

**NORSELASPIS GLACIALIS N.G., N.SP. ET LES RELATIONS
PHYLOGÉNÉTIQUES ENTRE LES KIAERASPIDIENS (OSTEOSTRACI)
DU DÉVONIEN INFÉRIEUR DU SPITSBERG**

par

Philippe JANVIER*

SOMMAIRE

	page
Résumé	22
Abstract	22
Introduction	23
Remarques préliminaires sur les Kiaeraspidiens	23
Morphologie de <i>Norselaspis glacialis</i> n.g., n.sp.	24
1. Morphologie externe du bouclier	25
1.1 : Vue dorsale	25
1.2 : Vue latérale	28
1.3 : Vue ventrale	30
2. Morphologie interne du bouclier	39
2.1 : Division céphalique	40
2.1.1 : Cavité orbitaire	40
2.1.1.1 : Orbite	41
2.1.1.2 : Fenêtre optique	41
2.1.1.3 : Foramen pour le nerf moteur oculaire commun (<i>n. oculomotorius</i>)	41
2.1.1.4 : Cavité trigéminala	41
2.1.1.5 : Foramen pour le nerf facial et le tronc préotique du nerf latéral	42
2.1.1.6 : Foramen pour le nerf facial et, éventuellement, le rameau mandibulaire du nerf trijumeau	43
2.1.1.7 : Foramen pour le nerf maxillaire et, éventuellement, le rameau mandibulaire du nerf trijumeau	43
2.1.1.8 : Foramen pour la veine frontale et le rameau ophtalmique profond	43
2.1.1.9 : Foramen pour le nerf trochléaire	44
2.1.1.10 : Foramen pour la veine latérale de la tête	45
2.1.1.11 : Myodomes	45

*Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de la Paléontologie Humaine, Université de Paris VI, place Jussieu, 75005 Paris. L.A. 12 du C.N.R.S.

2.1.2 : Cavité naso-hypophysaire	45
2.1.3 : Cavité encéphalique	46
2.1.3.1 : Division télencéphalique	46
2.1.3.2 : Division diencéphalique	48
2.1.3.3 : Division mésencéphalique	48
2.1.3.4 : Division métencéphalique	48
2.1.3.5 : Division myélocéphalique	51
2.1.4 : Cavité labyrinthique	52
2.1.4.1 : Division semi-circulaire	53
2.1.4.2 : Division commissurale	53
2.1.4.3 : Division vestibulaire	53
2.1.4.3.1 : Relations avec les canaux conduisant aux champs latéraux et au champ dorsal	53
2.1.4.3.2 : Relations avec les canaux pour les nerfs branchiaux	54
2.1.4.3.3 : Relation avec la fenêtre acoustico-faciale	55
2.1.4.3.4 : Relations avec les canaux vasculaires	55
2.1.5 : Canaux pour le système nerveux périphérique	56
2.1.5.1 : Canaux pour les nerfs dorsaux	56
2.1.5.1.1 : Canal pour le rameau ophtalmique profond du complexe trijumeau (<i>r. ophthalmicus profundus trigemini</i>)	56
2.1.5.1.2 : Canal pour le rameau maxillaire et, éventuellement, le rameau mandibulaire du complexe trijumeau (<i>r. maxillaris, mandibularis trigemini</i>)	56
2.1.5.1.3 : Canal pour le nerf facial (<i>n. facialis</i>) et, éventuellement, le rameau mandibulaire du complexe trijumeau	58
2.1.5.1.4 : Canal pour le nerf glossopharyngien (<i>n. glossopharyngeus</i>)	59
2.1.5.1.5 : Canal pour le nerf vague (<i>n. vagus</i>)	59
2.1.5.1.6 : Canaux pour les nerfs occipitaux dorsaux	60
2.1.5.2 : Canaux pour les nerfs ventraux	61
2.1.5.2.1 : Canal pour le nerf moteur oculaire commun (<i>n. oculomotorius</i>)	61
2.1.5.2.2 : Canal pour le nerf trochléaire (<i>n. trochlearis</i>)	61
2.1.5.2.3 : Passage du nerf moteur oculaire externe (<i>n. abducens</i>)	62
2.1.5.2.4 : Canal pour le plexus brachial	62
2.1.5.2.5 : Canaux pour les nerfs spino-occipitaux ventraux	62
2.1.5.3 : Canaux <i>s.e.l.</i> latéraux et dorsaux	62
2.1.5.4 : Canaux pour les branches du nerf latéral	63
2.1.6 : Canaux pour le système circulatoire artériel	63
2.1.6.1 : Canaux pour l'artère faciale et ses collatérales	63
2.1.6.2 : Canaux pour les artères carotides internes	64
2.1.6.3 : Canaux pour l'artère encéphalique occipitale et ses dérivés superficiels	64
2.1.6.4 : Canaux pour les artères extra-branchiales et l'aorte dorsale	65
2.1.6.5 : Canal pour l'artère marginale	65
2.1.6.6 : Ouverture antérieure de la cavité intramurale	66

2.1.7 : Canaux pour le système circulatoire veineux	66
2.1.7.1 : Canaux pour les veines céphaliques	66
2.1.7.2 : Canaux pour les veines marginales et rostrales	67
2.2 : Division abdominale	68
2.2.1 : Paroi antérieure de la cavité abdominale	68
2.2.2 : Cavité intramuraie	70
2.2.3 : Parois latérales, dorsale et ventrale de la cavité abdominale	73
3. Conclusion à l'étude de <i>Norselaspis glacialis</i>	73
Remarques sur la position des nerfs dorsaux chez les Osteostraci	75
1. Historique et nouvelles observations	75
2. Le trajet proximal du nerf glossopharyngien chez divers Osteostraci	79
3. Le trajet proximal du nerf facial	83
4. Le trajet proximal du rameau maxillaire du trijumeau et le problème du rameau mandibulaire	84
Remarques sur la signification des crêtes interbranchiales des Osteostraci	85
Phylogénie et systématique des Kiaeraspidiens	86
1. Remarques préliminaires sur la géologie de la Formation de Wood Bay	86
2. Les Kiaeraspidiens	88
2.1 : Remarques préliminaires sur <i>Kiaeraspis auchenaspidoides</i> , Formation de Ben Nevis, Groupe de Red Bay	88
2.2 : Kiaeraspidiens de la Formation de Wood Bay	90
<i>Norselaspis glacialis</i> n.sp.	90
<i>Axinaspis whitei</i>	90
<i>Axinaspis</i> sp. 1	93
« <i>Axinaspis</i> » sp. 2	93
<i>Acrotomaspis instabilis</i>	94
<i>Gustavaspis trinodis</i>	99
<i>Gustavaspis</i> sp. 1	101
<i>Gustavaspis</i> sp. 2	101
<i>Nectaspis peltata</i>	101
<i>Nectaspis areolata</i>	102
<i>Nectaspis dellei</i>	111
<i>Nectaspis</i> sp. 1	111
2.3 : Conclusion à l'étude des Kiaeraspidiens	112
Remarques sur la phylogénie des Osteostraci et la position phylogénétique des Kiaeraspidiens	115
1. Historique	115
2. Principaux groupes monophylétiques d'Osteostraci	117
Conclusions générales	123
Remerciements	124
Bibliographie	124
Liste des abréviations	126
Légende des planches	131

RÉSUMÉ

L'anatomie de *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp., Kiaeraspidien primitif du Dévonien inférieur du Spitsberg, est décrite à partir de spécimens étudiés par polissages sériés ou préparés à l'acide formique dilué. Cette étude permet de mettre en évidence plusieurs détails anatomiques nouveaux, notamment la présence d'un canal prolongeant postéro-médialement le canal attribué, par Stensiö et d'autres auteurs, au nerf facial. Cette prolongation du « canal du facial » jusque dans la partie postéro-latérale de la cavité labyrinthique est un nouvel argument en faveur de l'hypothèse soutenue par Allis, Lindström, Jefferies et Whiting, selon laquelle ce canal aurait transmis en réalité le nerf glossopharyngien. En outre, chez *N. glacialis*, le foramen classiquement attribué à l'œsophage s'ouvre postérieurement dans une cavité de la cloison postbranchiale, la cavité intramurale, qui est ici supposée avoir logé le cœur. L'œsophage devait donc, plus probablement, avoir accompagné l'aorte dorsale dans le canal aortique. Enfin, le foramen classiquement attribué au tronc artériel afférent ventral, est ici interprété comme ayant livré passage à la veine hépatique vers le sinueux veineux du cœur.

Le problème de la position des nerfs dorsaux des Osteostraci est évoqué, et il est conclu que les trois premiers canaux nerveux s'ouvrant dans la cavité oralo-branchiale devaient avoir livré passage respectivement au rameau maxillaire du trijumeau, au nerf facial et au nerf glossopharyngien. Le rameau mandibulaire du trijumeau devait accompagner l'un des deux premiers, mais il est pour le moment impossible de décider lequel.

Le problème de la nature des crêtes interbranchiales des Osteostraci est brièvement discuté. Il apparaît que la comparaison avec l'appareil branchial des Petromyzontida ne soutient guère l'hypothèse selon laquelle les crêtes interbranchiales sont des arcs branchiaux incorporés au bouclier endosquelettique. Une autre hypothèse est proposée, selon laquelle le squelette branchial des Osteostraci aurait été situé à l'intérieur de la cavité oralo-branchiale, rattaché au bouclier endosquelettique seulement par l'intermédiaire des processus médio-ventraux. Les sillons classiquement attribués aux artères efférentes branchiales auraient alors logé des artères extrabranhiales. Une phylogénie et une classification des Kiaeraspidiens est proposée. L'évolution de ce groupe monophylétique est marquée principalement par une réduction des processus cornuaux, un raccourcissement de la division abdominale, une subdivision des champs latéraux et une augmentation de la taille des fosses supra-orales.

La position phylogénétique des Kiaeraspidiens au sein des Osteostraci est encore incertaine. Leur groupe frère peut être soit les Bennevaspidiens, soit les Thyestidiens, soit encore *Thyestes* (auquel cas ils devront être inclus dans les Thyestidiens).

ABSTRACT

The anatomy of *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp., a primitive kiaeraspidian from the Lower Devonian of Spitsbergen, is described on the basis of specimens studied by grinding sections or prepared with dilute formic acid. This study yielded some new anatomical details, including the presence of a canal prolonging posteromedially the canal allotted to the facial nerve by Stensiö. This posterior prolongation of the « facial canal » into the posterolateral part of the labyrinth cavity is consistent with the hypothesis put forward by Allis, Lindström, Jefferies and Whiting, that this canal housed the glossopharyngeus nerve. Furthermore, in *N. glacialis*, the foramen usually referred to as the foramen for the œsophagus opens posteriorly into a cavity in the postbranchial wall, referred to here as the intramural cavity, and which is interpreted as having housed the heart. Consequently, the œsophagus probably accompanied the dorsal aorta through the aortic canal. Finally, the foramen generally interpreted as having transmitted the ventral afferent arterial trunk is here considered as having housed the hepatic vein, which emptied into the venous sinus of the heart. The ventral afferent arterial trunk may thus have passed through the former « œsophageal » foramen.

The problem of the position of the dorsal nerves in the Osteostraci is discussed, and it is suggested that the three foremost nerve canals opening into the oralobranchial cavity housed the maxillary ramus of the trigeminus, the facial nerve and the glossopharyngeus nerve respectively. The mandibular ramus of the trigeminus must have accompanied one of the two foremost nerves, but for the moment it is impossible to decide which.

The problem of the nature of the interbranchial crests of the Osteostraci is briefly discussed. Comparison with the branchial apparatus of the Petromyzontida does not support the hypothesis that the interbranchial crests are part of the branchial arches, incorporated into the endoskeletal shield. A different hypothesis is proposed, that the branchial skeleton of the Osteostraci was situated entirely inside the oralobranchial cavity, and was attached to the endoskeletal shield only by the ventromedial processes. The grooves classically allotted to the efferent branchial arteries would thus have housed extrabranhial arteries, branching off from the dorsal aorta, and irrigating the ventral branchial musculature.

A phylogeny and a classification of the kiaeraspidians are proposed. The evolution of this monophyletic group is characterized by, e.g., reduction of cornual processes, shortening of the abdominal division of the shield, subdivision of the lateral fields, and enlargement of the supraoral fossae.

The phylogenetic position of the kiaeraspidians within the Osteostraci remains uncertain. Their sister-group may be either the bennevaspidiens or the thyestidiens, or *Thyestes* alone (in which case they would have to be included within the thyestidiens).

INTRODUCTION

Les Kiaeraspidiens constituent un petit groupe monophylétique d'Osteostraci connu uniquement dans le Dévonien inférieur du Spitsberg, depuis le sommet de la formation de Ben Nevis, jusqu'à la base de la formation de Grey Hoek. La place systématique des espèces qui constituent ce groupe a longtemps été très confuse car elle n'était attribuée par les précédents auteurs (Wängsjö, 1952; Stensiö, 1958, 1964; Obrouchev, 1964) qu'en fonction de leur degré de divergence morphologique. Toutefois, Wängsjö (1952, p. 537-549) avait très clairement fait remarquer l'existence de synapomorphies partagées par les genres *Kiaeraspis*, *Axinaspis*, *Acrotomaspis* et *Nectaspis*, mais il n'a pas proposé de les réunir en une unité taxonomique propre. Cela a été fait beaucoup plus tard par Moy-Thomas & Miles (1971) qui ont placé ces genres dans l'ordre des Kiaerapidida, mais en y ajoutant le genre *Ectinaspis* qui, en fait, n'est probablement pas un Kiaeraspidien (Janvier, 1980, p. 184). Dans le présent travail, j'utilise volontairement le terme parataxonomique de « Kiaeraspidiens » de façon à ne pas fixer le rang taxonomique de ce groupe tant que les relations phylogénétiques entre les Osteostraci ne seront pas établies de façon relativement satisfaisante. La phylogénie des Osteostraci proposée ici (fig. 43) représente une première proposition qui nécessite d'être testée et ne peut en aucun cas être considérée comme définitive.

L'étude détaillée de l'anatomie d'un Kiaeraspidien nouveau, *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. et sa comparaison avec les espèces des genres *Kiaeraspis*, *Axinaspis*, *Acrotomaspis* et *Nectaspis* précédemment décrites par Stensiö (1927) et Wängsjö (1952), a permis de mettre en évidence la polarité de l'évolution de certains caractères comme les fosses supra-orales, les fosses prébranchiales, les champs latéraux ou les parois de la division abdominale du bouclier.

A partir de ces données, je propose une phylogénie des Kiaeraspidiens, à partir de laquelle peut être établie une classification phylogénétique.

L'étude de *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. a également permis d'apporter une solution à plusieurs problèmes très discutés de l'anatomie des Osteostraci, notamment en ce qui concerne l'attribution des divers canaux s'ouvrant dans la cavité oralo-branchiale à leurs nerfs viscéraux respectifs.

Cette étude a été réalisée principalement sur le matériel récolté au cours de la mission C.N.R.S. — Muséum de 1969 (S.V.D.), mais également sur le matériel de la mission Anglo-Norvégo-Suédoise (E.N.S.) de 1939.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES SUR LES KIAERASPIDIENS

Les Kiaeraspidiens peuvent être définis comme suit (Janvier, 1980, p. 179) : Osteostraci cornuates à processus cornuaux réduits ou totalement régressés, et à fosses supra-orales très développées. Fosses prébranchiales réduites. Champs latéraux étroits, proches du bord marginal, et s'étendant sur les régions latérales de la division abdomi-

nale. Plaque pinéale absente. Division abdominale primitivement longue. Orifice naso-hypophysaire relativement allongé.

En outre, les Kiaeraspidiens présentent plusieurs caractères dérivés dont il est encore difficile de dire s'ils leur sont propres ou s'ils sont homologues de ceux connus chez d'autres groupes monophylétiques d'Osteostraci. C'est notamment le cas de l'absence de récessus médial du myodome postéro-ventral (peut-être partagé avec les Thyestidiens ; *sensu* Janvier, 1980, p. 175), de la présence d'une ornementation de tubercules étoilés sur l'exosquelette (peut-être aussi partagé avec les Thyestidiens), et de la disposition des crêtes interbranchiales, perpendiculaires à l'axe du bouclier (peut-être partagé avec les Benneviaspidiens ; *sensu* Janvier, 1980, p. 182). C'est sur l'analyse de ces caractères que repose la position phylogénétique des Kiaeraspidiens (v. discussion p. 122, et fig. 43, 14 a, b, c).

Pour le moment, je serai plutôt enclin à considérer comme plus probable une position de groupe frère des Thyestidiens pour les Kiaeraspidiens, car la structure dérivée du myodome postérieur me paraît plus fiable que l'orientation des crêtes interbranchiales ou la disparition de la plaque pinéale.

Cette incertitude quant au groupe frère des Kiaeraspidiens rend difficile la reconstitution de leur morphotype. Compte tenu de la concordance des divers caractères (dimensions des fosses supra-orales et prébranchiales, degré de réduction des processus cornuaux, allongement de la division abdominale) quant à la polarité de leur évolution, il semble bien que *Kiaeraspis auchenaspidoides* STENSIÖ soit l'espèce qui comporte le plus de caractères plésiomorphes dans ce groupe. En effet, quel que soit le groupe frère des Kiaeraspidiens (Thyestidiens ou Benneviaspidiens), la comparaison avec celui-ci montre clairement que la persistance des processus cornuaux et de fosses prébranchiales relativement grandes, ainsi que les faibles dimensions des fosses supra-orales chez *K. auchenaspidoides* sont des caractères plésiomorphes. L'allongement considérable de la division abdominale du bouclier de *K. auchenaspidoides* est un caractère apomorphe pour les Osteostraci, mais très probablement plésiomorphe pour les Kiaeraspidiens. Du reste, les morphoclines établis dans ce groupe pour la plupart des autres caractères sont concordants avec la réduction progressive de la réduction abdominale. Il y a là un cas très probable de réversion. Je considérerai donc que *K. auchenaspidoides* est l'espèce la plus proche, morphologiquement, du morphotype des Kiaeraspidiens. Les relations phylogénétiques entre les Kiaeraspidiens seront discutées en détail plus loin (p. 112).

MORPHOLOGIE DE *NORSELASPIS GLACIALIS* N.G., N.SP.

KIAERASPIDIEN *INCERTAE SEDIS*

Genre *NORSELASPIS* nov.

Définition : provisoirement celle de l'espèce.

Espèce-type : *Norselaspis glacialis* n.sp.

Remarques : Par la plupart de ses caractères morphologiques, *N. glacialis* apparaît comme extrêmement voisin de *Kiaeraspis auchenaspidoides* et aurait été placé dans le

genre *Kiaeraspis* dans une optique systématique éclectique. Du fait que j'adopte, dans le présent travail, une systématique phylogénétique, et que *N. glacialis* partage avec tous les autres Kiaeraspidiens certains caractères dérivés absents chez *K. auchenaspidoides*, je suis implicitement conduit à créer ce nouveau taxon de rang générique. Les caractères communs à *Norselaspis* et *Kiaeraspis* (division abdominale longue, faibles dimensions) ne sont que des caractères plésiomorphes de Kiaeraspidiens.

Origine du nom : de *Norsel*, nom du navire utilisé pour la mission de 1969, et *aspis*, bouclier.

Norselaspis glacialis n.sp.

(fig. 1-24 ; pl. 1, 2, 3)

1975 : Osteostraci gen. et sp. indet., Janvier, 1975 b, pl. 1, fig. 2.

1978 : Kiaeraspidien gen. et sp. indet., Janvier, 1978, fig. 3B, 6.

Diagnose : Kiaeraspidien à division abdominale du bouclier longue et étroite, à bord postérieur largement échancré en vue latérale. Longueur totale du bouclier de l'ordre de 16 mm. Fosses supra-orales larges et bien marquées, fosses prébranchiales relativement grandes. Processus cornuaux totalement réduits. Champs latéraux se prolongeant sur les faces dorso-latérales de la division abdominale.

Holotype : Bouclier complet (empreinte et contre-empreinte), en partie préparé à l'acide formique (SVD 1026, pl. 1, 2, 3).

Autre matériel : Bouclier complet étudié par polissages sériés (SVD 1025) ; moulage naturel de la cavité oralo-branchiale d'un bouclier incomplet (SVD 1027).

Localité-type : Bone-bed B IV du Sigurdfjellet, côte Est du Woodfjorden, Haakon VII Land, Spitsberg.

Nouveau-type : Formation de Wood-Bay, Division de Sigurdfjellet, Siegenien probable (Goujet, 1978, p. 16).

Mensurations (en mm) :	SVD 1025	SVD 1026	SVD 1027
Long. totale du bouclier	17,5	17,5	?
Larg. totale du bouclier	12	14	? 13
Long. prépinéale	6,5	?6	7

1 — MORPHOLOGIE EXTERNE DU BOUCLIER

1. — 2 : VUE DORSALE

Le bouclier de *Norselaspis glacialis* est une masse unitaire d'endosquelette recouvert en grande partie par un exosquelette orné de tubercules étoilés. Il comprend une division céphalique antérieure et une division abdominale postérieure, séparées par une limite arbitraire passant au niveau des ouvertures externes des conduits endolymphatiques (*f.d.end.*, fig. 2). La division céphalique peut être, aussi arbitrairement, subdivisée en un certain nombre de régions (1-7, fig. 1 A) : 1, région rostrale ; 2, région marginale ; 3, région scapulaire ; 4, région épibranchiale ; 5, région naso-hypophysaire ; 6, région orbito-pinéale et 7, région otico-occipitale. Les champs latéraux (*c.l.*, fig. 2) s'étendent principalement sur la face dorsale de la région marginale et, dans le cas précis de *N. glacialis*, sur celle de la région scapulaire. Le champ médian dorsal (*c.d.*, fig. 2) s'étend de l'orifice pinéal (*f.pi*, fig. 2) jusqu'à un point situé légèrement en arrière du niveau de l'ouverture externe des conduits endolymphatiques.

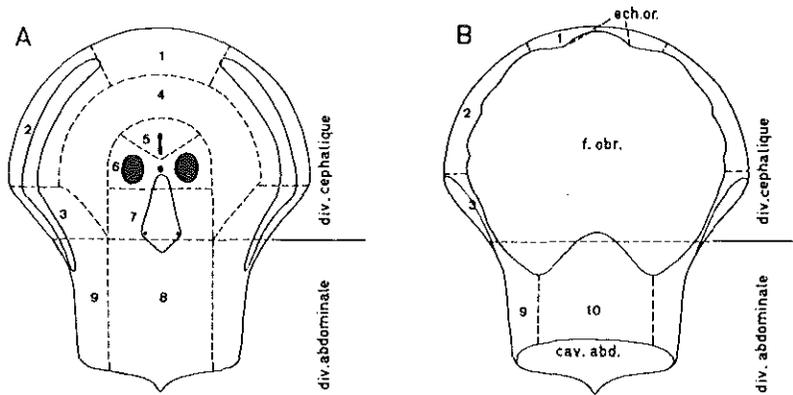


Fig. 1. — Principales subdivisions du bouclier de *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp.
 A, face dorsale ; B, face ventrale.

1, région rostrale ; 2, région marginale ; 3, région scapulaire ; 4, région épi-branchiale ; 5, région naso-hypophysaire ; 6, région orbito-pinéale ; 7, région otico-occipitale ; 8, région médiane dorsale ; 9, région latérale ; 10, région médiane ventrale.

La division abdominale du bouclier est principalement constituée d'un manchon exosquelettique mais comprend également une partie de l'exosquelette des régions scapulaires et otico-occipitale. Elle est également subdivisée en plusieurs régions (8-10 ; fig. 1) : 8, région médiane dorsale (= « région interzonale », Wängsjö, 1952 ; Stensiö, 1964), 9, région latérale (= « région zonale » *partim*, Wängsjö, 1952 ; Stensiö, 1964) et 10, région médiane ventrale.

En vue dorsale, la division céphalique de *N. glacialis* est un peu plus longue que la division abdominale, mais surtout beaucoup plus large (fig. 2). La largeur maximale du bouclier se situe au niveau de la limite entre les régions scapulaire et marginale, c'est-à-dire à l'emplacement qu'occuperaient les processus cornuaux chez *K. auche-naspidoïdes* (= « angle cornual », Wängsjö, 1952).

Les bords rostral et marginaux forment un arrondi régulier, pratiquement un demi-cercle centré sur le foramen pinéal. La largeur de la partie postérieure de la division abdominale est approximativement égale à la moitié de la largeur maximale du bouclier. La division céphalique est fortement bombée dans sa partie médiane et la division abdominale présente une très légère crête médiane dorsale. Les orbites (*orb.*, fig. 2) sont proportionnellement assez petites, de contour légèrement elliptique (leur diamètre antéro-postérieur est de l'ordre de 1,4 mm sur SVD 1025) et entourées d'un bourrelet circum-orbitaire peu élevé. Le foramen pinéal est relativement grand, situé au même niveau que le centre des orbites (*f.pi.*, fig. 2), et de contour parfaitement circulaire. Il est légèrement séparé de la pointe antérieure du champ médian dorsal. L'orifice naso-hypophysaire (*o.na.hyp.*, fig. 2) est assez allongé et entouré d'une dépression circum-naso-hypophysaire (*sensu* Janvier, 1975a = « fosse circum nasale », Wängsjö 1952) triangulaire et peu profonde. Le bombement nasal (*b.nas.*, fig. 3) correspondant à l'emplacement de l'organe olfactif, est bien marqué. En avant de chaque orbite, on distingue une légère proéminence antorbitaire. En arrière de chaque orbite, une crête

longitudinale peu marquée s'étend vers l'arrière jusqu'au niveau des ouvertures externes des conduits endolymphatiques.

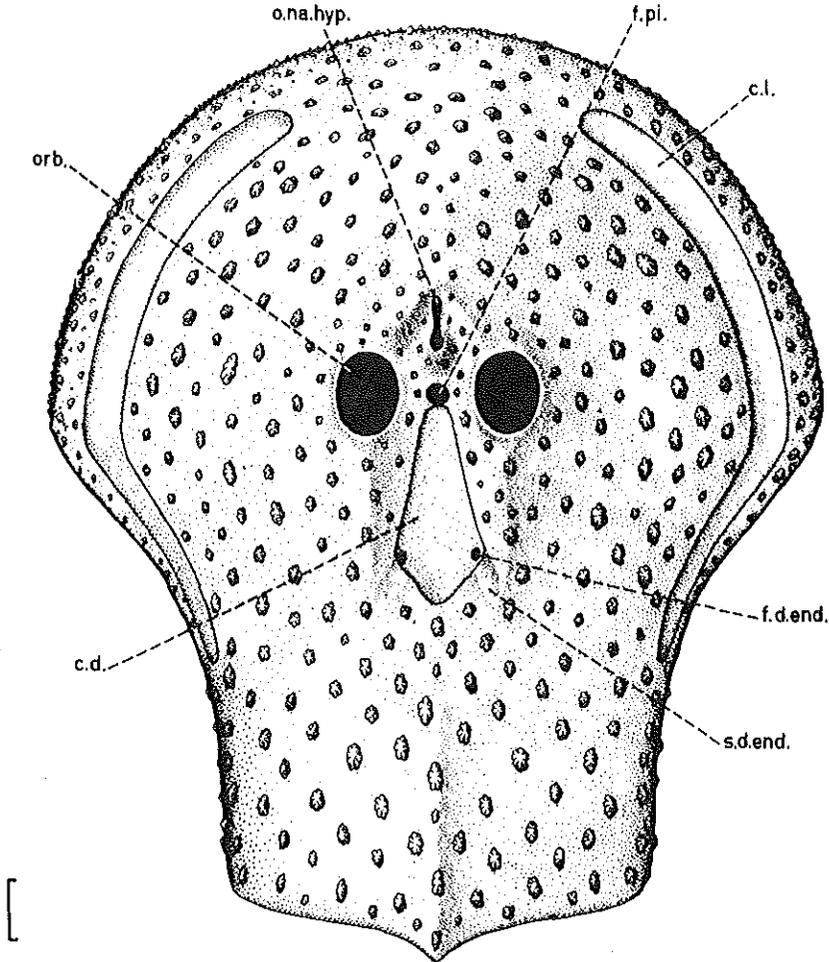


Fig. 2. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp., Formation de Wood Bay, Division de Sigurd fjellet (Dévonien inférieur), Sigurd fjellet, Spitsberg. Reconstitution du bouclier basée sur SVD 1025 et SVD 1026 (Muséum national d'histoire naturelle, Paris), vue dorsale. Echelle : 1 mm.

Le champ médian dorsal (*c.d.*, fig. 2) a un contour grossièrement losangique, mais ses angles latéraux sont situés au niveau du tiers postérieur de sa longueur. C'est au niveau de ces angles, à l'intérieur même du champ, que se trouvent les ouvertures externes des conduits endolymphatiques (*f.d.end.*, fig. 2). Sur le spécimen SVD 1025, on remarque que ces ouvertures sont prolongées postéro-latéralement par de courts sillons (*s.d.end.*, fig. 2, 3) qui échancre le bord du champ dorsal. Ces sillons semblent bien indiquer que les conduits endolymphatiques membraneux ne s'ouvraient pas

directement dans le champ dorsal, mais continuaient postéro-latéralement après leur sortie par leurs foramens respectifs. Chez l'animal vivant, l'ouverture de chacun de ces conduits devait être située en dehors du champ dorsal.

Les champs latéraux sont étroits, bien délimités et leurs extrémités antérieures sont largement espacées. Leur bord latéral est assez éloigné du bord marginal du bouclier. Leur partie postérieure, qui s'étend sur la région scapulaire, est nettement plus étroite que leur partie antérieure.

L'ornementation, bien visible sur le rebord du bouclier de SVD 1026a (*tub.*, fig. 5 A, pl. 2) et surtout en immersion dans le xylol sur SVD 1025b, consiste en larges tubercules étoilés ou costulés (fig. 2), peu élevés et régulièrement espacés. Sur la face dorsale de la division abdominale, ils sont légèrement étirés antéro-postérieurement. En revanche, sur le bord marginal et le bord rostral, ils sont plus petits, plus nombreux et un peu plus élevés. Ils sont également petits autour des orbites, du foramen pinéal et de l'orifice naso-hypophysaire. Toujours en immersion dans le xylol, SVD 1025a montre clairement les canaux radiaires de la couche moyenne de l'exosquelette (*c.rad.*, pl. 2).

1. — 2 : VUE LATÉRALE (fig. 3)

En vue latérale, le point le plus élevé de la division céphalique du bouclier est situé au niveau des orbites. Sa hauteur par rapport au bord marginal est d'environ 5 mm sur SVD 1025. La partie pré-hypophysaire du bouclier (région rostrale + épibranchiale antérieure) est légèrement bombée et, comme chez la plupart des Osteostraci, la division nasale de l'orifice naso-hypophysaire s'ouvre dans la face antérieure d'un léger bombement nasal (*b.nas.*, fig. 3). Le rebord de l'orifice naso-hypophysaire apparaît donc comme fortement concave en vue latérale (*o.na.hyp.*, fig. 3).

La division abdominale est relativement élevée et sa partie postérieure porte probablement le point le plus élevé de l'ensemble du bouclier. Sa région médiane ventrale se prolonge vers l'avant par une lame arrondie, le processus abdominal antérieur (*pr.abd.*, fig. 3, 4, 20), qui pénètre assez profondément dans la fenêtre oralo-branchiale. Ce processus occupe une position plus ventrale que le bord ventral de la région scapulaire ; de ce fait, la partie postérieure de la cavité oralo-branchiale apparaît légèrement en vue latérale. Les deux ou trois derniers compartiments branchiaux devaient s'ouvrir non pas ventralement, comme c'est le cas pour les premiers, mais ventro-latéralement. Cette disposition, qui n'est guère connue que chez certains Thyestidiens (Tremataspididae) et chez les Kiaeraspidiens, représente une réversion de caractère par retour à la position latérale des orifices branchiaux, que l'on connaît chez les Petromyzontida, les Anaspida et les Gnathostomata. La région latérale de la division abdominale est régulièrement arrondie, sans crêtes longitudinales ni séries de bombements comparables à ceux décrits par Stensiö (1927, fig. 5) et Wängsjö (1952, fig. 100) chez *Kiaeraspis auchenaspidoides*. En revanche, des séries d'empreintes verticales, correspondant à ces bombements, sont bien visibles sur la paroi interne de la cavité abdominale de *N. glacialis* (*myo.* fig. 4, 19, pl. 1, 2). Il s'agit là très probablement des empreintes des premiers myomères du tronc.

L'aire d'attache de chacune des nageoires paires a une longueur totale d'environ 5 mm et une hauteur d'environ 2 mm sur SVD 1026. En vue latérale, sa longueur apparente est légèrement plus faible (*a.n.p.*, fig. 3) en raison de son obliquité par rapport à

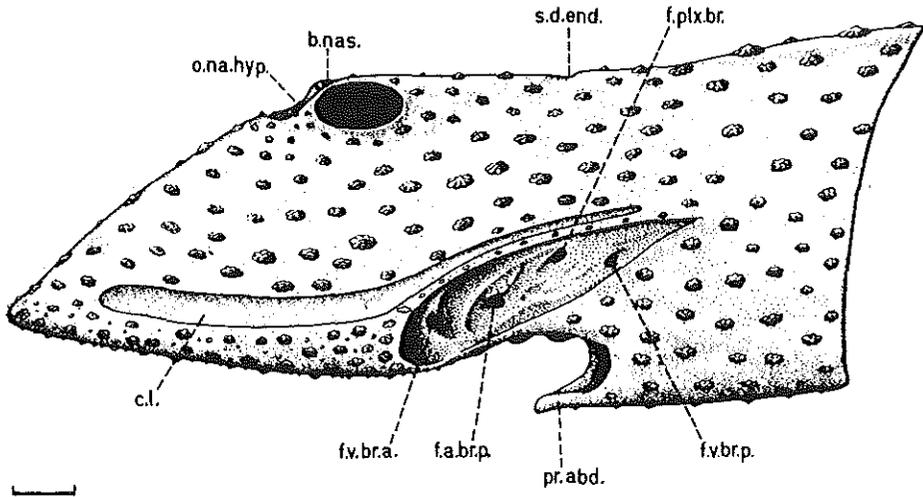


Fig. 3. — *Norsetaspis glacialis* n.g., n.sp. Reconstitution du bouclier basée sur SVD 1025-1027. Vue latérale gauche. Echelle : 1 mm.

l'axe du bouclier, qui est d'environ 40° . Le plus grand diamètre antéro-postérieur de cette aire d'attache est aussi légèrement oblique par rapport au plan horizontal (moins, toutefois, que chez *Axinaspis whitei* (fig. 29B), *Acrotomaspis instabilis* (fig. 31B), et *Nectaspis areolata* (fig. 36B). Les fosses d'insertions musculaires visibles sur cette aire d'attache ont été décrites en détail chez cette espèce et chez *A. whitei* (Janvier, 1978b, p. 11, fig. 3B, 6A), je me limiterai donc ici à leur figuration (fig. 14A). L'étude par polissage sériés de SVD 1025 a révélé l'existence d'une petite zone dépourvue de lamelle périchondrale dans la partie centrale de l'aire d'attache en question. J'ai interprété cette zone comme représentant peut-être une surface articulaire pour l'endosquelette de la nageoire (*art.*, fig. 3, 12 C1; Janvier 1978, p. 7, fig. 3C). L'aire d'attache de la nageoire est perforée par plusieurs foramens dont quatre principaux qui sont, de l'avant vers l'arrière, celui pour la veine brachiale antérieure (*f.v.br.a.*, fig. 3, 4, 1 A), celui pour l'artère brachiale principale (*f.a.br.*, fig. 5, 6, 14 A), celui pour la veine brachiale postérieure (*f.v.br.p.*, fig. 3, 12 A) et celui pour le plexus brachial (*f.plx.br.*, fig. 3, 4, 12 A).

Les relations entre ces foramens et les principaux canaux vasculaires internes ont été décrites précédemment (Janvier, 1978, fig. 3). Les canaux pour les veines brachiales s'ouvrent médialement dans la cavité pour le sinus veineux marginal (*c.v.br.a.p.*, *c.s.v.marg.*, fig. 12 B, C3), celui pour l'artère brachiale s'ouvre médialement dans le canal pour l'artère sous-clavière (*c.a.br.*, *c.a.subcl.*, fig. 12 B, C1) et celui pour le plexus brachial s'ouvre médialement dans la cavité abdominale (*c.plx.br.*, fig. 12 B, C2) sur le plafond de laquelle il se poursuit par un sillon conduisant jusqu'au foramen par lequel ce plexus sortait du canal vago-brachial dans la cavité abdominale (*c.plx.br.*, fig. 12 B, pl. 2).

N. glacialis ne possède pas de processus cornuaux en avant des aires d'attache des nageoires paires. Le bord marginal s'interrompt brusquement vers l'arrière, là où il rencontre le bord antérieur de l'aire d'attache de la nageoire.

1. — 3 : VUE VENTRALE (fig. 1 B, 4)

La face ventrale de la division céphalique est presque entièrement occupée par la fenêtre oralo-branchiale (*f.obr.*, fig. 1 B). Cette vaste fenêtre est limitée antérieurement et latéralement par la couverture exosquelettique ventrale des régions rostrale et marginales, postéro-latéralement par celle de la division abdominale. Son contour est grossièrement circulaire, déformé toutefois par plusieurs échancrures ou processus issus de ses bords. L'échancrure orale (*ech.or.*, fig. 1 B), antérieure et médiane, correspond au bord antérieur de l'ouverture orale. Elle est soulignée par un bourrelet de l'exosquelette rostral (fig. 5 B) et flanquée de part et d'autre par une petite zone déprimée, subtriangulaire et dépourvue d'ornementation, nommée ici zone para-orale (*z.p.or.*, fig. 5 B). Il est probable que cette zone devait être recouverte de peau du vivant de l'animal, et logeait les replis de la commissure des lèvres.

Latéralement, le bord de la fenêtre oralo-branchiale est creusé par au moins trois échancrures branchiales bien marquées (*ech.br.*, fig. 4), correspondant chacune à

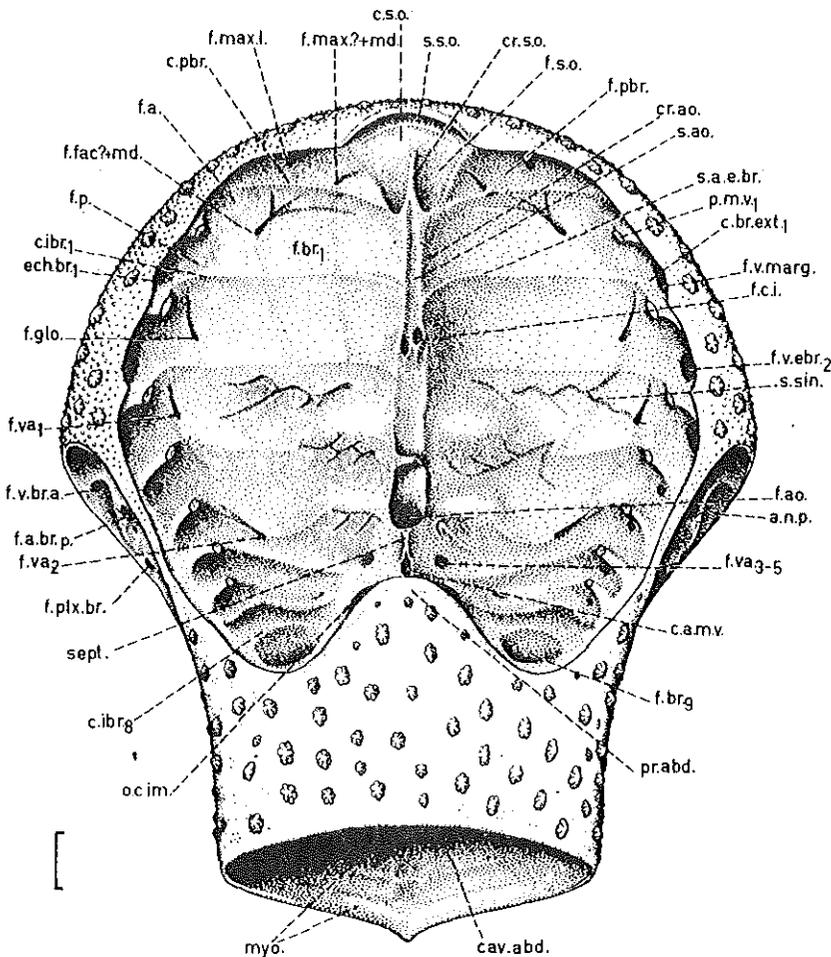


Fig. 4. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Reconstitution du bouclier basée sur SVD 1025-1027. Vue ventrale. Echelle : 1 mm.

l'emplacement d'un orifice branchial externe. Il n'y a pas d'échancrure latéralement par rapport à la fosse prébranchiale (*f.pbr.*, fig. 4, 5 B), ce qui indique clairement que cette fosse n'avait pas de fonction respiratoire. La première échancrure branchiale (*ech.br.1*, fig. 4) correspond donc à l'emplacement de l'orifice branchial externe de la fosse située en arrière de la fosse prébranchiale et qui, par conséquent, était la première fosse branchiale à fonction respiratoire (*f.br.1*, fig. 4). En arrière de la troisième échancrure branchiale, le bord exosquelettique de la fenêtre oralo-branchiale est continu. Les échancrures branchiales sont alors marquées seulement dans l'endosquelette du plafond de la cavité oralo-branchiale elle-même.

Le bord postérieur de la fenêtre oralo-branchiale forme deux larges lobes séparés par le processus abdominal antérieur (*pr.abd.*, fig. 3, 4). Ce dernier comprend un composant endosquelettique dérivé de la cloison postbranchiale, et un composant exosquelettique qui est le prolongement antérieur de la région médiane ventrale de la division abdominale. Le processus abdominal antérieur ferme ventralement le foramen postbranchial ventral (*f.postbr.v.*, fig. 7, 19, 20) qui devait livrer passage à la veine hépatique. La présence de ce processus abdominal est, semble-t-il, due au fait que, chez les Kiaeraspidiens, le foramen postbranchial ventral s'ouvre à l'extrémité antérieure d'une sorte de cône endosquelettique formé par la cloison postbranchiale, cône qui fait protrusion dans la cavité oralo-branchiale entre les séries des fosses branchiales postérieures. Le bord antérieur du processus abdominal forme un bourrelet exosquelettique épais (fig. 4). Stensiö (1927, fig. 4) ne fait pas mention de ce processus chez *Kiaeraspis auchenaspidoides*, mais Wängsjö (1952, fig. 100) le figure dans sa reconstitution de cette espèce.

Les aires d'attache des nageoires paires sont en partie visibles en vue ventrale, comme c'est le cas chez pratiquement tous les Osteostraci (*a.n.p.*, fig. 4).

La cavité oralo-branchiale creuse ventralement la division céphalique du bouclier. Au niveau de la région épibranchiale, sa concavité est telle que son plafond rejoint presque l'exosquelette de la face dorsale du bouclier ; il n'en est séparé que par une très mince couche endosquelettique traversée par les canaux du système nerveux périphérique et du système vasculaire (fig. 8 C, D). Dans sa partie centrale, elle est surmontée par les cavités pour les capsules sensorielles et le système nerveux central. De ce fait, son plafond est marqué à cet endroit par des bombements correspondant à l'emplacement des cavités orbitaires, labyrinthiques et hypophysaire qui lui sont sus-jacentes (fig. 4, pl. 1). Latéralement, elle est bordée par l'endosquelette des régions marginale et scapulaire, qui est traversé par d'énormes canaux pour les artères et les veines marginales (*c.a.marg.*, *c.v.marg.*, fig. 8, 11, 12), les derniers communiquant largement avec la cavité oralo-branchiale par des foramens pour les veines extra-branchiales (*f.v.ebr.*, fig. 4, 7).

La cavité oralo-branchiale logeait principalement l'appareil branchial, l'appareil vélaire, ainsi que les structures associées à la région orale.

La cavité oralo-branchiale de *N. glacialis* a une configuration très voisine de celle de *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, fig. 4, pl. 51). Les trois premières crêtes interbranchiales (*c.ibr./1-3*, fig. 6, pl. 1, 2) sont pratiquement rectilignes, peu proéminentes, sauf à leurs extrémités médiales et latérales qui se recourbent postérieurement. Elles sont grossièrement perpendiculaires à l'axe du bouclier (disposition de type

« orthobranchiate », *sensu* Stensiö, 1958, 1964, 1968). La crête prébranchiale (*c.pbr.*, fig. 4, 5, 7 ; pl. 1, 2) est légèrement convexe vers l'avant mais plus, toutefois, que chez *K. auchenaspidoides*. Postérieurement par rapport à l'échancrure orale se trouve une paire de fosses profondes, les fosses supra-orales (*f.s.o.*, fig. 4, 5, 7, 8 A, B ; pl. 1), qui devaient loger une partie des muscles de la région orale. Chez *N. glacialis*, les fosses supra-orales sont nettement plus marquées que chez *K. auchenaspidoides* (où elles sont si peu profondes qu'elles ont été supprimées lors de la retouche des photographies publiées par Stensiö en 1927. J'ai pu néanmoins constater leur présence sur le spécimen P. 544 05 du British Museum). Postérieurement, ces fosses peuvent creuser de véritables « myodomes » (*f.s.o.*, fig. 5 C, 8 B) qui passent dorsalement par rapport à la partie médiale de la crête prébranchiale. Le fond de ces fosses est tapissé par une lamelle périchondrale légèrement plus épaisse que dans le reste de la cavité oralo-branchiale, et développant de petites excroissances ou de fines crêtes parallèles (*c.*, fig. 5 B) bien visibles sur les polissages sériés (*c.*, fig. 8 A). Ces crêtes semblent bien confirmer le rôle de zones d'insertion musculaire de ces fosses. Ces deux fosses sont séparées par une crête médiane, la crête supra-orale (*cr.s.o.*, fig. 4, 5 B ; pl. 1), qui est le prolongement antérieur de la crête aortique (*cr.ao.*, fig. 4, 5 C) médiane de la cavité oralo-branchiale. Cette crête supra-orale disparaît vers l'avant, les deux fosses supra-orales confluent alors pour former un champ supra-oral plan (*c.s.o.*, fig. 4, 5 B, 7 ; pl. 1). Ce champ est bordé vers l'avant par une petite dépression en croissant, le sillon supra-oral (*s.s.o.*, fig. 4, 5 B, 7 ; pl. 1), qui est lui-même limité antérieurement par le bourrelet exosquelettique de l'échancrure orale. Ce sillon supra-oral, dans lequel s'ouvrent de petits foramens (*f.a.ros.*, fig. 5 C) devait loger des vaisseaux ou sinus sanguins d'où partaient certains vaisseaux rostraux (Stensiö, 1927, fig. 50, « *v.v.rs.* »).

Chacune des fosses prébranchiales est perforée par plusieurs foramens nerveux et vasculaires (fig. 5). Deux d'entre eux s'ouvrent légèrement en avant de la crête prébranchiale (*f.max.l.*, *f.max? + md*, fig. 5, pl. 1, 2) et devaient livrer passage à deux branches du rameau maxillaire du trijumeau. En avant du premier de ces deux foramens, une large fenêtre s'ouvre dans le récessus antérieur de la fosse prébranchiale et sert d'ouverture commune aux canaux respectifs pour la veine rostrale et l'artère marginale (*f.v.ros.*, *f.a.marg.*, fig. 5 A, C). La partie latérale de la crête prébranchiale se prolonge postéro-latéralement par une crête saillante, en partie masquée, en vue ventrale, par le rebord exosquelettique du bouclier, et qui se termine par le premier processus médio-ventral (*p.m.v.* 1, fig. 4, 5 B, 6 A). Ce processus, tout comme les suivants, présente une extrémité médiale dépourvue de lamelle périchondrale. Il est donc très probable qu'un élément cartilagineux du squelette viscéral y était inséré. La partie proximale de la crête prébranchiale de SVD 1026, préparé à l'acide formique, présente un très léger sillon (*s.a.e.br.*, fig. 5 A), semblable à celui qui se trouve sur le faîte des crêtes interbranchiales et qui est classiquement interprété comme ayant logé l'artère efférente branchiale (Stensiö, 1927 ; Wängsjö, 1952 ; Jarvik, 1954). Sur ce même spécimen, un petit foramen se trouve juste au sommet de la crête prébranchiale et devait livrer passage à des vaisseaux nourriciers qui, du reste, ont laissé quelques sillons (*s.vasc.*, fig. 5 A) à la surface de la première fosse branchiale.

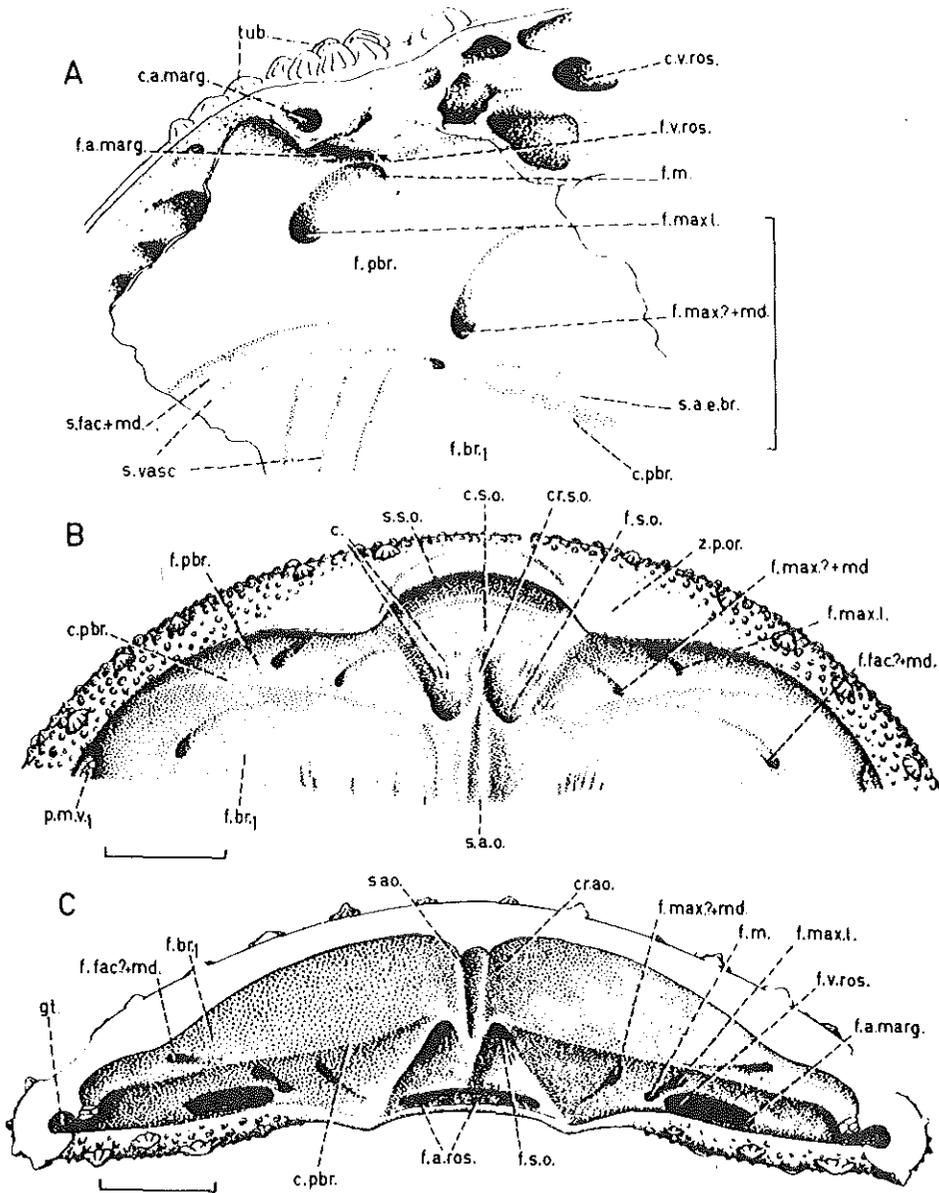


Fig. 5. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Détails de la partie prébranchiale de la cavité oralo-branchiale. A, fosse prébranchiale droite de SVD 1026, préparé à l'acide formique, vue ventrale (dessin à la chambre claire). B, C : reconstitution basée sur SVD 1025 (polissages sériés) ; B, vue ventrale ; C, vue postérieure. Echelle : 1 mm.

Les trois premières fosses branchiales ont sensiblement la même forme (fig. 4). Leur division branchiale proprement dite, qui logeait les hémibranchies antérieure et postérieure portées par les arcs qui les limitaient respectivement postérieurement et antérieurement, a un contour subrectangulaire en vue ventrale (*f.br.* 1, fig. 4; pl. 1). Leur division extrabrancheiale, située latéralement, comprend deux petites fosses peu marquées (*f.a.*, *f.p.*, fig. 4), dont la postérieure est prolongées postéro-latéralement par un sillon assez large qui logeait le conduit branchial externe (*c.br.ext.*, fig. 6 A; pl. 1). L'extrémité postérieure de ce sillon est bordée latéralement par l'échancrure bran-

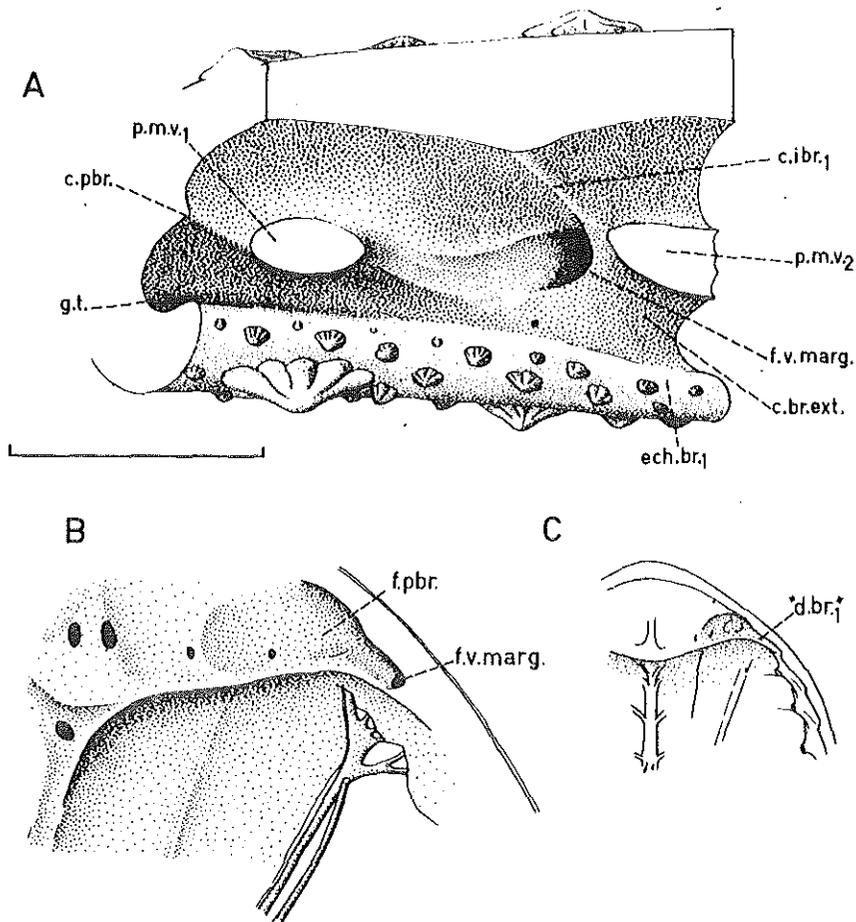


Fig. 6 — A, *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp., partie latérale de la première fosse branchiale droite, montrant le large foramen par lequel la veine marginale sortait dans la cavité oralo-branchiale. B, *Nectaspis areolata*, Formation de Wood Bay, Spitsberg, vue ventrale de la fosse prébranchiale gauche montrant le foramen pour la veine marginale et le sillon qui fait suite vers l'avant (d'après le spécimen ENS 320, figuré par Wängsjö, 1952, pl. 109). C, *Nectaspis areolata*, représentation schématique de la reconstitution faite par Stensjö (1958, 1964, 1968), la fosse prébranchiale étant alors supposée avoir possédé un conduit branchial externe (« *d.br.1* »).

chiale qui lui correspond (*ech.br.* 1, fig. 4). Dans la paroi dorso-latérale de ce sillon pour le conduit branchial externe, ou conduit exobranchial, s'ouvre un très large foramen (*f.v.ebr.*, fig. 4), qui livrait probablement passage à une veine extrabranchiale commune qui se vidait dans la veine marginale (*v.marg.*, fig. 11). Dans la première fosse branchiale, ce large foramen (*f.v.marg.*, fig. 4, 6 A, 11, pl. 1) livrait passage à la partie antérieure de la veine marginale elle-même, qui quittait la région marginale pour pénétrer toute entière dans la cavité oralo-branchiale. La position de cette veine dans la cavité oralo-branchiale est inconnue, mais il est probable qu'elle devait confluer avec une hypothétique veine jugulaire ventrale (*v.jug.v.*, fig. 11) et recevoir également la veine rostrale (*v.ros.*, fig. 11), ainsi que la première veine extrabranchiale. La région entourant le foramen pour la veine marginale, c'est-à-dire la division extrabranchiale de la première fosse branchiale, ainsi que les processus médio-ventraux de la crête prébranchiale et de la première crête interbranchiale, est bien connue grâce au modèle obtenu à partir des polissages sériés de SVD 1025 (fig. 6 A). On voit que le foramen pour la veine marginale (*f.v.marg.*, fig. 6 A) est prolongé antérieurement par un sillon léger, mais qu'il existe aussi, ventralement par rapport au premier processus médio-ventral (*p.m.v.* 1, fig. 6 A), une gouttière ressemblant beaucoup au sillon pour le conduit branchial externe des fosses branchiales suivantes. Cette gouttière (*gt.*, fig. 5 C, 6 A), présente chez beaucoup d'autres Osteostraci, a été interprétée par Stensiö (1964, fig. 5, 15; «*d.br.* 1», fig. 6 C) comme étant un sillon pour le conduit branchial externe d'une fosse branchiale préspiraculaire logée dans la fosse prébranchiale. En fait, il est clair que cette gouttière logeait en réalité la partie antérieure de la veine marginale après sa sortie dans la cavité oralo-branchiale. Ceci est particulièrement évident chez *Nectaspis areolata* Wängsjö (fig. 6 B), comme l'avait montré Wängsjö (1952, p. 157, fig. 15 C; pl. 108, «*v. marg.*»). Le sillon ascendant, qui fait suite vers l'avant au foramen pour la veine marginale (fig. 6 A), correspond probablement au passage de la première veine extrabranchiale.

La division branchiale des trois premières fosses branchiales est perforée par un foramen pour le nerf branchial qui innervait les structures associées aux arcs situés respectivement au niveau de la crête prébranchiale et des deux premières crêtes interbranchiales. Dans la première fosse, ce foramen est prolongé antérieurement par un sillon trifide dirigé antéro-médialement (*f.fac.?* + *md.*, fig. 4, 5 B, pl. 1). Compte tenu de l'interprétation des nerfs viscéraux des Osteostraci que je donne ici (p. 75), il devait transmettre au moins le nerf facial et probablement aussi le rameau mandibulaire du trijumeau. Il semble qu'un second, mais très petit, foramen (*f.fac.l.*, pl. 1) ait existé dans la division extrabranchiale de la première fosse branchiale, mais sa présence est encore incertaine. Les foramens des canaux pour le nerf glossopharyngien (*f.glo.*, fig. 4; pl. 1) et la première branche du nerf vague (*f.va.* 1; fig. 4) sont situés respectivement dans la seconde et troisième fosses branchiales, s'ouvrant à la limite entre leur division branchiale et leur division extrabranchiale. Le plafond des trois premières fosses branchiales est marqué par deux ou trois crêtes orientées antéro-latéralement et correspondant au passage des canaux pour les premiers nerfs viscéraux à travers l'endosquelette sus-jacent. Le plafond de la troisième fosse branchiale, ainsi que les proéminences orbitaires et optiques, présentent des sillons en « zig-zag » plus ou moins ramifiés (*s.sin.*, fig. 4; pl. 1) qui peuvent représenter soit la trace des vaisseaux extrabran-

chiaux, soit la trace de lamelles branchiales, soit encore la trace d'arcs cartilagineux ramifiés, comparables à ceux des Pteromyzontida (Johnels, 1948, fig. 3 ; Marinelli & Strenger, 1954, fig. 64).

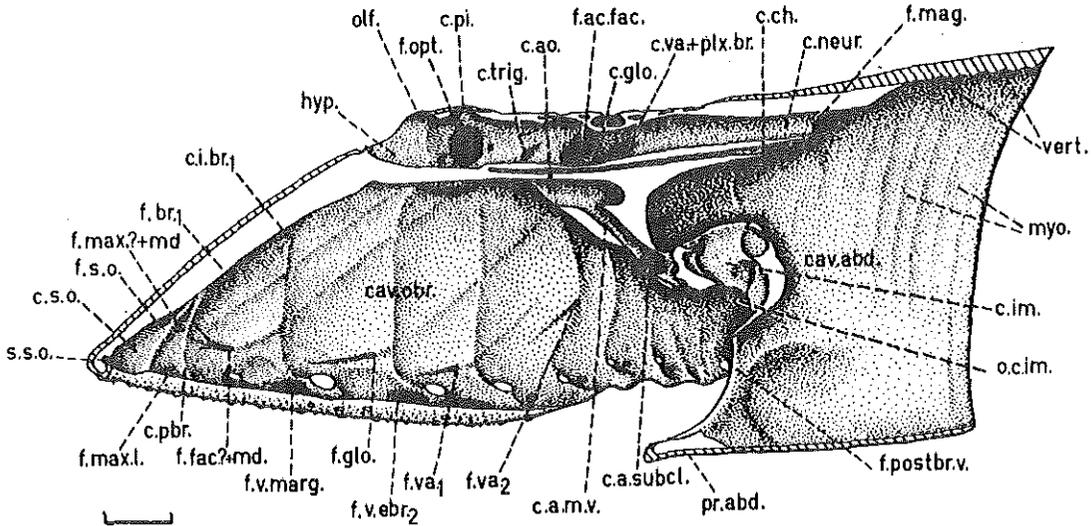


Fig. 7. — *Norsespisp glacialis* n.g., n.sp. Coupé sagittale du bouclier, principalement basée sur SVD 1026 et sur la série de polissages effectués sur SVD 1025. Section de l'exosquelette en hachuré et de l'endosquelette en blanc. Echelle : 1 mm.

Les fosses branchiales postérieures à la troisième crête interbranchiale ont des dimensions décroissantes vers l'arrière. La quatrième fosse conserve approximativement la longueur de la troisième, mais elle est beaucoup plus étroite, ne présente plus l'échancrure branchiale, et le foramen pour la veine extrabrancheiale y est considérablement plus petit que dans la fosse précédente. Le foramen du canal pour la seconde branche du nerf vague (*f.va. 2* ; fig. 4) est situé juste sur la quatrième crête interbranchiale, qui est nettement convexe vers l'arrière. Les fosses branchiales suivantes (fig. 4, 7) sont très réduites et ne possèdent pas de foramen propre pour les branches du nerf vague. Ces dernières devaient sortir par un foramen commun (*f.va. 3-5*, fig. 4) situé postéro-latéralement par rapport à la proéminence otique. Les cinquième et sixième crêtes interbranchiales possèdent des processus médio-ventraux typiques, mais cela ne semble pas être le cas pour les deux suivantes. Les deux dernières fosses branchiales sont très petites mais assez concaves (fig. 20 E).

Les sillons, pour les artères extrabrancheiales ou efférentes branchiales (*s.a.e.br.*, fig. 4), ne sont guère visibles que sur les premières crêtes interbranchiales.

Les moitiés droite et gauche de la cavité oralo-brancheiale sont séparées dorsalement par une large crête médiane, la crête aortique (*cr.ao.*, fig. 4), dont le sommet est creusé par un sillon, le sillon aortique (*s.ao.*, fig. 4, 5 B, C, pl. 1). Ce sillon, dont la largeur est à peu près constante de son extrémité postérieure jusqu'au niveau des foramens pour les carotides internes (*f.c.i.*, fig. 4, 9 B ; pl. 1, 2, 3), se rétrécit ensuite vers l'avant pour

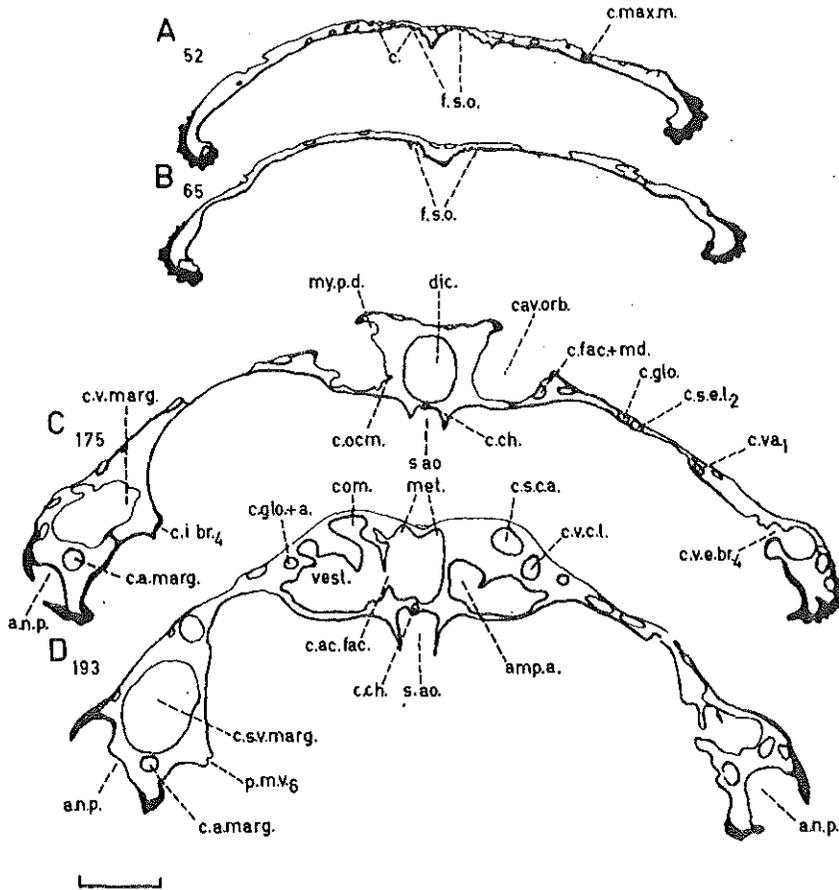


Fig. 8. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Coupes n° 52, 65, 175 et 193, extraites de la série de polissages sériés effectués sur SVD 1025a. A, au niveau de la partie antérieure des fosses supra-orales; B, au niveau de la partie postérieure des fosses supra-orales; C, au niveau de la partie postérieure des orbites; D, au niveau de la partie moyenne des cavités labyrinthiques. Echelle : 1 mm.

disparaître totalement au niveau de la partie postérieure des fosses supra-orales. Postérieurement au niveau des proéminences orbitaires, ses bords deviennent saillants et se rejoignent même pour former un large canal, le canal aortique (*c.ao.*, fig. 7, 10). Ce canal est d'abord discontinu, largement fenestré (fig. 4), puis ses parois s'épaississent vers l'arrière. Son ouverture antérieure est le foramen aortique (*f.ao.*, fig. 4). Ce large canal représente le passage par lequel l'aorte dorsale ainsi que, probablement, les veines cardinales antérieures et l'œsophage traversaient la cloison postbranchiale qui sépare la cavité oralo-branchiale de la cavité abdominale. Je n'ai pas observé, dans les parois ventrales de ce canal, les petits foramens attribués par Stensiö (1927, fig. 4, «*a. eff. 4-6*») aux artères efférentes branchiales chez *K. auchenaspidoides*. Ventralement, ce canal émet un large canal médian nommé par Stensiö (1927, 1958, 1964) et Wängsjö

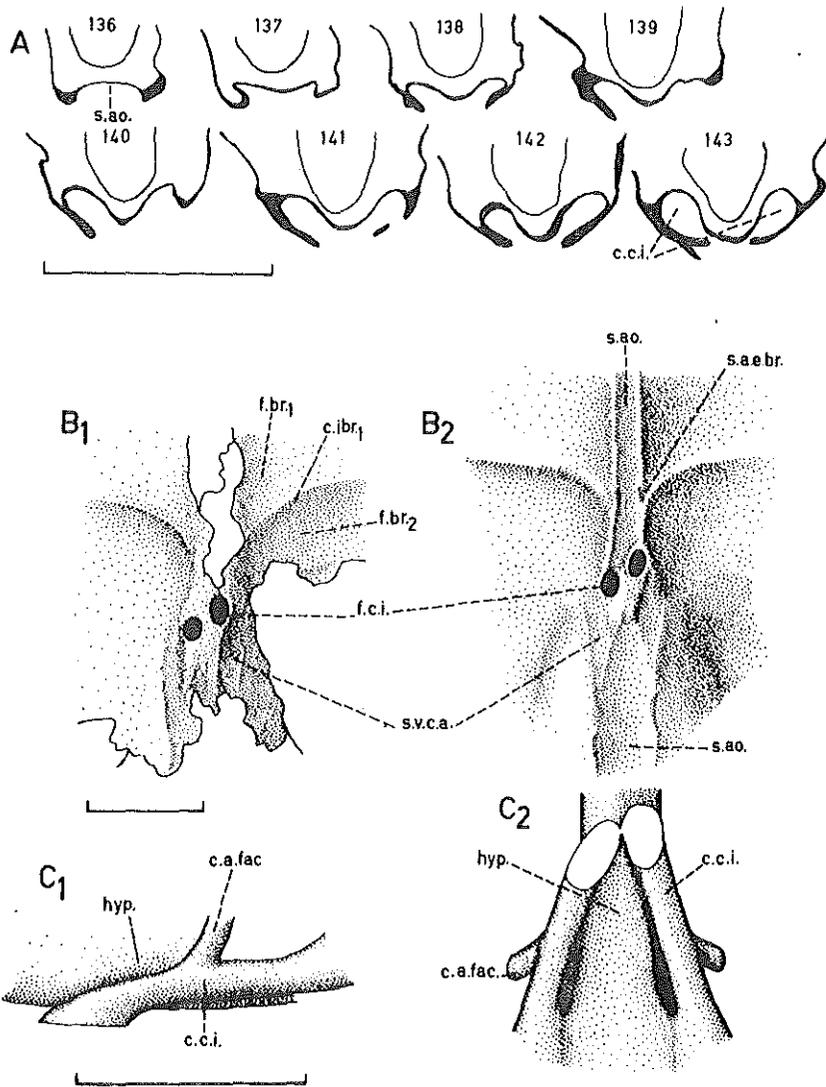


Fig. 9. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. A, coupes transversales n° 136 à 143 dans la région des foramens carotidiens de SVD 1025 ; B, foramens carotidiens de SVD 1026, vue ventrale, dessin à la chambre claire de 1026a, préparé à l'acide formique (B 1) et du moulage en élastomère de 1026b (B 2) ; C, canaux pour les carotides internes et l'artère faciale, d'après un modèle en cire réalisé à partir des polissages sériés de SVD 1025. Vue latérale (C 1) et ventrale (C 2). Echelle : 1 mm.

(1952) « canal pour l'artère efférente commune impaire » (*c.a.m.v.*, fig. 4, 7, 10, 11). Ce dernier, orienté postéro-ventralement, est situé à l'intérieur de la cloison postbranchiale et détermine à la surface de celle-ci une proéminence médiane s'étendant entre l'ouverture antérieure de la cavité intra-murale (*o.c.im.*, fig. 4, 7) et le foramen aortique. Cette proéminence porte une mince crête longitudinale dont le sommet est dépour-

vu de lamelle périchondrale (*sept.*, fig. 4, 10), ce qui semble indiquer qu'une structure médiane, cartilagineuse ou membraneuse s'y attachait. L'interprétation la plus plausible de cette crête est qu'il s'agit d'une zone d'insertion pour un septum membraneux soutenant des structures internes à la cavité oralo-branchiale. Postéro-ventralement par rapport à cette crête, se trouve l'ouverture antérieure de la cavité intramuraire (*o.c.im.*, fig. 4, 7, 20), séparée du foramen postbranchial (*f.postbr.v.*, fig. 7, 19 A, 20) par un mince pont osseux de la cloison postbranchiale. Antéro-latéralement par rapport à l'ouverture de la cavité intramuraire, la cloison postbranchiale est perforée de chaque côté par un ou deux petits foramens qui devaient livrer passage à des artères extrabran- chiales communes pour les fosses branchiales postérieures (*c.a.e.br.c.*, fig. 11), issues des artères sous-clavières qui parcouraient la cloison postbranchiale (*c.a.subcl.*, fig. 11).

Les foramens pour les carotides internes (*f.c.i.*, fig. 4, 9 ; pl. 1, 2, 3) s'ouvrent légèrement en arrière de la première crête interbranchiale. Sur SVD 1026 (pl. 1, 2), le foramen pour la carotide interne gauche est décalé vers l'avant par rapport à celui pour la carotide interne droite (fig. 9 B, C). Cette dissymétrie, que l'on retrouve chez plusieurs autres *Osteostraci*, est probablement due au fait que les deux carotides naissaient de l'aorte dorsale entre les deux veines cardinales qui, à ce niveau, devaient commencer à s'écarter pour quitter le sillon aortique. La trace de ces deux veines est, du reste, visible sur ce spécimen, juste en arrière des foramens pour les carotides internes (*s.v.c.a.*, fig. 9 B). A cet égard, la disposition des veines cardinales chez *N. glacialis* devait être tout à fait semblable à celle proposée par Stensiö (1964, p. 114, fig. 8 B) pour *Mimetaspis exilis* (WÄNGSJÖ). Le spécimen SVD 1025 étudié par polissages sériés présente une disposition des foramens pour les carotides internes qui est légèrement différente. Le décalage entre les deux foramens y est moins poussé (fig. 9 A, C/2) et ils présentent dès leur origine une certaine confluence (fig. 9 A, sections 141 à 142), comme si les deux carotides internes étaient, à leur origine, très rapprochées l'une de l'autre. Il n'est, du reste, pas exclu qu'elles étaient réunies en un tronc commun très court (fig. 9, section 142).

Enfin, la face ventrale de la division abdominale du bouclier est légèrement bombée, mais presque plane au niveau du processus abdominal ventral (fig. 4, 20 G-H). Son ornementation est identique à celle de la face dorsale, quoique les tubercules y semblent plus clairsemés et usés.

2 — MORPHOLOGIE INTERNE DU BOUCLIER

La division céphalique est creusée de canaux et de cavités qui logeaient les globes oculaires, les labyrinthes membraneux, les vaisseaux sanguins céphaliques et le système nerveux central et périphérique. Quelques-unes de ces structures pénétraient également dans la région occipitale, passant ainsi, topographiquement, au niveau de la division abdominale. Toutes ces cavités et tous ces canaux sont tapissés d'une fine lamelle d'os périchondral (= os périostique des histologistes ; cf. de Ricqlès, 1979, p. 10 et note infrapaginale). Ils étaient situés à l'intérieur du massif cartilagineux endosquelettique, remplacé par de la calcite au cours de la fossilisation. Ainsi, la préparation chimique de ce matériel libère ces fines structures d'os périchondral qui ne sont attachées entre

elles que par quelques trabécules, également d'os péricondral (pl. 2, 3). Cette méthode, jointe à celle des polissages sériés, a permis une étude presque exhaustive de la morphologie interne de *N. glacialis*.

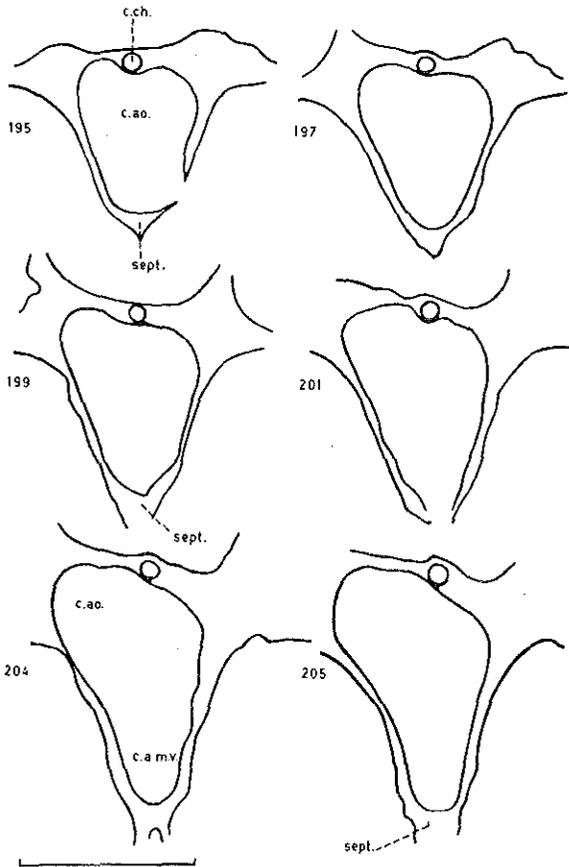


Fig. 10. — *Norseslaspis glacialis* n.g., n.sp. Coupes transversales du canal aortique et du début du canal pour l'artère médiane ventrale, montrant la zone médiane dépourvue de lamelle péricondrale, et sur laquelle s'attachait peut-être un septum membraneux. Détail extrait de la série de polissages effectués sur SVD 1025a. Echelle : 1 mm.

2. — 1 : DIVISION CÉPHALIQUE

C'est dans la division céphalique que se trouve concentré l'essentiel de l'endosquelette du bouclier. Il contient les cavités orbitaires (*cav. orb.*, fig. 3 C), la cavité encéphalique, la cavité naso-hypophysaire, les cavités labyrinthiques (*vest.*, fig. 8 D, pl. 2, 3) ainsi que les nombreux canaux pour les vaisseaux céphaliques, le système nerveux périphérique et les conduits endolymphatiques.

2. — 1 - 1 : Cavité orbitaire

La cavité orbitaire de *N. glacialis* est comparativement peu volumineuse (*cav. orb.*, fig. 13, 14, 16). Dorso-latéralement, elle s'ouvre vers l'extérieur par l'orbite qui est légèrement elliptique et, antéro-médialement, elle communique avec la cavité encéphalique par la fenêtre optique (*f. opt.*, fig. 13, 14, 16, 18, pl. 2, 3). Outre ces deux princi-

pales ouvertures, les parois de la cavité orbitaire sont perforées par de nombreux forams qui livraient passage à des nerfs et des vaisseaux sanguins.

2. — 1 - 1.1 : *Orbite*

Comme chez tous les Osteostraci, la cavité orbitaire présente une légère constriction au niveau de l'orbite (fig. 8 C, 14). L'exosquelette qui la limite est épaissi et forme un léger bourrelet circum-orbitaire.

2. — 1 - 1.2 : *Fenêtre optique*

La fenêtre optique (*f.opt.*, fig. 13, 14, 16, 18) n'est pas très large, par comparaison avec certains autres Osteostraci comme les Benneviaspidiens. Elle est plus proche de celle, par exemple, de *Nectapis areolata* (fig. 40) chez qui elle constitue presque un canal. Cette fenêtre s'ouvre médialement dans la partie postérieure de la division tencéphalique de la cavité encéphalique (fig. 19). Elle livrait certainement passage au nerf optique, à l'artère ophtalmique ainsi que, peut-être, à une veine cérébrale antérieure [Wängsjö (1952, p. 224-225), toutefois, ne pense pas que la veine cérébrale antérieure traversait la fenêtre orbitaire, mais plutôt qu'elle empruntait le canal attribué par Stensiö (1927, fig. 17, « V ») à une racine sensorielle du trijumeau. Cette interprétation me paraît peu plausible car ce canal est très inconstant]. Enfin, je préfère le terme de fenêtre optique (« *fenestra optica* », Stensiö, 1927) à celui de canal optique (« *canalis opticus* », Wängsjö, 1952, p. 62), dans la mesure où l'étirement de cette fenêtre en un court canal n'est rencontré que dans un petit nombre de formes, probablement très dérivées (Kiaeraspidiens et Thyestidiens).

2. — 1 - 1.3 : *Foramen pour le nerf moteur oculaire commun (n. oculomotorius)*

Juste en arrière de la fenêtre optique s'ouvre le petit foramen du canal pour le nerf moteur oculaire commun (*c. ocm.*, fig. 8, 13, 14, 15, 16, 17, 18 ; pl. 3), dont l'extrémité médiale communique avec la cavité encéphalique au niveau de la division mésencéphalique.

2. — 1 - 1.4 : *Cavité trigéminal*

Dans la partie postéro-ventrale de la cavité orbitaire, s'ouvre une large cavité qui communique postéro-médialement avec la cavité encéphalique, mais dont la morphologie varie en fonction du groupe d'Osteostraci considéré. Je la nomme ici « cavité trigéminal » (*trig.*, fig. 13, 14, 15, 16, 17 ; pl. 2, 3). Stensiö (1927, p. 97-98) l'a interprété comme un myodome postérieur, mais Wängsjö (1952, p. 67) pense qu'elle ne logeait pas de muscles oculomoteurs. Pour cet auteur, il s'agirait seulement d'une chambre trigémino-latérale, abritant principalement le ganglion trijumeau 2 et le ganglion préotique du nerf latéral.

Pour ma part, je doute que cette chambre ait contenu le ganglion préotique du nerf latéral généralement associé au nerf acoustique ; en revanche, il est probable qu'elle ait logé au moins la partie postérieure du ganglion trijumeau 2 ainsi que ses racines motrices. En outre, le rôle de myodome postéro-ventral joué par cette cavité trigéminal me paraît très probable, surtout chez les formes où elle présente un récessus médial bien marqué. Chez *N. glacialis*, comme chez tous les Kiaeraspidiens et les Thyestidiens, la cavité trigéminal ne présente pas de tel récessus médial ; néanmoins, on peut observer,

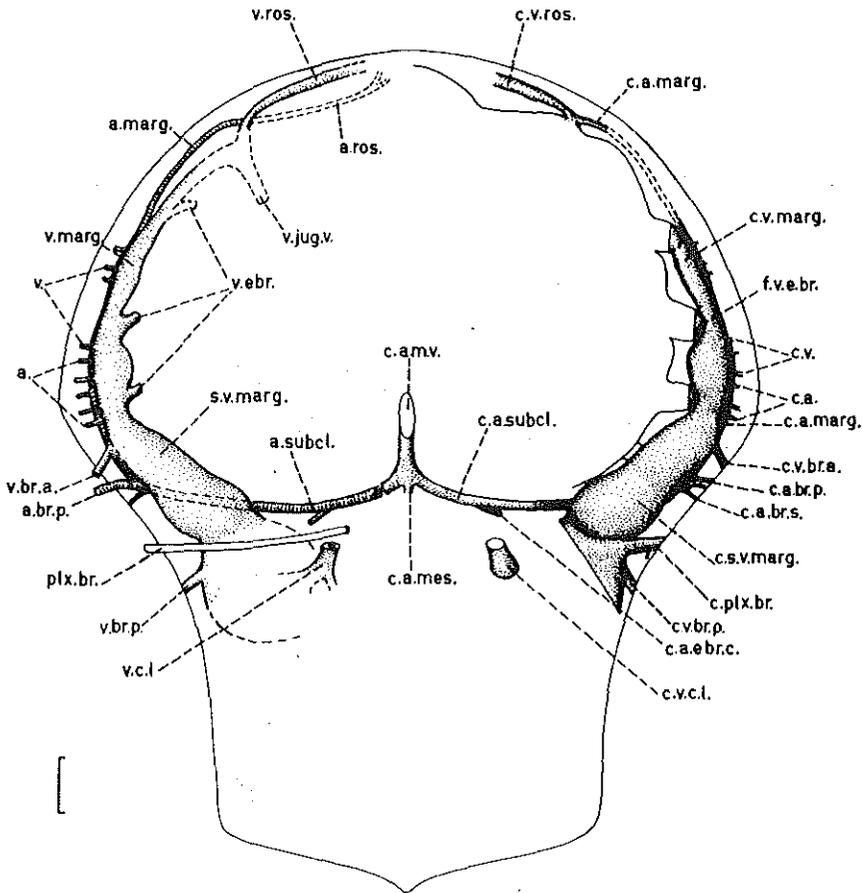


Fig. 11. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Moulage des canaux et cavités des régions rostrales, marginale et scapulaire (côté droit, basé principalement sur SVD 1025 et 1026) et interprétation de ces structures (côté gauche, veines en grisé, artères en hachuré). Vue dorsale. Echelle : 1 mm.

dans sa partie postérieure, ventralement par rapport au canal pour les racines motrices du trijumeau (*c.trig.*, fig. 19, 15, 18), un très petit récessus dirigé postéro-médialement (*my.p.v.*, fig. 13) et qui pourrait être l'homologue du récessus médial des autres Osteostraci. Comme nous le verrons par la suite, l'absence ou la présence de ce récessus médial de la cavité trigéminal pourrait bien constituer, à l'avenir, des caractères importants pour l'étude de la phylogénie des Osteostraci (p. 122). Si ce récessus de la cavité trigéminal est bien un myodome, il devait loger au moins l'un des muscles droits de l'œil, probablement le droit externe.

2. — 1 - 1.5 : Foramen pour le nerf facial et le tronc préotique du nerf latéral

Latéralement par rapport à l'ouverture de la cavité trigéminal se trouve le foramen du canal otico-orbitaire (*c.fac. + lat.*, fig. 13, 15, 16 ; pl. 2, 3). Par ce foramen (*f.fac. + lat.*, fig. 14 A) passaient la partie proximale du nerf facial et, probablement, le tronc

préotique du nerf latéral qui l'accompagnait. Diverses interprétations ont été proposées pour ce canal par Stensiö (1927, 1958, 1964, 1968), Lindström (1949, p. 446-447), Wängsjö (1952, p. 65), Jefferies (1968, fig. 21), Moy-Thomas & Miles (1971, p. 17, fig. 26), Janvier (1974, fig. 2 D, 3) et Whiting (1977, p. 1-23) et seront discutées plus loin (p. 83).

2. — 1 - 1.6 : *Foramen pour le nerf facial et, éventuellement, le rameau mandibulaire du nerf trijumeau*

Le foramen précédent se continue antéro-latéralement par un large sillon sur le fond de la cavité orbitaire (*s.fac.?* + *md.*, fig. 14 A). A l'extrémité antérieure de ce sillon se trouve le foramen par lequel le nerf facial, accompagné d'un rameau buccal du nerf latéral, sortait de la cavité orbitaire, peut-être après avoir capté le rameau mandibulaire issu du ganglion trijumeau 2 logé dans la cavité trigéminale. Cet ensemble de nerfs viscéro-sensoriels, viscéro-moteurs, cutanés généraux et latéral traversaient ensuite l'endosquelette de la région épibranchiale du bouclier en empruntant le second canal nerveux viscéral (*c.fac.?* + *md.*, fig. 13, 16, 17 ; pl. 2, 3) et sortait dans la cavité oralo-branchiale par le foramen situé dans la première fosse branchiale (*f.fac.?* + *md.*, fig. 4, 7). Cette interprétation sera discutée plus loin (p. 84).

2. — 1 - 1.7 : *Foramen pour le rameau maxillaire et, éventuellement, le rameau mandibulaire du nerf trijumeau*

En avant de l'ouverture de la cavité trigéminale, la paroi ventrale de la cavité orbitaire présente un autre sillon (*s.ggl.trig./2*, fig. 14 A), médial par rapport au précédent (*s.fac.?* + *md.*) et qui devait loger la partie antérieure du ganglion trijumeau 2. Dans son prolongement antérieur se trouve un assez large foramen (*f.max.?* + *md.*, fig. 14 B) par lequel le rameau maxillaire du trijumeau sortait de la cavité orbitaire. Il empruntait alors le premier canal nerveux viscéral (*c.max.?* + *md.*, fig. 13, 16, 17 ; pl. 2, 3) et ressortait dans la cavité oralo-branchiale au niveau de la fosse prébranchiale.

2. — 1 - 1.8 : *Foramen pour la veine frontale et le rameau ophtalmique profond*

Dans la partie dorsale de la paroi antérieure de la cavité orbitaire s'ouvre un large canal que devaient emprunter à la fois une importante veine qui drainait la région pré-orbitaire du bouclier, et le rameau ophtalmique profond issu du ganglion trijumeau 1 (*c.v.fr.* + *prof.*, fig. 13, 14, 16, 17 ; pl. 2, 3). Le foramen de ce canal est particulièrement large chez *N. glacialis* (*f.v.fr.* + *prof.*, fig. 14). Classiquement, ce foramen et le canal qui lui fait suite étaient considérés comme ayant logé uniquement une veine qui serait la partie préorbitaire de la veine latérale de la tête (Stensiö, 1927, 1932, 1958, 1964 ; Wängsjö, 1952), mais j'ai suggéré que le rameau ophtalmique profond devait avoir accompagné cette veine (Janvier, 1975a, p. 12, fig. 4 B), comme il le fait avec la veine labiale chez les Petromyzontida (Marinelli & Strenger, 1954, fig. 10). En outre, il est peu probable que la veine logée dans ce canal soit réellement la portion antérieure de la veine latérale de la tête et je préfère lui donner ici le nom de « veine frontale ».

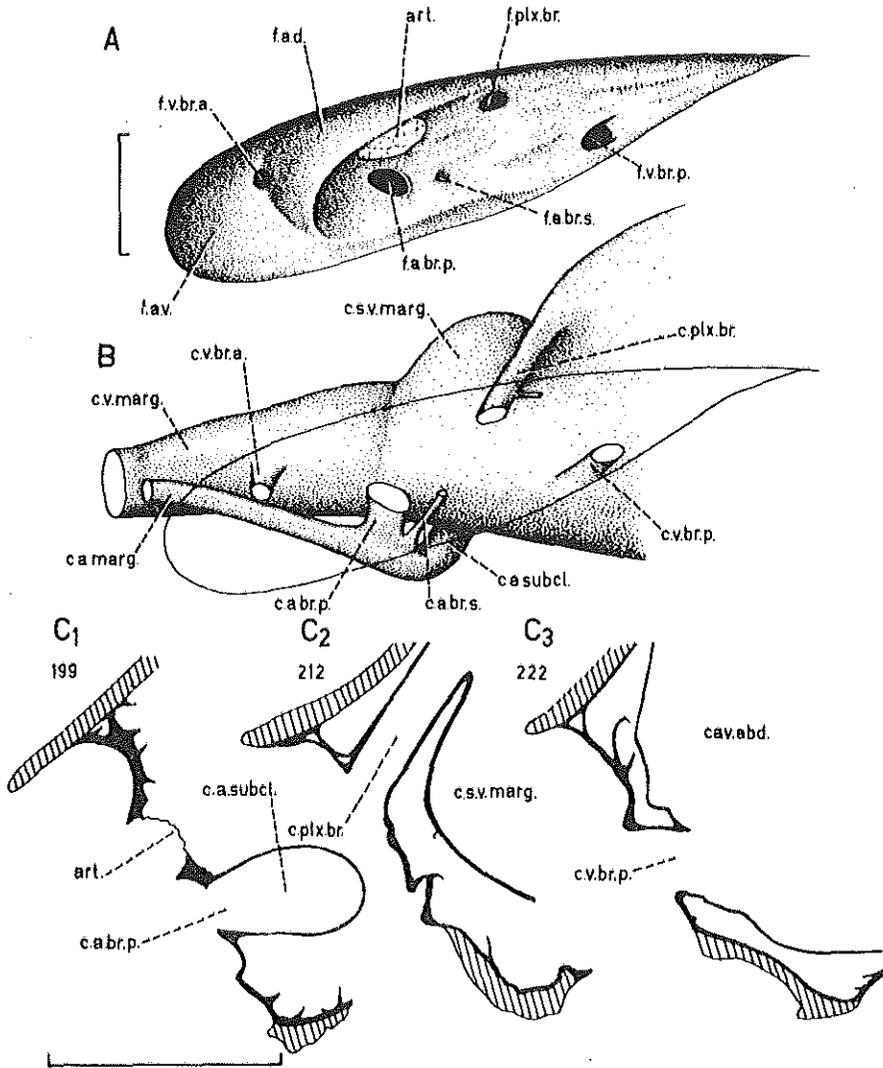


Fig. 12. — *Norseslaspls glacialis* n.g., n.sp. A, aire d'attache de la nageoire gauche, d'après SVD 1025-1026, vue postéro-latérale ; B, canaux et cavités internes de la région scapulaire gauche, d'après les polissages sériés de SVD 1025a, vue postéro-latérale, contour de l'aire d'attache indiqué par un trait simple ; C, coupes transversales de la région scapulaire droite de SVD 1025, au niveau du foramen pour l'artère brachiale principale (C 1), de celui pour le plexus brachial (C 2) et de celui pour la veine brachiale postérieure (C 3). Echelle : 1 mm.

2. — 1 - 1.9 : Foramen pour le nerf trochléaire

Au niveau du bord postéro-dorso-médial de la cavité orbitaire, s'ouvre un petit foramen (*f.tro.*, fig. 14 A), par lequel le nerf trochléaire pénétrait dans celle-ci. Un doute subsiste néanmoins quant à l'attribution de ce foramen car le canal qui lui fait suite est mal conservé sur SVD 1025 étudié par polissages sériés. Toutefois, il occupe

une position tout à fait similaire au foramen du canal pour le nerf trochléaire observé chez *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, fig. 27 A, «IV»). Whiting (1977, p. 14) a également suggéré que ce canal pouvait avoir aussi transmis la racine du rameau ophthalmique profond, dont le ganglion aurait été logé dans le myodome postéro-dorsal. Cette interprétation est en partie fondée sur le fait que le nerf trochléaire est étroitement accolé à la racine du trijumeau 1 chez les Petromyzontida.

2. — 1 - 1.10 : Foramen pour la veine latérale de la tête

Au niveau du bord postéro-dorso-latéral de la cavité orbitaire s'ouvre un large foramen qu'empruntait la veine latérale de la tête (*v.capitis lateralis*) (*f.v.c.l.*, fig. 14 A).

2. — 1 - 1.11 : Myodomes

Les parois de la cavité orbitaire montrent par endroits de petites cupules d'insertion pour les muscles extrinsèques de l'œil, et auxquelles je donne le nom de myodomes, celles-ci étant fonctionnellement comparables aux myodomes des Gnathostomata.

Le myodome ventral (*my.v.*, fig. 14, 16) est situé entre l'ouverture antérieure de la chambre trigéminal et le bord postérieur de la fenêtre optique sur le plancher de la cavité orbitaire. Les muscles qui s'y inséraient étaient soit le muscle droit interne, soit le muscle droit inférieur (ou m. oblique inférieur *sensu* Bjerring, 1977 ; interprétation reprise par Janvier, 1977, fig. 8 A2), soit encore ces deux muscles à la fois. Ce même myodome est bien marqué chez *Nectaspis areolata* (Wängsjö, 1952, pl. 112:1 ; Stensiö, 1927, 1964, fig. 17 B, «*my. 1*») et chez *Procephalaspis oeselensis* (fig. 92 ; Stensiö, 1964, fig. 16 B «*my.obl.a.*»). Chez cette dernière espèce, toutefois, il semble occuper une position beaucoup plus antérieure. L'hypothèse selon laquelle le myodome ventral de *Norselaspis*, *Nectaspis* ou *Procephalaspis* ne serait autre que l'homologue du récessus médial du myodome postéro-ventral des Osteostraci tels que les Benneviaspidiens, les Scolenaspidiens ou les Cephalaspidiens, est, à mon avis, à rejeter, compte tenu du fait que certains d'entre eux (Boreaspididae), présentent à la fois un myodome postéro-ventral à récessus médial et un myodome ventral (Janvier, 1977, fig. 6).

Le myodome postéro-ventral est, comme nous l'avons vu plus haut, très probablement présent chez *N. glacialis* sous la forme d'un petit récessus de la paroi postéro-ventrale de la cavité trigéminal (*my.p.v.*, fig. 13, 23).

Le myodome postéro-dorsal est très profond (*my.p.d.*, fig. 14, 17, 18) et situé près du bord postéro-dorso-médial de la cavité orbitaire. Il logeait probablement le muscle postérieur et, peut-être, aussi le ganglion trijumeau 1 (Whiting, 1977, p. 14).

Le myodome antéro-dorsal (*my.a.d.*, fig. 14) est très peu profond, visible seulement sur les polissages sériés. Il devait servir de points d'attache pour le muscle oblique antérieur (m. droit inférieur *sensu* Bjerring, 1977 ; cf. Janvier, 1977, fig. 8 A2).

2. — 1 - 2 : Cavité naso-hypophysaire

La cavité qui logeait le complexe naso-hypophysaire n'est autre que le prolongement antérieur de la cavité encéphalique (fig. 7, 16, 17, 18). Entre ces deux parties de la cavité crânienne médiane existait probablement une cloison membraneuse ou cartilagineuse. Cette cavité naso-hypophysaire comprend deux divisions, l'une nasale, l'autre hypophysaire, séparée par une légère constriction mais toujours confluentes. La divi-

sion nasale (*olf.*, fig. 7, 17, 18) est bien marquée mais plus petite que chez les Boreaspididae (Janvier, 1971, fig. 1 ; 1977, fig. 7 B, C). Cette petite cavité piriforme logeait l'organe olfactif, probablement constitué par un sac nasal à structure paire identique à celui des Petromyzontida. Elle s'ouvre vers l'extérieur par la division nasale de l'orifice naso-hypophysaire (*d.na.*, fig. 17, 18).

La division hypophysaire est ventrale par rapport à la précédente et s'étend plus loin vers l'avant (*hyp.*, fig. 7, 11, 16, 18). Sa partie postérieure peut être suivie jusqu'au niveau de la limite entre cavité naso-hypophysaire et cavité encéphalique, mais il est certain que le tube hypophysaire qu'elle logeait se prolongeait beaucoup plus loin vers l'arrière, jusqu'au niveau de la partie postérieure de la division diencéphalique où se trouvait la neuro-hypophyse. Cette partie postérieure du tube hypophysaire était flanquée par les deux carotides internes. La division hypophysaire de la cavité naso-hypophysaire s'ouvrait antéro-dorsalement par la division hypophysaire de l'orifice naso-hypophysaire (*d.hyp.*, fig. 17, 18).

2. — 1 - 3 : Cavité encéphalique

La cavité encéphalique peut être découpée en cinq divisions correspondant grossièrement aux cinq régions de l'encéphale. Bien que les reconstitutions de l'encéphale des Osteostraci que donne Stensiö (1927, fig. 32) et Wängsjö (1952, fig. 20) soient discutables à certains égards (notamment en ce qui concerne la présence d'un cerebellum), je conserverai ici la dénomination des divisions de la cavité encéphalique utilisée par ces auteurs. Les parois de la cavité encéphalique sont percées par les fenêtres optiques (*f.opt.*, fig. 16, 18, pl. 2) et acoustico-faciales (*f.ac.fac.*, fig. 7, 18, pl. 2, 3) ainsi que par les foramens des canaux des nerfs périphériques et les vaisseaux sanguins encéphaliques. Postérieurement, la cavité encéphalique s'ouvre dans la cavité abdominale par le foramen magnum (*f.mag.*, fig. 7, 19 B ; pl. 2, 3) qui se trouve à l'extrémité du canal neural (*c.neur.*, fig. 7, 17, 19 A).

2. — 1 - 3.1 : Division télencéphalique

La division télencéphalique (*tel.* fig. 17, 18) est remarquablement large et renflée chez *N. glacialis*, par comparaison avec celle de la plupart des autres Osteostraci du Spitsberg (Stensiö, 1927, fig. 23 ; Janvier, 1977, fig. 5 A). Par sa forme, elle se rapproche plutôt de celle de *Kiaeraspis auchenaspidoides* que de celle de *Mimetaspis exilis* (Wängsjö). Sa limite antérieure est très nette et marque la séparation entre la cavité naso-hypophysaire et la cavité encéphalique. En vue dorsale, le sillon médian (*s.med.*, fig. 17) qui, sur le moulage interne de la division télencéphalique, dénote le caractère pair de son contenu, est relativement peu marqué. Les fenêtres optiques (*f.opt.*, fig. 18) s'ouvrent latéralement dans la moitié postérieure de la division télencéphalique. Il s'agit là d'une différence importante d'avec la plupart des autres Osteostraci du Spitsberg, où la fenêtre optique est beaucoup plus longue et s'étend vers l'avant jusqu'à la limite antérieure de la division télencéphalique (Stensiö, 1927, fig. 17 ; Janvier, 1977, fig. 5 A). Par ce caractère, la division télencéphalique de *N. glacialis* serait morphologiquement plus proche de celle de *Nectaspis areolata* (fig. 40), *Kiaeraspis auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, fig. 22) et peut-être aussi de certains Thyestidiens de Saaremaa, notamment *Thyestes verrucosus* (Wängsjö, 1952, fig. 107).

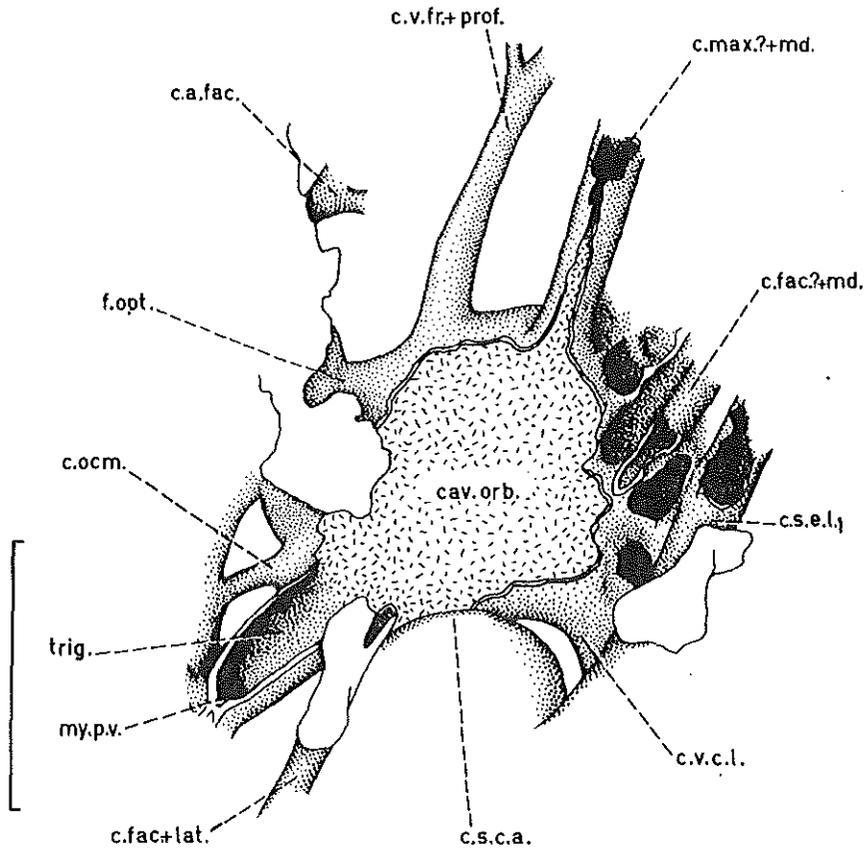


Fig. 13. — *Norsesaspis glacialis* n.g., n.sp. Dessin à la chambre claire de la cavité orbitaire gauche de SVD 1026a, préparé à l'acide formique. Vue ventrale. En grisé, partie occupée par du sédiment ; en blanc, fragments de la lamelle périchondrale du plafond de la cavité oralo-branchiale. Echelle : 1 mm.

Postérieurement, la division télencéphalique s'étend jusqu'au niveau de la partie postérieure du canal pinéal (*c.pi.*, fig. 7, 18), ce qui semblerait indiquer que la partie postérieure des hémisphères du télencéphale flanquait latéralement le diencéphale.

Antéro-ventralement, la division télencéphalique reçoit de chaque côté le canal pour l'artère carotide interne (*c.c.i.*, fig. 9, 16, 18). De ce canal est issu, dorsalement, celui pour l'artère faciale (*c.a.fac.*, fig. 16, 17, 18) qui est, ici, bien séparé de la division télencéphalique. Par ce caractère, *N. glacialis* est semblable à *K. auchenaspidoides* mais diffère profondément de la plupart des autres Osteostraci, notamment des Benneviaspidiens (Janvier, 1977, fig. 7 B, C) ou de *Mimetaspis exilis* (Stensiö, 1927, fig. 17), chez lesquels le canal pour l'artère faciale est issu non pas de celui pour la carotide interne, mais directement de la division télencéphalique. Chez ces formes, la bifurcation entre carotide interne et artère faciale devait se faire à l'intérieur de la division télencéphalique. Enfin, la limite postérieure de la division télencéphalique est marquée par une constriction latérale et ventrale, comme chez les autres Osteostraci.

2. — 1 - 3.2 : *Division diencéphalique*

La division diencéphalique (*dic.*, fig. 17, 18) est extrêmement réduite du fait de l'extension postérieure du télencéphale. Elle comprend principalement le canal pinéal (*c.pi.*, fig. 7, 18) et la partie médiane de la face ventrale de la cavité encéphalique au niveau des fenêtres optiques (*dic.* 2, fig. 18). C'est là que devait être logée l'extrémité postérieure du sac hypophysaire ainsi que l'hypophyse et le sac vasculaire qui lui fait suite postérieurement. Le canal pinéal (*c.pi.*, fig. 18), qui s'ouvre dorsalement vers l'extérieur par le foramen pinéal (*f.pi.*, fig. 2, 17), est remarquablement large. En arrière de ce canal, on ne distingue aucune structure comparable aux récessus pour les ganglions habénulaires décrits par Stensiö (1927, fig. 15) chez *M. exilis* et par moi-même (Janvier, 1977, fig. 7 C) chez les Boreaspididae.

2. — 1 - 3.3. : *Division mésencéphalique*

La division mésencéphalique (*mes.*, fig. 17, 18) est à peu près aussi longue que la division télencéphalique, et de section ovale. Son diamètre vertical est nettement plus grand que l'horizontal et la courbure de sa paroi dorsale est moins forte que celle de sa paroi ventrale. La partie postérieure de son moulage interne présente dorsalement un léger bombement (fig. 17) correspondant probablement à l'emplacement des lobes optiques du mésencéphale, selon l'interprétation de Stensiö (1927) et de Wängsjö (1952). La paroi de cette division est perforée antéro-latéralement par le foramen du canal pour le nerf moteur oculaire commun (*c.ocm.*, fig. 16, 18, pl. 2, 3), juste en arrière de la fenêtre optique. Postéro-ventralement, au niveau de sa limite avec la division myélocéphalique, s'ouvre le court mais large canal pour les racines du trijumeau (*c.trig.*, fig. 18), qui relie la cavité encéphalique à la cavité trigéminal (*trig.*, fig. 16). Les parois de ce canal présentent deux sillons, l'un dorsal (*s.d.*, fig. 18), l'autre ventral (*s.v.*, fig. 18) visibles sur le moulage interne sous forme de deux crêtes. Ces sillons occupent l'emplacement des deux canaux séparés qui, chez *K. auchenaspidoïdes*, unissent la cavité trigéminal à la cavité encéphalique (Stensiö, 1927, fig. 22, « *vpt* » « *V* »). Ils correspondent également aux canaux, plus nombreux, qui jouent le même rôle chez *M. hoeli* (Stensiö, 1927, fig. 17). Ces sillons, chez *N. glacialis*, devaient loger respectivement des racines sensorielles et motrices du trijumeau.

Les canaux issus de la partie dorso-latérale de la division mésencéphalique, principalement le canal attribué au nerf trochléaire (*c.tro.*, fig. 17, 18), ont été difficilement observables sur les spécimens étudiés, car endommagés au cours de la fossilisation. Toutefois, les extrémités du canal pour le nerf trochléaire du côté droit ont pu être décelées.

2. — 1 - 3.4 : *Division métencéphalique*

La division dite métencéphalique occupe seulement la partie dorsale de la cavité encéphalique, en arrière de la division mésencéphalique (*met.*, fig. 17, 18). Elle est limitée ventralement par la jonction entre les divisions mésencéphalique et myélocéphalique (fig. 18 B). Cette division est principalement constituée d'un large récessus dorsal pair, dont les deux parties sont séparées par une crête assez nette chez *N. glacialis*. Chez cette espèce, la division métencéphalique est comparativement peu volumineuse. Elle l'est nettement plus chez certains autres Osteostraci, notamment « *Cephalaspis* » *excellens* (Wängsjö, 1952, pl. 15:2).

Chez la plupart des Osteostraci dont l'anatomie interne est bien connue, il existe un important canal vasculaire issu de la partie postéro-dorso-latérale de la division métencéphalique, et qui est considéré comme ayant livré passage à une artère dorso-médiale superficielle (Stensiö, 1927, fig. 17, 27 A ; Wängsjö, 1952, fig. 10, « *adsm* »). Je n'ai pas pu observer ce canal sur la série de polissages effectués dans SVD 1025, toutefois il est présent chez *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, fig. 20). Enfin, il existe, chez *N. glacialis*, un petit canal probablement vasculaire, issu de la paroi latérale de la division métencéphalique, et unissant celle-ci à la division commissurale de la cavité labyrinthique (v. fig. 18).

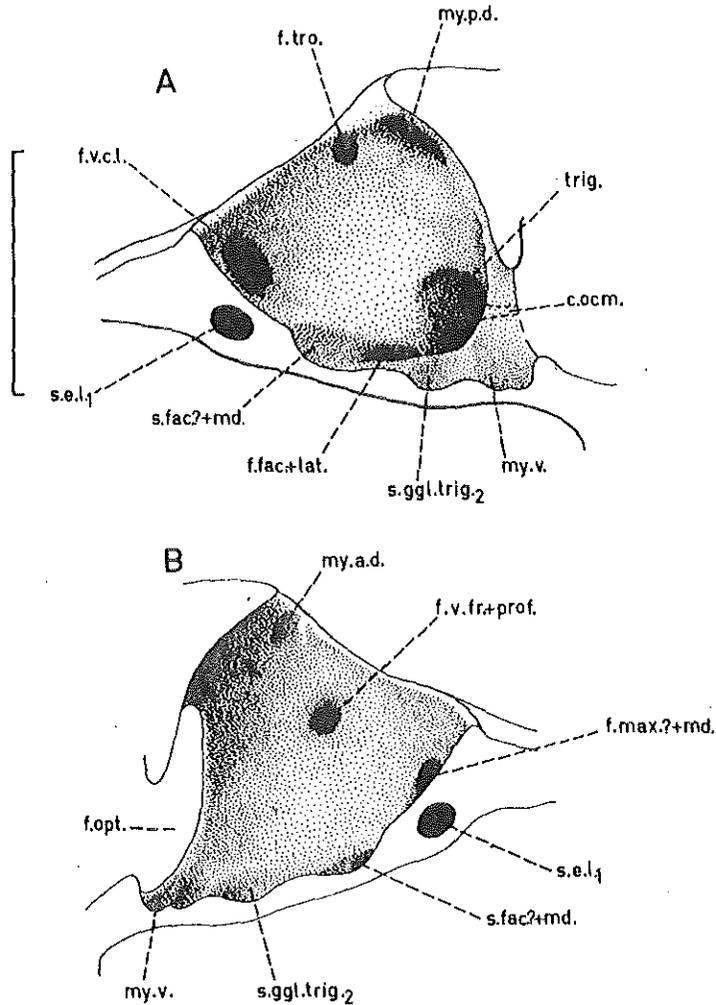


Fig. 14. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Cavité orbitaire droite. Reconstitution graphique à partir des polissages sériés de SVD 1025. A, partie postérieure (la section transversale de la cavité orbitaire passant au niveau de la partie postérieure de la fenêtre optique), vue antérieure ; B, partie antérieure, vue postérieure. Echelle : 1 mm.

L'interprétation du renflement pair et dorsal nommé ici « division métencéphalique » (*met.*, fig. 8 D, 17, 18) est l'un des problèmes les plus importants concernant l'interprétation de la cavité encéphalique des Osteostraci. Stensiö (1927, fig. 32, « *met.* ») et Wängsjö (1952, fig. 10, « *met.* ») ont tous deux interprété cette division comme ayant logé le métencéphale, sans réellement discuter les contradictions qu'impliquait cette interprétation. En effet, les Petromyzontida adultes et larvaires possèdent un métencéphale extrêmement réduit (Larsell, 1947), représenté par une simple lame commissurale comprise entre les lobes optiques du mésencéphale et la partie antérieure du myencéphale. En revanche, les lobes optiques ont, eux, une morphologie tout à fait comparable aux deux lobes de la division « métencéphalique » des Osteostraci. En outre, il existe, chez les Petromyzontida, une importante artère issue dorsalement de l'aorte dorsale, et qui longe postérieurement chacun des lobes optiques avant d'irriguer la toile choroïdienne. Cette artère évoque beaucoup l'artère dorso-médiane superficielle que l'on rencontre chez la plupart des Osteostraci (Janvier, 1975b, fig. 3 A, C, « *a.lob. opt.* », « *adsm.* »). Compte tenu de ces trois éléments, j'ai proposé (Janvier, 1975b, p. 26, fig. 3 C, « *lob. opt.* ») que la division « métencéphalique » des Osteostraci pouvait, en réalité, avoir logé les lobes optiques. Plus tard (Janvier, 1977, p. 12), je suis revenu sur cette interprétation, considérant qu'elle impliquerait l'existence d'une trop grande lacune entre les lobes optiques et la commissure habénulaire, dont l'emplacement semble bien localisé chez les Osteostraci (Stensiö, 1927, fig. 15, « *hab.r.* » ; Janvier, 1977, fig. 7 C). Cependant, ce problème est loin d'être résolu et je ne peux, ici, que proposer ces deux solutions possibles.

Si la division métencéphalique a effectivement logé un métencéphale volumineux comparable à celui des Gnathostomes, les lobes optiques occupaient alors la partie postérieure, légèrement renflée, de la division mésencéphalique, (*mes.*, fig. 18). Si, au contraire, elle a logé les lobes optiques, la division dite « mésencéphalique » n'était occupée que par la partie antérieure du mésencéphale et, principalement, par une importante toile choroïdienne dont on décèle peut-être la trace sous forme de petits sillons parallèles sur la paroi de cette division chez quelques spécimens.

Quelle que soit l'interprétation que l'on donne à la division dite « métencéphalique » des Osteostraci, il est probable qu'elle est l'homologue du renflement pair récemment décrit sur la cavité encéphalique des Galeaspida (P'an & Wang, 1978, fig. 1, pl. 37) et aussi de l'empreinte paire décrite chez de nombreux Heterostraci, entre les empreintes des canaux semi-circulaires antérieurs (Zych, 1931, fig. 3 ; Stensiö, 1964, fig. 81 A, 111 ; Halstead, 1973a, fig. 10 ; 1973b, fig. 4). Whiting & Halstead Tarlo (1965, fig. 1) ont interprété cette empreinte chez les Heterostraci, comme étant celle des lobes optiques du mésencéphale, opinion qui a été également reprise par Novitskaya (1975, fig. 3, « *mes.* »). Ce dernier auteur considère toutefois qu'il existait aussi, chez les Heterostraci, un petit métencéphale médian, située entre les divisions commissurales des deux cavités labyrinthiques (Novitskaya, 1975, fig. 5-6, « *met.* »). Dans ces trois groupes (Osteostraci, Galeaspida, Heterostraci) ce renflement dorsal et pair de la cavité encéphalique est situé exactement au même endroit, entre les deux canaux semi-circulaires antérieurs. Chez beaucoup d'Osteostraci, notamment les Boreaspididae, la distance séparant la division métencéphalique de la région pinéale peut paraître relativement grande par comparaison avec celle qui sépare l'empreinte paire en question de l'em-

preinte « pinéale » chez les Heterostraci. En revanche, cette distance est beaucoup plus faible chez d'autres Osteostraci (Wängsjö, 1952, pl. 15:2, « *met.* »). Cette ressemblance frappante entre la cavité encéphalique des Osteostraci, celle des Galeaspida et l'empreinte de l'encéphale des Heterostraci ne peut guère être considérée comme représentant un caractère dérivé partagé par ces trois groupes. Il s'agit probablement là d'une morphologie primitive pour les Craniata, et dont on peut dériver très aisément celle des Petromyzontida et des Gnathostomata. La morphologie si particulière de l'encéphale des Myxinoïdea représente certainement un caractère dérivé propre uniquement à ce groupe. En effet, la très forte flexure ventrale du télencéphale et le télescopage des trois premiers ventricules semble bien dus à des contraintes survenant à l'intérieur de l'œuf pendant le développement embryonnaire. Conel (1929) a décrit un embryon d'*Eptatretus* (*Bdellostoma*) dont le développement s'est effectué en l'absence de l'enveloppe de l'œuf, et dont l'encéphale s'est étendu vers l'avant, de la même manière que celui des Gnathostomata et des Petromyzontida. Chez ces derniers, toutefois, des modifications surviennent au cours de la métamorphose et l'encéphale subit une flexure dorsale importante, ainsi qu'un léger télescopage du télencéphale. L'encéphale de la larve des Petromyzontida est, de ce fait, beaucoup plus proche de ce que devait être celui des Osteostraci, Galeaspida et Heterostraci (Janvier, 1977, fig. 5 B, C/1).

Je signalerai enfin un détail qui aura probablement une importance pour les interprétations futures de la cavité encéphalique des Osteostraci, mais dont la signification m'échappe pour le moment. En effet, le plafond de la cavité encéphalique d'un spécimen de Boreaspididae indéterminé (SVD 1174) présente, au niveau de la limite entre les divisions dites « mésencéphalique » et « métencéphalique », un petit processus médian et pointu, dirigé postéro-ventralement. Ce détail pourrait indiquer qu'un profond sillon existait entre les structures qui occupaient respectivement ces deux divisions, ce qui parlerait plutôt en faveur de l'interprétation selon laquelle la division métencéphalique logeait effectivement le métencéphale. Ce petit processus osseux serait, en quelque sorte, *analogue* à la tente du cervelet des Mammifères.

2. — 1 - 3.5 : *Division myéencéphalique*

Postéro-ventralement à la division métencéphalique, commence la division myéencéphalique (*myc.*, fig. 17, 18). Au niveau de la limite entre ces deux divisions, se trouve la fenêtre acoustico-faciale (*f.ac.fac.*, fig. 18) qui s'ouvre beaucoup plus largement que chez les autres Osteostraci, et s'étend dorso-latéralement. Sur SVD 1025, étudié par polissages sériés, il semble qu'il y ait une légère dissymétrie entre les deux fenêtres acoustico-faciales, la droite s'ouvrant moins loin dorsalement que la gauche. La limite dorsale entre les divisions métencéphalique et myéencéphalique est marquée par une constriction située au niveau de la partie postérieure de la fenêtre acoustico-faciale. Cette dernière livrait passage au nerf acoustique, au nerf facial, au tronc préotique du nerf latéral ainsi que, probablement, à la partie proximale des nerfs qui innervaient les champs latéraux (dans l'hypothèse où il s'agirait bien de nerfs, quelle que soit leur nature).

Ventralement, la division myéencéphalique est fortement convexe au niveau de la fenêtre acoustico-faciale, mais devient ensuite légèrement concave postérieurement. Latéralement, en arrière de la fenêtre acoustico-faciale, s'ouvrent deux foramens, l'un ventral (*c.glo.p.*, fig. 15, 16, 18 A ; pl. 2, 3), l'autre dorsal (*d.x.*, fig. 18 A). Le premier

est l'ouverture médiale du court canal unissant la cavité encéphalique à la partie postérieure de la cavité labyrinthique, et par lequel passaient la partie proximale du nerf glossopharyngien ainsi que, probablement, une artère issue de l'artère encéphalique occipitale. Le second est l'ouverture médiale d'un court canal unissant la cavité encéphalique au canal du conduit endolymphatique. Son interprétation est encore incertaine, mais il est probable qu'il livrait passage à une branche sensorielle du nerf spino-occipital le plus antérieur ou à un vaisseau sanguin. Ce foramen et le canal qui lui fait suite semblent être très constants chez les Osteostraci et il a été décrit chez *M. hoeli* (Stensiö, 1927, fig. 17 ; là il existe un autre canal plus antéro-ventral : « t ».), *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, fig. 22), « *Cephalaspis* » sp. (Wängsjö, 1952, pl. 57 : 2,3), « *Cephalaspis* » *excellens* (Wängsjö, 1952, pl. 15:2) et les Boreaspidae (Janvier, 1978, fig. 7 B, « *n.spoc.d./1-2*).

En arrière de ces deux canaux se trouve un large canal de section elliptique, et dont le plus grand axe est orienté antéro-ventralement (*c.va.* + *plx.br.*, fig. 7, 15, 16, 17, 18, pl. 2, 3). Il s'ouvre largement dans la partie ventro-latérale de la division myélocéphalique et reçoit, dès son origine, un important canal dorsal (*c.v.c.p.*, fig. 17, 18, 24) qui le relie à la cavité pour le sinus veineux occipital (*c.s.v.oc.*, fig. 17). Le premier de ces canaux (*c.va.* + *plx.br.*, fig. 18) livrait passage au nerf vague ainsi qu'au plexus brachial constitué par les deux ou trois premiers nerfs spino-occipitaux ventraux. Le second (*c.v.c.p.*, fig. 18) transmettait la veine cérébrale postérieure de la cavité encéphalique vers le sinus veineux occipital.

Ventro-médialement par rapport au canal vago-brachial, la division myélocéphalique reçoit deux petits canaux (*c.a.oc.*, fig. 16, 18, 24) dont le gauche est plus long que le droit, du fait de la déviation du canal aortique vers la droite à cet endroit (fig. 24). Ces petits canaux livraient passage chacun à une artère issue de l'aorte dorsale et qui irriguait la partie postérieure de l'encéphale ainsi que l'endosquelette de la partie dorso-latérale postérieure du bouclier (« artère encéphalique postérieure », Stensiö, 1927 ; Wängsjö, 1952 ; « artère encéphalique occipitale », Janvier, 1975b, 1977). Chacun de ces canaux s'ouvrait dans le canal aortique par un petit foramen (*f.a.oc.*, fig. 16, 19 B, pl. 2, 3).

La face ventrale du moulage interne de la division myélocéphalique présente un large sillon médian, longitudinal, qui correspond au passage du canal chordal sous-jacent (*c.ch.*, fig. 7, 8 D, 10, 15, 19, 23, 24 ; pl. 2, 3).

La partie postérieure de la division myélocéphalique, qui s'étend postérieurement au canal pour le nerf vague, est beaucoup moins large et de section subcirculaire. Elle passe progressivement au canal neural (*c.neur.*, fig. 7, 17, 18) d'où partent postéro-ventro-latéralement les canaux pour les nerfs spino-occipitaux qui s'ouvraient distalement dans la cavité abdominale.

2. — 1 - 4. : Cavité labyrinthique

La cavité labyrinthique de *N. glacialis* ne sera traitée ici que très succinctement, car elle ne présente que très peu de différences avec celle de *K. auchenaspidoides* décrite par Stensiö (1927, p. 77, fig. 19). Elle comprend trois divisions (Wängsjö, 1952, p. 83) ; semi-circulaire, commissurale et vestibulaire qui contenaient respectivement les trois divisions correspondantes du labyrinthe membraneux, ainsi que des vaisseaux sanguins et une partie du système nerveux périphérique.

2. — 1 - 4.1 : *Division semi-circulaire*

Elle comprend les deux canaux semi-circulaires, antérieur et postérieur (*c.s.c.a.*, *c.s.c.p.*, fig. 15, 16, 17, 23, 24 ; pl. 2, 3) de dimensions sensiblement égales, ainsi que les cavités pour les ampoules (*amp.a.*, *amp.p.*, fig. 16, 17, 23, 24).

Comme chez *K. auchenaspidoides*, les canaux semi-circulaires paraissent grands par rapport au volume de la division vestibulaire. En revanche, chez d'autres formes comme *M. hoeli* (Stensiö, 1927, fig. 18) ou « *Cephalaspis* » *excellens* (Wängsjö, 1952, pl. 15), la division semi-circulaire paraît plus petite par rapport à la division vestibulaire. Il semble que cette réduction de la division vestibulaire soit un caractère dérivé des Kiaeraspidiens.

Latéralement, les canaux semi-circulaires dépassent légèrement le niveau du bord latéral des orbites, tant chez *N. glacialis* que chez *K. auchenaspidoides*, déformant ainsi le trajet du canal pour la veine latérale de la tête (*c.v.c.l.*, fig. 16, 17, 24 ; pl. 2, 3). Chez les formes dont les canaux semi-circulaires ne dépassent pas, latéralement, le niveau des orbites, le canal pour cette veine est rectiligne et issu du bord postérieur de la cavité orbitaire (Stensiö, 1927, fig. 23 ; Wängsjö, 1952, pl. 15:1).

2. — 1 - 4.2 : *Division commissurale*

Elle est principalement constituée par la réunion des deux parties de la division semi-circulaire, dorsalement par rapport à la fenêtre acoustico-faciale (*com.*, fig. 8, 17, 24). Ventralement, elle communique avec la partie médiale de la division vestibulaire, ainsi qu'avec les cavités pour les ampoules antérieure et postérieure. Médialement, elle émet un canal de large diamètre (*c.s.e.l.d.*, fig. 17, 24) qui s'ouvre dorso-médialement dans le champ médian dorsal. De ce même canal est issu postérieurement le canal pour le conduit endolymphatique (*c.d.end.*, fig. 17, 24). La morphologie de cette division de la cavité labyrinthique chez *N. glacialis* est pratiquement semblable à celle décrite tant chez *K. auchenaspidoides* que chez *M. hoeli* et les Boreaspididae.

2. — 1 - 4.3 : *Division vestibulaire*

La division vestibulaire de la cavité labyrinthique (*vest.*, fig. 16, 23 ; pl. 2, 3) a une forme grossièrement ovoïde, sa partie la plus large étant latérale. Elle est relativement peu volumineuse par comparaison avec celle, par exemple, de *M. hoeli* (Stensiö, 1927, fig. 18). Son principal intérêt réside dans ses rapports avec les canaux pour les nerfs et les vaisseaux sanguins qui parcourent cette région de la division céphalique du bouclier. En effet, du fait du faible volume occupé par la division vestibulaire chez *N. glacialis*, les canaux occupés par les nerfs qui la traversent sur une partie de leur trajet peuvent être suivis médialement plus loin que chez les autres Osteostraci connus, ce qui permet d'apporter quelques éléments nouveaux concernant leur interprétation. Je traiterai ici successivement les canaux conduisant aux champs latéraux, puis ceux pour les nerfs et les vaisseaux sanguins.

2. — 1 - 4.3.1 : *Relations avec les canaux conduisant aux champs latéraux et au champ dorsal*

Les cinq larges canaux, qui partent de la cavité labyrinthique et se terminent latéralement par de nombreuses ramifications à la surface des champs latéraux, sont issus, comme chez tous les autres Osteostraci, de la partie ventro-latérale de la division vesti-

bulaire. Un seul canal de ce type part de la division commissurale vers le champ médian dorsal. Compte tenu du fait que l'interprétation de ces canaux est encore sujette à discussion, je les nomme ici « canaux *s.e.l.* » (fig. 15, 16, 17, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 40 ; pl. 2, 3), conservant ainsi l'abréviation donnée par Stensiö (1927, 1932, 1958, 1964) et reprise aussi par Wängsjö (1952).

Comme chez les autres Osteostraci, les canaux *s.e.l.* latéraux se prolongent médialement sur la face ventrale de la division vestibulaire par cinq renflements bien marqués (fig. 15, 16, 23 ; pl. 3:2).

2. — 1 - 4.3.2 : Relations avec les canaux pour les nerfs branchiaux

Ce point de l'anatomie interne de *N. glacialis* est d'une importance fondamentale pour l'interprétation du système nerveux périphérique des Osteostraci dans leur ensemble. Les observations réalisées sur cette espèce permettent de résoudre en grande partie le problème de l'attribution des canaux pour les nerfs viscéraux (= nerfs crâniens dorsaux viscéro-moteurs, viscéro-sensoriels et cutanés généraux) à leurs nerfs respectifs. Comme nous le verrons plus loin (p. 75), j'ai été amené à modifier considérablement certaines de mes conclusions antérieures sur ce point précis (Janvier, 1973, 1974, 1977).

Le caractère anatomique le plus important réside dans le fait que le troisième canal nerveux viscéral, qui s'ouvre dans la cavité oralo-branchiale en avant de la seconde crête interbranchiale (*f.glo.*, fig. 4, pl. 1), se prolonge postéro-médialement à l'intérieur de l'endosquelette jusqu'au niveau de la partie postéro-dorsale de la division vestibulaire avec laquelle il conflue (*c.glo.*, *c.glo.* + *a.*, fig. 16, 17, 23, 24 ; pl. 2, 3:2). On peut encore suivre sa trace postérieurement sous la forme d'un léger sillon qui s'efface à peu de distance de l'extrémité latérale du court canal unissant la cavité encéphalique à la cavité labyrinthique en arrière de la fenêtre acoustico-faciale (*c.glo.p.*, fig. 15, 16, 18 ; pl. 2, 3:2 ; Janvier, 1977, fig. 11 « *c.postac.* »). Il semble donc extrêmement probable que le nerf logé dans le canal *c.glo.* continuait postérieurement dans le canal *c.glo.* + *a.* (fig. 17, 24) pénétrait dans la partie postéro-dorsale de la division vestibulaire sur une courte distance, puis en ressortait pour rejoindre la cavité encéphalique par le court canal *c.glo.p.*, en arrière de la fenêtre acoustico-faciale. Pour cette raison, ce nerf ne peut en aucun cas avoir été le nerf facial, comme le supposaient Stensiö (1927, 1932, 1958, 1964, 1968), Wängsjö (1952) et Janvier (1973, 1974, 1977), mais le nerf glossopharyngien, comme l'ont suggéré Allis (1931), Lindström (1949), Jefferies (1968) et Whiting (1972, 1977). Il est probable qu'une artère issue de l'artère encéphalique occipitale accompagnait ce nerf dans la partie postéro-médiale de son trajet (*c.glo.* + *a.*, fig. 17, 23, 24) et l'abandonnait ensuite au niveau du chiasma entre les canaux *c.glo.* + *a.* et *c.s.e.l.* 2, où elle émettait au moins deux artères dorso-latérales superficielles (*c.a.d.l.s.*, fig. 16, 17, 24). Cette interprétation est corroborée par le fait que le canal *c.glo.* est nettement plus fin en avant de ce chiasma.

Ce troisième canal nerveux viscéral peut désormais servir de point de repère pour l'attribution respective des autres canaux de ce type. Le canal qui lui fait suite postérieurement, et qui longe la face postérieure de la division vestibulaire, ne peut être que pour la première branche du nerf vague (*c.va.* 1, fig. 15, 16, 17, 23, 24 ; pl. 2, 3). Issu de la face antérieure du large canal commun pour le nerf vague et le plexus brachial (*c.va.* + *plx.br.*, fig. 15, 16, 17, 18 ; pl. 2), ce canal passe dorsalement par rapport aux

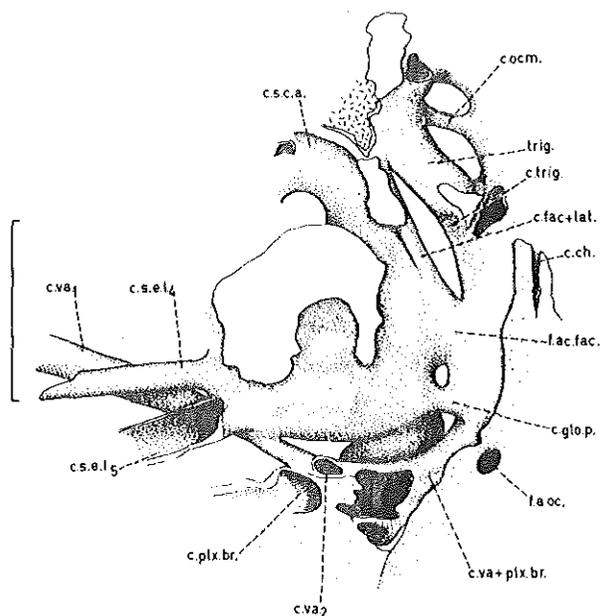


Fig. 15. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Dessin à la chambre claire de la cavité labyrinthique droite et des canaux adjacents chez SVD 1026, préparé à l'acide formique, vue ventrale. Même légende que pour la fig. 13. Echelle : 1 mm.

canaux *s.e.l.* 4 et *s.e.l.* 5, puis ventralement par rapport au canal *s.e.l.* 3 et devait transmettre, outre la première branche du nerf vague, une petite artère issue de l'artère encéphalique occipitale, qui émettait des artères dorso-latérales superficielles (*c.a.*, fig. 17, 23). Un autre canal, issu également du tronc commun (*c.va.* + *plx.br.*), passe ventralement par rapport aux canaux *s.e.l.* postérieurs (*c.va.* 2, fig. 15, 16, 23, 24 ; pl. 2) et devait loger la seconde branche du nerf vague. Enfin, une très courte branche (*c.va.* 3-5, fig. 15, 16, 23, 24 ; pl. 2, 3:2), issue ventralement du tronc commun *c.va.* + *plx.br.*, devait livrer passage à l'ensemble des branches postérieures du nerf vague. Les conséquences de cette interprétation des canaux pour les nerfs glossopharyngien et vague seront discutées plus en détail plus loin (p. 75).

2. — 1 - 4.3.3 : Relation avec la fenêtre acoustico-faciale

La division vestibulaire s'ouvre médialement vers la cavité encéphalique par la fenêtre et le canal acoustico-facial (*f.ac.fac.*, *c.ac.fac.*, fig. 7, 15, 16, 18, 23 ; pl. 2), où passaient principalement le nerf acoustique, le nerf facial (qui obliquait aussitôt vers l'avant pour emprunter le canal (*c.fac.* + *lat.*), ainsi que le tronc préotique du nerf latéral et, éventuellement, la partie proximale des nerfs logés dans les canaux *s.e.l.* (dans l'hypothèse où il s'agirait de nerfs).

2. — 1 - 4.3.4 : Relations avec les canaux vasculaires

La cavité labyrinthique ne présente aucune communication évidente avec le canal pour le principal tronc veineux de cette région du bouclier : la veine latérale de la tête (*c.v.c.l.*, fig. 8, 17, 24 ; pl. 2), à l'exception d'une petite anastomose avec la division vestibulaire, visible seulement sur le côté gauche de la coupe 193 de SVD 1025. Le drainage du labyrinthe ne pouvait donc être effectué que par la fenêtre acoustico-faciale,

ou par le petit canal pour la partie proximale du nerf glossopharyngien (*c.glo.p.*). La première de ces deux possibilités semble être la plus plausible. La veine du labyrinthe se déversait alors probablement dans la veine cérébrale postérieure qui, elle-même, se vidait dans le sinus veineux occipital.

L'irrigation artérielle du labyrinthe se faisait certainement à partir de l'artère encéphalique occipitale qui devait émettre plusieurs branches accompagnant les nerfs glossopharyngien et vague. C'est probablement la branche accompagnant le nerf glossopharyngien qui devait représenter la principale irrigation du labyrinthe [chez *Scolenaspis signata* (WÄNGSJÖ), un canal artériel directement issu du canal aortique s'anastomose latéralement avec le canal pour la première branche vague (Wängsjö, 1952, p. 97, fig. 11) et émet à son passage près de la cavité labyrinthique plusieurs petits canaux artériels pour des artéioles labyrinthiques. Dans le cas de *N. glacialis*, je n'ai pas observé de structure comparable, mais les seules voies d'irrigation possibles pour le labyrinthe étaient les canaux pour les nerfs glossopharyngien et vague (première branche) qui sont les seuls à s'anastomoser à la cavité labyrinthique].

2. — 1 - 5 : Canaux pour le système nerveux périphérique

Le système nerveux périphérique des Osteostraci comprenait, comme celui des Petromyzontida, des nerfs ventraux (somato-moteurs), des nerfs dorsaux (viscéromoteurs et viscéro-sensoriels principalement, avec un composant cutané général) et un système acoustico-latéral.

2. — 1 - 5.1 : Canaux pour les nerfs dorsaux

2. — 1 - 5.1.1 : Canal pour le rameau ophtalmique profond du complexe trijumeau (*r. ophtalmicus profundus trigemini*)

Comme je l'ai signalé plus haut, le rameau ophtalmique profond, dorsal par rapport au nerf optique, devait emprunter, à sa sortie de la cavité orbitaire, le canal qui logeait aussi la veine frontale (*c.v.fr. + prof.*, fig. 13, 16, 17 ; pl. 2, 3). Ce large canal se ramifie antérieurement en plusieurs branches dont certaines ne devaient transmettre que des fibres nerveuses, notamment la branche ethmoïdienne du rameau ophtalmique profond.

Le ganglion trijumeau 1, auquel se rattache le rameau profond, devait être logé dans la partie postérieure de la cavité orbitaire, dorsalement par rapport à l'ouverture de la cavité trigéminal et non loin du myodome postéro-dorsal (ou dans ce myodome lui-même). La partie préganglionnaire du trijumeau 1 et sa racine pouvaient sortir de la cavité crânienne soit par le canal commun pour les racines du trijumeau (*c.trig.*, fig. 18), soit par le canal pour le nerf trochléaire (*c.tro.*, fig. 17, 18).

2. — 1 - 5.1.2 : Canal pour le rameau maxillaire et, éventuellement, le rameau mandibulaire du complexe trijumeau (*r. maxillaris, mandibularis trigemini*)

Le canal reliant la cavité orbitaire à la fosse prébranchiale (*c.max.? + md.*, fig. 13, 16, 17) est interprété comme ayant logé, au moins, le rameau maxillaire du complexe trijumeau. A mi-chemin entre la cavité orbitaire et la fosse prébranchiale, ce canal se

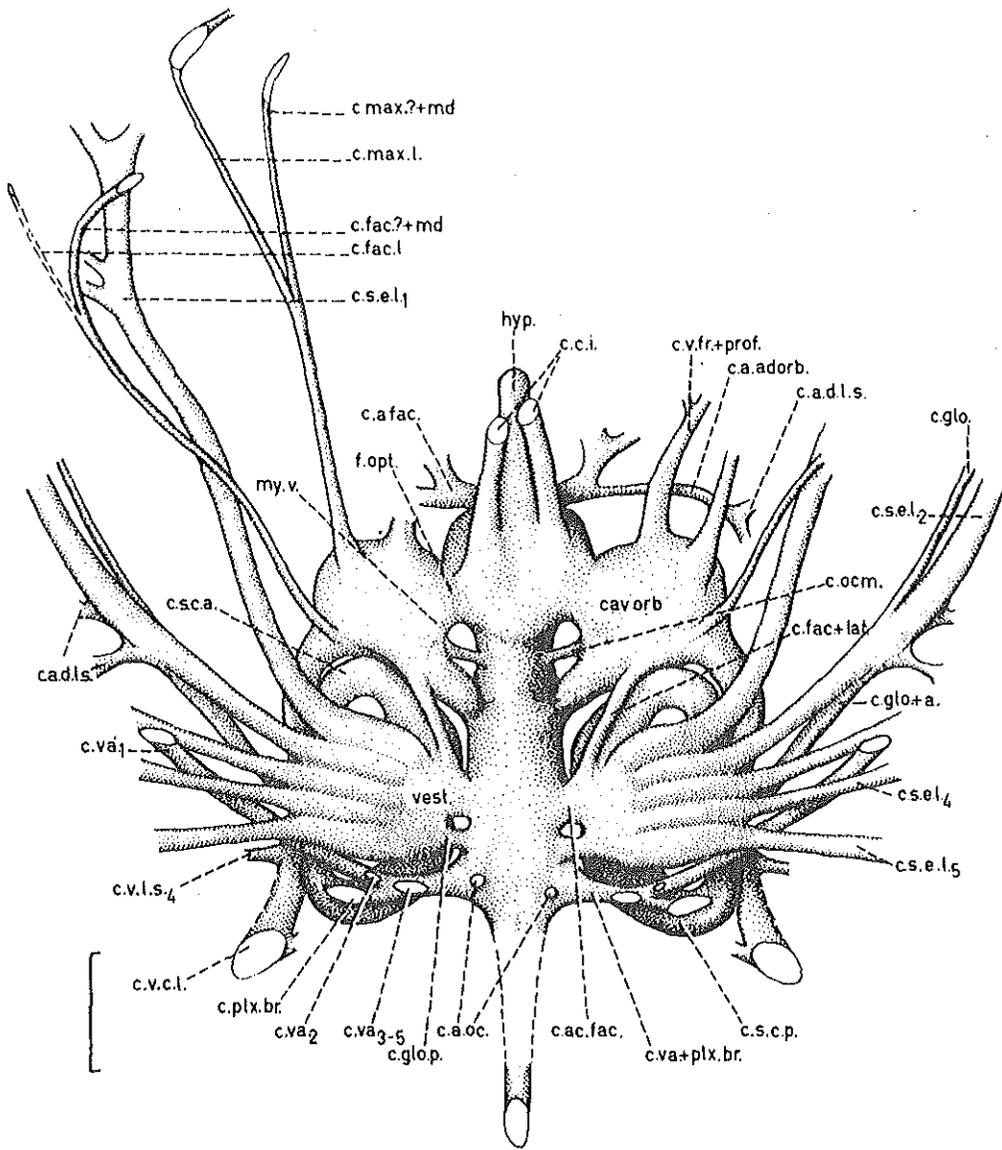


Fig. 16. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Reconstitution des canaux et cavités internes de la partie centrale du bouclier, basée sur SVD 1026 principalement. Vue ventrale. Echelle : 1 mm.

ramifie en deux branches, l'une médiale, l'autre latérale (fig. 16), bien visible par immersion de SVD 1026 dans le xylol. La branche médiale s'ouvre dans la fosse prébranchiale par un foramen (*f.max.? + md.*, fig. 5, pl. 1, 2) suivi d'un sillon dirigé antéro-médialement vers les fosses supra-orales. Il est possible qu'elle ait livré passage à des fibres viscéro-motrices de ce nerf, innervant les muscles insérés dans des fosses. En revanche, la branche latérale s'ouvre dans la fosse prébranchiale par un foramen (*f.max.l.*, fig. 5 ; pl. 1, 2) auquel fait suite antéro-médialement un court sillon se ter-

minant par un autre foramen, suivi lui-même par un canal plongeant dans l'endosquelette rostral (*f.m.*, fig. 5 A, C). Il est probable que ce canal devait transmettre des branches viscéro-sensorielles du rameau maxillaire, ou le rameau buccal du nerf latéral.

Le ganglion trijumeau 2, d'où était issu le rameau maxillaire, devait être logé principalement dans la cavité trigéminal et se prolongeait antérieurement dans une dépression du plancher de la cavité orbitaire (*s.ggl.trig. 2*, fig. 14).

2. — 1 - 5.1.3 : Canal pour le nerf facial (*n. facialis*) et, éventuellement, le rameau mandibulaire du complexe trijumeau

Le second canal reliant la cavité orbitaire à la cavité oralo-branchiale (*c.fac.? + md.*, fig. 13, 16, 17 ; pl. 2) est attribué principalement au nerf facial, accompagné peut-être par le rameau mandibulaire du trijumeau. En effet, par la position de son ouverture, ce canal devait transmettre des fibres nerveuses innervant des structures associées à la crête prébranchiale.

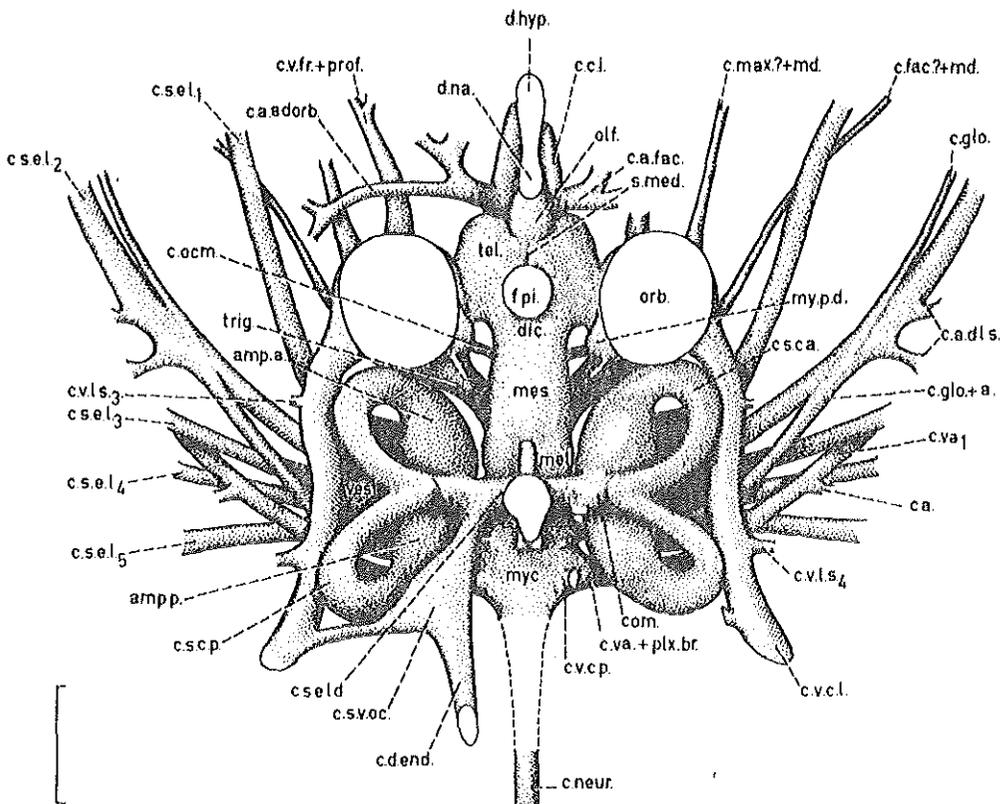


Fig. 17. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Reconstitution des canaux et cavités internes de la partie centrale du bouclier. D'après un modèle effectué à partir des polissages sériés de SVD 1025a. Vue dorsale. Echelle : 1 mm.

Ce canal, transmettant le nerf facial et, éventuellement, le rameau mandibulaire, sort de la cavité orbitaire ventro-latéralement par rapport à l'embouchure du canal pour la veine latérale de la crête (fig. 13, 16 ; pl. 2, 3), croise ventralement le canal *s.e.l. 1*, puis décrit une courbe régulière pour s'ouvrir dans la partie antérieure de la première fosse branchiale. Il semble qu'il ait émis, au niveau du point le plus latéral de sa course, un petit canal dirigé antéro-latéralement (*c.fac.l.*, fig. 16) et seule la trace du foramen est visible sur le moulage naturel de la cavité oralo-branchiale.

Sur le plancher de la cavité orbitaire, le canal *c.fac.?* + *md.* se poursuit postérieurement par un fin sillon auquel fait suite postéro-médialement le canal otico-orbitaire (*c.fac. + lat.*, fig. 15, 16 ; pl. 2, 3) qui devait transmettre la partie proximale du nerf facial, accompagné par le tronc préotique du nerf latéral [chez certains Osteostraci, comme *Nectaspis areolata* (fig. 40) ou *Thyestes verrucosus* (Wängsjö, 1952, fig. 107, « V3 »), le canal *c.fac. + md.* est en continuité parfaite avec le canal *c.fac. + lat.*, formant ainsi un seul et même canal presque entièrement séparé de la cavité orbitaire. Toutefois, il reste relié à cette dernière par plusieurs petits canaux anastomotiques qui témoignent de la présence d'un important chiasma nerveux à cet endroit]. C'est au niveau de la cavité orbitaire que le tronc préotique du nerf latéral devait se subdiviser en deux branches buccales, l'une antérieure, l'autre postérieure, accompagnant respectivement le rameau maxillaire et le nerf facial. Au même endroit, le rameau mandibulaire issu du ganglion trijumeau 2 s'associait au nerf facial pour l'accompagner dans la partie préorbitaire de son trajet.

Dans la cavité oralo-branchiale, le rameau mandibulaire, quel qu'ait été le canal qu'il a emprunté, devait innerver la musculature du velum, tandis que le nerf facial, viscéro-moteur et viscéro-sensoriel, innervait l'hémibranchie postérieure portée par l'arc hyoïdien et accolée au bord postérieur du velum.

2. — 1 - 5.1.4 : Canal pour le nerf glossopharyngien (*n. glossopharyngeus*)

La partie proximale du canal pour le nerf glossopharyngien a été décrite plus haut. Sa partie distale est malheureusement mal connue en avant de son croisement avec le canal *s.e.l. 2*. Au niveau de ce chiasma, le canal pour le nerf glossopharyngien s'anastomose en partie avec le canal *s.e.l. 2* (*c.glo.*, fig. 16, 17, 23 ; pl. 2, 3), et il émet deux canaux pour des artères dorso-latérales superficielles (*c.a.d.l.s.*). Le canal pour le nerf glossopharyngien s'ouvre dans la cavité oralo-branchiale au niveau de la partie latérale de la seconde fosse branchiale.

2. — 1 - 5.1.5 : Canal pour le nerf vague (*n. vagus*)

C'est par polissages sériés que j'ai étudié en détail la répartition des canaux pour les diverses branches du nerf vague (fig. 24). A partir d'un large canal commun (*c.va. + plx.br.*, fig. 15, 16, 17, 23 ; pl. 2, 3) issu de la cavité encéphalique en arrière du canal pour le nerf glossopharyngien (*c.glo.p.*, fig. 15, 16, 18) s'individualisent trois canaux plus fins : deux antéro-latéraux (*c.va. 1*, *c.va. 1*, fig. 16, 24) et un ventral (*c.va. 3-5*, fig. 16, 24). Le premier (*c.va. 1*, fig. 16, 24) passe dorsalement par rapport aux canaux *s.e.l. 4* et *s.e.l. 5*, puis oblique ventralement par rapport au canal *s.e.l. 3* pour s'ouvrir dans la cavité oralo-branchiale au niveau de la troisième fosse branchiale (*f.va. 1*, fig. 4, 7). Le second (*c.va. 2*, fig. 24) passe ventralement par rapport aux canaux *s.e.l.* et s'ouvre dans la partie postérieure de la quatrième fosse branchiale (*f.va. 2*, fig. 4,

7). Ces deux canaux transmettaient respectivement les deux premiers rameaux branchiaux du nerf vague, ainsi que, peut-être, des artérioles dorso-latérales issues de l'artère encéphalique occipitale (*ca.*, fig. 23). Le troisième canal, issu de la face ventrale du canal commun (*c.va.* 3-5, fig. 16, 24) est large et court. Il s'ouvre ventralement dans la partie postérieure de la cavité oralo-branchiale latéralement par rapport au foramen aortique (*f.va.* 3-5, fig. 4), et devait livrer passage aux rameaux postérieurs du nerf vague (probablement au nombre de trois) innervant les fosses branchiales les plus postérieures.

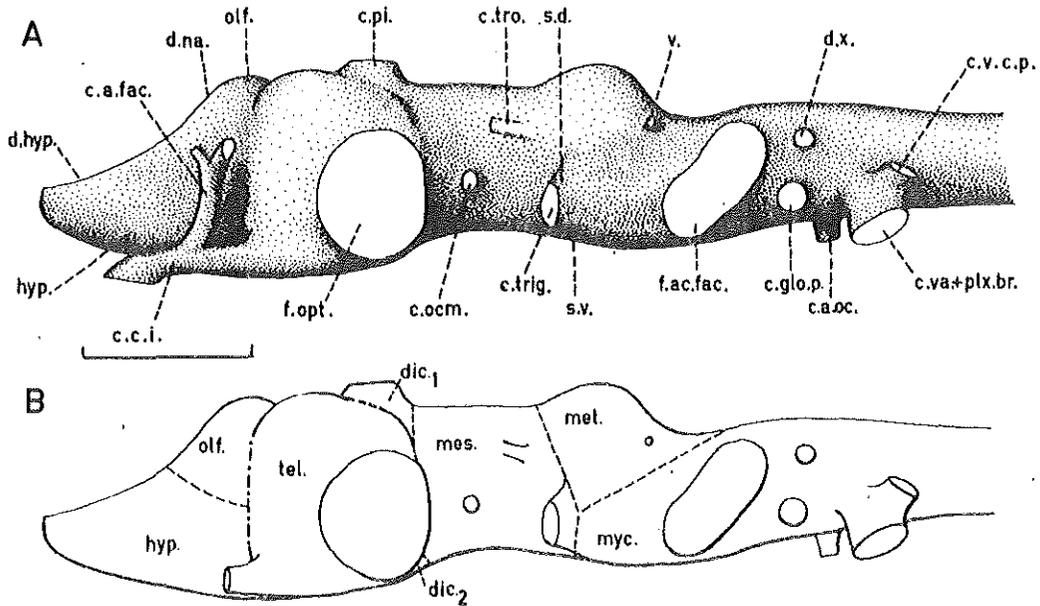


Fig. 18. — *Norselaspis glacialis*, n.g., n.sp. A, moulage interne de la cavité encéphalique et de la cavité ethmoïdienne, reconstitution basée principalement sur un modèle effectué à partir des polissages sériés de SVD 1025. Vue latérale gauche; B, schéma indiquant les limites des différentes divisions de ces cavités. Echelle : 1 mm.

Enfin, le canal pour le tronc commun du nerf vague (*c.va.* + *plx.br.*) était largement ouvert, postérieurement, vers la cavité abdominale (*c.plx.br.*, fig. 15, 16, 19, 23, 24; pl. 2, 3). C'est par cette ouverture que passaient le plexus brachial (dont la partie proximale accompagnait le nerf vague dans le canal commun), le rameau intestinal du nerf vague ainsi que, probablement, certains rameaux du nerf latéral.

2. — 1 - 5.1.6 : Canaux pour les nerfs spino-occipitaux dorsaux

En arrière du canal commun pour le nerf vague et le plexus brachial, le canal neural émet latéralement et dorsalement plusieurs petits canaux, dirigés postéro-latéralement, et dont au moins une paire s'ouvre dans la cavité abdominale par de petits foramina (*f.n.sp.*, fig. 19 B) situés respectivement dans le sillon aortique, du côté droit, et près de la limite postérieure de l'endosquelette, du côté gauche. Une interprétation détaillée de ces canaux chez *K. auchenaspidoides* a été tentée par Stensiö (1927), puis

par Wängsjö (1952) et Janvier (1973, 1977) sur d'autres Osteostraci, à la lumière de l'anatomie de la région occipitale des Petromyzontida. L'étude de la variation individuelle de cette région chez plusieurs espèces de Boreaspididae (notamment « *Boreaspis* » *puella*) m'a conduit à aborder son interprétation avec beaucoup plus de prudence. En effet, des canaux issus dorso-latéralement du canal neural, mais ne s'ouvrant pas dans la cavité abdominale, avaient été interprétés par Stensiö (1927, fig. 20, « *n.d.* ») comme ayant logé les nerfs spino-occipitaux dorsaux, tandis que des canaux issus ventro-latéralement du canal neural, mais s'ouvrant, eux, dans la cavité abdominale, avaient été attribués par ce même auteur aux nerfs ventraux (Stensiö, 1927, fig. 20, « *nv* »). Wängsjö (1952, p. 104-109, fig. 10) a très justement fait remarquer que les seuls canaux s'ouvrant dans la cavité abdominale pouvaient raisonnablement avoir livré passage à des nerfs spino-occipitaux (spinaux, selon cet auteur), les canaux dorsaux, qui se perdent dans l'endosquelette occipital, devaient alors transmettre des vaisseaux sanguins. J'ai adopté cette interprétation (Janvier, 1977) qui n'est pas réfutée par la disposition des nerfs spinaux chez les Petromyzontida. Chez ces derniers, en effet, les nerfs dorsaux et ventraux quittent le canal neural ventro-latéralement au même niveau, mais avec une disposition alterne. Pour cette raison, s'il existait une disposition identique chez les Osteostraci, il devient extrêmement difficile de distinguer les canaux pour les nerfs dorsaux de ceux pour les nerfs ventraux. En outre, si l'on considère que le plexus brachial, qui accompagnait le nerf vague, était constitué par un nombre indéterminé de nerfs spino-occipitaux ventraux (Janvier, 1978), il devient alors impossible de déterminer le rang métamérique des nerfs qui empruntaient les canaux attribués aux nerfs spino-occipitaux.

2. — 1 - 5.2 : Canaux pour les nerfs ventraux

2. — 1 - 5.2.1 : Canal pour le nerf moteur oculaire commun (*n. oculomotorius*)

Un court canal situé juste en arrière de la fenêtre optique et reliant la cavité encéphalique à la cavité orbitaire (*c. ocm.*, fig. 13, 15, 16, 17, 18 ; pl. 2, 3) est interprété comme ayant libéré passage au nerf moteur oculaire commun.

Il est particulièrement bien visible en vue ventrale du fait de la réduction et de la position reculée du myodome postéro-ventral.

2. — 1 - 5.2.2 : Canal pour le nerf trochléaire (*n. trochlearis*)

Un canal décrit par Stensiö (1927, 1964) et Wängsjö (1952) chez divers Osteostraci, entre la division mésencéphalique de la cavité encéphalique et la partie postérieure de la cavité orbitaire, est classiquement interprétée comme ayant livré passage au nerf trochléaire, innervant le muscle oblique postérieur inséré dans le myodome postéro-dorsal. Whiting (1977, p. 16) a suggéré que ce canal était occupé par la racine du nerf profond, peut-être accompagné par le nerf trochléaire. Malheureusement, l'état de conservation des spécimens de *N. glacialis* dans cette région de bouclier est déficiente et seule une petite partie de ce canal a pu être observée sur le spécimen étudié par polissages sériés (*c. tro.*, fig. 17, 18). Il est néanmoins probable que la disposition de ce canal était identique à celle connue chez *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, fig. 27 A, « IV »).

2. — 1 - 5.2.3 : *Passage du nerf moteur oculaire externe (n. abducens)*

Il n'existe pas de canal propre au nerf moteur oculaire externe chez *N. glacialis*. Ce nerf devait emprunter la cavité trigéminale pour passer de la cavité encéphalique à la cavité orbitaire. Si l'anatomie des Osteostraci était semblable à celle des Petromyzontida, le nerf moteur oculaire externe devait être accompagné par un rameau particulier innervant le muscle oblique antérieur et habituellement fasciculisé avec le nerf moteur oculaire commun chez les Gnathostomes. Cette bipartition reflète le fait que la musculature innervée par ce nerf provient de deux métamères différents (terminal et prémandibulaire, *sensu* Bjerring, 1977, fig. 19, p. 179). Il n'existe cependant aucun élément permettant d'affirmer l'existence d'une telle bipartition du nerf moteur oculaire externe chez les Osteostraci.

2. — 1 - 5.2.4 : *Canal pour le plexus brachial*

Outre les nerfs oculomoteurs (commun, externe et trochléaire), les seuls nerfs ventraux parcourant la division céphalique du bouclier sont ceux qui constituent le plexus brachial. Il s'agit en fait des deux ou trois premiers nerfs spino-occipitaux ventraux fasciculisés en un plexus qui accompagnait le nerf vague à sa sortie de la cavité encéphalique, puis s'en séparait rapidement pour passer dans la cavité abdominale. Il devait alors courir contre la paroi antéro-dorsale de cette cavité, passant dorsalement par rapport au sinus veineux marginal, puis traversait la région scapulaire pour innover la musculature de la nageoire pectorale. La trace de son passage dans la cavité abdominale est indiquée par un léger sillon (*c.plx.br.*, fig. 19, 24 ; Janvier, 1978, fig. 6). Les nerfs dorsaux correspondant à ces nerfs ventraux qui constituent le plexus brachial pouvaient soit être incorporés au nerf vague, soit constituer un plexus accompagnant le tronc longitudinal dorsal du nerf latéral, soit régresser totalement.

2. — 1 - 5.2.5 : *Canaux pour les nerfs spino-occipitaux ventraux*

Les nerfs spino-occipitaux ventraux postérieurs à ceux qui participaient à la constitution du plexus brachial devaient sortir dans la cavité abdominale par les canaux issus du canal neural. Ils devaient alors innover les myomères du tronc, dont les plus antérieures étaient inclus dans la division abdominale du bouclier. Comme nous l'avons vu plus haut, il est extrêmement difficile de déterminer avec certitude lesquels de ces canaux postéro-ventro-latéraux issus du canal neural livraient passage à des nerfs spino-occipitaux ventraux.

2. — 1 - 5.3 : *Canaux s.e.l. latéraux et dorsaux*

Les canaux *s.e.l.* (*c.s.e.l.*, fig. 16, 17, 23 ; pl. 2, 3) latéraux sont au nombre de cinq de chaque côté. Le premier (*c.s.e.l.* 1) est semblable aux suivants et n'est pas bifurqué en deux canaux secondaires importants, comme c'est le cas chez les Céphalaspidiens. La disposition générale de l'ensemble de ces canaux est très semblable à celle des mêmes canaux chez *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, pl. 49), à la différence près que le premier d'entre eux semble être moins étroitement accolé à la cavité orbitaire chez *N. glacialis*. Leur relation avec les canaux du système nerveux périphérique ventral est également identique, bien que le trajet du canal pour le nerf facial et le rameau mandibulaire soit, chez *N. glacialis*, plus sinueux que chez *K. auchenaspidoides*. L'ex-

trémité distale de ces canaux *s.e.l.* et leurs ramifications ultimes sont mal connues chez *N. glacialis* mais il est vraisemblable que, comme chez *K. auchenaspidoides*, ils s'ouvriraient dans les champs latéraux par de très nombreux foramens. Je n'ai pu observer les foramens terminaux des canaux *s.e.l.* à la surface des champs latéraux que chez les Boreaspidae sur des exemplaires préparés à l'acide formique.

Le canal *s.e.l.* dorsal (*c.s.e.l.d.*, fig. 17, 24) est issu médialement de la division commissurale de la cavité labyrinthique puis se dirige dorso-médialement pour s'ouvrir dans un espace médian, situé dorsalement par rapport à la cavité encéphalique et en arrière de la division métencéphalique. Cet espace, qui reçoit latéralement les canaux *s.e.l.* dorsaux de chaque côté, émet vers l'avant et vers l'arrière des canaux longitudinaux qui s'ouvrent dans le champ dorsal médian. Il semble que, chez *N. glacialis* comme chez les autres Kiaeraspidiens, il y ait ainsi un canal antérieur et deux canaux postérieurs issus de cet espace médian. Enfin, le canal pour le conduit endolymphatique est issu, de chaque côté, au niveau du point d'origine du canal *s.e.l.* dorsal à partir de la division commissurale de la cavité labyrinthique (*c.d.end.*, fig. 17, 23).

2. — 1 - 5.4 : Canaux pour les branches du nerf latéral

Comme chez les autres Osteostraci, les branches issues des deux principaux troncs (préotique et postotique) du nerf latéral accompagnaient soit les nerfs dorsaux, soit les vaisseaux sanguins, puis s'en séparaient à l'approche des canaux sensoriels qu'ils innervaient (Janvier, 1974). Il n'existe en fait que très peu de canaux traversés uniquement par des fibres du nerf latéral (*f.lat.*, fig. 19 B, pl. 2, 3).

2. — 1 - 6 : Canaux pour le système circulatoire artériel

L'interprétation du système circulatoire des Osteostraci est beaucoup plus difficile que celle de leur système nerveux, car il ne présente apparemment que très peu de ressemblances avec celui des Petromyzontida, adultes et larvaires. Du fait qu'ils possèdent des nageoires paires bien développées, les canaux et cavités du système circulatoire dans les régions scapulaire et marginale du bouclier présentent certaines ressemblances avec celles des Gnathostomata (Janvier, 1975b) mais il est très difficile de déterminer le degré de convergence de ces caractères. Malgré ces difficultés, Stensiö (1927, 1958, 1964), Zych (1937) et Wängsjö (1952) ont donné une interprétation détaillée des canaux et cavités ayant logé des éléments du système circulatoire chez les Osteostraci. Les interprétations de ces auteurs ont été en grande partie suivies par moi-même (Janvier, 1975b, 1977). Les différences entre les interprétations de Stensiö et celles de Wängsjö en ce qui concerne le système circulatoire sont mineures. Dans l'ensemble, l'une comme l'autre sont cohérentes avec les faits et semblent logiques, sauf en ce qui concerne le problème des artères efférentes branchiales, qui sera évoqué plus loin (pp. 65, 85).

2. — 1 - 6.1 : Canaux pour l'artère faciale et ses collatérales

Le canal pour l'artère faciale (*c.a.fac.*, fig. 96, 13, 16, 17, 18) est issu dorsalement de celui pour la carotide interne. Il se dirige verticalement vers la partie dorsale de l'endosquelette céphalique, puis émet latéralement deux importantes branches : l'une antérieure, qui conserve le nom de canal pour l'artère faciale, et l'autre postérieure, qui contourne l'orbite dorsalement par rapport aux canaux pour la veine frontale et pour le rameau maxillaire, et pour laquelle je garde le nom de canal pour l'artère ador-

bitaire (*c.a.adorb.*, fig. 16, 17). Ce dernier canal émet antérieurement et latéralement quelques canaux pour des artères dorso-latérales superficielles (*c.a.d.l.s.*, fig. 16).

2. — 1 - 6.2 : *Canaux pour les artères carotides internes*

Les canaux pour les artères carotides internes, déjà décrits plus haut, confluent avec la partie antéro-ventrale de la division télencéphalique. On peut suivre le trajet des artères faisant suite postérieurement aux carotides à l'intérieur de la cavité encéphalique grâce aux deux larges sillons qu'elles déterminent sur le plancher de sa division télencéphalique (fig. 16). On voit ainsi qu'elles devaient atteindre le niveau de la partie hypothalamo-hypophysaire de la division diencéphalique et devaient alors se résoudre en plusieurs branches irriguant respectivement le globe oculaire (artère ophthalmique), l'hypophyse et la partie antérieure de l'encéphale (Janvier, 1975b, fig. 3 C).

2. — 1 - 6.3 : *Canaux pour l'artère encéphalique occipitale et ses dérivés superficiels*

Les artères encéphaliques occipitales issues dorsalement de l'aorte dorsale pénétraient dans la division myélocéphalique par deux courts canaux verticaux (*c.a.oc.*, fig. 16, 18, 24 ; *f.a.oc.*, fig. 15, 19 B ; pl. 2) décrits plus haut. Le trajet de ces artères à l'intérieur de la cavité encéphalique est mal connu, mais on sait qu'elles devaient émettre de nombreuses branches qui irriguaient non seulement la partie postérieure de l'encéphale, mais aussi la face postéro-dorsale et postéro-latérale du bouclier. Dès son entrée dans la cavité encéphalique, chacune des artères encéphaliques occipitales devait se résoudre en fines branches qui accompagnaient respectivement le nerf glossopharyngien et les premiers rameaux du nerf vague, puis s'en séparaient pour irriguer soit le labyrinthe, soit l'endosquelette et l'exosquelette de la division céphalique du bouclier.

De l'artère encéphalique occipitale devaient également être issues des artères méningées, une artère myélocéphalique ventrale et, comme chez les autres Osteostraci, une artère dorso-médiale superficielle qui, passant dans la partie postérieure de la division métencéphalique, ressortait de la cavité encéphalique pour irriguer la région dorso-médiale du bouclier (Wängsjö, 1952, fig. 21, « *adsm* » ; Janvier, 1975b). Toutefois, le canal pour cette artère dorso-médiale superficielle n'a pas pu être observé chez *N. glacialis*, mais il existe chez *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, fig. 27 A, « *a.dsm.* ») et tous les autres Osteostraci dont l'anatomie interne est connue.

Le mode d'irrigation de l'encéphale chez les Osteostraci était très différent de celui des Petromyzontida (Janvier, 1975b). Chez ces derniers, en effet, la flexure dorsale et le raccourcissement de l'encéphale rendent possible son irrigation à partir des carotides internes seules. Chez les Osteostraci, en revanche, l'encéphale devait être très étiré, comparable en cela à celui des Petromyzontida larvaires (Janvier, 1977, fig. 5 C) et, de ce fait, l'irrigation de sa partie postérieure ne pouvait se faire à partir des carotides internes seules, mais était assurée par la plus antérieure des artères segmentaires nommée ici artère encéphalique occipitale. Certaines petites artères segmentaires antérieures décrites chez les Petromyzontida larvaires (Hatta, 1922, pl. 22) pourraient être fonctionnellement analogues de l'artère encéphalique occipitale des Osteostraci (Janvier, 1975b, p. 26). La présence d'une telle artère encéphalique occipitale chez les Osteostraci représente certainement un caractère primitif qui rappelle le mode d'irrigation de la moëlle épinière à partir des artères segmentaires. De telles artères existaient égale-

ment chez les Osteostraci (Janvier, 1977, fig. 10 E, «*a.v.m.*») et pénétraient dans le canal neural par les canaux pour les nerfs spino-occipitaux.

2. — 1 - 6.4 : Canaux pour les artères extrabranchiales et l'aorte dorsale

Comme il a été décrit plus haut, le sillon aortique (*s.ao.*, fig. 4, 5 ; pl. 1) qui logeait l'aorte dorsale (probablement flanquée des deux veines cardinales antérieures et de l'œsophage) se prolongeait vers l'arrière par le canal aortique (*c.ao.*, fig. 7, 10, 19, 24). Ce dernier a un trajet fortement dévié vers la droite et se prolonge postérieurement par un large sillon qui passe à droite de la partie médiane de l'endosquelette occipital (partie traversée par le canal neural et le canal chordal), au plafond de la cavité abdominale. Comme nous l'avons vu plus haut, du canal aortique est issu ventralement un autre large canal, nommé ici canal pour l'artère médiane ventrale (*c.a.m.v.*, fig. 7, 10, 11, 21 C, 24), qui s'ouvre postérieurement au niveau de la cavité intramuraire (*c.im.*, fig. 21 C) par plusieurs petits foramens, un dorsal et deux ventraux. Dans ce canal débouche latéralement de chaque côté le canal pour l'artère sous-clavière (*c.a.subcl.*, fig. 7, 11) qui se prolonge antéro-latéralement par le canal pour l'artère marginale (*c.a.marg.*, fig. 11, 12) et latéralement par celui pour l'artère brachiale (*c.a.br.p.*, fig. 11, 12 ; pl. 1). Postéro-ventralement, le canal pour l'artère sous-clavière émet plusieurs courts canaux (*c.a.e.br.c.*, fig. 11) qui livraient passage à des vaisseaux passant dans la partie médiale des trois fosses branchiales les plus postérieures. La disposition de ces canaux est identique à celle de leurs homologues chez *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, fig. 36, «*a.eff.* 7-9»). Ces canaux ont été considérés par Stensiö et Wängsjö comme ayant transmis les artères efférentes communes des dernières fosses branchiales vers l'artère sous-clavière.

Dans la cavité oralo-branchiale, les sillons situés sur le faite des crêtes interbranchiales (*s.a.e.br.*, fig. 4), et communiquant médialement avec le sillon aortique (*s.ao.*), sont classiquement interprétés comme ayant logé les artères efférentes branchiales correspondant respectivement à chacun des arcs branchiaux. Cette interprétation est en désaccord avec la position des artères efférentes branchiales des Petromyzontida et semble peu plausible. Il me paraît plus juste de considérer ces sillons comme ayant logé des artères extrabranchiales qui conduisaient le sang hématosé de l'aorte dorsale vers la musculature branchiale et la muqueuse de la cavité oralo-branchiale. Enfin, l'extrémité postérieure de l'artère médiane ventrale devait émettre des artéioles qui irriguaient le foie et le mésentère (*c.a.mes.*, fig. 11).

2. — 1 - 6.5 : Canal pour l'artère marginale

Le canal pour l'artère marginale de *N. glacialis* a un très faible diamètre, probablement en raison de la réduction des régions marginales et cornuale du bouclier (*c.a.marg.*, fig. 8 C, D, 11, 12). Il est situé ventralement ou ventro-latéralement par rapport au canal pour la veine marginale (*c.v.marg.*, fig. 8 C, D, 11, 12 ; pl. 1) et, de ce fait, est à peine visible en vue dorsale. Il ne communique jamais directement avec la cavité oralo-branchiale, sauf à son extrémité antérieure où il s'ouvre dans la paroi antéro-latérale de la fosse prébranchiale (fig. 9 C, 11). Le trajet de l'artère marginale à l'intérieur de la cavité oralo-branchiale est inconnu, mais on peut supposer qu'elle irriguait la région orale et émettait quelques branches qui pénétraient à nouveau dans l'endo-

squelette rostral (*a.ros.*, fig. 11 ; Janvier, 1977, fig. 12 B). Néanmoins, l'essentiel de l'irrigation de la région orale et rostrale devait se faire à partir d'artérioles issues de l'extrémité antérieure de l'aorte dorsale et pénétrant dans l'endosquelette rostral par de nombreux petits foramens situés dans le sillon qui borde antérieurement le champ supra-oral (*f.a.ros.*, fig. 5 C).

Tout le long de son trajet à l'intérieur de la région marginale, le canal pour l'artère marginale émet de fins canaux (*c.a.*, fig. 11) pour des artérioles assurant l'irrigation de cette région du bouclier.

Enfin, au niveau de la limite entre artère sous-clavière et artère marginale, est issu un petit canal pour l'artère brachiale principale (*c.a.br.p.*, fig. 11, 12 B) qui irriguait la nageoire. Sur SVD 1025, un second canal, très fin, double postérieurement ce canal (*c.a.br.s.*, fig. 11, 12 B) et est interprété comme ayant transmis une artériole brachiale secondaire.

2. — 1 - 6.6 : *Ouverture antérieure de la cavité intramurale*

L'ouverture antérieure de la cavité intramurale (*o.c.im.*, fig. 4, 7, 20 F, 21 H) considérée jadis comme ayant livré passage à l'œsophage (Stensiö, 1927, 1932, 1958, 1964, 1968 ; Wängsjö, 1952 ; Watson, 1954 ; Moy-Thomas & Miles, 1971 ; Janvier, 1975b, 1977), devait permettre le passage du tronc artériel efférent ventral issu du bulbe artériel du cœur, ainsi qu'au sinus veineux qui recevait les veines jugulaires ventrales et la veine hépatique.

2. — 1 - 7 : *Canaux pour le système circulatoire veineux*

Les canaux et cavités attribuables à des veines ou à des sinus veineux chez *N. glacialis* ont une répartition tout à fait comparable à celle déjà décrite par Stensiö (1927) chez *K. auchenaspidoides*. Les canaux pour les veines dorso-latérales superficielles du bouclier sont difficilement observables sur mon matériel de *N. glacialis*, mais ils devaient être assez semblables à ceux décrits chez *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, pl. 49, 50, 55).

2. — 1 - 7.1 : *Canaux pour les veines céphaliques*

Le principal canal veineux de la division céphalique du bouclier est le canal pour la veine latérale de la tête (*v. capitis lateralis* ; *c.v.c.l.*, fig. 11, 16, 17, 19, 23, 24 ; pl. 2, 3). Ce large canal, issu de la partie postéro-dorso-latérale de la cavité orbitaire, passe dorsalement à la division vestibulaire (fig. 8 D), avec laquelle il n'entre pratiquement pas en communication, puis s'ouvre postéro-latéralement dans la cavité abdominale (*c.v.c.l.*, fig. 11, 19 ; pl. 2, 3). Son trajet est sinueux en raison du fait qu'il doit contourner les canaux semi-circulaires de la cavité labyrinthique.

Chez *N. glacialis*, ce canal reçoit latéralement deux canaux pour des veines dorso-latérales superficielles : l'un juste en arrière de la cavité orbitaire (*c.v.l.s.* 3, fig. 17), l'autre au niveau du canal semi-circulaire postérieur (*c.v.l.s.* 4, fig. 17).

Peu avant de s'ouvrir dans la cavité abdominale, le canal pour la veine latérale de la tête reçoit médialement un canal qui le met en relation avec la cavité pour le sinus veineux occipital (*c.s.v.oc.*, fig. 17).

Stensiö (1927, 1964) et Wängsjö (1952) ont admis que la veine latérale de la tête se continuait vers l'avant à l'intérieur de la cavité orbitaire, contournant médialement le

globe oculaire, puis en ressortait antérieurement par un canal (*c.v.fr.* + *prof.*, fig. 13, 16, 17) qui se ramifiait autour de la région naso-hypophysaire. Pour cette raison, Wängsjö (1952, fig. 21) nommait ce canal « canal pour la division antérieure, ou préorbitaire, de la *v. capitis lateralis* ». Il n'est guère évident que ce canal ait réellement logé la partie antérieure de la veine latérale de la tête, même s'il est presque certain qu'il transmettait une veine, et je préfère lui attribuer le nom de « canal pour la veine frontale ». Dans un travail antérieur (Janvier, 1975b, fig. 4 B, « *v.fac.* »), j'ai nommé « veine faciale » la veine qui le traversait, mais ce terme doit être rejeté car la veine faciale des Petromyzontida (*sensu* Lindström, 1949, p. 446) est issue des veines cardinales antérieures, ce qui n'est pas le cas pour la veine frontale des Osteostraci.

Enfin, les voies de passage pour les veines cérébrales sont très incertaines chez *N. glacialis*. Un large canal attribué par Stensiö (1927, 1964) et Wängsjö (1952) à la veine cérébrale postérieure (*c.v.c.p.*, fig. 16, 24) unit le canal commun pour le nerf vague et le plexus brachial (*c.va.* + *plx.br.*) à la face ventrale de la cavité pour le sinus veineux occipital (*c.s.v.oc.*, fig. 17, 24). Cette interprétation n'est pas réfutée.

Selon Wängsjö (1952, p. 224-225), une veine cérébrale antérieure passait par un large canal issu de la division mésencéphalique de la cavité encéphalique et s'ouvrant dans la cavité trigéminal. Après avoir traversé cette cavité, elle devait se jeter dans la veine latérale de la tête à l'intérieur de la cavité orbitaire. Malheureusement, il n'existe pas de canal semblable chez *N. glacialis* ni, du reste, chez *K. auchenaspidoïdes* et, si une telle veine cérébrale existait chez ces formes, elle ne pouvait que passer par le canal pour les racines du trijumeau (*c.trig.*, fig. 18). Il me paraît plus plausible d'admettre qu'une veine cérébrale antérieure passait directement par la fenêtre optique (*f.opt.*, fig. 18) et se vidait dans les sinus veineux entourant le globe oculaire.

Wängsjö (1952, p. 221) estime que la persistance de la veine latérale de la tête chez les Osteostraci adultes implique que les veines cardinales antérieures avaient disparu car elle les remplace dans leur rôle de drainage de la région céphalique. En fait, il n'existait aucune communication importante entre la veine latérale de la tête et la cavité oralo-branchiale et, par conséquent, cette veine ne drainait que la partie dorsale du bouclier. En revanche, les énormes veines marginales, qui communiquaient avec la cavité oralo-branchiale par de larges ouvertures (*f.v.e.br.*, *f.v.marg.*, fig. 4, 7, 8C, 11), devaient assurer l'essentiel du drainage des veines extrabranched. La présence des veines cardinales antérieures de part et d'autre de l'aorte dorsale n'est attestée que par les sillons décrits plus haut, en arrière des foramens pour les carotides internes (*s.v.c.a.*, fig. 9 B). Elles étaient probablement très réduites.

2. — 1 - 7.2 : Canaux pour les veines marginales et rostrales

Comme les autres Osteostraci, *N. glacialis* possède un volumineux complexe de cavités et de canaux situés dans la région marginale et dans la région scapulaire. Ce complexe, sus-jacent au canal pour l'artère marginale, est classiquement interprété comme ayant logé d'importants sinus veineux et une veine marginale (*s.v.marg.*, *v.marg.*, fig. 11). Au niveau de la région scapulaire et dans la partie postérieure de la région marginale, il s'agit d'une vaste cavité de section subcirculaire (*c.s.v.marg.*, fig. 8 C, D, 11, 19 ; pl. 1) et largement ouverte vers l'arrière dans la cavité abdominale. On considère que cette cavité logeait un sinus veineux marginal qui collectait le sang venant de la veine marginale, de la nageoire et de la veine latérale de la tête. Elle reçoit

latéralement les canaux pour les veines brachiales (*c.v.br.a.,p.*, fig. 11, 12, 19 B; pl. 1).

La limite entre la cavité pour le sinus veineux marginal et le canal pour la veine marginale se situe approximativement au niveau de la constriction postérieure de ce dernier, soit à peu près au niveau du canal pour la veine brachiale antérieure. Par ses ouvertures vers la cavité oralo-branchiale (*f.v.e.br.*, fig. 4, 7, 8 C, 11), ce canal recevait les veines extrabranchediales qui drainaient la musculature viscérale.

La veine marginale sortait complètement dans la cavité oralo-branchiale au niveau de la première fosse branchiale. Elle rejoignait alors peut-être une éventuelle veine jugulaire ventrale (*v.jug.v.*, fig. 11) et une veine rostrale (*v.ros.*, fig. 11). L'ouverture de ce canal pour la veine rostrale dans la partie antéro-latérale de la fosse prébranchiale se fait au niveau d'une large fenestration commune aussi à l'ouverture du canal pour l'artère marginale (*f.v.ros.*) (fig. 5 C, 11).

La veine marginale devait recevoir latéralement de nombreuses veinules (*v.*, fig. 11) qui drainaient l'endosquelette et l'exosquelette du bouclier.

Le problème de l'homologie de la veine marginale a été discuté en détail par Wängsjö (1952, p. 229) et moi-même (Janvier, 1975b). En fait, il est extrêmement difficile de la comparer à des veines connues chez d'autres Craniata, car elle joue à la fois le rôle de veine cardinale antérieure et celui de veine jugulaire ventrale, drainant les vaisseaux extrabranchediaux et superficiels de la face ventrale du bouclier. Le sinus veineux marginal est comparable, par son rôle de drainage de la nageoire, au sinus caracoïdien des Elasmobranchii (Janvier, 1975b). Il semble raisonnable de considérer ce complexe veineux marginal des Osteostraci comme dérivé de vaisseaux longitudinaux ventro-latéraux primitivement liés au drainage de nageoires paires eurybasales (Janvier, 1975b) voire de nageoires paires s'étendant de la région postbranchiale à la région anale, comme celles des Anaspida (Ritchie, 1964).

2. — 2 : DIVISION ABDOMINALE

La morphologie interne de la division abdominale est relativement simple, elle se résoud à une vaste cavité, la cavité abdominale (*cav.abd.*, fig. 4, 7, 19), limitée antérieurement par la cloison postbranchiale (*cl.postbr.*, fig. 7, 19) et surmontée antéro-dorsalement par la région occipitale de l'endosquelette. Ses parois latérales et ventrales sont tapissées par une fine couche endosquelettique uniquement dans leur partie antérieure. Ailleurs, seul l'exosquelette constitue la paroi de la cavité abdominale. La limite postérieure de l'endosquelette peut être décelée par la présence d'une légère dénivellation de la surface de la cavité abdominale (*lim.end.*, pl. 1, 2).

L'étude de la région occipitale a été traitée avec celle de la cavité encéphalique et des canaux pour les nerfs spino-occipitaux. Elle ne sera pas reprise ici. En revanche, l'étude de la cloison postbranchiale et des structures qui s'y rattachent sera présentée dans ce paragraphe.

2. — 2 - 1 : Paroi antérieure de la cavité abdominale

La paroi antérieure de la cavité abdominale est principalement constituée par la cloison postbranchiale dans sa partie ventrale, mais aussi par la face postérieure de la

région occipitale. Ces deux structures étant en continuité parfaite, elles seront décrites ici ensemble.

En vue postérieure, la paroi antérieure de la division abdominale (fig. 22 A) de *N. glacialis* se présente comme une surface aux reliefs assez complexes et perforée de nombreux foramens. Dans sa partie médiane et dorsale, elle forme un éperon dirigé postérieurement, qui est principalement la partie de la région occipitale entourant le canal neural et le canal chordal. Ventralement par rapport à cet éperon, et à droite du plan de symétrie, s'ouvre le canal aortique (*c.ao.*, fig. 19 A) qui se prolonge postéro-

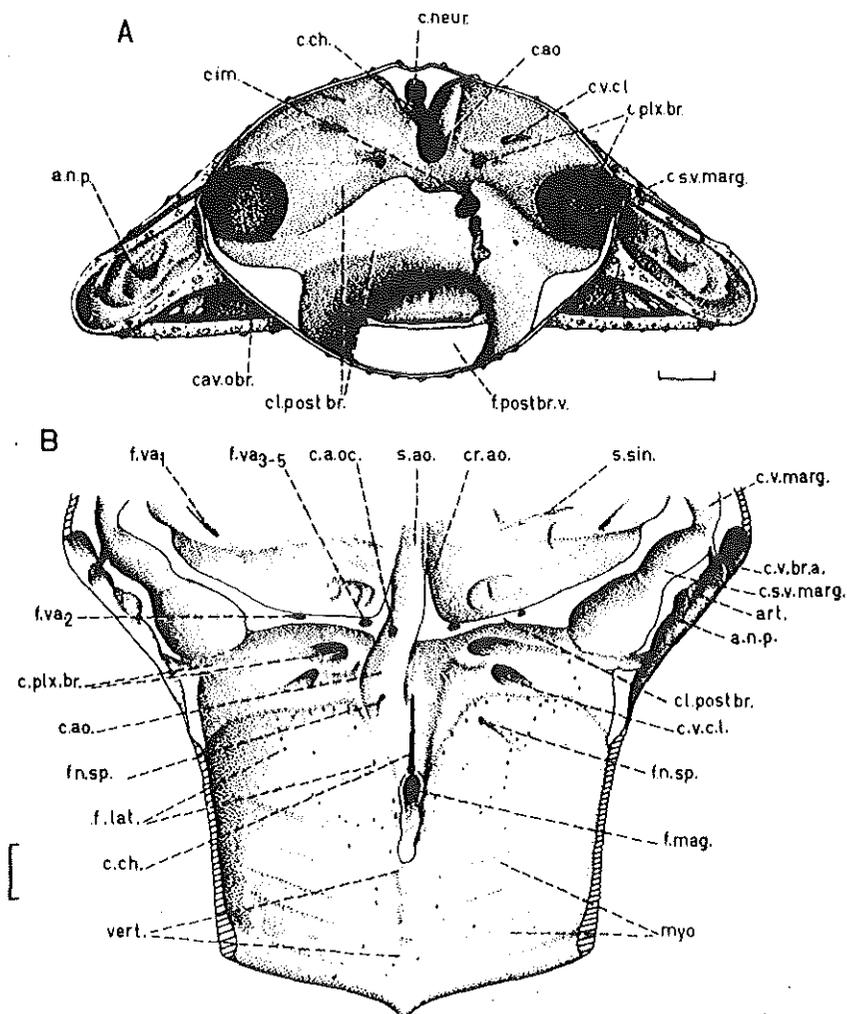


Fig. 19. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. A, bouclier en vue postérieure, la division abdominale étant sectionnée transversalement en arrière de la cloison postbranchiale (reconstitution basée sur SVD 1025 et 1026) ; B, partie postérieure du bouclier sectionnée horizontalement et montrant la paroi dorsale de la division abdominale en vue ventrale (d'après SVD 1026. Section de l'endosquelette en blanc et de l'exosquelette en hachuré). Echelle : 1 mm.

dorsalement et, du côté droit, par un large sillon (*s.ao.*, fig. 19 B ; pl. 1). Latéralement par rapport à l'ouverture postérieure du canal aortique, se trouvent deux légers bombements correspondant chacun au passage du canal semi-circulaire postérieur. Ventralement par rapport à chacun de ces bombements, s'ouvre un large foramen (*c.plx.br.*, fig. 19 ; pl. 1, 2, 3) qui se prolonge latéralement par un sillon s'étendant jusqu'au canal par lequel le plexus branchial pénétrait dans la région scapulaire. Ce foramen et ce sillon étaient principalement occupés par le plexus brachial et, peut-être, quelques fibres du nerf latéral (Janvier, 1978).

Dorso-latéralement par rapport à chacun de ces foramens *c.plx.br.*, s'ouvre de chaque côté un autre large foramen par lequel le canal pour la veine latérale de la tête communique avec la cavité abdominale (*c.v.c.l.*, fig. 19 ; pl. 1, 2, 3).

Dans la partie latérale de cette cloison, s'ouvre de chaque côté la cavité pour le sinus veineux marginal (*c.s.v.marg.*, fig. 19 A, B ; pl. 1, 2, 3).

Dans la partie médiane ventrale de la cloison postbranchiale, s'ouvre un large conduit en entonnoir, qui communique antérieurement avec la cavité oralo-branchiale par le foramen postbranchial ventral (*f.postbr.v.*, fig. 7, 19 A, 20 C, D) qui était classiquement interprété comme ayant livré passage au tronc artériel efférent ventral, mais qui devait plus probablement transmettre la veine hépatique vers le sinus veineux du cœur.

Enfin, la partie centrale de la cloison postbranchiale comporte une structure très complexe, correspondant en partie à la cavité attribuée au pronéphros chez *Mimetaspis hoeli* par Stensiö (1927, p. 148-149, fig. 34-35, «*pr.neph.*») et *Axinaspis whitei* par Wängsjö (1952, p. 184, pl. 99:2, «*prn*»). Chez *N. glacialis*, cette structure est particulièrement bien conservée et mieux ossifiée que chez aucun autre Osteostraci connu. En raison de son inclusion dans la cloison postbranchiale, j'ai nommé cette cavité : « cavité intramurale » (*c.im.*, fig. 7, 19 A, 20, 21).

2. — 2 - 2 : Cavité intramurale

La description qui suit est basée sur la série de polissages effectués sur SVD 1025 (fig. 20 A-E). Elle demanderait à être précisée par une préparation chimique d'un autre spécimen de *N. glacialis* ou même de *K. auchenaspidoides* qui, de toute évidence, possède une structure identique (cf. Stensiö, 1927, pl. 52). Toutefois, le faible intervalle (50 microns) entre les polissages a permis une investigation relativement précise des détails de la paroi interne de la cavité intramurale.

La face postérieure de la cloison postbranchiale développe de fines lames osseuses qui limitent latéralement et postérieurement la cavité intramurale. Cette cavité (*c.im.*, fig. 7, 19, 20, 21) est largement ouverte vers le haut dans la cavité abdominale, et vers le bas dans la cavité oralo-branchiale. L'ouverture par laquelle elle s'ouvre dans la cavité oralo-branchiale (*o.c.im.*, fig. 4, 7, 20 C, D, 21 C) est une large fenêtre réni-forme, médiane, située antéro-dorsalement par rapport au foramen postbranchial ventral (*f.postbr.v.*, fig. 7, 19 A, 20 C, D, 21 C) et qui avait été interprétée par Stensiö (1927, pl. 52, «*oes.*»), Wängsjö (1952), Watson (1954), Moy-Thomas & Miles (1971) et Janvier (1973, 1975b, 1977) comme ayant livré passage à l'œsophage. Jusqu'alors, cette interprétation était parfaitement plausible et admise d'une manière générale pour les Osteostraci. La mise en évidence de la cavité intramurale, dans laquelle s'ouvre ce

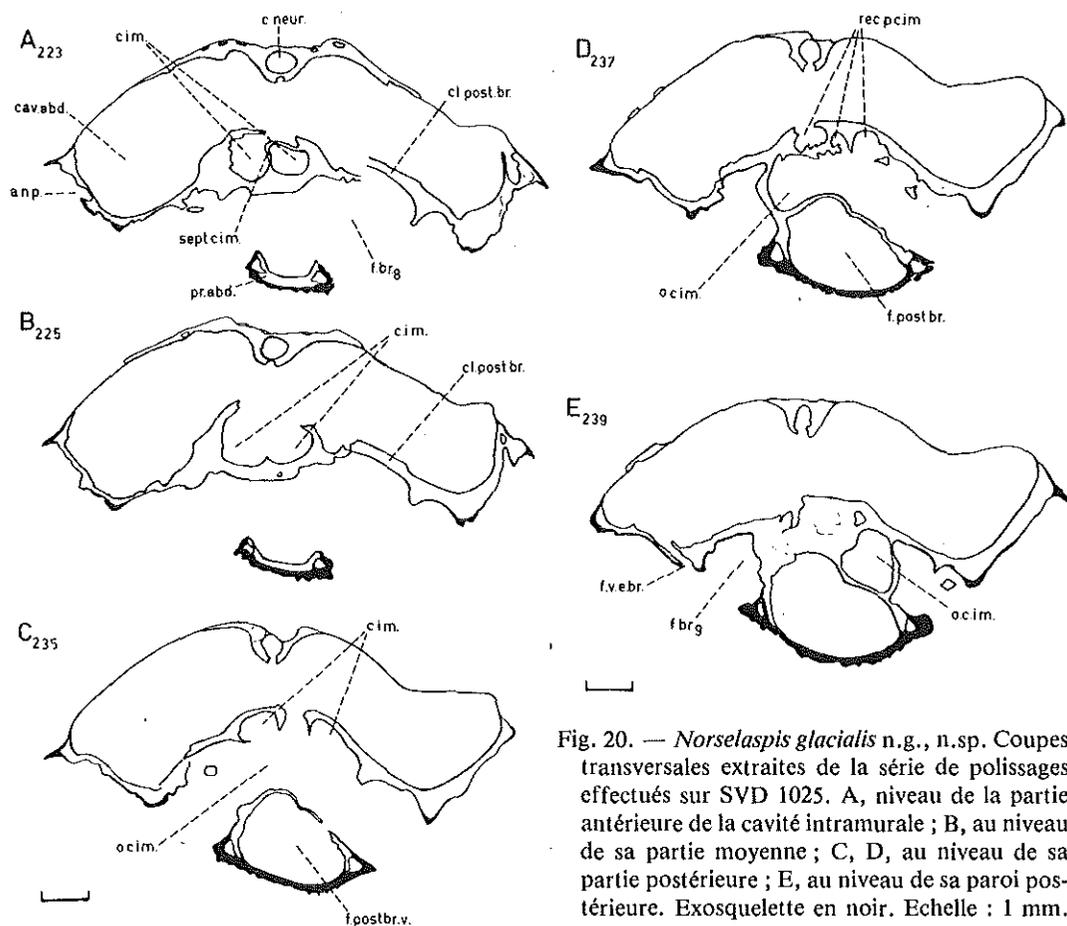


Fig. 20. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Coupes transversales extraites de la série de polissages effectués sur SVD 1025. A, niveau de la partie antérieure de la cavité intramurale ; B, au niveau de sa partie moyenne ; C, D, au niveau de sa partie postérieure ; E, au niveau de sa paroi postérieure. Exosquelette en noir. Echelle : 1 mm.

prétendu « foramen œsophagien », me conduit à modifier radicalement cette interprétation. En effet, la cavité est close postérieurement (fig. 7, 20E, 21 B, C) et bien séparée ventralement du foramen postbranchial ventral. Il est donc impossible que l'œsophage, qui devait se prolonger postérieurement dans la cavité abdominale, ait emprunté cette ouverture qui lui était jusqu'alors attribuée, pour traverser la cloison postbranchiale.

Les parois de la cavité intramurale présentent de nombreuses côtes (fig. 21 B, C) limitant des récessus. Sa paroi antérieure, qui s'étend dorsalement par rapport à son ouverture antérieure (*o.c.im.*), porte une crête saillante verticale (*sept.c.im.*, fig. 20 A, 21 A, C), qui sépare deux récessus, dont le gauche est plus grand que le droit (fig. 20 A, 21 A). Ses parois latérales sont relativement lisses, limitées ventralement par une crête horizontale qui forme le bord latéral de l'ouverture antérieure de la cavité intramurale. Sa paroi postérieure comprend une partie ventrale lisse et régulièrement concave, et une partie supérieure creusée de trois récessus de dimensions inégales (*rec.p.c.im.*, fig. 20 D, 21 B).

Il est évident que les parois latérales et antérieures de cette cavité correspondent à celles de la cavité attribuée au pronephros chez *Mimetaspis hoeli* par Stensiö (1927,

fig. 10, «*pn.m.*», «*pnl*»). En revanche, chez cette dernière espèce, la paroi postérieure n'est pas ossifiée et cette cavité semble largement ouverte vers l'arrière (Stensiö, 1927, fig. 10, 34, 35). Chez *K. auchenaspidoides* une paroi postérieure de la cavité intramuraie semble être présente, comme on le voit sur le spécimen Pal.Mus.Oslo n° 100 (Stensiö, 1927, pl. 52), qui montre une disposition tout à fait comparable à celle de *N. glacialis*.

La cavité intramuraie logeait probablement le cœur et son ouverture antérieure (*o.c.im.*) livrait alors passage au tronc artériel afférent ventral ainsi qu'aux veines jugulaires ventrales qui se vidaient dans la partie ventrale du sinus veineux du cœur. Dorsalement, ce même sinus veineux recevait le sang des sinus veineux marginaux et des veines marginales. Enfin, la grosse veine hépatique, qui draine le foie chez les Petro-myzontida, existait probablement aussi chez les Osteostraci et devait passer par le foramen postbranchial ventral pour rejoindre la partie ventrale du sinus veineux du cœur.

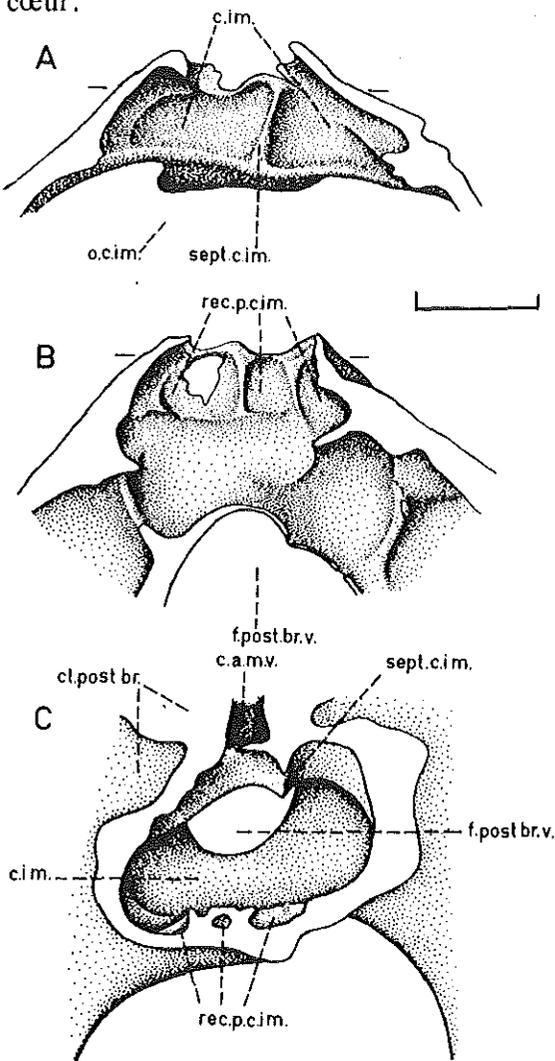


Fig. 21. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Cavité intramuraie. Reconstitution graphique basée sur la série de polissages effectuée sur SVD 1025. A, paroi antérieure, vue postérieure ; B, paroi postérieure, vue antérieure ; C, section horizontale au niveau indiqué par un trait sur A et B, montrant l'ouverture ventrale de cette cavité vers la cavité oralo-branchiale, vue dorsale. Echelle : 1 mm.

Une seule voie de passage reste possible pour l'œsophage : le canal aortique. Il devait en effet accompagner l'aorte dorsale dans sa traversée de la cloison postbranchiale et passer ainsi dorsalement par rapport au cœur. Cette position de l'œsophage implique que, chez les Osteostraci, les compartiments branchiaux postérieures ne s'ouvriraient pas, médialement, directement dans le pharynx, mais dans un diverticule ventral comparable au conduit pharyngo-branchial des Petromyzontida.

Ces interprétations étant pour le moment provisoires, je ne donne à ces nouvelles structures que des noms sans connotation particulière :

Stensiö (1927-68) Wängsjö (1952)

Watson (1954), Moy-Thomas & Miles (1971) nouvelle dénomination

Janvier (1974, 1975b, 1977)

Foramen pour le tronc artériel ventral	Foramen postbranchial ventral
Foramen pour l'œsophage	Ouverture antérieure de la cavité intramurale
Cavité, ou loge, pour le pronephros	Cavité intramurale (pro-partie)

2. — 2 - 3 : Parois latérales, dorsale et ventrale de la cavité abdominale

En arrière du niveau de la cloison postbranchiale, les parois de la cavité abdominale sont pratiquement lisses. Elles présentent latéralement et dorsalement une série d'empreintes allongées (*myo.*, fig. 7, 19 B ; pl. 1), qui correspondent peut-être à l'emplacement des premiers myomères du tronc. Il existe également sur la paroi dorsale, en arrière de la région occipitale endosquelettique, une série médiane d'empreintes arrondies (*vert.*, fig. 19 B ; pl. 1 ; Janvier & Blicek, 1979, fig. 5 A, B, « *vert.im.* ») qui peuvent être interprétées comme la trace d'éléments vertébraux faisant suite postérieurement à la région occipitale.

La paroi dorsale de la cavité abdominale est perforée par de nombreux foramens très petits (*f.lat.*, fig. 19 B ; pl. 1, 2), qui livraient probablement passage à des fibres du nerf latéral innervant les lignes sensorielles dorsales. Des foramens de plus grandes dimensions (*f.n.sp.*, fig. 19 B), s'ouvrant en arrière de l'ouverture du canal pour la veine latérale de la tête (*c.v.c.l.*) à gauche, et dans le sillon aortique à droite, sont interprétés comme ayant livré passage au premier nerf spino-occipital dorsal.

Le bord ventral de la cloison postbranchiale est perforé de petits foramens (*f.v.e.br.*, fig. 20 E) s'ouvrant ventralement dans les fosses branchiales postérieures, et qui devaient livrer passage aux veines extrabanchiales postérieures se vidant dans les sinus veineux marginaux.

3 — CONCLUSION A L'ÉTUDE DE *NORSELASPIS GLACIALIS*

3. — 1 : *Norselaspis glacialis* est un Kiaeraspidien. Il est morphologiquement proche de *Kiaeraspis auchenaspidoïdes*, mais partage avec tous les autres Kiaeraspidiens certains caractères dérivés qui n'existent pas chez cette dernière espèce : absence totale de processus cornaux, division abdominale plus courte, à bord postéro-latéral plus échancré, fosses supra-orales bien développées.

3. — 2 : La préparation chimique et l'étude par polissages sériés de *N. glacialis* ont permis de mettre en évidence plusieurs structures anatomiques jusqu'alors inconnues chez les Osteostraci :

3. — 2 - 1 : Le troisième canal nerveux viscéral, jadis attribué au nerf facial par la plupart des auteurs, s'avère rejoindre la cavité labyrinthique au niveau de la partie postéro-dorsale de sa division vestibulaire. Ce fait rend beaucoup plus plausible son interprétation comme canal pour le nerf glossopharyngien. Par conséquent, le canal nerveux viscéral qui lui fait suite vers l'avant devait obligatoirement loger au moins le nerf facial, accompagné, peut-être, du rameau mandibulaire du trijumeau.

3. — 2 - 2 : Le plexus brachial, qui innervait chacune des nageoires paires, devait accompagner le nerf vague dans sa partie proximale, puis sortir dans la cavité abdominale, au plafond de laquelle il était logé dans un sillon, pour sortir latéralement par un canal assez large s'ouvrant dans l'aire d'attache de chacune de ces nageoires.

3. — 2 - 3 : La cloison postbranchiale porte postérieurement une structure osseuse complexe qui limite une cavité, la cavité intramurale. Cette cavité, dont les parois portent plusieurs récessus séparés par des crêtes saillantes, s'ouvre antérieurement par le foramen jadis interprété comme ayant livré passage à l'œsophage. La cavité intramurale n'avait probablement aucune relation avec l'œsophage, et devait plutôt loger le cœur, l'œsophage passant, lui, plus dorsalement, dans le canal aortique où il accompagnait l'aorte dorsale. Le foramen postbranchial ventral, jadis considéré comme ayant livré passage au tronc artériel afférent ventral, devait en réalité permettre le passage de la veine hépatique de la cavité abdominale vers le sinus veineux du cœur.

3. — 2 - 4 : Comme *K. auchenaspidoides*, *Nectaspis areolata* et les Thyestidiens, *N. glacialis* présente une cavité trigéminal simple, grossièrement conique, et dépourvue de myodome postéro-ventral à récessus médial. Ce myodome est toutefois présent sous la forme d'un très petit récessus postérieur situé ventralement au canal pour les racines du trijumeau.

3. — 2 - 5 : Postérieurement à la région occipitale endosquelettique, la paroi dorsale de la division abdominale de *N. glacialis* présente une série médiane de petites empreintes circulaires attribuées à des éléments vertébraux sous-jacents.

3. — 3 : *N. glacialis* est désormais l'un des Osteostraci dont l'anatomie est la mieux connue, avec *K. auchenaspidoides*, *M. hoeli* et quelques Boreaspididae.

REMARQUES SUR LA POSITION DES NERFS DORSAUX CHEZ LES OSTEOSTRACI

1 — HISTORIQUE ET NOUVELLES OBSERVATIONS

Les nerfs dorsaux des Osteostraci (viscéro-moteurs, viscéro-sensoriels et cutanés généraux) étaient logés dans des canaux reliant la cavité encéphalique à la cavité oralo-branchiale. Malheureusement, la plupart de ces canaux trouvent sur leur passage d'autres cavités, comme les cavités orbitaires et labyrinthiques, qui rendent plus difficile l'interprétation de leur trajet proximal (fig. 15, 17). Or, c'est cette partie proximale des canaux pour les nerfs dorsaux, ainsi que l'emplacement de son anastomose avec la cavité encéphalique, qui permettent de déterminer le rang du tronc nerveux qui les traversait.

La première interprétation des canaux pour les nerfs dorsaux des Osteostraci fut celle de Stensiö (1927) qui, se référant à l'anatomie des Petromyzontida, considérait que les deux premiers de ces canaux (*c.max.* + ?*md.*, *c.fac.* + ?*md.*, fig. 15, 17) devaient avoir logé deux rameaux viscéro-moteurs du complexe trijumeau (Stensiö, 1927, fig. 24 A, « V 1, V 2 »). Malheureusement, cet auteur a introduit une grave confusion en nommant « *n. profundus* » le premier rameau viscéro-moteur du trijumeau, et « *n. trigeminus proper* » le second. Pour Stensiö, le « *n. profundus* » était un rameau ventral, viscéro-moteur, du nerf profond, dont seul le rameau dorsal, sensoriel, est conservé chez les Craniata actuels. Cette interprétation était basée sur un modèle théorique proposé par Allis (1925), qui tentait d'expliquer la structure du complexe trijumeau en le considérant comme le résultat de la coalescence de deux nerfs dorsaux complets appartenant respectivement aux métamères prémandibulaire et mandibulaire. Cette nomenclature de Stensiö (1927) a été mal comprise par Lindström (1949) et Wängsjö (1952) qui l'ont critiquée sur la position et la fonction attribuée au « *n. profundus* », pensant alors que Stensiö en faisait l'homologue du nerf profond des Petromyzontida, uniquement sensoriel. Par la suite, Stensiö (1958, 1964, 1968) a précisé le sens qu'il avait donné au terme de « *n. profundus* », c'est-à-dire rameau ventral (viscéro-moteur) du trijumeau 1. C'est dans ce sens que j'avais moi-même utilisé la terminologie de « V1 *max* » et « V2 *md* » pour les rameaux maxillaire et mandibulaire respectivement (Janvier, 1974).

Allis (1931), puis Lindström (1949) ont estimé que l'interprétation des premiers nerfs dorsaux des Osteostraci par Stensiö était peu vraisemblable et ont préféré considérer que le premier de ces canaux (celui du « *n. profundus* » de Stensiö) livrait passage aux deux rameaux viscéro-moteurs du trijumeau : le rameau maxillaire et le rameau mandibulaire, le second canal ayant alors livré passage au nerf facial. Wängsjö (1952) objecta que cette interprétation impliquait un trajet trop antérieur pour les nerfs facial et glossopharyngien et la rejeta. Il préféra attribuer ces deux premiers canaux aux rameaux maxillaire et mandibulaire respectivement. Cette interprétation de Wängsjö (1952) n'était guère différente de celle de Stensiö (1927), abstraction faite des spéculations de ce dernier. Néanmoins, et pour des raisons encore obscures, Wängsjö (1952, « supplementary note ») fut conduit à renier sa propre interprétation et à adopter celle de Stensiö, légèrement modifiée quant à sa forme.

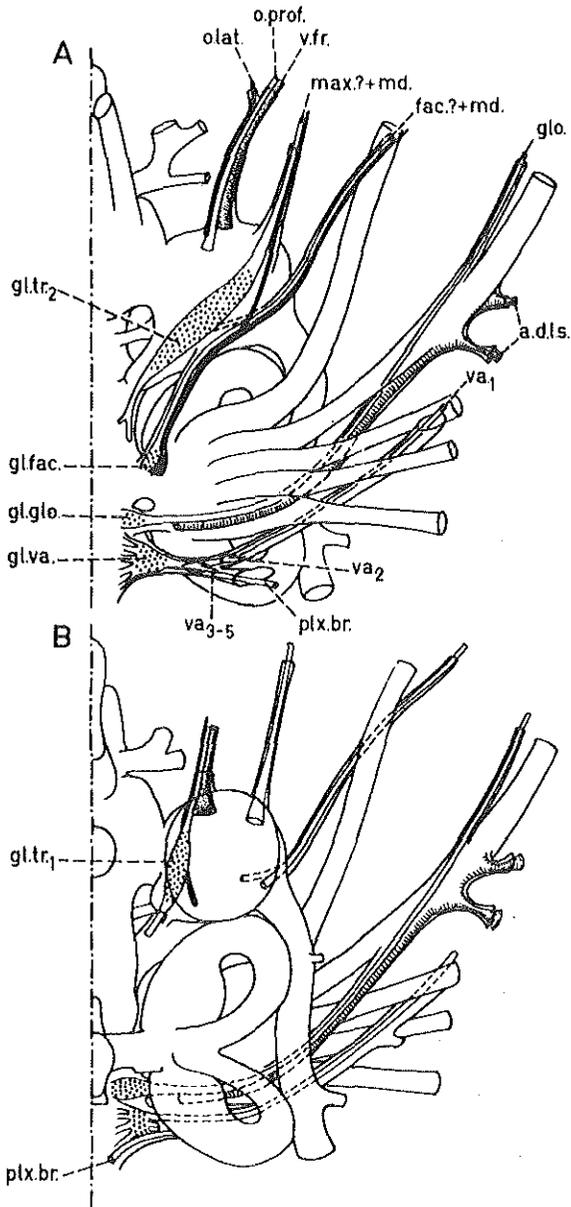


Fig. 22. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp.
 Reconstitution des principaux nerfs dorsaux, selon l'hypothèse proposée ici. Nerf latéral préotique en noir. Ganglions en grisé grossier. Veines en grisé fin. Artères en hachuré. A, vue ventrale; B, vue dorsale.

L'importance exagérée que l'on a attribuée à ce problème des premiers nerfs viscéromoteurs des Osteostraci est incontestablement liée au fait que Stensiö (1927) a tenté d'utiliser l'anatomie de ces derniers comme une preuve du bien-fondé de la théorie d'Allis relative à l'arc prémandibulaire des Craniates. L'ancienneté des Osteostraci étant, pour cet auteur, une garantie de leur état primitif, ils offraient donc l'image d'un Craniate à série branchiale complète et possédant encore une poche branchiale préspiraculaire. L'interprétation de Lindström (1949), reprise plus tard par Whiting

(1972, 1977) pouvait alors être considérée comme « décevante » car elle donnait aux Osteostraci la même anatomie branchiale que celle des Petromyzontida larvaire et, par conséquent, en faisait un groupe à peine plus intéressant que ces derniers.

Ces controverses au sujet de l'ordre des nerfs dorsaux antérieurs chez les Osteostraci étaient principalement dues à l'existence d'une lacune fondamentale : l'incertitude quant au trajet proximal du nerf qui occupait le *troisième* de ces canaux s'ouvrant dans la cavité oralo-branchiale. C'est en effet sur l'interprétation de ce canal que reposait celles des deux canaux antérieurs. Pour Stensiö (1927, 1932, 1958, 1964, 1968), Zych (1937), Denison (1951a), Wängsjö (1952), Watson (1954) et Janvier (1973, 1974, 1975a, 1977), ce troisième canal nerveux viscéral était occupé par le nerf facial. Malheureusement, sur tous les Osteostraci dont l'anatomie interne avait pu être étudiée en détail jusqu'alors, ce canal s'anastomose avec le canal *s.e.l.* 2 et, à partir de ce point, on ignorait tout du trajet de la partie proximale du nerf qu'il logeait. Ce nerf était supposé pénétrer ensuite dans la cavité labyrinthique, passant ventralement par rapport au labyrinthe membraneux puis pénétrant dans la cavité encéphalique par la fenêtre acoustico-faciale. Toute cette partie proximale du trajet du nerf facial était purement hypothétique mais, malgré tout, étayée par sa position chez les Petromyzontida actuels (Janvier, 1974, fig. 2 F « VII + lat »). Comme Allis (1931), Lindström (1949) a suggéré que ce troisième canal avait logé le nerf glossopharyngien, et que le nerf facial avait occupé le second. Contrairement à Stensiö, Lindström admettait que les canaux « I » (= *c.fac.* + *lat.*, fig. 16) et « V2 » (= *c.fac.*? + *md.*, fig. 16) logeaient respectivement les portions proximale et distale d'un seul et même nerf, en l'occurrence le nerf facial. Wängsjö (1952) partagea cette opinion, mais y plaçait le rameau mandibulaire du trijumeau. Plus tard, Whiting (1972, 1977) adopta l'interprétation de Lindström, mais sans y apporter d'autres arguments qu'une « relecture » de certaines des planches figurées par Stensiö (1927). Pour ma part, j'avais rejeté l'interprétation de Lindström (Janvier, 1974, p. 98), principalement parce qu'elle impliquait une fascicularisation des rameaux maxillaire et mandibulaire du trijumeau sur une grande distance, ces deux rameaux étant alors réunis dans un seul et même canal dont le diamètre ne semble pas être supérieur à celui des canaux suivants. Or, on sait que chez tous les Craniata actuels, les deux rameaux viscéro-moteurs du trijumeau sont très nettement séparés dès leur issue du ganglion trijumeau 2 (ou du ganglion de Gasser chez les Gnathostomata).

L'interprétation de Lindström a été reprise par la suite par Jefferies (1968), puis par Moy-Thomas & Miles (1971) et Whiting (1972, 1977). C'est Whiting qui, le premier, a fait remarquer, à partir des spécimens figurés par Stensiö (1927), que le petit canal unissant la cavité labyrinthique à la cavité encéphalique juste en arrière de la fenêtre acoustico-faciale (Stensiö, 1927, fig. 24 A, « VIII ») devait probablement livrer passage à la partie proximale du nerf glossopharyngien et que, en outre, le canal interprété par Stensiö comme celui pour le nerf facial s'ouvrait dans la partie postérieure de la cavité labyrinthique, ce qui est incompatible avec cette attribution (Whiting, 1977, fig. 2).

L'étude de *Norselaspis glacialis* à partir de spécimens préparés chimiquement a permis de mettre en évidence un large canal (*c.glo.* + *a.*, fig. 16, 17, 23, 24) unissant le canal *s.e.l.* 2 à la face postéro-dorso-latérale de la division vestibulaire de la cavité

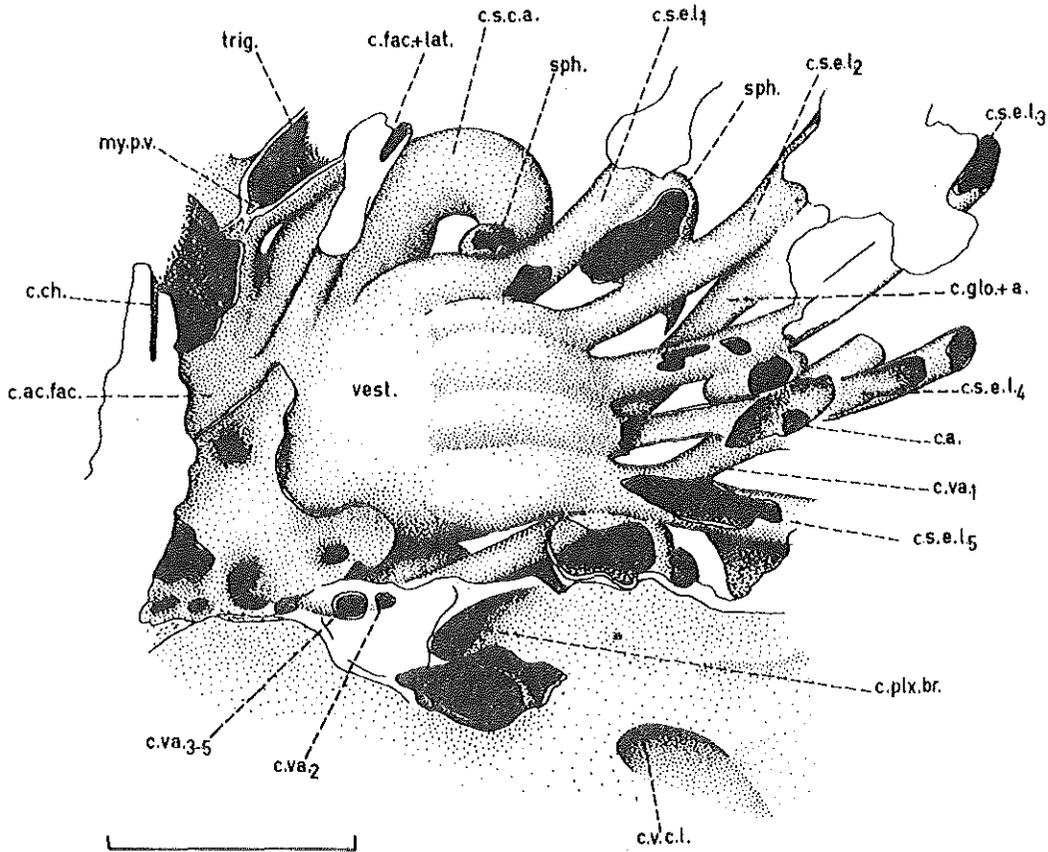


Fig. 23. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Dessin à la chambre claire de la cavité labyrinthique gauche et des canaux adjacents chez SVD 1026a, préparé à l'acide formique, montrant principalement le canal pour le nerf glossopharyngien. Vue ventrale. Echelle : 1 mm.

labyrinthique. Ce canal est rigoureusement dans le prolongement postérieur du canal attribué par Stensiö (1927), Wängsjö (1952) et moi-même (1973, 1974, 1975a, b, 1977) au nerf facial. Il ne fait donc guère de doute que ces deux canaux étaient traversés par un seul et même nerf qui, compte tenu de son trajet par rapport à la cavité labyrinthique, ne pouvait en aucun cas être le nerf facial, mais plus probablement le nerf glossopharyngien (fig. 22). Il s'agit donc là d'un élément nouveau de ce problème, et qui est en accord avec l'interprétation de Allis (1931), Lindström (1949), Whiting (1972, 1977), Jefferies (1968) et Moy-Thomas & Miles (1971). Cette prolongation proximale du canal en question est observable chez *N. glacialis* non seulement en raison de l'excellent état de conservation des spécimens, mais aussi en raison de la très petite taille de la cavité labyrinthique. Chez la plupart des autres Osteostraci, ce canal s'ouvre dans la cavité labyrinthique juste en arrière de son anastomose avec le canal s.e.l.2 (fig. 28). Cette nouvelle donnée du problème me conduit par conséquent à modifier les interprétations que j'avais proposées (Janvier, 1973, 1974, 1975 a, b, 1977). Il est donc extrêmement probable que le nerf glossopharyngien sortait de la cavité encéphalique par le petit

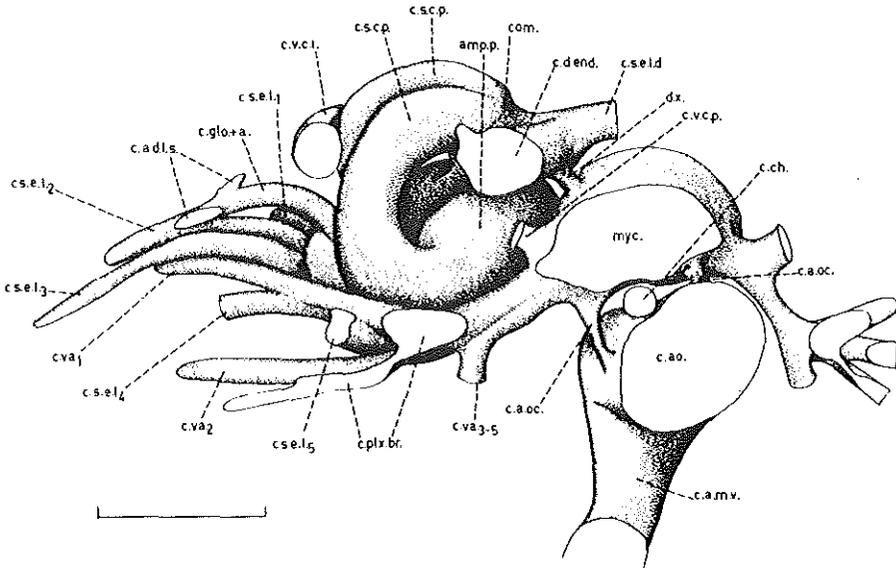


Fig. 24. — *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. Moulage interne des canaux et cavités de la région otico-occipitale. Vue postérieure, montrant le complexe des canaux pour les branches du nerf vague. Reconstitution graphique basée sur les polissages sériés de SVD 1025. Echelle : 1 mm.

canal *c.glo.p.* (fig. 15, 16, 18, 22 C), longeait sur une courte distance la face postérieure de la division vestibulaire du labyrinthe membraneux, puis sortait de la cavité labyrinthique par le canal *c.glo. + a.*, dans lequel il était probablement accompagné par une importante artère dorso-latérale. Cette dernière devait probablement s'en séparer au niveau de l'anastomose avec le canal *s.e.l.2*, donnant alors au moins deux artères dorso-latérales superficielles (*c.a.d.l.s.*, fig. 17). Au-delà de cette anastomose, le nerf glossopharyngien traversait seul le canal qui le conduisait jusqu'à la cavité oralo-branchiale.

2 — LE TRAJET PROXIMAL DU NERF GLOSSOPHARYNGIEN CHEZ DIVERS OSTEOSTRACI

Chez les Boreaspididae, j'avais constaté la présence d'un fin sillon naissant sur la face postérieure de la cavité labyrinthique, se continuant sur sa face dorsale, latéralement par rapport au canal pour la veine latérale de la tête, puis se terminant antérieurement par un très court canal qui se jetait dans la partie dorsale du canal *s.e.l.2* (Janvier, 1977, fig. 9 B, « *r.l.c.* » et « *l* »). On retrouve, du reste, le même sillon et le même canal chez *Mimetaspidis hoeli* (Stensiö, 1927, fig. 18 C, « *bt.* » et « *VII* » ; Janvier, 1974, fig. 2 G, « *rlc.* »). Il est aussi fréquent que, de la partie proximale de ce court canal, parte un autre canal, plus large, dirigé dorsalement (Stensiö, 1927, fig. 18 C, « *ala.* » ; Janvier, 1977, fig. 9 B, « *ala.* »). Jusqu'alors, j'avais interprété ce sillon et le canal qui lui fait suite comme ayant logé respectivement le rameau communicant du nerf latéral et un rameau issu de ce dernier, rejoignant le nerf facial (Janvier, 1974, fig. 2 F). Il

existe en effet, chez les *Petromyzontida*, un rameau communicant, ou récurrent, qui relie le ganglion préotique au ganglion postotique du nerf latéral et qui passe dorso-latéralement par rapport à la cavité labyrinthique (Marinelli & Strenger, 1954, fig. 51 a, b, « *VIIrc.* »). L'un des obstacles à cette interprétation résidait dans le fait que le sillon attribué au rameau communicant chez les *Boreaspididae* ne continuait pas en avant du petit canal « *l.* », bien que, logiquement, ce rameau aurait dû laisser une trace sur la paroi antérieure de la cavité labyrinthique, tout comme il l'avait fait sur la paroi postérieure.

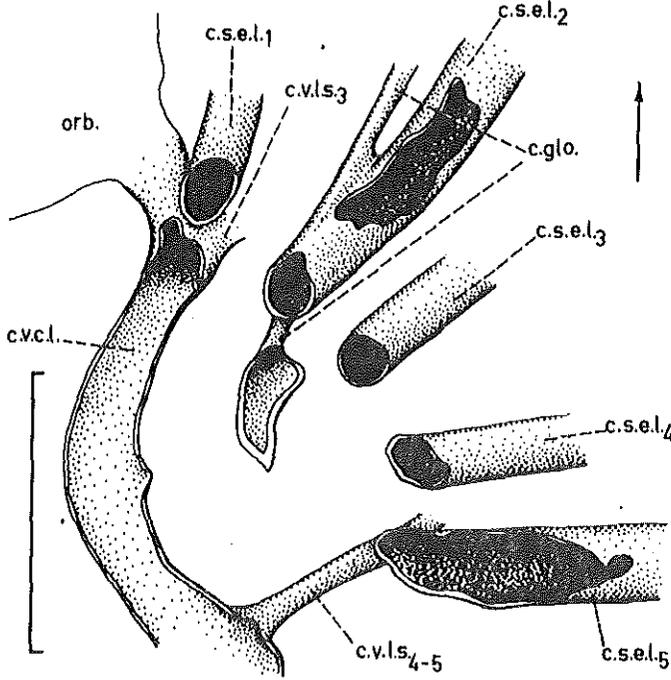


Fig. 25. — *Boreaspididae* gen. et sp. indet. Canaux *s.e.l.*, canal pour la veine latérale de la tête et canal pour le nerf glossopharyngien du côté gauche, la cavité labyrinthique ayant été enlevée. L'élargissement postérieur du canal pour le glossopharyngien marque sa confluence avec cette dernière. Vue ventrale. Dessin à la chambre claire de SVD 1171, préparé à l'acide formique. Echelle : 1 mm. La flèche indique l'avant.

La préparation à l'acide formique de plusieurs *Boreaspididae* (*Boreaspis rostrata* Stensiö, « *Boreaspis* » *puella* Wängsjö) m'ont permis d'étudier la paroi interne de la cavité labyrinthique dont je n'avais, jusqu'alors, pu étudier que le moulage naturel, préparé à l'aiguille. Cette méthode de préparation a confirmé pleinement le fait que ce sillon, précédemment interprété comme la trace du rameau communicant du nerf latéral, se termine là où commence le petit canal qui en est issu (*s.glo.* + *a.*, *c.glo.* + *a.*, fig. 26, 27). En outre, certains spécimens montrent clairement que le petit canal en question est en continuité directe avec le troisième canal nerveux viscéral (*g.glo.*, fig. 25), bien qu'anastomosé avec le canal *s.e.l.2* sur une courte distance.

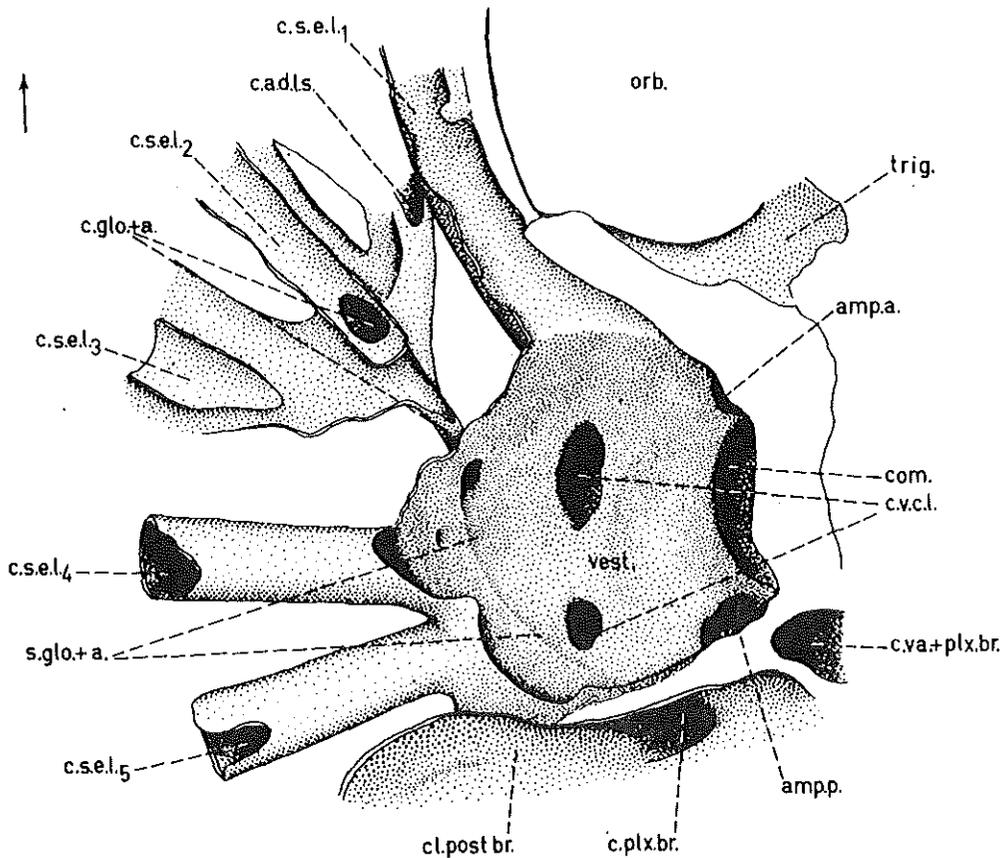


Fig. 26. — « *Boreaspis* » *puella* (WÄNGSJÖ), Formation de Wood Bay, Sigurdfjellet, Spitsberg. Dessin à la chambre claire de la paroi dorsale de la cavité labyrinthique droite et des canaux adjacents chez SVD 1018 préparé à l'acide formique, montrant notamment le sillon pour le nerf glossopharyngien et l'artère dorso-latérale superficielle. Vue ventrale. Echelle : 1 mm. La flèche indique l'avant.

Il est donc probable que le sillon observé sur la paroi dorso-latérale de la cavité labyrinthique des Boreaspididae logeait la partie proximale du tronc nerveux situé dans le troisième canal nerveux viscéral, en l'occurrence le nerf glossopharyngien.

L'anastomose entre le canal pour le nerf glossopharyngien et le canal *s.e.l.2* est d'importance variable selon les espèces considérées. Chez la plupart des Boreaspididae, elle est assez importante (fig. 25, 27), mais elle l'est beaucoup moins chez *Benneviaspis holtedahli* Stensjö (*c.glo.*, fig. 28 A) où le canal pour le nerf glossopharyngien est nettement dorsal par rapport au canal *s.e.l.2* et où seuls les étuis périchondraux des deux canaux fusionnent. Chez *Norselaspis glacialis*, l'anastomose des deux canaux est très importante (fig. 23).

De la partie dorso-latérale de la cavité labyrinthique partent généralement deux larges canaux dirigés verticalement, et qui se ramifient chacun en trois ou quatre branches principales. L'un de ces canaux est antérieur et naît souvent au niveau de la partie proximale du canal *c.glo + a.* (fig. 28 A) ; l'autre est postérieur (*c.a.d.l.s.p.*) et s'ouvre

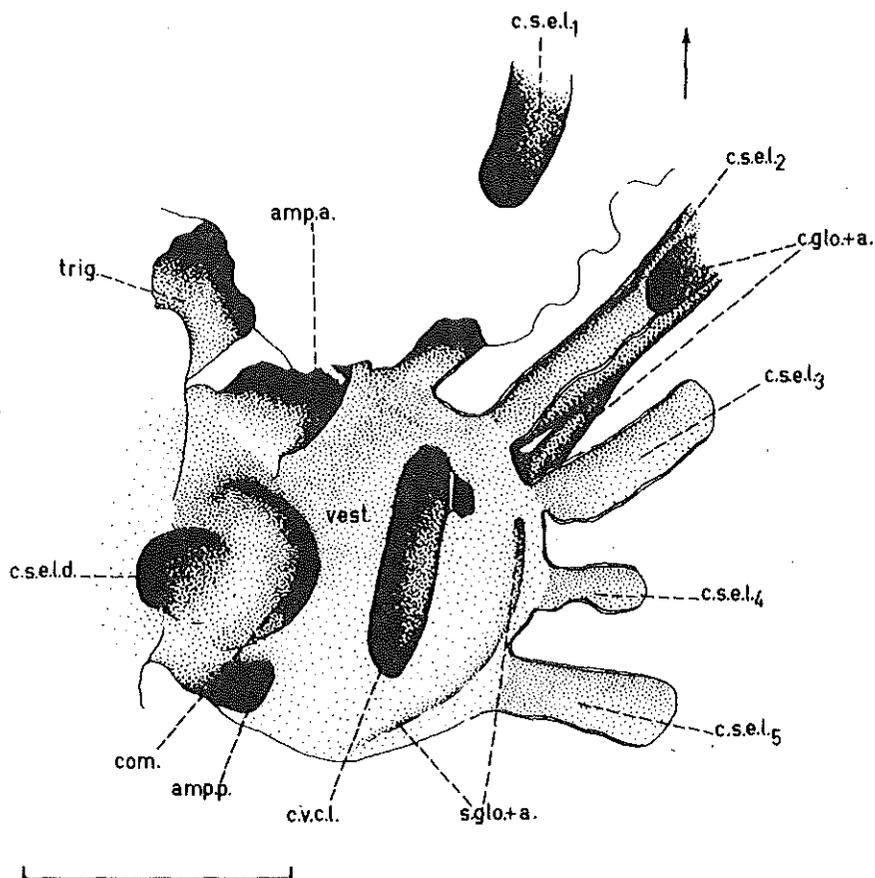


Fig. 27. — «*Boreaspis*» *puella* (WÄNGSJÖ), même légende que pour la fig. 26, côté gauche du spécimen SVD 1018.

dans la cavité labyrinthique dorsalement par rapport au canal *s.e.l.5* (fig. 28 A). Ces canaux livraient passage à deux importantes artères dorso-latérales, issues de l'artère encéphalique occipitale et qui irriguaient la partie dorso-latérale du bouclier. Chacune d'elles se ramifiait en artères dorso-latérales superficielles longeant la face interne de l'exosquelette. Il est probable que l'artère dorso-latérale antérieure (*a.d.l.s.a.*, fig. 28 B) accompagnait le nerf glossopharyngien (*glo.*, fig. 28 B) dans son trajet à l'intérieur de la cavité labyrinthique et ne s'en séparait qu'au sortir de cette cavité. Ces deux principaux canaux artériels se rencontrent de manière assez constante chez les Osteostraci dont on connaît bien cette partie de l'endosquelette (Stensiö, 1927, fig. 18 C, «*aslcm.*», «*ala.*»; fig. 19 C, «*asa.*», «*a.sm2*»; Wängsjö, 1952, pl. 8:2; 15:1; 68:3, «*ala.*»; Zych, 1937, pl. 23, «*asa.*», «*asm.*»).

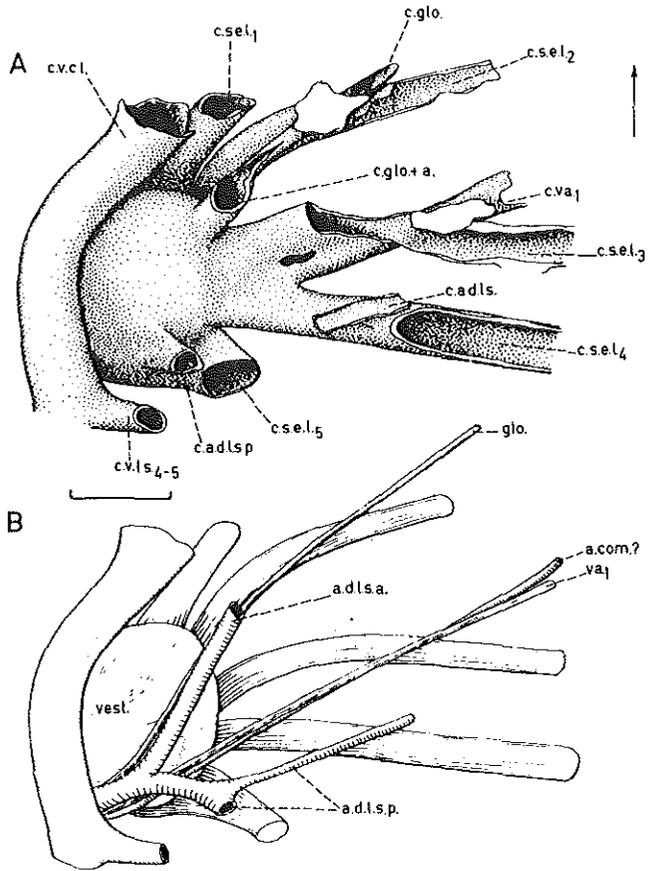


Fig. 28. — *Benneviaspis holtedahli* STENSIÖ, Formation de Ben Nevis Spitsberg. A, cavité labyrinthique droite et canaux adjacents chez SVD 514, préparé à l'acide formique, dessin à la chambre claire, vue dorsale, montrant notamment le canal pour le nerf glossopharyngien ; B, essai de reconstitution du trajet des principaux nerfs et vaisseaux sanguins entourant le labyrinthe, basée sur le spécimen figuré en A. Echelle: 1 mm. La flèche indique l'avant.

3 — LE TRAJET PROXIMAL DU NERF FACIAL

Compte tenu du fait que le troisième canal nerveux viscéral, jadis interprété par certains auteurs comme ayant logé le nerf facial, était, selon toute probabilité, occupé par le nerf glossopharyngien, il devient évident que le second de ces canaux logeait obligatoirement *au moins* le nerf facial. Ce nerf sortait donc de la cavité encéphalique par la fenêtre acoustico-faciale (*f.ac.fac.*, fig. 15, 16, 18, 23 ; pl. 2, 3) avec le nerf acoustique et le tronc préotique du nerf latéral. Il obliquait aussitôt vers l'avant en empruntant le canal otico-orbitaire (*c.fac. + lat.*, fig. 13, 15, 16, 23) dans lequel il était probablement accompagné par le tronc préotique du nerf latéral. Chez la plupart des Osteostraci, le nerf facial devait traverser la partie ventrale de la cavité orbitaire sur une courte distance (fig. 22 A) ; néanmoins, chez certains Kiaeraspidiens (*N. areolata*, fig. 40) ainsi que chez les Thyestidiens (Denison, 1951a, fig. 22 B ; Wängsjö, 1952, fig. 107), il en demeure presque totalement indépendant. Le nerf facial poursuivait son trajet dans le second canal s'ouvrant dans la cavité oralo-branchiale (*c.fac.? + md.*, fig. 13, 16, 17, 40) où il innervait l'hémibranchie postérieure de l'arc hyoïdien.

La position du ganglion du nerf facial est encore incertaine ; toutefois, le léger renflement de la partie proximale du canal otico-orbitaire (*c.fac.* + *lat.*) observée chez certaines espèces [*Procephalaspis oeselensis* (ROBERTSON), Janvier, 1974, fig. 2 D ; «*Cephalaspis*» cf. *curta* WÄNGSJÖ, Janvier, 1980, fig. 50] suggère qu'il devait être situé, avec le ganglion préotique du nerf latéral, dans la partie antéro-ventrale de la fenêtre acoustico-faciale (*gl.fac.*, fig. 22 A).

4 — LE TRAJET PROXIMAL DU RAMEAU MAXILLAIRE DU TRIJUMEAU ET LE PROBLÈME DU RAMEAU MANDIBULAIRE

Chez tous les Craniata actuels, le premier nerf viscéro-moteur est le rameau maxillaire du trijumeau. Il n'y a donc guère de raison de supposer qu'il en fût autrement chez les Osteostraci. Le rameau maxillaire devait emprunter le premier canal unissant la cavité orbitaire à la fosse prébranchiale (*c.max.?* + *md.*, fig. 13, 16, 17, 40) et innerverait la musculature viscérale associée à la bouche, notamment les muscles adducteurs de la lèvre inférieure qui devaient être insérés dans les fosses supra-orales.

Le rameau maxillaire devait continuer sa course en direction postéro-médiale sur le plancher de la cavité orbitaire, et rejoignait le ganglion trijumeau 2, situé très probablement dans la partie antérieure de la cavité trigéminal (*gl.tr.* 2, fig. 22 A).

La position du rameau mandibulaire, uniquement viscéro-moteur, du trijumeau demeure, en revanche, un problème que mon matériel ne me permet pas de résoudre. Pour Allis (1931), Lindström (1949), Jefferies (1968), Moy-Thomas & Miles (1971), Whiting (1972, 1977), le rameau mandibulaire aurait accompagné le rameau maxillaire dans le premier canal (*c.max.?* + *md.*, fig. 13, 16, 17, 40) s'ouvrant dans la fosse prébranchiale. J'ai moi-même rejeté cette interprétation (Janvier, 1974, p. 98), mais avec des arguments qui me paraissent maintenant peu convaincants. Il semble que, compte tenu des faits, deux interprétations sont également possibles (fig. 22 A) : 1° soit le rameau mandibulaire était, dans sa partie distale, fascicularisée avec le nerf facial et occupait avec lui le second des canaux viscéraux (*c.fac.?* + *md.*) ; 2° soit il était effectivement fascicularisé avec le rameau maxillaire et occupait le premier canal (*c.max.?* + *md.*). La première interprétation pourrait être étayée par le fait que, chez les Petromyzontida, comme chez les Gnathostomata, le rameau mandibulaire et le nerf facial sont souvent proches l'un de l'autre, voire fascicularisés, probablement en raison de la réduction générale de la fente branchiale spiraculaire (qui survient très tôt chez les Petromyzontida et n'est pas une conséquence de l'apparition de l'appareil lingual) et du rapprochement, voire de la fusion des arcs mandibulaire et hyoïdien. Cette interprétation permet également d'expliquer le trajet sinueux du canal pour le nerf facial qui, chez tous les Osteostraci, effectue une courbe pour entrer en contact avec la cavité orbitaire où est logé le ganglion trijumeau 2. Même chez les espèces où ce canal est relativement indépendant de la cavité orbitaire, tel *Nectaspis areolata*, il existe de petits canaux anastomotiques qui l'unissent à cette dernière (*c.md.*, fig. 40) et qui auraient permis le passage du rameau mandibulaire vers le canal du facial. Toutefois, cette anastomose entre le canal du facial et la cavité orbitaire pourrait s'expliquer tout aussi aisément par la nécessité du passage des rameaux buccaux et profond du nerf latéral, rameaux issus du tronc préotique logé dans le canal otico-orbitaire (*c.fac.* + *lat.*) et qui s'adjoignent aux rameaux maxillaire et profond du trijumeau.

Il me paraît donc préférable, pour le moment, de laisser ce problème ouvert. Le choix entre ces deux interprétations se fera en fonction de nouvelles observations sur cette région de l'endocrâne chez d'autres Osteostraci. Ainsi, la mise en évidence éventuelle, chez certaines espèces de Thyestidiens ou de Kiaeraspidiens, d'un canal du facial totalement indépendant de la cavité orbitaire sera-t-elle un argument décisif en faveur de la seconde interprétation, car elle exclura toute possibilité du chiasma entre le rameau mandibulaire et le nerf facial.

REMARQUES SUR LA SIGNIFICATION DES CRÊTES INTERBRANCHIALES DES OSTEOSTRACI

Chez tous les Osteostraci dont l'endosquelette est connu, le plafond de la cavité oralo-branchiale présente un nombre variable de crêtes nommées par Stensiö (1927, p. 46) « crêtes interbranchiales ». Ces crêtes présentent une orientation variable selon les espèces considérées. Chez les Scolénaspidiens, par exemple, elles sont obliques par rapport à l'axe du bouclier [disposition de type « oligobranchiate » (Stensiö, 1958)] tandis que chez les Kiaeraspidiens primitifs et les Benneviaspidiens, elles sont perpendiculaires à l'axe du bouclier [disposition de type « orthobranchiate » (Stensiö, 1958)]. De ces deux types, il est probable que le type « oligobranchiate » est plésiomorphe.

L'extrémité distale de ces crêtes interbranchiales se termine par un petit processus dirigé postéro-ventro-médialement, le processus médio-ventral (*p.m.v.*, fig. 4, 5, 8 C) dont l'extrémité est dépourvue de lamelle périchondrale, et devait servir de point d'attache à un élément cartilagineux ventral. Généralement, le faite des crêtes interbranchiales porte un sillon plus ou moins bien marqué (*s.a.e.br.*, fig. 4) qui communique médialement avec le large sillon pour l'aorte dorsale.

Stensiö (1927, 1932, 1958, 1964, 1968) a considéré que ces crêtes interbranchiales représentaient une partie du squelette viscéral, fusionné avec le neurocrâne, et dont seuls les éléments ventraux sont restés libres. Cette opinion a été ensuite reprise par Wängsjö (1952), puis par l'ensemble des auteurs qui ont traité ce groupe, sans être une seule fois mise en doute. Cette interprétation est en effet séduisante car elle permet d'expliquer l'étrange répartition de l'endosquelette chez les Osteostraci.

Selon l'interprétation de Stensiö, le sillon courant sur le faite de chaque crête interbranchiale avait logé l'artère efférente branchiale se jetant dans l'aorte dorsale et drainant les hémibranchies antérieure et postérieure portées par chaque crête. L'artère efférente branchiale étant médiale par rapport à l'arc chez les Petromyzontida (et les Agnathes en général), au contraire de celle des Gnathostomata, cette interprétation de Stensiö semblait donc confirmer pleinement la nature viscérale des crêtes interbranchiales. Wängsjö (1952, p. 140-141) a cependant fait remarquer que, chez les Petromyzontida, notamment leur larve, l'artère efférente branchiale est située dans la partie médiale des septa interbranchiaux et n'entre jamais en contact avec l'arc branchial correspondant. Cette remarque est extrêmement importante, car elle implique, soit que les Osteostraci possédaient un appareil branchial assez différent de celui des Petromyzontida larvaires, soit que le sillon situé sur le faite de chaque crête interbranchiale ne logeait pas l'artère efférente branchiale. Ce sillon aurait alors pu loger une artère extra-

branchiale, située à l'extérieur de l'appareil branchial et irriguant la musculature ventrale de ce dernier. La présence de telles artères extrabranched est connue chez les Petromyzontida et les Gnathostomata, et leur position dans ces sillons chez les Osteostraci serait tout à fait plausible, car la seule possibilité d'irrigation de la musculature ventrale des Osteostraci était par des artères venant directement de l'aorte dorsale ; l'artère marginale ne présentait en effet pas de communication avec la cavité oralo-branchiale, sauf au niveau de la fosse prébranchiale.

Par conséquent, l'hypothèse selon laquelle les crêtes interbranchiales ne seraient pas d'origine viscérale ne peut être rejetée et n'est pas moins économique que l'hypothèse contraire. Cette dernière peut, en revanche, être réfutée par un ensemble de faits qui seront analysés en détail dans un travail ultérieur, et qui concernent notamment les relations entre ces crêtes et l'empreinte des principaux nerfs branchiaux.

Quelle pouvait être alors la position des arcs branchiaux dans la cavité oralo-branchiale ? Aucune réponse précise ne pourra être apportée tant qu'aucun spécimen présentant un appareil branchial ossifié ne sera connu. Il est toutefois possible de supposer l'existence d'un appareil branchial semblable à celui des Petromyzontida larvaires (c'est-à-dire présentant une partie épitrématique et une partie hypotrématique cartilagineuse), rattaché au bouclier endosquelettique par l'intermédiaire des seuls processus médio-ventraux. Un tel appareil branchial jouirait, du reste, d'une souplesse et d'une efficacité beaucoup plus grande que chez celui proposé par Stensiö. L'existence d'empreintes des lamelles branchiales à la surface de la cavité oralo-branchiale chez beaucoup d'Osteostraci ne peut être considérée comme une preuve de l'attachement des branchies aux crêtes interbranchiales. Même dans la nouvelle interprétation proposée ici, les branchies pouvaient être suffisamment proches du plafond de la cavité oralo-branchiale pour y avoir laissé leur empreinte.

Enfin, il est également peu probable que le sillon mentionné plus haut ait logé l'artère afférente branchiale (qui, chez les Petromyzontida, occupe une position plus proche de l'arc), car son diamètre augmente à l'approche de l'aorte dorsale et diminue dans la partie latérale de la crête interbranchiale.

Ainsi, selon cette interprétation, l'endosquelette du bouclier des Osteostraci peut être homologue du muco-cartilage des Petromyzontida (Gaskell, 1900 ; Stensiö, 1927 ; Holmgren & Stensiö, 1936 ; Damas, 1944 ; Johnels, 1948, p. 269), et n'aurait fait que « mouler » la face dorsale de l'appareil branchial sous-jacent, sans en incorporer les éléments.

PHYLOGÉNIE ET SYSTÉMATIQUE DES KIAERASPIDIENS

1 — REMARQUES PRÉLIMINAIRES SUR LA GÉOLOGIE DE LA FORMATION DE WOOD BAY

Le Dévonien du Spitsberg a été divisé par Høltedahl (1914) en quatre différentes « séries » nommées de bas en haut :

- 1 - Série du Red Bay
- 2 - Série du Wood Bay
- 3 - Série de Grey Hoek
- 4 - Série de Wijde Bay

Ces termes ont été largement utilisés jusqu'à ces dernières années. Mais Friend, N. Heintz et Moody-Stuart (1966) ont proposé quelques modifications à cette terminologie, en fonction des nouvelles conventions sur la classification stratigraphique.

Le Dévonien du Spitsberg est désormais subdivisé de la façon suivante :

- 1 - Groupe de Red Bay
 - a/ Formation de Red Bay Conglomerate
 - b/ Formation de Andréebreen Sandstone
 - c/ Formation de Fraenkelryggen
 - d/ Formation de Ben Nevis
- 2 - Formation de Wood Bay
 - a/ Division faunique du Kapp Kjeldsen
 - b/ Division faunique de Lykta
 - c/ Division faunique de la Stjørddalen (incertaine)
- 3 - Formations superposées à la Formation de Wood Bay, mais sans relation stratigraphique précisée :
 - a/ Formation de Grey Hoek
 - b/ Formation de Wijde Bay
 - c/ Formation de la Mimerdalen
 - d/ Formation de Marietoppen (Hornsund)

Il semble désormais que les Formations de Gey Hoek et de la Mimerdalen soient pratiquement synchrones et ne représentent que deux faciès locaux.

Allen, Dineley et Friend (1967) ont ensuite proposé le découpage suivant :

- 1 - Groupe de Siktefjellet
- 2 - Groupe de Red Bay
- 3 - Formation de Wood Bay
- 4 - Formation de Grey Hoek
- 5 - Formation de Wijde Bay
- 6 - Formation de la Mimerdalen.

Goujet (1978, p. 4-31) donne une synthèse détaillée des connaissances sur la stratigraphie, la sédimentologie et la paléontologie de l'ensemble du Dévonien du Spitsberg et crée une nouvelle subdivision de la Formation de Wood Bay : la division faunique de Sigurdfjellet (Goujet, 1978, p. 16) qui correspond à peu près à ce que Wängsjö (1952, p. 572, tabl. 1 & 2) nommait partie inférieure de la Division de « Kapp Kjeldsen ». L'originalité de cette Division faunique de Sigurdfjellet est sensible non seulement quant à la faune de Placodermes, mais également quant à celle des Heterostraci et des Osteostraci. Selon Goujet, la Formation de Wood Bay comprend ainsi quatre divisions fauniques :

- 1 - Division de Sigurdfjellet
- 2 - Division de Kapp Kjeldsen
- 3 - Division de Lykta
- 4 - Division de la Stjørddalen

C'est ce découpage que j'utiliserai dans le présent travail.

Les géologues et les paléontologues sont dans l'ensemble d'accord sur l'attribution de la Division faunique de Kapp Kjeldsen au Siegenien inférieur et moyen. Pour Ørvis

(1969, p. 318), la limite Siegenien-Emsien serait située dans la partie moyenne de la Division faunique de Lykta, tandis que la limite Emsien-Eifélien (Couvinien) pourrait être placée entre la partie gréseuse de la Division faunique de Lykta et la base du « Verdalén Member » de cette même Division.

La biostratigraphie de la Formation de Wood Bay est actuellement basée sur la répartition des Hétérostracés *Gigantaspis* et *Doryaspis* (Føyn et Heintz, 1943 ; Friend, N. Heintz et Moody-Stuart, 1966, p. 60) ainsi que sur celle des Osteostraci, principalement les formes considérées comme « endémiques » au Spitsberg, c'est-à-dire les Boreaspididae, et les Kiaeraspidiens (Wängsjö, 1952, tabl. 1 & 2).

Enfin, le principal problème de la biostratigraphie de la Formation de Wood Bay réside dans la rareté des niveaux-repères. En effet, dans le Groupe de Red Bay, il existe plusieurs niveaux ou « horizons » contenant de très riches faunes d'Hétérostracés (ex. l'« horizon *vogti* » ; Blicek, 1976, Blicek et Heintz, 1979) pouvant servir de points de repère. En revanche, la plupart des pièces récoltées dans la Formation de Wood Bay sont isolées, à de très rares exceptions près. Il existe un niveau très riche, mais malheureusement lenticulaire sur le flanc sud-est du Sigurdfjellet, un autre sur le sommet de Kronprinzhøgda et enfin un dernier au sommet du Stjernspetsfjellet (le gisement de la Grønhorgdalen n'a livré que très peu d'Osteostraci). En dehors de ces gisements, les découvertes ont été éparées, les spécimens ayant été souvent récoltés en éboulis.

2 — LES KIAERASPIDIENS

L'espèce la moins dérivée des Kiaeraspidiens est *Kiaeraspis auchenaspidoides* Stensiö, de la Formation de Ben Nevis du Groupe de Red Bay. Elle présente en effet des processus cornuaux encore relativement bien développés, des fosses supra-orales encore très petites, une division abdominale très allongée et des fosses prébranchiales relativement grandes. Pour cette raison, j'ai estimé nécessaire de commenter brièvement cette espèce qui, bien que n'appartenant pas à la faune de la Formation de Wood Bay, permet de préciser le morphotype de Kiaeraspidiens.

2 — 1 : REMARQUES PRÉLIMINAIRES SUR *KIAERASPIS AUCHENASPIDOIDES*, FORMATION DE BEN NEVIS, GROUPE DE RED BAY

Genre *KIAERASPIS* STENSIÖ, 1927

Kiaeraspis auchenaspidoides STENSIÖ, 1927

(Fig. 41 A)

1927 : *Kiaeraspis auchenaspidoides*, Stensiö, p. 268, fig. 79, pl. 49-58

1952 : *Kiaeraspis auchenaspidoides* STENSIÖ, Wängsjö, p. 519, fig. 100, pl. 97 : 1-3.

La diagnose de l'espèce correspond provisoirement à celle du genre. Diagnose émondée : Kiaeraspidien de très petites dimensions (longueur totale de l'ordre de 17 mm, largeur totale de l'ordre de 13 mm, en moyenne) à division abdominale à peu près aussi longue que la division céphalique du bouclier. Processus cornuaux très petits mais toujours présents. Champs latéraux ne s'étendant pas postérieurement sur la division abdominale. Fosses supra-orales très petites.

Remarques :

Cette espèce permet de définir la plupart des caractères dérivés du groupe Kiaeraspidiens en les présentant dans leur état le plus primitif. C'est notamment le cas des fosses supra-orales qui ne sont guère visibles sur les spécimens décrits par Stensiö (1927, pl. 51). J'ai pu néanmoins les observer sur le spécimen P. 54405 du British Museum. Elles sont très nettement moins développées que chez tous les autres Kiaeraspidiens connus, mais leur disposition par rapport à l'ensemble du reste de la région prébranchiale est sensiblement identique à celle de *Norselaspis glacialis*. L'aire d'attache des nageoires paires est très postérieure par rapport au niveau des orbites, tandis qu'elle atteint presque toujours ce niveau chez les autres Kiaeraspidiens connus. Toutefois, il est difficile d'affirmer qu'il s'agit là d'un caractère primitif, dans la mesure où la position des nageoires paires par rapport au niveau des orbites chez les Osteostraci varie en fonction de l'allongement général du corps (ici inconnu) et de la position du centre de gravité de l'animal. D'une manière générale, la position avancée des nageoires paires est un caractère dérivé, mais sujet à de fréquentes réversions (notamment chez les Boreaspididae).

Les processus cornuaux sont incontestablement présents chez *K. auchenaspidoides*, bien qu'extrêmement courts. Ils sont traversés par des canaux pour les veines et les artères cornuales, comme chez les autres Osteostraci cornuats (Stensiö, 1927, pl. 51).

L'allongement considérable de la division abdominale du bouclier chez cette espèce est un caractère dérivé pour les Osteostraci. Comme l'a souligné Wängsjö (1952, p. 558) dans sa critique de la phylogénie de Westoll (1945), il est peu probable que des Osteostraci à division abdominale courte puisse dériver de formes à division abdominale longue car, chez ces dernières, la musculature pariétale du tronc a dû régresser ou disparaître totalement. Cette remarque est probablement justifiée pour les Tremataspidae, mais elle ne l'est pas forcément pour les Kiaeraspidiens chez qui la persistance des myomères antérieurs du tronc est attestée par des sillons sur la paroi de la cavité abdominale. On trouve ces sillons chez *K. auchenaspidoides* (Stensiö, 1927, pl. 52-56) et chez *Norselaspis glacialis* (*myo.*, fig. 7, 19 B ; pl. 1:1), où ils sont toutefois moins marqués. Si, comme je le suppose ici, la division abdominale de *K. auchenaspidoides* représente un état primitif pour les Kiaeraspidiens, il faut admettre que son raccourcissement progressif chez *Norselaspis*, *Axinaspis*, *Acrotomaspis* et *Nectaspis* s'est accompagné d'une remise en fonction des myomères antérieurs du tronc.

La division abdominale de *K. auchenaspidoides* ressemble beaucoup, par sa forme, son allongement, et la persistance de la trace des myomères, à celle de *Thyestes verrucosus*. En outre, chez cette dernière espèce, il y a également réduction des processus cornuaux. L'ornementation de *K. auchenaspidoides*, comme celle de tous les autres Kiaeraspidiens connus (à l'exception peut-être des espèces du genre *Nectaspis*), est constituée de gros tubercules costulés ou « étoilés », très semblables également à ceux des Thyestidiens primitifs (*Procephalaspis oeselensis*, *Thyestes verrucosus*).

Enfin, l'anatomie interne de *K. auchenaspidoides* est extrêmement proche de celle des *Norselaspis glacialis*. La seule différence réside dans le fait que le canal pour le nerf facial et le rameau mandibulaire (Stensiö, 1927, pl. 49, « V2 ») y est plus rectiligne que chez cette dernière espèce (fig. 16). Stensiö (1927, pl. 49, 55, « my ») figure un petit myodome postéro-ventral chez *K. auchenaspidoides*, issu de la partie postéro-médiale

de la cavité trigéminal. Ce détail a été fortement exagéré par la retouche des photographies publiées par Stensiö. Il est vraisemblable qu'il s'agissait là simplement d'un petit récessus identique à celui figuré ici chez *N. glacialis* (*my.p.v.*, fig. 13, 23). De toutes façons, il est évident que *K. auchenaspidoides* ne présentait pas de myodome postéro-ventral à récessus médial, tel qu'il existe par exemple chez les Boreaspididae (Janvier, 1977, fig. 6). C'est là une différence très importante d'avec les Benneviaspidiens, et aussi une ressemblance non moins importante avec les Thyestidiens.

Les crêtes interbranchiales de la cavité oralo-branchiale chez *K. auchenaspidoides* sont pratiquement perpendiculaires à l'axe longitudinal du bouclier. Elles présentent donc la disposition de type « orthobranchiate » (*sensu* Stensiö, 1958, 1964), disposition qui est dérivée pour les Osteostraci, mais primitive pour les Kiaeraspidiens.

En somme, *K. auchenaspidoides* peut être considéré comme très voisin du morphotype des Kiaeraspidiens et en présente tous les caractères dans leur état primitif.

2 — 2 : KIAERASPIDIENS DE LA FORMATION DE WOOD BAY

Genre *NORSELASPIS* nov.

Norselaspis glacialis n.sp.

(Fig. 24, 41 B, 42 B ; pl. 1-3)

1975 : Osteostraci gen. et sp. indet., Janvier, 1975b, pl. 1 : 2

1978 : Kiaeraspididae gen. et sp. indet., Janvier, 1978, fig. 3 B, 6.

Cette espèce, seule du genre *Norselaspis*, a été définie et décrite en détail au chapitre I. Je me limiterai donc ici à une discussion succincte de ses rapports avec les autres taxons du groupe des Kiaeraspidiens.

N. glacialis est extrêmement voisin, par sa morphologie, de *K. auchenaspidoides* et il aurait été aisé d'en faire soit une espèce du genre *Kiaeraspis*, soit une forme « intermédiaire » entre *Kiaeraspis* et *Axinaspis*. En effet, comme *K. auchenaspidoides*, cette espèce présente une division abdominale relativement allongée et des dimensions relativement faibles ; en revanche, elle partage avec *Axinaspis whitei* et les autres Kiaeraspidiens une division abdominale largement échancrée postéro-latéralement, des champs latéraux s'étendant sur la division abdominale, des fosses supra-orales très développées et une absence totale de processus cornuaux.

N. glacialis n'est connu que par quelques exemplaires et uniquement dans le bonebed BIV de Sigurd fjellet. Elle présente donc, avec *Axinaspis whitei*, *A. sp. 1* et « *A.* » *sp. 2*, l'un des plus anciens Kiaeraspidiens de la Formation de Wood Bay.

Genre *AXINASPIS* WÄNGSJÖ 1952

Axinaspis whitei WÄNGSJÖ 1952

(Fig. 29, 30 A, 41 C)

1952 : *Axinaspis whitei*, Wängsjö, 1952, p. 523, fig. 101, pl. 97 : 4, 98-100, 116 : 2, 117 : 1.

Diagnose émondée : Kiaeraspidien de dimensions relativement grandes et à division abdominale beaucoup plus étroite que la largeur maximale du bouclier. Processus abdominal antérieur de la division abdominale très long.

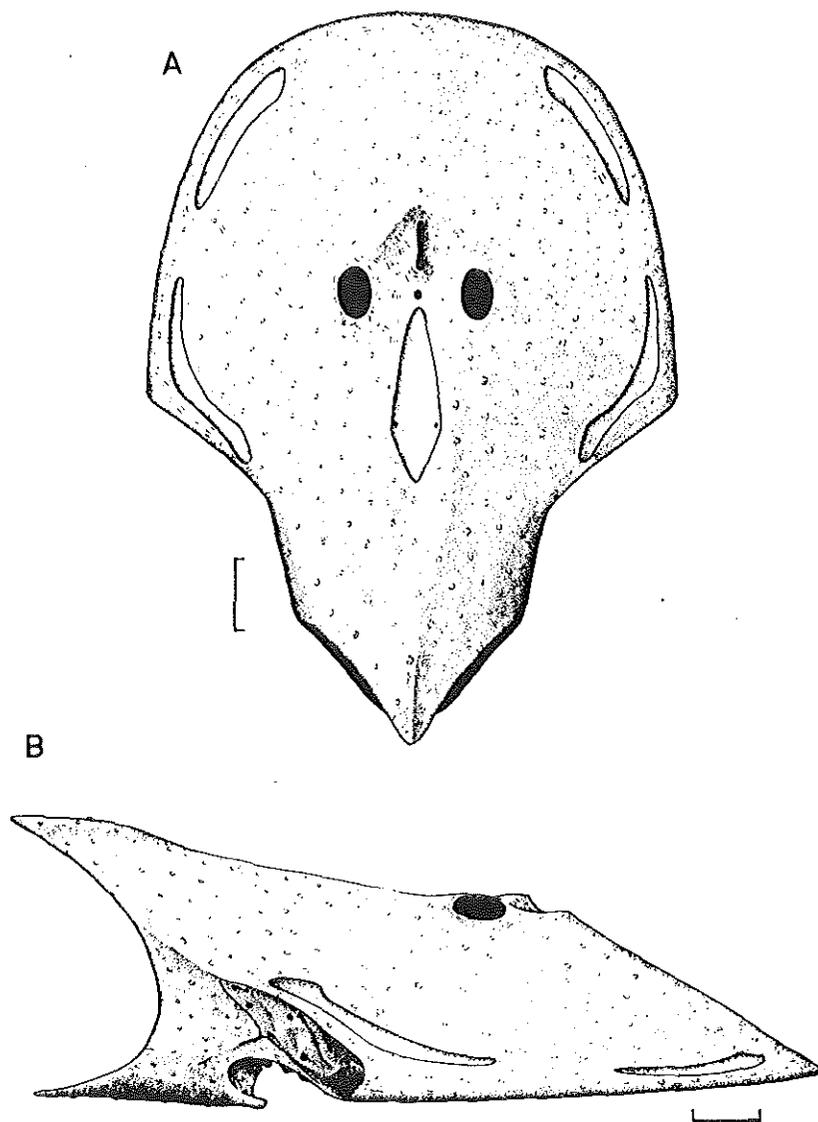


Fig. 29. — *Axinaspis whitei* WÄNGSJÖ, Formation de Wood Bay, Division de Sigurdfjellet et de Kapp Kjeldsen, Spitsberg. Reconstitution basée principalement sur ENS 466-468 ; A, vue dorsale ; B, vue latérale droite. Echelle : 1 mm.

Remarques :

Le genre *Axinaspis* n'est pour le moment représenté que par une seule espèce, *A. whitei*, qui, effectivement diffère de tous les autres Kiaeraspidiens connus par la différence considérable qui existe entre la largeur maximale de la division céphalique (au niveau des « angles cornuaux ») et celle de la division abdominale (fig. 29 A). Les nouvelles reconstitutions que je propose ici pour cette espèce (fig. 29, 30 A), sont basées

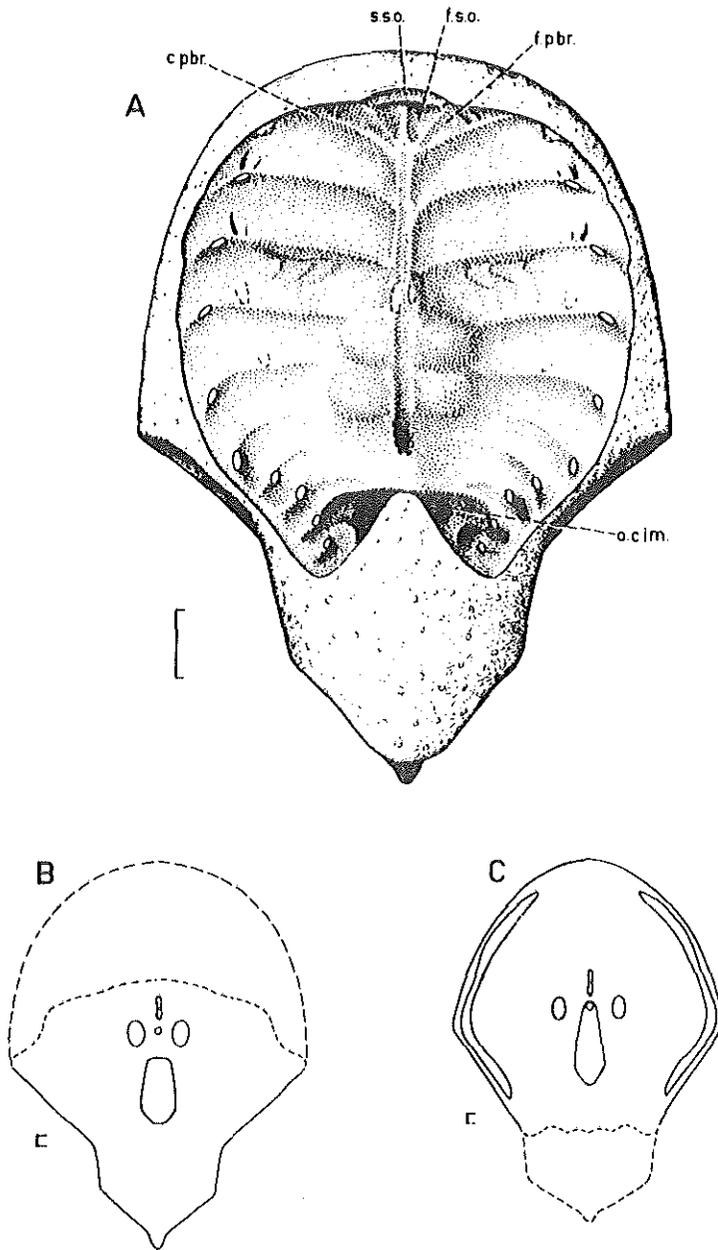


Fig. 30. — A, *Axinaspis whitei* WÄNGSJÖ, reconstitution du bouclier, basée sur ENS 467 (fosses branchiales postérieures) et ENS 468 préparé en négatif (région prébranchiale). Vue ventrale. B, *Axinaspis* sp. 1, Formation de Wood Bay, Division de Sigurdfjellet, Sigurdfjellet, Spitsberg. Reconstitution de bouclier, basée sur SVD 1028, vue dorsale. C, « *Axinaspis* » sp. 2, Formation de Wood Bay, Division de Sigurdfjellet, Sigurdfjellet, Spitsberg. Reconstitution du bouclier basée sur SVD 1029, vue dorsale. Echelle : 1 mm.

sur les spécimens décrits par Wängsjö (ENS 466-468), mais que j'ai préparés un peu plus que ne l'avait fait cet auteur. La préparation en négatif du spécimen ENS 468, tout particulièrement, m'a permis de mettre en évidence la présence de fosses supra-orales bien développées, ainsi que les crêtes prébranchiales plus saillantes que chez *Kiaeraspis* et *Norselaspis* (fig. 30 A). La région prébranchiale de la cavité oralo-branchiale de *A. whitei* est morphologiquement très voisine de celle de *N. glacialis*, néanmoins les fosses prébranchiales semblent y être nettement plus réduites et les crêtes prébranchiales plus obliques par rapport à l'axe du bouclier (*c.pbr.*, *f.pbr.*, fig. 30 A).

A la différence des deux précédentes espèces (*K. auchenaspidoides* et *N. glacialis*), les champs latéraux de *A. whitei* sont subdivisés chacun en deux parties ; l'une, antérieure, courte, et l'autre, postérieure, longue et s'étendant sur la région scapulaire de la division céphalique. C'est là un caractère dérivé partagé avec les Acrotomaspidae (fig. 41). L'un des caractères les plus marquants de *A. whitei* (et peut-être son caractère spécifique le plus fiable) est la longueur remarquable de la zone pré-orale ventrale de la région rostrale, qui s'étend en avant de l'échancrure orale. Le spécimen ENS 468 montre, en éclairage rasant, quelques empreintes des lamelles branchiales sur les deux premières fosses branchiales du côté gauche. Enfin, on devine également sur ce spécimen un sillon en « zig-zag » sur la proéminence orbitaire droite et dans la troisième fosse branchiale. Il est certain que ce sillon correspond aux sillons sinueux décrits au même endroit chez *N. glacialis* (*s.sin.*, fig. 4).

L'étude et l'interprétation de l'aire d'attache des nageoires paires (fig. 29 B) chez *A. whitei* a été faite par Wängsjö (1952, fig. 9, p. 180-182) et par moi-même (Janvier, 1978, fig. 3, 5, p. 8-9) et ne sera pas reprise ici.

Axinaspis sp. 1

(Fig. 30 B)

Un Kiaeraspidien incomplet (SVD 1028) récolté dans le gisement BIV de Sigurd fjellet est rapporté ici au genre *Axinaspis*. Il ressemble beaucoup à *A. whitei* par l'étroitesse de sa division abdominale et la large échancrure du bord postéro-latéral de celle-ci. Il en diffère néanmoins par ses dimensions plus petites ainsi que par une différence encore plus grande entre la largeur de la division céphalique et celle de la division abdominale. Le champ médian dorsal d'*A. sp. 1* est également moins étroit vers l'avant que celui d'*A. whitei*. La très faible ossification de la division céphalique permet de supposer qu'il s'agit d'un individu juvénile, peut-être de *A. whitei*. Pour cette raison, je préfère ici considérer cette pièce comme spécifiquement indéterminée.

« *Axinaspis* » sp. 2

(Fig. 30 C)

Un autre Kiaeraspidien indéterminé (SVD 1029), trouvé en éboulis sur le flanc S.O. du Sigurd fjellet (C 25), rappelle *A. whitei* par ses dimensions et ses proportions mais en diffère par ses champs latéraux non divisés ainsi que par le bord rectiligne de sa région scapulaire. Sur ce spécimen, seule est visible la face interne de l'exosquelette dorsal, mais on peut entrevoir l'ornementation de la face externe par immersion dans le xylol. Celle-ci est tout à fait semblable à celle de *N. glacialis* et consiste en tubercules

étoilés situés chacun au centre d'une petite unité exosquelettique polygonale. Enfin, il semble que dans le champ médian dorsal soit inclus le foramen pinéal, ce qui est inhabituel chez les Kiaeraspidiens.

Genre *ACROTOMASPIS* WÄNGSJÖ, 1952

Acrotomaspis instabilis WÄNGSJÖ, 1952

(Fig. 31, 32, 33)

1952 : *Acrotomaspis instabilis*, Wängsjö, 1952, p. 529, fig. 102 ; pl. 101-103, 104 : 1-2, 118 : 1-2.

Diagnose émendée : Kiaeraspidien de très petites dimensions, dépourvu de foramen pinéal et à échancrure orale terminale, mais non visible en vue dorsale. Champ latéral divisé en quatre parties : trois petites le long du bord marginal, et une plus grande le long du bord de la région scapulaire.

Holotype : Spécimen ENS 450 (Wängsjö, 1952, pl. 101 : 1). La reconstitution figurée ici pour la forme A (fig. 31, 32) est basée sur ce spécimen.

Localité-type : Lentille de grès calcaire gris, sur le flanc Est de Kronprinzhöga, Haakon VII Land, Spitsberg.

Niveau-type : Partie supérieure de la Division faunique de Kapp Kjeldsen.

Remarques : Wängsjö (1952, p. 532) a souligné la remarquable variabilité de cette espèce. Il est probable même que, si les deux formes figurées ici (fig. 31, 32 et 33) avaient été trouvées dans deux niveaux différents, elles auraient reçu deux noms spécifiques différents. L'unité de gisement est une forte présomption en faveur de l'unité d'espèce. J'ai cependant jugé utile de redécrire ici les deux types morphologiques rencontrés dans cette espèce, complétant ainsi la description faite par Wängsjö.

Description : Par convention, j'appellerai « forme A » celle qui correspond à l'holotype choisi par Wängsjö (fig. 31, 32) et « forme B » celle qui correspond au spécimen ENS 449 (Wängsjö, 1952, pl. 102-3) (fig. 33).

En vue dorsale (fig. 31 A), la forme A présente un contour grossièrement losangique, légèrement tronqué vers l'avant. Le bord rostral forme un léger angle obtus avec les deux bords marginaux. Ces derniers forment également un angle obtus avec les bords des régions scapulaires. Ces angles latéraux se trouvent approximativement au niveau des bords postérieurs des orbites.

Chez la forme B, en revanche, les bords marginaux et le bord rostral sont en continuité et forment un arc de grand rayon (fig. 33 A). La partie postérieure des bords marginaux forme avec les bords des régions scapulaires un angle plus aigu que chez la forme A, et cet angle est situé au niveau de la division nasale de l'orifice naso-hypophysaire. Chez la forme B, la division abdominale du bouclier est légèrement plus longue que celle de la forme A et la dépression logeant le champ médian dorsal y est plus étirée antéro-postérieurement. Enfin, les orbites semblent être légèrement plus rapprochées que chez la forme A.

La description qui suit concerne les caractères communs aux deux formes.

L'exosquelette comprend une couche moyenne contenant un système de canaux radiaires bien développés et une couche superficielle continue, couverte de gros tuber-

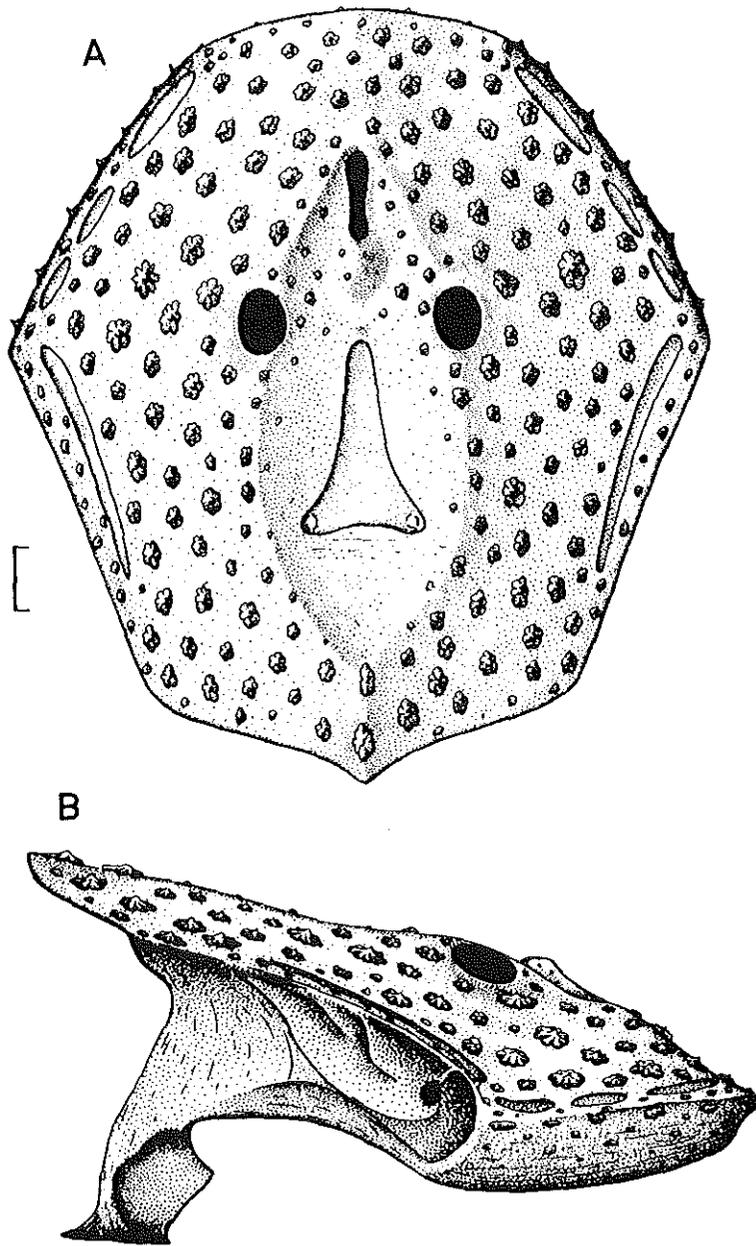


Fig. 31. — *Acrotomaspis instabilis* WÄNGSJO, Formation de Wood Bay, Division de Kapp Kjeldsen, Kronprinshögda, Spitsberg. Reconstitution du bouclier de la forme « A », basée sur ENS 450 et 452; A, vue dorsale; B, vue latérale droite. Echelle : 1 mm.

cules étoilés. Ces tubercules sont identiques à ceux de *Kiaeraspis*, *Norselaspis* et *Axinaspis*, quoique proportionnellement plus gros et plus élevés en leur centre.

Les champs latéraux sont très réduits et divisés en quatre parties dont trois, plus petites, sont disposées le long du bord marginal et une, plus grande, longe le bord de la région scapulaire. En revanche, le champ médian dorsal est relativement bien développé et présente un bord postérieur bifide. Il devient très étroit vers l'avant. Il est probable que les ouvertures externes des conduits endolymphatiques étaient situées dans les deux « cornes » postérieures du champ dorsal. Chez les deux formes, le foramen pinéal fait totalement défaut. La fosse circum-naso-hypophysaire est bien définie et de contour triangulaire. L'orifice naso-hypophysaire semble plus étroit et plus long chez la forme B que chez la forme A, mais cela peut être dû au fait que le bord de cet orifice est légèrement usé sur l'holotype. Enfin, il existe une petite crête médiane sur la face dorsale de la division abdominale.

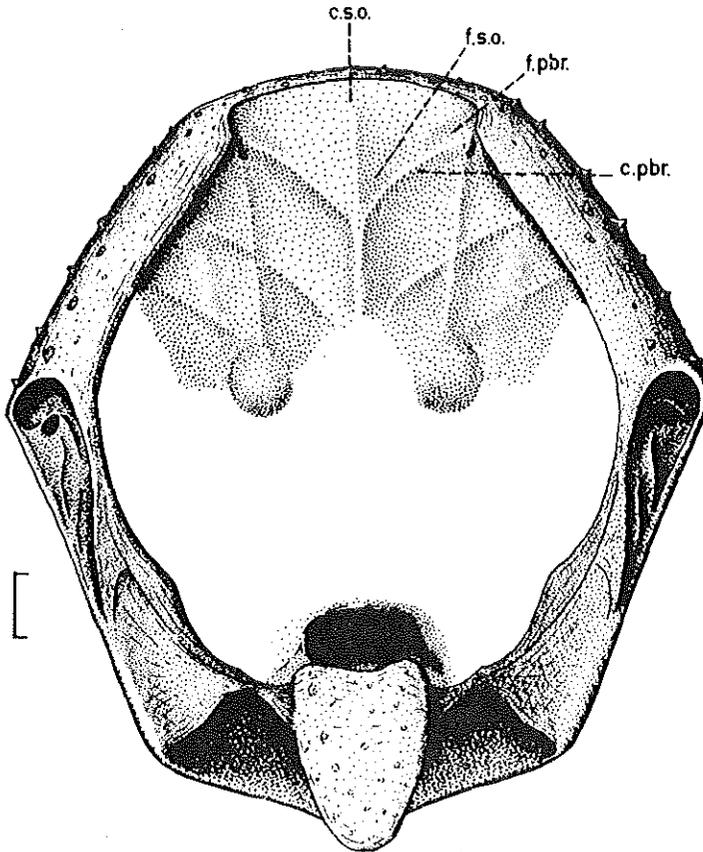


fig. 32. — *Acrotomaspis instabilis* WÄNGSJÖ, forme « A ». Reconstitution du bouclier, basée sur ENS 450 et 451. Vue ventrale. Echelle : 1 mm.

En vue latérale, la principale différence entre les deux formes de cette espèce réside dans le contour et l'extension postérieure de la division abdominale ainsi que dans l'extension antérieure de l'aire d'attache des nageoires paires (fig. 31 B et 33 B). Il

apparaît nettement que la division abdominale de la forme B est plus longue que celle de la forme A. Chez ces deux formes, les flancs de la division abdominale sont très nettement concaves, ce qui devait faciliter les mouvements des nageoires paires. J'ai préparé les spécimens décrits par Wängsjö, sur lequel l'aire d'attache des nageoires paires n'était pas visible. Bien que l'état de conservation des pièces ne permette pas l'observation de tous les foramens de cette aire d'attache, j'ai pu néanmoins dégager et étudier les principales fosses d'insertion musculaire qui s'y trouvent. Il apparaît ainsi que cette aire d'attache des nageoires paires est pratiquement identique à celle d'*A. whitei* (fig. 29 B), de *N. glacialis* (fig. 12) et de *Nectaspis areolata* (fig. 39 A). Sur un des spécimens de la forme A (fig. 31 B), on y distingue très nettement la fosse antéro-ventrale, la fosse antéro-dorsale et, peut-être, deux fosses postérieures. La partie postérieure de cette aire d'attache est effilée et dirigée postéro-dorsalement. Chez *A. instabilis*, le bord scapulaire dorsal, qui longe dorsalement l'aire d'attache de la nageoire, se poursuit postérieurement sur la division abdominale proprement dite par une crête saillante qui sépare la face dorsale, convexe, de la face latérale, concave, de la division abdominale. Ce caractère semble aussi légèrement esquissé chez *A. whitei* où, toutefois, cette crête n'atteint pas le bord postérieur de la division abdominale. Enfin, il semble que la face concave de la région abdominale soit dépourvue de tubercules.

La face ventrale de la région marginale de la division céphalique (« ventral rim » *sensu* Stensjö, 1927), d'ordinaire peu ou pas visible en vue latérale car parfaitement horizontale, est ici redressée et presque verticale, formant un angle d'environ 90° avec la face dorsale de cette même région du bouclier (fig. 31 B).

Le bord postérieur de la fenêtre oralo-branchiale est nettement bilobé en raison de la présence d'un processus abdominal antérieur (fig. 32). Les deux lobes latéraux, séparés par ce processus médian, s'étendent assez loin postérieurement, en arrière des aires d'attache des nageoires paires, et sont visibles en vue latérale (fig. 31 B).

Le cône endosquelettique qui entoure le foramen postbranchial ventral est particulièrement bien visible en vue latérale. Il est recouvert ventralement par l'exosquelette du processus abdominal antérieur.

En vue antérieure, l'échancrure orale est nettement visible sur l'holotype et a une largeur approximativement égale à la largeur interorbitaire. Sa position suggère que la bouche devait s'ouvrir antéro-ventralement (fig. 31 B, 32), et non ventralement, comme c'est le cas chez la plupart des autres Osteostraci.

En vue postérieure, la division abdominale a un contour en forme de « T » élargi, en raison de la concavité de ses flancs. La face ventrale du bouclier, difficilement observable directement, peut être reconstituée à partir d'éléments visibles sur divers spécimens de la forme A (fig. 32). Une partie du champ supra-oral et de la crête prébranchiale est visible sur l'holotype (ENS 450) et sur ENS 451 (Wängsjö 1952, pl. 102 : 1). Sur ce dernier, on peut également entrevoir les deux premières crêtes interbranchiales. Par immersion dans le xylol, l'holotype laisse entrevoir les reliefs du moulage naturel du champ supra-oral. On peut ainsi constater la présence d'une crête médiane très ténue, séparant le champ supra-oral (*c.s.o.*, fig. 32) en deux vastes secteurs subtriangulaires. La crête prébranchiale est nettement plus proéminente que les crêtes interbranchiales qui lui font suite postérieurement (*c.pbr.*, fig. 32). La fosse prébranchiale est pratiquement invisible, réduite à une petite dépression en avant de la partie distale de la crête prébranchiale (*f.pbr.*, fig. 32). C'est au fond de cette petite fosse que

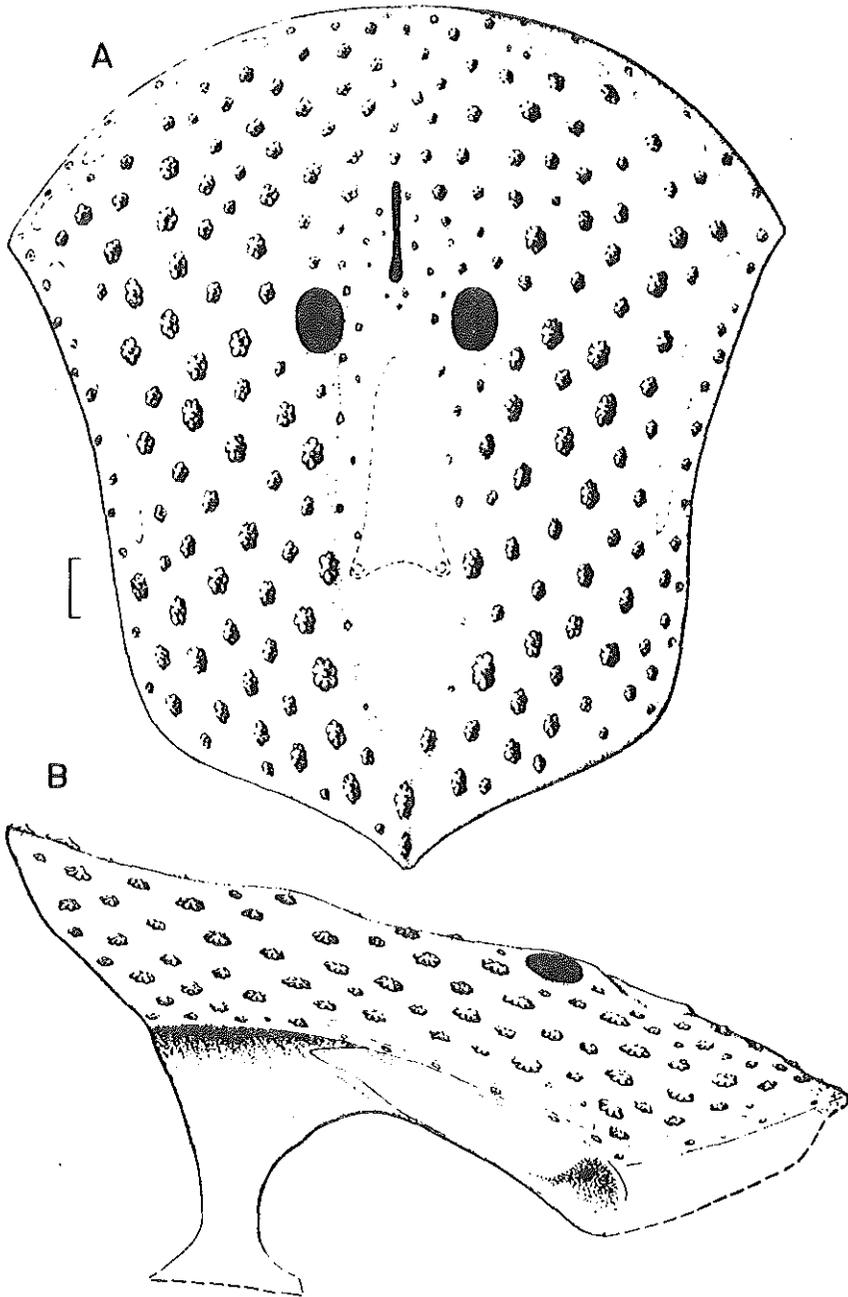


Fig. 33. — *Acrotomaspis instabilis* WÄNGSJÖ, forme « B ». Reconstitution du bouclier, basée sur ENS 449. A, vue dorsale ; B, vue latérale droite. Echelle : 1 mm.

s'ouvre le premier canal nerveux viscéral, pour le rameau maxillaire du trijumeau (cf. spec. ENS 451, Wängsjö, 1952, pl. 102 : 1 « V2 »). Le second canal nerveux viscéral s'ouvre un peu en avant de la première crête interbranchiale, dans la première fosse branchiale (id. « V3 »). Les crêtes interbranchiales de *A. instabilis* semblent avoir été beaucoup plus obliques vers l'avant que celles d'*Axinaspis* et de *Norselaspis*, se rapprochant beaucoup, en cela, de celles de *Nectaspis* (fig. 38). La partie postérieure de la cavité oralo-branchiale d'*A. instabilis* est pratiquement inconnue, à l'exception de sa partie postéro-médiane (bien visible sur le spécimen P. 54416 (ENS 457) du British Museum). Celle-ci montre un très vaste foramen postbranchial ventral, nettement séparé de l'ouverture de la cavité intramuraie. La division abdominale est fermée ventralement par une sorte de plaque exosquelettique qui n'est rattachée aux faces latérales de cette division que par un mince pont exosquelettique de chaque côté (fig. 32). Cette plaque, dont la partie antérieure forme le processus abdominal ventral, ne dépasse pas, vers l'arrière, la limite postérieure de la partie dorsale de la division abdominale (fig. 31).

Genre *GUSTAVASPIS* nov.

Diagnose : Kiaeraspidien dépourvu de foramen pinéal et à échancrure orale dorsale et bilobée. Angles latéraux du bouclier très obtus.

Espèce-type : *Acrotomaspis trinodis* (WÄNGSJÖ).

Origine du nom : Genre nommé en l'honneur du Dr Gustav Wängsjö.

Remarques : Wängsjö (1952, p. 533) avait placé dans le genre *Acrotomaspis* un certain nombre de formes qui, bien que partageant avec *A. instabilis* plusieurs caractères dérivés (absence de foramen pinéal, champs latéraux très divisés, bouche tendant à passer en position terminale ou dorsale), en diffèrent néanmoins par d'importants caractères.

Il s'agit principalement de la forme et de la position de l'échancrure orale, qui est bilobée et dorsale, ainsi que de la taille, qui est très nettement plus grande que celle d'*A. instabilis*. *Gustavaspis* est pour le moment un genre monospécifique, mais il est extrêmement probable que les formes désignées par Wängsjö sous le nom de « *Acrotomaspis* sp. 1 et *A. sp. 2* » sont de nouvelles espèces de ce genre, différentes de l'espèce-type.

Gustavaspis trinodis (WÄNGSJÖ, 1952)

(Fig. 34)

1952 : *Acrotomaspis trinodis*, Wängsjö, 1952, p. 533, fig. 103, pl. 105.

Diagnose émondée : *Gustavaspis* dont la longueur préhypophysaire du bouclier (entre le bord antérieur de l'orifice naso-hypophysaire et la pointe du processus médian de l'échancrure orale) est inférieure à la distance inter-orbitaire.

Holotype : Spécimen ENS 434 (Wängsjö, 1952, pl. 105 : 3).

Localité-type : Rive E. du Woodfjorden, Andrée Land, Spitsberg : Mt. Sørli (Sørlijellet), entre la Verdalen et la Stjørdalen (Wängsjö, 1952, p. 536).

Autres localités : Keltiefjellet (flanc N. et O.). ? Prismefjellet (flanc O.).

Niveau-type : Formation de Wood Bay, partie supérieure de la Division faunique de Lykta et, peut-être, base de la Division faunique de la Stjørdalen (Wängsjö, 1952, p. 536).

Description : Il n'y a pratiquement rien à ajouter à la description par Wängsjö de cette espèce. La reconstitution figurée ici (fig. 34) tient compte de quelques nouveaux détails que j'ai observés sur le matériel original de Naturhistoriska Riksmuséet (Stockholm) et du British Museum. Parmi ceux-ci, je mentionnerai seulement le fait que le bord antérieur de l'échancrure orale est couvert par un épais bourrelet exosquelettique (fig. 34). Ceci infirme l'idée selon laquelle la région rostrale du bouclier chez cette forme aurait été constituée par un élément cartilagineux non conservé et séparée du reste du bouclier (Stensiö, 1964, p. 104, fig. 3 E ; Moy-Thomas et Miles, 1971, p. 23). Cette interprétation de l'échancrure orale n'avait, du reste, pas été envisagée par Wängsjö. Le bord de cette échancrure orale bilobée représente donc bien le bord supérieur de la bouche.

L'ornementation du bouclier consiste en petits tubercules costulés, abondants autour de l'échancrure orale et sur la division abdominale.

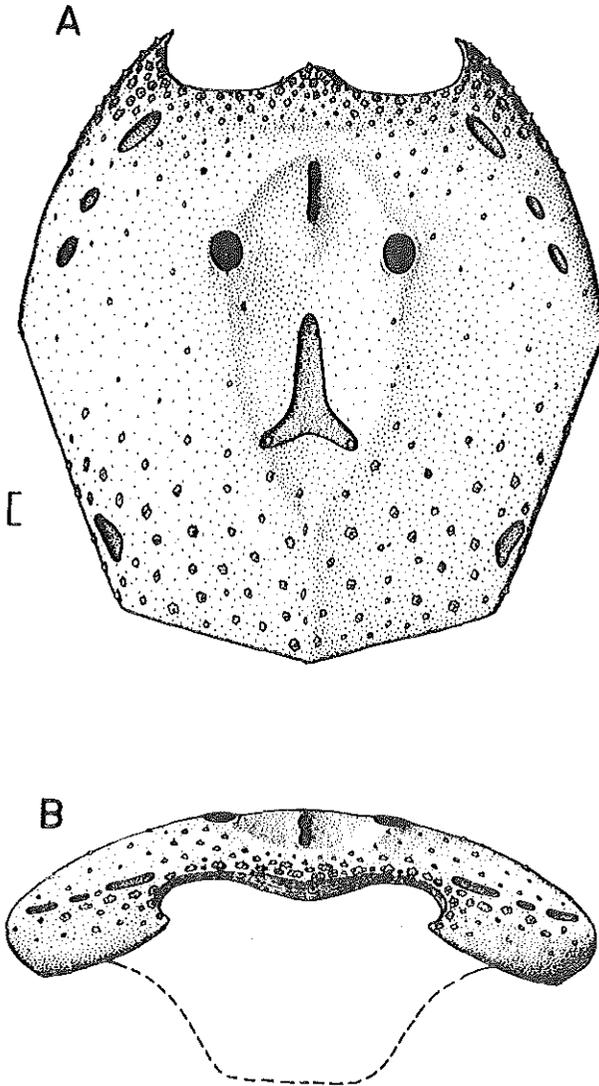


Fig. 34. — *Gustavaspis trinodis* (WÄNGSJÖ), Formation de Wood Bay, Division de Lytka (sommet) et de Stjørdalen, rive Est du Woodfjorden, Spitsberg. Reconstitution du bouclier basée principalement sur ENS 334 et 336 (ornementation observée par immersion dans le xylol). A, vue dorsale ; B, vue antérieure. Echelle : 1 mm.

Gustavaspis sp. 1

1952 : *Acrotomaspis* sp. 1, Wängsjö, 1952, p. 533, pl. 104 : 3.

Remarques : Wängsjö considérait le spécimen ENS 465 du flanc nord du Borgen (Formation de Wood Bay, Division de Lykta) comme appartenant à une espèce différente de *G. trinodis*, mais ne pouvait raisonnablement la décrire sur la base d'un seul spécimen mal conservé. Ce spécimen diffère de *G. trinodis* par sa longueur pré-hypophysaire, qui est supérieure à la distance inter-orbitaire. Chez cette forme, en outre, les crêtes prébranchiales se rejoignent en un point situé à l'extrémité antérieure de l'orifice naso-hypophysaire, tandis qu'elles se rejoignent au niveau de la division nasale de cet orifice chez *G. trinodis*. Ne disposant d'aucun nouveau matériel se rapportant à cette forme, je la conserve sous le nom de *Gustavaspis* sp. indet. 1.

Gustavaspis sp. 2

1952 : *Acrotomaspis* sp. 2, Wängsjö, 1952, p. 536, pl. 104 : 4.

Remarques : Cette forme (ENS 448) provient de la formation de Grey Hoek (Sjettedalen) et diffère peu, à mon avis, de *Gustavaspis trinodis*, si ce n'est que la division abdominale de son bouclier est plus longue.

Genre *NECTASPIS* WÄNGSJÖ, 1952

Définition : Kiaeraspidien à division abdominale très courte, ouverte ventralement, et à crête prébranchiale très saillante. Champs latéraux subdivisés en trois portions, région pré-hypophysaire relativement longue.

Espèce-type : *Nectapis areolata* WÄNGSJÖ.

Nectaspis peltata WÄNGSJÖ, 1952

(Fig. 35)

1952 : *Nectaspis peltata*, Wängsjö, 1952, p. 539, fig. 104 ; pl. 112 : 2-3, 113 : 1, 118 : 3.

Diagnose : *Nectapis* dont la longueur du bouclier selon la ligne médiane est d'environ 18 mm, et la largeur maximale du bouclier est de 14 à 15 mm. La partie rostrale est relativement courte et le bord rostral est large et légèrement convexe. Le champ sensoriel dorsal forme un triangle étroit, deux fois, ou plus, plus long que large. Le champ sensoriel latéral moyen est long. La fosse circum-nasale est assez profonde. La partie postéro-médiane de l'endosquelette inter-zonal (région occipitale) est assez étroite (Wängsjö, 1952, p. 539).

Holotype : Spécimen ENS 300.

Localité-type : Flanc E. de Kronprinzhögd, Haakon VII Land, Spitsberg (Wängsjö, 1952, p. 541).

Niveau-type : Formation de Wood Bay, Division faunique de Kapp Kjeldsen.

Remarques : La diagnose donnée par Wängsjö pour cette espèce de *Nectaspis* est relativement satisfaisante, quoique la petite taille, l'allongement du champ latéral moyen et de son champ dorsal représentent probablement des caractères primitifs pour ce

genre. C'est cependant par ces caractères que *N. peltata* se différencie des autres espèces de ce genre. Il n'est donc pas exclu que certains spécimens, actuellement attribués à *N. peltata* en raison de ces caractères, s'avèrent partager avec l'ensemble des deux autres espèces de ce genre quelques caractères dérivés qui n'existent pas chez d'autres spécimens. *N. peltata*, dans son acception actuelle, pourrait être un ensemble paraphylétique de Nectaspidinae primitifs.

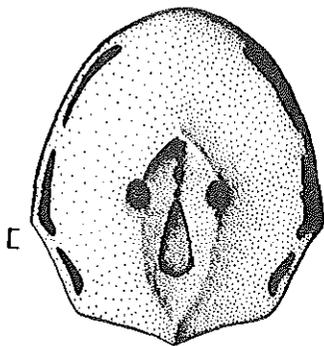


Fig. 35. — *Nectaspis peltata* WÄNGSJÖ, Formation de Wood Bay, Division de Kapp Kjeldsen, Spitsberg. Reconstitution du bouclier basée sur ENS 306 et SVD 1040-41. Vue dorsale. Echelle : 1 mm.

Nectaspis peltata (fig. 35) est la plus petite des espèces du genre *Nectaspis* ; elle en est également le plus ancien représentant de la Formation de Wood Bay. Elle semble bien être restreinte à la Division faunique de Kapp Kjeldsen (*sensu* Goujet, 1978). Les deux exemplaires dont je dispose proviennent de Riesefjella, soit environ 10 km au S. du gisement-type. Ils sont associés à un petit Boreaspididae voisin de *B. rostrata*, mais légèrement plus grand que ceux de Sigurdfjellet. Sur le spécimen SVD 1041, on entrevoit l'emplacement de la crête prébranchiale qui limite postérieurement une région prébranchiale plus courte que chez *N. areolata* et *N. dellei*.

Gisements et matériel : Riesefjella (Al-16) : SVD 1040-SVD 1041 ; Sommet de Kronrinzhögda (BHb) : ? SVD 1042.

Nectaspis areolata WÄNGSJÖ, 1952

(Fig. 36, 37, 38, 39 A, 40)

1952 : *Nectaspis areolata* ; Wängsjö, 1952, p. 542, fig. 105 ; pl. 106-111, 112 : 1.

Diagnose émondée : *Nectaspis* dont la longueur totale moyenne est de l'ordre de 26 mm, soit légèrement supérieure à la largeur maximale du bouclier. Champ sensoriel dorsal triangulaire et très court.

Holotype : Spécimen ENS 320 (Wängsjö, 1952, pl. 106).

Localité-type : Flanc S.E. de Lykta, rive E. du Dicksonfjorden, Dickson Land, Spitsbergen (Wängsjö, 1952, p. 546).

Niveau-type : Formation de Wood Bay, Division faunique de Lykta et base de la Division faunique de la Stjørørdalen.

Remarques : Les deux caractères cités ici et extraits de la longue diagnose donnée par Wängsjö sont, à eux seuls, suffisants pour définir cette espèce. Les autres caractères cités par cet auteur sont moins stables au sein de l'espèce, ou plus facilement modifiés

par des déformations lors de la fossilisation. En outre, le seul caractère dérivé valable, propre uniquement à cette espèce, est la forme très particulière du champ médian dorsal. Il est possible que les orbites, proportionnellement assez grandes et espacées, de cette espèce représentent également un caractère dérivé qui lui est propre.

La position des orbites par rapport aux angles latéraux (ou à la limite antérieure des aires d'attache des nageoires paires) est relativement variable chez cette espèce, tout comme chez *Acrotomaspis instabilis*. La reconstitution figurée par Wängsjö (1952, fig. 105) est principalement basée sur l'holotype quant au contour général du bouclier et à la position des angles latéraux. J'ai jugé utile de donner ici une reconstitution (fig. 36) basée sur les formes morphologiquement les plus éloignées de l'holotype (spécimens SVD 1043, SVD 1044, SVD 1045, principalement). Elle diffère de la reconstitution donnée par Wängsjö par le contour moins arrondi de la région rostrale, ainsi que par la position plus antérieure des angles latéraux et la concavité plus marquée du bord scapulaire. Les reliefs de la cavité oralo-branchiale (fig. 124) sont basés sur ceux observables chez SVD 1044, SVD 1045 et SVD 1046, ainsi que sur l'holotype (ENS 320) déposé au Naturhistoriska Riksmuséet (Stockholm).

Description : L'excellente description de *N. areolata* que donne Wängsjö (1952, p. 542-546) ne sera complétée ici que par quelques détails nouveaux observables sur le matériel du Muséum de Paris.

1/ *Vue dorsale* : Le contour du bord rostral, en vue dorsale, est généralement parabolique, mais sa courbure peut être plus ou moins accentuée selon les individus considérés. Toutefois, il n'y a jamais d'angle antérieur marqué et on ne rencontre pas de bord rostral « en ogive ». La division abdominale est encore relativement longue dorsalement, mais considérablement réduite latéralement. L'angle latéral, qui marque la limite entre le bord marginal et le bord scapulaire est plus ou moins bien marqué. Sur la fig. 36, il est représenté à un degré maximal de son développement. Généralement, il est tel que l'a figuré Wängsjö (1952, fig. 105). Cet angle se trouve en arrière du niveau des orbites, étant en moyenne distant de leur bord postérieur d'une longueur égale à celle de leur diamètre antéro-postérieur. Toutefois, les angles latéraux peuvent, chez certains individus, occuper une position légèrement plus antérieure, atteignant même le niveau du bord postérieur des orbites.

Les orbites sont pratiquement circulaires et largement espacées. Les deux lèvres latérales de l'orifice naso-hypophysaire se rejoignent au niveau de sa division moyenne. La dépression circum-naso-hypophysaire est assez large, arrondie vers l'avant et peu profonde. Le foramen pinéal est situé au niveau du centre des orbites, en avant de la pointe antérieure du champ médian dorsal. Ce dernier est triangulaire, son bord postérieur étant souvent légèrement arrondi. La longueur de son bord postérieur est égale environ au 3/4 de celle de ses bords latéraux. Les champs latéraux sont divisés en trois parties sensiblement égales : une le long du bord scapulaire, une au niveau de l'angle latéral, et une au niveau de la limite entre bord rostral et bord marginal. La forme et la disposition de ces champs latéraux rappelle singulièrement celle d'*Axinaspis whitei*, à la différence près que, chez cette espèce, le bord scapulaire n'est longé que par une seule portion de champ latéral, correspondant probablement aux deux portions postérieures de *Nectaspis*.

Les ouvertures externes des conduits endolymphatiques sont situés à l'intérieur du

La répartition des canaux du système latéral à la surface du bouclier a été bien décrite par Wängsjö (1952, fig. 105 A) et c'est celle que j'ai utilisée ici pour la fig. 36 A.

2/ *Vue latérale* : La surface de la division céphalique du bouclier de *N. areolata* apparaît comme peu bombée en vue latérale (fig. 36 B).

La division abdominale semble réduite à sa seule lame dorsale et ses faces latérales forment deux petites zones triangulaires légèrement concaves et s'effilant ventralement au niveau du bord postérieur de la fenêtre oralo-branchiale. Chez tous les spécimens connus de cette espèce, on n'observe jamais de lame exosquelettique fermant ventralement la division abdominale. De ce fait, la cavité abdominale et le foramen postbranchial ventral sont largement ouverts ventralement (fig. 38). Il n'est pas exclu que, chez l'animal vivant, une large plaque médiane, correspondant à l'exosquelette de la face ventrale de la cavité abdominale d'*Axinaspis* ou d'*Acrotomaspis*, mais indépendante du reste du bouclier, ait fermé ventralement la division abdominale. Cette réduction considérable de l'exosquelette ventral et latéral de la division abdominale représente une réversion vers l'état primitif que l'on connaît chez *Hirella* ou *Hemicyclaspis*.

Sur les exemplaires non déformés, on constate que la cloison postbranchiale se prolongeait ventralement en-dessous du niveau de la face ventrale de la division céphalique, tout comme chez les autres Kiaeraspidiens, mais probablement à un moindre degré que chez *Acrotomaspis*. Néanmoins, les ouvertures branchiales externes postérieures devaient apparaître, en vue latérale, sous les nageoires paires.

L'aire d'attache des nageoires paires a pu être préparée sur le spécimen SVD 1046 (fig. 39 A). Elle est extrêmement voisine de celle de *Norselaspis*, *Axinaspis* et *Acrotomaspis*. Son extrémité antérieure, s'étendant jusqu'à l'angle latéral du bouclier, est haute et arrondie, tandis que son extrémité postérieure est effilée et orientée postéro-dorsalement, rejoignant la crête qui sépare la face dorsale de la face latérale de la division abdominale. On y distingue principalement les fosses antéro-dorsales (*f.a.d.*) et antéro-ventrale (*f.a.v.*) séparées par une crête sinueuse (apparemment double, mais c'est peut-être là un artéfact car elle est simple chez *Nectaspis* sp. 1, fig. 39 B). Les fosses postérieures sont imprécises, mais il semble y en avoir deux successives en arrière de la fosse antéro-dorsale. Sur ce spécimen, je n'ai guère pu observer de foramen vasculaire ou nerveux perforant l'aire d'attache, en raison, probablement, du faible contraste entre l'os et la gangue. On peut néanmoins entrevoir l'emplacement du grand foramen pour la veine brachiale antérieure, entre les deux fosses antérieures (*?f.v.br.*, fig. 39).

3/ *Vue ventrale* : La face ventrale de l'exosquelette couvrant les régions rostrale, marginale et scapulaire, présente parfois une ornementation de fins sillons qui représentent peut-être des zones de discontinuité dans la couche superficielle, zones sans doute liées à la croissance.

Le contour de la fenêtre oralo-branchiale est ovale, plus long que large, et les échancrures branchiales y sont bien marquées, même dans la région postérieure (fig. 38). L'échancrure orale forme un arc de cercle de grand rayon. Elle est beaucoup plus large que chez *Kiaeraspis*, *Norselaspis* et *Axinaspis*, mais assez voisine par ses dimensions de celle d'*Acrotomaspis instabilis*.

La région prébranchiale de la cavité oralo-branchiale a été décrite succinctement par

Wängsjö (1952, fig. 15 C) puis, plus en détail, par Stensiö (1964, fig. 15). Toutefois, cette dernière description est erronée en ce qui concerne la structure de la fosse prébranchiale, ce qui me conduit à figurer à nouveau ici cette région de la cavité oralo-branchiale (fig. 37) sur la base des spécimens SVD 1047 et SVD 1048.

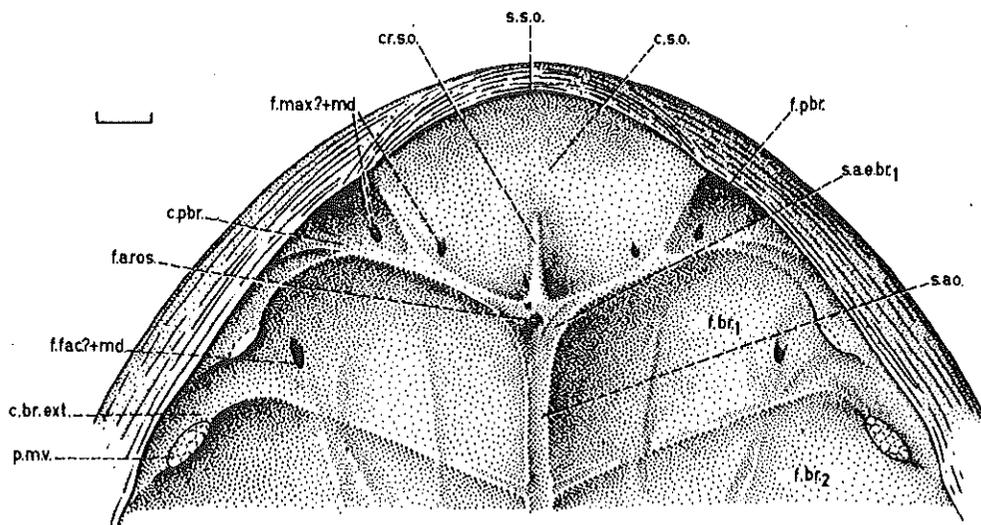


Fig. 37. — *Nectaspis areolata* WÄNGSJÖ. Reconstitution de la partie antérieure de la cavité oralo-branchiale, basée sur SVD 1047 et ENS 320. Vue ventrale. Echelle : 1 mm.

Le champ supra-oral (*c.s.o.*, fig. 37) est vaste, limité antérieurement par un sillon léger qui suit le bord de l'échancrure orale. En arrière du champ supra-oral se trouvent deux larges fosses supra-orales (*f.s.o.*, fig. 37) séparées par une crête saillante (*cr.s.o.*) et limitées postérieurement par la crête prébranchiale plus proéminente que chez tous les autres Osteostraci connus (sauf peut-être, chez *Acrotomaspis* et *Gustavaspis*) (*c.pbr.*, fig. 32, 37). Latéralement par rapport à l'ensemble champ supra-oral + fosses supra-orales, se trouve de chaque côté une fosse prébranchiale extrêmement réduite (*f.pbr.*, fig. 37), subtriangulaire et limitée postérieurement par la partie distale de la crête prébranchiale. Stensiö a figuré un conduit branchial externe partant postéro-latéralement de cette fosse prébranchiale (Stensiö, 1964, fig. 15, «*aqj.* 1»). Ce conduit est, en réalité, absent, comme chez tous les autres Osteostraci. Il ne s'agit en fait que d'une gouttière, limitée ventralement par une lame endosquelettique souvent brisée, et qui livrait passage à la partie antérieure de la veine marginale, ou à la partie postérieure de la veine rostrale. Cette gouttière se prolonge antérieurement par un canal qui pénètre dans la région rostrale et postérieurement par un autre canal plus large (*f.v.marg.*, fig. 6 B) par lequel la veine marginale sortait dans la cavité oralo-branchiale. A cet égard, cette partie latérale des fosses prébranchiales est donc pratiquement semblable à celle décrite chez *Norselaspis* (fig. 5 B, C ; 6 A).

La partie proximale de la crête prébranchiale porte sur son sommet un sillon qui communique avec le sillon médian pour l'aorte dorsale (*s.a.e.br.* 1, fig. 37) et qui

devait loger soit la première artère efférente branchiale, soit la première artère extra-branchiale (selon l'hypothèse proposée p. 85). Au niveau de la confluence médiane de ces deux sillons, la partie antérieure de la crête aortique est perforée par un large foramen auquel fait suite, dans l'endosquelette, un court canal qui se ramifie et s'ouvre à nouveau dans les fosses supra-orales. Ce canal livrait vraisemblablement passage à une artère rostrale issue de la partie antérieure de l'aorte dorsale (*f.a.ros.*, fig. 37).

Enfin, le canal pour le rameau maxillaire du trijumeau s'ouvrait de chaque côté par deux foramens, l'un situé dans la fosse prébranchiale et l'autre dans la partie latérale de la fosse supra-orale (*f.max.? + md.*).

Les crêtes prébranchiales se prolongent chacune postéro-latéralement par une crête saillante qui limite latéralement la première fosse branchiale. Je n'ai pas pu déterminer si cette crête porte, comme les crêtes interbranchiales, un processus médio-ventral dépourvu de lamelle périchondrale, mais il existe un net processus à cet endroit (fig. 37).

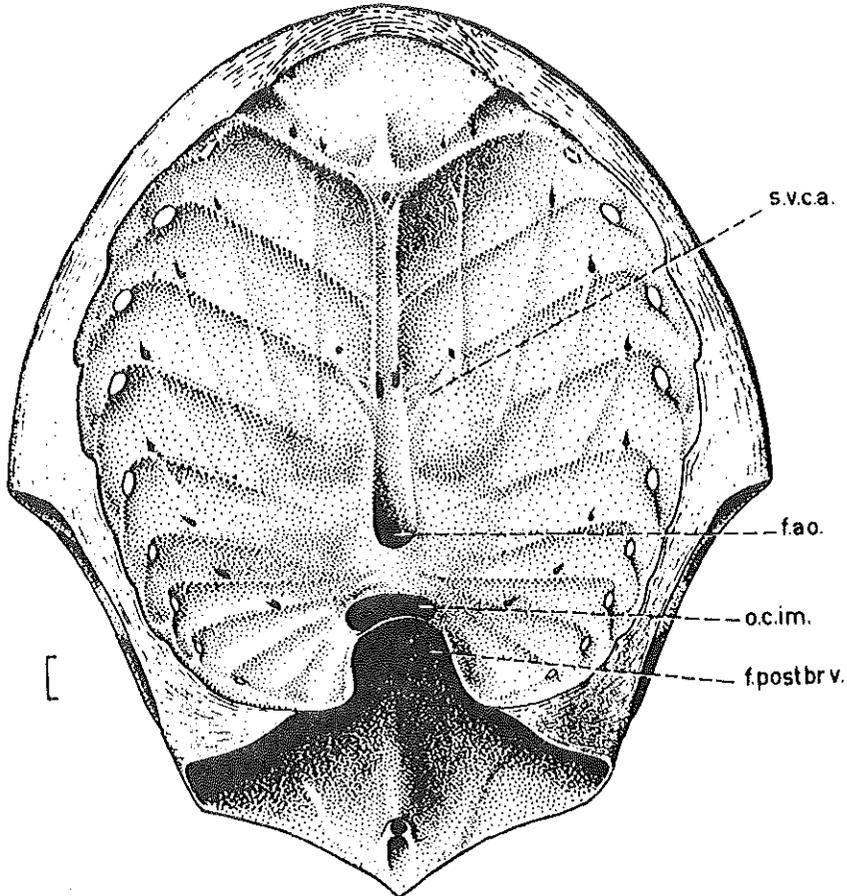


Fig. 38. — *Nectaspis areolata* WÄNGSJÖ. Reconstitution du bouclier, basée sur SVD 1047, 1048, 1050 et ENS 320. Vue ventrale. Echelle : 1 mm.

Le sillon pour l'aorte dorsale est relativement large (*s.ao.*, fig. 37). Au niveau de chacune des trois crêtes interbranchiales antérieures en partent des sillons qui logeaient soit les artères afférentes branchiales, soit les artères extrabranchiales (*s.a.e.br.*, fig. 37). En arrière de la seconde crête interbranchiale, un large sillon part de chaque côté du sillon pour l'aorte dorsale, formant avec l'axe médian un angle plus aigu que celui que forment les crêtes interbranchiales avec le même axe (*s.v.c.a.*, fig. 38). Il ne fait aucun doute que ce sillon est l'homologue de celui, moins profond, que l'on observe en arrière des foramens carotidiens chez *Norselaspis glacialis* (fig. 9 B 2) et chez *Kiaeraspis auchenaspidoides* (Stensiö, 1964, fig. 5, « *v.ca.* »). Il peut être interprété comme ayant logé la partie antérieure de la veine cardinale antérieure. Sur certains spécimens, notamment sur l'holotype, la partie antérieure de ce sillon est perforée par un foramen par lequel une veine issue de la veine frontale rejoignait la veine cardinale antérieure homolatérale (Stensiö, 1964, fig. 17 B, « *v.v.n.* »). Cette veine anastomotique, qui est présente de manière inconstante chez divers autres Osteostraci (Stensiö, 1964, fig. 5, 8), correspond topographiquement et fonctionnellement à la veine faciale *s.str.* des Petromyzontida (Hatta, 1922, fig. 13, « *v.fac.* »).

Postérieurement, le sillon aortique se poursuit par le foramen aortique et le canal aortique (*f.ao.*, fig. 38). La longueur de ce dernier varie en fonction de l'extension antérieure de la lame osseuse qui le ferme ventralement. Chez certains individus (SVD 1050), le foramen aortique s'ouvre loin en avant de l'ouverture de la cavité intramurale, tandis que, chez d'autres (SVD 1049, fig. 127 A), il s'ouvre juste au-dessus de cette dernière. C'est le premier de ces deux cas qui a été considéré ici pour la reconstitution générale de la cavité oralo-branchiale (fig. 38). Le foramen postbranchial ventral (*f.postbr.v.*) est toujours largement ouvert ventralement et présente une légère dissymétrie.

Les cinq premières crêtes interbranchiales antérieures forment, vers l'avant, un angle d'environ 60° avec l'axe du bouclier (fig. 38). Elles sont remarquablement parallèles et régulièrement espacées, contrairement à ce que l'on observe chez les formes primitivement « oligobranchiates » (notamment les Scolenaspidiens). De ce fait, les quatre ou cinq premières fosses branchiales ont des dimensions sensiblement égales. Comme chez les autres Kiaeraspidiens, ainsi que les Benneviaspidiens, les canaux pour les nerfs viscéraux s'ouvrent distalement dans la partie latérale des fosses branchiales (fig. 37, 38).

Du fait de l'absence de paroi ventrale de la division abdominale du bouclier, la région occipitale endosquelettique qui s'étend contre la face dorsale de la cavité abdominale, est en grande partie visible en vue ventrale (fig. 38). Malheureusement, elle n'est pas conservée de manière satisfaisante sur le matériel connu de cette espèce. Tout au plus apparaît-elle en négatif sur le spécimen SVD 1047. Elle semble bien être identique à celle des autres Kiaeraspidiens, et ne dépasse pas, vers l'arrière, la limite postérieure de l'endosquelette.

4/ *Anatomie interne* : L'anatomie interne de *Nectaspis areolata* n'a pu être convenablement étudiée que sur deux spécimens, ENS 320 (holotype) et ENS 321 (Wängsjö, 1952, pl. 106-110, 112: 1). Les spécimens SVD 1051 et SVD 1052 permettent toutefois d'observer quelques détails de l'anatomie interne qui ne font que confirmer ce qui est visible sur les deux spécimens ENS. La fig. 40 montre une reconstitution générale du

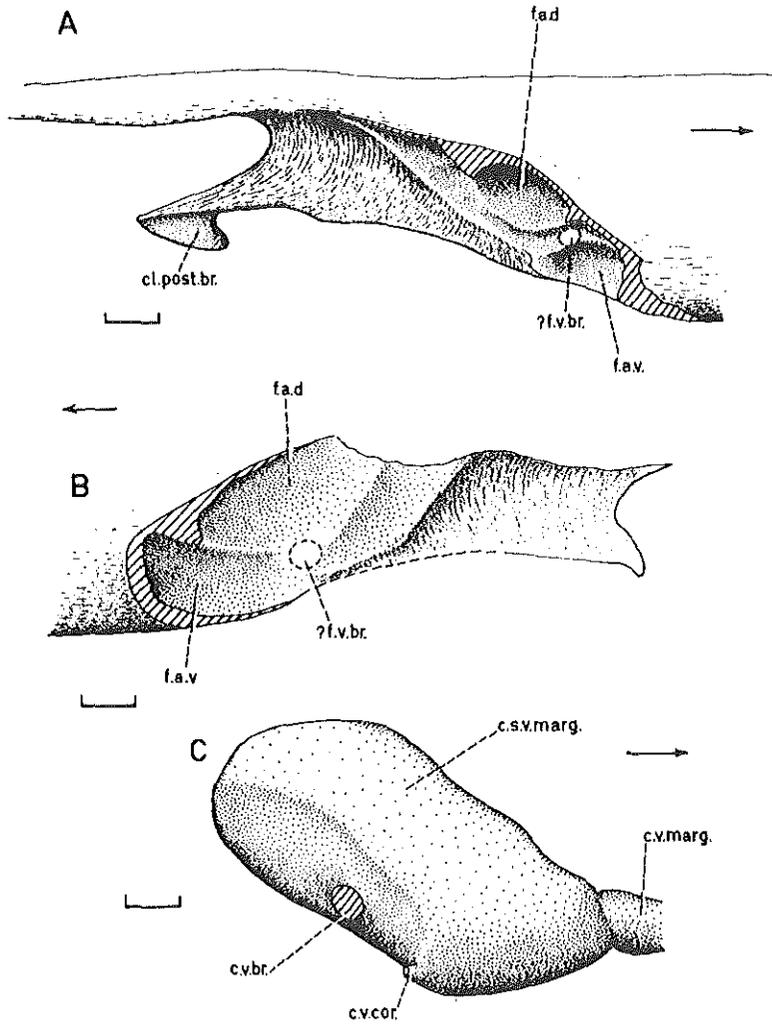


Fig. 39. — A, *Nectaspis areolata* WÄNGSJÖ. Aire d'attache de la nageoire droite, vue latérale, dessin à la chambre claire de SVD 1046. B, C, *Nectaspis* sp. 1, Formation de Wood Bay, Division de Stjordalen (ou sommet de Lykta), Børgen, Spitsberg ; B, aire d'attache de la nageoire gauche, vue latérale, dessin à la chambre claire de SVD 1066 ; C, moulage interne naturel de la cavité pour le sinus veineux marginal droit, dessin à la chambre claire de SVD 1066. Echelle : 1 mm. La flèche indique l'avant.

moulage des canaux et cavités du bouclier de *N. areolata*, basée sur ces quelques spécimens où les structures internes sont visibles (le complexe marginal est omis, mais sera décrit plus loin chez *N. sp. 1*). Les deux caractères les plus frappants sont d'une part l'absence de myodome postéro-ventral à orientation médiale et, de l'autre, l'indépendance presque totale du canal pour le nerf facial et le rameau mandibulaire (*c.fac.?* + *md.*) par rapport à la cavité orbitaire. En ce qui concerne le premier de ces deux caractères

taspis. Vers l'avant, le canal pour la veine marginale (*c.v.marg.*, fig. 39 C) rejoint l'angle postéro-latéral de la fosse prébranchiale, juste au niveau de l'extrémité distale de la crête prébranchiale.

Nectaspis sp. 1 est probablement très proche de *N. dellei*, avec lequel il partage l'allongement considérable de la division céphalique du bouclier. Néanmoins, il atteint à peine la taille des plus petits individus de cette espèce. La dalle de grès gris qui a livré ce spécimen provient vraisemblablement d'un niveau qui affleure sur le flanc N. de Garborgfjellet et d'où provient aussi un grand Scolenaspidien à ornementation tuberculée, indiquant une position très élevée dans la Formation de Wood Bay. Ces deux Osteostraci permettent provisoirement de placer ces grès gris soit dans la partie terminale de la Division de Lykta (ce qui est peu probable en raison de l'absence de *Doryaspis nathorsti*), soit, plus vraisemblablement, dans la partie inférieure de la Division de la Stjørdalen.

2 — 3 : CONCLUSION A L'ÉTUDE DES KIAERASPIDIENS

Comme il a été mentionné plus haut, l'état primitif des Kiaeraspidiens est vraisemblablement représenté par la morphologie de *Kiaeraspis auchenaspidoides*. Cette espèce, la plus ancienne du groupe, est dépourvue de myodome postérieur à orientation médiale, possède des crêtes interbranchiales de type « orthobranchiate », mais ses fosses supra-orales sont peu marquées, sa division abdominale est très allongée, ses champs latéraux sont encore bien développés et entiers et, ne s'étendant pas sur la division abdominale, ses processus cornuaux sont encore présents, quoique petits, et son champ médian dorsal est allongé (fig. 41 A).

Tous les autres Kiaeraspidiens présentent une réduction plus ou moins poussée de la division abdominale, accompagnée d'une tendance à la réduction des fosses prébranchiales, d'une disparition totale des processus cornuaux, et d'une extension des champs latéraux sur la division abdominale (fig. 41 : 2).

La première étape dans l'évolution de ce groupe est marquée par la disparition des processus cornuaux (fig. 41 : 2) qui, semble-t-il, coïncide avec le début de la réduction des flancs de la division abdominale qui sont nettement concaves postérieurement en vue latérale, chez *Norselaspis glacialis*.

La seconde étape est marquée par la réduction et la fragmentation des champs latéraux (fig. 41 : 3). Ce caractère est connu chez *Axinaspis whitei*, *Acrotomaspis*, *Gustavaspis* et *Nectaspis*. Il est accompagné par une réduction plus poussée des fosses prébranchiales et une accentuation de la crête prébranchiale.

L'ensemble des espèces à champs latéraux subdivisés peut être réparti en trois groupes. Deux groupes sont certainement chacun monophylétiques : *Acrotomaspis* et *Gustavaspis* d'une part, qui perdent le foramen pinéal et chez qui la bouche migre vers l'avant, puis dorsalement (fig. 41 : 6), et les espèces du genre *Nectaspis* de l'autre, chez qui la division abdominale présente le maximum de réduction (fig. 41 : 7). Le troisième groupe, représenté par *Axinaspis whitei* et les quelques espèces indéterminées rapportées à ce genre (*A. sp. 1* et « *A* » sp. 2) est probablement paraphylétique et constitue le groupe souche d'où est issu l'ensemble des deux groupes précédents. Provisoirement, je considérerai ici les espèces *A. whitei* et *A. sp. 1* comme constituant un petit ensemble monophylétique caractérisé par une division abdominale très étroite (fig. 41 : 4).

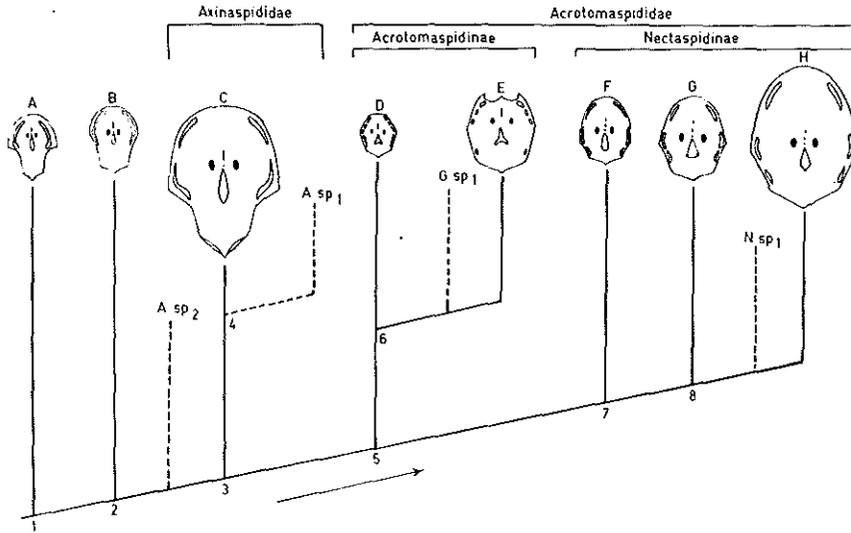


Fig. 41. — Relations phylogénétiques entre les Kiaeraspidiens.

Taxons : A, *Kiaeraspis auchenaspidoides* STENSIÖ ; B, *Norselaspis glacialis* n.g., n.sp. ; C, *Axinaspis whitei* WÄNGSJÖ ; D, *Acrotomaspis instabilis* WÄNGSJÖ ; E, *Gustavaspis trinodis* (WÄNGSJÖ) ; F, *Nectaspis peltata* WÄNGSJÖ ; G, *Nectaspis areolata* WÄNGSJÖ ; H, *Nectaspis dellei* WÄNGSJÖ. Principaux caractères dérivés : 1. fosses prébranchiales petites, disposition « orthobranchiate » des crêtes interbranchiales, division abdominale longue, processus cornuaux réduits, plaque pinéale absente ; 2. fosses supra-orales grandes, processus cornuaux absents, division abdominale puis courte et à bord postéro-latéral échancré, champs latéraux s'étendant postérieurement sur la division abdominale ; 3. champs latéraux subdivisés, division abdominale largement échancrée vers l'arrière en vue latérale, fosses prébranchiales réduites ; 4. division abdominale très nettement plus étroite que la division céphalique, dimensions relativement grandes ; 5. fosses supra-orales très grandes, fosses prébranchiales très réduites, division abdominale très courte latéralement, champs latéraux divisés en trois parties ou plus ; 6. échancrure orale terminale ou dorsale, champs latéraux subdivisés en quatre parties, champ dorsal triradié ; 7. région médiane ventrale de la division abdominale indépendante du reste du bouclier ou totalement régressée, crête prébranchiale très proéminente ; 8. orifice naso-hypophysaire à divisions séparées, région pré-hypophysaire plus longue.

Les genres *Acrotomaspis* et *Gustavaspis* partagent avec *Nectaspis* plusieurs caractères dérivés dont le principal est l'apparition d'une crête prébranchiale saillante et la réduction considérable des fosses prébranchiales. A ces caractères, il faut aussi ajouter la fragmentation plus poussée des champs latéraux (3 ou 4 parties séparées pour chaque champ), le raccourcissement du champ dorsal médian et la réduction considérable des parois latérales et ventrale de la division abdominale (fig. 41 : 5).

Au sein du genre *Nectaspis*, il semble bien, comme nous l'avons vu plus haut, qu'il existe un morphocline allant de *N. peltata* à *N. dellei* et concernant l'accroissement de la taille, l'allongement de la région pré-hypophysaire, le raccourcissement du champ médian dorsal, le type de division des champs latéraux, l'accentuation de la séparation entre les deux divisions de l'orifice naso-hypophysaire. Pour cette raison, je considère *N. peltata* comme l'espèce-sœur de l'ensemble *N. areolata* + *N. dellei* (fig. 41 : 8).

Dans l'ensemble *Acrotomaspis* + *Gustavaspis*, il est clair que c'est *A. instabilis*

qui est l'espèce la moins dérivée. Ses champs latéraux sont encore bien développés et son échancrure orale, quoique subterminale, n'apparaît pas en vue dorsale.

Compte tenu de l'ordre le plus probable d'apparition de ces caractères dérivés, la phylogénie des Kiaeraspidiens que je propose ici est illustrée dans son ensemble par la fig. 41. Son calage chronologique, de la Division de Ben Nevis du Groupe Red Bay jusqu'au sommet de la Formation de Wood Bay est exprimé par la fig. 42.

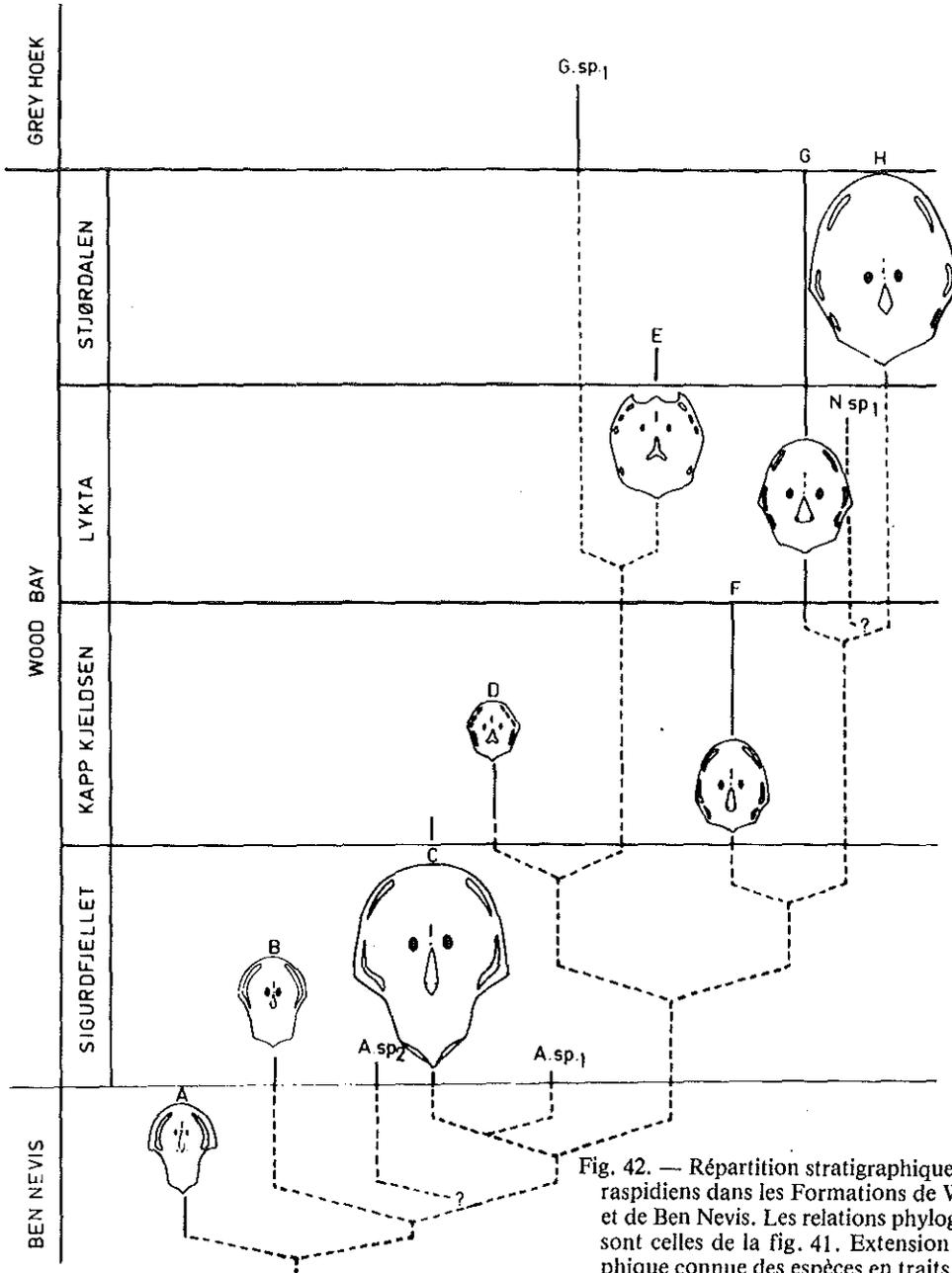


Fig. 42. — Répartition stratigraphique des Kiaeraspidiens dans les Formations de Wood Bay et de Ben Nevis. Les relations phylogénétiques sont celles de la fig. 41. Extension stratigraphique connue des espèces en traits continus.

La classification qui découle de cette phylogénie est la suivante :

Rang inconnu : Kiaeraspidiens

Plésion *Kiaeraspis auchenaspidoides*

Plésion *Norselaspis glacialis*

Plésion ? « *Axinaspis* » sp. 2

Famille Axinaspidae nov. fam.

Axinaspis whitei

Axinaspis sp. 1

Famille Acrotomaspididae OBROUCHEV

Sous-famille Acrotomaspidinae OBROUCHEV

Genre *Acrotomaspis*

A. instabilis (formes A et B)

Genre *Gustavaspis*

G. trinodis

G. sp. 1

Sous-famille Nectaspidinae STENSIÖ

Genre *Nectaspis*

N. peltata

N. areolata

N. sp. 1

N. dellei

REMARQUES SUR LA PHYLOGÉNIE DES OSTEOSTRACI ET LA POSITION PHYLOGÉNÉTIQUE DES KIAERASPIDIENS

Les Osteostraci constituent un groupe monophylétique de Craniata sans mâchoires, dont les principales autapomorphies sont :

1. le développement de champs électriques ou sensoriel latéraux et dorsaux d'un type unique ;
2. La position très antérieure de l'appareil branchial par rapport à l'encéphale ;
3. le développement d'un bouclier céphalique endo- et exosquelettique recouvrant l'appareil branchial ;
4. la déviation de l'aorte dorsale vers la droite dans la région cardiaque.

Le groupe frère actuel des Osteostraci est vraisemblablement représenté par les Petromyzontida, avec lesquels ils partagent au moins une synapomorphie : la présence d'un orifice naso-hypophysaire en position dorsale et d'un sac hypophysaire fermé postérieurement. La prédominance du ganglion habénulaire droit sur le gauche, souvent citée comme une synapomorphie des deux groupes, est connue chez certains Myxinoidea et Gnathostomata et ne peut donc être retenue.

1 — HISTORIQUE

Les quelques phylogénies qui ont été proposées jusqu'alors pour les Osteostraci sont soit dérivées d'une classification typologique, soit établies uniquement en fonction

de la distribution stratigraphique des espèces. La plus plausible est celle proposée par Heintz (1939, p. 105) qui considère *Ateleaspis* comme l'une des formes les plus primitives de ce groupe ; notamment par la faible concentration des nageoires paires, la présence de petites écailles sur la face ventrale du bouclier et la faible ossification de l'endosquelette. Cet auteur considère, comme l'avait fait Stensiö (1927), que les Tremataspidae représentent un groupe hyperspécialisé dont l'extension postérieure du bouclier et la perte des nageoires paires sont secondaires. Westoll (1945) proposa trois phylogénies qui ne sont autres que des séries morphologiques. L'une est inspirée de celle de Heintz, tandis que les autres montrent *Tremataspis* comme étant à l'origine des Osteostraci, et cela pour des raisons principalement d'ordre stratigraphique. Cette conception sera reprise ensuite par Denison (1951a) pour qui les Tremataspidae constituent un groupe souche d'où dérivent indépendamment les Didymaspinae, Oeselaspi-nae, Sclerodontidae, Ateleaspididae, Cephalaspididae et Kiaeraspidinae. Pour cet auteur, les nageoires paires des Osteostraci sont apparues au moins deux fois, par fragmentation et mobilisation du bord latéral du bouclier. Cette conception sera vivement critiquée par Wängsjö (1952, p. 557-558) qui, comme Stensiö et Heintz, considère à juste titre les Tremataspidae comme un petit groupe dérivé très tôt à partir d'un groupe d'Osteostraci pourvus de nageoires paires. Bien que cet auteur ne propose aucune phylogénie précise pour les Osteostraci, il semble plutôt enclin à considérer les Ateleaspididae comme représentant le type d'Osteostraci le plus primitif (Wängsjö, 1952, p. 550-551).

Stensiö (1958, 1964) ne propose pas non plus de phylogénie, mais signale simplement que les Orthobranchiata sont, dans l'ensemble, « moins spécialisés » que les Oligobranchiata et les Nectaspiformes ; ceci probablement en raison du fait qu'il considère que la disposition « orthobranchiate » des fosses branchiales est plus proche de la disposition métamérique qu'il suppose être primitive.

Obrouchev (1964) donne une « phylogénie » des Osteostraci où il distingue six groupes monophylétiques dont les rapports entre eux ne sont pas connus : les Tremataspidae, Tannuaspididae, Sclerodontidae, Cephalaspididae (Ateleaspididae + Cephalaspididae), Kiaeraspididae (Kiaeraspididae + Hemicyclaspididae + Mimetaspididae + Benneviaspididae) et Nectaspidida. Cette phylogénie, bien que ne donnant pratiquement aucune information sur les relations entre ces groupes, présente au moins l'avantage sur celle de Denison de ne pas considérer les Tremataspidae comme le groupe souche des Osteostraci. Comme nous le verrons plus loin, les Tremataspidae partagent avec *Thyestes verrucosus* et *Procephalaspis oeselensis* de nombreuses synapomorphies, dont certaines ont été considérées comme des caractères primitifs d'Osteostraci par Denison (1951a). Il me paraît donc beaucoup plus satisfaisant de considérer les Tremataspidae comme un groupe de Thyestidiens très dérivés, apparu dès la fin du Wenlockien.

Tarlo (1967, p. 630) a proposé une phylogénie des Osteostraci où les Tremataspidida constituent un groupe-souche d'où dériveraient séparément les Tannuaspidida, les Sclerodontida, les Didymaspidida, ainsi qu'un ensemble monophylétique comprenant tous les autres Osteostraci (Ateleaspidida, Thyestida, Cephalaspidida, Kiaeraspidida, Mimetaspidida, Benneviaspidida) à l'exception des Nectaspidiformes, dont les affinités ne sont pas précisées. Là encore, cette phylogénie ne s'appuie guère que sur de vagues arguments stratigraphiques et sur le degré de divergence morphologique des groupes.

L'argument stratigraphique invoqué pour placer les Tremataspidae comme groupe souche des Osteostraci a, du reste, été réfuté depuis, notamment par la datation d'*Ateleaspis tessellata* du Wenlockien supérieur (Ritchie, 1967) et la découverte de restes attribuables à *Hemicyclaspis* sp. dans les grès de Burgvik (Gotland) d'âge Ludlowien supérieur (Spjeldnaes, 1950 et observations personnelles).

J'ai également proposé (Janvier, 1975b, fig. 5) une phylogénie des Osteostraci, dont je rejette maintenant l'essentiel et dont je déconseille l'utilisation.

La phylogénie que je propose ici (fig. 43) est fondée sur une analyse de l'état des principaux caractères observables chez la plupart des Osteostraci. Sans prétendre être définitive, cette phylogénie est établie en fonction du plus petit nombre possible de convergences et les relations de parenté ne sont fondées que sur l'existence de caractères *dérivés* partagés (synapomorphies).

2 — PRINCIPAUX GROUPES MONOPHYLÉTIQUES D'OSTEOSTRACI

Les nageoires paires des Osteostraci ont dû s'individualiser à partir de nageoires ventro-latérales mobiles, pourvues de musculature et de rayons, et présentant une partie basale très longue, à l'instar des nageoires paires de certains Anaspida. Chez les Osteostraci primitifs, les nageoires paires devaient s'étendre assez loin vers l'avant, de chaque côté du bouclier (Janvier, 1975b). Chez des formes plus dérivées, la partie basale des nageoires paires est devenue plus courte, leur donnant ainsi une plus grande mobilité ; puis est apparue, en avant de chaque nageoire paire, une expansion du bouclier : le processus cornual. Ce processus comprend un axe endosquelettique, généralement parcouru par une artère et deux veines cornuales, et recouvert d'une épaisse couche exosquelettique. L'apparition des processus cornuaux semble bien avoir été un phénomène unique dans l'histoire des Osteostraci, ou, du moins, rien ne permet de supposer qu'ils sont apparus plusieurs fois. Pour cette raison, je considère que l'ensemble des Osteostraci pourvus de ces processus constituent un groupe monophylétique, nommé ici « Osteostraci cornuats » (fig. 43, 5). Les processus cornuaux peuvent disparaître secondairement chez ces derniers, notamment chez les Kiaeraspidiens, certains Thyestidiens (Tremataspidae) et certains Benneviaspidiens (Boreaspidae).

Outre les cornuats, qui constituent l'essentiel de ce groupe, les Osteostraci comprennent un petit nombre d'espèces primitivement dépourvues de processus cornuaux ou, du moins, pour lesquelles il n'existe aucune preuve que cette absence fût secondaire. Ces Osteostraci, parfois désignés sous le nom d'Osteostraci « non-cornuats » (Ritchie, 1967), constituent vraisemblablement un groupe-souche, paraphylétique.

Parmi les Osteostraci « non-cornuats », c'est *Hemicyclaspis murchisoni* qui partage le plus grand nombre de synapomorphies avec les Osteostraci cornuats (fig. 43, 4) : réduction de la nageoire dorsale antérieure à une simple écaille médiane, nageoires paires nettement sténobasales, champs latéraux étroits et délimités, écailles du tronc relativement grandes, membranes sub-orolobranchiale couverte de plaques dermiques relativement grandes. Pour cette raison, je considère cette espèce comme étant l'espèce-sœur des Osteostraci cornuats [les autres espèces rapportées au genre *Hemicyclaspis* sont trop mal connues pour être prises ici en considération, et la monophylie du genre *Hemicyclaspis* dans son acceptation actuelle est loin d'être garantie. En outre, *Hemite-*

leaspis heintzii WESTOLL (1945) a été rapporté par Ritchie (1967) au genre *Hemicyclaspis* sur des critères purement typologiques. Il semble, en fait, que cette espèce possédait des écailles plus proches de celles de *Ateleaspis* et *Aceraspis* que de celles de *Hemicyclaspis*, bien que ses champs latéraux soient étroits, comme ceux de *H. murchisoni* et des Osteostraci cornuates. Il n'est donc pas impossible que *H. heintzii* représente l'espèce-sœur de l'ensemble *Hemicyclaspis murchisoni* + Osteostraci cornuates et, pour cette raison, j'estime préférable de conserver le nom générique d'*Hemiteleaspis*].

Tous les autres Osteostraci « non-cornuates » connus sont pourvus de deux nageoires dorsales bien développées. Parmi ceux-ci, toutefois, les deux espèces du genre *Hirella* (Heintz, 1939, 1969), vraisemblablement monophylétique, partagent avec l'ensemble des Osteostraci cités précédemment (*H. murchisoni* + Osteostraci cornuates) au moins deux importants caractères dérivés : membrane sub-orolobranchiale couverte de plaques dermiques relativement grandes et nageoires paires nettement sténobasales (fig. 43 : 3).

Enfin, les deux espèces les moins dérivées des Osteostraci sont *Ateleaspis tessellata* et *Aceraspis robusta*, dont les nageoires paires sont très eurybasales et dont la membrane sub-orolobranchiale est couverte de petites écailles arrondies ressemblant à des écailles de « *Thelodus* » (Kiaer, 1924). En raison de leur ressemblance, ces deux espèces ont été placées par Ritchie (1967) dans le même genre, *Ateleaspis*. Toutefois, la définition de ce genre donnée par cet auteur ne comporte que des caractères plésiomorphes et, par conséquent, il n'est guère évident que ce regroupement soit justifié. En revanche, il semble que *A. robusta* partage avec l'ensemble des autres Osteostraci plus de caractères dérivés que *A. tessellata*, notamment la présence d'un bord marginal du bouclier plus consolidé et orné de rides longitudinales, des orbites plus proches de l'axe du bouclier et, peut-être, des nageoires paires à partie basale légèrement plus courte que celles de *A. tessellata* (fig. 43, 2). Pour cette raison, je préfère conserver le nom de *Aceraspis* (KIAER, 1924) pour *A. robusta*. *A. tessellata* serait donc l'Osteostraci le moins dérivé et le plus proche morphologiquement du morphotype des Osteostraci. Cette position attribuée à *A. tessellata* n'est pas incompatible avec son âge Wenlockien supérieur, qui en fait l'un des Osteostraci les plus anciens connus.

Si les Osteostraci « non-cornuates » permettent de définir un morphocline relativement satisfaisant, les relations phylogénétiques entre les Osteostraci cornuates sont, en revanche, beaucoup plus difficiles à établir. J'ai déterminé, au sein des Osteostraci cornuates, cinq groupes dont la monophylie est, pour le moment, assez probable (Janvier, 1980), mais dont le rang taxonomique respectif est encore indéterminé, leurs relations phylogénétiques proposées ici étant assez faiblement étayées. La phylogénie proposée ici pour les Osteostraci cornuates (fig. 43, 5) est cependant la première phylogénie de ce groupe qui respecte le principe d'économie d'hypothèse.

Les cinq groupes vraisemblablement monophylétiques d'Osteostraci cornuates sont : les Cephalaspidiens, les Thyestidiens, les Benneviaspidiens, les Scolenaspidiens et les Kiaeraspidiens. Leurs définitions respectives sont les suivantes :

1°/ *Cephalaspidiens* : Osteostraci cornuates à bord rostral primitivement parabolique, à processus cornuaux larges et aplatis, sur lesquels se prolongent postérieurement les champs latéraux. Champs latéraux étroits et de contour régulier. Canal *s.e.l.* 1 bifurqué en un point très proche de l'orbite et coudé à cet endroit. Canal pour le nerf

facial et, éventuellement, le rameau mandibulaire, passant entre les deux branches du canal *s.e.l.* 1.

2°/ *Thyestidiens* : Osteostraci cornuates à plaque pinéale quadrangulaire plus étroite et plus longue que chez les autres Osteostraci. Deux rangées longitudinales de gros tubercules de chaque côté sur la face dorsale du bouclier. Ligne sensorielle infra-orbitaire très courte et se recourbant médialement juste en avant de la région naso-hypophysaire. Champs latéraux et dorsal généralement réduits. Division extrabran-chiale des fosses branchiales très développée. Absence de myodome postéro-ventral à récessus médial.

3°/ *Benneviaspidiens* : Osteostraci cornuates dont les canaux vasculaires de la couche moyenne de l'exosquelette dorsal du bouclier ont perdu la disposition radiaire. Bouclier généralement plus large que long, très aplati dorso-ventralement, et à processus cornuaux situés assez loin en avant. Canal *s.e.l.* 1 bifurqué en un point très proche du champ latéral et canal pour le nerf facial passant postérieurement par rapport à celui-ci. Ornementation faible ou absente.

4°/ *Scolenaspidiens* : Osteostraci cornuates dont l'orifice naso-hypophysaire présente une division hypophysaire nettement plus large que la division nasale, et située au fond d'une fosse subcirculaire profonde. Champs latéraux de contour irrégulier, larges postérieurement et s'étendant peu sur les processus cornuaux. Processus cornuaux généralement longs, étroits et épais. Ornementation de petits tubercules arrondis et concentrés au centre des tessères. Crêtes interbranchiales saillantes, très obliques par rapport à l'axe du bouclier, et formant un angle droit avec les conduits extrabran-chiaux. Empreintes des lamelles branchiales généralement bien visibles.

5°/ *Kiaeraspidiens* : Osteostraci cornuates à processus cornuaux réduits ou totalement régressés, et à fosses supra-orales très développées. Fosses prébranchiales réduites. Champs latéraux étroits, proches du bord marginal, et s'étendant sur les régions latérales de la division abdominale. Orifice naso-hypophysaire relativement allongé. Myodome postérieur sans récessus médial. Ornementation de tubercules étoilés.

Les Cephalaspidiens comprennent le genre *Cephalaspis* (pratiquement restreint à son espèce-type, *Cephalaspis lyelli*, et à une ou deux autres espèces qui lui sont immédiatement apparentées) et l'ensemble des espèces du genre *Meteoraspis* n.g. (Janvier, 1980, p. 282), dont le type est *Cephalaspis gigas* WÄNGSJÖ. Le genre *Meteoraspis* est caractérisé par des processus cornuaux longs et à partie proximale large, portant la partie postérieure des champs latéraux, qui est étroite et longe le bord latéral de ces processus jusqu'à leur extrémité distale. Le champ médian dorsal est plutôt large et court, incluant les ouvertures internes des conduits endolymphatiques et l'orifice naso-hypophysaire est en forme de fente allongée. La couche superficielle de l'exosquelette est, dans l'ensemble, lisse et continue. Je rassemble dans le genre *Meteoraspis* les espèces *C. oblonga*, *C. lanternaria*, *C. moythomasi*, *C. semicircularis*, *C. menoides*, *C. laticornis*, *C. caroli*, *C. gigas*, *C. lata*, *C. hoegi*.

Il est possible que les genres *Mimetaspis* (STENSIÖ, 1958), *Pattenaspis* (STENSIÖ, 1958) et *Hildenaspis* (JANVIER, 1976) constituent un petit groupe monophylétique (fig. 43, 7) caractérisé par un accroissement de la taille des orbites et l'apparition de denticules sur le bord médial des processus cornuaux. Par le mode de bifurcation du canal *s.e.l.* 1, ces trois genres s'apparentent probablement plus aux Cephalaspidiens qu'à

tout autre groupe d'Osteostraci cornuatae. Contrairement à l'opinion de Stensiö (1958, 1964), *Mimetaspis* ne présente pas de disposition « orthobranchiate » des crêtes interbranchiales.

Les Thyestidiens comprennent les espèces suivantes : *Procephalaspis oelensis*, *Auchenaspis egertoni*, *A. salteri*, *Thyestes verrucosus*, *Dartmuthia gemmifera*, *Saaremaaspis mickwitzii*, *Timanaspis kossovoii*, *Oeselaspis pustulata*, *Tremataspis schmidti*, *T. mammillata*, *T. rohoni* ainsi que, probablement, *Witaaspis schrenckii*, *Didymaspis grindrodi*, *Sclerodus pustuliferus* et *Tyriaspis whitei*. Les genres *Tremataspis*, *Dartmuthia*, *Saaremaaspis*, *Oeselaspis* et *Timanaspis* constituent le groupe monophylétique des Tremataspididae.

Les Benneviaspidiens comprennent trois groupes monophylétiques : le genre *Benneviaspis* s. str. (restreint à *B. holtedahli* et aux espèces qui partagent avec lui la forme trilobée du bord postérieur du champ dorsal), le genre *Hoelaspis* (monospécifique avec *H. angulata*) et les Boreaspididae (caractérisés par la structure cancellaire de l'endosquelette). Il existe également plusieurs Benneviaspidiens primitifs, pourvus encore d'une trace de plaque pinéale, et attribués à « *Benneviaspis* » (« *B.* » *anglica*, « *B.* » *lankesteri*), mais dont la position phylogénétique est indéterminée. *Ectinaspis heintzi* est peut-être l'espèce-sœur des Benneviaspidiens, avec lesquels elle partage l'aplatissement du bouclier et la forme des processus cornuaux. Il est probable que cet ensemble s'enracine dans l'ensemble d'espèces rassemblées sous le nom de « *Securiaspis* » (fig. 43, 15).

Les Scolenaspidiens comprennent *Scolenaspis signata* (WÄNGSJÖ) (Jarvik, 1954), les espèces rapportées au genre *Zenaspis* s.str. (*Z. salweyi*, « *Cephalaspis* » *metopias*), ainsi qu'un grand nombre d'espèces placées jadis dans le genre « *Cephalaspis* » s.l. et qui devront être regroupées dans de nouveaux genres en fonction de leurs relations phylogénétiques (« *C.* » *corystis*, « *C.* » *hastata*, « *C.* » *ibex*, « *C.* » *crofti*, « *C.* » *broughi* et « *C.* » *verruculosa*). Les espèces « *C.* » *pagei*, « *C.* » *powriei* et « *C.* » *spinifer*, du Dévonien inférieur de Grande-Bretagne sont probablement soit des Scolenaspidiens primitifs, soit des espèces immédiatement apparentées aux Scolenaspidiens (fig. 43, 17). Ces trois espèces ne partagent pas avec *Cephalaspis lyelli* que des caractères généraux d'Osteostraci cornuatae qui ne justifient pas leur attribution au genre *Cephalaspis*.

Enfin, les Kiaeraspidiens et leurs relations phylogénétiques ont été traités en détail au chapitre précédent.

Les relations phylogénétiques entre ces cinq groupes sont extrêmement difficiles à établir, notamment en raison de l'absence de données précises sur l'anatomie interne des Osteostraci « non-cornuatae ». En effet, il est difficile de déterminer quels sont les caractères de l'anatomie interne qui sont apomorphes ou plésiomorphes pour les Osteostraci cornuatae et, de ce fait, j'ai été conduit à utiliser principalement des caractères visibles sur l'exosquelette.

Chez les Cephalaspidiens (notamment chez *C. lyelli*) il semble qu'il y ait persistance d'une trace de la nageoire dorsale antérieure, comme chez *Hemicyclaspis murchisoni*, sous la forme d'une écaille faîtière plus importante que les autres (White, 1958, fig. 2, 3). En revanche, chez « *C.* » *pagei* et « *C.* » *powriei* (STENSIÖ, 1932), apparentés aux Scolenaspidiens, ainsi que chez *Auchenaspis egertoni* (STENSIÖ, 1932), il n'existe plus aucune trace de la nageoire dorsale antérieure. Si l'on admet une généralisation de ce caractère à l'ensemble des Thyestidiens et des Scolenaspidiens, on peut proposer,

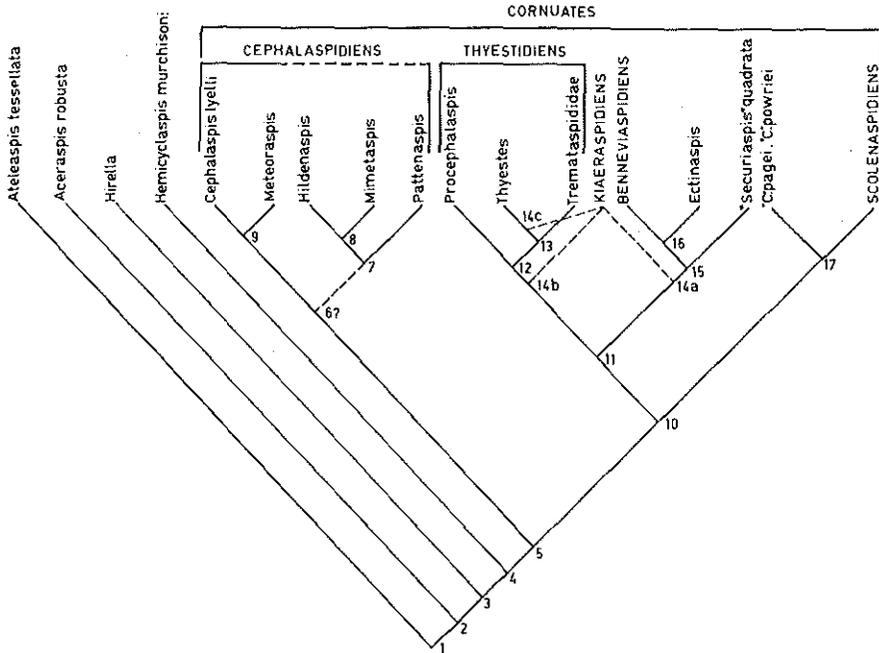


Fig. 43. — Relations phylogénétiques entre les Osteostraci.

Principaux caractères dérivés : 1. bouclier, champs latéraux et dorsal ; 2. bord marginal et rostral du bouclier couvert de grandes plaques dermiques nageoires paires légèrement plus sténobasales ; 3. nageoires paires nettement sténobasales, membrane sub-oralo-branchiale couverte de grandes plaques dermiques au lieu de petites écailles ; 4. champs latéraux bien définis, étroits et proches du bord marginal, réduction de la nageoire dorsale antérieure, qui subsiste sous forme d'une grande écaille faitière, écailles latérales du tronc plus grandes ; 5. processus cornuaux, exosquelette ventral de la division abdominale continu ; 6. *s.e.l.* 1 bifurqué en un point proche de l'orbite et coudé à cet endroit ; 7. ornementation de tubercules allongés, orbites très grandes, processus cornuaux fins et denticulés ; 8. perte de la plaque pinéale, très petite taille ; 9. processus cornuaux larges et plats, couche superficielle de l'exosquelette continue (?) ; 10. perte totale de toute trace de nageoire dorsale antérieure, ornementation de tubercules costulés ; 11. canal *s.e.l.* 1 bifurqué en un point très proche du champ latéral ; 12. canaux *max.*? + *md* et *fac.*? + *md*. passant en avant du canal *s.e.l.* 1, plaque pinéale trapue, division extrabrancheiale des fosses branchiale très vaste, ligne infra-orbitaire à trajet plus médial ; 13. doubles rangées de gros tubercules sur la division abdominale, division abdominale longue, nombre réduit de canaux *s.e.l.*, ouverture externe des conduits endolymphatiques situées à l'extérieur du champ médian dorsal, ligne infra-orbitaire à trajet très médial, plaque pinéale très étroite ; 14a. disposition « orthobranchiate » des crêtes interbranchiales, perte de la plaque pinéale (?) ; 14b. myodome postéro-ventral sans récessus médial, ornementation de gros tubercules costulés, larges forams pour les veines extrabrancheiales ; 14c. mêmes caractères que pour 14b avec, en plus, division abdominale très longue et processus cornuaux réduits ; 15. disposition « orthobranchiate » des crêtes interbranchiales, sinus scapulaire large ; 16. bouclier aplati, processus cornuaux plus rectilignes et dirigés plus latéralement ; 17. champs latéraux de contour irrégulier, élargis postérieurement et s'étendant peu sur les processus cornuaux, orifice naso-hypophysaire à division hypophysaire légèrement plus large que la division nasale (surtout chez les Scolénaspidiens), processus cornuaux étroits et épais, ornementation de tubercules grossiers, souvent costulés et regroupés au centre de tessères.

comme hypothèse de travail, que la perte de toute trace de nageoire dorsale antérieure est une synapomorphie de ces deux groupes (fig. 43, 10), dont le groupe-frère est représenté par les Cephalaspidiens. Cette hypothèse, quoique très fragile, n'est pas, pour l'instant, réfutée par d'autres caractères.

La position des Benneviaspidiens est très incertaine, du fait que leur squamation du tronc est inconnue et qu'il est impossible de savoir s'ils possédaient ou non une trace de la nageoire dorsale antérieure. Néanmoins, ils partagent avec les Thyestidiens au moins un caractère, que l'on ne retrouve pas chez les autres Osteostraci : le canal *s.e. l.* 1 est bifurqué en un point très proche du champ latéral. On connaît également ce caractère chez *Ectinaspis heintzi* ainsi que chez les espèces rapportées au genre *Securiaspis* qui, peut-être, représente la souche des deux groupes (fig. 43, 11).

Comme il a été évoqué plus haut, la position phylogénétique des Kiaeraspidiens pose de nombreux problèmes qui restent, pour le moment, sans solution.

Les Kiaeraspidiens partagent avec les Benneviaspidiens les caractères dérivés suivants :

1. disposition « orthobranchiate » des crêtes interbranchiales et réduction des fosses prébranchiales (caractères vraisemblablement liés) ;
2. disparition de la plaque pinéale (incertain, car il semble qu'il en persiste une trace chez les Benneviaspidiens primitifs).

Ils partagent avec les Thyestidiens les caractères dérivés suivants :

- myodome postéro-ventral sans récessus médial,
- ornementation de tubercules étoilés,
- foramens pour les veines extrabranchiales très grands.

Enfin, ils partagent, avec *Thyestes verrucosus*, outre les trois caractères cités ci-dessus, l'allongement de la division abdominale et la tendance à la réduction des processus cornaux. On peut donc envisager trois solutions qui sont, sinon également plausibles, du moins les trois plus plausibles, compte tenu des données actuelles du problème : Kiaeraspidiens groupe-frère de l'ensemble Benneviaspidiens + *Ectinaspis* + « *Securiaspis* » *quadrata* (fig. 43, 14a), des Thyestidiens (fig. 43, 14b) ou de *Thyestes verrucosus* (fig. 43, 14c). La première solution implique la double apparition des tubercules étoilés et, surtout, la double perte du récessus médial du myodome postéro-ventral. La seconde implique la double apparition de la disposition « orthobranchiate » des crêtes interbranchiales et la double disparition de la plaque pinéale. La troisième, enfin, implique les deux convergences précédentes avec, en plus, une réversion dans le développement des champs latéraux (qui sont réduits chez tous les Thyestidiens) et dans le trajet de la ligne sensorielle infra-orbitaire (qui est très médial chez les Thyestidiens). Il semble donc que le choix soit à faire surtout entre les deux premières solutions. Pour ma part, je serai plutôt favorable à la seconde, car elle est basée sur au moins un caractère anatomique profond, le myodome postéro-ventral, et donc probablement moins sujet à convergence que les autres.

Ces remarques générales sur la phylogénie des Osteostraci seront développées en détail dans un travail ultérieur.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1°/ *Norselaspis glacialis* n.sp., du Dévonien inférieur de la Formation de Wood Bay, Spitsberg, est un Kiaeraspidien primitif, morphologiquement assez voisin de *Kiaeraspis auchenaspidoides*. Son étude par polissages sériés et par dégagement chimique a permis de préciser certains points de l'anatomie interne des Osteostraci, qui sont la clef de leur interprétation.

2°/ Le troisième de la série des canaux pour les nerfs dorsaux (viscéro-moteurs, viscéro-sensoriels), interprété par Stensiö, Wängsjö, Watson, Jarvik et Janvier, comme ayant livré passage au nerf facial, s'avère se prolonger postéro-médialement jusqu'à la partie postéro-latérale de la cavité labyrinthique. Cette nouvelle donnée est incompatible avec cette interprétation, mais est en accord avec l'interprétation de Allis, Lindström, Jefferies et Whiting, selon laquelle ce canal aurait livré passage au nerf glossopharyngien. Ce nerf aurait alors longé la face postérieure du labyrinthe, pour rejoindre la cavité encéphalique en arrière de la fenêtre acoustico-faciale. Cette déviation vers l'avant du nerf glossopharyngien est probablement liée à la migration vers l'avant de l'ensemble de l'appareil branchial chez les Osteostraci.

3°/ Les conséquences de cette interprétation sont que les deux premiers canaux pour les nerfs dorsaux, s'ouvrant dans la cavité oralo-branchiale, devaient avoir logé respectivement le rameau maxillaire du trijumeau et du nerf facial. Toutefois, il ne peut être décidé de façon définitive si le rameau mandibulaire du trijumeau accompagnait le premier ou le second de ces deux nerfs.

4°/ Les Kiaeraspidiens constituent vraisemblablement un groupe monophylétique, connu uniquement dans le Dévonien inférieur du Spitsberg. *Kiaeraspis auchenaspidoides* en est vraisemblablement l'espèce la moins dérivée connue. L'évolution de ce groupe est marquée principalement par une tendance à la réduction des processus cornuaux, au raccourcissement de la division abdominale du bouclier, à l'accroissement de la taille des fosses supra-orales et à la subdivision des champs latéraux. Outre les espèces *K. auchenaspidoides* et *N. glacialis*, qui sont les plus primitives du groupe, les Kiaeraspidiens comprennent le genre *Axinaspis* (pour le moment monospécifique) et les Acrotomaspididae. Ces derniers, caractérisés par une grande réduction des fosses prébranchiales et des fosses supra-orales très vastes, comprend deux petits groupes monophylétiques : les Acrotomaspidinae (*Acrotomaspis* et *Gustavaspis*, n.g.) d'une part et les Nectaspidinae (*Nectaspis*) de l'autre.

5°/ La position phylogénétique des Kiaeraspidiens est encore relativement incertaine. Ils partagent avec les Thyestidiens le même type d'ornementation et la même configuration du myodome postéro-ventral, et avec les Benneviaspidiens la même disposition des crêtes interbranchiales ainsi que l'absence de plaque pinéale indépendante. Toutefois, la présence d'une trace de plaque pinéale chez les Benneviaspidiens les plus primitifs d'une part, et l'importance anatomique de la structure du myodome postéro-ventral d'autre part, seraient de puissants arguments en faveur de la première hypothèse.

REMERCIEMENTS

L'essentiel du matériel décrit ici appartient à la collection de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'histoire naturelle de Paris (sigle SVD), et je remercie M. le Professeur Lehman de l'avoir mis à ma disposition et de m'avoir fait participer à la mission C.N.R.S.-Muséum au Spitsberg de 1969. Le matériel de la mission anglo-norvégo-suédoise de 1939 (sigle ENS) appartient au Paleontologisk Museum (Oslo), au Naturhistoriska Riksmuséet (Stockholm) et au British Museum (Londres). Je tiens à exprimer ma gratitude au Professeur T. Ørvig et au D^r C. Patterson qui m'ont ouvert les collections de ces deux derniers musées. Pour l'aide qu'ils m'ont apportée dans ce travail, soit par des conseils, soit simplement par des discussions générales, je remercie MM. les Professeurs E. Stensiö, T. Ørvig, E. Jarvik, B. Schaeffer, R. Hoffstetter, ainsi que MM. D. Goujet, A. Blicck, C. Poplin, P. Tassy, C. Patterson, H. Bjerring et H.P. Whiting. Je remercie également Mme Y. Benkheiri pour la dactylographie, et MM. D. Serrette et C. Abrial pour la photographie. Les dessins sont de l'auteur.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN J.R., DINELEY D.L. et FRIEND P.F., 1967. — Old Red Sandstone basins of North America and North-west Europe. *In* : International Symposium on the Devonian System (D.W. Oswald éd.). *Alberta Soc. Petr. Geol. Calgary*, p. 69-98, 10 fig.
- ALLIS E.P., 1925. — Is the *ramus ophthalmicus profundus* the ventral nerve of the premandibular segment? *J. Anat.*, vol. 59, part 2, p. 37-51.
- ALLIS E.P., 1931. — Concerning the mouth opening and certain features of the visceral endoskeleton of *Cephalaspis*. *J. Anat.*, vol. 65, p. 509-527.
- BJERRING H.C., 1977. — A contribution to structural analysis of the head of craniate animals. *Zool. Scripta*, vol. 6, n° 2, p. 127-183, 35 fig.
- BLIECK A., 1976. — Contribution à l'étude des Hétérostracés de l'horizon « vogti » (Dévonien inférieur du Spitsberg). *Thèse 3^e Cycle Univ. P. et M. Curie (Paris VI)*, ronéotypée, 102 p., 21 pl.
- BLIECK A. et HEINTZ N., 1979. — The heterostracan fauna in the Red Bay Group (Lower Devonian) of Spitsbergen and their biostratigraphical significances : a review including new data. *Bull. Soc. géol. Fr.*, t. 21, n° 2, p. 169-181, 7 fig.
- CONEL J.L., 1929. — The development of the brain of *Bdellostoma stoutii*. I. External changes. *J. comp. Neurol.*, vol. 47, p. 343-403, 32 fig.
- DAMAS H., 1944. — Recherches sur le développement de *Lampetra fluviatilis* L., Contribution à l'étude de la céphalogenèse chez les Vertébrés. *Arch. Biol.*, vol. 55, p. 1-284.
- DENISON R.H., 1951a. — Evolution et classification of the Osteostraci. *Fieldiana Geol.*, vol. 11, p. 156-196, 11 fig.
- DENISON R.H., 1951b. — The exoskeleton of early Osteostraci. *Fieldiana Geol.*, vol. 11, p. 265-287, 5 fig.
- FØYEN S. et HEINTZ A., 1943. — The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 8. The English-Norwegian-Swedish expedition 1939 : Geological results *Skr. Nor. Sval. Ishav.*, vol. 85, p. 1-51, 18 fig., 3 pl.
- FRIEND P.F., HEINTZ N. et MODDY-STUART M., 1966. — New unit terms for the Devonian of Spitsbergen and new scheme for the Wood Bay Formation. *Norsk Polarinst. Arbok*, 1965, p. 59-64, 1 fig.
- GASKELL W.H., 1900. — On the origin of the vertebrates, deduced from the study of Ammocetes. 8. The palaeontological evidence : Ammocetes a cephalaspid. *J. Anat. Physiol.*, vol. 34, p. 674-682.
- GOUJET D., 1978. — Arthrodires dolichothoraci du Dévonien inférieur du Spitsberg. Anatomie, phylogénie, environnement. *Thèse doctorat d'État Univ. P & M. Curie (Paris VI)*, ronéotypée, 377 p., 113 fig., 48 pl.
- HATTA S., 1922. — Ueber die Entwicklung des Gefäss-Systems des Neunauges, *Lampetra mitsukurii* Hatta. *Zool. Jb. Anat. Ontog.*, vol. 43, p. 13-29, 40 pl.
- HALSTEAD L.B., 1973a. — The heterostracan fishes. *Biol. Rev.*, vol. 48, p. 279-332, 14 fig.
- HALSTEAD L.B., 1973b. — Affinities of the Heterostraci. *Biol. J. Linn. Soc.*, vol. 5, n° 4, p. 339-349, 4 fig.
- HEINTZ A., 1969. — Cephalaspida from the Downtonian of Norway. *Skr. norske Vidensk Akad. (Mat. Naturv. kl.)*, 1939, n° 5, p. 1-119, 33 fig., 30 pl.
- HEINTZ A., 1969. — News Agnaths from Ringerike sanstone. *Skr. norske Vidensk Akad. (Mat. Naturv. kl.)*, 1969, p. 1-28, 8 fig., 7 pl.

- HOLMGREN N. et STENSIÖ E., 1936. — Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen u. Fische. *In* : Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (L. Bolk *et al.* éd.), vol. 4, p. 233-500, 169 fig. Urban & Schwarzenberg, Berlin & Vienne.
- HOLTEDAHL O., 1914. — On the Old Red Sandstone series of Northwestern Spitsbergen. *C.R. Congrès géol. intern. 12^e Session*, Toronto, 1913, p. 707-712.
- JANVIER P., 1971. — La position et la forme du sac nasal chez les Osteostraci. *C.R. Acad. Sci. Paris*, vol. 272, p. 2434-2436, 2 fig.
- JANVIER P., 1973. — Anatomie et systématique du genre *Boreaspis* (Cyclostomi, Osteostraci), Céphalaspide du Dévonien du Spitsberg. *Thèse 3^e cycle Univ. P. & M. Curie (Paris VI)*, ronéotypée, 157 p., 24 pl.
- JANVIER P., 1974. — The sensory-line system and its innervation in the Osteostraci (Agnatha, Cephalaspidomorphi). *Zool. Scripta*, vol. 3, p. 91-99, 3 fig.
- JANVIER P., 1975a. — Remarques sur l'orifice naso-hypophysaire des Céphalaspidomorphes. *Annls Paléont.*, vol. 61, p. 1-16, 4 fig.
- JANVIER P., 1975b. — Spécialisations précoces et caractères primitifs du système circulatoire des Ostéostracés. *Coll. intern. C.N.R.S. Paris*, n° 218, p. 15-30, 5 fig., 1 pl.
- JANVIER P., 1976. — *Hildenaspis digitalis* n.g., n.sp. (Agnatha, Cephalaspidomorphi), Céphalaspide nouveau du Dévonien inférieur d'Allemagne. *Geobios*, vol. 9, n° 2, p. 223-225, 1 fig.
- JANVIER P., 1977. — Contribution à la connaissance de la systématique et de l'anatomie du genre *Boreaspis* Stensiö (Agnatha, Cephalaspidomorphi, Osteostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg. *Annls. Paléont.*, vol. 63, n° 1, p. 1-32, 14 fig.
- JANVIER P., 1978. — Les nageoires paires des Osteostraci et la position systématique des Céphalaspidomorphes. *Annls. Paléont.*, vol. 64, n° 2, p. 113-142, 14 fig.
- JANVIER P., 1980. — Les Osteostraci de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur, Spitsberg) et le problème des relations phylogénétiques entre Agnathes et Gnathostomes. *Thèse de doctorat d'État Univ. P. & M. Curie (Paris VI)* ronéotypée, 404 p., 187 fig., 33 pl.
- JANVIER P. et BLIECK A., 1979. — New data on the internal anatomy of the Heterostraci (Agnatha), with general remarks on the phylogeny on the Craniata. *Zool. Scripta*, vol. 8, p. 287-296, 8 fig.
- JARVIK E., 1954. — On the visceral skeleton in Eusthenopteron, with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, série 4, vol. 5, p. 1-104, 47 fig.
- JEFFERIES R.P.S., 1968. — The subphylum Calcichordata (Jefferies, 1967), primitive fossil chordates with echinoderm affinities. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, vol. 16, p. 243-339, 27 fig., 10 pl.
- JOHNELS A., 1948. — On the development and morphology of the skeleton of the head of *Petromyzon*. *Acta Zool. Stockholm.*, vol. 29, p. 139-279, 61 fig.
- KIAER J., 1924. — The Downtonian fauna of Norway. 1. Anaspidia. *K. norske Vidensk. Selsk. Skr. (Mat. Naturv. kl.)*, n° 6, p. 1-139.
- KIAER J., 1928. — The structure of the mouth of the oldest known vertebrates, Pteraspids and Cephalaspids. *Palaeobiologica*, vol. 1, p. 117-134, 5 fig.
- LARSELL O., 1947. — The cerebellum of myxinoïds and petromyzonts, including developmental stages in Lampreys. *J. comp. Neurol.*, vol. 86, p. 395-445, 31 fig.
- LINDSTRÖM T., 1949. — On the cranial nerves of the cyclostomes, with special references to *n. trigeminus*. *Acta Zool. Stockholm.*, vol. 30, p. 315-458, 47 fig.
- MARINELLI W. et STRENGER A., 1954. — Vergleichende Anatomie und Morphologie des Wirbeltiere. 1. *Lamprotrachia fluviatilis* L., p. 1-80, 65 fig. Franz Deuticke, Wien.
- MARINELLI W. et STRENGER A., 1956. — Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. 2. *Myxine glutinosa* L., p. 82-172, 64 fig. Franz Deuticke, Wien.
- MOY-THOMAS J.A. et MILES R.S., 1971. — *Palaeozoic fishes*, 259 p. Chapman & Hall, London.
- NOVITSKAYA L., 1975. — Sur la structure interne et les liens phylogénétiques des Heterostraci. *Coll. Intern. C.N.R.S. Paris*, n° 218, p. 31-40, 6 fig.
- OBROUCHEV D.V., 1964. — Class Monorhina (Cephalaspidomorphi). *In* : *Oznoyii Paleontologii (Principes de Paléontologie)* (Y.A. Orlov éd.), vol. 11, p. 45-82, *Izd. «Nauka»*, Moscou (en russe).
- ØRVIG T., 1969. — Vertebrates from the Wood Bay group and the position of the Emsian-Eifellian boundary in the Devonian of Vestspitsbergen. *Lethaia.*, vol. 2, n° 3, p. 273-328, 11 fig.
- P'AN K. et WANG S.T., 1978. — (Devonian Agnatha and Pisces of south China). *In* : *Symposium on the Devonian system of south China*, 1974, p. 299-333, 15 fig., 8 pl., Geological press, Pekin (en chinois).
- RICQLES A. de, 1979. — Quelques remarques sur l'histoire évolutive des tissus squelettiques chez les Vertébrés et plus particulièrement chez les Tetrapodes. *Ann. biol.*, vol. 18, n° 1, 2, p. 1-35, 7 fig.
- RITCHIE A., 1964. — New lights of the morphology of the Norwegian Anaspidia. *Skr. norske Vidensk. Akad. (Mat. Naturv. kl.)*, 1964, p. 1-22, 8 fig.
- RITCHIE A., 1967. — *Ateleaspis tessellata* Traquair, a non-cornuate cephalaspid from the Upper Silurian of Scotland. *Zool. J. Linn. Soc.*, vol. 47, p. 69-81, 3 fig., 4 pl.
- SPJELDNAES N., 1950. — On some Vertebrate fossils from Gotland with some comments on the stratigraphy. *Ark. Min. Geol.*, vol. 1, n° 8, p. 211-218, 2 fig., 1 pl.

- STENSIÖ E.A., 1927. — The Devonian and Downtonian vertebrates of Spitsbergen. 1. Family Cephalaspidae. *Skr. Svalb. Ishav.*, vol. 12, p. 1-391, 103 fig., 1 pl.
- STENSIÖ E.A., 1932. — *The Cephalaspids of Great Britain*. British Museum (Nat. Hist.), London, 220 p., 70 fig., 67 pl.
- STENSIÖ E.A., 1958. — Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. *In* : *Traité de Zoologie* (éd. P. Grassé), t. 13, vol. 7, p. 173-425, 112 fig. Masson Paris.
- STENSIÖ E.A., 1964. — Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. *In* : *Traité de Paléontologie* (éd. J. Piveteau), t. 4, vol. 1, p. 96-382, 125 fig. Masson Paris.
- STENSIÖ E.A., 1968. — The Cyclostomes, with special reference to the diphyletic origin of the Petromyzontida and the Myxinoidea. *In* : *Current problems of lower vertebrate phylogeny* (éd. T. Ørving), *Nobel Symp.*, n° 4, p. 13-71, 22 fig., Almqvist & Wiksell, Stockholm.
- TARLO L.B.H., (HALSTEAD), 1967. — Agnatha. *In* : *The fossil record*, *Geol. Soc. London*, 1967, p. 629-636, 1 fig.
- WÄNGSJÖ G., 1952. — The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids. Results of the Th. Vogt's Expedition 1928 and the English-Norwegian-Swedish Expedition 1939. *Norsk Polarinst. Skr.*, vol. 97, p. 1-615, 108 fig., 118 pl.
- WATSON D.M.S., 1954. — A consideration of ostracoderms. *Phil. Trans. R. Soc.*, sér. B, vol. 238, p. 1-25, 8 fig.
- WESTOLL T.S., 1945. — A new cephalaspids fish from the Downtonian of Scotland, with notes on the structure and classification of ostracoderms. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, vol. 61, 7 fig., 1 pl.
- WHITE E.I., 1958. — On *Cephalaspis lyelli* Agassiz. *Palaeontology*, vol. 1, p. 99-105, 3 fig., 2 pl.
- WHITING H.P., 1972. — Cranial anatomy of agnathan fish. *In* : *studies in vertebrate evolution* (éd. K.A. Joysey & T.S. Kemp), p. 1-20, 1 fig., 6 pl. Oliver & Boyd, London.
- WHITING H.P., 1977. — Cranial nerves in lampreys and cephalaspids. *In* : *Problems in Vertebrate evolution* (éd. S.M. Andrews, R.S. Miles & A.D. Walker), *Linn. Soc. Symp. Ser.*, vol. 4, p. 1-23, 4 fig., 4 pl.
- WHITING H.P. et TARLO L.B.H., 1965. — The brain of the Heterostraci. *Nature, London*, vol. 207, p. 828-831, 1 fig.
- ZYCH W., 1931. — *Fauna Ryb Dewonu i Downtonu Podola, Pteraspidomorphi : Heterostraci* (Les Faunes de Poissons dévoniens et downtoniens de Podolie, Pteraspidomorphi : Heterostraci), *Slowa Polskiego, Lwow*, 91 p., 52 fig., 5 pl. (en polonais).
- ZYCH W., 1937. — *Cephalaspis koslowskii*, n.sp. from the Downtonian of Podole (Poland) *Arch. Towarszystwa Naukowego we Lwowie, Lwow*, vol. 3, n° 1, p. 49-96, 4 pl.

LISTE DES ABRÉVIATIONS

<i>a.</i>	artériole
<i>a.br.</i>	artère brachiale (<i>p.</i> , principale ; <i>s.</i> , secondaire)
<i>a.com.?</i>	artère communicante (selon Wängsjö, 1952)
<i>a.cor.</i>	artère cornuale
<i>a.d.l.s.</i>	artère dorso-latérale superficielle (<i>a.</i> , antérieure ; <i>p.</i> , postérieure)
<i>a.e.br.</i>	artère extrabranchiale (<i>c.</i> , commune)
<i>a.marg.</i>	artère marginale
<i>amp.a., p.</i>	ampoule antérieure, postérieure
<i>a.n.p.</i>	aires d'attache des nageoires paires
<i>a.ros.</i>	artère rostrale
<i>art.</i>	surface articulaire possible pour l'endosquelette des nageoires paires
<i>a.subcl.</i>	artère sous-clavière
<i>b.nas.</i>	bombement nasal, correspondant à l'emplacement de l'organe olfactif
<i>c.</i>	fines crêtes à la surface des fosses supra-orales
<i>c.a.</i>	canal pour une artériole
<i>c.a.adorb.</i>	canal pour l'artère adorbitaire
<i>c.a.br.</i>	canal pour l'artère brachiale (<i>p.</i> , principale ; <i>s.</i> , secondaire)
<i>c.ac.</i>	canal pour le nerf acoustique
<i>c.ac.fac.</i>	canal acoustico-facial
<i>c.a.d.l.s.</i>	canal pour une artère dorso-latérale superficielle
<i>c.a.e.br.c.</i>	canal pour l'artère extrabranchiale commune
<i>c.a.fac.</i>	canal pour l'artère faciale

<i>c.a.lab.</i>	canal pour l'artère labyrinthique
<i>c.a.marg.</i>	canal pour l'artère marginale
<i>c.a.mes.</i>	canal pour une artère mésentérique
<i>c.a.m.v.</i>	canal pour l'artère médiane ventrale
<i>c.ao.</i>	canal aortique (pour l'aorte dorsale, les veines cardinales antérieures et l'œsophage)
<i>c.a.oc.</i>	canal pour l'artère encéphalique occipitale
<i>c.a.scap.</i>	canal pour une artère scapulaire
<i>c.a.so.</i>	canal pour une artère supra-orbitaire
<i>c.a.subcl.</i>	canal pour l'artère sous-clavière
<i>cav.abd.</i>	cavité abdominale
<i>cav.enc.</i>	cavité encéphalique
<i>cav.obr.</i>	cavité oralo-branchiale
<i>cav.orb.</i>	cavité orbitaire
<i>c.br.ext.</i>	conduit branchial externe
<i>c.ch.</i>	canal chordal
<i>c.c.i.</i>	canal pour l'artère carotide interne
<i>c.d.</i>	champ dorsal
<i>c.d.end.</i>	canal pour le conduit endolymphatique
<i>c.fac.l.</i>	petit canal pour une branche latérale ou viscéro-sensorielle du nerf facial
<i>c.fac. + lat.</i>	canal pour la partie proximale du nerf facial et le tronc préotique du nerf latéral (= canal otico-orbitaire)
<i>c.fac.? + md.</i>	canal pour le nerf facial, peut-être accompagné par le rameau mandibulaire du trijumeau
<i>c.glo.</i>	canal pour le nerf glossopharyngien
<i>c.glo. + a.</i>	canal pour le nerf glossopharyngien, accompagné par une artère dorso-latérale
<i>c.glo.p.</i>	canal pour la partie proximale du nerf glossopharyngien
<i>c.ibr.</i>	crête interbranchiale
<i>c.im.</i>	cavité intramurale
<i>c.l.</i>	champ latéral
<i>c.lat.</i>	canal pour le rameau du nerf latéral
<i>cl.postbr.</i>	cloison postbranchiale
<i>c.max.l.</i>	canal pour une branche latérale ou viscéro-sensorielle du rameau maxillaire
<i>c.max.? + md.</i>	canal pour le rameau maxillaire du trijumeau et, éventuellement, le rameau mandibulaire
<i>c.md.</i>	canalicule pour le passage éventuel du rameau mandibulaire de la cavité orbitaire vers le canal du facial
<i>c.neur.</i>	canal neural
<i>c.ocm.</i>	canal pour le nerf oculomoteur commun
<i>com.</i>	division commissurale de la cavité labyrinthique
<i>c.pbr.</i>	crête prébranchiale
<i>c.pi.</i>	canal pinéal
<i>c.plx.br.</i>	canal pour le plexus brachial et sillon qui lui fait suite
<i>c.rad.</i>	canaux radiaires de la couche moyenne de l'exosquelette
<i>cr.ao.</i>	crête aortique
<i>cr.s.o.</i>	crête supra-orale
<i>c.s.c.a., p.</i>	canal semi-circulaire antérieur, postérieur
<i>c.s.e.l.</i> 1-5	canaux « <i>s.e.l.</i> » latéraux (logeant soit des expansions du labyrinthe, soit des nerfs sensoriels, soit des nerfs électromoteurs)
<i>c.s.e.l.d.</i>	canal « <i>s.e.l.</i> » du champ dorsal
<i>c.s.o.</i>	champ supra-oral
<i>c.sp.</i>	canaux pour les nerfs spino-occipitaux
<i>c.s.v.marg.</i>	cavité pour le sinus veineux marginal

<i>c.s.v.oc.</i>	cavité pour le sinus veineux occipital
<i>c.trig.</i>	canal pour les racines du complexe trijumeau (<i>m.</i> , racines motrices ; <i>s.</i> , racines sensorielles)
<i>c.tro.</i>	canal pour le nerf trochléaire
<i>c.v.</i>	canal pour une veinule
<i>c.va.</i> 1-5	canaux pour les rameaux branchiaux du nerf vague
<i>c.va.</i> + <i>plx.br.</i>	canal vago-brachial
<i>c.v.br.</i>	canal pour la veine brachiale (<i>a.</i> , antérieure ; <i>p.</i> , postérieure)
<i>c.v.c.l.</i>	canal pour la veine latérale de la tête (« <i>v.capitis lateralis</i> »)
<i>c.v.cor.</i>	canal pour une veine cornuale vestigiale
<i>c.v.c.p.</i>	canal pour la veine cérébrale postérieure
<i>c.v.e.br.</i>	canal pour une veine extrabrancheiale
<i>c.v.fr.</i> + <i>prof.</i>	canal pour la veine frontale et le rameau ophtalmique profond du trijumeau
<i>c.v.l.s.</i> 1-4	canaux pour les veines dorso-latérales superficielles
<i>c.v.marg.</i>	canal pour la veine marginale
<i>c.v.ros.</i>	canal pour la veine rostrale
<i>d.end.</i>	conduit endolymphatique
<i>d.hyp.</i>	division hypophysaire de l'orifice naso-hypophysaire
<i>dic.</i>	division diencéphalique
<i>div.ebr.</i>	division extrabrancheiale des fosses branchiales
<i>d.na.</i>	division nasale de l'orifice naso-hypophysaire
<i>d.x.</i>	canal indéterminé, peut-être pour un vaisseau sanguin
<i>ech.br.</i>	échancrure branchiale
<i>ech.or.</i>	échancrure orale
<i>f.a.</i>	fosse antérieure de la division extrabrancheiale
<i>f.a.br.</i>	foramen pour l'artère branchiale (<i>p.</i> , principale ; <i>s.</i> , secondaire)
<i>fac.</i>	nerf facial
<i>fac.?</i> + <i>md.</i>	nerf facial, peut-être accompagné par le rameau mandibulaire du trijumeau
<i>f.ac.fac.</i>	fenêtre acoustico-faciale
<i>f.a.d.</i>	fosse antéro-dorsale de l'aire d'attache de la nageoire
<i>f.ao.</i>	foramen aortique (pour l'aorte dorsale, les veines cardinales antérieures et l'œsophage)
<i>f.a.oc.</i>	foramen pour l'artère encéphalique occipitale
<i>f.a.ros.</i>	foramen pour une artère rostrale
<i>f.a.v.</i>	fosse antéro-ventrale de l'aire d'attache de la nageoire
<i>f.br.</i> 1-9	fosses branchiales
<i>f.c.i.</i>	foramen pour l'artère carotide interne
<i>f.circ.n.hyp.</i>	fosse circum naso-hypophysaire
<i>f.d.end.</i>	ouverture externe du conduit endolymphatique
<i>f.fac.l.</i>	foramen du canal pour une branche sensorielle du facial
<i>f.fac.</i> + <i>lat.</i>	foramen pour le nerf facial et le tronc préotique du nerf latéral
<i>f.fac.?</i> + <i>md.</i>	foramen pour le nerf facial et, peut-être, le rameau mandibulaire du trijumeau
<i>f.glo.</i>	foramen pour le nerf glossopharyngien
<i>f.lat.</i>	foramen pour un rameau du nerf latéral
<i>f.m.</i>	foramen pour une branche latérale ou sensorielle du rameau maxillaire, pénétrant dans l'endosquelette rostral
<i>f.mag.</i>	foramen magnum
<i>f.max.?</i> + <i>md.</i>	foramen pour le rameau maxillaire du trijumeau et, peut-être, le rameau mandibulaire
<i>f.max.l.</i>	foramen du canal latéral du rameau mandibulaire
<i>f.n.sp.</i>	foramen pour un nerf spino-occipital
<i>f.obr.</i>	fenêtre oralo-branchiale
<i>f.opt.</i>	fenêtre optique

<i>f.p.</i>	fosse postérieure de la division extrabrancheiale
<i>f.pbr.</i>	fosse prébranchiale
<i>f.pi.</i>	foramen pinéal
<i>f.plx.br.</i>	foramen pour le plexus brachial
<i>f.postbr.v.</i>	foramen postbranchial ventral
<i>f.s.o.</i>	fosse supra-orale
<i>f.tro.</i>	foramen pour le nerf trochléaire
<i>f.va.</i> 1-5	foramens pour les rameaux branchiaux du nerf vague
<i>f.v.br.</i>	foramen pour la veine brachiale (<i>a.</i> , antérieure ; <i>p.</i> , postérieure)
<i>f.v.c.l.</i>	foramen pour la veine latérale de la tête
<i>f.v.ebr.</i>	foramen pour une veine extrabrancheiale
<i>f.v.fr. + prof.</i>	foramen pour la veine frontale et le rameau ophtalmique superficiel du trijumeau
<i>f.v.marg.</i>	foramen pour la veine marginale
<i>f.v.ros.</i>	foramen pour la veine rostrale
<i>gl.fac.</i>	ganglion du nerf facial
<i>gl.glo.</i>	ganglion du nerf glossopharyngien
<i>glo.</i>	nerf glossopharyngien
<i>gl.tr.</i> 1-2	ganglion du trijumeau 1 et 2
<i>gt.</i>	gouttière sous-jacente au premier processus médio-ventral
<i>gl.va.</i>	complexe ganglionnaire du nerf vague
<i>hyp.</i>	division hypophysaire de la cavité ethmoïdienne
<i>lim.end.</i>	limite postérieure de l'endosquelette dorsal dans la division abdominale
<i>max.</i>	rameau maxillaire du trijumeau
<i>max.? + md.</i>	rameau maxillaire du trijumeau, peut-être accompagné par le rameau mandibulaire
<i>md.</i>	rameau mandibulaire du trijumeau
<i>mes.</i>	division mésencéphalique de la cavité encéphalique
<i>met.</i>	division métencéphalique de la cavité encéphalique
<i>my.a.d.</i>	myodome antéro-dorsal
<i>myc.</i>	division myélocéphalique de la cavité encéphalique
<i>myo.</i>	empreintes des myomères antérieurs du tronc
<i>my.p.d.</i>	myodome postéro-dorsal
<i>my.p.v.</i>	myodome postéro-ventral
<i>my.v.</i>	myodome ventral
<i>o.c.im.</i>	ouverture antérieure de la cavité intramuraie
<i>o.lat.</i>	rameau ophtalmique latéral du trijumeau
<i>olf.</i>	cavité pour l'organe olfactif
<i>o.na.hyp.</i>	orifice naso-hypophysaire
<i>o.prof.</i>	rameau ophtalmique profond du trijumeau
<i>orb.</i>	orbite
<i>plx.br.</i>	plexus brachial
<i>p.m.v.</i>	processus médio-ventral
<i>pr.abd.</i>	processus abdominal antérieur
<i>rec.p.c.im.</i>	récessus postérieurs de la cavité intramuraie
<i>s.a.ebr.</i>	sillon pour une artère extrabrancheiale (ou une artère efférente branchiale, selon l'interprétation de Stensiö)
<i>s.ao.</i>	sillon aortique
<i>s.d.</i>	sillon dorsal du canal pour les racines du trijumeau, logeant les racines sensorielles (chez les Kiaeraspidiens)
<i>s.d.end.</i>	sillon pour la partie externe du conduit endolymphatique
<i>s.e.l.</i> 1-5	expansions du labyrinthe, ou nerfs sensoriels, ou nerfs électromoteurs

<i>sept.</i>	zone d'insertion d'un septum dans la partie postérieure de la cavité oralo-branchiale
<i>sept.c.im</i>	septum antérieur de la cavité intramuraie
<i>s.fac.?</i> + <i>md.</i>	sillon pour le passage du nerf facial et, peut-être, pour le rameau mandibulaire du trijumeau
<i>s.ggl.trig.2</i>	sillon pour le ganglion du trijumeau 2
<i>s.glo.</i> + <i>a.</i>	sillon pour le nerf glossopharyngien et pour une artère dorso-latérale
<i>s.med.</i>	sillon médian dorsal de la division télencéphalique
<i>sph.</i>	sphérule d'os périchondral à l'intérieur de l'endosquelette
<i>s.plx.br.</i>	sillon pour le plexus brachial
<i>s.v.</i>	sillon ventral du canal pour les racines du trijumeau, logeant les racines ventrales (chez les Kiaeraspidiens)
<i>s.vasc.</i>	sillon vasculaire
<i>s.v.c.a.</i>	sillon pour une veine cardinale antérieure
<i>s.v.marg.</i>	sinus veineux marginal
<i>s.sin.</i>	sillon sinueux correspondant peut-être au passage d'une veine extra-branchiale
<i>s.s.o.</i>	sillon supra-oral
<i>tel.</i>	division télencéphalique de la cavité encéphalique
<i>trig.</i>	cavité trigéminal
<i>tub.</i>	tubercules
<i>v.</i>	veinule ou canal pour une veinule
<i>va.</i> 1-5	nerf vague
<i>v.br.</i>	veine brachiale (<i>a.</i> , antérieure ; <i>p.</i> , postérieure)
<i>v.c.l.</i>	veine latérale de la tête
<i>v.ebr.</i>	veine extrabrancheiale
<i>vert.</i>	empreintes d'éléments vertébraux
<i>vest.</i>	division vestibulaire de la cavité labyrinthique
<i>v.jug.v.</i>	veine jugulaire ventrale
<i>v.marg.</i>	veine marginale
<i>v.ros.</i>	veine rostrale
<i>z.p.or.</i>	zone para-orale, dépourvue d'ornementation

LÉGENDE DES PLANCHES

PLANCHE 1

Norselaspis glacialis n.g., n.sp., Formation de Wood Bay, Division de Sigurd fjellet, Sigurd fjellet, Spitsberg. Moulage naturel de la cavité oralo-branchiale et de la cavité abdominale, vue dorsale. Spécimen SVD 1026a. × 15.

PLANCHE 2

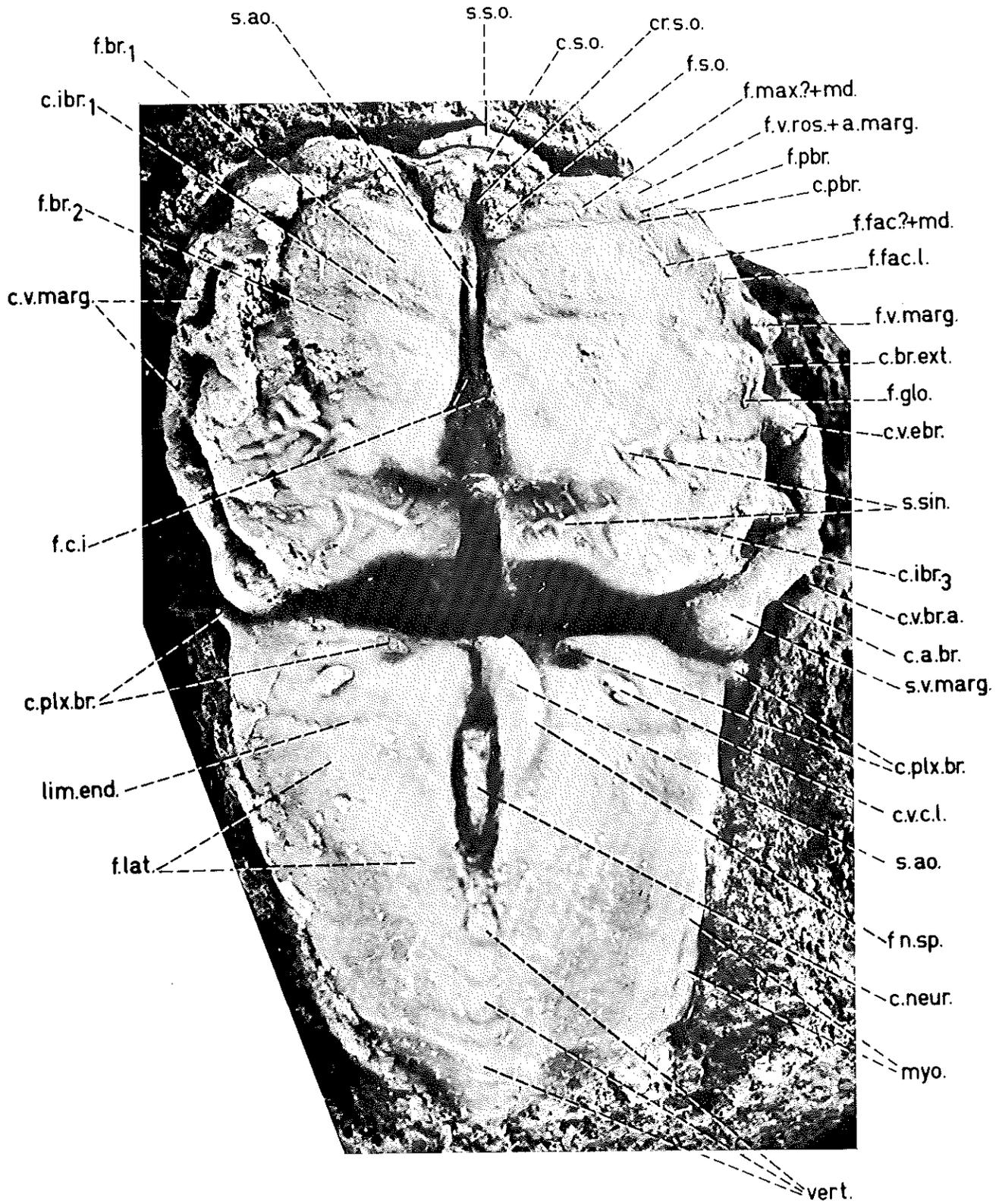
Norselaspis glacialis n.g., n.sp. Spécimen SVD 1026b, préparé à l'acide formique et montrant la couverture périchondrale qui tapisse les canaux et cavités internes. Vue ventrale. × 15.

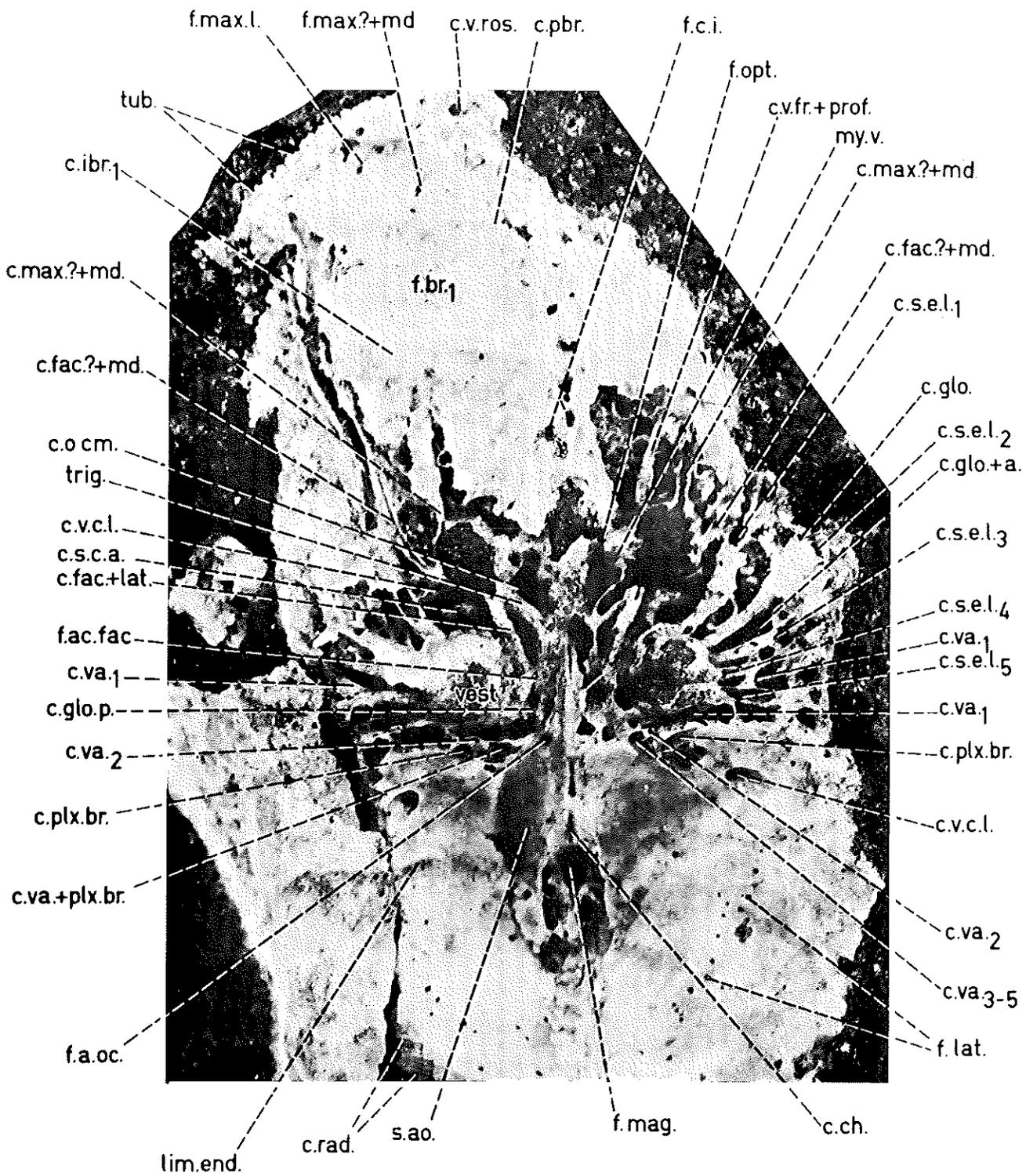
PLANCHE 3

Norselaspis glacialis n.g., n.sp. Photographies stéréoscopiques du spécimen SVD 1026b, préparé à l'acide formique.

fig. 1 : vue d'ensemble, vue ventrale. × 8

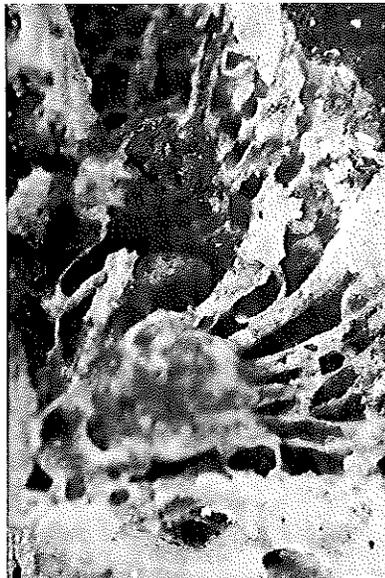
fig. 2 : cavité labyrinthique gauche et canaux adjacents. Vue ventrale. × 15.







1



2