tantôt ouverts, tantôt fermant l'aperture.

Néanmoins, les thèques fossilisées ne gardent aucune élasticité. Même les thèques les plus minces sont complètement rigides.

Il faut prendre en considération le fait que pendant la vie de l'animal, les parois de sa thèque étaient pénétrées de substance organique, contenue

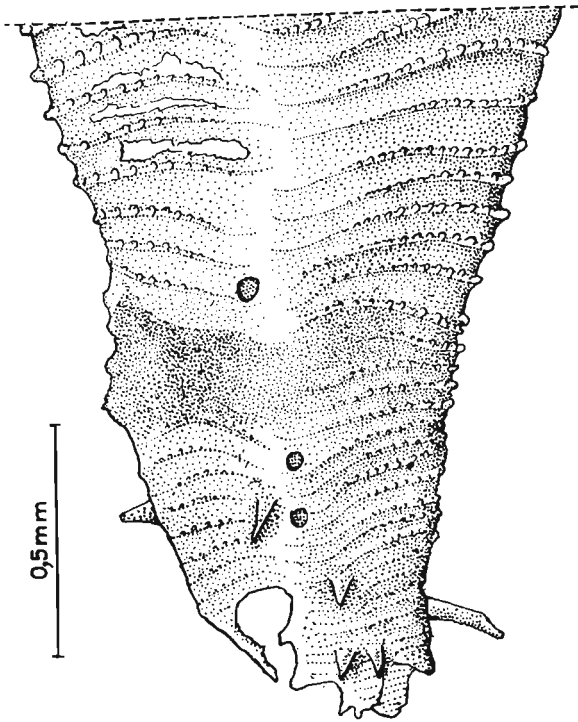


Fig. 18. — *Conularia* sp. No. 12. Partie apicale d'une thèque fragmentaire, pourvue d'un nombre limité d'épines, présentant un enfoncement du test, auquel est lié une réduction des côtes. Vue du côté de l'arête. Galet O. 400.

aussi bien dans les pores et canalicules décrits plus haut que, fort probablement, entre les lamelles de phosphate de chaux. En outre, il est plus aisé de comprendre l'élasticité de la thèque, si l'on admet — comme il me le paraît nécessaire — que le test de la Conulaire constituait une sécrétion interne, contenue dans le tégument de l'animal. Le fait qu'à la surface des thèques on trouve souvent différents épibiontes, ne contredit nécessairement la présence à leur surface de tissus mous, cela d'autant plus que la plupart de ces organismes s'attachaient, selon toute probabilité, sur les thèques reposant au fond de la mer après la mort de l'animal.

Un problème particulier chez les Conulaires est constitué par les organes, ou plutôt les traces des organes, que j'ai appelés les choanophy- mes. Comme l'indique leur morphologie décrite plus haut (voir p. 512), par

l'intermédiaire de ces ouvertures, perçant la paroi de la thèque, des processus particuliers de la surface du corps de l'animal devaient passer à l'extérieur. Comme le diamètre des choanophymes mesurait de 0,05 à 0,15 mm, les organes qui leur correspondaient devaient avoir des diamètres analogues. Il me semble le plus probable qu'il y s'agissait de quelques organes de sens, facilitant à l'animal une orientation dans le milieu. Il pouvait s'agir de soies sensibles ou des organes de vue. Parmi les Invertébrés à test extérieur, les Brachiopodes sont pourvus de soies le long du bord libre du manteau. Il est vrai que chez ces animaux les soies ne percent pas la coquille, mais sont logées dans des gouttières le long de ses bords. S'il s'agit des organes de sens, liés intimement au test et le perçant de part en part, ils sont d'une façon typique développés chez les Chitons sous forme d'aesthètes. Il n'est pas exclu que des organes analogues pouvaient exister chez les Conulaires. Mais chez les Chitons ces organes de sens sont disséminés en grand nombre sur toutes les plaques de la coquille et sont fonctionnels pendant toute la vie de l'animal. Chez les Conulaires, par contre, les organes occupant les entonnoirs des choanophymes existaient seulement dans la partie périaperturale et s'atrophiaient graduellement dans la direction apicale, au fur et à mesure de l'accroissement et de l'épaississement des parois de la thèque. On ne sait pas du reste s'ils existaient chez tous les Conulaires. Seules les études futures, plus précises de celles faites jusqu'à présent, seront susceptibles de l'élucider.

Kiderlen (1937), Moore et Harrington (1956) et Werner (1966) admettent, en outre, l'existence chez les Conulaires des tentacules péristomaux. La seule observation concrète là-dessus a été faite sur un échantillon de *Conchopeltis alternata* Walcott de l'Ordovicien moyen (Trenton) de New York, illustré par Moore et Harrington (1956, p. F32, Fig. 22). A la périphérie du disque de cette forme, composé de quatre larges lobes, se sont conservées les empreintes de nombreux tentacules. Cependant, l'appartenance aux Conulaires de *Conchopeltis* éveille de sérieux doutes. Sa forme de cône largement ouvert ne s'observe jamais chez les Conulaires. Aucune trace de test minéral n'y a été trouvée, malgré la présence de ce fossile dans un calcaire du type lithographique, où les Pélécytopodes et les Gastropodes conservent leurs coquilles (Walcott, 1875, *vide* Knight, 1937, p. 187). La surface des lobes est couverte des stries radiales et des lignes d'accroissement ondulées. Mais il n'y a pas de traces de l'ornementation typique des Conulaires, consistant en côtes avec des tubercules. Le corps de *Conchopeltis* devait être très souple, car ses lobes sont souvent diversement repliés. Tout ceci plaide contre la nature conularioïde de ce fossile, et le fait rapprocher plutôt des Méduses.



## CONDITIONS DE VIE DES CONULAIRES

La plupart des auteurs admettent que dans la vie d'une Conulaire il y avait deux phases: 1° stade jeune, pendant lequel l'animal vivait attaché au support, et 2° stade adulte de vie libre.

La conception que les individus jeunes vivaient attachés au support, s'est formée après la découverte par Ruedemann de nombreux spécimens de *Sphenothallus angustifolius* Hall, attachés au substratum au moyen d'un disque basal; par contre, personne n'a trouvé des individus adultes ayant des traces sûres d'attache.

Si l'on prend en considération le fait que les disques d'attache de *S. angustifolius* ont un diamètre mesurant de 0,7 à 2,3 mm, il est difficile d'imaginer que la thèque de l'animal adulte, atteignant plusieurs centimètres de hauteur, puisse se maintenir attachée. Il s'en suit que l'opinion prévale que les Conulaires, en arrivant à un certain stade de développement, se détachaient du support pour devenir libres. L'orifice resté à l'apex après le détachement était cicatrisé par l'animal au moyen d'une cloison.

Sur les théques jeunes, assez nombreuses, conservant leur apex, que j'ai pu rassembler, aucune n'est pourvue de disque basal. Sur certains échantillons seulement l'apex est aplati, peut être en rapport avec la fixation. Les théques dont l'apex est pourvu d'une touffe d'épines, ne trahissent aucune trace de fixation, quoique il n'est pas exclu que les épines mêmes pouvaient jouer un certain rôle dans le processus, car à la surface d'un spécimen (Fig. 19), assez grand, on peut constater la présence de deux fragments des parties apicales de deux individus, fixés au moyen d'épines.

En ce qui concerne les individus jeunes, dont l'apex reste ouvert, ils pouvaient être fixés au support directement par le bout du corps. Mais il n'est pas exclu aussi qu'ils pouvaient mener dès le début une vie libre.

Quel que soit le mode de fixation des individus, cet état ne pouvait être que transitoire dans la plupart des cas. Les individus adultes menaient, selon toute probabilité, une vie libre. Comme organes natatoires pouvaient leur servir, suivant la supposition de Kiderlen (1937, p. 138), les lobes aperturaires, mus par des muscles longitudinaux, et le mouvement serait de recul analogue à celui des Méduses. Les conclusions de Kiderlen sont en accord avec celles, formulées auparavant par R. et E. Richter (1930, pp. 168-170), après l'analyse que ces auteurs ont faite de différentes possibilités.

En admettant la vie libre de la plupart des Conulaires, il serait naturel qu'elles soient pourvues, dans la partie péristomale, d'organes spéciaux de sens, placés dans les tubercules perforés, auxquels j'ai appliqué le nom de choanophymes.

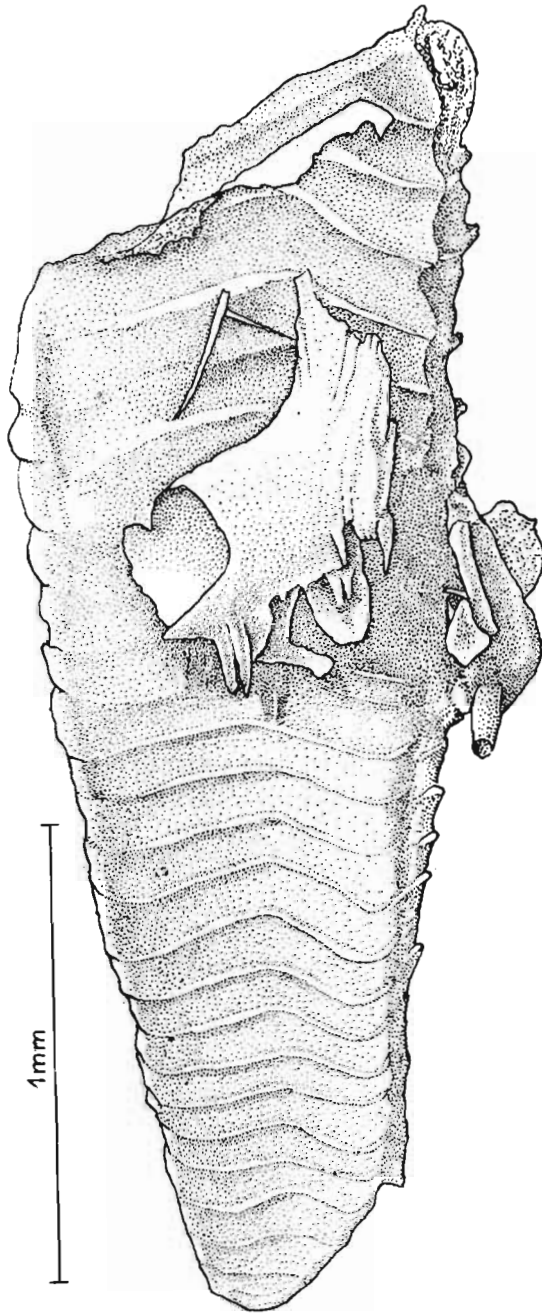


Fig. 19. — *Conularia* sp. No. 11. Partie proximale d'une thèque sans épines, à côtes sans tubercules. A la surface sont attachés, à l'aide d'épines, deux fragments apicaux de deux théques. Forage Krzyże 4, 467-471 m, Llandeilo(?)

## POSITION SYSTÉMATIQUE DES CONULAIRES

Du fait que le test des Conulaires se distingue par un ensemble très particulier de caractères, qu'on ne trouve chez aucun autre groupe d'Invertébrés, et qu'on n'a trouvé jusqu'ici aucune forme intermédiaire entre ces fossiles et d'autres animaux, — il résulte que les paléontologistes ont eu toujours un embarras pour leur assigner une place adéquate dans la classification zoologique.

Pendant le XIX<sup>e</sup> et début du XX<sup>e</sup> siècle, selon les auteurs, les Conulaires étaient assignées soit aux Ptéropodes, soit aux Céphalopodes. On les comparait aux Ptéropodes à cause d'une certaine similitude de leur thèque avec la coquille des formes vivantes, telles par exemple comme *Cleodora*. Cette hypothèse fut néanmoins abandonnée surtout après que Pelsener (1889) a démontré l'existence de différences essentielles entre ces deux groupes et l'absence entre eux de toutes formes intermédiaires, ainsi que leur différente répartition géochronologique.

L'hypothèse de parenté entre les Conulaires et les Céphalopodes était basée surtout sur le fait que dans la partie apicale de la thèque de certaines Conulaires existent des cloisons transversales et que certains auteurs ont cru d'y voir aussi la trace de siphon. La présence de ce dernier n'a pas été ensuite confirmée, et quant aux cloisons, leur présence n'est pas universelle et elles ne sont pas certainement homologues aux cloisons de la coquille des Céphalopodes. Par conséquent, personne aujourd'hui ne soutient plus cette hypothèse.

Plus favorablement a été accueillie par les paléontologistes et les zoologistes l'hypothèse de l'affinité des Conulaires avec les Coelentérés du groupe des Scyphozoa, développée par Kiderlen (1937). Kiderlen a fait une comparaison de la morphologie de la thèque des Conulaires avec celle de Scyphoméduses sédentaires du groupe des Stauromedusida, telles comme le genre *Haliclystus*. Selon cet auteur, les principaux caractères communs des Conulaires et des Scyphoméduses sédentaires seraient: 1° la symétrie tetraradiaire, 2° la similitude entre les septes bifurqués, observés par Wiman chez *Conularia loculata* et les taenioles, soutenant les rubans musculaires chez *Haliclystus*, et 3° la fixation au support des thèques jeunes de Conulaires, observée par Ruedemann chez *Serpulites angustifolius* Hall (recte *Sphenothallus angustifolius* Hall) de façon analogue de ce qui a lieu chez *Haliclystus*. En plus, Kiderlen s'efforça de justifier son hypothèse par le parallélisme, qui lui paraissait exister entre la phylogénie des Conulaires et l'ontogénie de *Haliclystus*. Selon cet auteur, on pourrait considérer, comme une forme ancestrale de Conulaire, le fossile problématique *Serpulites* cf. *angustifolius*, ayant une symétrie bilatérale.

De tous les caractères approchant — suivant Kiderlen — les Conulaires aux Scyphozoa, seule la symétrie tetraradiaire pourrait plaider en faveur de son hypothèse. Les septes, une fois seulement observés chez les Conulaires, sont des formations squelettiques, tandis que les taenioles des

*Haliclystus* ne secrètent jamais de parties squelettiques. La façon similaire de fixation au support ne peut avoir aucune importance, d'autant plus qu'elle n'est pas générale chez les Conulaires. Enfin, les spéculations de Kiderlen sur la phylogénie des Conulaires ne reposent pas sur des faits paléontologiques.

Malgré la faiblesse des arguments, sur lesquels s'appuyait l'hypothèse de Kiderlen, celle-ci a été favorablement traitée par Moore et Harrington (1956). Ces auteurs, sans ajouter aucun argument nouveau en sa faveur, ont incli les Conulaires dans la classe des Scyphozoa, en les traitant comme une sous-classe appelée Conulata, comprenant un seul ordre Conulariida.

L'hypothèse de Kiderlen a trouvé dernièrement un appui de la part du zoologue Werner (1966). Cet auteur, dans un intéressant travail consacré au représentant vivant des Scyphozoa — le genre *Stephanoscyphus* — a fait une comparaison détaillée des tubes chitineux de ce Scyphozoaire polypoïdal avec la thèque des Conulaires. Admettant, en quelque sorte d'avance, que *Stephanoscyphus* est un descendant direct des Conulaires, Werner s'efforce de trouver des similitudes et des homologues entre le tube de *Stephanoscyphus* et la thèque des Conulaires. Quoique le tube de *Stephanoscyphus* ait une section transversale circulaire et la thèque de Conulaire — quadrangulaire, Werner s'efforce de voir dans le tube les traces d'une tetramérie primitive, exprimée par la répartition à son intérieur de 8 apophyses dentiformes. Quatre apophyses plus grandes sont homologuées avec les arêtes épaissies de Conulaire, et quatre plus petites — avec ses lignes pariétales. La couronne de ces apophyses représenterait „... ein Rest der tetrameren (bzw. unter Einbeziehung der Mittellinien oktomenen) Symmetrie des Conulatengehäuses erhalten" (l. c., p. 328). L'auteur n'attache pas d'importance à la différence entre la composition chimique du test des Conulaires et de *Stephanoscyphus*, d'autant plus qu'il admet, en suivant en cela d'autres auteurs, que la thèque des Conulaires est composée de chitine ou de chitine avec phosphate de chaux.

Partant de ses considérations, hautement spéculatives, Werner arrive à la conclusion que les Scyphozoa correspondent à des descendants directs des Conulaires, et *Stephanoscyphus* représenterait le stade intermédiaire entre ces deux groupes d'animaux.

Les côtés faibles de la théorie de Werner sont: le caractère nettement spéculatif de sa homologation des tubes chitineux de *Stephanoscyphus* avec les théques phosphatées des Conulaires, et le fait qu'elle est dépourvue de toute base paléontologique et géochronologique. Comme j'ai eu l'occasion de le montrer récemment (Kozłowski, 1967), les tubes chitineux du genre *Byronia*, tout à fait similaires à ceux de *Stephanoscyphus*, se rencontrent déjà au Cambrien, en même temps que les théques des Conulaires. Entre les uns et les autres n'existent pas de formes inter-

médiaires. N'ont été trouvées non plus des formes qui lieraient les Scyphozoa aux dernières (triasiques) Conulaires.

Il me semble donc que ni Kiderlen, ni Werner n'ont apporté aucun argument convainquant de l'affinité entre les Conulaires et les Scyphozoa.

En ce qui concerne les affinités possibles de Conulaires avec d'autres animaux, il faut mentionner encore que les auteurs français, H. Termier et G. Termier (1948), en s'appuyant sur certaines similitudes, à mon avis superficielles, dans le système des côtes et des lignes d'accroissement de la thèque des Conulaires avec la structure fusellaire des thèques de Ptérobranches, ont émis l'idée de l'affinité possible de ces deux groupes. Néanmoins, dans leurs conclusions (*l. c.*, p. 721) ils disent que „... il apparaît maintenant indubitable que ces organismes (Conulaires) représentent un type d'organisation et de métabolisme différent de tout ce que l'on connaît aujourd'hui". C'est à peu près à la même conclusion que sont arrivés auparavant R. et E. Richter (1930, p. 168).

Je m'associe entièrement aux opinions de tous ces auteurs et je propose, par conséquent, de considérer le groupe des Conulaires comme constituant un embranchement à part, sans aucune connection connue avec les autres embranchements.

Il est vrai que le test phosphaté des Conulaires, la présence d'épines creuses dans le stade jeune de leur thèque, ainsi que la présence de pores dans le test — sont autant de caractères qu'on retrouve chez les Brachiopodes Inarticulés. Mais étant donné des différences sensibles dans le plan général d'organisation des Brachiopodes et des Conulaires, il est probable que ces similitudes sont dues plutôt à des convergences.

Jusqu'ici aucune forme intermédiaire n'a été trouvée entre les plus anciens Conulaires, c'est-à-dire cambriennes, et d'autres animaux de cette période. Il est donc possible que ce type s'est constitué déjà aux temps précambriens.

Cette curieuse souche d'animaux n'a donné origine pendant sa longue histoire connue, c'est-à-dire entre le Cambrien moyen et le Trias supérieur (environ 350 million d'années), à aucun rameau phylétique. Il se caractérise en outre par un exceptionnel conservatisme, puisque non seulement la forme générale de la thèque, mais également son ornementation et possiblement aussi ses conditions de vie, n'ont subi aucuns changements sensibles.

---

#### APPENDICE

##### REPRODUCTION CHEZ LES CONULAIRES

Ayant trouvé un fossile dont l'appartenance aux Conulaires n'est pas exclue, mais qui fait naître l'idée d'une reproduction asexuée chez

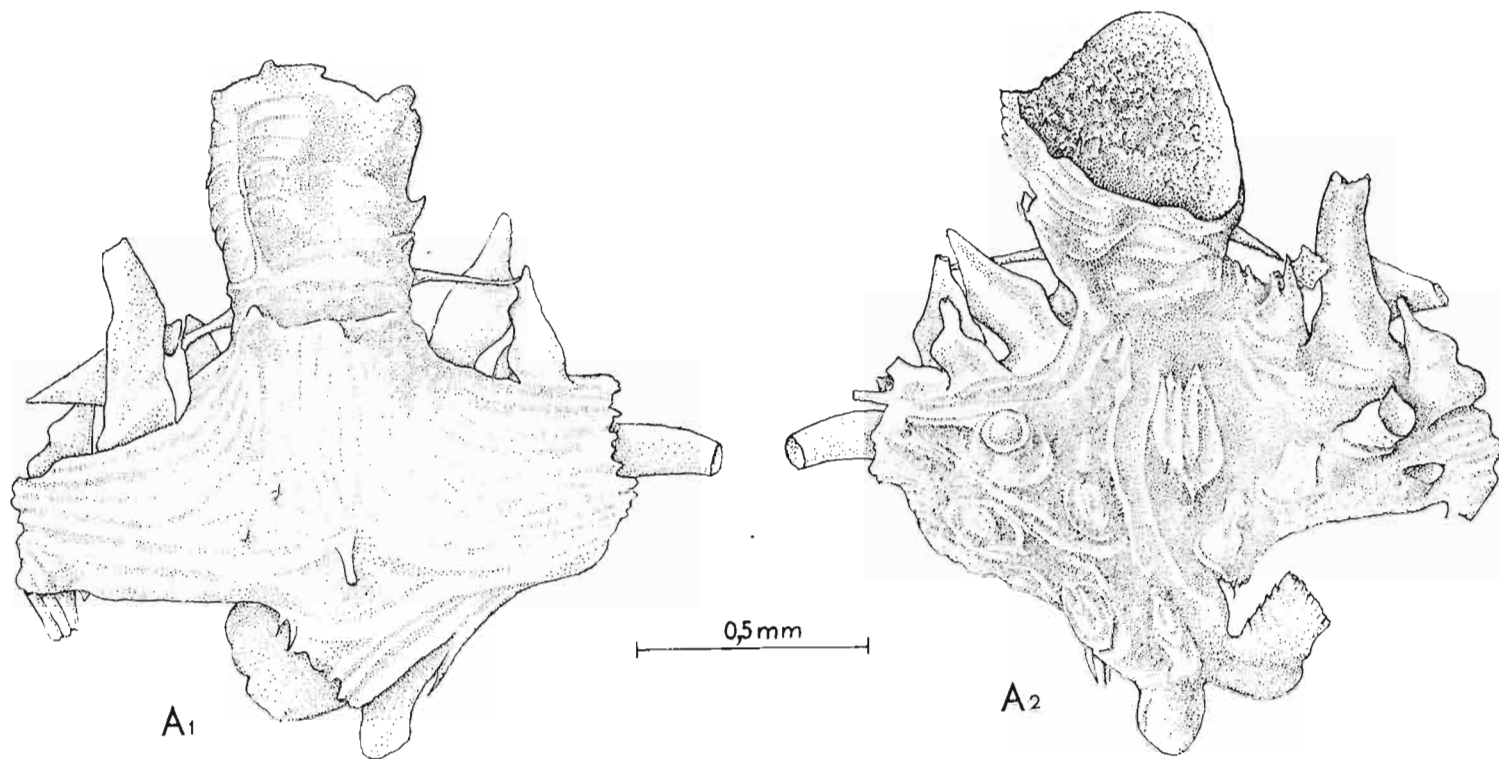


Fig. 20. — ?*Conularia* sp. No. 8. Thèque bourgeonnant à partir d'un ensemble de fibres et processus divers. A<sub>1</sub> et A<sub>2</sub> vue de deux côtés opposés. Forage de Mielnik, 1160-1166 m, Caradoc.

les Conulaires, à côté d'une reproduction à partir d'oeufs, je tiens à ajouter quelques remarques sur ce difficile problème.

Les études de Ruedemann (1896, 1898), consacrées aux Conulaires de l'Ordovicien supérieur (Utica shale) des États Unis, ont démontré qu'au stade jeune ces animaux formaient parfois de grands essaims d'individus, à peu près de même âge, se fixant chacun au moyen du disque basal à différents supports, surtout aux thèques d'individus adultes. Ces essaims prenaient probablement origine à partir d'un frai pondu par un individu maternel.

Un autre type de groupement d'individus, ceux-ci irradiant d'un point, fut décrit et illustré par Slater chez *Conularia tenuis* Slater (1908, pp. 6 et 22; Pl. 2, Fig. 1), provenant de Calciferous Sandstone d'Angleterre. L'auteur fait remarquer qu'il ne s'agit probablement pas d'une vraie colonie, mais seulement d'une association d'individus séparés. D'autres spécimens analogues existeraient, suivant Slater, au British Museum (Nat. Hist.).

H. Termier et G. Termier (1948, p. 717) ont avancé la supposition que de pareils assemblages „... pourraient avoir été produits à partir d'un germe ou d'un individu initial ayant bourgeonné”. Néanmoins, jamais n'a été constaté le phénomène de bourgeonnement chez les Conulaires.

En rapport avec ce problème reste l'échantillon, dont je donne la description à continuation. Il est vrai que dans ce cas il s'agirait de bourgeonnement d'une supposée Conulaire non pas à partir d'une autre, mais à partir d'une masse de fibres phosphatées d'une très particulière structure. L'échantillon en question (Fig. 20 A, B) fut préparé à l'aide d'acide acétique à partir des marnes de l'Ordovicien supérieur (Caradoc) du forage de Mielnik, d'une profondeur de 1160—1166 m. Son diamètre est d'environ 1,5 mm. Il se compose de fines fibres de phosphate de chaux, disposées parallèlement en faisceaux. De ces fibres surgissent des processus épineux, les uns creux, d'autres pleins. Une face de l'échantillon est formée par des faisceaux de fibres accolées parallèlement. La face opposée porte d'étranges processus en forme de courts chicots à structure concentrique. De cette masse de fibres et de processus surgit une espèce de thèque conularioïde d'environ 0,5 mm de hauteur. Elle est d'une section transversale irrégulièrement quadrangulaire, à angles arrondis. Des côtes transversales, faiblement marquées, peuvent être distinguées sur ses faces. A sa base se trouvent deux fines épines. L'intérieur de la thèque est rempli d'une masse siliceuse.

L'interprétation de l'échantillon ainsi caractérisé n'est pas facile. La petite thèque surgissant de la masse de fibres et tubes ressemble indubitablement par sa forme, son ornementation, ainsi que par la présence d'épines à sa base, à la thèque d'une jeune Conulaire. Le fait qu'elle se compose de phosphate de chaux, plaide aussi en faveur de sa connexion avec les Conulaires.

Mais il serait risqué, en s'appuyant sur cet unique spécimen, à morphologie si particulière, de tirer la conclusion qu'on y a affaire au phénomène de la naissance d'une Conulaire non pas à partir de l'oeuf, mais grâce au bourgeonnement sur une masse fibreuse de nature problématique.

Il faut, pour le moment, considérer les problèmes de la signification biologique de groupement rayonnant des Conulaires du type décrit par Slater, ainsi que celui de bourgeonnement chez les Conulaires, comme restant ouverts et exigeant encore des recherches poursuivies.

*Institut de Paléozoologie  
de l'Académie Polonaise des Sciences  
Warszawa, Żwirki i Wigury 93  
Juin, 1968*

#### OUVRAGES CITÉS

- BARRANDE, J. 1867. Système silurien du centre de la Bohême. 3: Ordre des Ptéropodes. I-XV+1-54, Prague.
- BOUČEK, B. 1928. Révision des Conulaires paléozoïques de la Bohême. — *Palaeontogr. Bohemiae*, **11**, 56-108, Prague.
- BOUČEK, B. & ULRICH, T. 1929. Étude sur la coquille du genre *Conularia* Müller. — „*Vestník*”, *Serv. Géol. Rép. Tchécosl.*, **5**, 205-218, Praha.
- HOLM, G. 1893. Sveriges kambrisk-silurska Hyolithidae och Conulariidae. — *Sver. Geol. Unders.*, **C. 12**, 113-144, Stockholm.
- KIDERLEN, H. 1937. Die Conularien. Über Bau und Leben der ersten Scyphozoa. — *N. Jb. Min. etc.*, Beil. — Bd. **77**, B, 113-169, Stuttgart.
- KNIGHT, J. B. 1937. *Conchopeltis* Walcott, an Ordovician genus of the Conulariida. — *J. Paleont.*, **11**, 3, 186-188, Tulsa.
- KOWALSKI, J. 1935. Les Conulaires. Quelques observations sur leur structure anatomique. — *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest*, sér. 5, **5**, 281-293, Nantes.
- KOZŁOWSKI, R. 1967. Sur certains fossiles ordoviciens à test organique (Niektóre skamieniałości ordowickie o szkieletcie organicznym). — *Acta Palaeont. Pol.*, **12**, 2, 99-132, Warszawa.
- MOORE, R. C. & HARRINGTON, H. J. 1956. Scyphozoa. In: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part F, F38-F66, Lawrence.
- PELSENEER, P. 1889. Sur un nouveau *Conularia* du Carbonifère et sur les prétendus „Ptéropodes” primaires. — *Mém. Soc. Belge Géol.*, **3**, 124-136, Bruxelles.
- RICHTER, R. & E. 1930. Bemerkenswerterhaltene Conularien und ihre Gattungsgenossen im Hunsrückschiefer (Unterdevon) des Rheinlandes. — *Senckenbergiana*, **12**, 1, 152-171, Frankfurt a. M.
- RUEDEMANN, R. 1896. Note on the discovery of a sessile *Conularia*. — *Amer. Geologist*, **17**, 1, 158-165, Minneapolis.
- 1898. The discovery of a sessile *Conularia*. — *N. Y. State Geol., Ann. Rep.*, **15**, 701-720, Albany.
- SLATER, J. L. 1907. A Monograph of British Conulariae. *Palaeontogr. Soc.*, 1-41, London.
- SOWERBY, J. 1818. Mineral conchology of Great Britain, **3**, p. 107.
- TERMIER, H. & G. 1948. Position systématique et biologie des Conulaires. — *Rev. Scient.*, **3300**, 711-720, Paris.



- WERNER, B. 1966. Stephanoscyphus (Scyphozoa, Coronatae) und seine direkte Abstammung von den fossilen Conulata. — *Helgol. Wiss. Meeresunt.*, **13**, 317-347.
- WIMAN, C. 1895. Paläontologische Notizen. — *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, 113-117, Upsala.

---

ROMAN KOZŁOWSKI

NOWE OBSERWACJE NAD KONULARIAMI

*Streszczenie*

Chociaż rodzaj *Conularia* wprowadzony został do nomenklatury paleontologicznej równo półtora wieku temu (Sowerby, 1818) i od tego czasu poświęcono konulariom kilka monografii oraz liczne mniejsze publikacje, badania autora dowiodły, że można jeszcze poczynić na tych skamieniałościach wiele nowych i bardzo ważnych obserwacji.

Materiały konularii ordowickich, jakie autor zdołał zgromadzić w ciągu dwudziestu lat preparowania chemicznego, są na pozór bardzo skromne, gdyż składają się z około 20 osobników młodych, często niekompletnych, i kilkudziesięciu fragmentów tek o rozmiarach od 1 do 4 mm. Dzięki jednak wyjątkowo korzystnemu stanowi ich zachowania, materiały te pozwoliły poczynić sporo obserwacji, rzucających nowe światło na tę zagadkową grupę zwierząt wygasłych.

Wypreparowane dość liczne teki konularii młodych różnią się tym od jedynych dotychczas znanych, opisanych przez Ruedemanna (1896, 1898), że pozbawione są dyska bazalnego i że często opatrzone są rurkowatymi kolcami, komunikującymi z wnętrzem teki, czego nikt dotychczas nie obserwował.

Co się tyczy mikrostruktury, to można było stwierdzić, że ściany tek zbudowane są z dwu warstw zasadniczych, z których zewnętrzna nazwana została *warstwą ornamentogenną*, gdyż ona tylko bierze udział w budowie elementów ornamentacji, tj. żeberek i brodawek, wewnętrzna zaś — *warstwą bazalną*.

Zaobserwowano, po raz pierwszy, obecność *porów* w ścianach teki. Pory te występują prawie wyłącznie w warstwie ornamentogennej. Nie przenikają one na wylot całej warstwy, lecz ograniczone są do poszczególnych blaszek, z których warstwa ta składa się. W pewnych okazach zamiast porów występują *kręte kanaliki*, niekiedy rozgałęzione. Stwierdzono też, że blaszki warstwy ornamentogennej zbudowane są z wielokątnych komórek, tworzących gęstą siatkę.

Brodawki występujące na żeberkach ścian są niekiedy przebite na wylot. Tego rodzaju brodawki, których lejkowaty kanał przebija obie warstwy ściany, nazwane

zostały przez autora choanofymami (*choanophymes*). Występowały one przy brzegu aperturalnym teki. Autor przypuszcza, że choanofymy zawierały za życia zwierzęcia jakieś specjalne organa czuciowe.

Analiza mikrostruktury ścian teki skłania autora do przypuszczenia, że warstwa ornamentogenna wydzielana była przez tkankę epidermalną, pokrywającą z zewnątrz ściany teki i, co za tym idzie, że tekę konularii należy uważać raczej za szkielet wewnętrzny.

Dysk bazalny, opisany przez Ruedemanna u pewnych młodych konularii, wskazuje na ich osiadły tryb życia. Dyska takiego nie ma przy młodych tekach zbadanych przez autora. Nie występują one też na ogół na okazach dorosłych. Zatem jest prawdopodobne, że większość konularii wiodła swobodny tryb życia, szczególnie w stadium dorosłym.

Przegląd krytyczny opinii, dotyczących stanowiska systematycznego konularii, skłania autora do odrzucenia hipotezy postawionej przez Kiderlena (1937), a popartej przez Moore'a i Harringtona (1956) oraz ostatnio przez Wenera (1966), o przynależności konularii do Scyphozoa. Autor podziela raczej opinie wyrażone przez R. i E. Richterów (1930) oraz H. i G. Termierów (1948), że konularie nie mają bliższego pokrewieństwa z żadnym z typów świata zwierzęcego, lecz stanowią same w sobie odrębny typ.

---

#### РОМАН КОЗЛОВСКИ

#### НОВЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ НАД КОНУЛЯРИЯМИ

##### Резюме

Хотя род *Conularia* введен был в палеонтологическую номенклатуру ровно 150 лет тому назад (Sowerby, 1818) и от тех пор конуляриям посвящено несколько монографий и много меньших статей, исследования автора доказали, что на этих окаменелостях можно провести много новых и очень важных наблюдений.

Материалы по конуляриям из ордовика, собранные автором на протяжении 20 лет химической препарировки, с виду очень скромные, ибо состоят лишь из 20 юных особей, часто неполных, и несколько десятков фрагментов тек размером 1—4 мм. Однако благодаря очень хорошей сохранности, эти материалы позволили провести ряд наблюдений, которые проливают новый свет на эту загадочную группу вымерших животных.

Выпрепарированные довольно обильные теки юных конулярий отличаются тем от единичных до сих пор известных и описанных Рюдманном (Ruedemann, 1896, 1898), что они лишены базального диска и что часто снабжены трубчатыми шипами, имеющими сообщение с полостью теки, чего до сих пор никто не наблюдал.

Что касается микроструктуры, то можно было констатировать, что стенки тек построены двумя основными слоями, из которых наружный назван *орнаментогенным*, так как только он принимает участие в строении элементов орнаментации, т.е. ребрышек и бугорков, внутренний же — *слоем базальным*.

Впервые замечено присутствие *пор* в стенках теки. Эти поры находятся почти исключительно в орнаментогенном слое. Они не проникают насквозь целого слоя, а приурочены только к отдельным пластинкам, из которых построен этот слой. В некоторых экземплярах, вместо *пор* находятся извилистые, иногда разветвляющиеся мелкие каналы. Констатировано тоже, что пластинки орнаментогенного слоя построены многоугольными ячейками, составляющими густую решетку.

Бугорки находящиеся на ребрышках стенок, иногда пробиты насквозь. Такие бугорки, которых воронкообразный канал пробивает оба слоя стенки, автор назвал *хоанофимами* (*choanophymes*). Находились они около апертурного края теки. Автор предполагает, что хоанофимы в прижизненном состоянии животного содержали какие-то особенные органы чувств.

Анализ микроструктуры стенок склоняет автора к предположению, что орнаментогенный слой откладывался эпидермальной тканью, покрывающей снаружи стенки тек и, что затем следует, тека конулярии является ее внутренним скелетом.

Базальный диск, описанный Рюдemanном у некоторых юных конулярий указывает на то, что они прикреплялись к субстрату. Такой диск отсутствует у юных тек, исследованных автором. Нет их тоже вообще у взрослых экземпляров. Вероятно затем, что большинство конулярий, а в частности в зрелой стадии, являлось свободно-подвижными животными.

Критический обзор мнений насчет систематической позиции конулярий склоняет автора к отвержению гипотезы Кидерлена (*Kiderlen, 1937*), позднее поддержанной Моором и Гаррингтоном (*Moore & Harrington, 1956*), а в последнее время также Вернером (*Werner, 1966*) о принадлежности конулярий к *Scyphozoa*. Автор поддерживает мнение Р. и Э. Рихтеров (*R. & E. Richter, 1930*) и Х. и Г. Тэрмеров (*H. & G. Termier, 1948*) о том, что конулярии не имеют близкого родства ни с одним типом животных, а являются совсем особым типом в систематическом отношении.

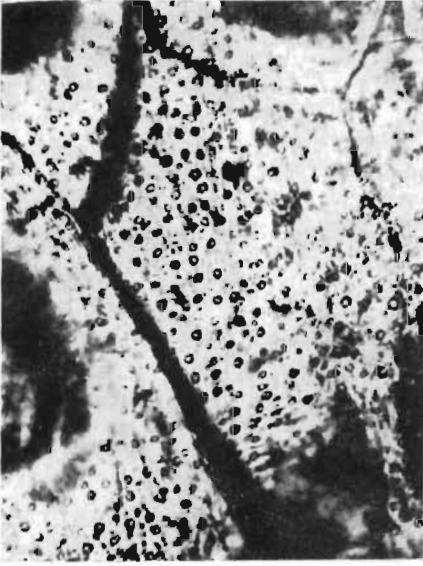
---



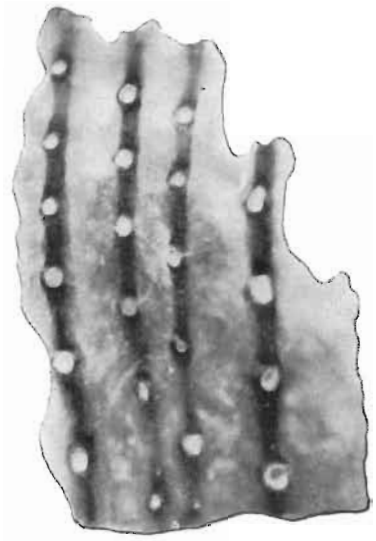
## PLANCHES

Plânche I

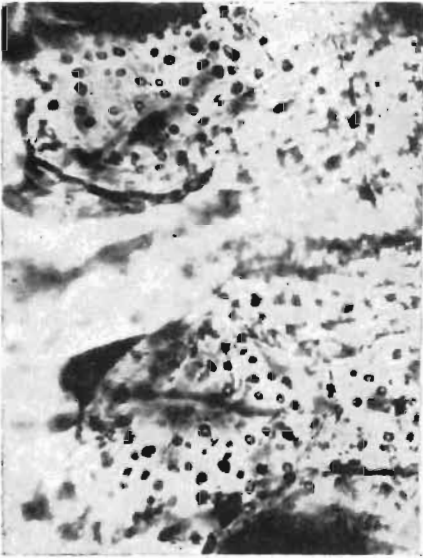
- Fig. 1. *Conularia* sp. No. 17. Fragment de paroi à 4 côtes, pourvues de choanophymes (Galet O. 324); × 30.
- Fig. 2. *Conularia* sp. No. 16. Fragment de paroi vu en lumière transmise, montrant des canalicules vermiformes et un choanophyme (Galet O. 324); × 210.
- Fig. 3. *Conularia* sp. No. 27. a Pores dans l'espace intercostal, b pores dans les tubercules (Galet O. 324); × 225.



3a



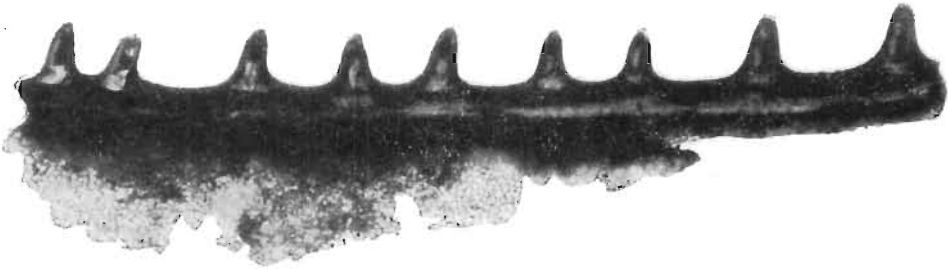
1



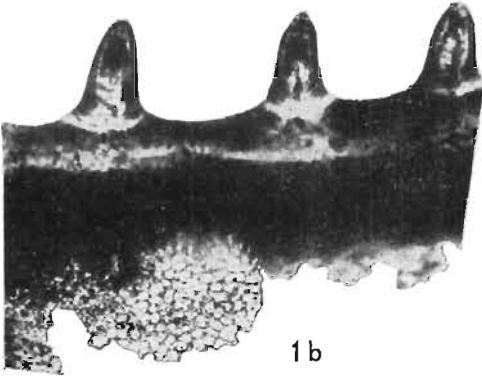
3b



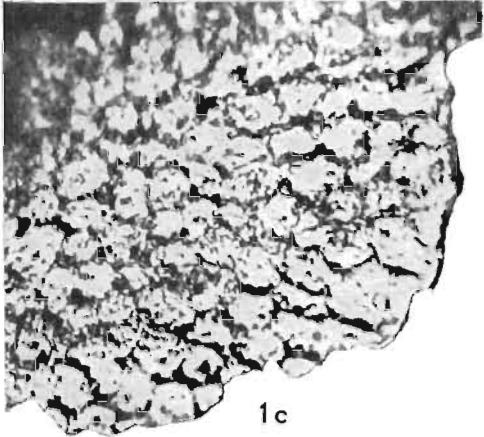
2



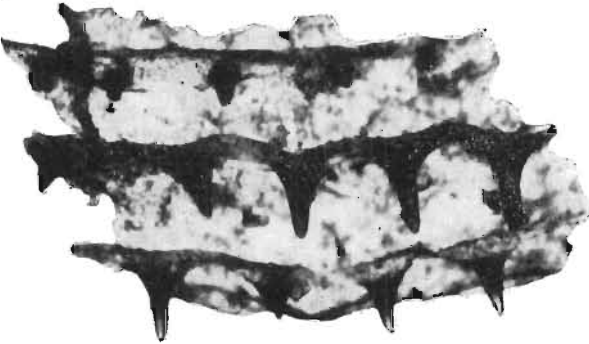
1a



1b



1c



2



3



## Planche II

- Fig. 1. *Conularia* sp. No. 20. a Une côte à tubercules non perforés, montrant la structure cellulaire des lamelles desquamées de la couche ornementogène.  $\times 60$ ; b partie médiane du même échantillon,  $\times 140$ ; c portion de la lamelle à structure cellulaire,  $\times 500$  (Galet O. 557).
- Fig. 2. *Conularia* sp. No. 18. Fragment de paroi à 3 côtes, portant des tubercules spiniformes non perforés (Galet O. 557);  $\times 60$ .
- Fig. 3. *Conularia* sp. No. 21. Fragment de paroi correspondant à l'arête de la thèque, vu du côté intérieur, montrant des stries le long de l'arête (Forage de Krzyże, 471-473 m);  $\times 50$ .