

LE GENRE CERATOCYSTIS JAEKEL  
(ECHINODERMATA, STYLOPHORA)

GEORGES UBAGHS

Université de Liège, Belgium

## ABSTRACT

*Ceratocystis* JAEKEL (Middle Cambrian, Czechoslovakia) is the oldest known genus of the class Stylophora, which formerly was included as a superorder of the class Carpoidea and which comprises the orders Cornuta and Mitrata. Considered as an early somewhat specialized offshoot of the Cornuta, *Ceratocystis* is placed in a family Ceratocystidae JAEKEL. The heterogeneity of the "Carpoidea" is emphasized.

## INTRODUCTION

Le genre *Ceratocystis* JAEKEL provient du Cambrien moyen de la Bohême. C'est le plus ancien représentant connu d'une classe d'échinodermes fossiles, les Stylophora, ce qui confère à son étude un intérêt particulier.

Le terme *Stylophora* a été proposé par GILL & CASTER (ref. 8) pour désigner un superordre de Carpoidea réunissant deux ordres bien individualisés, encore que liés par de nombreux traits communs, les Cornuta et les Mitrata. Dans la partie S du *Treatise on Invertebrate Paleontology*, actuellement sous presse, CASTER & UBAGHS abandonnent la classe des Carpoidea, qu'ils tiennent pour artificielle, et élèvent au rang de classe le superordre des Stylophora.

Malgré son ancienneté, *Ceratocystis* n'est pas l'ancêtre des Stylophora, car il s'affirme déjà, et très nettement, un Cornuta. Il ne semble même pas, en raison de ses spécialisations, appartenir à la filiation directe des autres Cornuta. Il paraît représenter plutôt un rameau distinct, quelque peu aberrant, proche peut-être de la souche, mais suffisamment individualisé pour qu'on lui réserve une place à part dans la classification de ce groupe.

JAEKEL (10) fut le premier à attirer l'attention sur *Ceratocystis* en lui consacrant, dans sa note

où il instituait la classe des Carpoidea, quelques lignes et une reconstitution semi-schématique. BATHER (1) en fournit une description plus complète et une illustration meilleure, quoique erronée en partie. Il reconnut l'existence de ressemblances nombreuses avec *Cothurnocystis*, mais contesta que celui-ci en descende. Aussi, à côté de la famille des Ceratocystidae proposée par JAEKEL (9), érigea-t-il celle des Cothurnocystidae—position que nous adoptons nous-même et justifions plus loin, mais que d'autres auteurs (4, 6) ont estimé ne pas pouvoir tenir.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer mes plus vifs remerciements aux personnes et institutions suivantes qui m'ont confié les matériaux de cette étude: Dr. F. BACHMAYER et Dr. H. KOLLMANN, Naturhistorisches Museum, Vienne, Autriche; Dr. H. JAEGER, Geologisch-paläontologisches Institut und Museum der Humboldt-Universität, Berlin, République Démocratique Allemande; Dr. R. P. S. JEFFERIES, British Museum (Natural History), Londres, Grande Bretagne; Dr. F. PRANTL, Národní Museum, Prague Tchécoslovaquie; Dr. G. WEHRLI-OLBERTZ, Geologisch-palaeontologisches Institut der Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, République Démocratique Allemande.

Ma très chaleureuse gratitude va au Dr. R. C. MOORE et à l'Université du Kansas, qui ont bien voulu publier ce

travail, ainsi qu'au Fonds national de la Recherche scientifique de Belgique, pour le subside qu'il m'a accordé.

La mise au net des dessins, la réalisation des photo-

graphies et le montage des figures sont l'oeuvre de Mme M. MASSON, dont j'ai beaucoup apprécié la dévouée et intelligente collaboration.

## DESCRIPTION SYSTEMATIQUE

### Famille CERATOCYSTIDAE Jaekel, 1901

Contours de la thèque rappelant ceux d'un soulier pointu; coins latéro-antérieurs épais et sail-lants; bord latéral droit pourvu, vers le milieu de sa longueur, d'une projection spinale, immédiatement suivie par une profonde concavité; marginales postéro-latérales en forme de cornes; cadre peu distinct du pavement formé par les centrales; celles-ci grandes et en petit nombre; face supérieure de la thèque avec ride triradiée et ride transverse émanant de la spinale; adorales au nombre de trois, la médiane grande et pourvue d'une encoche dans son bord antérieur, les deux autres formant de part et d'autre le bord antérieur de la thèque et s'étendant légèrement sur les faces supérieure et inférieure; orifice (?hydropore) entaillant le bord inférieur de l'adorale droite; anus probablement entre les deux cornes postérieures; orifices accessoires relativement nombreux du côté droit, disposés en arc le long des sutures reliant l'adorale médiane à l'adorale droite, et le long des sutures unissant l'adorale droite, les marginales  $M_2$  et  $M_3$  aux supracentrales adjacentes; deux orifices semblables, du côté gauche, l'un sur le bord antérieur entre  $M'_2$  et l'adorale gauche, l'autre sur la face inférieure, entre l'adorale gauche et  $M'_1$ ; région proximale de l'aulacophore protégée par des plaquettes imbriquées comme des écailles; rainure médiane de l'aulacophore limitée par des rides étroites et peu élevées; dépressions médianes faiblement indiquées; pas de chenaux transverses; cinq à six paires de plaques de recouvrement sur le stylocone et de deux à cinq paires par article de la région distale. *Cambrien moyen*.

### Genre CERATOCYSTIS Jaekel, 1901

*Espèce type*.—*Ceratocystis perneri* JAEKEL. Désignation par monotypie (10, p. 667).

*Diagnose*.—La famille des Ceratocystidae ne renfermant que le genre *Ceratocystis*, la diagnose de celui-ci sera provisoirement tenue pour identique à celle de la famille. *Cambrien moyen*. Tchécoslovaquie.

### CERATOCYSTIS PERNERI Jaekel, 1901

JAEKEL, 1901 (10), p. 667, fig. 4A,B.

BATHER, 1913 (1), p. 423, fig. 33-35 dans le texte.

JAEKEL, 1918 (11), p. 122.

BATHER, 1925 (2), p. 10, fig. 9-10.

GISLÉN, 1930 (9), p. 206, fig. 6-7.

CUÉNOT, 1953 (5), p. 605, fig. 11.

*Lectotype*.—JAEKEL (10) n'a pas désigné de type. Il a précisé seulement que la figure accompagnant sa diagnose a été réalisée d'après des moulages à la gutta-percha de nombreux exemplaires appartenant au Musée de Bohême et à d'autres collections. Nous désignons comme type de *C. perneri* l'individu (empreinte et contre-empreinte) du Musée de Prague (Národní Museum), portant le numéro 22.123. Cet individu est représenté ici (moulages au latex) (Planche 1, fig. 1a,b).

*Diagnose*.—Mêmes caractères que ceux de la famille.

Localité type.—Skryje, Bohême, Tchécoslovaquie.

Horizon type.—Couches de Skryje, probablement zone à *Eccaparadoxides pusillus*, Cambrien moyen.

*Matériaux d'étude*.—Une soixantaine de plaquettes de grès argileux renfermant les moules internes et externes d'environ 150 individus, étroitement associés et parfois entassés les uns sur les autres. Le fait que les pièces squelettiques, parfois très délicates, ont généralement conservé leurs connexions anatomiques ou n'ont subi que de légères dislocations dues à l'affaissement du corps sous l'effet de la putréfaction et de la pression des sédiments suggère que l'enfouissement fut rapide, sur place ou à proximité du lieu de vie.

Les plaquettes étudiées appartiennent aux institutions suivantes: Národní Museum, Prague, Tchécoslovaquie (19 plaquettes, rangées sous trois numéros, 33.723, 350.50, et BR/213/1961); Naturhistorisches Museum, Vienne, Autriche (28 plaquettes, collection MAREK, répertoriées sous cinq numéros, 1903-VI-41 à 1903-VI-45); British Museum (Natural History), Londres, Grande Bretagne (quatre plaquettes numérotées E16071 à E16074); Geologisch-palaeontologisches Institut und Museum der Humboldt-Universität, Berlin, République démocratique allemande (six plaquettes, numérotées 9, 26, 30, 31, 32, 33); Geologisch-palaeontologisches Institut der Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald, République démocratique allemande (deux plaquettes). Pour la facilité des références, nous désignons certaines de ces institutions par des abréviations: N.M.—Národní Museum, B.M.—British Museum, W.M.—Musée de Vienne, et Berl.M.—Musée de Berlin. Nous avons donné à chacune des plaquettes du Musée de Vienne un numéro personnel: W.M. 1 à W.M. 28.

*Conventions et nomenclature*.—Dans ce qui suit, les spécimens sont orientés suivant les mêmes conventions que celles adoptées dans nos travaux précédents (13, 14). L'aulacophore, tenu pour le support articulé d'un unique ambulacre, désigne

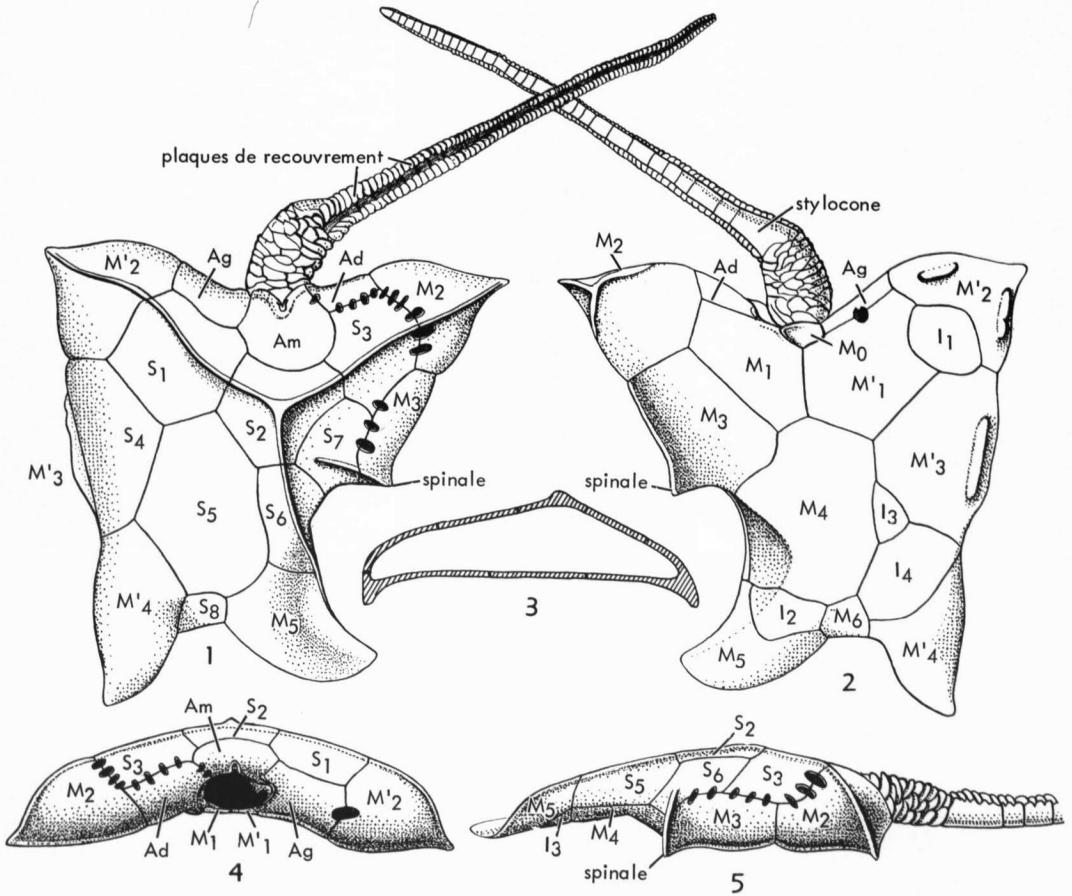


FIG. 1. Reconstitution de *Ceratocystis perneri* basée sur le lectotype et d'autres individus,  $\times 2$ .

1. Face supérieure (plaques de recouvrement de l'aulacophore ouvertes).
2. Face inférieure.
3. Section transversale passant par  $M_3$  et  $M'_3$ .
4. Face antérieure.

5. Face latérale droite.

[Explication: *Ad*, adorale droite; *Ag*, adorale gauche; *Am*, adorale médiane; *I*, infracentrale; *M*, marginale appartenant au côté droit; *M'*, marginale appartenant au côté gauche; *S*, supracentrale.]

l'extrémité antérieure de l'organisme, l'anus (ou son emplacement supposé), l'extrémité postérieure. En plaçant la thèque dans ce qui fut probablement sa position de vie, nous distinguons, par convention, une face inférieure et une face supérieure, un côté droit et un côté gauche. Les termes proximal et distal ne sont appliqués qu'à l'aulacophore; les adjectifs adaxial et abaxial réfèrent à la position ou à l'orientation de toute structure par rapport à l'axe principal, c'est-à-dire longitudinal, du corps.

*Forme de la thèque.*—Les contours, très asymétriques, de la thèque comportent 1) un bord antérieur concave compris entre deux coins saillants, 2) un bord gauche subrectiligne, 3) un bord postérieur creusé en selle et délimité par

deux projections en forme de corne, 4) un bord droit, subrectiligne dans sa portion antérieure, concave dans sa portion postérieure, et présentant une pointe que nous appellerons spinale à la limite de ces deux portions (Fig. 1, A, B). Les contours comptent donc cinq saillies: les deux coins antérieurs, les deux cornes postérieures et la spinale du bord latéral droit. C'est sur les coins antérieurs, sur les bords externes des marginales  $M_3$  et  $M'_3$  et sur la pointe ou la face inférieure des cornes postérieures que reposait la thèque (Fig. 1, C-E).

La thèque s'amincit et se rétrécit vers l'arrière. Sa face inférieure est plane ou faiblement concave, sa face supérieure, convexe et divisée en trois champs inégaux par une ride triradiée, aux branches quelque peu sinueuses. Ces branches se

rejoignent en un point marquant probablement le sommet de la face supérieure; deux d'entre elles se portent vers les coins antérieurs, qu'elles atteignent et peuvent même contourner pour atteindre la face inférieure, tandis que la troisième se dirige vers la droite et l'arrière et finalement se confond avec le bord droit (abaxial) de la corne droite. Une autre ride, celle-ci simple et brève, descend en oblique de la face supérieure vers l'extrémité de la spinale; elle est sans rapport avec la ride triradiée (Fig. 1,A).

*Dimensions de la thèque.*—En raison de l'écrasement ou de l'affaissement subis par tous les spécimens examinés, les dimensions réelles ont été quelque peu altérées. Nous appelons **longueur** la distance comprise entre deux lignes perpendiculaires à l'axe principal et tangentes respectivement au point le plus antérieur et au point le plus postérieur, et **largeur**, la distance séparant deux lignes parallèles à l'axe principal et tangentes aux côtés respectivement gauche et droit. Il ressort du tableau suivant que la plupart des spécimens sont de taille semblable et que la longueur, qui ne paraît jamais excéder 33 mm. dépasse en général légèrement la largeur.

*Mensurations de Ceratocystis*

Spécimens—lectotype	W.M. 13	W.M. 8	W.M. 19	W.M. 14	N.M. 35050
longueur (mm)	28	33	—	33	26
largeur (mm)	28	28	26	27	24

*Marginales.*—Un cadre n'est point clairement différencié, car, sur chacune des faces, les centrales, grandes et peu nombreuses, ne se distinguent guère par la taille des marginales (Fig. 1). Par comparaison cependant avec les Cothurnocystidae, nous appellerons **marginales** les plaques qui, sur la face inférieure, bordent la thèque, à l'exception de deux éléments antérieurs que, pour des raisons exposées plus loin, nous considérerons comme des adorales. Toutes ces marginales, sauf cinq d'entre elles, à savoir  $M_1$ ,  $M_4$ ,  $M_6$ ,  $M'_1$  et  $M'_3$ , interviennent aussi dans la constitution de la face supérieure; certaines ( $M_5$  et  $M'_4$ ) s'y montrent même plus développées que sur la face inférieure. Une part de convention entre dans cette nomenclature. Certaines plaques de la face supérieure ( $S_4$  et  $S_6$ ), que nous plaçons parmi les centrales, pourraient tout aussi légitimement être appelées marginales puisqu'elles participent à la formation des bords de la thèque dans la même mesure que les "marginales" auxquelles elles sont superposées.

D'autre part, les arguments sont peu nombreux qui permettent de considérer comme homologues telle plaque de *Ceratocystis* et telle autre de *Cothurnocystis*. Nous accepterons donc ces désignations avec la part de réserve qui s'impose.

Nous dénommerons  $M_1$  et  $M'_1$  (Fig. 1,B) deux grandes plaques réunies par une suture rectiligne disposée suivant l'axe principal. Entre elles, tout à l'avant, s'interpose un petit élément semicirculaire ( $M_0$ ), d'origine incertaine et sans équivalent chez les autres Stylophora. Le bord antérieur de  $M_1$  (peut-être aussi celui de  $M'_1$ ) qui limite l'insertion de l'aulacophore présente un léger épaissement. Par ailleurs, chacune se trouve séparée du bord antérieur de la thèque par une adorale, en sorte que ces deux plaques ne jouent que très partiellement le rôle de "marginales." Si nous les rangeons dans cette catégorie, c'est en raison de leurs relations topographiques avec l'aulacophore et les plaques que nous appelons adorales, mais il doit être clairement spécifié que leur face interne ne porte pas les structures, en particulier les puissantes apophyses qui caractérisent les plaques  $M_1$  et  $M'_1$  des autres Cornuta et des Mitrata.

Les marginales  $M_2$  et  $M'_2$  forment les coins antérieurs de la thèque, et cela aussi bien sur la face supérieure que sur la face inférieure. Ce sont des pièces subtriangulaires, souvent pourvues d'une petite pointe terminale, épaisses, aplaties en dessous et très convexes au-dessus (Fig. 2). Leur face inférieure est généralement limitée par une arête ou un épaissement en fer à cheval, ou encore par une suite discontinue de petites bosses (Fig. 2,B). Leur face supérieure est partagée en deux parties subégales par une ride (signalée plus haut) qui, souvent, atteint leur extrémité abaxiale et même la dépasse pour rejoindre le bord externe, lorsqu'il est épaissi, de leur face inférieure (Fig. 2,A-C). Asymétriques, elles tendent à former vers l'arrière une courte branche par laquelle chacune se rattache à la marginale suivante. Le bord supérieur adaxial de  $M_2$  est découpé par une série d'encoches arrondies qui coïncident avec des encoches semblables portées par le bord de la centrale adjacente, ce qui entraîne l'apparition d'orifices elliptiques entre ces plaques (Fig. 2,C). Un orifice semblable, mais unique, existe sur la face antérieure de  $M'_2$ , entre cette dernière et l'adorale gauche (Fig. 2,E). Nous reviendrons plus loin sur ces orifices. La paroi de  $M_2$  comme celle de  $M'_2$ , relativement mince du côté adaxial, s'épaissit considérablement vers l'extérieur, toute la partie

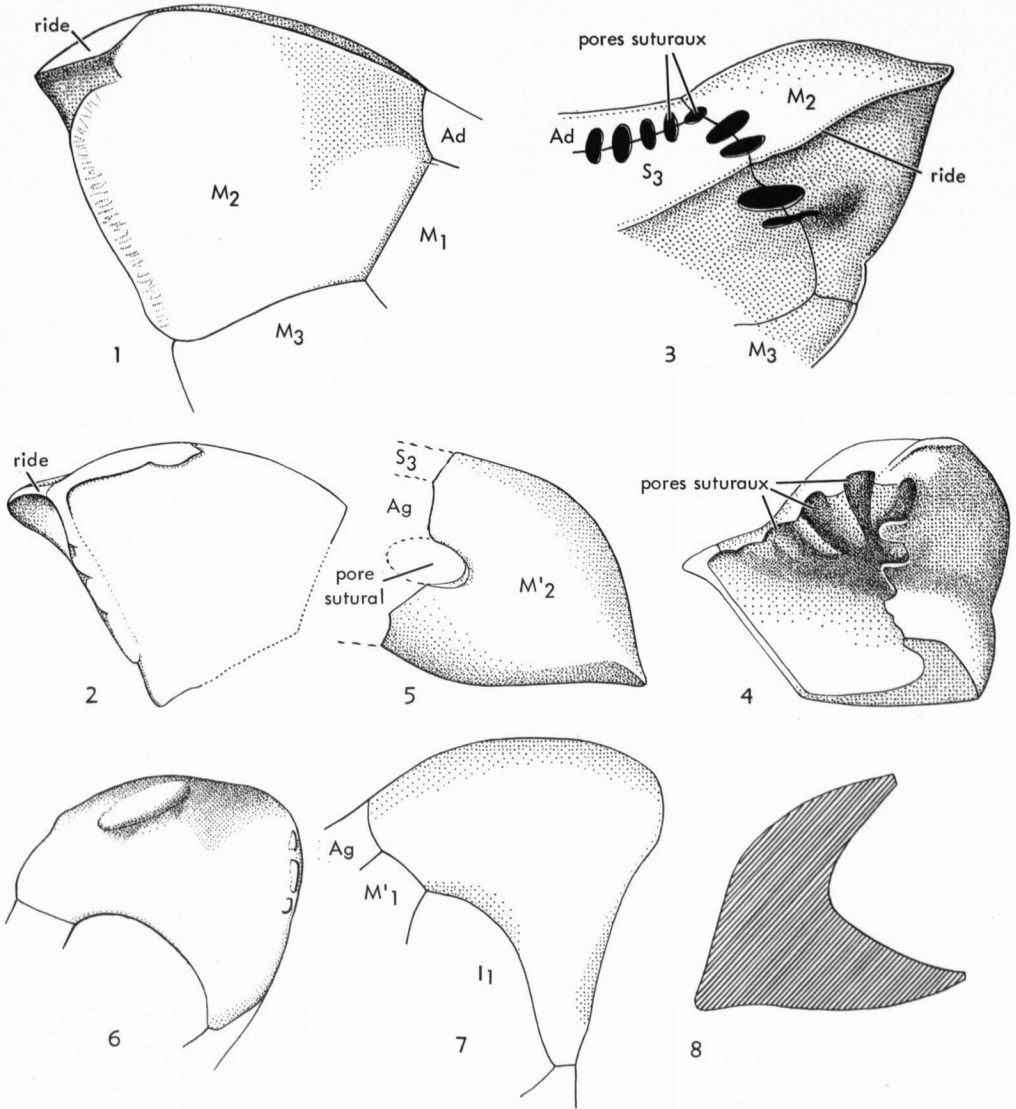


FIG. 2. Morphologie des marginales  $M_2$  et  $M'_2$  de *Ceratocystis perneri*, face inférieure, tous  $\times 5$ .

1.  $M_2$  (N.M. 33723), face inférieure.
  2.  $M_2$  (N.M. 35050), face inférieure, vue légèrement en oblique pour montrer la naissance de la branche antérieure droite de la ride triradiée; à noter aussi le bourrelet stéréomique le long d'une partie du bord externe.
  3.  $M_2$  (N.M. 35050) et parties des plaques adjacentes (N.M. 35050) (reconstitution).
  4.  $M_2$  (N.M. 35050), face interne, montrant les rainures du plafond de la cavité intérieure.
  5.  $M'_2$  (N.M. Br-213/1961), face antérieure avec pore sutural.
  6.  $M'_2$  (N.M. 33723), face inférieure, avec protubérances stéréomiques.
  7.  $M'_2$  (N.M. Br-213/1961), pas de protubérances stéréomiques.
  8.  $M'_2$  (N.M. Br-213/1961), section transversale.
- [Explication: Ad, adorale droite; Ag, adorale gauche; I, infracentrale; M, marginale appartenant au côté droit; M', marginale appartenant au côté gauche; S, supra-centrale.]

angulaire de la plaques étant massive (Fig. 2,H). Le plancher de leur cavité interne rejoint le plafond en demi-coupole, plafond creusé, chez  $M_2$ , de rainures qui émanent du fond de la cavité et aboutissent chacune à un des orifices précités (Fig. 2,D).

$M_3$  s'étale largement sur la face inférieure. Le long du bord de la thèque, elle se replie vers la face supérieure. La portion de ce bord qu'elle occupe se termine à l'arrière par une pointe que nous avons déjà signalée et que l'on peut comparer à la spinale ou "toe-spine" (BATHER, I) de *Cothur-*

*nocystis*. Partant du sommet de cette pointe, une ride monte vers la face supérieure, recoupe le bord supérieur de la plaque et se termine sur la centrale adjacente, sans rejoindre la ride triradiée principale (Fig. 1,A). La face inférieure de  $M_3$  peut être presque plane ou au contraire concave; dans ce cas, toute sa zone marginale, comprise entre la suture  $M_2$ - $M_3$  et la spinale s'infléchit obliquement vers le bas et l'extérieur, de manière à former une crête, sorte de patin, sur lequel repose la thèque (Fig. 1,C).

La plaque correspondante du côté gauche,  $M'_3$ , s'étale, comme  $M_3$ , largement sur la face inférieure et y développe, le long du bord, une crête, une protubérance ou (rarement) plusieurs bosses (Berl.M., 31, 32); ces divers types de saillies constituent l'un des supports de la thèque. Sa portion réfléchie, faiblement développée, se dresse presque verticalement. Une suture, disposée suivant le bord de la thèque, la relie à la centrale de même longueur qui la surmonte.

$M_4$  est limitée à droite par le bord de la thèque et par  $M_3$ , en avant par  $M_1$  et  $M'_1$ , à gauche par  $M'_3$  et deux centrales, en arrière par la corne gauche, une centrale et une petite plaque ( $M_6$ ) logée entre les deux coins postérieurs (Fig. 1,B). Elle occupe donc une portion importante de la face inférieure. Le long de son bord externe (abaxial), en arc de cercle, sa surface se relève légèrement et vient à la rencontre du bord, replié vers le bas, de la centrale ( $S_6$ ) qui la recouvre. Comme on le voit, le long de  $M'_3$  et de  $M_4$ , les plaques de la face inférieure rejoignent celles de la face supérieure le long de sutures strictement marginales.

$M_5$  et  $M'_4$ , les deux cornes postérieures de la thèque, rappellent la glossale ("tongue," BATHER, 1) et la digitale ("tag," BATHER, 1) de *Cothurnocystis* (Fig. 3). Mais, à l'encontre de ces processus, qui ne sont que des appendices du cadre,<sup>1</sup> elles interviennent dans la composition de celui-ci. Elles sont, avec  $M_2$  et  $M'_2$ , les seules marginales à jouer un rôle important dans la constitution des deux faces de la thèque; leur face supérieure est même plus

développée, que leur face inférieure. Elles sont séparées, du côté inférieur, par une petite plaque subquadratique ( $M_6$ ) et, du côté supérieur, par une plaque semblable ( $S_8$ ), mais que nous rangeons, par pure convention, parmi les centrales. La cavité de la thèque ne pénètre que dans la portion antérieure des deux cornes; elle s'y trouve pincée entre un plafond formé par ces marginales et un plancher constitué par une grande centrale qui s'emboîte dans leur bord antérieur (Fig. 1,B). Leur portion saillante est formée de stéréome massif; ses contours se montrent assez variables.  $M'_4$  présente des bords tranchants et des faces légèrement bombées; son bord adaxial peut développer une expansion aliforme (Fig. 3,C).  $M_5$  offre une face supérieure concave et une face inférieure convexe; son bord adaxial est tranchant, mais son bord abaxial consiste en une paroi redressée, de hauteur décroissante vers l'arrière; c'est dans le bord supérieur de cette paroi que se termine la branche postérieure de la ride triradiée qui orne la face supérieure de la thèque.

$M_6$  est un petit élément pincé, comme nous venons de le voir, entre les cornes postérieures (Fig. 1,B). Son bord postérieur paraît s'infléchir légèrement vers le haut. Cette plaque ne laisse pas de rappeler, par sa position et sa forme, la petite marginale impaire qui, du côté inférieur, termine à l'arrière la thèque de *Mitrocystella* et de *Mitrocystites* et se trouve, chez certaines espèces, comprise également entre deux lobes que l'on pourrait, dans une certaine mesure, et malgré leur développement relativement très faible, comparer aux cornes de *Ceratocystis*. Cette ressemblance, évidemment, n'implique aucun rapport génétique, mais, comme nous le verrons plus loin, elle pourrait revêtir une signification fonctionnelle.

*Adorales*.—Les *adorales*, ou du moins les plaques que nous appelons ainsi, sont au nombre de trois: une gauche, une droite, et une médiane.

<sup>1</sup> Ceci n'exclut pas la possibilité que la glossale et la digitale de *Cothurnocystis* soient des marginales transformées qui, à l'origine, s'intégraient dans le cadre comme les deux cornes de *Ceratocystis*.

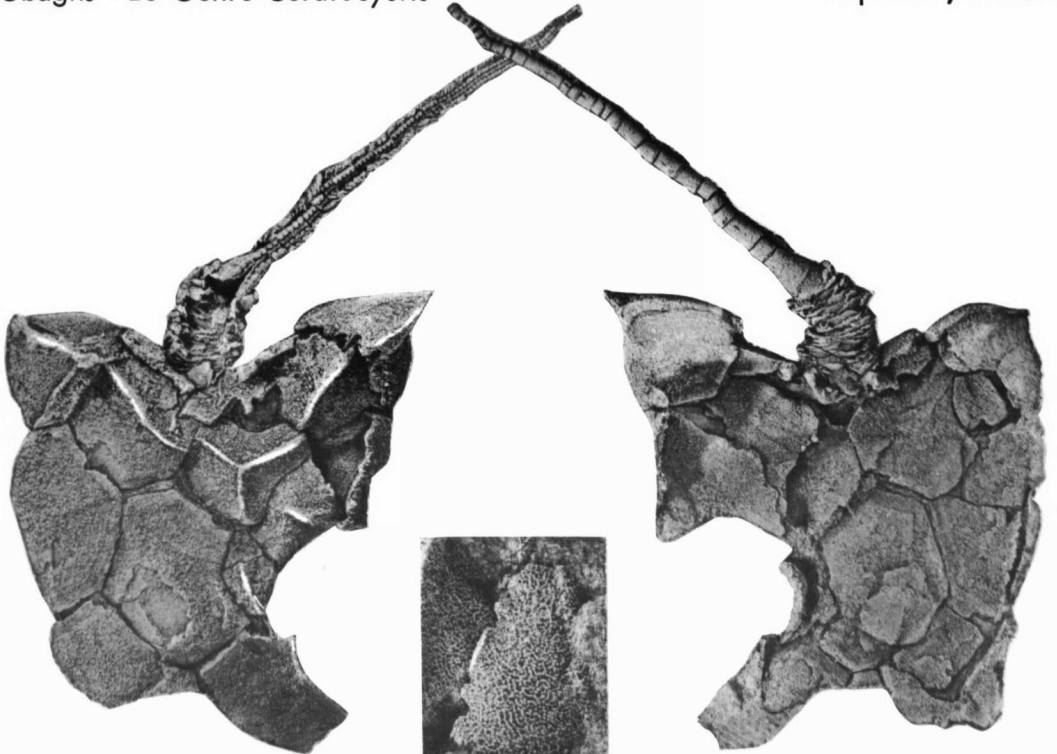
## EXPLICATION DE LA PLANCHE 1

(*Ceratocystis perneri*, photographies de moulages au latex)

### FIGURES

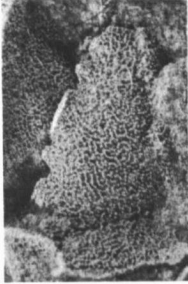
1. Lectotype (N.M. 22123),  $\times 2$ ; 1a, face supérieure; 1b, face inférieure.
2. Face supérieure (W.M. 8),  $\times 2$ .
3. Face inférieure (N.M. 33723),  $\times 2$ .
4. Marginale  $M_2$  (Université de Greifswald), montrant

- que des encoches (pores suturales) peuvent découper le bord supérieur de cette plaque,  $\times 4$ .
5. Détail de l'ornementation de la figure précédente,  $\times 8$ .
6. Détail de l'ornementation d'une plaque (N.M. 35050), de la face inférieure,  $\times 8$ .

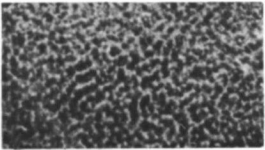


1a

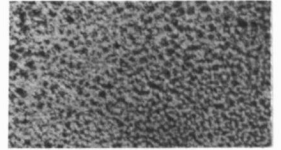
1b



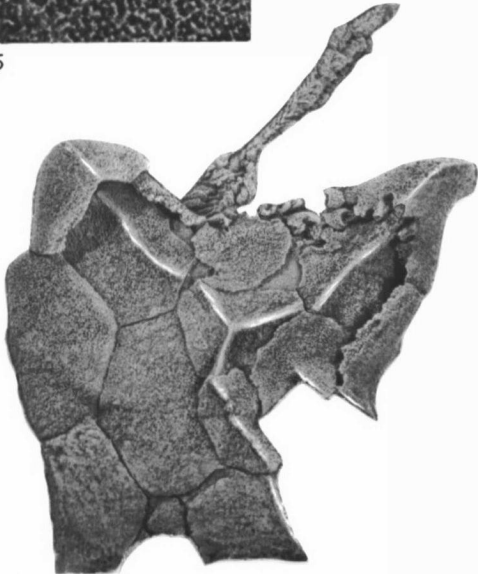
4



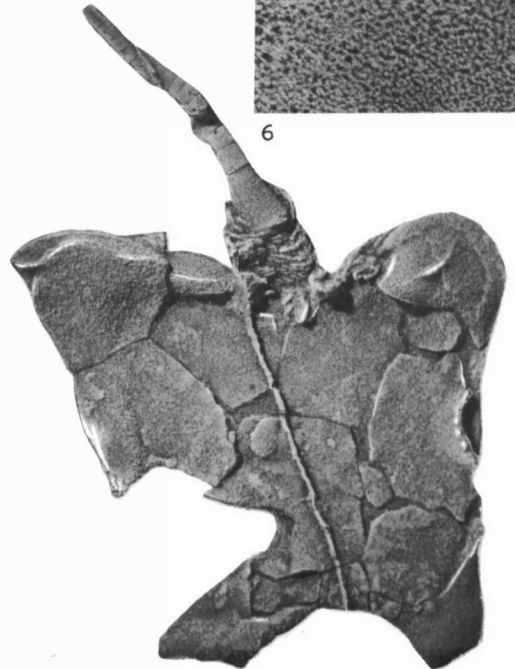
5



6



2



3





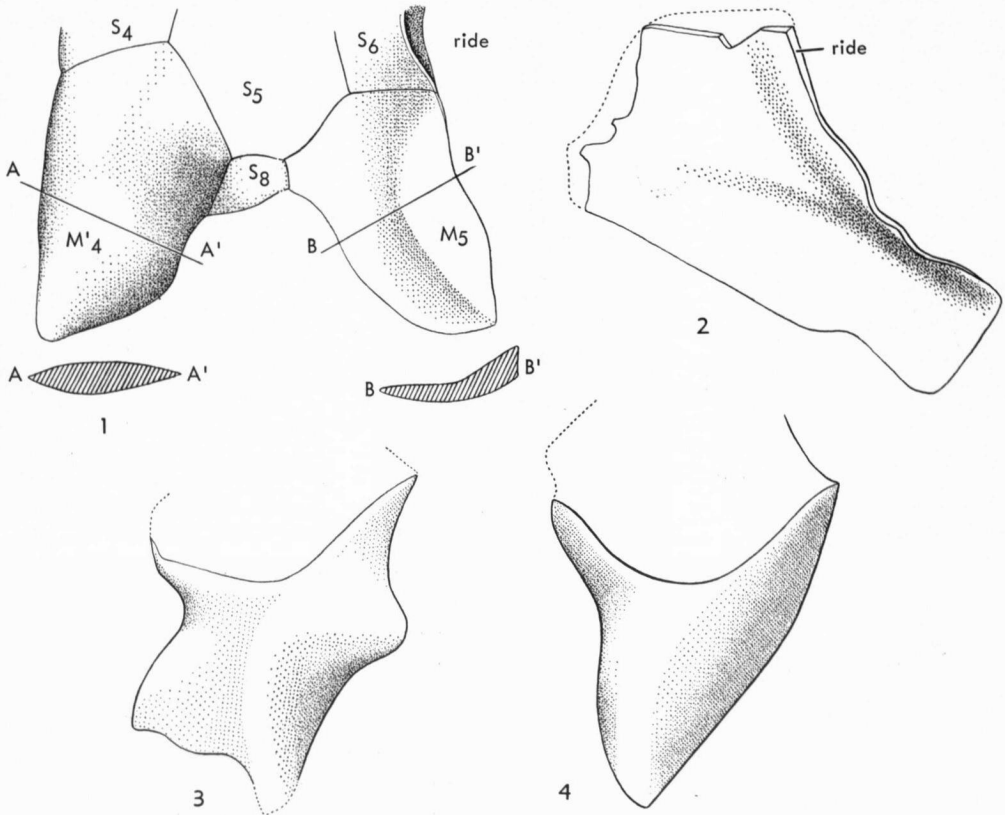


FIG. 3. Morphologie des marginales  $M_5$  et  $M'_4$  de *Ceratocystis perneri*.

1.  $M_5$  et  $M'_4$  (B.M. E 16072) et plaques adjacentes, face supérieure et sections transversales,  $\times 3$ .
2.  $M_5$  (W.M. 20), face supérieure,  $\times 5$ .
3.  $M'_4$  (Berl.M. 32), face inférieure,  $\times 5$ .

4.  $M'_4$  (B.M. E 16074), face inférieure,  $\times 5$ .

[Explication:  $M$ , marginale appartenant au côté droit;  $M'$ , marginale appartenant au côté gauche;  $S$ , supra-centrale.]

Les deux premières contribuent à former la face antérieure de la thèque (Fig. 1,D), tout en intervenant, mais dans une faible mesure, dans la constitution de la face inférieure et de la face supérieure. La troisième appartient seulement à la face supérieure. C'est une plaque plutôt grande, suborbiculaire, dont la portion antérieure s'incurve légèrement vers le bas. Son bord antérieur, relativement étroit et taillé en un V très ouvert, est partagé par une encoche médiane limitée par une lèvre légèrement saillante (Pl. 2, fig. 2, 6; Fig. 4,A). Ce bord se réfléchit et s'épaissit vers l'intérieur, de manière à former, du côté interne, une apophyse arquée, asymétrique, concave et rainurée vers l'avant, les rainures, séparées par des crêtes, convergent vers le fond de la concavité (Pl. 2, fig. 3; Fig. 4,B-D). Le bord le long duquel cette plaque entre en contact avec l'adorale droite porte une ou plusieurs petites entailles qui marquent l'emplacement de pores suturaux (Fig. 4,A).

L'élément squelettique que nous venons de décrire occupe la même position que l'adorale médiane de *Phyllocystis* et, de même que chez cette dernière, une encoche semblablement entourée par une lèvre saillante entame son bord antérieur. Pour ces raisons, nous interprétons ces deux plaques comme homologues.

L'adorale droite est limitée, du côté supérieur, par l'adorale médiane, la marginale  $M_2$  et la centrale  $S_3$ , du côté inférieur, par les marginales  $M_1$  et  $M_2$  et par l'aulacophore (Fig. 4,A,B). Vue par sa face supérieure, elle se montre relativement étroite et arrondie vers l'avant. Ceux de ses bords qui la mettent en relation avec l'adorale médiane et la centrale  $S_3$  portent de petites entailles, auxquelles aboutissent, sur sa face interne, de brèves rainures, obliques vers le bas et l'axe principal du corps; ces entailles correspondent à des pores suturaux (Fig. 5,D). Considérée par sa face inférieure, elle se révèle formée de deux régions. L'une,

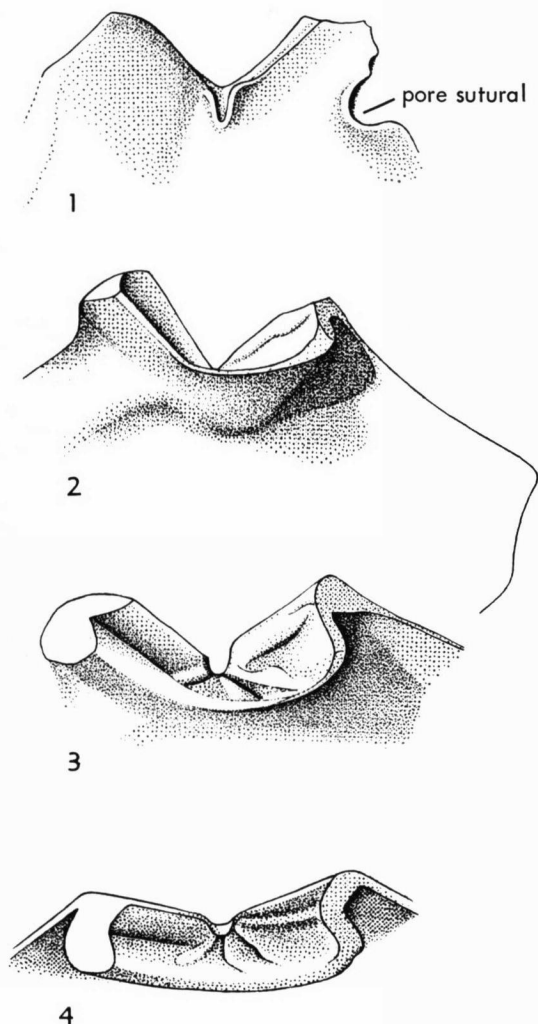


FIG. 4. Morphologie de l'adorale médiane de *Ceratocystis perneri*,  $\times 10$ .

1. Portion antérieure de la face supérieure (externe) montrant le forme en V du bord antérieur et son encoche médiane (N.M. 35050).
2. Portion antérieure de la face inférieure (interne) montrant l'apophyse arquée qui se dresse le long du bord (N.M. Br-213/1961).
- 3-4. Vue oblique et vue de face du côté concave et rainuré de l'apophyse interne (N.M. Br-213/1961).

abaxiale, relativement étendue, s'élargit vers  $M_2$ ; sa surface est plane ou très faiblement concave, et un bord tranchant la limite vers l'avant (Fig. 5,A). L'autre, adaxiale, est de taille réduite; en revanche, elle accuse un relief plus accusé et surtout une complexité structurale que ne manifeste pas la première (Pl. 2, fig. 1b; Fig. 5,A-D). Sa face tournée vers l'aulacophore est concave et lisse; elle représente probablement une partie de l'insertion

des muscles proximaux de cet organe. D'autre part, un sillon, dont le bord abaxial est réfléchi, incise profondément son bord postérieur et conduit à une cupule enfoncée sous sa surface externe (Fig. 5,A-C). Cette cupule se superpose à une dépression peu profonde portée par la face interne de  $M_1$  (Fig. 5,D), en sorte que cupule et dépression constituent le plafond et le plancher d'une petite cavité largement ouverte vers l'intérieur de la thèque et que le sillon précité met en relation avec le milieu extérieur. En outre, du plancher de cette cavité, donc sur la face interne de  $M_1$ , part en direction adaxiale une rainure large mais très faiblement accusée, tandis que de son plafond émane une autre rainure, celle-ci étroite et peu profonde, que dissimule un repli de la face interne de l'adorale droite dans laquelle elle est creusée. Le bord libre de ce repli se dirige d'abord vers le haut, puis il suit un parcours onduleux plus ou moins horizontal, avant de se perdre en direction abaxiale.

Toutes les structures que nous venons de décrire paraissent avoir leurs équivalents chez *Cothurnocystis* et *Phyllocystis*. Dans ces genres, l'adorale droite, qui n'occupe plus que le bord antérieur de la thèque et n'intervient plus dans la constitution de la face inférieure, présente aussi une encoche dans son bord inférieur. Cette encoche est superposée à une dépression (**infundibulum**) portée par  $M_1$ , laquelle dépression donne naissance, à sa base, à une rainure transverse (**sillon antérieur transverse**) qui court vers l'axe principal et, à son sommet, à une rainure (perceptible seulement chez certaines espèces) en direction opposée. Nous retrouvons bien les mêmes dispositions chez *Ceratocystis*, sans doute légèrement modifiées, mais aisément reconnaissables à leurs relations réciproques. C'est ce qui permet, pensons-nous, d'identifier chez ce dernier genre des plaques homologues à celles que nous avons appelées respectivement adorale droite et marginale  $M_1$  dans les autres Cornuta.

La signification physiologique de ces structures est évidemment hypothétique. En raison de son caractère impair, de sa position latéral par rapport à l'axe principal du corps et de sa morphologie, nous estimons que l'encoche du bord inférieur de l'adorale droite pourrait représenter l'hydropore. Dans cette hypothèse, les dépressions et sillons qui lui sont étroitement associés marqueraient l'emplacement des organes et conduits, tels que le canal hydroporique, le canal du sable, l'ampoule axocoelienne, la vésicule madréporique,

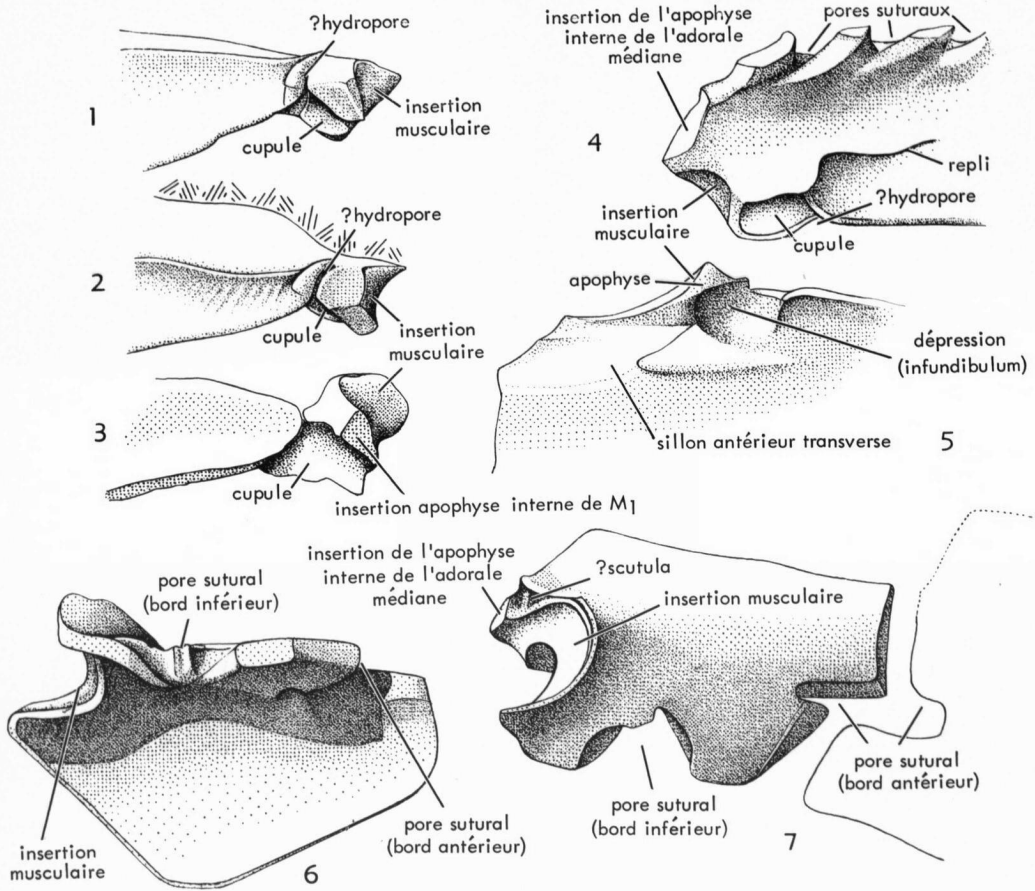


Fig. 5. Morphologie des adorales droite (1-5) et gauche (6-7),  $\times 10$ .

1. Adorale droite (W.M. 1, lectotype), face inférieure.
2. La même, vue en oblique.
- 4-5. Adorale droite (4) et marginale  $M_1$  adjacente (5), montrant comment se correspondent les structures de leurs faces internes (N.M. 35050).
6. Adorale gauche (Berl.M. 26, N.M. 35050, N.M.

23123), vue en oblique des faces inférieure et antérieure, avec contour du bord adaxial de la marginale  $M'_2$  (reconstitution fondée sur trois spécimens).

7. Adorale gauche (Berl.M. 26), face interne, vue en oblique, le bord inférieur dirigé vers le haut.

que l'on trouve ordinairement à cet emplacement chez les échinodermes actuels. La position de l'hydropore chez *Ceratocystis* serait primitive. Cet orifice aurait émigré vers le bord antérieur chez les autres Cornuta et vers la face supérieure chez les Mitrata (*Mitrocystites*) sans jamais perdre ses relations avec l'adorale droite. Semblable transfert de l'hydropore d'une face à l'autre de l'organisme est bien connu chez d'autres échinodermes (ophiuroïdes) et elle s'explique par l'intérêt de donner à cet orifice une position plus avantageuse.

L'adorale gauche est à peine moins complexe que la droite. Elle est limitée, du côté supérieur, par la marginale  $M'_2$ , la centrale  $S_1$  et l'adorale médiane, du côté inférieur, par la petite plaque médiane  $M_0$ , les marginales  $M'_1$ , et  $M'_2$  (Fig.

1,B). Sur les deux faces principales de la thèque, elle ne forme qu'une étroite bordure. Du côté inférieur, son bord postérieur porte une encoche profonde, divisée en deux parties inégales par une petite crête médiane (Fig. 5,A). Une seconde encoche, mais celle-ci de construction plus simple, entame son bord abaxial. Deux pores s'ouvrent donc dans les sutures qui l'unissent respectivement à  $M'_1$  et à  $M_2$ . Sa face adaxiale (Fig. 5,E) développe une surface contournée, concave, en forme de croissant, sous laquelle s'ouvre un passage latéral mettant en communication la cavité de la thèque et celle de l'aulacophore; cette surface pourrait avoir servi d'insertion à des muscles moteurs de cet organe. Immédiatement au-dessus, un renflement subtriangulaire, limité par une lèvre

légèrement saillante, rappelle la plateforme que nous avons appelée *scutula* et qui, chez les Stylophora, surmonte ordinairement chacune des apophyses auxquelles étaient fixés les muscles de l'aulacophore. Peut-être ce renforcement logeait-il un ganglion innervant les muscles. Il convient toutefois de remarquer que les apophyses musculaires et les *scutulae* des autres *Cornuta* et des *Mitrata* dépendent des marginales  $M_1$  et  $M'_1$  et non des adorales. Il s'agirait donc, chez *Ceratocystis*, de structures analogues plutôt qu'homologues, si, bien entendu, ce que nous avons appelé dans ce genre marginales  $M_1$  et  $M'_1$  et adorales correspond bien aux plaques de mêmes noms dans les autres Stylophora.

**Centrales.**—Les centrales de la face supérieure ou **supracentrales**, au nombre de huit, sont toutes, sauf la postérieure, de grandes plaques polygonales disposées en trois rangs, les deux premiers rangs formant des arcs de cercle. On peut les numéroter d'avant en arrière et, dans chaque rang, de gauche à droite (Fig. 1,A). Le rang antérieur compte trois plaques et le deuxième, quatre, tandis que le troisième, ne comprend qu'un seul élément ( $S_8$ ) subquadratique, encadré par les cornes postérieures. Plusieurs de ces plaques sont remarquables à des titres divers:  $S_2$ , par sa forme en Y et par la rencontre en son milieu des trois branches de la ride triradiée caractéristique de la face supérieure;  $S_4$ ,  $S_6$ ,  $S_7$  et  $S_8$ , parce que, presque dans la même mesure que les marginales sous-jacentes à chacune d'elles, elles participent à la formation des bords de la thèque<sup>1</sup>;  $S_5$ , par sa grande taille et  $S_8$ , par ses petites dimensions.

Les centrales de la face inférieure ou **infra-**

**centrales** (Fig. 1,B) ne comportent que quatre plaques isolées par les marginales: dans le coin antérieur gauche, une plaque ovale  $I_1$ , comprise entre  $M'_1$ ,  $M'_2$  et  $M'_3$ ; à l'arrière, à droite, une plaque assez petite,  $I_2$ , comprise entre  $M_4$ ,  $M_5$  et  $M_6$  et, à gauche, deux plaques (l'une petite et subtriangulaire,  $I_3$ , l'autre plus grande et polygonale,  $I_4$ ) limitées par  $M_4$ ,  $M'_3$ ,  $M'_4$  et  $M_6$ .

**Bouche.**—Aucun orifice n'est décelable, dans lequel on puisse reconnaître la position de la bouche avec certitude. BATHER (1,2), il est vrai, interprétait comme appartenant au système subvectif, et donc conduisant à une bouche interne, la série des orifices elliptiques échelonnés le long de certaines sutures de la moitié droite de la thèque, sur la face supérieure, et cette opinion fut partagée par d'autres (3, 5, 6, 12). Elle perd cependant toute vraisemblance, si l'on admet que l'aulacophore représente un appendice brachial et que cet appendice était porteur d'un ambulacre (13). En effet, dans ce cas, la bouche devait se trouver près de l'origine de cet ambulacre, car, chez tous les échinodermes, les ambulacres amènent à la bouche. Il est difficile toutefois d'en situer l'emplacement de manière précise, parce que la rainure ambulacraire n'est perceptible que dans la partie moyenne et la partie distale de l'aulacophore et qu'elle perd, semble-t-il, tout support squelettique dans la partie proximale. La bouche devait donc être interne et se trouver soit dans la portion proximale de l'aulacophore soit à l'entrée de la thèque. Diverses raisons,

<sup>1</sup> Il est intéressant d'observer que certaines marginales de quelques espèces de *Cothurnocystis* sont doubles: elles comportent une partie inférieure et une partie supérieure réunies par une suture horizontale. La partie supérieure correspond peut-être à une supracentrale qui, chez *Ceratocystis*, occupe une position marginale.

## EXPLICATION DE LA PLANCHE 2

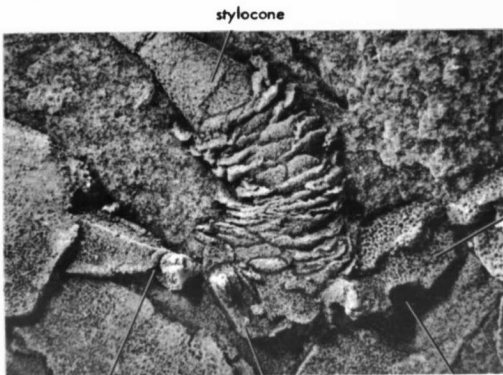
(*Ceratocystis perneri*, photographies de moulages au latex)

### FIGURES

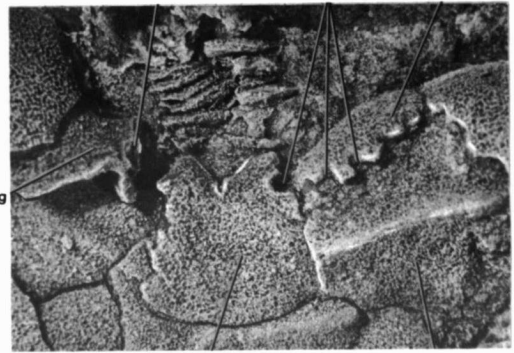
- Détail de la face inférieure du lectotype (N.M. 22123); *Ia*, stylocone, région proximale de l'aulacophore et bord antérieur (partie médiane) de la thèque,  $\times 4$ ; *Ib*, adorale gauche,  $\times 8$ .
- Détail de la face supérieure d'un autre individu: portion médiane du bord antérieur de la thèque,  $\times 4$  (N.M. 35050).
- Adorale médiane isolée, face interne,  $\times 4$  (W.M. 26).
- Aulacophore, face supérieure; à remarquer la disposition "bisériée" des plaques de la région proximale le long de l'axe médian; plaques de recouvrement (en partie conservées du côté droit) ouvertes,  $\times 6$  (W.M. 14).
- Aulacophore, face supérieure; région proximale ouverte et laissant apercevoir sa cavité intérieure; plaques de recouvrement ouvertes,  $\times 6$  (lectotype, N.M. 22123).
- Aulacophore, face supérieure; plaques de recouvrement fermées, disposées comme les pentes opposées d'un toit,  $\times 6$  (W.M. 8).
- Aulacophore, portion de la région distale, plaques de recouvrement fermées et écrasées,  $\times 6$  (N.M. Br-213/1961).
- Aulacophore, région proximale, stylocone et début de la région distale; plaques de recouvrement sur le stylocone et les articles de la région distale en vue latérale,  $\times 6$  (W.M. 13).

[Explications: *Ad*, adorale droite; *Ag*, adorale gauche; *Am*, adorale médiane; *S*, supracentrale.]

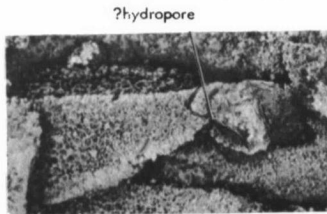
THE UNIVERSITY OF KANSAS PALEONTOLOGICAL CONTRIBUTIONS  
 Paper 22, Plate 2  
 Ubahgs--Le Genre *Ceratocystis*



1a ?hydropore apophyse interne de l'adorale mediane pore sutural



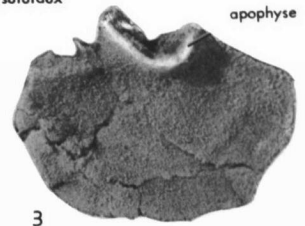
2 Am S3



1b ?hydropore plaques de recouvrement



7 pores suturaux stylocone

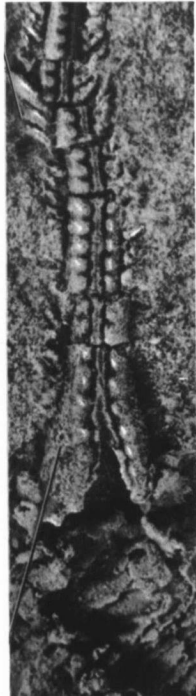


3

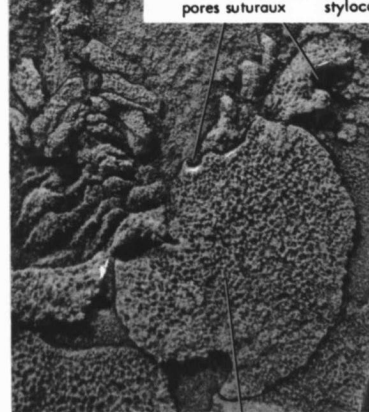
plaques de recouvrement



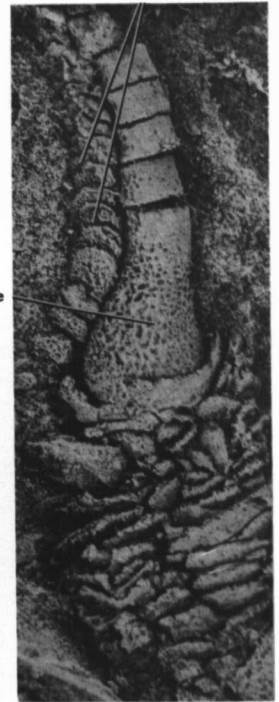
4 stylocone



5



6 Am



8



qui seront exposées dans le *Treatise on Invertebrate Paleontology*, plaident en faveur de la seconde alternative. Rappelons seulement ici l'existence d'une entaille dans le bord antérieur de l'adorale médiane; or cette entaille, accompagnée d'un bref sillon, représente certainement un orifice. Peut-être s'agit-il précisément de l'orifice buccal ou d'un orifice percé dans le plafond de la cavité buccale.

*Anus.*—JAEKEL (10) place cet orifice à mi-longueur de la thèque, sur le bord droit, dans la concavité qui suit la spinale. Un examen attentif de cette région ne permet d'y déceler la présence d'aucune ouverture. BATHER (1), GISLÉN (9) et CUÉNOT (5) situent l'anus entre les cornes postérieures, à la base de celles-ci, c'est-à-dire à l'extrémité postérieure du corps, comme chez les autres Cornuta. Rappelons qu'il existe à cet endroit, chez *Ceratocystis*, une petite marginale,  $M_6$ , surmontée par une supracentrale ( $S_8$ ) de forme et de taille semblables. Cette petite marginale est comparable—nous l'avons déjà souligné—à la marginale impaire qui, chez certains *Mitrata* (*Mitrocystella*, *Mitrocystites*) se trouve sous un orifice que, avec la plupart des auteurs, nous considérons comme étant l'anus.<sup>1</sup> Il se peut donc qu'entre  $M_6$  et  $S_8$  ait été ménagée une ouverture, mais celle-ci n'a pu être effectivement observée. Celle interprétation paraît néanmoins la plus plausible.

*Hydropore?*—Voir plus haut la description de l'adorale droite.

*Orifices accessoires.*—Une série continue d'orifices elliptiques s'échelonnent le long des sutures reliant l'adorale médiane à l'adorale droite, celle-ci à la supracentrale  $S_3$  et cette dernière à la marginale  $M_2$ . Il paraît en outre que certains individus, sinon tous, en ont possédé sur les sutures mettant en contact  $M_3$  avec  $S_3$  et  $S_7$ ; c'est du moins ce que montrent sans équivoque plusieurs exemplaires (Pl. 1, fig. 4); en revanche, le bord supérieur de  $M_3$  semble être entier chez d'autres individus (B.M. E 16074, Berl.M. 30), comme si la présence ou l'absence d'orifices le long de cette suture revêtait un caractère facultatif. Ces orifices varient de taille chez un même individu, leur grand axe pouvant passer de 0.6 à 2 mm. et leur petit axe, de 0.3 à 0.5 mm. Des espaces de 0.3 à

0.7 mm. les séparent les uns des autres. Leur bord est arrondi et plutôt infléchi vers l'intérieur; une lèvre légèrement saillante peut cependant en souligner les contours extérieurs. Comme nous l'avons vu déjà, les pores ouverts le long du bord supérieur de l'adorale droite et de  $M_2$  se prolongent chacun par une rainure à la face interne de ces plaques (Fig. 2,D); en revanche, nulle rainure ne se marque clairement à la face interne de l'adorale médiane, de  $S_3$  et de  $M_3$ . Les rainures sont séparées par des crêtes de section subquadratique et elles sont dirigées vers la périphérie. Les organes auxquels elles aboutissaient ou contribuaient à loger devaient donc être placés contre le bord externe de la thèque.

Tous les orifices que nous venons de décrire et que BATHER (1) découvrit appartiennent au côté droit et à la face supérieure de la thèque. Il en existe deux autres semblables aux précédents, mais situés à gauche: l'un, sur le bord antérieur de la thèque, entre  $M'_2$  et l'adorale gauche (Fig. 1,D, 2,E) l'autre, sur la face inférieure, entre cette même adorale et  $M'_1$  (Fig. 1,B, 5,E). Le premier consiste en une simple boutonnière elliptique. Le second est plus complexe: il forme une profonde entaille, incomplètement partagée par une petite crête, dans le bord postérieur de l'adorale gauche.

Nous avons déjà dit que pour BATHER (1, 2), les pores suturaux de la face supérieure de *Ceratocystis* représentaient le système subvectif. Il leur attribuait par conséquent la même fonction qu'aux structures elliptiques observées dans la même région chez *Cothurnocystis* et les tenait pour homologues de ces dernières (2). Ces structures sont pourtant assez différentes, car elles n'ont guère de commun que la situation topographique. Les orifices accessoires de *Ceratocystis* sont des pores simples et de taille relativement grandes. Ceux de *Cothurnocystis* se présentent comme des appareils complexes, comportant chacun plusieurs pores extrêmement petits (nous le démontrerons dans un travail ultérieur). Ce qui permet peut-être de les rapprocher, c'est que leurs bords sont faits de deux parties qui, par leur union, forment des orifices elliptiques: deux pièces en U chez *Cothurnocystis*, deux encoches dans des plaques adjacentes chez *Ceratocystis*. Cette dernière disposition paraît la plus primitive et suggère que les orifices accessoires des Cornuta avaient fondamentalement la nature de pores suturaux. La présence de pores semblables du côté gauche et sur la face inférieure de *Ceratocystis* indiquerait en outre qu'à l'origine ces pores étaient moins

<sup>1</sup> BATHER (1) admettait comme possible que la petite plaque impaire de *Ceratocystis* dont il est ici question soit homologue de la plaque plus ou moins semblable sur laquelle, selon son interprétation, devait reposer la portion terminale du rectum chez *Trochocystites*. Cette similitude est en réalité très imparfaite et toute homologie est rendue improbable par le fait que *Ceratocystis* et *Trochocystites* appartiennent à des lignées très différentes et sans rapports génétiques connus. Elle peut cependant revêtir une signification fonctionnelle, et c'est ce qui lui confère de l'intérêt dans le contexte présent.

localisés qu'ils ne semblent l'être devenus chez les représentants les plus typiques du groupe. Mais l'assimilation de ces structures à des pores suturaux ne résout pas le problème de leur signification physiologique. Nombreux sont les échinodermes à posséder des pores suturaux (ou des apparences de pores suturaux) entre les pièces de leur squelette et variées sont les fonctions possibles de ces pores (ou de ces espaces non calcifiés). Ne trouve-t-on pas chez *Cothurnocystis americana* des pores suturaux simples (qui d'ailleurs ne ressemblent pas à ceux de *Ceratocystis*) entre les supracentrales à côté d'appareils elliptiques complexes du type de ceux de *C. elizae*? Il est clair que la rôle joué par les pores suturaux bien localisés de *Ceratocystis* reste parfaitement énigmatique.

*Ornementation de la thèque.*—L'ornementation de la thèque est plus accusée sur la face supérieure que sur la face inférieure. Du côté supérieur, elle comporte, outre la ride triradiée et la ride transverse déjà décrites, un réseau assez grossier formé de petites pointes et de travées en relief, délimitant des mailles profondes dont le diamètre atteint communément 0.125 mm. de diamètre; par endroit, en particulier sur la face supérieure des marginales, ce réseau peut passer à un système de vermiculures (Pl. 1, fig. 5). Du côté inférieur, la surface se montre plus unie, le réseau moins saillant, les mailles plus nombreuses et serrées (diamètre compris entre 0.025 et 0.050 mm.) (Pl. 1, fig. 6). Le bord des plaques, les faces suturales, les grosses rides de la face supérieure, les bourrelets qui épaississent localement certaines marginales sont formés d'un stéréome compact dont on ne perçoit guère la trame microscopique. Parfois les bords des plaques ou la partie de leur surface en bordure des rides présentent une fine striation perpendiculaire au bord ou à la ride adjacent. Enfin les surfaces internes et celles qui servent d'insertion à des muscles ou des organes sont lisses et très finement perforées, bien que localement elles puissent montrer une structure en nid d'abeille qui rappelle l'ornementation externe.

*Aulacophore.*—L'aulacophore, presque complet, du lectotype mesure 38 mm. de long, soit 1.35 fois la longueur de la thèque (Pl. 1, fig. 1a,b). Il présente les trois parties caractéristiques de cet organe.

La **partie proximale** offre, chez le lectotype, une longueur de 7 mm., une largeur proximale de 5 mm., et un diamètre distal de 4 mm. Elle est creuse et de section transversale probablement ovulaire. Sa paroi consiste en plaquettes nom-

breuses, semblables à des écailles s'imbriquant de telle sorte que leurs bords libres ou externes soient dirigés vers l'avant, c'est-à-dire vers l'extrémité distale de l'aulacophore (Pl. 2, fig. 1a, 8). Ces plaquettes présentent une ornementation semblable à celle de la thèque. Elles sont minces (0.09 mm.). L'épaisseur de la paroi (0.8 mm.) correspond à leurs épaisseurs individuelles combinées; elle laisse une lumière d'environ 3 mm. de diamètre (Pl. 2, fig. 5). La disposition des plaquettes paraît peu régulière. Elles tendent cependant à se grouper en rangées transversales et à alterner d'une rangée à l'autre. On compte une quinzaine de rangées et, dans chacune, un nombre indéterminé (mais en tout cas supérieur à quatre) de plaquettes. Sur la face supérieure, on observe chez quelques individus une tendance des plaquettes à se disposer en deux files alternes sur la ligne médiane de manière à former des chevrons dont la pointe peut être dirigée vers l'avant (Pl. 2, fig. 4, 6) ou vers l'arrière.

Le **stylocone** (Fig. 6, A-C) est une pièce tronconique, longue de 4 mm. (holotype), avec un diamètre proximal de 2.8 mm. et un diamètre distal de 1.5 mm. Sa face inférieure est arrondie. Ses faces latérales sont légèrement anguleuses. L'ornementation, de même type que celle des plaques supérieures de la thèque, est comme effacée du côté inférieur. La face proximale est occupée tout entière par une cavité profonde, qui représente l'insertion des muscles moteurs principaux de l'organe. La face supérieure, relativement étroite, montre: 1) un bord proximal très échancré; 2) une rainure médiane peu profonde, large de 0.16 mm. (lectotype), surélevée par rapport aux parties adjacentes, et limitée par deux fines rides qui se prolongent sur une certaine distance le long des côtés de l'échancrure proximale; 3) de part et d'autre de la rainure, une rigole longitudinale subsistant, à intervalles réguliers et rapprochés, des élargissements formant une suite ininterrompue de dépressions; ces rigoles, comme les rides précitées, remontent le long des bords de l'échancrure proximale; 4) enfin, séparant chaque rigole de l'extérieur, un rebord saillant constitué par une série de bosses arrondies séparées les unes des autres par des creux, bosses et creux s'atténuant en direction proximale. Sur chacune de ces bosses s'insérait une plaquette de recouvrement mobile; on compte ainsi cinq à six paires de plaquettes de recouvrement pour le stylocone (Pl. 2, fig. 8).

La **partie distale** de l'aulacophore forme en-



viron les deux tiers de la longueur totale de cet organe. D'un diamètre initial de 1.5 mm. (lectotype), elle s'amenuise peu à peu en direction distale pour, probablement (aucune extrémité distale n'a été observée), se terminer en pointe. Elle est divisée en articles, la plupart simples, quelques uns apparemment composés, c'est-à-dire formés par la coalescence de deux ou plusieurs articles simples successifs. Les articles simples les plus proximaux mesurent 1.13 mm. de longueur, les plus distaux, 0.4 mm. (lectotype). Tous les articles présentent une face inférieure arrondie, qui tend cependant à s'aplanir en direction distale, en sorte que la section transversale prend une allure de plus en plus déprimée (Fig. 6, D, G). Leurs faces latérales sont légèrement anguleuses. Leur ornementation, grossièrement celluleuse sur les côtés, s'efface vers la ligne médiane inférieure. Leur face supérieure, comme celle de l'aulacophore, comporte: 1) une rainure médiane peu profonde, étroite, surélevée, et limitée par deux fines rides qui, à leurs extrémités, divergent légèrement; 2) des dépressions latérales ovalaires, chacune étant unie à celle qui la précède ou la suit par une portion rétrécie; 3) enfin, un bord externe constitué par une suite de bosses et de creux, les creux au niveau des dépressions, les bosses à hauteur des rétrécissements. On compte de chaque côté deux ou trois bosses par article simple, et cinq par article composé.

C'est sur les bosses que s'inséraient les plaquettes de recouvrement. On en compte de deux à cinq paires par article. Elles forment une double rangée, capables de s'ouvrir et de se fermer (on les observe dans les deux positions) par dessus la rainure médiane et les dépressions latérales (Pl. 2, fig. 4-7). Elles sont imbriquées, de telle manière que leur bord distal recouvre le bord proximal de la plaquette suivante. Leur stéréome paraît avoir été grossièrement fasciculé, et leur face externe porte de petites rides perpendiculaires à leur bord libre. Celles qui protègent le stylocone ou les premiers articles de la partie distale sont hautes de 1 mm., larges de 0.8 mm., et épaisses, au maximum, de 0.13 mm.

La rainure médiane et la double série des dépressions latérales furent observées par BATHER (1, fig. 33, p. 423), qui n'en reconnut pas la nature, mais y vit le résultat d'un remplissage particulier (fluted infilling) de la lumière de l'organe. De plus, sa figure 33 dans le texte expose ce "remplissage" du côté inférieur de l'organisme, alors qu'il n'est perceptible que du côté supérieur

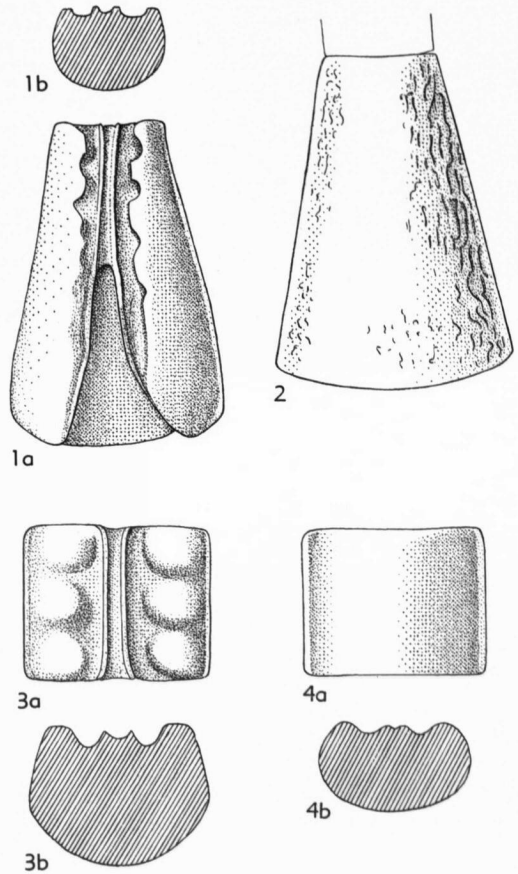


FIG. 6. Morphologie du stylocone et de la portion distale de l'aulacophore de *Ceratocystis perneri*.

1. Stylocone (N.M. 35050), section transversale de la partie distale,  $\times 10$ .
- 2-3. Le même, faces supérieure et inférieure,  $\times 10$ .
- 4-5. Article de la région distale (N.M. 22123), faces supérieure et inférieure,  $\times 20$ .
- 6-7. Specimens (N.M. 22123, W.M.), sections transversales de la région distale pratiquées à 3 mm. du stylocone,  $\times 20$ .

(comme le montre d'ailleurs la figure 35 dans le texte, p. 425, du même auteur). Cette seconde erreur, reproduite par GISLÉN (9, p. 206) fut corrigée par CUÉNOT (4, fig. 11, p. 14; 5, fig. 11, p. 605).

L'existence des plaquettes de recouvrement chez *Ceratocystis* n'échappa ni à JAEKEL (10, p. 667) ni à BATHER (1, p. 424). Le premier les décrit comme des appendices latéraux ("seitliche Anhangsorgane") dont il s'abstint de préciser la signification. Le second les tint pour des restes de plaques imbriquées originelles qui, selon lui, enfermaient la cavité interne.

L'aulacophore de *Ceratocystis* présente la même organisation générale que celle de l'aulaco-

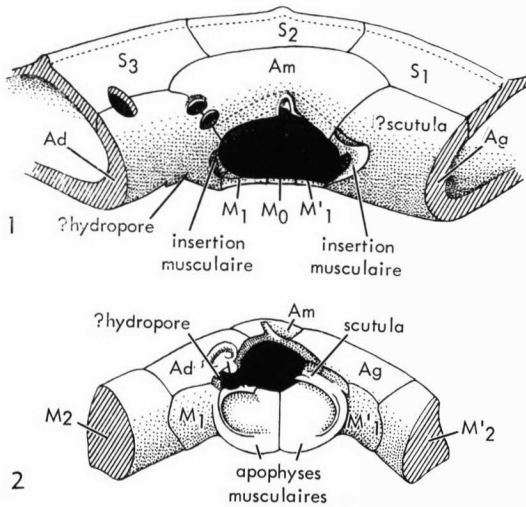


FIG. 7. Comparaison de la portion médiane du bord antérieur de la thèque (insertion de l'aulacophore) chez *Ceratocystis* (1) et *Phyllocystis* (2) (reconstitutions),  $\times 5$ .

[Explication: Ad, adorale droite; Ag, adorale gauche; Am, adorale médiane; M, marginale appartenant au côté droit; M', marginale appartenant au côté gauche; S, supra-centrale.]

phore des autres Cornuta. La présence de plaques de recouvrement dans toutes les positions possibles (Pl. 2, fig. 4-7) confère une vraisemblance particulière à l'interprétation que suggère déjà l'existence d'une rainure axiale, flanquée de dépressions latérales, à savoir que l'aulacophore est un processus brachial, porteur d'un ambulacre garni de tentacules, protégé par des plaquettes mobiles et destiné à recueillir et acheminer la nourriture vers la bouche. Comment se tenait-il? La forme de plus en plus déprimée de sa section transversale à mesure de l'éloignement de la thèque et l'atténuation progressive de l'ornementation depuis les faces latérales vers la face inférieure, qui est presque lisse, suggèrent qu'il devait, au moins au repos, s'allonger sur le fond de la mer et se déplacer de préférence horizontalement vers la gauche et la droite à la recherche des particules organiques (petits organismes et détritiques) que capturaient ses tentacules.

## POSITION PHYLOGENETIQUE ET TAXONOMIQUE

*Ceratocystis* est un Stylophora de l'ordre des Cornuta, comme le prouvent: 1) la forme extrêmement asymétrique de la thèque, dont les contours rappellent ceux d'une chaussure, 2) la présence d'une rangée d'orifices accessoires disposés en arc le long de certaines sutures de la face

Répartition.<sup>1</sup>—Les matériaux originaux, qui font aujourd'hui partie des collections de divers musées d'Europe et servent de fondement à ce travail, ont été recueillis vers 1900 à Dlouhá Hora, près de Skryje, en Bohême, par un collectionneur du nom de Marek.<sup>2</sup> On ne connaît pas l'emplacement de son gisement. Les fossiles, remarquablement complets, abondent dans un grès très argileux, de teinte verdâtre. *Ceratocystis perneri* s'y trouve associé à de nombreux individus d'une espèce de trilobite, par ailleurs assez rare, *Ctenocephalus coronatus* (BARRANDE).

Deux autres gisements ont également fourni des plaques, mais cette fois isolées, de *Ceratocystis*. L'un se trouve à Dlouhá Hora, près de Skryje, dans des schistes fins, argileux, vert-jaunâtre, appartenant à la partie supérieure de la zone à *Eccaparadoxides pusillus*. On y rencontre, en plus des restes dissociés de *Ceratocystis* et de l'espèce donnant son nom à la zone *Solenopleurina tyrovicensis* Růžička, *Conocoryphe sulzeri* (SCHLOTHEIM), *Trochocystites bohemicus* BARRANDE, etc. . . . Il semble que ce niveau ne soit pas stratigraphiquement éloigné de celui découvert par MAREK.

L'autre gisement est situé dans une localité appelée "Buchava," au sud ouest de Skryje, dans la tranchée d'un chemin menant de Skryje dans la vallée du ruisseau de Zbiroh, près de Podmokly. Ce gisement appartient à la partie la plus supérieure de la zone à *Eccaparadoxides pusillus*. La roche en est un schiste gris, renfermant de nombreux fossiles, en particulier: *E. pusillus* (BARRANDE); *Ellipsocephalus vetustus* POMPECKJ, *Conocoryphe sulzeri* (SCHLOTHEIM), *Skreiaspis spinosus* (JAHN), *Bohemiella romingeri* (BARRANDE), *Hyolithes maximus* BARRANDE, etc.

<sup>1</sup> Les renseignements consignés dans ce paragraphe m'ont été très aimablement fournis par mon collègue et ami, le professeur BEDRICH BOUČEK, de Prague.

<sup>2</sup> Les étiquettes accompagnant les échantillons du British Museum (Natural History) renseignent comme provenance "Slapnitzer Mühle bei Skreje, Bohemia." Ce gisement qui se dit en tchèque Slapnický mlýn, appartient à la base du Cambrien moyen de Skryje. Comme la roche et l'état de conservation de ces échantillons sont identiques à ceux des autres spécimens étudiés, il est possible, sinon probable, qu'une confusion a été commise: le gisement de Dlouhá Hora est en effet assez proche de celui de Slapnický mlýn.

supérieure, du côté droit de la thèque, 3) la construction de l'aulacophore, dont le stylocone et les articles de la région distale sont semblables à ceux des autres genres attribués à cet ordre.

Ces caractères prouvent que *Ceratocystis* était déjà trop engagé dans la voie propre aux Cornuta

pour pouvoir être considéré comme l'ancêtre possible des Stylophora, c'est-à-dire la souche commune des Mitrata et des Cornuta. Il est clair que l'individualisation de ces deux branches remonte à un passé très antérieur au Cambrien moyen.

*Ceratocystis* se distingue des autres Cornuta par: 1) le faible degré de différenciation des marginales par rapport aux centrales, 2) la taille et le nombre peu élevé des centrales, 3) le grand développement de l'adorale médiane et la participation de deux adorales latérales à la constitution de la face inférieure de la thèque, 4) la conformation des orifices accessoires, simples pores suturaux, 5) la présence de deux pores suturaux supplémentaires dans la moitié gauche du corps, placés respectivement sur le bord antérieur et sur la face inférieure, 6) la position infère de l'orifice adoral droit (hydropore?), 7) l'absence de zygone (barre transversale qui, chez la plupart des Cornuta, unit, du côté inférieur, le bord antérieur gauche et le bord latéral droit ou le bord postérieur, en recoupant l'axe oro-anal), 8) le défaut d'apophyses servant d'insertion aux muscles moteurs de l'aulacophore, 9) la nature du squelette (nombreuses écailles imbriquées au lieu d'anneaux quadripartites) de la région proximale, 10) la présence d'au moins deux paires de plaques de recouvrement par article dans la région distale de l'aulacophore.

Presque tous ces caractères sont distinctifs. Ils établissent sur une base solide l'autonomie d'un genre qu'on ne peut confondre avec nul autre. Convient-il pour autant de le placer dans une famille distincte, comme l'ont fait JAEKEL (10, 11) et BATHER (1), ou faut-il, avec CUÉNOT (4, 5) et GEKKER (7), l'associer à d'autres genres, tels que *Cothurnocystis* ou *Phyllocystis*, qu'il rappelle dans une certaine mesure? Cette question pose le problème des rapports de filiation parmi les Cornuta. *Ceratocystis* est-il l'ancêtre de *Cothurnocystis* ou de quelque autre genre? Remarquons tout d'abord qu'on ne connaît aucune forme de transition entre ces genres. Il existe, il est vrai, dans le Cambrien supérieur (Trempealeau) du Nevada, une espèce, *Cothurnocystis americana*, chez laquelle des traits de *Ceratocystis* (présence d'une ride triradiée sur la face supérieure et de grandes plaques sur la face inférieure, absence de zygone) semblent combinés à une organisation de *Cothurnocystis* en voie de réalisation (14). Mais ces mélanges apparents de caractères ne suffisent pas à établir une descendance; ils suggèrent seulement comment, à partir d'une thèque rigide com-

posée de grandes plaques, il a pu s'édifier une thèque formée d'un cadre et de téguments souples. Pour pouvoir affirmer que *C. americana* est phylogénétiquement intermédiaire entre *Ceratocystis* et *Cothurnocystis*, il faudrait disposer de beaucoup plus d'informations détaillées et critiques sur la morphologie de la forme américaine.

Mais il existe peut-être un indice que *Ceratocystis* n'est probablement pas l'ancêtre des Cornuta: c'est le mode d'insertion de l'aulacophore sur la thèque. Chez tous les Cornuta et Mitrata connus, deux puissantes apophyses, portées par  $M_1$  et  $M'_1$ , se dressent sur le plancher de la thèque en travers du passage reliant la cavité de celle-ci à celle de l'aulacophore (Fig. 7). Elles servaient manifestement d'attache aux muscles moteurs de cet organe. Or ces apophyses ne sont pas présentes chez *Ceratocystis*. On y relève seulement l'existence sur  $M_1$  d'une légère saillie triédrique qui pourrait représenter une ébauche d'apophyse, mais cette saillie n'a pas de symétrique sur  $M'_1$  et son rôle dans la fixation des muscles ne pouvait être que minime. En revanche, on trouve des insertions musculaires latérales sur les faces adaxiales des adorales droite et gauche. Il s'agit donc d'un dispositif différent, mis au service d'une même fonction et lié à des plaques apparemment distinctes. C'est l'indication que *Ceratocystis* appartient à une lignée différente de celle renfermant *Cothurnocystis* et les autres Cornuta connus. Il paraît dès lors logique de placer *Ceratocystis* dans une famille à part, comme le recommande d'ailleurs le fait que ce genre diffère davantage de *Cothurnocystis* ou de *Phyllocystis* que ceux-ci ne diffèrent entre eux.

Malgré qu'il soit déjà un Cornuta typique et qu'il appartienne probablement à quelque lignée collatérale, *Ceratocystis* paraît conserver un certain nombre de traits propres à la souche des Stylophora. En premier lieu, son organisation générale ne peut appartenir qu'à cette souche, puisque tous les Stylophora la possèdent. En second lieu, son asymétrie si prononcée doit être héritée de quelque ancêtre commun à toute la classe, car c'est un caractère fondamental de celle-ci; la bilatéralité que montrent certaines lignées, d'ailleurs spécialisées et tardives, n'est pas primitive, mais certainement acquise. En troisième lieu, comme *Ceratocystis* possède des traits qu'on retrouve chez les Mitrata, c'est que leur ancêtre commun les présentait aussi. Nous songeons en particulier au défaut complet de cadre différencié, du type ren-

contré plus tard chez *Cothurnocystis* ou *Phyllocystis*. Peut-être convient-il de mentionner aussi la présence de plaquettes multiples et imbriquées dans la région proximale de l'aulacophore, car cette disposition se retrouve chez le *Mitrata Lagynocystis*.

Mais d'autres caractères de *Ceratocystis* peuvent se révéler également primitifs. Il est toutefois difficile d'en être certain, si *Ceratocystis* ne ressortit pas à la même branche phylétique que les autres *Cornuta*. Il paraît cependant raisonnable d'admettre que l'existence de trois grandes adorales au lieu de deux, le développement remarquable de l'adorale médiane, l'entaille du bord antérieur de cette plaque (entaille encore présente chez *Phyllocystis*), l'intervention des deux adorales latérales dans la constitution de la face inférieure de la thèque, la présence de quelques pores accessoires du côté gauche du corps, la position de l'hydropore(?) sur la face inférieure, le faible degré de différenciation de la rainure médiane, et des dépressions latérales de l'aulacophore, constituent autant de traits archaïques et peut-être ancestraux.

Si telle est bien la signification de ces caractères, en comparant *Ceratocystis* à un autre carpoïde, aussi ancien que lui, *Trochocystites*, on peut mesurer toute l'importance de l'écart existant entre *Stylophora* et *Cincta*. Ces derniers possèdent un pédoncule, mais pas d'aulacophore; leurs orifices principaux, au lieu d'être opposés, sont voisins et proches de la même extrémité du corps; des rainures, probablement ambulacraires, sont creusées dans leurs marginales et, de ces rainures, *Ceratocystis* et nul autre *Cornuta* ne montrent des traces; leur thèque enfin consiste en téguments parqués de plaquettes et compris dans un cadre rigide formé d'épaisse marginales—caractère acquis par les *Cornuta*, mais non pas primitif, comme le montre *Ceratocystis*. Il semble donc qu'en remontant vers la source, les oppositions, loin de se résoudre, tendent plutôt à se renforcer. On ne peut y voir qu'une indication, à savoir que les *Cincta* et les *Cornuta* représentent deux rameaux distincts, dont rien à présent ne permet d'affirmer qu'ils se détachent d'une même branche. L'hétérogénéité des carpoïdes, prévues par certains (5, 7), s'en trouve confirmée.

## REFERENCES

- BATHER, F. A.  
 (1) 1913, *Caradocian Cystidea from Girvan*: Royal Soc. Edinburgh, Trans., v. 49, pt. 2, p. 359-529, fig. 1-79, pl. 1-6.  
 (2) 1925, *Cothurnocystis: a study in adaptation*: Paläont. Zeitschr., v. 7, p. 1-15, fig. 1-12.
- CHAUVEL, JEAN  
 (3) 1941, *Recherches sur les cystoïdes et les carpoïdes armoricains*: Thèses présentées à la Faculté des Sciences de Rennes, n° d'ordre 3, sér. 6, 286 p., 7 pl.
- CUÉNOT, LUCIEN  
 (4) 1948, *Anatomie, éthologie et systématique des échinodermes*: in *Traité de zoologie*, P.-P. Grassé (éd.), v. 11, p. 3-272, fig. 312, Masson et Cie (Paris).  
 (5) 1953, *Classe des hétérostélés*: in *Traité de paléontologie*, Jean Piveteau (éd.), v. 3, p. 599-606, fig. 1-12, Masson et Cie (Paris).
- DELPEY, GENEVIÈVE  
 (6) 1941, *Mode particulier de nutrition de certains échinodermes: l'ouverture interne de la bouche*: Soc. géol. France, Bull., v. 11, p. 87-95, fig. 1-3.
- GEKKER [HECKER], R. F.  
 (7) 1964, *Klass Carpoidea, Karpoidei*: in *Osnovy paleontologii, Y. A. Orlov (éd.), Iglokozhiye, gemikhordovye, pogonofory, i shchetinkochelyustnye*, p. 23-28, pl. 1, fig. 5-10 (Moskva) (*Classe Carpoidea*, in *Fondements de la Paléontologie, échinodermes, hémichordés, gronophores, et chaetognathes*).
- GILL, E. D. & CASTER, K. E.  
 (8) 1960, *Carpoïd echinoderms from the Silurian and Devonian of Australia*: Bull. Am. Paleontology, v. 41, p. 1-71, fig. 1-12, pl. 1-10.
- GISLÉN, T.  
 (9) 1930, *Affinities between the Echinodermata, Enteropeustea, and Chordonia*: Zool. Bidrag. Uppsala, v. 12, p. 199-304, fig. 1-46.
- JAEKEL, O.  
 (10) 1901, *Über Carpoideen, eine neue Klasse von Pelmatozoen*: Deutsch. Geol. Gesell., Zeitschr., Jahrg. 1900, v. 52, p. 661-677, fig. 1-11.  
 (11) 1918, *Phylogenie und System der Pelmatozoen*: Paläont. Zeitschr., v. 3, p. 1-128, fig. 1-114.
- TERMIER H. & TERMIER G.  
 (12) 1948, *Les échinodermes du Paléozoïque inférieur*: La Revue scientifique, année 86, pt. 10, p. 613-626, fig. 1-41.
- UBAGHS, GEORGES  
 (13) 1961, *Sur la nature de l'organe appelé tige ou pédoncule chez les carpoïdes Cornuta et Mitrata*: Acad. Sci. Paris, Comptes Rendus Séances, v. 253, p. 2565-2567, fig. 1.  
 (14) 1963, *Cothurnocystis Bather, Phyllocystis Thoral and an undescribed member of the order Soluta (Echinodermata, Carpoidea) in the uppermost Cambrian of Nevada*: Jour. Paleontology, v. 37, p. 1133-1142, pl. 151-152.