

4219

L. JOLEAUD

ÉLÉMENTS  
DE  
PALÉONTOLOGIE  
I



COLLECTION ARMAND COLIN

4219

*Éléments*  
de  
*Paléontologie*

1

43595  
Dublet

DU MÊME AUTEUR

**Géologie et Paléontologie de la Plaine du Comtat et de ses abords.**  
3 fasc. in-8, 316 pages, 13 planches (1905-1912).

**Étude géologique de la Chaîne Numidique et des Monts de Constantine.** 1 vol. in-8, 438 pages, 8 fig., 9 planches (1912).

**Études de Géographie zoologique sur la Berbérie.** 6 fasc. in-8, 154 pages, 15 fig. (1913-1922).

**Carte géologique de l'Algérie au 50 000<sup>e</sup> :** Smendou, El-Aria, Sidi-Driss, Philippeville, St-Charles. — 5 feuilles in-fol., Alger, Jourdan (1907-1921).

---

89631  
87691

COLLECTION ARMAND COLIN

(Section de Biologie)

---

ÉLÉMENTS DE PALÉONTOLOGIE

---

I

*La Vie  
aux temps  
primaires et secondaires*

par

**L. JOLEAUD**

Maitre de Conférences de Paléontologie  
à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris,  
Professeur de Géologie  
à l'École normale supérieure de Fontenay-aux-Roses

---

53 figures



LIBRAIRIE ARMAND COLIN  
103, Boulevard Saint-Michel, PARIS

---

1923

Tous droits réservés.

Biblioteca Universitară  
"E. M. Caragiale" București  
Cota 43595

Re 112/09

B.C.U. Bucuresti



G7932

112/09  
Re

Tous droits de reproduction,  
de traduction et d'adaptation  
réservés pour tous pays.  
Copyright 1923, by Max Leclerc  
et H. Bourrelier.

43595  
Duillet

PRÉFACE

---

Le domaine de la Paléontologie est extrêmement vaste : il comprend non seulement l'étude de l'infinie variété des formes disparues de chacun des deux règnes d'êtres vivants, mais encore l'examen des relations qui existent entre ces organismes et les conditions essentiellement muables du milieu physique. Aussi, un exposé détaillé de cette science nécessite-t-il de très longs développements ; pour en donner une vue synthétique, l'auteur a dû limiter ses descriptions aux classes et aux ordres botaniques ou zoologiques qui, à son avis, fournissent les exemples les plus remarquables des diverses modalités de l'Évolution.

On trouvera donc ici des notions un peu étendues particulièrement sur les végétaux et sur les animaux qui, par leur morphologie, s'éloignent le plus de ceux représentés de nos jours, et, en outre, sur les séries de formes dont les rapides modifications successives ont permis de préciser la chronologie des temps géologiques.

Plus l'on approche, dans l'histoire de notre globe, de l'époque actuelle, et moins les êtres marins ou terrestres diffèrent de ceux que nous voyons maintenant autour de nous. D'autre part, les divisions que nous pouvons établir dans le temps correspondent à des espaces diminuant d'une façon constante du début du Primaire à la fin du Quaternaire. Enfin, la répartition géographique des Océans et des Continents pour les cycles successifs confine d'une manière d'autant plus étroite à celle que nous

observons aujourd'hui, que nous arrivons davantage à proximité de la période actuelle. Par conséquent, les groupes caractéristiques de chaque phase deviennent en général de moins en moins nombreux au fur et à mesure que nous atteignons une ère plus voisine de celle où nous vivons : la prééminence, au point de vue paléobiologique, passe ainsi graduellement de la vie marine au monde continental.

Le lecteur ne devra donc pas s'étonner des développements inégaux donnés à chacune des quatre parties principales de cet ouvrage. Le premier volume, comprend : 1<sup>o</sup> une étude comparative de nombreux types d'invertébrés marins primaires, très différents de ceux qui vivent de nos jours ; 2<sup>o</sup> un examen détaillé de quelques grands groupes seulement des temps secondaires (Échinides, Céphalopodes, Reptiles, Oiseaux). Le second volume renferme : 1<sup>o</sup> une analyse minutieuse de l'évolution des Mammifères tertiaires, qui offrent les plus saisissants exemples des modifications constantes de la vie terrestre ; 2<sup>o</sup> un essai de reconstitution de l'Humanité préhistorique, dont les changements, surtout physiques au début de l'ère quaternaire, devinrent plus tard essentiellement psychologiques et sociaux.

Aucune limite précise ne sépare la Préhistoire de l'Histoire. Le V<sup>e</sup> millénaire qui, en Égypte, nous transporte presque aux temps dynastiques, reste, pour la Scandinavie, l'époque où se sont manifestés des phénomènes dont l'étude est en principe envisagée dans les ouvrages de géologie. Afin de mettre en évidence de tels synchronismes, l'auteur a pensé qu'il fallait aborder ici l'aurore de la période historique pour les contrées de très ancienne civilisation.

# PALÉONTOLOGIE

---

## CHAPITRE PREMIER

### LA GÉOLOGIE, LA PALÉONTOLOGIE ET LES THÉORIES DE L'ÉVOLUTION

---

#### I. LA GÉOLOGIE ET LA PALÉONTOLOGIE

La *Géologie* est la science qui traite des phénomènes dont la Terre a été le théâtre.

Ces phénomènes sont de deux ordres, les uns *biologiques*, les autres *physiques*. Les premiers ont laissé comme témoins dans les roches, des restes d'organismes ou *fossiles*. Les seconds se décomposent en phénomènes de *lithogénèse*, qui président à la formation des roches, phénomènes d'*orogénèse*, qui entraînent la déformation de l'écorce terrestre, phénomènes de *glyptogénèse*, qui modèlent le relief du sol. L'étude *dynamique* des uns et des autres est venue, dans la science moderne, se superposer à l'ancienne étude *statique* des fossiles, des roches, des dislocations et des accidents du relief.

La *Paléontologie* ne se limite plus aujourd'hui à la simple description des végétaux et des animaux fossiles; elle est entrée franchement dans le domaine des sciences



biologiques et s'efforce de démêler les modalités de l'Évolution de la Vie dans le passé, devenant ainsi la *Paléobiologie*. La *Péetrographie* étend son champ d'action à la fois aux roches et aux phénomènes de lithogénèse. La *Tectonique* envisage simultanément les dislocations et les phénomènes d'orogénèse. La *Géomorphologie* s'occupe en même temps du relief et des phénomènes de glyptogénèse.

Le but final des études géologiques étant la reconstitution de l'histoire de notre planète, la *Paléontologie*, la *Péetrographie*, la *Tectonique* et la *Géomorphologie* doivent concourir, chacune pour leur part, à l'établissement d'une chronologie destinée à leur servir de cadre.

La science qui utilise et coordonne les données fournies par ces différents ordres de recherches est la *Stratigraphie*, que l'on appelle parfois plus justement la *Géologie historique*.

La *Stratigraphie* décrit successivement pour chaque grande phase de l'histoire de la Terre : 1<sup>o</sup> les associations biologiques, c'est-à-dire la flore, la faune, l'influence des conditions physiques sur la vie et la réaction de l'être sur les milieux ambiants; 2<sup>o</sup> les modalités de la genèse des différentes roches ou leurs *facies*; 3<sup>o</sup> les déformations qu'ont subies, pendant cette période, les roches déjà existantes sous l'influence des plissements; 4<sup>o</sup> les actions qu'exerçaient alors les agents extérieurs sur ces roches, actions dont les modalités permettent de reconstituer les anciens tracés des glaciers, des cours d'eau, des rivages, en un mot la *Paléogéographie* des ères géologiques.

L'importance relative de ces différents points de vue est fort inégale. De ces divers ordres d'études du passé de notre planète, c'est incontestablement celui qui traite du phénomène vital qui permet de reconstituer avec le plus de précision la succession des périodes

géologiques, car ce phénomène est sans nul doute celui qui est le *plus sensible à l'action du Temps*. Les fossiles sont donc les fils conducteurs capables de nous guider avec le plus de sûreté dans le dédale des phases géologiques : *la Paléontologie constitue ainsi la base de l'édifice des Sciences géologiques.*

Deux méthodes peuvent être employées dans l'étude des anciens organismes. L'une, qui consiste à décrire successivement tous les groupes végétaux et animaux en suivant l'ordre botanique et zoologique, présente plutôt un caractère analytique : son domaine est spécialement désigné par les noms de *Paléobotanique* et de *Paléozoologie*. L'autre, au contraire, qui envisage simultanément les différents embranchements des deux règnes à propos de chaque grande période géologique, tend à faire revivre, sous une forme synthétique, les milieux biologiques anciens; on lui réserve souvent le nom de *Paléontologie* ou celui plus précis de *Paléontologie stratigraphique*, mais elle serait mieux désignée par le terme de *Paléobiologie*. Son étude est intimement liée à celle de l'Évolution de la Vie : elle en constitue même la partie essentielle.

Aussi chercher à esquisser brièvement l'*histoire de la Paléontologie* revient, comme on va le voir, à essayer de retracer à grands traits l'*histoire des théories de l'Évolution*.

## II. LE DÉVELOPPEMENT HISTORIQUE DE LA PALÉONTOLOGIE ET DES THÉORIES DE L'ÉVOLUTION

1. L'Antiquité et le Moyen Âge. — L'existence à la surface du globe de coquilles pétrifiées est déjà signalée dans les anciens auteurs grecs et latins. On

trouve même la trace de cette observation dans les vieux livres de l'Inde et peut-être y a-t-il quelque rapport entre une telle notion et certaines idées développées par les prêtres de l'antique Égypte.

Au Moyen Age, des esprits remarquables, comme Léonard de Vinci ou Bernard Palissy n'hésitent pas à voir, dans certaines pétrifications, des animaux marins ayant vécu sur l'emplacement de régions aujourd'hui émergées. Mais plus généralement alors la dispersion des fossiles est expliquée par le *déluge mosaïque*.

**2. La théorie des révolutions du globe.** — G. Cuvier (1769-1832), fondateur de la Paléontologie, a le premier montré que les terrains d'une région déterminée renferment des faunes qui se succèdent en se modifiant graduellement sur place et qui se renouvellent par l'invasion de formes venues brusquement de contrées lointaines. Il explique ces changements par des *révolutions du globe* à caractère général, tandis que A. d'Orbigny y voit la preuve de *créations successives*.

**3. Le transformisme.** — Cependant des contemporains de Cuvier, Lamarck (1744-1829) et É. Geoffroy Saint-Hilaire opposaient déjà à ces théories cataclysmiques, l'idée de l'*Évolution* basée sur l'*adaptation* des organes aux circonstances extérieures et sur l'*hérédité* des caractères acquis. C. Darwin (1809-1882), en donnant une impulsion nouvelle aux idées transformistes, avec les notions de *sélection naturelle* et de *concurrence vitale*, exerce indirectement une influence considérable sur les progrès des études paléontologiques.

**4. La phylogénie.** — Mais les synthèses phylogéniques que publient, à sa suite, les naturalistes de l'école allemande, Haeckel en particulier, devan-

cent malencontreusement les progrès de la science. Wagner s'efforce de montrer que les variations individuelles donnent naissance à des types distincts seulement dans les cas de *migrations* ou de *séparations géographiques* assurant, par *isolement*, la *ségrégation*. Neumayr présente le monde organique sous la forme de *rameaux* ayant subi des modifications, les unes synchroniques par suite de la *dissociation de leurs aires géographiques*, les autres successives dues aux *mutations*; lorsque l'une de celles-ci reproduit des caractères déjà réalisés à une période géologique antérieure par un chaînon de la lignée ancestrale, la mutation prend une allure *régressive*. Rarement une série phylétique offre une longue *continuité* : le plus souvent elle apparaît *intermittente*, coupée de *sauts brusques*.

En France, la doctrine évolutionniste ne compte guère alors comme adepte qu'un paléontologiste de grand renom, A. Gaudry, qui s'attache à développer la notion d'un *progrès continu*, entraînant l'*apparition de groupes de plus en plus parfaits*.

### 5. Le néodarwinisme et le néolamarckisme. —

L'évolution des idées transformistes pendant ces trente dernières années a été dominée par les tendances des deux écoles néodarwinienne et néolamarckienne. La première, sous l'influence de Wallace et surtout de Weismann, fait jouer un rôle prépondérant aux *variations innées*. Les découvertes de Mendel et de de Vries, sont venues y superposer les *variations brusques* qui, comme les variations innées, se maintiendraient indéfiniment par l'hérédité. Par ses concepts même l'école néodarwinienne échappe donc au contrôle de la Paléontologie.

L'école néolamarckienne, avec un célèbre paléontologiste américain, Cope, voit dans les variations des êtres

le résultat des phénomènes de *physiogénèse* dus à l'action directe du milieu et des phénomènes de *cinétogénèse*, conséquences de l'usage ou du non-usage des organes, ayant entraîné l'addition ou parfois la suppression de certains caractères. En tous cas, *le développement phylogénique reproduirait en partie le développement ontogénique*. Cette évolution s'effectuerait suivant une série de lignes divergentes s'arrêtant plus ou moins tôt, lorsqu'elles sont arrivées à une spécialisation si avancée qu'elles sont rendues incapables de varier dans une direction différente de celle suivie jusqu'alors. Cette spécialisation extrême entraînerait une infériorité qui expliquerait l'extinction des formes les plus grandes et les plus perfectionnées.

Des efforts ont été tentés en vue de concilier les points de vue si différents du néodarwinisme et du néolamarckisme : des naturalistes américains, en particulier H. F. Osborn, n'admettent la transmission par l'hérédité que des *variations* innées, *coïncidant* avec des variations produites par les circonstances ambiantes.

Au contraire, de nombreux biologistes considèrent aujourd'hui, comme vient encore de l'exposer E. Rabaud, que les modifications des êtres dérivent nécessairement de l'influence du milieu et que peuvent persister dans leur descendance tous les changements qui ne sont pas incompatibles avec la vie des organismes.

**6. Les modalités de l'Évolution au cours des temps géologiques.** — La Paléontologie, si elle ne peut espérer définir avec précision les causes des modifications morphologiques chez les organismes, arrive cependant à des déductions fort importantes pour l'étude du phénomène vital, du fait que ses recherches

portent sur des espaces de temps considérables. Grâce à elle on constate, en effet, à côté de séries végétales ou animales dont on suit pas à pas les modifications dans les horizons successifs d'un même système géologique, de brusques apparitions de types nouveaux à toutes les époques de l'histoire de la terre; même pour les rameaux dont on a pu reconstituer la filiation des formes, on assiste à des phases de développement rapide que viennent interrompre des périodes de *lente variation*: ces phases, qui ne sont pas nécessairement synchroniques, dans un même groupe, peuvent se traduire, soit par des changements de notable amplitude pour un phylum déjà individualisé, soit par la naissance plus ou moins simultanée de nombreuses branches sur un même tronc. Il y a en somme une *très grande inconstance dans la vitesse de l'Évolution*.

Mais il y a aussi *une non moins grande inconstance dans le sens de la variation*. Fréquemment l'on observe une augmentation progressive de la taille pour un phylum déterminé. Parfois cependant on constate une diminution de taille au cours des périodes successives, en particulier durant l'ère quaternaire. Dans la nature actuelle, gigantisme et nanisme sont, l'un comme l'autre, des manifestations de dégénérescence physique et même intellectuelle.

*Le sens des variations n'est pas plus constant en ce qui concerne la morphologie des organes qu'en ce qui a trait à la taille des individus*. C'est une conception purement anthropocentrique qui a fait admettre une liaison entre l'Évolution et le perfectionnement des appareils. Le fait est frappant dans bien des cas, notamment pour des organes dits « de défense », dont la spécialisation, dépassant la limite que nous serions tenté de lui assigner, entraîne l'inefficacité absolue des dispositions nouvellement acquises. Cependant, ici

encore on constate, assez souvent, des transformations progressives entraînant incontestablement une meilleure utilisation possible de tel ou tel organe.

L'on ne saurait donc dire de l'Évolution qu'elle est irréversible. L'étude des Mollusques Céphalopodes, très abondants dans les couches de l'écorce terrestre, témoigne de faits de *reversibilité* dans le mode d'enroulement, le dessin des cloisons délimitant les loges, la forme de l'ouverture, etc.

Il n'y a pas de raison d'autre part, pour que des phénomènes de *régression* tels que ceux observés au cours du développement ontogénique de certains êtres vivants, ne se soient également manifestés pendant leur longue histoire phylogénique. D'ailleurs, les phénomènes de convergence apparaissent fréquemment au cours du développement des groupes botaniques ou zoologiques.

En somme, étant donné un type déterminé, on constate si l'on veut suivre son Évolution qu'elle se produira à partir d'un point initial A dans *une série de directions divergentes s'irradiant* autour de ce point A. Sur chacune de ces directions divergentes se greffent des séries de rameaux secondaires évoluant eux aussi *en tous sens*. Il pourra par conséquent arriver qu'un phylum repasse à plusieurs reprises au même stade par *régression* et *convergence*.

Il faudra donc strictement localiser les déductions phylogéniques aux rameaux dont on peut suivre l'Évolution dans une succession d'assises géologiques de plus en plus récentes. Aussi n'est-ce que bien rarement qu'il sera possible au paléontologiste de reconstituer des séries de formes ayant eu une certaine durée géologique. Le nombre de celles-ci est bien trop faible pour que l'on puisse songer à édifier sur une base aussi fragile les « lois de l'Évolution ».

Les botanistes et les zoologistes s'efforcent de leur

côté, de déduire ces lois de l'Expérimentation; ils se trouvent ainsi conduits à accorder une place de plus en plus prépondérante à la Biochimie dans les travaux de Biologie générale. Il est cependant un facteur essentiel des phénomènes de la vie qui échappe à leurs déductions, c'est le facteur *Temps*, dont l'étude des fossiles permet seule de mesurer le rôle considérable. Grâce à la Paléontologie, il est donc possible de contrôler en quelque sorte une bonne partie des conclusions auxquelles conduisent les recherches de Biologie expérimentale. Ainsi s'affirme l'intime liaison de ces deux grandes branches de l'Histoire Naturelle, la Paléontologie et la Biologie.





## CHAPITRE II

### LA FOSSILISATION

---

Sous le nom de *fossilisation*, l'on désigne l'ensemble des phénomènes qui assurent la conservation partielle ou totale, dans les dépôts géologiques, des restes ou des empreintes de végétaux et d'animaux ayant vécu autrefois à la surface du globe.

**1. Les causes locales d'extinction des organismes et de destruction de leur squelette.** — Les fossiles, qui se trouvent souvent en abondance en certains points d'une strate déterminée, y forment alors un *nid*. Bien des causes physiques ou biologiques peuvent, en effet, déterminer localement l'extinction de nombreux organismes : telles sont, dans le milieu marin, des changements de température dus, par exemple, à des rencontres de courants, des altérations de salure, comme celles qui ont influé sur la faune de la Baltique ou de la mer Noire, des variations dans la pureté des eaux, déterminées par des apports de vase; dans le milieu continental, ces causes peuvent être des périodes de sécheresse, pour les déserts et les steppes, ou des périodes d'humidité, liées à des crues de fleuve, dans les pays tempérés.

Généralement la fossilisation ne laisse subsister que

le squelette, dont la conservation dans les roches demande des conditions spéciales assez souvent réalisées. Les os, les coquilles et la cellulose se désagrègent, en effet, après la mort, plus ou moins rapidement, suivant les conditions dans lesquelles ils se trouvent. C'est ainsi que, dans les prairies de l'Amérique du Nord, les squelettes des Bisons ne subsistent à la surface du sol, que dans les contrées où leur extinction ne remonte pas à plus d'une vingtaine d'années. Il en est également ainsi au Sahara et dans les steppes en bordure du désert, où les carcasses des Chameaux disparaissent rapidement.

Indépendamment de ces causes liées aux conditions physiques contemporaines de la formation de la roche encaissante, les phénomènes géologiques des périodes postérieures ont, par leurs effets mécaniques ou chimiques, joué un rôle notable dans la destruction ou la conservation des restes fossiles.

Les déformations qu'a subies l'écorce terrestre par suite des phénomènes de plissements ou de tassements, comme les modifications profondes déterminées dans la structure des roches par les agents d'origine interne, peuvent rendre méconnaissables les débris organiques conservés par la fossilisation ou même faire disparaître complètement les traces qu'ils avaient laissées dans les sédiments.

Ce sont surtout les phénomènes d'ordre chimique qui contribuent à apporter de profondes modifications aux squelettes enfouis dans les strates géologiques. Dans bien des cas, ce sont eux qui ont été la cause première des lacunes considérables qui masquent aujourd'hui, dans le domaine accessible à nos investigations, la continuité de l'Évolution de la vie sur le globe.

## 2. La constitution chimique du squelette des orga-

**nismes.** — Les cinq substances chimiques principales qui participent à la constitution des êtres vivants peuvent être ainsi classées par ordre d'importance croissante : le carbonate de magnésie, la silice, le phosphate de chaux, le carbonate de chaux et les matières organiques.

Le *carbonate de magnésie* fait partie intégrante du test des Algues calcaires, des Échinodermes et des Bryozoaires.

La *silice* forme les organes de soutien des Diatomées, des Radiolaires et des Spongiaires siliceux.

Le *phosphate de chaux*, qui constitue la partie essentielle du squelette des Vertébrés, est très répandu également chez les Brachiopodes.

Le *carbonate de chaux* est sécrété par un certain nombre d'Algues et par beaucoup d'Invertébrés, Foraminifères, Polypiers, Échinodermes, Bryozoaires, Mollusques. Il s'y présente sous deux formes cristallines, la calcite et l'aragonite; parfois ces deux types minéralogiques sont associés dans le test d'un même animal, soit dans des couches distinctes, soit dans une seule assise.

L'aragonite a toujours, sous l'influence des phénomènes géologiques, tendance à se transformer en calcite : celle-ci correspond, en effet, à la forme cristalline la plus stable du carbonate de chaux; ce changement, lorsqu'il se produit, a pour conséquence d'importantes modifications dans la structure des coquilles. Dans d'autres cas les eaux circulant dans des vides laissés au milieu des sédiments par la dissolution de coquilles en aragonite, peuvent déposer à leur tour du carbonate de chaux et reconstituer des tests d'organismes; les pseudomorphoses qui prennent ainsi naissance, sont formées de grands cristaux de calcite et n'offrent par suite aucune trace de la structure primi-

tive des tests. La disparition de la matière organique, après la mort, peut même suffire à modifier l'équilibre de l'aragonite et à provoquer presque immédiatement son épigénie en calcite. Les coquilles en aragonite présentent, d'ailleurs, une structure très poreuse qui en facilite la destruction, à l'opposé des tests en calcite, qui, plus compacts et résistants, se fossilisent assez aisément.

La dissolution, suivie de la recristallisation du carbonate de chaux dans des restes d'organismes, suffit même à elle seule à en déterminer la fragmentation. D'autres fois la dissociation du squelette est la conséquence d'une épigénie partielle du carbonate de chaux par de la silice, de la glauconie ou des composés ferrugineux : c'est précisément alors cette épigénie qui assure la conservation des éléments transformés.

Tel est le cas, par exemple, des moules d'Ammonites en pyrite de fer dont les tours internes ont seuls été épigénisés tandis que les tours externes ont complètement disparu. Il en résulte une grande difficulté pour l'étude comparative des moules pyriteux et des moules calcaires. Dans ceux-ci, au contraire, les tours internes ne sont que bien rarement conservés et les tours externes subsistent seuls. Comme l'ornementation varie souvent beaucoup au cours du développement ontogénique, les comparaisons entre des Ammonites de deux gisements à mode de fossilisation différent sont rendues à peu près impossibles.

Dans nombre d'assises, l'épigénie qui affecte les Céphalopodes à coquilles d'aragonite n'atteint pas les Bélemnites, dont le rostre est en calcite. A défaut d'épigénie les Ammonites peuvent même disparaître complètement dans certaines couches, tandis que les Bélemnites persistent; dans ce cas subsistent les restes d'un organe en calcite des Ammonites, l'aptychus.

Les conditions de l'épigénie des moules d'Ammonites en pyrite de fer sont loin, d'ailleurs, d'avoir été clairement élucidées. L'hydrogène sulfuré provenant de la décomposition des organismes précipiterait le fer des sels dissous dans l'eau et la pyrite ainsi formée se concentrerait de préférence dans les coquilles où étaient incluses les matières organiques. La cause première de sa cristallisation n'a pas encore été expliquée.

Par la suite les Ammonites pyriteuses peuvent subir une série de décompositions. Celles qui arrivent directement au contact de l'air humide se transforment en sulfate de fer, qui avec le calcaire des marnes encaissantes donne du sulfate de chaux; il en résulte un effritement des fossiles. Des Ammonites pyriteuses demeurées plus loin des affleurements s'épigénisent très lentement en hydroxyde de fer : les fossiles, qui conservent alors leur forme, sont constitués au centre par de la pyrite, à la périphérie par de l'hydroxyde.

D'autres fois, des eaux chargées de carbonate de chaux en solution décomposeront la pyrite en sulfate de chaux soluble et en carbonate de fer qui sera entraîné par dissolution, puis redéposé sous forme de rognons; au voisinage des affleurements, le carbonate donne à son tour de l'hydroxyde.

Les *matières organiques* qui constituent le squelette des végétaux terrestres forment la *cellulose* : cette substance est analogue à la *spongine* des spicules de Spongiaires, à la *conchyoline* des coquilles de Mollusques et à la *chitine* de la carapace des Arthropodes.

**3. La fossilisation des végétaux.** — Les fossiles végétaux se rencontrent généralement à l'état de moules. Les plantes, lorsqu'elles tombent sur un sol suffisamment plastique, déterminent une empreinte. Si le tissu végétal disparaît presque immédiatement et si

un nouvel apport de sédiments d'une nature un peu différente le remplace, il se produit un moule en relief.

Plus souvent, la plante subsiste quelque temps, alors que le dépôt se continue. Il se formera donc une double empreinte en creux et en relief. Munier-Chalmas, en moulant soigneusement avec du plâtre très fin des cavités en creux dans les travertins de Sézanne, parvint à reconstituer parfaitement les fleurs et les fruits des plantes qui vivaient au début du Tertiaire dans la région parisienne.

Les restes fossiles végétaux peuvent être aussi reconstitués secondairement par des dépôts de silice, de carbonate ou de phosphate de chaux.

#### 4. La fossilisation du squelette des animaux. —

Les sels de chaux qui entrent dans la composition de l'appareil de soutien de nombreux groupes animaux, y sont intimement associés à des matières organiques, qui disparaissent aussitôt après la mort. La fossilisation a généralement pour effet de les remplacer par des dépôts de carbonate ou de phosphate, qui contribuent à la consolidation du squelette, en lui assurant une plus grande homogénéité.

Cette consolidation est souvent bien nécessaire, car les appareils de soutien des organismes ne sauraient se conserver dans les roches qu'autant qu'ils ont été enfouis au bout d'un temps assez court. Même dans la mer ou dans un lac, les bactéries ne tardent pas, en effet, à attaquer la cellulose, tandis que les eaux chargées d'acide carbonique commencent à dissoudre le carbonate de chaux.

Chez de nombreux animaux les différentes parties du squelette ne sont maintenues dans leurs positions respectives que par des tissus. Ceux-ci sont voués à une destruction rapide après la mort, s'ils ne béné-

ficient pas de circonstances exceptionnellement favorables. Il en résulte alors la dissociation du squelette. Les articles de Crinoïdes et d'Ophiures, par exemple, se présentent le plus souvent à l'état fossile sous forme de pièces séparées; il en est de même des plaques du capitule des Cirripèdes pédonculés, des os des Vertébrés, etc.

Fréquemment, tandis que les débris d'organismes s'accumulent, les boues pénètrent dans les vides qui séparent les différentes parties du squelette. La cavité viscérale des Oursins ou l'espace compris à l'intérieur des valves des Mollusques sont ainsi remplis par une substance minérale qui deviendra identique à la roche encaissante.

Si le test préexistant vient à disparaître, l'on ne trouvera plus par la suite qu'un *moule interne* de la coquille. Lorsque le test est très mince, l'examen du moule interne donne une idée exacte de la coquille elle-même : c'est le cas par exemple pour les Ammonites. L'empreinte que dessine le fossile dans la roche encaissante est le *moule externe*.

On peut en rapprocher, au point de vue génétique, les traces de pas que laissent des animaux, sous forme de creux dans le sable ou la vase, creux qui se remplissent par la suite et peuvent alors donner des moules en relief.

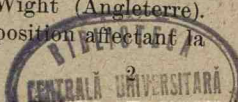
**5. La fossilisation des parties molles des animaux.** — Bien rarement des conditions favorables assurent la conservation des parties molles des organismes : il faut, en effet, pour qu'il en soit ainsi, que ces êtres soient demeurés très peu de temps à l'air libre après leur mort, sinon toutes les matières protoplasmiques subissent rapidement une décomposition presque complète.

Des Mammouths et des Rhinocéros à narines cloi-

sonnées ont été retrouvés en chair au milieu des glaces de la Sibérie. Non seulement on a pu étudier tous les détails de leur anatomie, de leur histologie, du contenu de leur tube digestif, mais on est même arrivé à réaliser sur une émulsion de tissus du Mammouth la réaction de Wassermann : un sérum de Lapin qui avait reçu une injection de cette émulsion a donné un précipité avec du sérum de l'Éléphant des Indes et n'en a pas donné avec le sérum de l'Éléphant d'Afrique. Ainsi a été confirmée par une réaction de chimie physiologique la parenté déduite de la comparaison anatomique du Mammouth et de l'Éléphant de l'Inde; en même temps, l'attribution de l'Éléphant d'Afrique à un sous-genre spécial a pu être appuyée sur de nouveaux arguments.

Les mêmes Mammifères quaternaires, Mammouth et Rhinocéros à narines cloisonnées, avec leurs parties molles également bien conservées, ont été rencontrés, il y a une dizaine d'années, dans une mine d'ozocérite (cire fossile) à Starunia (Galicie) : leur bol alimentaire a pu être examiné comme celui des Ongulés de Sibérie. Une différence existe cependant entre les deux sortes de gisements : tandis que les animaux protégés par la glace sont encore recouverts de leur abondante toison, les cadavres enrobés dans la cire sont complètement épilés.

Un autre grand quadrupède terrestre, un Reptile Dinosaurien, *Trachodon annectens*, a été trouvé momifié dans le Crétacé supérieur du Kansas (Amérique du Nord) (fig. 1) : sur ce sujet, remarquablement fossilisé, les détails superficiels de l'épiderme étaient parfaitement visibles sous la forme de tubercules arrondis. Le même dessin a été reconnu sur la peau d'un autre Dinosaurien, *Iguanodon bernissartensis*, du Crétacé inférieur continental de l'île de Wight (Angleterre). Au contraire, on a observé une disposition affectant la





forme de plaques hexagonales sur la peau de deux exemplaires de Dinosauriens d'autres groupes, *Morosaurus Becklesii*, également du Wealdien, et *Monoclonius nasicornis* du Crétacé supérieur de l'Alberta (Amérique du Nord) : les particularités histologiques de l'épiderme, chez ces grands Reptiles terrestres, confirment donc les affinités déduites de l'ostéologie comparée. Une précieuse documentation s'est ainsi



Fig. 1. — TRACHODON ANNECTENS.

Squelette avec empreinte de la peau conservée sur une grande partie du corps. Crétacé sup. du Wyoming (États-Unis). Long. : 3<sup>m</sup>,50 (H. F. OSBORN).

trouvée acquise sur la physionomie de ces animaux qui appartiennent à un ordre entièrement éteint et très éloigné de tous les types de Reptiles actuels.

Nous possédons aussi d'intéressantes données sur la morphologie externe de certains Reptiles marins des temps secondaires, comme les Ichthyosaures. Plusieurs grands musées d'Europe renferment aujourd'hui des dalles de calcaires liasiques sur lesquelles les squelettes de ces animaux sont entourés de l'empreinte du corps tout entier, y compris les nageoires dorsale et caudale, les membranes cutanées qui enveloppent les doigts des membres antérieurs et postérieurs (fig. 4).

Divers détails importants de la biologie de ces vertébrés ont pu être précisés. Leurs coprolithes portent la trace laissée par le passage à travers la valvule spirale de l'intestin. A l'emplacement de l'estomac on

voit les débris d'êtres dont ils se nourrissaient, Poissons, Ammonites, Crustacés. Enfin à l'intérieur de leur abdomen, la présence de squelettes d'embryons, en nombre d'ailleurs variable (1 à 10), témoigne de la viviparité de ces Reptiles.

Le gisement fossilifère le plus célèbre par le merveilleux état de conservation de ses restes organisés,

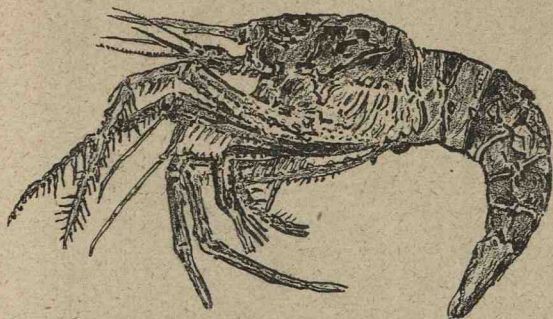


Fig. 2. — *ÆGER TIPULARIUS*.

Jurassique sup. de Eichstätt (Bavière). Long. : 0<sup>m</sup>,125.

est certainement celui des calcaires lithographiques de Solnhofen, en Bavière. Parmi les animaux que l'on y a trouvé, il faut citer l'*Archæopteryx*, dont les empreintes des plumes sont demeurées en parfait état (fig. 52), des Céphalopodes Dibranchiaux, avec leurs bras, leur poche à encre, dont la sépia a pu être utilisée pour faire des dessins, des Crustacés Décapodes, dont la carapace chitineuse et les appendices montraient tous les détails de leur organisation (fig. 2), des Méduses, etc.

Des Crustacés fort bien conservés, sur lesquels on peut compter jusqu'au nombre des articles de chaque appendice, existent aussi dans le Jurassique moyen de La Voulte (Ardèche) : leurs restes sont inclus dans des

gâteaux de marne calcaire formés par la consolidation des vases qui durent envelopper presque immédiatement après la mort le corps de ces Arthropodes.

C'est aussi à un enrobement rapide par des boues, avant toute décomposition au contact de l'air, que nous devons de retrouver momifiée toute la musculature des

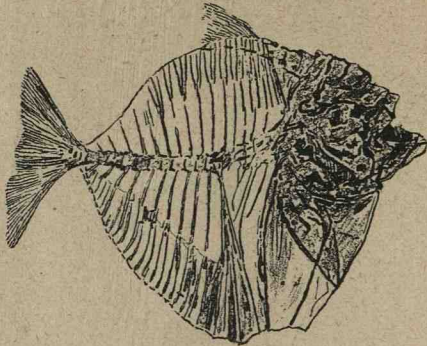


Fig. 3. — GASTERONEMUS RHOMBEUS.  
Éocène Monte Bolca (Vénétie). Long. : 0<sup>m</sup>,17.

Poissons de l'Oligocène d'Aix-en-Provence ou de l'Éocène du Monte Bolca, près de Vérone (fig. 3).

Un gisement aussi célèbre aujourd'hui que celui de Solnhofen, mais connu seulement depuis une dizaine d'années, celui du mont Stephen, dans la Colombie britannique, a permis à C. D. Walcott de reconstituer, avec une merveilleuse précision, la faune du Cambrien moyen, c'est-à-dire l'un des milieux biologiques les plus anciens dont les explorations géologiques nous ait révélé l'existence. Là, dans des argiles schisteuses, les organismes se présentent sous la forme de moulages silicifiés, qui reproduisent fidèlement les caractères des appendices des Crustacés Trilobites (fig. 22), les moïn-

dres ramifications du cæcum ou les détails des branchies des Phyllopoïdes (fig. 4), le nombre des anneaux, le trajet du tube digestif, la bouche tantôt invaginée, tantôt dévaginée d'Annelés (fig. 5), la morphologie d'Holothuries (fig. 32), Échinodermes que l'on n'avait jamais trouvé entièrement

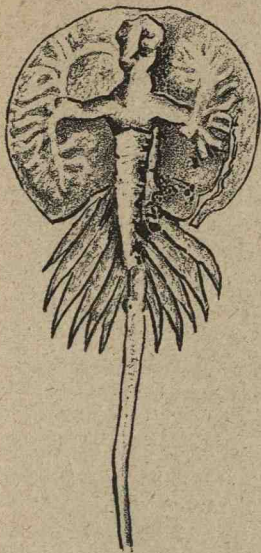


Fig. 4.

BURGESSIA BELLA.

Cambrien moyen (Colombie britannique). Long. : 0<sup>m</sup>,02 (WALCOTT).

Fig. 5. — OTTOIA  
PROLIFICA.

Cambrien moyen (Colombie britannique). Long. : 0<sup>m</sup>,1 (WALCOTT).

fossilisés, ou l'anatomie de Méduses, dont les ombrelles, les canaux radiaires, les tentacules ou la poche stomacale permettent encore les observations les plus minutieuses.

Un mode de fossilisation très spécial nous est offert par les Insectes inclus dans l'*ambre* : cette résine, sécrétée

par un Pin oligocène des régions baltiques, a enrobé le corps des Arthropodes qui vivaient alors sur l'écorce des Conifères et assuré ainsi la parfaite conservation de leur morphologie externe.

**6. La conservation de la couleur dans les organismes fossiles.** — La coloration des organismes, dans le cas, par exemple, des coquilles de Mollusques, peut être encore visible dans des dépôts remontant à l'ère tertiaire et quelquefois même aux temps mésozoïques; tout à fait exceptionnellement, on l'a observée sur des fossiles cambriens.

**7. La reconstitution des milieux paléobiologiques.** — Pour reconstituer les milieux biologiques anciens, nous devons donc bien moins compter sur d'heureuses découvertes géologiques que sur une analyse critique minutieuse des données d'ordre physique ou morphologique fournies par l'étude des roches ou des fossiles. C'est à la lumière des faits révélés par les explorations océanographiques et surtout à l'observation attentive des conditions de la vie sur les côtes ou à l'intérieur des continents, que nous devons interpréter les données fournies par la géologie sur la vie aux époques antérieures à la nôtre. Le naturaliste qui n'aura pas pendant de longues années examiné et disséqué les organismes vivant en particulier au bord de la mer, qui ne se sera pas pénétré de leurs conditions d'existence, de leur mode de vie, devra s'abstenir de toute étude paléontologique, sous peine de s'exposer à de graves erreurs. Le paléontologiste devra donc être avant tout un biologiste. Le passé dans le domaine biologique, comme dans le domaine physique, ne saurait être étudié sans une parfaite connaissance du présent.

## CHAPITRE III

### LES ÊTRES VIVANTS DES TEMPS PRIMAIRES

---

#### *I. LES MILIEUX PHYSIQUES ET LES ASSOCIATIONS BIOLOGIQUES DES TEMPS PRIMAIRES*

Nous ne possédons que de trop rares documents géologiques et paléontologiques sur les périodes archéenne et algonkienne pour pouvoir songer à reconstituer les milieux physiques et biologiques de ce lointain passé. Il en est déjà tout autrement pour la flore et la faune du Cambrien et des époques paléozoïques subséquentes. L'ensemble des êtres qui vivaient alors nous apparaît comme différant beaucoup plus des végétaux et des animaux actuels que de ceux des temps secondaires ou tertiaires. Les divisions botaniques ou zoologiques qui s'y trouvent localisées sont, en général, d'un ordre plus élevé que les types propres aux phases plus récentes de l'histoire du globe. Par contre, les grands groupes encore vivants et déjà représentés au Paléozoïque étaient alors moins polymorphes qu'aujourd'hui. Enfin les classes que nous considérons habituellement comme les plus élevées en organisation, les Oiseaux et les Mammifères, n'existaient pas encore.

1. **Les Océans.** — Dans les parties profondes des géosynclinaux primaires, dans la *zone bathyale*, vivaient alors de nombreux Trilobites fousseurs, à organes visuels plus ou moins complètement atrophiés : leurs restes caractérisent aujourd'hui des schistes alunifères et des calcaires bitumineux.

Le même milieu était habité à l'Ordovicien et au Gothlandien par des Trilobites, les uns aveugles, comme *Trinucleus*, les autres remarquables par leurs yeux extrêmement développés, comme *Æglina*, et par des Céphalopodes Nautiloïdes déroulés, tels que *Orthoceras* : leurs débris fossiles se rencontrent dans des calcaires noduleux et dans des schistes, où ils sont associés à des squelettes d'organismes du plancton, les Graptolithes, Hydroméduses munies de pneumatophores et de palettes natatoires.

Au Dévonien, la zone bathyale vit se développer surtout des Astéries, des Crustacés Ostracodes, *Cypri-dina*, des Lamellibranches Paléoconques remarquables par leur coquille à test mince, et des Ammonites à cloisons faiblement ondulées sur toute leur largeur, les Goniatites : leurs tests sont fréquents dans des schistes, des marnes et des calcaires bitumeux ou noduleux.

L'Anthracolithique compte, comme organismes de mer profonde, outre les Goniatites, des Brachiopodes fousseurs à valve ventrale très développée et dépourvue de pédoncule, *Productus*, et des Lamellibranches Anisomyaires, les Posidonomies : on les trouve à l'état fossile dans des schistes, des marnes et des grès.

Le milieu marin peu profond ou *néritique* du Cambrien auquel correspondent maintenant des grès ou des schistes, était le domaine de Brachiopodes inarticulés, et de Trilobites, comme *Paradoxides*. Cependant des calcaires zoogènes commençaient à être édifiés un peu partout sur le globe par *Archæocyathus* dont on fait,

tantôt une Éponge calcaire, tantôt un Polypier. Son squelette, assez poreux, laisse supposer qu'une température relativement basse régnait alors dans la plupart des mers, probablement sous l'influence d'une grande extension glaciaire; cette uniformité du milieu physique s'étendait pour le moins à l'Écosse, la Sibérie, le Labrador, la France, l'Andalousie, la Sardaigne, l'Inde, la Chine, l'État de New-York, la Californie, l'Afrique du Sud, l'Australie, l'Antarctide de l'Ouest et la Terre Victoria.

De telles conditions climatiques eussent été évidemment défavorables aux Polypiers Tabulés et Tétracoralliaires, ainsi qu'aux Hydrozoaires Stromatoporiés. Aussi ces groupes n'apparaissent-ils qu'à l'Ordovicien-Gothlandien, lorsque les océans, réchauffés sous toutes les latitudes, se peuplent de récifs, depuis la terre de Grinnel, l'Arkansas et la Sibérie, jusqu'à l'Australie. Au voisinage des Coraux abondaient des Échinodermes, Cystoïdes et Crinoïdes, des Brachiopodes à test orné, des Ostracodes, des Nautiloïdes comme *Lituites* et *Cyrtoceras*. Ailleurs, dans la zone néritique, vivaient des Conulaires, Mollusques de position systématique incertaine, qui demeuraient fixés par le sommet de leur cône à des corps étrangers. Avec eux prospéraient de nombreux Trilobites et Annélidés, dont on retrouve les pistes sur les grès résultant de la consolidation du sable des plages : leurs traces, demeurées longtemps énigmatiques, sont connues sous le nom de *Bilobites*.

Dans les mers peu profondes du Dévonien s'édifiaient encore des récifs à Stromatopores et à Tétracoralliaires dans la zone des Coraux. En d'autres points, l'on trouvait surtout des Polypiers à calice composé de deux valves, *Calceola*, et des Brachiopodes, comme *Spirifer*.

A l'Anthracolithique, la zone néritique était caractérisée par de grands Foraminifères, *Fusulina*, des Bra-



chiopodes, *Productus*, et des Bryozoaires : on en trouve surtout aujourd'hui les restes dans des calcaires.

**2. Les Continents.** — Un vaste continent équatorial réunissait au Paléozoïque l'Australie du Sud, l'Inde, l'Afrique australe et le Brésil. Les trois premières de ces contrées offrent des traces de dépôts glaciaires, dont certaines remontent au Dévonien et peut-être même au Cambrien : il est curieux de constater que ces phases de grande extension des glaciers correspondent précisément aux périodes géologiques consécutives aux époques de diastrophisme, marquées par les plissements huroniens et calédoniens.

Vers les débuts des temps anthracolithiques, de profonds changements se produisent à la surface du globe. Tandis qu'un climat uniforme s'étend à toute la terre, un merveilleux épanouissement de la végétation permet la sédimentation des dépôts houillers. Lacs et marais déterminent ainsi par leur vaste étendue, une humidité intense de l'atmosphère, qui favorise le rapide accroissement en hauteur de l'appareil végétatif des arbres. Dans les eaux douces vivaient alors des milliers de Crustacés Phyllopoïdes et Ostracodes, en compagnie des premiers Gastéropodes Pulmonés. Dans les airs volaient de nombreux Insectes, tandis que les continents se peuplaient de Batraciens Stégocéphales, de Reptiles Rhynchocéphales et Théromorphes.

Le Carbonifère supérieur, qui est postérieur au début de la phase hercynienne, a été aussi marqué par une nouvelle extension des glaciers en Australie, dans l'Inde et au Cap, c'est-à-dire dans la plus grande partie du continent équatorial ou continent de Gondwana. En même temps se propageait la flore à *Glossopteris*. Nul doute que ce milieu botanique n'ait dû sa spécialisation et sa pauvreté en espèces, à l'amplitude des phéno-

mènes glaciaires anthracolithiques : ce sont ces importantes modifications météorologiques qui doivent avoir déterminé l'extinction de la flore houillère dans les contrées aujourd'hui riveraines de l'océan Indien.

A son tour, l'Europe voit s'éteindre progressivement cette flore vers la fin des temps primaires sous l'influence d'un climat désertique comparable à celui de certaines régions tropicales actuelles. D'immenses lagunes, où s'accumulent, au Permien supérieur, des dépôts de précipitation chimique, sel gemme, gypse, sels déliquescents, indiquent qu'une grande sécheresse de l'atmosphère régnait alors sur la Russie, l'Allemagne, les régions alpines et les déserts voisins des tropiques. Le plus souvent ce sont des grès ou des argiles, qui viennent s'interstratifier dans la série des différents sels, lorsque les cuvettes continentales sont envahies par la mer : leur couleur rouge témoigne de l'élévation de la température et de l'intensité de l'insolation qui régnaient alors dans nos pays. Leur dépôt, qui commence avec le Permien moyen, correspond à une période où les océans des temps primaires semblent avoir été réduits à leur minimum d'étendue, tandis que l'adaptation à la vie continentale des organismes marins paléozoïques manifeste une remarquable activité.

## II. LES PRINCIPAUX GROUPES D'ÊTRES VIVANTS CARACTÉRISTIQUES DES TEMPS PRIMAIRES

Les descriptions qui vont suivre ont trait seulement aux groupes d'êtres vivants les plus caractéristiques des temps primaires, comme les Équisétinées, les Sphénophyllées, les Lycopodinées et les Fougères, parmi les Cryptogames vasculaires ; les Ptéridospermées, parmi les Gymnospermes ; les Fusulinidés, parmi les

Foraminifères; les Graptolithes, parmi les Hydroméduses; les Tétracoralliaires, parmi les Polypiers; les Cystoïdes et les Blastoïdes, parmi les Échinodermes; les Gigantotraccés, parmi les Mérostomes; les Trilobites, parmi les Crustacés; les Stégocéphales, parmi les Batraciens; les Théromorphes et les Rhynchocéphales, parmi les Reptiles. Elles comprendront aussi des notions générales sur plusieurs classes d'animaux qui ont subsisté jusqu'à nos jours, mais qui avaient déjà une importance notable à l'ère paléozoïque, notamment les Crinoïdes, les Échinides, les Brachiopodes, les Insectes, les Lamellibranches, les Gastéropodes, les Céphalopodes et les Poissons.

A. — LES CRYPTOGAMES VASCULAIRES  
ET LES GYMNOSPERMES DES TEMPS PRIMAIRES.

1. **Les Équisétinées.** — Parmi les Cryptogames vasculaires, les *Équisétinées*, réduites actuellement au seul genre *Equisetum*, ont eu une extension considérable au Paléozoïque. La plupart d'entre elles sont désignées sous le nom générique de *Calamites* : certaines atteignaient jusqu'à 20 et 30 mètres de hauteur.

A l'état adulte, les tiges de *Calamites* étaient creuses, comme celles d'*Equisetum*, par suite de la disparition des tissus médullaires au cours du développement. Celles que l'on trouve aujourd'hui à l'état fossile sont fréquemment réduites à des moules internes; mais, sur les échantillons silicifiés ou carbonatés, on peut étudier l'histologie des tissus qui ont conservé tous les détails de leur structure, aussi bien en ce qui concerne les tiges que les feuilles ou les racines.

Les Équisétinées fossiles ressemblaient ainsi beaucoup à *Equisetum* par leur plan général d'organisation. La

différence fondamentale que l'on avait cru pouvoir établir entre ces deux séries de plantes d'après la présence ou l'absence de bois secondaire est purement illusoire. L'existence d'un tel tissu chez les Équisétinées paléozoïques, comme chez les Lycopodinées de la même époque, s'explique par leur grande taille, liée à des conditions de vie extrêmement favorables.

**2. Les Sphénophyllées.** — Les *Sphénophyllées* avaient des tiges étroites, articulées, ramifiées et pourvues de côtes longitudinales se continuant directement à travers les nœuds successifs, au lieu d'alterner d'un entre-nœud à l'autre, comme chez la plupart des Équisétinées. Les feuilles étaient verticillées et superposées les unes aux autres dans les divers verticilles d'un même rameau.

Les Sphénophyllées constituent un groupe synthétique autonome, se rattachant plus ou moins étroitement aux Équisétinées et aux Lycopodinées. Elles sont, d'ailleurs, très anciennes, puisque l'une d'elles a été rencontrée aux États-Unis dès la base du Dévonien moyen. En Europe, elles semblent avoir existé seulement au Carbonifère (Westphalien et Stéphanien) et avoir disparu complètement au Permien. Dans l'Inde, elles auraient continué à vivre jusqu'au début du Trias.

**3. Les Lycopodinées.** — Aux temps paléozoïques les Lycopodinées, contrairement à leurs congénères actuelles, étaient des plantes arborescentes, souvent très élevées. Leurs tiges aériennes, qui se ramifiaient le plus fréquemment d'une manière dichotome (*Lepidodendron*), pouvaient demeurer indivises jusqu'à leur sommet (la plupart des types de *Sigillaria*).

Les diverses parties de ces tiges étaient recouvertes dans le jeune âge par de longues feuilles aciculaires

plus ou moins serrées les unes contre les autres et dont les cicatrices offraient une physionomie caractéristique dans chaque groupe (fig. 6).

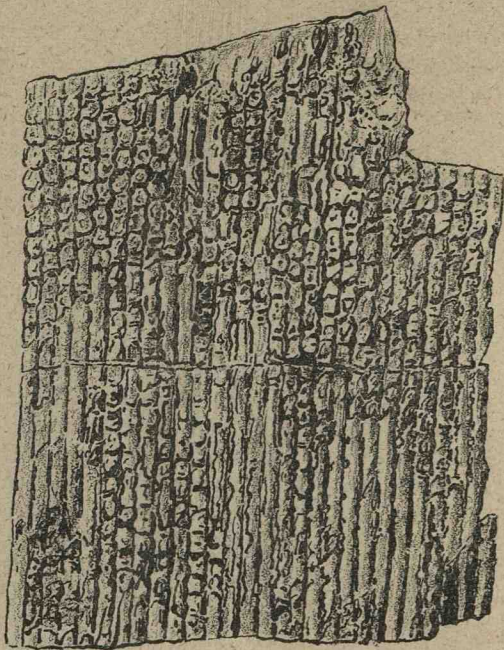


Fig. 6. — SIGILLARIA.

Fragment de tige avec cicatrices d'insertion des feuilles.

Westphalien, Anzin (1/3 grand. nat.).

La tige principale était prolongée à sa base par des organes souterrains (*Stigmaria*) (fig. 7), souvent au nombre de quatre, qui se ramifiaient à la fois d'une manière dichotome et d'une manière sympodique. Les nombreux appendices latéraux de ces organes avaient

un diamètre assez faible et se dichotomisaient également un certain nombre de fois.

Dans les appareils végétatifs ainsi constitués, les tiges aériennes possédaient généralement des formations secondaires, corticales et libéro-ligneuses. Leur bois primaire pouvait être soit cylindrique et dépourvu de moelle, soit annulaire et rempli de tissu médullaire, soit subdivisé en faisceaux.

A la différence des tiges aériennes, les organes souterrains présentaient le plus souvent dans leurs axes principaux un appareil vasculaire entièrement *centrifuge*. De plus chacun des appendices latéraux de *Stigmaria* contenait à son intérieur un faisceau ligneux unipolaire.

Les fructifications étaient toutes *hétérospores* : les sporanges y étaient fixés sur les faces *ventrales* de bractées ou sporophylles, soit directement, soit par un pédicelle formant le plus souvent des groupes dans des strobiles bien différenciés.

Les *Lycopodiniées* ont eu, aux temps paléozoïques, un

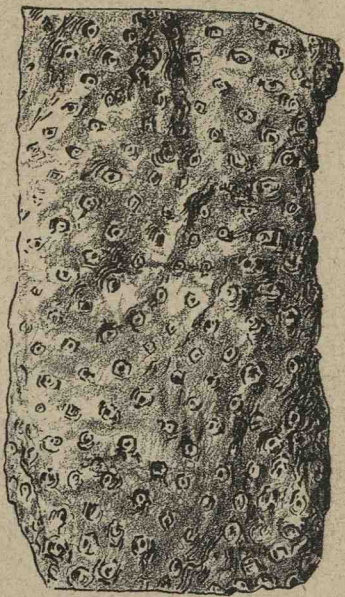


Fig. 7. — STIGMARIA FICOIDES.  
Fragment d'axe avec cicatrices  
des organes appendiculaires. Carbo-  
nifère, France (1/3 grand. nat.).

développement remarquable, tant par leur abondance, que par leur grande taille ou par leur mode de reproduction assez perfectionné. Elles apparaissent, dans le temps et dans l'espace, comme un groupe très homogène par sa structure anatomique, la forme de ses feuilles et les rapports de ses sporanges avec les sporophylles.

**4. Les Fougères et les Gymnospermes.** — Les récentes découvertes des paléobotanistes ont montré que beaucoup, peut-être même la plupart « des Fougères du terrain houiller », portaient des graines, dont l'organisation très complexe était assez comparable à celle des Cycadinées actuelles. Ces végétaux paléozoïques ne sauraient donc être maintenus parmi les Cryptogames vasculaires et on les a rattachés à la classe des Gymnospermes, où ils forment un ordre spécial, les *Ptéridospermées*.

Le classement des nombreuses frondes rencontrées dans les terrains primaires parmi les Fougères ou parmi les Ptéridospermées est malheureusement impossible dans bien des cas. Il n'est pas douteux que les Ptéridospermées aient occupé au Paléozoïque une place prépondérante, par rapport aux Fougères : celles-ci, rarissimes au Dévonien et au Carbonifère inférieur, étaient encore loin d'être communes au Carbonifère moyen et supérieur. On doit donc se contenter de décrire à l'heure actuelle les genres fossiles sous leurs anciens noms génériques, qui correspondent généralement à des entités purement artificielles. Tels sont : *Sphenopteris*, *Pecopteris* (fig. 8), *Nevropteris* et *Glossopteris*.

Ce dernier genre, qui appartenait très probablement à l'ordre des Ptéridospermées avait des frondes simples, entières, de forme sensiblement ovale, rétrécies progressivement dans leur partie inférieure et

pourvues d'une nervure principale, sur laquelle s'inséraient des nervures secondaires aux multiples anastomoses disposées en mailles allongées. *Glossopteris*

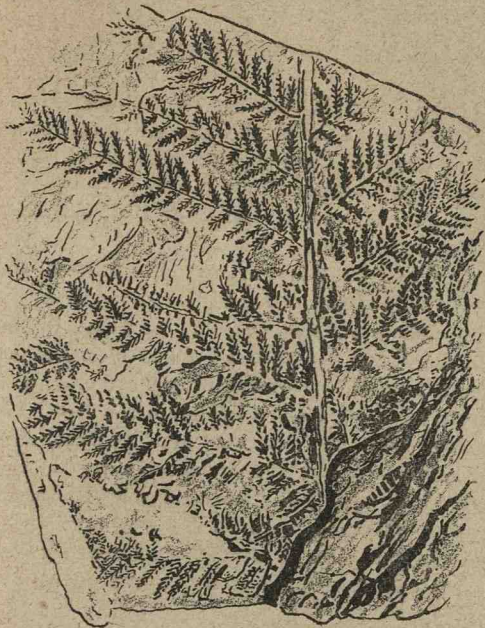


Fig. 8. — PECOPTERIS.

Houiller de Commeny (1/3 grand. nat.).

caractérise la végétation anthracolithique de l'ancien continent de Gondwana (Amérique du Sud, Afrique méridionale, Madagascar, Inde, Indochine, Australiel Antarctide) : c'est dans ces dernières contrées qu'i, semble être apparu tout d'abord. Plus tard, vers la fin du Permien, il envahit jusqu'à la Russie septentrio-



nale, d'où il disparaît rapidement. Dans l'hémisphère Sud, il persiste jusqu'au Rhétien et peut-être même jusqu'au Crétacé supérieur en Australie.

## B. — LES FORAMINIFÈRES DES TEMPS PRIMAIRES.

1. **Caractères généraux des Foraminifères.** — Les Foraminifères sont des organismes unicellulaires généralement pourvus d'une *coquille uniloculaire* ou *multi-loculaire*, qui est formée de chitine ou plus souvent de calcaire; elle peut aussi résulter de l'*agglutination* de particules étrangères.

Lorsque l'on veut établir une classification de ces différents êtres monocellulaires, l'on se heurte aux plus grandes difficultés, soit que l'on envisage les petits groupements désignés sous les noms d'espèces et de genres, soit que l'on s'occupe de groupements d'ordre relativement élevé, comme les familles.

La nomenclature des Foraminifères est surtout compliquée en raison des divergences profondes qui règnent sur la notion de l'espèce chez les Protozoaires, où les individus sont reliés les uns aux autres par des formes de passage qui conduisent insensiblement à des types extrêmes, presque dépourvus de caractères communs.

On divise souvent les Foraminifères en *Perforés* et *Imperforés*. Dans les premiers, la coupe du test montre une substance compacte et homogène et l'intérieur ne communique avec l'extérieur que par une large ouverture. Dans les seconds, le test est percé d'une multitude de fins canalicules qui font communiquer les loges intérieures entre elles et les loges périphériques avec l'extérieur : ces canaux sont tantôt simples et perpendiculaires à la surface des lames qu'ils traversent,

tantôt ramifiés et anastomosés. Il est probable qu'une telle classification sépare des groupes qui devraient être, au contraire, rapprochés. De plus, les Foraminifères *chitineux* et *agglutinés* n'y trouvent pas de place normale.

Les paléontologistes étudient le développement des Foraminifères, soit directement en examinant les *loges successives*, soit indirectement en pratiquant des *sections* dans la coquille. Ces sections montrent presque toujours une *loge initiale*, généralement sphérique, quelquefois allongée, communiquant avec la première loge par une large ouverture. Tantôt les individus sont réduits à cette seule loge et sont dits alors monothalames; tantôt ils ont une coquille composée de plusieurs loges et sont appelés polythalames.

Les Foraminifères paléozoïques les plus remarquables sont précisément des Polythalames, les Fusulinidés : ils ont servi à établir des zones paléontologiques dans l'Anthracolithique des régions indo-pacifiques.

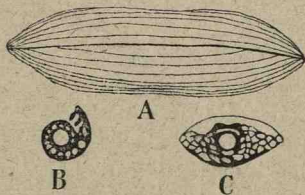


Fig. 9. — FUSULINA ALPINA.

A, vue extérieure (long. :  $0^m,009$ );  
B, section transv. et C, section  
longit. de la région centrale (long. :  
 $0^m,001$ ) (DEPRAT).

## 2. Les Fusulinidés.

— Un Fusulinidé résulte de l'enroulement en spirale d'une lame alvéolaire ou pleine, tantôt calcaire, tantôt arénacée. Le test ainsi formé est subdivisé en chambres par des cloisons méridiennes; les tours sont recouvrants; la coquille est lenticulaire, globuleuse, fusiforme ou cylindrique et toujours d'assez grande taille : elle peut atteindre jusqu'à deux centimètres de longueur. En

coupe, une Fusuline a l'aspect d'un carton ondulé que l'on enroule (fig. 9).

A l'exception de *Fusulinella* des Asturies, de *Fusulina* du Portugal, de la Sicile et des Alpes orientales, les Fusulinidés paléozoïques sont des fossiles russo-asiatiques. Leur test a d'abord été arénacé et lenticulaire, avec des cloisons percées d'ouvertures isolées : tel était le cas de *Fusulinella* du Dinantien des Asturies, de Russie et de l'Anthracolithique d'Asie. Puis il est devenu alvéolaire et fusiforme, avec des cloisons toujours percées d'ouvertures isolées, comme dans *Fusulina* et *Schwagerina* de l'Anthracolithique : tandis que *Fusulina* présente une coquille allongée, *Schwagerina* possède une coquille sphérique; dans le cours de son développement, ce dernier genre passe d'ailleurs par un *stade fusulina*.

## C. — LES GRAPTOLITHES.

### 1. Caractères généraux des Graptolithes. —

Les Graptolithes n'ont été connus, jusqu'en 1895, que par des empreintes, où l'on distingue une série de loges appelées *hydrothèques* ou *thèques* : celles-ci, qui mesurent de trois à quatre millimètres de long, sont formées de couches de chitine d'épaisseur variable suivant les points et disposées en files longitudinales sur un ou deux rangs et un peu obliquement par rapport à l'axe de l'ensemble.

Ces loges s'insèrent chacune sur la base de la précédente : elles communiquent entre elles comme si un *canal axial* les unissait. En réalité, il n'y a pas de canal individualisé : les parties basilaires des loges successives ne sont pas séparées les unes des autres par des cloisons; si elles sont alignées sur deux rangées, l'ensemble de

leurs bases dessine deux canaux parallèles entièrement indépendants et sans communication.

Du côté du canal opposé à la rangée des loges, quand

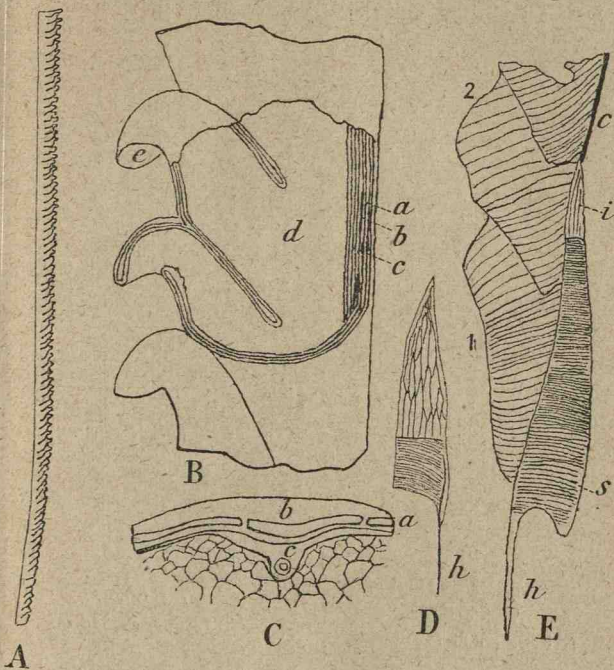


Fig. 10. — *MONOGRAPTUS PRIONODON*. (Gothlandien de Bohême). — A, rhabdosome; B, partie de rhabdosome avec dans le milieu une section parallèle à l'axe longitudinal; C, section transv. du même; D, sicula et E, partie initiale d'un rhabdosome de *Monograptus dubius* du Gothlandien de Gothland.

*a*, paroi; *b*, zone d'incrustation calcaire; *c*, virgula; *d*, canal axial; *e*, ouverture; *h*, hydrocaule; *s*, sicula; *i*, région initiale de la sicula; 1, 2, 1<sup>re</sup> et 2<sup>e</sup> loges (GURICH; PERNER; WIMAN).

il n'y a qu'une seule ligne de loges, ou, quand il y en a deux, au milieu de la pseudo-cloison formée par l'adossement des parois des canaux, s'insère une tigelle creuse, l'*axe* ou *virgula* qui constitue un appareil de soutien.

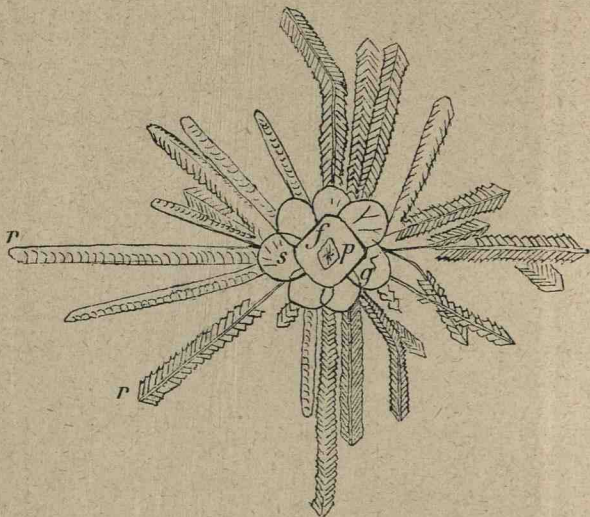


Fig. 11. — DIPLOGRAPTUS FOLIACEUS.  
(Ordovicien de New-York) (Diam. : 0<sup>m</sup>,09).

*f*, funicule; *p*, pneumatophore; *g*, gonothèque; *r*, rhabdosome;  
*s*, sicula (RUEDEMANN).

La *virgula*, toujours située dans l'épaisseur des parois, mesure environ 25  $\mu$ . de diamètre.

A l'extrémité de l'axe vers laquelle se dirige la partie proximale des thèques, se trouve une loge en forme d'entonnoir, la sicula, dont l'orifice, dirigé à l'opposé de celui des hydrothèques, est souvent armé d'une épine allongée en sens inverse de la *virgula*. La sicula

qui est plus grande que les thèques, est infundibuliforme et orientée suivant l'axe de la colonie. La virgula est formée par son prolongement. Souvent la virgula dépasse la série des loges, vers l'extrémité de la colonie opposée à la sicula, et s'individualise en une tigelle nue, longue et grêle, l'*hydrocaule* (fig. 10).

Tel était l'état de nos connaissances sur ces organismes lorsque R. Ruedemann a fait connaître des colonies adultes de ces Hydroméduses, formées par un assez grand nombre des *rhabdosomes* décrits ci-dessus.

Ces groupements sont disposés de façon à faire converger vers un centre commun les rhabdosomes qui ont leur sicula située à l'extrémité distale. Leur extrémité proximale correspond à l'hydrocaule qui, en se fusionnant avec les autres hydrocaules de la colonie, forme une racine étoilée, le *funicule*.

Les hydrocaules ne sont pas tous de même taille. Les quatre plus grands sont orientés dans deux plans perpendiculaires; quatre plus courts sont disposés dans les plans bisecteurs; huit plus petits encore dans les intervalles des précédents, etc.

Le centre commun est formé de trois parties superposées qui se présentent ainsi de la face concave à la face convexe (fig. 11) : 1° le *disque central*, capsule chitineuse à parois épaisses, de forme quadrangulaire, que les hydrocaules percent pour venir se souder dans le *funicule*; 2° une couronne de vésicules à parois minces, les *gonothèques*; 3° le *sac apical*, grosse vésicule surmontant les gonothèques et ayant la forme de deux dômes unis par leur base rectangulaire en un solide, dont le méridien équatorial serait un carré. Ce sac apical devait jouer le rôle de flotteur ou *pneumatophore*; peut-être devrait-on même l'envisager comme un groupement d'organes comparable à l'ombrelle d'une Méduse.

Les loges des rhabdosomes ne possédaient qu'une ouverture trop étroite, semble-t-il, pour livrer passage à un polype pourvu de tentacules. Aussi Allman les a-t-il comparées aux logettes des Plumulaires où s'abritent des filaments pêcheurs ou dactylomérides émettant des sortes de pseudopodes capables de capturer des proies et de les digérer. Au début de son développement une colonie de Plumulaires ne comprend que ces petites loges; plus tard apparaissent les grandes loges occupées par les polypes : les Graptolithes seraient des Hydro-méduses qui auraient conservé à l'âge adulte la forme des jeunes Plumulaires.

Les gonothèques renferment à leur intérieur une partie saillante, le *siculostyle*, qui porte de nombreuses siculas insérées par leur sommet rétréci et tournant leur ouverture vers l'extérieur. Les plus distales de ces siculas semblent se détacher progressivement, devenir libres et sortir par un orifice terminal du gonothèque.

D'autres, vers la base, resteraient adhérentes et seraient destinées à former de nouveaux rhabdosomes de la colonie. Sur ces siculas bourgeonne bientôt, en effet, un premier hydrothèque qui prend naissance près de l'ouverture, mais s'accroît en sens inverse d'elles, tout en continuant à s'appuyer sur leur corps. Le premier hydrothèque bourgeonne de la même façon un deuxième hydrothèque et ainsi de suite. Lorsqu'il y a deux rangées d'hydrothèques, le premier bourgeonne le second qui passe du côté opposé de l'axe et cette disposition alternante continue à se manifester au cours du développement.

La sicula allonge graduellement son pédoncule inséré sur l'hydrothèque constituant ainsi la virgula; l'accroissement de cette tige marche plus vite que la formation des hydrothèques qu'elle supporte et détermine ainsi l'individualisation de l'hydrocaule. Le sicu-

lostyle dégénère dès que commencent à se développer les rhabdosomes auxquels il a donné successivement naissance; ceux-ci sont donc de taille et d'âge différents. Les siculas qui se détachent du siculostyle deviennent libres et vont fonder de nouvelles colonies; leur extrémité pédonculaire porte une petite pièce carrée, à laquelle elles sont rattachées par un renflement.

La pièce carrée en se développant devient le sac apical; le renflement forme le funicule et le disque central, tandis que la sicula bourgeonne un petit rhabdosome. Dès que plusieurs hydrothèques ont pris naissance, des gonothèques commencent à se former à la base du sac apical.

Les divisions stratigraphiques du Silurien, basées autrefois sur les Crustacés Trilobites, ont été précisées, dans ces dernières années, par l'étude des Graptolithes. Ces Hydroméduses, qui vivaient en colonies, faisaient partie du plancton : elles flottaient à la surface des mers, grâce à leurs pneumatophores et à leurs rameaux en forme de palettes et étaient largement disséminées par les courants marins. Les zones paléontologiques qu'elles caractérisent dans le Silurien d'Écosse se retrouvent, dans le même ordre de superposition, un peu partout sur le globe, en Suède, en France et dans diverses autres contrées de l'Europe occidentale, ainsi que dans l'Est de l'Amérique du Nord et en Australie. L'évolution des différents types, dans ce groupe, semble assez rapide : aussi a-t-on pu, en utilisant ces organismes, pousser très loin l'analyse stratigraphique de l'Ordovicien et du Gothlandien.

**2. Classification des Graptolithes.** — Les Graptolithes sont groupés, soit en colonies réticulées, comme les *Dendroïdes*, soit en colonies non réticulées. Parmi ces derniers, les uns sont dépourvus de virgula,



ce sont les *Axonolipes* ; les autres possèdent une virgula, ce sont les *Axonophores*.

Les *Dendroïdes*, qui se rencontrent depuis le Cambrien supérieur jusqu'au Dévonien, ont comme type le genre *Dictyonema*.

Les *Axonolipes*, qui sont caractéristiques de l'Ordovicien inférieur, se présentent, soit sous la forme de groupes de filaments à plusieurs branches, comme *Didymograptus*, soit sous l'aspect de feuilles disposées à la suite les unes des autres, comme *Phyllograptus*.

Les *Axonophores* se divisent en deux groupes, l'un à périoderme discontinu, les *Retiolites* (Gothlandien), l'autre à périoderme continu, les *Rhabdoïdes*. Ceux-ci présentent des logettes, tantôt sur un seul côté de la virgula, ce sont les *Monoprionidiens* (*Monograptus* du Gothlandien) (fig. 10), tantôt sur les deux côtés de la virgula, ce sont les *Diprionidiens* (*Diplograptus* de l'Ordovicien) (fig. 11).

#### D. — LES CORALLIAIRES DES TEMPS PRIMAIRES.

1. **Caractères généraux des Coralliaires.** — Les Coralliaires sont des animaux marins, généralement fixés à des rochers, mais parfois susceptibles de faibles déplacements ; ils vivent isolés, ou plus souvent associés en nombreuses colonies. Un polype de Coralliaire est le plus souvent pourvu d'un squelette propre, qu'on appelle *polypière* ou *corallite*. Sa paroi est désignée sous le nom de *muraille* ; à son intérieur se développent des *cloisons*, lames rayonnantes qui partent de la muraille et se dirigent vers le centre du polypier. D'une façon générale, les productions calcaires qui se développent en dedans de la muraille sont dites *endothécales*, tandis que celles de l'extérieur sont appelées *exothécales*. La cavité interne située au-dessus des

cloisons correspond au *calice*, tandis que les espaces compris entre les septa forment les *chambres intercloisonnaires*.

Du fond du calice s'élève souvent une colonnette au centre du polypier; elle peut être, soit indépendante des cloisons et constituer une *columelle*, soit reliée à elles sur toute la hauteur par des lamelles verticales, les *palis*. Parfois les cloisons se rejoignent vers le centre et leurs prolongements en s'unissant donnent une colonnette styloforme, appelée *fausse columelle*; elles peuvent aussi porter des lobes saillants ou *faux palis*. Les épines des faces latérales de deux cloisons voisines arrivent même en grandissant à se rejoindre et à former des *synapticules* qui unissent les cloisons; si ces productions s'élargissent, elles deviennent des *dissépiments* ou *traverses horizontales*.

Les loges interseptales sont ainsi subdivisées par ces productions nouvelles qui se forment de bas en haut, à mesure que continue la croissance du polype. Celui-ci abandonne graduellement les parties inférieures du calice, qui restent vides, et accroît son squelette vers l'ouverture. Les traverses deviennent alors très étendues; elles intéressent simultanément plusieurs loges intercloisonnaires et forment des *planchers*. Ceux-ci sont *incomplets*, s'ils ne s'étendent pas dans toute la largeur du calice, ou *complets*, si chacun d'eux le recoupe dans toute sa largeur; ils peuvent même se subdiviser sur leurs bords en lamelles obliques, souvent courbes, s'appuyant les unes sur les autres et constituer un *tissu vésiculeux*, qui finit par remplacer complètement les planchers.

Les cloisons d'un polypier ne sont jamais égales entre elles; elles ne partent pas toutes du fond du calice et ne se prolongent pas également vers le centre. L'ensemble de celles qui présentent la même grandeur constitue

un *cycle*. Les cloisons les plus fortes ou cloisons *primaires* sont au nombre de quatre chez les *Tétracoralliaires* paléozoïques et de six chez les *Héxacoralliaires* postpaléozoïques; elles se prolongent fréquemment par des *côtes* en dehors de la muraille, qui peut être recouverte par une production calcaire lamellaire, l'*épithèque*. Lorsque les polypiérites sont associés en colonies, ils sont ou juxtaposés directement par leurs murailles, ou soudés par un tissu nouveau, le *cœnenchyme*, qui se développe entre les divers calices.

Le polypiérite est formé de granulations calcaires agglomérées en traînées, puis en trabécules qui s'accroissent progressivement et arrivent à se souder en lames compactes : la muraille et les cloisons deviennent ainsi *imperforées*. D'autres fois le processus s'arrête lorsque le tissu calcaire est encore spongieux ou percé irrégulièrement d'une multitude de pores : on a alors un test *perforé*.

**2. Les Tétracoralliaires.** — Les *Tétracoralliaires* se rencontrent exclusivement dans les terrains paléozoïques, où ils représentent à peu près à eux seuls le groupe des Polypiers. Ils sont tantôt simples, tantôt composés de calices soudés par la muraille ou isolés seulement sur une faible longueur; jamais ils ne sont réunis par un cœnenchyme.

Un Tétracoralliaire adulte présente toujours : 1° une cloison *cardinale* qui, avec le septum opposé, détermine le plan de symétrie; 2° deux cloisons *latérales*; l'ensemble de ces quatre cloisons primaires caractérise le type *tétraméral*. La symétrie bilatérale est donc toujours réalisée à l'état adulte (fig. 12).

Les Tétracoralliaires se divisent en *Inexplètes* où les productions endothécales font défaut et en *Explètes* où elles sont très développées.

Parmi les *Inexplètes*, *Cyathaxonia* (Silurien-Carbo-  
nifère) est un polypier conique, à cloisons radiales  
arrivant jusqu'à une columelle très saillante.

Les *Explètes* comprennent trois groupes : les *Zaphren-  
toïdes*, les *Cyathophylloïdes* et les *Cystiphylloïdes*.

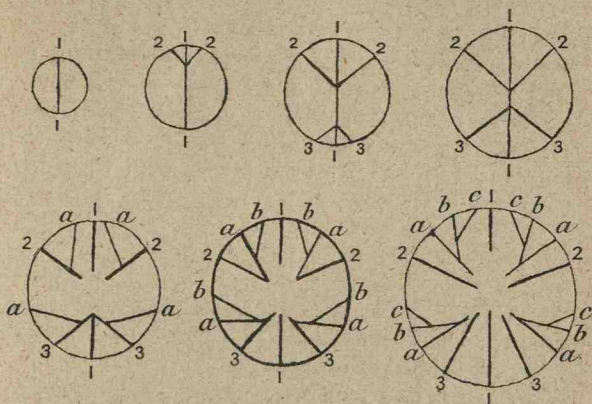


Fig. 12. — DÉVELOPPEMENT DES CLOISONS  
CHEZ LES TÉTRACORALLIAIRES.

1, 2, 3, protosepta : 1, cloisons cardinales ; 2, 3, cloisons latérales.  
a, b, c, metasepta (CARRUTHERS et DUERDEN).

Les *Zaphrentoïdes* sont pourvus de planchers peu  
bifurqués ; leur endothèque vésiculeuse est faiblement  
développée ou nulle. Le type du groupe, *Zaphrentis*,  
est un Coralliaire simple, connu du Silurien au Carbo-  
nifère.

Dans les *Cyathophylloïdes*, les planchers sont limités  
à la partie centrale du calice, la périphérie étant occupée  
par le tissu vésiculeux provenant du dédoublement  
plusieurs fois répété des planchers ; les cloisons sont  
en outre très développées.

Dans les *Cystiphylloïdes*, les septa sont rudimentaires

ou nuls et les lamelles, dont la réunion forme les vésicules qui remplissent le calice, représentent les planchers. Un Cystiphyloïde très curieux, *Calceola* du Dévonien, possède un opercule qui peut se replier de manière à fermer complètement l'ouverture du calice. Cet opercule n'est autre chose qu'un prolongement de la paroi du calice : il porte à sa face interne des côtes qui continuent les septa de l'autre valve. Le calice est pointu et en forme de sandale, tandis que l'opercule dessine une demi-ellipse; la cloison primaire apparaît comme une forte côte au milieu du disque. Ce fossile avait été tout d'abord pris pour un Brachiopode.

#### E. — LES CYSTOÏDES.

Les Cystoïdes ont le corps sphérique, ovalaire ou aplati, protégé par des plaques, tantôt très nombreuses, tantôt, au contraire, en petit nombre; les bras sont peu volumineux ou font défaut.

Les Cystoïdes sont des Échinodermes exclusivement paléozoïques, qui témoignent, dès les terrains les plus anciens, d'un remarquable polymorphisme. Déjà abondants au Cambrien, ils atteignent leur apogée au Silurien; au Dévonien et au Carbonifère, ils deviennent rares. Bien moins spécialisés que les autres Échinodermes, ils ne présentent encore ni symétrie rayonnée, ni symétrie bilatérale. La plupart d'entre eux étaient fixés au sol par une tige, traversée par un canal longitudinal et composée d'articles tous semblables, superposés les uns aux autres ou formés de plaquettes alternantes, disposées en cinq ou six rangées longitudinales.

Indépendamment des pores dont les plaques étaient percées, le calice des Cystoïdes présentait des ouvertures au nombre de deux, quelquefois de trois, plus rarement

de une ou de quatre. La *bouche*, située au centre de la surface supérieure, était le plus souvent arrondie et parfois limitée par des replis ou protégée par un opercule de très petites plaquettes. La seconde ouverture, plus ou moins excentrique, ou même tout à fait latérale, occupait le sommet d'une pyramide de plaques triangulaires : c'était vraisemblablement l'*anus*. La troisième ouverture, plus petite et voisine de l'*anus*, pourvue accidentellement d'une petite pyramide, était peut-être un orifice génital. Enfin une quatrième ouverture, une fente linéaire, l'*hydropore*, se rencontre chez certains Cystoïdes (fig. 13).

Les bras, quand il en existe, s'insèrent près de la bouche; généralement constitués par une ou plusieurs séries

de pièces creuses, formant une gouttière couverte de nombreuses petites plaquettes, ils ne présentent jamais de bifurcations et portent rarement des pinnules. Leur nombre varie de un à treize; la symétrie pentaradiaire ne se manifeste donc ni dans leur nombre, ni dans leur disposition.

Lorsque les bras font défaut, l'on trouve sur le calice un nombre variable de larges sillons simples ou bifurqués, partant de la bouche, creusés dans l'épaisseur du test et bordés de chaque côté de rangées de plaquettes qui portent des pinnules analogues à celles des bras

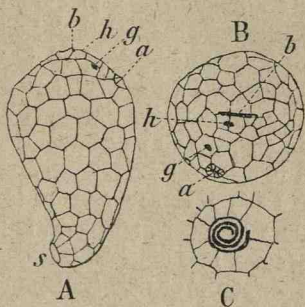


Fig. 13. — ARISTOCYSTITES BOHEMICUS. — Cambrien (Bohême). A, vue latér.; B, vue orale; C, base.

*a*, anus; *b*, bouche; *g*, pore génital; *h*, hydropore; *s*, base. Long. : 0<sup>m</sup>,08. (BARRANDE; BATHER).

de certains Crinoïdes : la structure de ces sillons est donc comparable à celle des bras; d'ailleurs, quand ceux-ci sont peu développés, leur base est réunie à la bouche par une étroite gouttière. Les Cystoïdes cambriens sont pourvus de bras, tandis que ceux qui sont plus récents présentent des sillons ambulacraires.

Le nombre des plaques du calice, très variable, oscille entre treize et cent. Lorsque ces pièces se trouvent en grande quantité, leur disposition peut devenir très irrégulière; elles dessinent des rangées transversales, surtout chez les Cystoïdes qui ne possèdent que peu de plaques; en même temps se manifeste une tendance à la symétrie pentaradiée.

Le test se compose de trois couches concentriques dont la couche moyenne, la plus épaisse, est formée de plaques polygonales.

A peu près tous les Cystoïdes ont leur test perforé. Originellement les pores devaient être disséminés sans ordre sur toute la surface : ils correspondaient à des canaux simples, irréguliers, parfois bifurqués, qui traversaient la couche interne et la couche moyenne sans atteindre la couche externe. Souvent, par la suite, les pores ont été groupés deux par deux sur de petites éminences aplaties ou dans des enfoncements ovales : ces pores *gémés* sont nombreux sur une même plaque; parfois aussi ils appartiennent à deux plaques voisines. Fréquemment enfin les deux pores d'une même paire sont éloignés et communiquent alors par un canal tubulaire superficiel, creusé dans l'épaisseur de la couche moyenne, où il produit une cannelure saillante; ces paires de pores dessinent des losanges dont la ligne de suture des plaques forme la grande diagonale.

L'*hydrophore palmé* est constitué par des canaux ramifiés, situés à la face interne du test : cinq troncs principaux rayonnent à partir de la bouche, chacun

d'eux se subdivise en cinq ou six branches, qui se terminent par un double tubercule. Cet appareil était vraisemblablement destiné à l'introduction de l'eau dans la cavité générale de l'animal.

Les Cystoïdes apparaissent dès le Cambrien : ce sont les plus archaïques des Échinodermes. Abondamment représentés au Silurien, par les genres *Aristocystites* (fig. 13), *Echinosphærites*, *Glyptosphærites*, ils ne comptent plus que quelques formes au Dévonien.

#### F. — LES BLASTOÏDES.

Les Blastoïdes sont des Échinodermes fixés, à symétrie pentaradiée parfaite, dont le calice présente trois cycles de cinq plaques. Les cinq plaques du deuxième cycle sont profondément bifides et embrassent chacune l'extrémité d'une zone pseudoambulacraire pétaloïde qui porte des pinnules. Les Blastoïdes sont dépourvus de bras.

Leur calice offre généralement la symétrie pentaradiée : les pièces qui le composent sont disposées avec la plus grande régularité. On trouve d'abord *trois pièces basales*, dont une losangique est plus petite que les deux autres; celles-ci proviennent de la soudure de deux plaques semblables à cette plaque impaire, de sorte que le premier cycle comprend en réalité cinq plaques.

Sur cette base s'appuient *cinq pièces radiales*, profondément échancrées, qui sont les plus développées du calice. Elles reçoivent dans leurs intervalles *cinq plaques interradiales*, plus petites, qui forment le troisième cycle. Entre ces plaques interradiales s'étendent les *aires ambulacraires* ou *radius* qui se prolongent dans l'échancrure plus ou moins profonde des pièces radiales.



La bouche est *subtegminal*e, c'est-à-dire surmontée d'un opercule; elle occupe le centre de la face supérieure, d'où partent les aires ambulacraires, qui peuvent être pétales, triangulaires, fuselées ou linéaires, et s'avancer plus ou moins loin sur le calice (fig. 14). Chaque aire ambulacraire présente une grande pièce longitudinale, finement striée dans le sens transversal et s'étendant d'une extrémité à l'autre : c'est la *pièce*



Fig. 14. — PENTREMITES OBESUS. — Dinantien (groupe de Chester) de l'Alabama (États-Unis). Diam. : 0<sup>m</sup>,013.

*en lancette*. De chaque côté de celle-ci, s'en trouvent d'autres, beaucoup plus petites, posées de champ sur deux rangées et accolées comme des briques : ce sont les *pièces latérales*. Elles unissent la pièce en lancette aux grandes plaques calicinales (radiales et interradianales). Vers leur point de soudure avec les radiales, les pièces latérales sont légèrement échancrées, de manière à ménager entre elles un *pore*. Dans la partie voisine de la bouche, la pièce en lancette est doublée en dedans par une autre pièce médiane, la *lancette inférieure*.

Chacun des pores des aires ambulacraires donne accès dans un canal oblique à la surface, qui intéresse non seulement deux plaques latérales voisines, mais aussi le bord de la pièce calicinale adjacente, où il détermine une petite gouttière s'enfonçant dans la profondeur du test. Tous ces canaux aboutissent à un vaste sinus,

situé sous les pièces de l'aire ambulacraire et creusé dans la pièce radiale et la pièce interr radiale. Sous chacune des moitiés de cette aire et dans toute sa longueur existe un faisceau de tubes longitudinaux, les *tubes hydrospires*, qui constituent un appareil aquifère. Au sommet du calice, les deux sinus où débouchent tous les canaux des moitiés adjacentes de deux aires voisines, viennent converger vers une large ouverture, le *spiracle*, qui est situé à l'extrémité de la pièce interr radiale. Ces cinq ouvertures, qui sont fermées par des pièces calcaires, entourent la bouche : ce sont peut-être des orifices génitaux.

Les Cystoïdes passent aux Blastoïdes par toute une série de types que l'on ne saurait considérer comme représentant à proprement parler des formes intermédiaires, car les caractères distinctifs des uns et des autres y apparaissent *isolément*.

Les Blastoïdes les plus anciennement connus, qui sont aussi les moins spécialisés, datent de l'Ordovicien : quelques nouveaux genres apparaissent dans le Dévonien. Mais c'est au Carbonifère que le groupe acquiert son maximum de développement ; au Permien, on ne le connaît que de Timor, où il est représenté par des espèces de très grande taille. Toujours rare en Europe, il est assez fréquent en Amérique.

Les Blastoïdes se divisent en *Réguliers* et *Irréguliers*.

Les *Blastoïdes réguliers* sont des formes pédonculées où la symétrie pentaradiée est complètement réalisée. Tel est le cas dans *Pentremites* (fig. 14), du Dinantien nord-américain, genre de beaucoup le plus important par le nombre de ses espèces. Les *Blastoïdes irréguliers* sont dépourvus de tige et ont la base dissymétrique. Un de leurs ambulacres et la radiale qui lui correspond sont nettement différenciés : la symétrie bilatérale est ainsi réalisée par les Blastoïdes chez des formes libres à l'état adulte.

## G. — LES CRINOÏDES DES TEMPS PRIMAIRES.

1. **Caractères généraux des Crinoïdes.** — Les Crinoïdes sont des Échinodermes fixés par une longue tige, libres seulement dans quelques cas à l'âge adulte, pourvus de bras ou radius hérissés de pinnules, petits appendices creux qui contiennent les parties

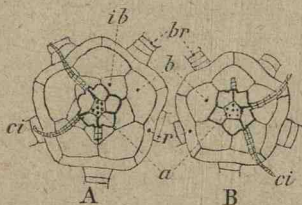


Fig. 15. — DISPOSITION DES PLAQUES CALICINALES dans les Crinoïdes dicycliques (A) et monocycliques (B).

a, canal axial de la tige; b, basales; br, brachiales; ci, cirrés avec canal axial; ib, infrabasales; r, radiales (BATHER).

un premier cycle de cinq plaques basales, puis un deuxième de cinq pièces radiales alternant avec les précédentes et servant de support aux lignes de plaques brachiales de chaque bras. Dans l'intervalle, existent parfois un ou plusieurs cycles de plaques interradiales particulièrement nombreuses dans l'interradius qui correspond à l'anus, où elles sont dites plaques anales.

Les Crinoïdes dicycliques (fig. 15, A) possèdent deux cycles de pièces entre la centro-dorsale et les radiales. Les pièces du premier cycle, les infrabasales, sont disposées dans les radius; celles du deuxième cycle, les basales, alternent avec les radiales et les infrabasales.

périphériques et fertiles des glandes génitales.

La bouche est située au centre du calice; l'anus est près de la bouche dans une zone interradiale.

Dans le groupe des Crinoïdes monocycliques (fig. 15, B), autour de la plaque centro-dorsale située au milieu du calice, est disposé

Le nombre des pièces peut être soit réduit par l'avortement de plusieurs d'entre elles, soit augmenté par le dédoublement de certains cycles; plusieurs rangées de plaques qui se suivent sans alterner sont évidemment de même nature : elles correspondent à des cycles superposés de *radiales primaires*. Les plaques originelles peuvent aussi se diviser dans le sens transversal et donner des *radiales secondaires*.

Les interradiales n'existent pas chez les Crinoïdes actuels. Souvent, chez les espèces fossiles, celles de l'*interradius anal* subsistent seules; d'autres fois, elles sont plus nombreuses et plus développées que celles des autres interradius. La différenciation d'un interradius anal donne ainsi au calice une symétrie bilatérale.

Le squelette des bras se compose de pièces alignées en série, soit sur une seule, soit sur deux rangées, où les plaques alternent d'un côté à l'autre. Les bras sont rarement simples; ils présentent généralement au contraire un grand nombre de bifurcations et peuvent même être réunis entre eux, sur une certaine longueur, par des *pièces interbrachiales*.

La tige, très longue, est creusée d'un canal central ou de plusieurs canaux parallèles; elle se compose d'articles tantôt égaux, tantôt d'épaisseur variable; sa section est circulaire, elliptique, pentagonale ou quadrangulaire. L'articulation de ses segments se fait soit par des surfaces lisses, soit par des cannelures rayonnantes. A son extrémité inférieure la tige se termine par une simple pointe qui s'enfonce dans le sol, ou se divise en un grand nombre de *rhizoïdes* qui fixent l'animal au roc comme des crampons. Quelques formes ont leur calice directement accolé à des corps étrangers; d'autres sont remarquables par la différenciation de l'animal adulte qui est dépourvu de tige, tandis que, jeune, il est supporté par elle; enfin dans une même

espèce, le pédoncule peut mesurer 50 mm., ou être réduit à trois ou quatre articles.

La face supérieure ou orale du calice porte toujours la bouche à son centre et l'anus dans un interradius. Les pièces qui la composent et qui constituent la voûte affectent des dispositions très variées et sont plus ou moins fortement unies : dans quelques formes, elles n'arrivent pas en contact les unes avec les autres et demeurent simplement reliées par des ligaments élastiques; en général elles sont étroitement juxtaposées et n'offrent aucune mobilité. Tantôt les facettes d'union sont toutes planes, tantôt c'est seulement le cas des facettes latérales; les faces supérieures et inférieures qui unissent les plaques de deux cycles différents sont alors cannelées.

Les Crinoïdes semblent constituer un rameau spécialisé des Cystoïdes. La disjonction des deux groupés a dû s'effectuer très anciennement, sans doute avant le Cambrien car, dès le Silurien supérieur, les Crinoïdes sont représentés par des formes très évoluées. A défaut de types de passage, on a trouvé un certain nombre de Cystoïdes qui, bien que contemporains des Crinoïdes, présentent avec eux des caractères intermédiaires.

Connus depuis le Huronien (Algonkien inférieur), les Crinoïdes ne comptent pas moins de 70 genres dans le Gothlandien; pendant le Dévonien, quelques familles siluriennes s'éteignent; la plupart persistent jusqu'au Carbonifère, et l'époque triasique marque le renouvellement complet du groupe, comme chez les Poly-piers et les Échinides.

## 2. Classification des Crinoïdes des temps primaires.

— La classe des Crinoïdes comprend quatre ordres : les *Sphéroïdocrinacés*, les *Flexibiliés*, les *Inadunés* et les

*Articulés*, ce dernier propre aux temps secondaires, tertiaires, quaternaires et actuels.

Les *Sphéroïdoocrinacés* ont la voûte formée d'un grand nombre de pièces soudées et immobiles; l'anus peut être soit au sommet d'un tube, soit directement sur le calice auquel adhèrent en général plusieurs articles des bras. Cet ordre, uniquement paléozoïque, débute à l'Ordovicien et s'éteint au Carbonifère.

Dans les *Flexibiliés*, les plaques du calice, un peu mobiles les unes par rapport aux autres, sont unies par des articulations et reliées par des ligaments. La base est dicyclique, les radiales sont nombreuses et les bras dépourvus de pinnules. Cet ordre est connu du Gothlandien au Carbonifère.

Dans les *Inadunés*, le calice est le plus souvent formé de deux cycles de basales et d'un cycle de radiales, tandis que la voûte est constituée par cinq plaques orales. Cet ordre est presque exclusivement paléozoïque.

## H. — LES ÉCHINIDES DES TEMPS PRIMAIRES.

1. **Caractères généraux des Échinides.** — Le test d'un Échinide a la forme d'un ellipsoïde, dont l'un des pôles est occupé par la *bouche*, aisément reconnaissable extérieurement aux cinq dents qui peuvent la fermer; l'autre pôle correspond à l'*anus*, qui s'ouvre dans une aire circulaire, le *périprocte*, où une rosette de deux cycles alternant de cinq plaques constitue l'*appareil apical*. Les plaques du premier cycle, qui sont généralement percées d'un orifice génital assez grand, sont appelées *plaques génitales* ou *basales*; celles du deuxième cycle, qui portent un pore beaucoup plus petit servant au passage d'un nerf, sont dites *plaques ocellaires*, ou mieux *plaques pseudo-ocellaires*, *neurales* ou *radiales*.

L'une des plaques basales, la *plaque madréporique* ou *hydrophore* est un peu plus grande que les autres et criblée de pores très fins, par lesquels se fait l'introduction de l'eau dans le corps de l'Oursin : cette plaque, qui recouvre une petite poche, où débouche le *canal du sable* ou *canal hydrophore*, organe central de l'appareil aquifère, permet d'orienter le test de l'Échinide; elle se trouve toujours en effet, en avant et à droite.

L'aire au centre de laquelle est située la bouche est appelée *péristome*. Les deux aires péristomale et périproctale sont raccordées par dix *zones* formées chacune de *deux rangées de plaques* ou *assules*; l'ensemble de ces vingt rangées méridiennes constitue la *couronne* ou *périsome*. Toutes les *plaques coronales* portent des *tubercules* sur lesquels s'insèrent des *piquants* ou *radioles*, organes de locomotion de forme variable : épines coniques plus ou moins grandes, longues baguettes cylindriques renflées ou aplaties.

Sur cinq de ces aires, appelées *ambulacres* ou *radius*, chaque plaque est percée de petits pores, les *pores ambulacraires*, qui sont associés deux par deux et localisés dans la partie externe de la zone. Par ces pores passent les *pieds ambulacraires*, organes en forme de tube terminés par une ventouse qui adhère aux corps étrangers. L'espace étroit compris entre les pores externes d'un même côté constitue une *zone porifère*; celui beaucoup plus large limité par les pores internes de chaque côté d'une même ambulacre se nomme *zone interporifère*. Les cinq aires ambulacraires alternent avec cinq zones dépourvues de pores, qui sont les *interambulacres* ou *interradius* (fig. 16).

Un Oursin présente toujours une aire ambulacraire dans le plan médian en avant, et une aire interambulacraire en arrière; on appelle *trivium* l'ensemble des trois aires ambulacraires antérieures et *bivium*, l'en-

semble des deux aires postérieures. Les cinq aires ambulacraires et les cinq aires interambulacraires peuvent être numérotées de I à X, les nombres pairs désignant les ambulacres et les nombres impairs les interambulacres; cette numération se fait dans le sens du mouvement des aiguilles d'une montre; l'interambulacre correspondant à la plaque madréporique, porte le numéro I.

Telle est la disposition générale des différentes parties du test chez les Échinides dits *Réguliers* ou *Endocycles*. Dans ceux qualifiés d'*Irréguliers* ou *Exocycles*, le périprocte n'est plus situé à l'intérieur de l'appareil apical, mais dans la zone interambulacraire postérieure, sur la face dorsale ou sur la face ventrale : l'Oursin offre alors une symétrie bilatérale.

Le *péristome*, où viennent converger les zones ambulacraires et interambulacraires, est recouvert par une membrane, percée par l'orifice buccal et protégée par de minces plaquettes, les *plaques péristomales*,

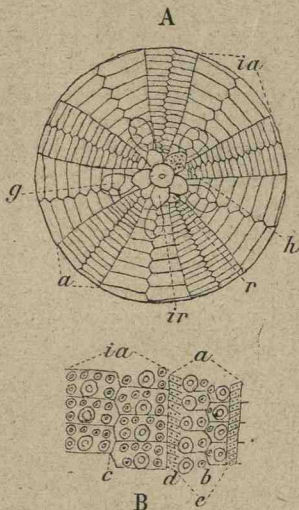


Fig. 16. — OURSIN ENDOCYCLE. A, Face anale; B, Plaques coronales de *Temnopleurus*.

*a*, zone ambulacraire; *b*, suture des plaques ambul.; *c*, suture des plaques interambul.; *d*, zone porifère; *e*, zone interporifère; *g*, organes génitaux vus par transparence; *h*, plaque hydrophore; *ia*, zone interambul.; *ir*, plaque basale ou génitale; *r*, plaque radiale ou ocellaire (F. BERNARD).



Chez les Paléchinides et dans *Cidaris*, le péristome est circulaire : l'Oursin est alors *Holostome*. Dans les autres Endocycles, ou *Glyphostomes*, le bord de cette ouverture se creuse, de chaque côté d'une même zone ambulacraire, d'une entaille arrondie, qui sert au passage des organes de la respiration ou *branchies* orales. L'aire buccale est beaucoup moins étendue chez les Exocycles : son bord est entier ou échancré; il peut être circulaire, ovale, pentagonal, allongé longitudinalement ou transversalement et même parfois partiellement recouvert par une lèvre saillante.

Tous les Endocycles et beaucoup d'Exocycles sont munis d'un *appareil masticateur* puissant, qui se compose de cinq *mâchoires*, en forme de pyramide triangulaire, constituées chacune par deux pièces *maxillaires*. Les Exocycles qui possèdent un appareil masticateur, sont appelés *Gnathostomes* et ceux qui en sont dépourvus, *Atélostomes*. Les cinq mâchoires sont égales et très hautes chez les Endocycles et les Discoïdes, appelés pour cette raison *Homognathes* ou *Orthognathes*; dans les Clypéastroïdes, au contraire, une mâchoire plus forte est située en arrière et les autres décroissent progressivement de taille de l'arrière vers l'avant, en restant égales deux à deux; l'ensemble de l'appareil est surbaissé : l'Oursin est dit alors *Hétérognathe* ou *Platygnathe*.

Les plus volumineux des muscles qui font mouvoir l'appareil masticateur s'insèrent, d'une part sur la face externe des mâchoires, d'autre part sur des saillies internes du test situées dans la cavité péristomale et appelées *apophyses myophores* ou *auricules*. Dans les Endocycles, ces apophyses, au nombre de dix, sont supportées par la dernière plaque de chaque rangée ambulacraire; chez *Cidaris*, elles sont situées sur des plaques interambulacraires.

Le *périprocte* est constitué, chez les Endocycles, par une aire circulaire située au centre de l'appareil apical; il est creusé chez les Exocycles entre des plaques corolaires interambulacraires. La membrane qui le recouvre est renforcée par les *plaques périproctales*, généralement de très petite taille. Originellement la région anale n'a dû être occupée que par une seule plaque; d'autres plaques se sont individualisées par la suite à sa périphérie. Situé tout d'abord au centre de l'appareil apical, le périprocte a émigré progressivement dans la zone interambulacraire postérieure, à une plus ou moins grande distance de l'apex : lorsqu'il est encore situé sur la face dorsale, on dit qu'il est *supère*; quand il a gagné le bord, il est qualifié de *marginal*; si enfin il est arrivé sur la face ventrale, il est appelé *infère*.

L'*appareil apical* de presque tous les Endocycles comprend : un premier cycle de cinq plaques basales et un second cycle de cinq plaques radiales alternant avec les précédentes. Dans les formes de transition entre les Endocycles et les Exocycles, le périprocte reste par sa partie antérieure contigu à l'appareil apical et la plaque hydrophore se prolonge en arrière pour demeurer en contact avec lui; sa sortie entraîne la disparition de la plaque basale postérieure V. Dans les espèces où le périprocte est plus éloigné de l'appareil apical, celui-ci s'est refermé. Parfois la plaque V reparaît alors et l'appareil ne diffère de celui d'un Endocycle que par sa plaque hydrophore plus grande située au centre de l'aire périproctale : l'appareil apical est dit alors *pentabasal*. Généralement la plaque V ne reparaît pas et l'appareil reste *tétrabasal* : les radiales IV et VI sont alors contiguës et la plaque hydrophore peut conserver la dimension des autres plaques ou devenir très grande en s'étendant jusqu'au milieu de l'appareil apical. Celui-ci est dit *intercalaire*,

si toutes les radiales ont pénétré entre les basales, et *disjoint*, si les deux plaques radiales postérieures sont séparées des autres par une longue série de pièces (fig. 35).

Les Échinides secondaires, tertiaires et actuels (*Néoéchinides*) ont cinq aires ambulacraires alternant avec cinq aires interambulacraires, composées chacune de deux rangées de plaques : l'ensemble du test compte donc dix rangées méridiennes. Dans les *Paléchinides*, au contraire, leur nombre varie et une zone interambulacraire peut en compter de quatre à neuf; le nombre des rangées ambulacraires est plus constant et presque toujours de deux.

Les aires ambulacraires, qui s'étendent sans changer de forme du périprocte au péristome, sont dites simples. Elles peuvent être, chez les Endocycles, beaucoup plus étroites que les interambulacres (*Angustistellés*) ou presque égales (*Latistellés*). Certains Exocycles ont aussi des aires ambulacraires simples et étroites. D'autres possèdent des aires ambulacraires *subpétaloïdes*, où le pore externe de chaque zone porifère, au lieu d'être circulaire, s'allonge de l'intérieur vers l'extérieur; les deux pores d'une même paire, très éloignés alors l'un de l'autre, restent reliés par une rainure externe plus ou moins profonde; sur la face inférieure, ils redeviennent circulaires et l'ambulacre se rétrécit progressivement.

Enfin dans les Exocycles, où les aires ambulacraires sont pétaloïdes, les zones porifères cessent brusquement à un certain niveau. Les deux lignes de pores d'une même zone ambulacraire délimitent un espace appelé *pétalodie*; si ces deux lignes ne se rejoignent pas l'aire ambulacraire reste *ouverte*; elle est *fermée* dans le cas contraire. Les zones interporifères, après s'être élargies, peuvent se resserrer lorsqu'elles arrivent au niveau du

périprocte et former ainsi une figure à cinq pétales qu'on appelle *floscelle*.

Les *pores ambulacraires*, toujours *disposés deux par deux*, sont fréquemment situés dans une même petite excavation ovale ou réunis par une gouttière; les Cidaridés n'ont qu'une seule paire de pores sur chaque plaque, mais généralement les plaques *primaires* d'une même rangée verticale sont soudées en plus ou moins grand nombre, de manière à former des plaques composées ou *secondaires* percées de plusieurs paires de pores : tantôt ceux-ci restent disposés sur une seule double série longitudinale, tantôt sur plusieurs.

La plupart des Oursins ont les *plaques* de leur *test* intimement unies latéralement. Cependant chez les Paléchinides et chez certains Échinides actuels des grandes profondeurs, les plaques ne sont pas soudées, ni même simplement juxtaposées, mais elles ont leurs bords imbriqués les uns sur les autres.

Les Échinides se divisent en quatre sous-ordres : les *Paléchinides*, les *Cidarides*, les *Endocycles* et les *Exocycles*; le premier ne comprend que les formes paléozoïques.

2. Classification des Échinides des temps primaires. — Les *Paléchinides* ont soit une, soit plus de deux rangées de plaques dans les séries méridiennes interambulacraires, et deux ou plus de deux rangées, dans les séries méridiennes ambulacraires. Ils comptent quatre sous-ordres : les *Bothriocidarides* (*Bothriocidaris* de l'Ordovicien d'Esthonie) à ambulacraires bisériées et interambulacraires unisériées; les *Cystocidarides* (*Echinocystites* du Gothlandien d'Écosse) à ambulacraires bisériées, interambulacraires multisériées et anus un peu éloigné du pôle apical; les *Périschéchinides* (*Lepidocentrus*, *Archæocidaris*, *Melonites* du Dévonien

et de l'Anthracolithique) à ambulacraires et interambulacraires bi- ou multisériées et anus subapical; les *Plésiocidarides* (*Tiarechinus* du Trias du Tyrol) à ambulacraires bisériées et interambulacraires trisériées.

## I. — LES BRACHIOPODES DES TEMPS PRIMAIRES.

**1. Caractères généraux des Brachiopodes.** — Les Brachiopodes ont le corps protégé par une *coquille* formée de deux valves plus ou moins inégales; l'une ventrale, généralement la plus grande, l'autre dorsale. A l'intérieur, le *manteau*, divisé en deux lobes, l'un ventral et l'autre dorsal, enveloppe la *masse viscérale* peu volumineuse et les deux appendices labiaux ou *bras* égaux, symétriques, enroulés en spirale, susceptibles de sortir partiellement de la coquille et pourvus de *cirres* qui en font des organes respiratoires. La bouche est située sur la face ventrale.

Le plan de symétrie est perpendiculaire au plan de séparation des valves, de sorte que chacune d'elles, prise isolément, est symétrique. La valve ventrale, plus ou moins recourbée au-dessus de la valve dorsale, présente ainsi un *crochet* saillant, vers l'extrémité duquel existe un vide, le *foramen* d'où sort la masse charnue du *pédoncule*, qui fixe le Brachiopode aux corps étrangers.

La *longueur* de la coquille correspond à l'intersection du plan de symétrie et du plan de séparation des valves, tandis que la *largeur* est déterminée, dans ce plan de séparation, perpendiculairement à la longueur. La *ligne cardinale* est la ligne le long de laquelle la grande valve déborde la petite; le *côté postérieur* correspond à la région cardinale et le *côté antérieur*, à la zone opposée.

Le mode d'union des valves varie suivant les groupes :

chez les *Articulés*, la grande valve possède, près de son sommet, deux *dents latérales*, qui s'engagent dans des cavités correspondantes de la petite valve, tandis que, chez les *Inarticulés*, les deux valves ne sont retenues l'une à l'autre que par des muscles. Dans les deux cas, la coquille ne peut que faiblement s'entr'ouvrir.

Le foramen creusé dans la valve ventrale est souvent rétréci par deux pièces mobiles qui constituent le *deltidium* et ménagent juste le passage du pédoncule; dans certains genres, il ne se développe même, sous le crochet, qu'une seule pièce triangulaire perforée, le *pseudodeltidium*.

Le manteau est creusé de lacunes qui communiquent avec la cavité viscérale et assurent la circulation du sang. A ces lacunes correspondent, sur la face interne de la coquille, des impressions en creux, qui se prolongent sous la forme de troncs rayonnants, subdivisés en ramifications secondaires et se dirigent vers l'extérieur.

Les muscles des Brachiopodes sont de trois sortes :

1<sup>o</sup> Ceux qui ont leurs insertions sur les deux valves et les font mouvoir; ils peuvent entr'ouvrir la coquille soit en écartant les valves, soit en les faisant glisser l'une sur l'autre, ou la fermer en les rapprochant.

2<sup>o</sup> Ceux qui, s'insérant sur une valve, viennent participer à la formation du faisceau charnu du *pédoncule*; leur contraction fait exécuter à la coquille des mouvements d'ensemble.

3<sup>o</sup> Ceux qui se prolongent dans les bras.

Des impressions bien reconnaissables, qui ont une disposition différente chez les *Inarticulés* et chez les *Articulés*, correspondent, sur la coquille, aux muscles des deux premiers groupes.

Les *Inarticulés* présentent surtout des muscles *glisseurs*, dont la direction, oblique par rapport au plan de séparation des valves, permet l'entre-bâillement de

la coquille, soit à droite, soit à gauche, par un léger pivotement d'une valve sur l'autre.

Les muscles des Articulés se répartissent en trois groupes, d'après leur fonction :

1<sup>o</sup> Les *muscles adducteurs* dont le rôle est de rapprocher les deux valves et dont les impressions ventrales sont contiguës;

2<sup>o</sup> Les *muscles diducteurs* qui ont pour effet de faire basculer la valve dorsale autour de la ligne d'articulation; ils s'attachent d'une part sur la valve ventrale, en avant ou en arrière de l'impression des adducteurs, d'autre part, sur la valve dorsale, en arrière des fossettes cardinales;

3<sup>o</sup> Les *muscles ajusteurs* qui contribuent à la formation du pédoncule et s'insèrent sur chacune des deux valves, sont antagonistes et permettent simplement à l'animal des déplacements d'ensemble.

Les *bras* ou *appendices labiaux* sont au nombre de deux et toujours symétriques : ce sont des organes charnus, tubulaires, généralement très allongés et enroulés en spirale conique. Ils sont libres sur toute leur étendue et ne possèdent pas d'appareil de soutien chez les Inarticulés et dans la famille des *Productidés*, parmi les Articulés; par contre ils présentent un support calcaire à l'intérieur de la valve ventrale chez tous les autres Brachiopodes : dans les *Rhynchonelles*, cet appareil est formé de deux courtes apophyses, les *crura*, qui partent de la région cardinale de la valve ventrale.

L'appareil brachial est beaucoup plus développé dans la plupart des genres d'Articulés, chez lesquels il affecte deux dispositions très différentes, caractéristiques l'une des *Campylopégmates*, l'autre des *Hélicopégmates*. Il a la forme d'une bandelette continue et symétrique chez les premiers. Les *crura* de *Magellania*, par exemple.

qui portent des *pointes crurales* dirigées vers l'intérieur de la coquille, se prolongent par des *branches descendantes* qui suivent la convexité de la valve ventrale parallèlement à son bord; elles se rapprochent ensuite du plan médian, se réfléchissent du côté opposé et remontent pour finir par se souder en une *bandelette transverse* située vers le milieu de la coquille. Ce type peut être simplifié par avortement des branches ascendantes, comme dans *Terebratula*, où l'appareil est très court et où les branches descendantes s'unissent directement par une bandelette transverse.

Dans les *Helicopégmates*, les branches descendantes, au lieu de venir se rejoindre sur la ligne médiane, restent indépendantes et s'enroulent de manière à former un cône spiral; ordinairement l'appareil se complique par l'adjonction d'une *bandelette jugale* située plus ou moins loin du bord cardinal : tel est le cas pour *Atrypa* et pour *Spirifer* (fig. 17).

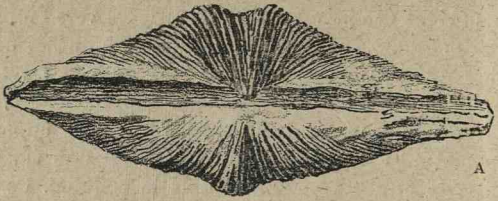
Le développement de *Magellania* présente les stades suivants : 1° Lorsque l'animal ne mesure encore que 1<sup>mm</sup>,5, l'appareil brachial se compose de deux branches descendantes pourvues de pointes crurales et unies sur la ligne médiane en une plaque bilobée, qu'un pilier relie à la valve dorsale : ce stade correspond à l'état adulte de *Centronella*;

2° La plaque centrale est creusée d'une gouttière qui s'approfondit de plus en plus et ne laisse subsister qu'un pont à sa partie postérieure : cet état rappelle la forme définitive de l'appareil de *Magas*;

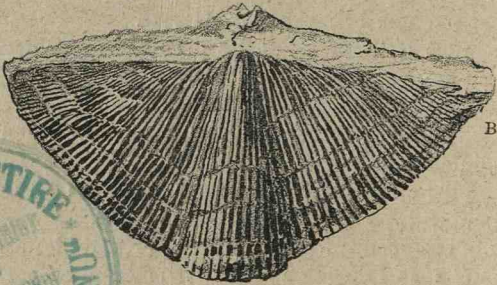
3° La plaque centrale s'agrandissant, ses deux lobes s'écartent de plus en plus, en même temps que la bandelette transverse tend à se détacher : c'est le stade *Muhlfeldia*;

4° L'ensemble de l'appareil se sépare du septum médian et les deux moitiés de la plaque centrale ne

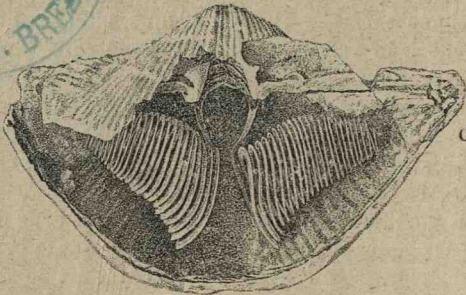




A



B



C

Fig. 17. — *SPRIFER CONDOR*. — Ouralien de Bolivie. — A, vu par la ligne cardinale; B, vu latéralement; C, appareil brachial dégagé de la gangue rocheuse. Long. : 0<sup>m</sup>,09.

sont plus soudées que dans la région postérieure : cette disposition est réalisée finalement par *Terebratella*;

5° Enfin, dans *Magellania* adulte, la rupture de la plaque centrale est complète et les deux moitiés de l'appareil deviennent libres.

Ce processus s'opère très lentement et les animaux commencent à se reproduire avant que l'évolution soit achevée. *Magellania*, dont les bandelettes jugales ont disparu, passe donc par tous les types de différenciation acquis par les *Térébratellidés* qui les ont conservées.

L'ontogénie est beaucoup plus simple chez *Terebratulina*. L'appareil brachial y apparaît assez tard sous la forme de crura, qui ne tardent pas à présenter, de chaque côté de la valve dorsale, deux dents, dont l'inférieure s'allonge en s'avancant à la rencontre de sa symétrique et finit par se souder à elle en une bandelette transverse : ainsi se trouve réalisé le stade *Terebratula*. Par la suite, les dents supérieures des crura se rejoignent à leur tour pour constituer dans l'adulte, la *bandelette crurale*.

Il semble donc que le premier stade des *Térébratulacés* corresponde à *Terebratula*, d'où dériveraient une série à bandelettes transverse et crurale (*Terebratulina*) et une série à plaque centrale plus ou moins modifiée (*Centronella*, *Terebratella*, *Magellania*).

La coquille présente au début une charnière droite ou presque droite et deux valves égales allongées transversalement : c'est le *protegulum*, qui persiste à l'état adulte chez *Kutorgina*. La ligne cardinale, dans *Lingula* et *Obolus*, reste faiblement arquée et la croissance de la coquille se fait surtout aux bords latéraux et antérieurs, de telle sorte que le pédoncule ne se trouve pas enfermé dans un foramen : la jeune coquille de *Terebratulina*, lorsqu'elle est encore inarticulée, est

assez analogue à une *Lingula* adulte; elle laisse bientôt apparaître un premier rudiment de l'appareil brachial.

Les Brachiopodes ont une évolution qui diffère par plusieurs traits essentiels de celle de la plupart des groupes zoologiques : leur développement postembryonnaire est en général très tardif et se poursuit pendant une grande partie de la vie de l'individu. La variabilité de l'ensemble du groupe est toujours restée assez faible et les types actuels sont pour la plupart fort anciens. A cette constance des caractères généraux s'oppose une remarquable plasticité dans les détails de la morphologie externe, qui conduit par des passages insensibles à des formes extrêmes profondément différentes.

**2. Classification des Brachiopodes des temps primaires.** — Les Brachiopodes se divisent en deux ordres : les Inarticulés et les Articulés.

Les *Inarticulés* ont leurs valves dépourvues de dents et pouvant seulement glisser l'une sur l'autre par l'action de certains muscles; leurs bras ne sont pas soutenus par un appareil apophysaire. Ils comprennent les *Lingulacés*, les *Discinacés* et les *Craniacés*.

Dans les *Lingulacés*, le pédoncule ne détermine sur la coquille que des dépressions peu marquées. Le type du groupe, *Lingula*, est caractérisé par sa valve ventrale dépassant un peu sa valve dorsale dans la région postérieure; toutes deux sont formées de couches calcaires qui alternent avec des couches cornées; la masse viscérale qu'elles entourent est proportionnellement plus volumineuse que dans les autres Brachiopodes, cependant moins archaïques. En effet, les *Lingules* n'ont pas évolué depuis le début des temps paléozoïques : au Silurien, elles comptent plus de cent

cinquante espèces; réduites à une quarantaine de types dans le Dévonien, elles n'en offrent plus qu'une quinzaine dans le Carbonifère. Il en existe encore douze espèces vivantes dans le Pacifique occidental (du Japon à l'Australie et aux Fidji), sur les côtes des Sandwich et de la Californie, où elles remontent jusqu'au niveau des basses mers : les formes paléozoïques n'ont donc pas toutes émigré aujourd'hui dans les grands fonds océaniques.

Dans les *Discinacés*, le pédoncule échancre simplement la valve ventrale de la coquille embryonnaire; l'incision ainsi produite, se rétrécit peu à peu à sa partie distale et finit, chez l'adulte, par ne plus correspondre qu'à un foramen ovale ou très allongé.

Les *Craniacés* sont dépourvus de pédoncule et fixés à un substratum par leur valve ventrale, très différente de la valve dorsale : ce sont des formes communes depuis l'Ordovicien et ayant atteint leur maximum au Crétacé.

Les valves des *Articulés* adhèrent l'une à l'autre par l'intermédiaire des dents cardinales de la valve ventrale qui s'insèrent dans les fossettes correspondantes de la valve dorsale. Leur organisation est, par certains traits, plus simple que celle des *Inarticulés* : leur tube digestif, relativement réduit, s'ouvre à l'extérieur par un seul orifice, et leur masse viscérale n'occupe, dans son ensemble, qu'un espace plutôt restreint. Le mode si différent d'union des deux valves dans les *Brachiopodes* est lié, chez les *Articulés*, à une réduction de l'appareil musculaire; par contre les bras prennent, dans plusieurs familles, un très grand développement et peuvent être supportés par un appareil calcaire assez compliqué.

Les *Articulés* qui comprennent quatre sous-ordres, les *Productacés*, les *Spiriféracés*, les *Térébratulacés* et

les *Thécidiacés* sont très anciens et plusieurs de leurs familles étaient déjà bien individualisées au Cambrien : s'ils dérivent des Inarticulés, comme semble l'indiquer l'anatomie comparée, la différenciation des deux ordres a dû se produire avant le début des temps paléozoïques.

Les *Productacés* groupent les formes d'Articulés les plus voisines des Inarticulés et sont complètement dépourvus d'appareil apophysaire distinct; ils demeurent limités à l'ère primaire.

*Productus* a une charnière longue et droite, une valve ventrale bombée et une valve supérieure plane ou concave; de longues épines creuses fermées à leur extrémité s'insèrent soit sur toute la surface des deux valves, soit seulement au voisinage de la charnière : elles doivent être considérées comme le prolongement des canaux du test dont la zone marginale des pores se serait démesurément développée. Très répandu dans le Carbonifère, ce genre cosmopolite a vécu du Dévonien au Permien. On peut en rapprocher *Richthofenia* du Permien des Alpes, de Sicile, de l'Inde et du Texas, qui a tout à fait l'aspect d'un Polypier à calice délimité par une épaisse paroi poreuse et divisé par de nombreux planchers.

Les *Spiriféracés* ont les bras soutenus par des apophyses calcaires formant deux spirales symétriques. *Spirifer* (fig. 17) possède un appareil brachial constitué par deux cônes spiraux divergents dont les sommets sont voisins du bord de la coquille; la charnière, droite et très longue, est surmontée par une aréa cardinale triangulaire, pourvue d'un large pseudo-deltidium. Connue depuis le Gothlandien jusqu'au Permien, ce genre est particulièrement abondant dans le Dévonien. Un type voisin par son organisation interne, *Retzia*, répandu du Gothlandien au Trias, mime absolument

par son aspect extérieur les Térébratulidés, fournissant ainsi un remarquable exemple de phénomène de convergence.

Les *Térébratulacés* ont l'appareil brachial réduit à deux crura ou bien formé d'une bandelette continue non spiralée. *Rhynchonella* n'a que des apophyses courtes et recourbées, sur lesquelles s'insèrent des bras complètement libres, pouvant sortir de la coquille, et dessinant deux longs cônes spiraux, à sommet antérieur; les valves très bombées présentent un fort pli médian. Ce genre de Brachiopodes, qui renferme le plus grand nombre d'espèces (près de 500), est en même temps le plus riche en individus; la variabilité de sa forme extérieure est très grande et des spécimens fort dissimilaires sont reliés entre eux par des transitions si bien ménagées que la notion d'espèce apparaît ici avec toute sa valeur relative. *Rhynchonella*, qui débute dans l'Ordovicien, est très abondant déjà au Dévonien, atteint son maximum au Jurassique et décroît graduellement à partir du Crétacé; ce genre n'est plus représenté aujourd'hui que par quelques espèces. Chez *Terebratula*, l'appareil brachial, considérablement simplifié, est très court et n'atteint pas le milieu de la coquille; le septum médian a disparu et les branches descendantes sont directement réunies par une bandelette transverse, sans interposition de branches montantes; la coquille est lisse et présente simplement deux forts plis. Ce genre, abondant dès le Dévonien, est encore bien représenté dans la nature actuelle.

Les *Thécidiacés* sont des types aberrants, qui, apparus au Permien, subsistent encore de nos jours et dont la bandelette brachiale, lorsqu'elle existe, est réunie à la valve dorsale par des septa rayonnants : leur type paléozoïque le mieux connu, *Lyttonia*, a la même répartition géographique que *Richthofenia*.

## J. — LES GIGANTOSTRACÉS.

L'ère primaire a été marquée par l'épanouissement du curieux groupe des *Gigantostracés*, qui forment, avec les *Limulavés* et les *Xiphosures*, la classe des *Mérostomes*. Tandis que les *Limulavés* sont strictement localisés dans le Cambrien du Canada (*Sydneyia*) (fig. 33) et du Yunnan, les *Xiphosures*, apparus au Dévonien, sont encore représentés à l'époque actuelle par le genre *Limulus*, réfugié au voisinage des côtes du Pacifique, du Japon à Malacca, aux Philippines, aux Moluques, au détroit de Torrès, et le long du littoral atlantique, du Maine au golfe de Campêche.

Assez voisins des Crustacés et notamment des Trilobites, les Mérostomes rappellent par beaucoup de traits de leur organisation les Arachnides et particulièrement les Scorpions. Ils sont remarquables par leur corps très allongé, leurs appendices céphaliques tous situés sur la face ventrale, composés d'une paire d'antennules et de cinq paires d'appendices à la fois locomoteurs et masticateurs, leur bouche protégée en arrière par un métastome, leur abdomen formé de six segments, dont la face ventrale porte des lamelles recouvrant les branchies.

Les Gigantostracés, que caractérise la présence de douze segments libres en arrière de la tête, sont représentés, dès l'Algonkien, semble-t-il, dans le Montana par *Beltina*; ils se retrouvent dans le Cambrien supérieur du Missouri, l'Ordovicien de Bohême et de l'Amérique du Nord, où ils accompagnent des Trilobites et des Céphalopodes; dans le Gothlandien et le Dévonien, ils sont associés à des Ostracodes, des Malacostracés et des Poissons cuirassés; enfin dans le Carbonifère, leurs restes se trouvent côte à côte avec des plantes,

des Scorpions, des Insectes, des Poissons et des Batraciens d'eau douce : les Gigantostroacés étaient donc des organismes marins qui progressivement se sont adaptés à la vie dans les lagunes saumâtres, puis dans les eaux douces, au Gothlandien et au Dévonien.

*Eurypterus* avait des antennes semblables à ses autres appendices et un aiguillon caudal, comme *Limulus*, tandis que *Pterygotus* (fig. 18) présentait une première paire d'appendices ou antennes terminées par de puissantes pinces rappelant celles des Scorpions. Ces deux genres qui possédaient une sixième paire d'appendices très grands et aplatis, ont été trouvés en abondance dans le vieux grès rouge d'Écosse.



Fig. 18. — PTERYGOTUS ANGLICUS. Dévonien d'Écosse. Long. : 1<sup>m</sup>,20.

## K. — LES TRILOBITES.

1. **Caractères généraux des Trilobites.** — Les *Trilobites* sont des Crustacés propres à l'ère paléozoïque : ils ont le corps divisé en trois régions ; l'une antérieure, le *bouclier céphalique*, la seconde moyenne, le *thorax*, la troisième postérieure, l'*abdomen* ou *pygidium*. Tandis qu'en général les régions antérieure et postérieure sont formées d'anneaux non distincts, le thorax offre une segmentation aisément observable. La face supérieure du corps de ces animaux présente en outre



une division longitudinale en trois zones, qui portent des noms différents dans le bouclier céphalique, le thorax et le pygidium (fig. 19).

Les Trilobites forment un groupe zoologique remarquablement homogène; mais si les traits généraux de la morphologie sont demeurés communs à tous ces Crustacés pendant la longue durée des temps paléozoïques, les variations importantes qu'ils offrent dans le détail de leur organisation se sont produites assez vite pour que l'on puisse utiliser leurs espèces dans l'établissement d'une échelle chronologique de l'ère primaire.



Fig. 19. — PHACOPS CEPHALOTES. — Gothlandien de Bohême. Long. : 0<sup>m</sup>,075.

La région antérieure du corps des Trilobites, la tête ou *bouclier céphalique*, est généralement arrondie en avant; elle se prolonge souvent de chaque côté en arrière, par une longue pointe, la *pointe génale*. La

zone médiane de la tête dessine un renflement, la *glabelle*, où est logé l'estomac : à sa surface, sont parfois creusés des *sillons latéraux* qui délimitent un *lobe frontal* assez développé et un certain nombre de *lobes latéraux*. De part et d'autre de la glabelle, s'étendent les *joues*. Une rainure parallèle au bord libre délimite une bande extérieure lisse, le *limbe*, qui se recourbe en avant et de chaque côté pour passer sur la face inférieure de la tête. Un autre sillon, qui court parallèle-

ment au bord postérieur, c'est-à-dire à la suture de la tête et du thorax, limite une zone étroite, l'*anneau occipital*, distinct du premier segment thoracique (fig. 20).

Le bouclier céphalique porte une *ligne de suture faciale*, qui partage chaque joue en deux parties, la *joue fixe* et la *joue mobile*; cette ligne est *continue*, si ses deux branches symétriques, qui partent soit du bord postérieur, soit du bord externe de la tête, passent le long du côté interne des saillies oculaires et vont se rejoindre en une branche transversale, parallèle au bord frontal, sur la face dorsale ou sur la face ventrale; si les

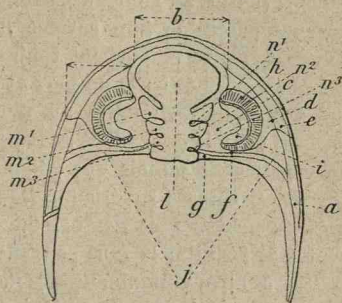


Fig. 20. — BOUCLIER CÉPHALIQUE DE DALMANIA HAUSMANNI. — Eifélien, Bohême.

*a*, pointe génale; *b*, glabelle; *c*, joue fixe; *d*, sillon marginal; *e*, limbe; *f*, sillon occipital; *g*, anneau occipital; *h*, yeux; *i*, lobe palpébral; *m*<sup>1</sup>, *m*<sup>2</sup>, *m*<sup>3</sup>, lobes latéraux; *n*<sup>1</sup>, *n*<sup>2</sup>, *n*<sup>3</sup>, sillons latéraux de la glabelle (ZITTEL).  
deux branches ne se rejoignent pas en avant, la ligne reste *discontinue*.

Le *thorax* est formé de segments, en nombre variable (2 à 29), articulés et mobiles les uns par rapport aux autres et laissant à l'animal la faculté de s'enrouler complètement, ou tout au moins la possibilité de se recourber. La division longitudinale du thorax en trois parties est, en général, très nette : les segments de la zone centrale ou *axis* sont souvent surélevés; ceux des zones latérales ou *plèvres* sont ordinairement prolongés sur les côtés par des pointes et divisés par un

sillon (ou accidentellement par une crête) dirigé obliquement d'avant en arrière et de dedans en dehors.

L'*abdomen* ou *pygidium* comprend aussi un nombre variable de segments (2 à 28) soudés les uns aux autres, tantôt encore reconnaissables extérieurement aux sillons qui les séparent et aux pointes qui les terminent latéralement, tantôt, au contraire, complètement fusionnés et formant ensemble une surface lisse; les segments de leurs plèvres se recourbent toujours en arrière.

Les *yeux* sont situés de part et d'autre de la glabelle sur des saillies coniques ou plus généralement réniformes; parfois ces saillies sont assez élevées, mais elles ne constituent jamais des pédoncules mobiles comme chez les Crustacés supérieurs. Dans quelques genres, les organes visuels font défaut; dans plusieurs autres, ils sont très réduits; le plus souvent ils arrivent, au contraire, à être volumineux et même à occuper toute l'étendue des joues. En principe, les yeux des Trilobites présentent un nombre plus ou moins grand de facettes correspondant chacune au cristallin d'une *ommatidie*: l'ensemble de ces facettes est recouvert par une cornée commune, qui, dans un genre, est traversée par les cristallins. Deux groupes ont l'appareil oculaire formé d'yeux simples ou *stemmates* portés sur de petites éminences.

La *face ventrale* des Trilobites est, comme la face supérieure, protégée par un tégument chitineux: relativement épais en avant et en arrière (*doublures frontale et caudale*), il fait place sur la plus grande partie de la face ventrale, à une mince pellicule, que soutiennent de distance en distance des arcs plus épais. A la doublure frontale est attaché un *hypostome* avec palpe adhérent.

Grâce aux beaux travaux de C. D. Walcott, de C. E. Beecher et de P. E. Raymond, les caractères des appendices des Trilobites sont aujourd'hui connus dans un

certain nombre de genres, *Triarthrus*, *Trinucleus* (fig. 21), *Neolenus* (fig. 22), *Calymene*, *Ceraurus*; ils le

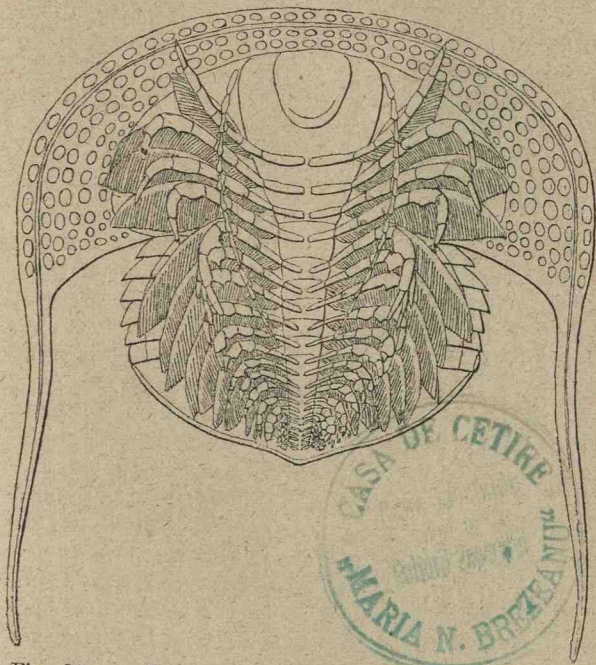


Fig. 21. — TRINUCLEUS TESSELLATUS (Face inférieure). Ordovicien de New-York. Larg.: 0<sup>m</sup>,012 (BEECHER et RAYMOND).

sont moins complètement pour *Isotelus* et en partie seulement dans *Ptychoparia*, *Kootenia* et *Acidaspis*.

La série des appendices comprend une paire d'antennules, quatre paires de membres birameux insérés sous la tête, puis un nombre de paires de membres birameux égal au nombre de segments du thorax et

enfin une quantité variable d'appendices pour le pygidium, avec, tout au moins chez *Neolenus*, une paire d'organes tactiles à l'extrémité postérieure du corps. Chaque membre de la région céphalique, du thorax et du pygidium,



Fig. 22. — *NEOLENUS SERRATUS*. (Face inférieure et section transversale). — Cambrien moyen (Colombie britannique). Long. : 0<sup>m</sup>,08 (WALCOTT).

comprend, d'après Beecher et Raymond, un article basilaire, le *coxopodite*, qui est attaché par sa face dorsale sur le tégument ventral et se termine par 2 rames un *exopodite* et un *endopodite*. A l'exopodite sont fixées des soies et des pointes de forme variable, consistant en un, deux ou un plus grand nombre de segments. L'endopodite comprend six segments, dont le distal est armé d'une pointe épineuse.

Les appendices de *Neolenus serratus* se divisent, d'après C. D. Walcott, en trois parties : 1° un *endopodite* composé de six articles fixés au *coxopodite*; 2° un *exopodite* attaché latéralement sur le *basipodite* ou premier article de l'endopodite; 3° un *épipodite* se reliant directement au *coxopodite*. Il ne semble pas qu'il faille y ajouter une 4° ramification très petite figurée contre la base du *coxopodite* sur les premiers schémas donnés par Walcott (fig. 22).

Les antennules sont, en général, longues, fines, toujours unirameuses et composées de nombreux

segments munis de soies; elles dépassent très sensiblement le rebord céphalique et peuvent, chez *Trinucleus*, se replier sous le corps : leur insertion à la hauteur du milieu ou de la partie antérieure de l'hypostome permet de les assimiler aux antennules des autres Crustacés.

En dehors des antennules, tous les appendices, à l'exception de ceux du segment anal, consistent en un coxopodite avec une expansion interne, l'*endobase*, aplatie ou cylindrique et trois rames dont une l'exopodite porte des franges de soies branchiales : cet exopodite peut être soit spiralé, soit un peu courbé, soit droit. Les exopodites du bouclier céphalique sont semblables à ceux du thorax et les endobases des coxopodites dans les appendices céphaliques sont modifiées de façon à pouvoir jouer le rôle de pattes-mâchoires au voisinage de l'hypostome. Les membres les plus larges et les plus longs sont ceux de la partie antérieure du thorax; leur taille diminue régulièrement ensuite jusque dans le pygidium.

Le segment anal ou protopygidium aurait seul un appendice de forme spéciale (*cercus*), à nombreux segments constituant un ensemble très flexible dont les terminaisons correspondent à des organes tactiles. Cet appendice, qui est surtout de grande taille dans *Neolenus*, se retrouve à l'état rudimentaire dans divers Phyllo-podes actuels (*Apus*) et chez beaucoup d'Isopodes; il est bien développé dans de nombreux ordres d'Insectes archaïques.

Les exopodites étaient utilisés par les Trilobites pour ramper et probablement aussi pour nager; on peut même supposer que chez *Trinucleus*, ces organes aidaient l'animal à se terrer (fig. 21). Les soies ou cirres avaient spécialement pour fonction d'assurer l'aération du sang et servaient d'ouïes; leurs mouvements déterminaient une circulation d'eau sous le ventre du Trilo-

bite, assurant un renouvellement constant de l'oxygène en vue de la respiration.

Les endopodites de la partie postérieure du thorax et du pygidium semblent avoir servi plus spécialement d'organes de natation, comme, d'ailleurs, l'ensemble de certains pygidiums relativement larges; d'autres abdomens très étalés, ont pu jouer le rôle d'opercules de protection lorsque l'animal s'enroulait sur lui-même.

La fonction primordiale des endobases des coxopodites aurait été la récolte, la préparation et l'entraînement des particules alimentaires vers la bouche : dans cette action les épines et les soies jouaient vraisemblablement le rôle de rateaux comme les cirres des Cirripèdes.

Le tube digestif, chitinisé comme chez tous les Arthropodes, est, de ce fait, nettement reconnaissable en coupe. La bouche est tout à fait ventrale et située en arrière de l'hypostome, entre les articles basilaires des pattes antérieures. L'œsophage se dirige d'abord en avant sous la glabelle puis en arrière. L'anus se trouve à l'extrémité du pygidium. La nourriture comprenait des Vers et d'autres petits animaux, ainsi que des Algues.

Le développement ontogénique, qui débute par un stade *protonauplius*, peut présenter ensuite divers modes d'accélération : tantôt il est lent et régulier, les anneaux se formant les uns après les autres, tantôt plusieurs segments s'individualisent simultanément suivant un des quatre processus ci-après : 1<sup>o</sup> la tête apparaît d'abord seule; puis des sillons à la partie postérieure annoncent la formation d'anneaux qui augmentent progressivement; les derniers restent soudés et constituent le pygidium; 2<sup>o</sup> le bouclier céphalique et le pygidium se présentent en même temps; les segments thoraciques s'intercalent ensuite; 3<sup>o</sup> le

bouclier céphalique se développe, puis le thorax et enfin le pygidium; 4° le bouclier céphalique se différencie rapidement, tandis que le pygidium reste longtemps imparfait.

Limités aux temps paléozoïques, les Trilobites formaient alors le plus important groupe d'Arthropodes. Tous marins, ils étaient les uns cantonnés dans les régions pélagiques, les autres auprès des côtes à des profondeurs variables. Ils nageaient le dos en bas comme certains Phyllopoïdes actuels et pouvaient aussi marcher sur la vase : la trace de leurs pas a été retrouvée dans de nombreuses localités sous la forme d'un sillon interrompu qu'entourent des lignes d'empreintes circulaires; le sillon correspond à la traînée de l'abdomen, les empreintes révèlent les déplacements des pattes.

**2. Classification des Trilobites.** — Les Trilobites se divisent en *Hypopariés*, *Opisthopariés* et *Propariés*. Les joues mobiles des *Hypopariés* sont en continuité avec la région marginale du bouclier céphalique; dans quelques formes, elles se prolongent également sur les flancs dorsaux par des pointes génales. La suture est, chez ces Trilobites, ventrale, marginale ou submarginale. Les yeux composés font défaut; des yeux simples peuvent exister sur les joues mobiles, un de chaque côté ou par paire.

*Agnostus* du Cambrien et de l'Ordovicien de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique n'a que deux anneaux abdominaux; la tête et le pygidium y dessinent de larges boucliers presque identiques, avec un renflement correspondant à la glabelle et à l'axe du pygidium; le rachis des segments abdominaux est indiqué par deux petits mamelons. Ce genre est dépourvu d'yeux et de ligne de suture faciale.



*Trinucleus* de l'Ordovicien d'Europe et d'Amérique a une tête très développée qui dépasse l'abdomen et le pygidium réunis. Son limbe, perforé de nombreux pores, est extrêmement large et se prolonge fort en arrière du pygidium par deux longues pointes génales. La glabelle est divisée en trois lobes par deux profonds sillons longitudinaux; les yeux, qui manquent chez l'adulte, sont représentés dans le jeune âge par des *stemmates*; la suture faciale est rudimentaire ou nulle. L'abdomen comporte six segments et le pygidium, court et triangulaire, ne présente pas d'anneaux distincts, du moins sur la face dorsale (fig. 21).

Les *Opisthopariés* ont les joues mobiles généralement séparées et toujours munies de pointes génales. Les sutures faciales s'avancent jusqu'à la partie postérieure de la tête et intérieurement par rapport aux pointes génales; elles recourent séparément son bord antérieur ou très rarement se réunissent sur le front de la glabelle. Ces Trilobites sont pourvus d'une paire d'yeux composés bien développés, surtout dans les familles archaïques.

*Paradoxides* du Cambrien moyen de l'Europe, de l'Amérique du Nord et de l'Australie possède de 18 à 20 anneaux. La glabelle est elliptique et lisse; les pointes génales sont très développées et il en est souvent de même des pointes pleurales et de celles du pygidium. *Neolenus* (fig. 22) est un type assez voisin propre au Cambrien. Dans *Illænus* de l'Ordovicien et du Gothlandien de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique du Nord, la trilobation de la tête et du pygidium n'est plus marquée que par deux faibles sillons; ces deux parties du corps, complètement lisses, sont de taille égale: elles ne se distinguent que par la présence sur l'une d'elles de la ligne de suture et des yeux. *Phillipsia* du Carbonifère et du Permien de la Sicile, de l'Himalaya et de l'Amérique du Nord a neuf segments abdominaux,

le pygidium très développé et le corps couvert de granulations.

Chez les *Propariés*, les joues mobiles ne sont pas en rapport avec les pointes génales. Les sutures faciales s'étendent sur les bords latéraux de la tête depuis le front jusqu'aux pointes génales intérieurement et extérieurement; elles recourent le bord antérieur de chaque côté de la glabelle ou se réunissent en avant d'elle.

*Phacops* du Gothlandien et du Dévonien de l'Europe, de l'Afrique du Sud et de l'Amérique a le corps nettement trilobé et susceptible de s'enrouler. La glabelle, limitée par des sillons profonds, est élargie en avant; les yeux énormes présentent de grandes facettes saillantes; le pygidium est bien développé et arrondi (fig. 19). *Dalmania* (fig. 20) du Gothlandien et du Dévonien a des pointes génales bien développées.

#### L. — LES INSECTES DES TEMPS PRIMAIRES.

Le plus ancien Insecte connu serait un genre voisin des *Punaises*, *Protocimex*, dont on a découvert une aile dans le Silurien de Scanie; or les Hémiptères actuels ont des métamorphoses réduites à l'apparition des ailes et un appareil buccal déjà assez différencié : l'individualisation de la classe des Insectes serait donc bien antérieure au Silurien. L'on ne connaît encore au Dévonien que des types rappelant un peu les Orthonévropères et les Hémiptères actuels. Mais, dès le Carbonifère, ces Arthropodes peuplent en grand nombre les forêts où s'accumulent les dépôts houillers : tous appartiennent aussi aux ordres d'Insectes à larves peu différentes de l'adulte et à métamorphoses incomplètes, ne passant pas par le stade chrysalide, comme les Orthonévropères,

les Hémiptères, les Orthoptères et les Névroptères vivants. Les divisions, dans lesquelles les zoologistes répartissent les Insectes actuels, n'étaient pas aussi nettement séparées au Paléozoïque qu'elles le sont maintenant : on ne saurait cependant, comme l'a fait Scudder, réunir en un groupe unique tous les Insectes primaires; Ch. Brongniart a montré, en effet, que leur polymorphisme était déjà assez accusé, ce qui a conduit Handlirsch à les répartir en une douzaine d'ordres spéciaux. On peut y distinguer plus simplement : les *Spilaptères*, les *Mégaséoptères*, les *Protodonates*, les *Prohémiptères*, les *Névroptères* et les *Orthoptères*.

Les *Spilaptères*, constituent un groupe synthétique caractérisé par ses deux paires d'ailes mésothoraciques et métathoraciques identiques de forme et de dimension, mobiles seulement dans un plan et incapables de se replier au repos; le préthorax porte de chaque côté une troisième aile rudimentaire, formée d'une épaisse plaque chitineuse. Ces Insectes, du Carbonifère supérieur de l'Europe occidentale et centrale et de l'Amérique du Nord, étaient de taille relativement grande et capables de longs et lourds vols au-dessus des lacs et des étangs. Plusieurs d'entre eux rappelaient déjà, par diverses particularités, les *Éphémères* actuels.

Les *Mégaséoptères* se déplaçaient beaucoup plus aisément, grâce à leurs ailes légères aux nervures fortement arc-boutées, qui rappelaient encore celles des *Spilaptères* par leur disposition horizontale et leur similitude d'aspect; leurs pattes antérieures, raccourcies et ravisseuses, pouvaient se croiser sous la bouche pour maintenir les proies qu'ils saisissaient au vol. Ces Insectes du Carbonifère supérieur, trouvés pour la plupart à Commentry, n'ont pas survécu au Permien.

Les *Protodonates*, qui datent tous aussi des temps primaires, sauf un genre triasique, comptent parmi eux

le géant du monde des Insectes, *Meganeura Monyi*, du Houiller de Commentry, qui mesurait 65 centimètres d'envergure (fig. 23). Ils relient les Spilaptères aux Odonates actuels. Leur corps de *Libellule*, terminé par un long abdomen, portait quatre ailes minces, membraneuses, semblables, mobiles dans un seul plan et demeurant étendues au repos. L'un d'eux, *Crydaloides* de

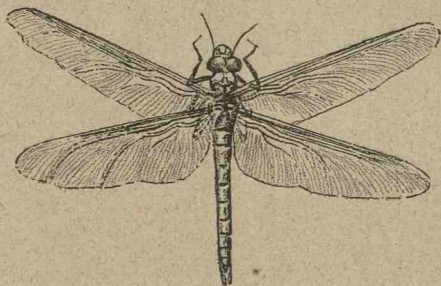


Fig. 23. — MEGANEURA MONYI.

Houiller de Commentry. Envergure : 0<sup>m</sup>,65 (BRONGNIART).

Commentry, avait encore, chez l'adulte, l'abdomen muni d'une paire de lames parcourues par des trachées.

Le type le mieux connu des *Prohémiptères*, le grand *Eugereon* du Permien inférieur d'Allemagne, avait le port d'une « Libellule à trompe de Punaise » avec son rostre très long, ses aiguillons et ses ailes étalées à plat perpendiculairement à la longueur du corps; sans doute avait-il eu dans le Houiller de Commentry des précurseurs dont certains déjà d'assez forte taille.

L'ensemble des Spilaptères, des Megaséoptères, des Protodonates et des Prohémiptères constituent le groupe des *Paléodictyoptères*, qui sont apparentés aux Éphémères, aux Libellules, aux Punaises et aux Cigales

actuels, c'est-à-dire aux Orthonévroptères ou Subulicornes et aux Hémiptères ou Rhynchocéphales.

Les Névroptères et les Orthoptères sont représentés au Paléozoïque par de nombreuses formes, souvent difficiles à séparer des Paléodictyoptères et dont on fait parfois des ordres spéciaux.

Parmi les *Névroptères*, les *Psocides* ou Poux de bois sont connus dès le Permien et peut-être même à Commeny, dès le Houiller.

Aux *Orthoptères* se rattachent les *Protorthoptères*, les *Hapaloptères*, les *Problattoïdes*, les *Blattoïdes* et les *Phasmoïdes*.

Les *Protorthoptères* se placent entre les Paléodictyoptères et les Orthoptères actuels, *Locustes*, *Acridiens*, *Phasmes*. Leur corps, relativement long, porte des ailes repliées sur l'abdomen au repos. La plupart vivaient sur le sol et étaient carnivores. *Ædischia* avait des pattes postérieures très allongées indiquant une adaptation au saut. Apparus au début du Westphalien, ces Insectes disparaissent au Permien, en Europe comme dans l'Amérique du Nord.

Les *Hapaloptères*, qui se rapprochaient des *Perles* actuelles et avaient des ailes minuscules formées par une membrane délicate, vivaient au Westphalien en France, au Canada et aux États-Unis.

Les *Problattoïdes* sont intermédiaires entre les Paléodictyoptères, les Protorthoptères et les Blattoïdes. Leurs ailes sont susceptibles de se replier sur l'abdomen, les postérieures se distinguant des antérieures par le développement du lobe anal qui peut se ployer sous l'aile. On les divise en *Archiblattides*, *Mimoblattides* et *Archimantides*. Les *Archiblattides*, qui sont les plus anciens et les plus proches des Paléodictyoptères, ont des ailes de Protorthoptères et se rencontrent dans tout le Westphalien. Les *Mimoblattides*, à abdomen court

et trapu, rappellent de beaucoup plus près les *Blattes*, dont ils se séparent par la manière de leur femelle qui déposait les œufs un à un dans la terre, au lieu de les grouper dans un oothèque; individualisés au Westphalien supérieur, ils s'éteignent au Stéphanien. Les *Archimantides*, intermédiaires entre les Paléodictyoptères et les *Mantes* actuelles, ont le corps de petite taille, assez svelte et des ailes antérieures courtes, ovales, à lobe anal très développé. Connus dès le Westphalien, ils arrivent à leur apogée au Stéphanien et vivent encore au Permien.

Les *Blattoïdes*, qui ne comptent plus aujourd'hui que la famille des Blattidés, constituaient au Primaire un groupe déjà bien individualisé. Beaucoup plus grands que de nos jours, ils avaient alors des ailes très puissantes et habitaient sans doute sous les pierres ou les feuilles, volant peu et lourdement, mais courant sans cesse sur le sol humide et chaud des forêts où ils rongeaient les débris végétaux qui abondaient autour d'eux.

Les *Phasmoïdes* sont représentés à Commeny par *Protophasma*, le premier Insecte primaire trouvé en France et le géant des Ectoblastides du Houiller; apparenté aux *Bacilles* et aux *Phylles* actuels, dont il avait sans doute l'allure et le régime végétarien, ce grand Insecte promenait sur les arbres dont il broutait les jeunes pousses son corps allongé et étroit, aux fortes pattes conformées pour une marche lente.

Des opinions différentes ont été émises sur les caractères archaïques des Insectes. La plupart des entomologistes considèrent les Thysanoures aptères comme les plus proches parents connus du type primitif. Certains paléontologistes, au contraire, restent surtout frappés du grand développement des ailes chez les Insectes primaires à caractère synthétique. Si cepen-

dant nous ne connaissons pas de Thysanoures antéertières, il convient de noter le nombre proportionnellement restreint de nos documents sur les faunes paléozoïques, où l'on n'a encore signalé que sept espèces dinantiennes, une centaine du Westphalien et plusieurs centaines du Stéphanien, grâce seulement à la richesse exceptionnelle du gisement de Commeny. Or, les Insectes qui étaient déjà arrivés au Carbonifère à leur taille maxima avaient, à n'en pas douter, derrière eux un très long passé rejetant fort loin la période où vivaient leurs types ancestraux plus ou moins comparables aux Thysanoures aptères actuels.

#### M. — LES LAMELLIBRANCHES DES TEMPS PRIMAIRES.

##### 1. Caractères généraux des Lamellibranches. —

Les *Lamellibranches* doivent leur nom à la forme en lamelles de leurs branchies. On les appelle aussi *Bivalves*, à cause de la division bipartite de leur coquille; *Pélécy-podes*, en raison de la forme en hache de leur pied; *Acéphales*, parce qu'ils ne présentent pas extérieurement une tête distincte.

Leurs corps est enfermé, à l'état de repos, dans une coquille constituée par deux valves, qui s'articulent sur la face dorsale au moyen d'une *charnière*. Ces valves, habituellement symétriques, sont, l'une droite, l'autre gauche, à l'inverse de ce qui se passe dans les Brachiopodes où l'une est ventrale et l'autre dorsale. L'intérieur est tapissé par une fine membrane, le *manteau*, qui se prolonge souvent à sa partie inférieure par un organe allongé, percé de deux canaux s'ouvrant à l'extérieur, le *siphon*. Le corps de l'animal est traversé de part en part par deux muscles, ou quelquefois par un seul, dont chaque extrémité va s'insérer sur une valve.

Dans beaucoup de Lamellibranches, les deux valves sont semblables : leur bord libre est bien moins épais que leur bord articulé, qui forme la charnière; celle-ci présente, à la face interne, des parties en relief ou *dents* et des parties en creux qui se correspondent d'une valve à l'autre.

Les deux valves sont aussi unies intimement entre elles par un tissu noirâtre d'aspect corné, qui constitue le *ligament* ou *écusson*.

La région dorsale de la coquille est occupée par les *crochets*, petites éminences coniques, à sommets dirigés vers la partie antérieure de l'animal et ne se touchant pas d'une valve à l'autre, mais correspondant pour chacune d'elles au centre des lignes d'accrois-

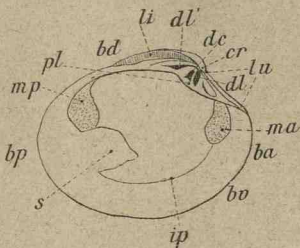


Fig. 24. — CYTHEREA CHIONE. Actuel (Face interne de la valve gauche).

*cr*, crochet ou sommet; *lu*, lunule; *li*, ligament (écusson); *pl*, plateau cardinal; *dc*, dent cardinale; *dl*, dent latérale ant.; *dl'*, dent latérale post.; *ma*, impression muscul. ant.; *mp*, impression muscul. post.; *ip*, impression palléale; *s*, sinus; *bd*, bord dorsal; *bv*, bord ventral ou libre; *ba*, bord ant.; *bp*, bord post. (LOCARD).

sement qui strient toute la face externe; en avant des crochets, s'étend une zone lisse, la *lunule*.

La surface interne des valves est de couleur brillante. Elle montre deux larges taches, l'une antérieure, l'autre postérieure, indiquant les *zones d'insertion des muscles adducteurs*; une ligne sinueuse part de la tache musculaire antérieure, court parallèlement au bord libre, puis dessine un angle ou *sinus* pour atteindre enfin la tache musculaire postérieure : cette ligne, qui correspond à l'insertion du bord du manteau, est appelée *impression palléale*. On voit souvent aussi, au-dessus



du muscle postérieur et au-dessous du muscle antérieur, l'empreinte des points d'attache des muscles rétracteurs et protracteurs du pied (fig. 24).

La coquille est couverte d'une pellicule de tissu élastique en conchyoline, le *péριοstracum* ou épiderme, qui se reploie sous le bord libre et vient s'insérer dans un pli de la face interne du manteau, où il prend naissance sous la forme d'un mucus sécrété par cette membrane. Dans les périodes de croissance, le bord du manteau s'allonge et repousse devant lui l'épiderme : le mucus s'accumule dans la cavité délimitée par ce tissu élastique et la surface externe du manteau; en même temps se forment des granules de carbonate de calcium qui grossissent peu à peu, arrivent en contact et finissent par donner naissance à des prismes polygonaux que séparent des zones de mucus concrété, se transformant par la suite en conchyoline : l'ensemble constitue les couches externes à texture prismatique de la coquille.

Le reste de la surface du manteau sécrète également du calcaire, mais sous forme de minces lamelles superposées, plus ou moins imprégnées de conchyoline, qui correspondent aux couches internes de la coquille, tantôt nacrées, tantôt porcelainées, suivant l'épaisseur des assises de carbonate de chaux et des lames interposées de conchyoline; tandis que les formes archaïques sont généralement nacrées, les formes évoluées sont le plus souvent porcelainées.

Le ligament se relie étroitement au *péριοstracum*, dont il est un simple prolongement; comme lui, il est sécrété par le bord du manteau, qui se continue dans la région dorsale, où ses deux lobes sont réunis.

La coquille des Lamellibranches s'ouvre sous l'action du ligament élastique et se referme par la contraction des muscles adducteurs. Il est nécessaire que les bords

des valves viennent rigoureusement en contact guidés dans leur mouvement par la charnière, dont les dents alternent d'une valve à l'autre et s'enfoncent chacune dans la fossette correspondante de l'autre valve. En limitant les mouvements de la coquille, les dents permettent seulement à celle-ci de s'entr'ouvrir pour laisser passer le courant d'eau qui entretient la vie de l'animal.

Les dents sont plus ou moins nombreuses : il peut en exister plusieurs dizaines réparties sur toute l'étendue de la charnière; mais généralement leur nombre est réduit à six, à quatre, ou à deux, c'est-à-dire, à trois, à deux ou à une sur chaque valve. Dans les formes les plus évoluées, elles se trouvent localisées au voisinage des organes du mouvement : les plus proches du ligament sont les *dents cardinales*; les plus éloignées, situées en avant et en arrière, vers les muscles, sont les *dents latérales*.

Les remarquables études de Munier-Chalmas et de Félix Bernard ont montré que l'appareil cardinal, dont la morphologie est intimement liée à celle des organes essentiels de l'animal, présente une grande constance de caractères dans chaque famille et qu'il donne de précieuses indications sur les relations phylogéniques des différents groupes de Lamellibranches.

**2. Classification des Lamellibranches des temps primaires.** — D'après les travaux de H. Douvillé, la classe des Lamellibranches comprend six ordres : les *Nuculacés*, les *Paléoconques*, les *Trigoniacés*, les *Hétérodontes*, les *Dysodontes* et les *Desmodontes*. Seuls les trois premiers renferment des fossiles caractéristiques des terrains primaires.

L'ordre des *Nuculacés* est représenté, au Paléozoïque, par les *Toxodontes foliobranches*, dont les dents très

nombreuses sont disposées de façon à converger vers le centre des valves : dans le genre *Nucula* (Silurien-Actuel), la charnière est divisée en deux par le ligament devenu interne.

Les *Paléoconques* possèdent une mince coquille, à impressions musculaires et ligne palléale peu marquées.

Les *Trigoniacés*, *Préhétérodontes* ou *Schizodontes* ont une région postérieure relativement peu étendue et, en arrière du crochet, sur chaque valve, deux dents cardinales courtes et robustes; les dents latérales manquent, ou sont à peine indiquées dans les formes paléozoïques. C'est à cet ordre que se rattache le genre *Myophoria* qui débute au Dévonien inférieur et atteint son apogée au Trias. La dent médiane de la valve gauche pénètre dans la valve droite, entre la dent cardinale postérieure et la dent cardinale antérieure qui est elle-même précédée d'une fossette correspondant à la dent cardinale antérieure gauche : des stries transverses se développent sur les dents de la valve gauche et aussi sur la dent postérieure de la valve droite. La coquille est triangulaire et ornée de côtes : une carène qui délimite l'aire postérieure, va du crochet au bord arrière.

## N. — LES GASTÉROPODES DES TEMPS PRIMAIRES.

### 1. Caractères généraux des Gastéropodes. —

Les Gastéropodes sont des Mollusques généralement adaptés à la reptation et pourvus d'une coquille turriculée, au moins à l'état embryonnaire. La tête est toujours distincte et porte les yeux et les tentacules; le bulbe buccal est pourvu de mâchoires et d'une *radula*, qui sert au Mollusque à broyer ses aliments et varie suivant le régime herbivore ou carnivore. Le pied

prend, chez ces animaux, la forme d'une sole ventrale qui permet au Gastéropode de ramper; il peut se transformer en un organe de natation, si l'animal mène une vie pélagique ou nectique, comme c'est le cas pour les *Hétéropodes* et les *Ptéropodes*.

Il y a indépendance presque complète entre la forme extérieure du test et les caractères des organes internes. Des coquilles d'aspect presque identique pourront donc abriter des types très dissemblables. Il est, dès lors, bien difficile de définir le groupe auquel appartient une coquille fossile et aucune classification rationnelle des Gastéropodes ne peut être utilisée en Paléontologie.

La coquille d'un Gastéropode est formée par l'enroulement autour d'un axe, d'un cône à base elliptique ou circulaire : la section offre la forme d'une ellipse ou d'un cercle qui s'agrandit au fur et à mesure qu'elle s'éloigne du point initial de l'enroulement. Un Gastéropode possède toujours, à l'état larvaire, une coquille spiralée appelée *protoconque*, qui subsiste le plus souvent au sommet de la coquille adulte.

L'enroulement de celle-ci autour d'un axe imaginaire est le plus souvent assez serré; aussi la partie axiale en est-elle occupée par un pilier calcaire, la *columelle*, qui va de la pointe à l'ouverture. Sur cet axe s'insère le *muscle columellaire* qui relie le Mollusque à sa coquille; au fur et à mesure que l'animal grandit, la zone d'insertion du muscle se rapproche de l'ouverture. Au lieu d'être pleine, la columelle peut être creusée en son centre d'un canal longitudinal ou *ombilic* qui devient très large si l'enroulement est lâche.

L'*ouverture* de la coquille est appelée aussi la *bouche*. La ligne spirale qui limite sur chaque tour le recouvrement du tour précédent est la *suture*. L'orientation normale d'une coquille de Gastéropode suppose celui-ci se déplaçant sur un plan horizontal, la *bouche en avant*,

la *pointe en arrière*. Si l'ouverture est, dans cette position, à droite de la columelle, c'est que l'enroulement se fait de droite à gauche et que la *coquille est dextre*; dans le cas inverse, la coquille est dite *séneestre*, fait qui est plutôt rare et caractérise soit un genre, soit une espèce, soit seulement quelques individus. E. Bouvier a établi que cette rotation dextre ou séneestre est sans relation avec la position des organes, sauf dans de rares cas.

La région périphérique de l'ouverture de la coquille est le *péristome*. Exceptionnellement, c'est une courbe régulière ovale ou circulaire; le péristome est dit alors *continu*. Ordinairement, il est divisé en deux parties, l'une externe formée par le bord du dernier tour, l'autre interne ou *labre*, adjacente au tour précédent. Ces deux parties sont séparées par la ligne de suture, qui correspond à un angle aigu dessiné par le péristome: dans ce cas, le péristome est qualifié de *discontinu*. La coquille est *holostome* lorsque l'ouverture arrondie en avant reste entière, sans trace de sinus ou de canal. Elle devient *siphonostome*, quand la bouche se creuse à sa partie antérieure, près de la columelle, d'un sinus plus ou moins échancré, le *canal*, où peut s'engager une gouttière membraneuse prolongement du manteau, le *siphon palléal*, voie d'entrée de l'eau dans la cavité générale. Ses bords sont, dans certains genres, en partie protégés par un prolongement du test calcaire: on a ainsi toutes les transitions entre le cas d'une simple échancreure et celui d'un canal dont les bords se soudent parfois en un tube continu aussi long que le reste de la coquille.

Le péristome peut être lui-même *tranchant*, *réfléchi* en dehors ou plus rarement en dedans. Les tours sont souvent ornés de lignes saillantes *longitudinales*, qui se continuent sur toute la spire parallèlement à la suture, ou *transversales*, si elles sont normales à la suture.

Les variations de forme de la coquille sont liées à des changements dans le mode d'enroulement. Elles se présentent sous deux aspects différents : tantôt les tours devenant de plus en plus enveloppants ont une tendance à recouvrir complètement les précédents, tantôt au contraire, la coquille cesse de s'enrouler et se développe dans une direction rectiligne. Le premier cas se rencontre chez les Prosobranches et les Opisthobranches. Si la coquille s'accroît très rapidement dans le sens antéropostérieur, chaque tour s'étend sur une grande partie du tour précédent, la suture devient une spirale très courte et la bouche prend une forme très allongée. Il arrive même que chaque tour recouvre la totalité des tours précédents, que la suture se développe dans un plan et que la bouche devienne une fente presque linéaire. Chaque tour de spire peut aller jusqu'à déborder sur le précédent et occuper toute la longueur de la coquille : les tours internes se résorbent alors plus ou moins complètement.

Le *dérroulement* se produit de deux façons différentes. La coquille, enroulée en spirale dans le très jeune âge, acquiert un ombilic de plus en plus large; puis les tours cessent d'être contigus et le tube finit par suivre une direction rectiligne ou sinueuse, parfois encore spiralée, mais son diamètre reste constant ou n'augmente que lentement; plus souvent le diamètre croît très vite, alors que l'enroulement se ralentit ou cesse tout à fait; la coquille prend alors la forme d'un cône très évasé, au sommet de laquelle se voit un rudiment de la spire. Dans plusieurs genres, sur la coquille très jeune et déjà déroulée, existe encore le *nucleus spiral* qui ne tarde pas à tomber. En même temps, le muscle columellaire s'accroît considérablement d'avant en arrière et atteint la région postérieure de la coquille. Il suit toujours le bord de l'ouverture, passe par-dessous la masse viscé-

rale et revient en avant par le côté gauche, en formant une boucle en fer à cheval qui constitue un solide anneau de fixation de l'animal à son test. Par ce processus, des coquilles appartenant à des groupes très éloignés les uns des autres, arrivent à présenter des aspects analogues : une telle disposition est intimement liée au mode de vie de l'animal qui se tient sur les rochers, où il se déplace peu, ayant constamment à résister à l'agitation des vagues.

Le déroulement progressif de la coquille peut être corrélatif d'un arrêt de développement : l'animal adulte n'abrite plus alors que certains de ses organes sous son test, qui arrive même à devenir tout à fait interne ou à se résorber complètement. Ces faits s'observent surtout chez les Gastéropodes pélagiques ou continentaux, Hétéropodes, Ptéropodes, Opisthobranches, Pulmonés.

2. Classification des Gastéropodes des temps primaires. — La classe des Gastéropodes se divise en trois ordres : les *Prosobranches*, à coquille généralement pourvue d'un opercule, les *Pulmonés*, propres aux milieux terrestres ou d'eau douce, et les *Opisthobranches*, où le test entre en régression.

Les *Prosobranches* comprennent quatre sous-ordres, les *Diotocardes*, les *Hétérocardes*, les *Monotocardes* et les *Hétéropodes* ; ces derniers, adaptés à la vie pélagique, sont très rares à l'état fossile à cause de la fragilité de leur test.

Les *Diotocardes*, qui ont une coquille souvent nacrée, se divisent en *Homonéphridés*, *Hétéronéphridés* et *Mononéphridés* ; ceux-ci ne sont connus que des terrains postpaléozoïques.

Les *Homonéphridés* offrent comme principaux types *Pleurotomaria* et *Bellerophon*. *Pleurotomaria* est répandu

du Cambrien à l'époque actuelle où il compte deux espèces aux Antilles, une aux Indes et une au Japon; sa coquille conique présente une ouverture découpée par une fente profonde qui se ferme, puis se traduit sur les tours successifs de la spire en une bande au niveau de laquelle s'infléchissent les stries d'accroissement. *Bellerophon*, qui débute à l'Ordovicien, a également la bouche entaillée par une fente se continuant sur la spire, dans le plan médian de l'animal par une zone où les lignes de l'ornementation s'incurvent.

Aux *Hétéronéphridés*, qui ont une coquille spiralée et nacrée, se rattachent des genres actuels fort anciens, tels que *Trochus* et *Turbo*, qui remontent au Silurien.

La coquille des *Hétérocardes*, conique, nacrée, non turbinée à l'âge adulte, est dépourvue d'opercule. Dans le type du sous-ordre, *Patella*, l'animal est d'abord enroulé, puis il s'aplatit en acquérant une symétrie bilatérale : des formes patelloïdes se rencontrent dès le Cambrien inférieur en Amérique.

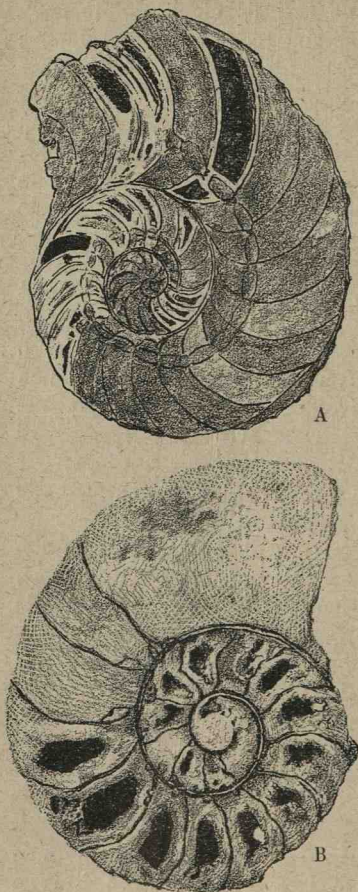
Parmi les *Monotocardes*, qui possèdent un test non nacré, les *Rostrifères*, dont la coquille est holostome, comptent dès le Cambrien inférieur, des genres, où le dernier tour de spire devenu tout à fait prépondérant donne à l'ensemble la forme d'un cône plus ou moins courbé.

## O. — LES CÉPHALOPODES DES TEMPS PRIMAIRES.

### α. Caractères généraux des Céphalopodes.

Les *Céphalopodes* présentent le plus souvent une coquille externe, qui peut devenir interne à l'âge adulte. Dans beaucoup de genres fossiles, cette coquille dérive d'un cône circulaire ou ovale, divisé en un certain nombre de chambres par des cloisons de même





constitution minéralogique que le test externe : l'animal, en grandissant, s'avance vers l'ouverture de la coquille et, à des intervalles plus ou moins rapprochés, isole par un dépôt calcaire la dernière loge ou chambre d'habitation qu'occupent les organes mous. Le dessin remarquablement complexe de la ligne d'intersection des parois postérieure et latérale des chambres témoigne, chez de nombreux Céphalopodes, d'un caractère de haute différenciation dans la région marginale du manteau qui sécrète cette zone de suture.

Les cloisons sont régulièrement espacées et leur intervalle augmente progressivement à mesure que

Fig. 25. — CÉPHALOPODES FOSSILES. (Coupes médianes de coquilles de). — A, *Nautilus* du Kimeridgien d'Angleterre; B, *Lytoceras* du Toarcien d'Angleterre. Diam. : A, 0<sup>m</sup>,2; B, 0<sup>m</sup>,23.

le diamètre croît. La sécrétion de chacune d'elles est précédée d'une résorption : 1<sup>o</sup> de la partie postérieure des deux muscles fixateurs qui attachent latéralement le Céphalopode à la paroi interne de sa chambre d'habitation; 2<sup>o</sup> de l'étroit anneau d'adhérence par lequel le manteau s'accôle intimement à la zone périphérique de la cloison. Cependant le tube formé par la coquille grandit lentement; une certaine discontinuité se manifeste même dans le développement du Mollusque et l'allongement du tube s'arrête vraisemblablement lorsqu'une nouvelle cloison se forme.

La coquille d'un Céphalopode est droite, arquée ou spiralée : l'enroulement se fait presque toujours autour d'un axe perpendiculaire au plan de symétrie de l'animal. Les tours de spire sont généralement contigus et débordent même sur le tour précédent : ils sont dits alors embrassants; quelquefois cependant ils n'arrivent pas à entrer en contact. L'ombilic est la région comprise à l'intérieur du dernier tour.

L'abdomen présente à sa partie postérieure un prolongement grêle qui traverse toutes les chambres jusqu'à la loge initiale : c'est le *siphon membraneux*. Les bords de l'orifice par lequel il recoupe chaque cloison se courbent en avant ou en arrière pour former le *goulot siphonal*, qui peut s'étendre d'une cloison à l'autre. La membrane du siphon, en s'incrustant de calcium, devient le *siphon calcaire* (fig. 25).

Le siphon membraneux est abondamment vascularisé comme la partie du manteau qui correspond à la région centrale de la cloison qu'entourent les muscles et l'anneau d'adhérence. Dans le *Nautilus*, la cloison commence à se former à la périphérie et gagne progressivement vers l'intérieur, entraînant la résorption graduelle de l'anneau d'adhérence et des muscles; le siphon membraneux serait simplement une partie de la

région postérieure du manteau, plus ou moins enveloppée dans le dépôt calcaire formé par l'incrustation de sa membrane et par les goulots siphonaux.

Les Céphalopodes ont une importance considérable en Paléontologie stratigraphique pour l'étude des terrains marins. De nombreuses zones sédimentaires peuvent être caractérisées par leurs différentes espèces grâce à l'évolution très rapide des caractères de la coquille et au grand nombre d'individus qui les représentent. La remarquable facilité de déplacement de ces Mollusques, en assurant leur large distribution géographique, a permis de baser sur eux le parallélisme d'horizons géologiques observés dans des régions du globe fort éloignées les unes des autres.

Les Céphalopodes actuels ont été répartis en deux sous-ordres : les *Tétrabranchiaux* et les *Dibranchiaux*.

### β. Les *Tétrabranchiaux* des temps primaires.

Le type des *Tétrabranchiaux*, le genre *Nautilus*, dont les six espèces vivantes sont réfugiées dans le Pacifique occidental (Formose aux Fidji) et l'océan Indien, donne une idée de ce que devaient être les Céphalopodes archaïques. Quatre-vingt-dix tentacules filiformes y tiennent la place des bras, qui entourent la tête dans les genres plus élevés en organisation. Un lobe musculéux épais, le *capuchon céphalique*, protège la face dorsale et ferme l'ouverture, quand l'animal est contracté. L'œil a la forme d'une cupule ouverte sans cristallin.

La coquille du Nautilé est externe, enroulée et cloisonnée; ses tours contigus, plus ou moins embrassants, laissent ou ne laissent pas d'ombilic. Sa structure révèle une superposition de trois couches : à l'extérieur,

un épiderme coloré; au milieu, du calcaire porcelainé; à l'intérieur, de la nacre formée d'aragonite.

L'animal est orienté de telle façon que sa face *ventrale* est tournée vers l'extérieur et sa face *dorsale* appuyée contre le tour précédent, par conséquent vers l'*intérieur*. Les cloisons ont la forme d'un verre de montre concave vers l'avant; leur contour extérieur, qui détermine la ligne de suture, est une courbe simple et régulière.

Le siphon se compose d'une membrane très faiblement incrustée de calcaire, protégée par un mince repli tubulaire de la cloison (*goulot siphonal*) dirigé en arrière (fig. 27, A) : l'animal est dit pour cette raison *retrosiphonné* et il en est ainsi de tous les Tétrabranchiaux fossiles à l'exception d'un seul genre, *Bathmoceras* du Silurien. Au centre de la spire un espace

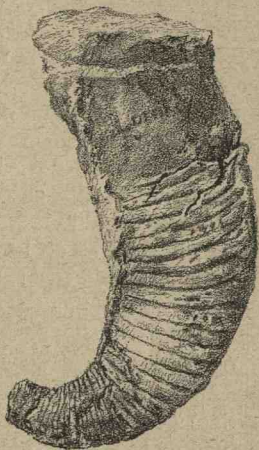


Fig. 26. — CYRTOCERAS MILES. — Gothlandien de Bohême. Haut. : 0<sup>m</sup>,01.

vide montre que l'enroulement est au début peu serré et que le premier tour se recourbe seulement à une certaine distance de la première loge. Contre la paroi de celle-ci, vient s'accoler en cul-de-sac le siphon (fig. 27, A); non loin de ce point de soudure, mais pas tout à fait en face de lui, se dessine extérieurement sur le fond de la première loge, une dépression étoilée, la *cicatricule*.

La coquille des Tétrabranchiaux offre des formes très variées, depuis le cône droit d'*Orthoceras* jusqu'à

la spire serrée de *Nautilus* ; les formes intermédiaires sont légèrement arquées (*Cyrtoceras*, fig. 26) ou constituées par une spire lâche ne comptant qu'un seul tour ; le développement peut se faire dans un même plan, ou suivant une hélice, ou encore passer par une phase d'enroulement à laquelle succède une phase de déroulement. Des coquilles présentant ces diverses modalités d'évolution individuelle se rencontrent simultanément dans les terrains paléozoïques anciens : il est donc impossible de distinguer les formes archaïques des formes dérivées. On voit bien des espèces spiralées dans le jeune âge devenir droites chez l'adulte ; mais d'autre part, le plus ancien Céphalopode connu, le seul type cambrien, *Volborthella*, trouvé dans l'Acadien de la Finlande et de la Nouvelle-Écosse, possède une coquille droite de très petite taille : on ne saurait donc dire si les Nautiloïdes étaient originellement rectilignes ou spiralés.

Les Tétrabranchiaux sont surtout des Céphalopodes du Silurien ; ils offrent à cette époque une extrême variété de formes représentées par de très nombreux individus. Dès le Dévonien, ils sont en décroissance et ne comptent plus au Trias que les deux genres, *Orthoceras* et *Nautilus*, dont le dernier persiste seul ensuite et se trouve actuellement en voie de disparition.

### γ. *Les Ammonites des temps primaires.*

1. **Caractères généraux des Ammonites.** — Les Ammonites qui apparaissent au Silurien et s'éteignent à la fin du Crétacé, ont une coquille presque toujours enroulée comme celle de *Nautilus*.

Les cloisons sont, chez le jeune, fortement convexes vers l'ouverture ; elles présentent à leur pourtour des enfoncements dirigés alternativement en avant et

en arrière, qui font de la suture une ligne sinueuse, composée de *lobes* ou saillies dirigées vers la loge initiale et de *selles* orientées en sens inverse : les unes et les autres comportent souvent un grand nombre de subdivisions secondaires.

Le dessin de la ligne suturale offre pour chaque type une forme constante, que l'on figure habituellement reportée sur un plan tangent à la coquille et perpendiculaire au plan de symétrie. La partie de cette ligne masquée par le tour précédent est *interne*, et beaucoup plus courte que la partie correspondant à la région *externe*. Dans le plan médian se trouve fréquemment deux lobes impairs, l'un le *lobe externe, ventral* ou *siphonal*, l'autre, le *lobe interne, dorsal* ou *antisiphonal*; les autres indentations situées entre le siphon et la suture sont les *lobes latéraux*, auxquels font suite les *lobes auxiliaires*. Les mêmes relations existent entre les *selles externes, latérales* et *auxiliaires* : généralement les lobes latéraux sont au nombre de deux et souvent les lobes auxiliaires font défaut; la plupart des Ammonites jurassiques et crétacées ont ainsi six lobes et six selles (fig. 38).

Dans leur ensemble, les lignes de suture dessinent une figure à peu près symétrique par rapport au plan médian de la coquille. Cette disposition n'est d'ailleurs pas toujours parfaitement réalisée. La dissymétrie peut se traduire par une translation de l'ensemble du tracé cloisonnaire, liée parfois à une déviation de la courbe spirale ou de la section du tour : le lobe siphonal peut ainsi se trouver transporté sur un flanc ou même alternativement sur les deux flancs du Céphalopode, son déplacement latéral accompagnant d'ailleurs celui du siphon.

En général, l'exagération de développement d'un flanc est en relation avec une largeur anormale des

lobes et des selles et un accroissement du nombre de leurs denticulations. Le degré d'accentuation des côtes et des tubercules influe également sur le tracé de la suture : les bords des cloisons contournent les pointes des tubercules et déterminent ainsi un élargissement ou un allongement des éléments de la ligne suturale.

La différenciation des deux faces, dans la coquille d'une Ammonite, finit par entraîner le développement de la spire en une hélice à pas plus ou moins grand. La dissymétrie de la section des tours a pour conséquence, en effet, une modification en largeur et en profondeur de l'ombilic : la coquille devient ainsi une spirale conique symétrique par rapport à un axe. L'enroulement peut y être dextre ou sénestre ; les genres, depuis longtemps connus comme présentant une torsion hélicoïdale, correspondent à des cas extrêmes de cette disposition, commune semble-t-il à toutes les Ammonites et déjà signalée chez les Planorbes.

Il ne paraît pas que l'on puisse établir, pour la coquille, une liaison entre sa dissymétrie et la façon dont elle était portée par l'animal, car celle-ci devait varier suivant le mode de déplacement du Mollusque. Les Ammonites, comme les Céphalopodes actuels, avaient sans doute une attitude différente suivant qu'elles nageaient entre deux eaux ou qu'elles rampaient sur le sol. Lorsqu'elles se déplaçaient sur le fond des mers, au moyen de leurs bras, elles se dirigeaient la tête en avant, le ventre en l'air, le dos en bas et rejetaient leur coquille en arrière. Au contraire, dans la natation, la partie postérieure de leur corps, protégée par le test, fendait l'eau : l'ouverture et la tête étaient alors tournées vers l'arrière, à l'opposé de ce qui se passait dans la marche ; leur face ventrale restait orientée vers la surface et leur face dorsale vers le fond.

On a pensé que ces deux modes de déplacement ne

devaient pas être communs à toutes les Ammonites; certaines auraient été plutôt benthoniques, d'autres surtout nectiques; les premières se reconnaîtraient à leur section basse et à leur région ventrale arrondie, les secondes à leurs tours élevés et à leur zone externe plus ou moins carénée ou simplement anguleuse.

Le *siphon*, situé dans le plan médian, est *marginal* et proche de la paroi externe ou ventrale (fig. 25 B); les goulots siphonaux sont dirigés en avant : l'animal est donc *prosiphonné*, sauf dans un genre, *Olymenia*, qui est rétrosiphonné. Formé de phosphate de chaux, le siphon est généralement resté intact lors de la fossilisation, même si l'Ammonite a été remplie secondairement de pyrite. Munier-Chalmas a pu suivre son trajet jusqu'au centre de la spire dans l'*ovisac* ou *loge initiale*, qui a la forme d'une ampoule sphérique ou ovoïde de 0mm,3 à 0mm,7 de diamètre et ressemble à la protoconque d'un Gastéropode.

Le *cæcum siphonal* n'atteint cependant pas le centre de cette loge; il se prolonge à son intérieur par les bandelettes du prosiphon, qui sont toujours pleines : tantôt la bandelette principale est courte et ne dépasse pas le tiers du diamètre de l'ovisac, tantôt une bandelette unique s'étend sur plus de la moitié du diamètre de la loge initiale (fig. 27, D); ce second cas ne s'observe que dans les formes postpermiennes.

Toutes les Ammonites portent sur leur tour initial une première varice fortement sculptée dont la position constante correspond à un brusque épaissement du test. Avant elle, la surface reste lisse, tandis qu'après elle peut dessiner des côtes ou plus fréquemment demeurer lisse un certain temps encore : la première varice marque donc un stationnement de l'ouverture de la coquille, qui indique sans doute la transformation



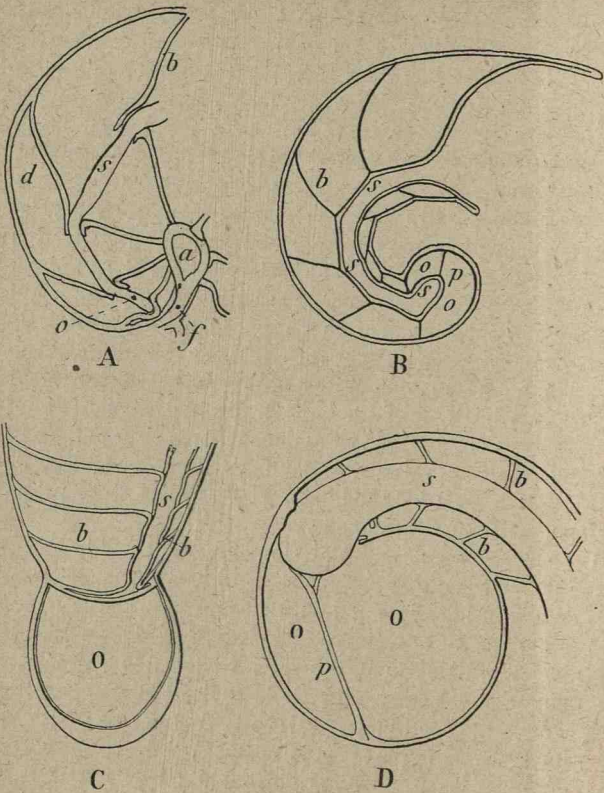


Fig. 27. — CÉPHALOPODES DIVERS. (Coupes dans le plan de symétrie de la loge initiale). — A, *Nautilus pompilius*, actuel; B, *Spirula Peroni*, actuel; C, Bélemnite : *Pseudobelus pistilliformis* (Néocomien, St-Hippolyte); D, Ammonite : *Sphaeroceras Brongniarii* (Oolithe ferrugineuse, Bayeux).

*a*, vide central; *b*, cloison; *d*, goulot siphonal; *f*, vide du début de l'enroulement; *o*, loge initiale (sauf dans A où la lettre *o* désigne le cæcum siphonal); *p*, prosiphon; *s*, siphon (BRANCO, NAEF, GRANDJEAN).

de la coquille primitive non cloisonnée en une coquille adulte cloisonnée.

Le tube qui fait suite à la loge initiale est bientôt, en effet, coupé par une *première suture* très simple : droite dans les *Ammonites asellées*, comme dans le Nautilite et la Spirule, elle forme une selle unique, large et peu profonde dans les *Ammonites latisellées* et se divise en une selle externe longue et étroite qu'encadrent les deux premiers lobes latéraux et les deux premières selles latérales, dans les *Ammonites angustisellées*. Aux Asellées correspondent les Goniatites les plus anciennes; aux Latisellées, les Goniatites les plus récentes et les Ammonites du Permien et d'une partie du Trias; aux Angustisellées, beaucoup d'Ammonites triasiques et toutes celles du Jurassique et du Crétacé.

Dans la *deuxième suture*, toujours conformée autrement que la première, apparaît le lobe siphonal qui échancre la selle externe; à partir de la troisième suture commence le *stade goniatite* caractérisé par plusieurs lobes et selles simplement ondulés; puis vient, dans certains cas, le *stade cératite* et finalement la ligne suturale de plus en plus complexe des vraies Ammonites. Cette évolution de la suture est presque comparable à la série des dessins que l'on obtient en reportant sur un plan, les profils successifs de la dernière cloison tracés suivant des sections courbes parallèles au bord externe du Céphalopode; la partie postérieure du manteau, qui sécrète les cloisons, conserve donc au cours du développement une forme constante dans sa zone centrale, tandis que sa région marginale, en s'accroissant, offre une surface de plus en plus profondément ondulée.

L'intérieur de la dernière chambre renferme fréquemment une production calcaire constituée par de la calcite et ayant la forme soit d'une seule valve, soit de

deux valves réunies par une ligne cardinale droite; c'est dans le premier cas l'*anaptychus* et dans le second, l'*aptychus*; leurs caractères sont constants pour chaque genre d'Ammonites. Rüppel les a considérés comme étant de véritables opercules, hypothèse qui semble confirmée par la découverte dans le Bajocien d'Angleterre d'un *aptychus* fermant presque toute l'ouverture d'une Ammonite.

Parmi les Dibranchiaux vivants, le genre *Spirula*, dont les trois espèces sont localisées dans le Pacifique occidental (Formose aux Chatham et aux Marquises) et dans l'Atlantique méridional (Antilles et Canaries au Cap) est le seul qui ait une coquille cloisonnée : c'est donc à lui qu'il convient plus spécialement de comparer les Ammonites. La coquille de la Spirule, formée de tours non contigus et enroulée dans un même plan, est nacrée, comme les cloisons en forme de verres de montre concaves en avant qui la divisent en un certain nombre de chambres. Son siphon membraneux, situé dans la région ventrale, est recouvert d'une muraille calcaire qui va d'une cloison à l'autre; il commence par le cæcum siphonal qui est relié par un prosiphon à la paroi latérale d'un ovisac sphérique, plus large que le canal siphonal et suivi presque immédiatement par une première cloison (fig. 27, B).

Par les caractères de leur loge initiale, les Ammonites se rapprochent donc de la Spirule et par suite des Dibranchiaux, comme l'a fait remarquer Munier-Chalmas. Zittel, au contraire, les rattachait aux Tétra-branchiaux en s'appuyant sur le passage insensible des Nautilus à suture simple aux Ammonites à suture très compliquée, par l'intermédiaire de toute la série des Goniatites. D'autre part la disposition rétrosiphonnée des Nautilus et la disposition prosiphonnée des Ammonites comportent chacune des exceptions : un genre de

Nautile, *Bathmoceras*, a les goulots siphonaux dirigés en avant et le siphon subcentral, tandis que dans une famille d'Ammonites, les Clyménidés, le siphon est dorsal et les goulots sont tournés vers l'arrière. La position du siphon varie même au cours de l'évolution individuelle : les loges les plus internes de *Goniatites Listeri* ont le siphon placé presque contre la paroi externe, tandis qu'il est médian dans celles de *Hildoceras bifrons*.

La première chambre des Nautilus ne semble pas correspondre à la loge embryonnaire qui, retrouvée chez *Orthoceras*, se présente sous la forme d'une petite ampoule caduque accolée à l'extrémité du siphon. Chez les Bélemnites, les récentes observations de Grandjean ont démontré l'absence du cæcum siphonal et la non-pénétration du siphon dans la loge initiale. Ce caractère de l'ovisac des Bélemnites se retrouverait donc chez les Nautilus, tandis qu'une disposition toute différente s'observe pour les Spirules et les Ammonites (fig. 27). Si l'on accordait la prépondérance à la constitution de la loge initiale, dans la classification des Céphalopodes, l'on devrait admettre l'existence de deux grands groupes : Nautilus et Bélemnites, Ammonites et Spirules, en opposition avec ceux basés sur la situation interne ou externe de la coquille. Il est impossible de dire si ce groupement cadrerait avec la division en Tétrabranchiaux et en Dibranchiaux adoptée par les zoologistes; mais il ne faut pas oublier que chez les Gastéropodes on constate dans un même groupe l'existence ou l'avortement de l'un de ces organes dans des familles voisines, comme les Haliotidés qui ont deux branchies et les Trochidés qui n'en possèdent qu'une.

Il est probable que l'évolution qui a conduit du Nautilus aux Dibranchiaux est précisément passée plus ou moins simultanément par des stades rappelant les

Bélemnites, d'une part, les Goniatites et les Ammonites, d'autre part. La coupure entre les Tétrabrancheux et les Dibrancheux semble aisée à faire en ce qui concerne les Bélemnites qui par les caractères de leurs parties molles se rapprochent des Calmars et des Seiches : seule la découverte d'empreintes du corps d'Ammonites permettra de solutionner le problème de la position systématique de ces Céphalopodes.

**2. Classification des Ammonites des temps primaires.** — La classification des Ammonites a fait l'objet, dans ces dernières années, d'un grand nombre de mémoires, où se révèlent malheureusement dans bien des cas une tendance à l'extrême pulvérisation des genres et même des familles. De beaux travaux de synthèse sur ce sujet sont dus à É. Haug, dont les vues générales concordent avec l'exposé ci-après.

Les principales familles d'Ammonites paléozoïques sont les suivantes : *Agoniatitidés*, *Clyménidés*, *Anarcestidés*, *Glyphiocératidés*, *Arcestidés* et *Géphryrocératidés*.

a) *Les Agoniatitidés.* — Les *Agoniatitidés*, qui se rencontrent dès le Gothlandien, sont caractérisés par leur dernière loge très courte, leurs tours arrondis plus hauts que larges et de forme ogivale. Cette famille débute avec *Agoniatites* dont les cloisons très simples, ne comprennent qu'un lobe siphonal, une selle et un large lobe latéral. Bien que ce genre persiste jusque dans le Dinantien inférieur, on voit apparaître dès la base du Dévonien des formes dérivées présentant une deuxième selle latérale. Au Dévonien moyen les descendants de ces Goniatites montrent déjà, les uns une première selle latérale dédoublée, les autres une région ventrale anguleuse. Ils sont contemporains de *Bactrites*, à coquille droite, et de *Gyroceras*, à spire lâche, qui

peuvent être envisagés, soit comme les descendants directs d'Ammonites très archaïques, soit plutôt, en raison de leur apparition tardive, comme des formes déroulées; leur loge initiale, qui dessine une ovale allongée, ne manifeste, il est vrai, nulle tendance à l'enroulement, contrairement à ce que l'on observe dans tous les autres genres de cette sous-classe. Peut-être faut-il rattacher à la même famille une série de genres de l'Anthracolithique et du Trias inférieur, où l'on assiste à la division progressive des différents lobes, puis des selles.

b) *Les Clyménidés*. — La famille des *Clyménidés*, à peine représentée au début du Dévonien supérieur (Frasnien) dans l'Amérique du Nord, est localisée en Europe, dans les zones supérieures de ce système (Famennien); elle s'éteint peu après son apparition, à la fin du Dévonien, sans laisser de descendants. Sa ligne suturale, réduite quelquefois à un simple lobe latéral, peut aussi compter de nombreux éléments anguleux. Par la disposition interne de son siphon, *Clymenia* se sépare de tous les autres Ammonoïdes et doit être regardée, soit comme descendant directement de types très archaïques, soit plutôt, en raison de son âge géologique, comme groupant des formes que leur évolution a fait diverger très loin de l'ensemble des Goniatites. Sa coquille, composée de tours parfaitement en contact, quoiqu'à peine embrassants, a conduit à en faire un rameau dérivé de *Gyroceras*. En fait, il semble qu'il faille voir dans les caractères de *Clymenia*, comparés à ceux de *Gyroceras*, de *Bactrites* et d'*Agoniatites*, les témoignages d'un *polyphylétisme originel des Ammonites*.

c) *Les Anarcestidés*. — Les *Anarcestidés*, qui ont vécu du Dévonien inférieur au Dinantien, sont caractérisés par leur section surbaissée et leur dernière loge très longue, s'étendant sur un tour ou même parfois

jusqu'aux trois quarts du tour suivant. Leur genre le plus ancien, *Anarcestes*, offre des cloisons très simples, se composant d'un lobe siphonal, d'une selle latérale et d'un large lobe latéral. L'évolution du groupe est très lente et c'est seulement au Dévonien supérieur qu'apparaissent les types à deux selles latérales ultérieurement dédoublées.

d) *Les Glyphiocératidés*. — Les *Anarcestidés* sont remplacés, à l'Anthracolithique, par leurs descendants, les *Glyphiocératidés*, dont le lobe externe est divisé en deux, et dont la selle latérale peut être simple ou partagée par un second lobe latéral.

e) *Les Arcestidés*. — Dans les *Arcestidés* archaïques du Permien, les lobes sont séparés en trois branches et les selles restent entières. Mais il existe à côté de ces formes, dès le début de la période, des types chez lesquels les selles sont aussi fortement découpées. Répandu dans le Trias moyen et supérieur du Spitzberg, de l'Europe méridionale, de l'Inde, de Timor, de la Californie, *Arcestes* est caractérisé par son ombilic très petit se rétrécissant au cours de la croissance de l'individu, ses constrictiones qui correspondent à d'anciens péristomes, sa dernière loge occupant jusqu'à un tour et demi, ses très nombreux lobes et selles diminuant régulièrement de taille de dehors en dedans.

f) *Les Géphyrocératidés*. — Le phylum des *Géphyrocératidés* apparaît brusquement dès la base du Dévonien supérieur avec *Gephyroceras*, qui possède une dernière loge courte, une grande selle ventrale, des tours circulaires à peine contigus. Au cours de son évolution, cette famille voit s'individualiser rapidement des genres à section de plus en plus embrassante au fur et à mesure que se manifeste le développement en hauteur de la coquille, dont le pourtour devient finalement tranchant; en même temps le nombre des élé-

ments de la cloison augmente graduellement. Le règne des Géphyrocératidés a été de courte durée, car cette famille, devenue très rare dès le Famennien, n'est plus représentée, dans l'Anthracolithique inférieur, que par deux genres, dont l'un, *Prodromites*, est le plus ancien Ammonoïde à cloison de Cératite (fig. 38, S, T).

#### P. — LES POISSONS DES TEMPS PRIMAIRES.

Les Poissons paléozoïques appartiennent à cinq ordres différents : *Cyclostomes*, *Placodermes*, *Élasmobranches*, *Ganoïdes*, *Dipneustes*. Seuls parmi les Poissons actuels, les Téléostéens n'étaient donc point individualisés aux temps primaires.

Le type le plus archaïque des Vertébrés fossiles, *Palaeospondylus* du Grès rouge inférieur d'Écosse, rappelle les *Cyclostomes* : c'était un animal pisciforme de 5 à 15 millimètres, à vertèbres présentant des centres calcifiés ; il était dépourvu de mâchoires, d'arcs branchiaux, de côtes, d'arcs neuraux, de membres pairs, de ceintures et d'écailles.

Plus anciennement, les Poissons n'auraient été représentés que par un groupe disparu, les *Placodermes*, profondément différents des autres ordres. Remarquables par leur corps aplati, dont la forme rappelle celle des Trilobites et des Gigantotraccés, ils sont caractérisés par leurs yeux latéraux, leur large bouche ventrale, allongée en fente transversale et dépourvue de mâchoires et leur armature externe formée d'un revêtement de solides plaques dermiques, surtout développées sous la forme d'un bouclier céphalique : ce dernier caractère leur a valu les noms de *Poissons cuirassés*, *Placodermes* ou *Ostracodermes*. Dépourvus de nageoires latérales, ils atteignent leur maximum au Dévonien et disparaissent



avant le Carbonifère. Leurs divers genres peuvent être répartis en cinq sous-ordres : *Anaspidés*, *Hétérostracés*, *Ostéostracés*, *Antiarchés* et *Arthrodires*.

Les *Anaspidés* étaient de petits Poissons fusiformes qui n'avaient ni dents, ni ceintures, ni appareils de soutien des nageoires, ni ossifications du squelette interne. Leur type le plus archaïque, *Birkenia* du Silurien supérieur d'Écosse, était aveugle; sa tête, recouverte d'écaillés disposées suivant un ordre fort complexe, portait à l'arrière huit trous correspondant peut-être aux branchies.

Le corps des *Hétérostracés*, court et déprimé, était brusquement rétréci dans la région caudale. *Thelodus*, du Silurien supérieur et du Dévonien inférieur d'Écosse et de l'Amérique du Nord, avait le bouclier formé de denticules distincts, tandis que son contemporain, *Pteraspis*, qui étendait son aire de dispersion du Spitzberg, de la Petchora et de la Podolie au nord de la France, survivait en Amérique au Dévonien et possédait, sur la tête, une carapace continue d'écaillés losangiques.

Les *Ostéostracés*, dont le large bouclier céphalique semi-circulaire se prolongeait latéralement par deux protubérances aiguës rappelant les pointes génales des Trilobites, avait comme principaux représentants les genres *Thyestes*, répandu au Silurien supérieur de l'Écosse à l'Australie, et *Cephalaspis* du Dévonien de la Grande-Bretagne et du Canada.

Le bouclier céphalique des *Antiarchés*, qui précédait une grande carapace thoracique, portait comme nageoires une paire d'appendices mobiles en forme de palettes analogues à certaines pattes d'Arthropodes; ces caractères étaient bien accusés chez *Pterichthys* du Dévonien d'Écosse et d'Allemagne (fig. 28).

Les *Arthrodires* se séparent de tous les vrais Placo-

dermes par leur bouche pourvue de mâchoires aux dents coniques fusionnées à la base avec le tissu osseux et par leur bouclier céphalique articulé avec la carapace thoracique. *Cocosteus* du Dévonien de l'Écosse, de l'Europe centrale, de la Russie et de l'Amérique du

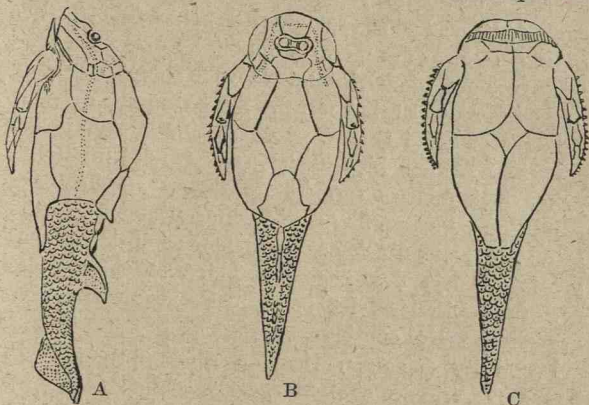


Fig. 28. — PTERICHTHYS MILLERI. — Dévonien d'Écosse. Long. : 0<sup>m</sup>,14; A, vue latérale; B, face dorsale; C, face ventrale (TRAQUAIR).

Nord, possédait une cuirasse finement chagrinée, localisée à la partie antérieure globuleuse d'un corps mesurant dans l'ensemble 0<sup>m</sup>,50. *Dinichthys* du Dévonien moyen de l'Eifel et du Dévonien supérieur de l'Amérique du Nord, qui atteignait trois mètres de long, était protégé par de fortes plaques osseuses polygonales articulées entre elles. *Titanichthys* du Dévonien supérieur de l'Ohio arrivait à avoir sept mètres. *Mylostoma* rencontré dans le Dévonien supérieur de l'Amérique du Nord rappelait par son corps aplati les Raies dont se rapprochait aussi *Cestracion* par ses dents broyeuses.

Les Placodermes disparaissent à l'Anthracolithique,

tandis que prospèrent les premiers *Élasmobranches*, les *Ichthyotomes* ou *Prosélaciens*, dont le squelette cartilagineux était rempli de corpuscules calcaires qui n'indiquaient que très imparfaitement la segmentation. Leurs nageoires continues rappelaient celles de Dipneustes, comme *Ceratodus* et de certains Sélaciens, tels que *Chlamydoselache* des mers du Japon. Le plus ancien des Ichthyotomes, *Cladoselache* du Dévonien supérieur et du Carbonifère des États-Unis, des îles Britanniques, de la Belgique et de la Russie, possédait une bouche terminale à dentition bien développée et des nageoires paires triangulaires formées de rayons cartilagineux parallèles. *Pleuracanthus* de l'Anthracolithique d'Angleterre, de France, d'Allemagne, de Bohême et de l'Illinois présentait déjà des nageoires paires spécialisées, les pectorales bisériées, les pelviennes unisériées, et une nageoire impaire continue.

Parmi les *Ganoïdes*, viennent prendre place, à la base de la série des *Crossoptérygiens*, les *Ostéolépidés* du Dévonien et du Carbonifère de l'Europe et de l'Amérique du Nord : *Holoptychius*, *Cœlacanthus*; ce dernier qui atteint jusqu'à 30 centimètres a une beaucoup plus grande extension géographique que les autres genres, puisqu'on le retrouve dans l'Afrique australe et à Madagascar; encore vivant au Trias, il précède dans les terrains secondaires d'Europe toute une série de types affines. Aujourd'hui les Crossoptérygiens sont réduits aux deux genres *Polypterus* et *Calamoichthys* du groupe des *Cladistidés* localisé dans les grands lacs et les cours d'eau africains des bassins du haut Nil, du Congo, du Tchad, du Niger et du Sénégal. *Holoptychius* avait des nageoires bisériées et des dents à surface masticatrice formée de plis d'émail rayonnants dans l'ivoire. *Cœlacanthus* était remarquable par le nombre des rayons dermiques de ses nageoires qui correspondait

à celui de leurs supports squelettiques, comme dans les Téléostéens.

Les *Euganoïdes* sont représentés au Paléozoïque par des *Chondrostéens*, tels que *Palæoniscus* et *Platysomus*. *Palæoniscus*, du Permien de l'Europe et de l'Afrique du Sud, constitue un type évolué d'une famille à large distribution stratigraphique et géographique, s'étendant du Dévonien à l'Oolithique dans l'Europe, l'Amérique du Nord, l'Argentine, l'Afrique du Sud et l'Australie : c'était un Poisson fusiforme, entièrement couvert d'écaillés et à nombreux rayons branchiostèges. Autour de *Platysomus* caractérisé par sa forme aplatie et ses écaillés rhombiques, se placent une série de genres répandus à l'Anthracolithique en Europe, dans l'Amérique du Nord, l'Afrique du Sud et Madagascar. Les représentants actuels des Chondrostéens sont, les uns complètement adaptés à la vie dans les eaux douces, *Polyodon* du Mississipi et des Grands lacs, *Psephurus* du Yang-tse et du Hoang-ho, les autres, *Accipenser* et *Scaphirhynchus*, groupant avec quelques espèces complètement fluviales, beaucoup de formes qui, si elles habitent les eaux marines en temps normal, remontent tout au moins les fleuves pour frayer.

Les *Dipneustes* comptent aussi au Primaire de nombreux genres : *Dipterus*, *Pheneropleura*, *Ctenodus* du Dévonien et de l'Anthracolithique de l'Europe et de l'Amérique du Nord, qui sont caractérisés par leur corps fusiforme et leurs plaques dentaires à larges collines radiées se terminant par des séries de petites pointes. Les genres actuels, *Neoceratodus* des rivières Burnett et Mary, dans le Queensland (Australie), *Protopterus* des fleuves de l'Afrique tropicale et *Lepidosiren* des Amazones peuvent être réunis en un groupe spécial, les *Cératodontes*. *Neoceratodus*, le plus archaïque des Dipneustes vivants, ne se différencie guère de *Cera-*

*todus* du Trias et du Rhétien de l'Europe, de l'Afrique du Sud et de l'Inde, du Jurassique de l'Amérique du Nord, de l'Europe, du Sahara, de l'Égypte, du Colorado et de l'Australie, du Crétacé supérieur du Montana et du Tertiaire le plus inférieur de Patagonie : le genre fossile ne se distingue de son descendant que par une ossification ; moins complète des plaques dermiques jugales et des arcs branchiaux.

#### Q. — LES STÉGOCÉPHALES.

**1. Caractères généraux des Stégocéphales.** — Les plus inférieurs en organisation des quadrupèdes terrestres fossiles ont été réunis par Cope sous le nom de *Stégocéphales*. Ce sont des Batraciens généralement salamandriformes, dont le crâne est complètement revêtu, comme par un toit, d'os dermiques rugueux, sculptés à la face supérieure. Leurs restes ont été trouvés dans le Carbonifère et le Permien de la plupart des régions du globe. Ce groupe a évolué relativement vite et ses derniers représentants, les *Labyrinthodontes*, s'éteignent dès la fin des temps triasiques.

Les Stégocéphales se distinguent par un certain nombre de caractères des Batraciens actuels. La constitution du crâne est plus primitive ; on y trouve des postfrontaux et des postorbitaires qui ne sont pas distincts chez les Amphibiens vivants. Le *trou pariétal*, qui est creusé à la face supérieure du crâne, sur la ligne médiane, entre les deux pariétaux, est ici toujours nettement visible, comme chez certains Reptiles archaïques. Les dents, qui peuvent être simplement coniques et creuses, présentent fréquemment, en coupe transversale, des plis d'émail, quelquefois rayonnant autour du centre, rarement très sinueux (*Labyrinthodontes*). Le revêtement écailleux de ces animaux,

qui contraste avec la peau nue des Amphibiens actuels, comprend souvent une armure ventrale et parfois un revêtement dorsal. La ceinture scapulaire est constituée par une pièce médiane impaire et par trois pièces paires dont l'ensemble forme un puissant appareil de protection.

Les caractères qui permettent de ranger les Stégocéphales parmi les Batraciens consistent dans : 1<sup>o</sup> la présence chez les larves d'arcs branchiaux; 2<sup>o</sup> le peu de longueur des côtes qui n'encerclent pas le thorax et ne s'unissent jamais à un sternum; 3<sup>o</sup> l'existence de deux condyles occipitaux; 4<sup>o</sup> le développement de canaux muqueux creusés dans les os de la voûte crânienne.

**2. Classification des Stégocéphales.** — La classification des Stégocéphales, et d'une façon plus générale, celle des Amphibiens, a été basée sur les caractères de la colonne vertébrale. On peut distinguer, en s'appuyant sur les recherches de H. Gadow et de O. Abel, les *Rachitomes*, les *Stéréospondyles*, les *Embolo-mères*, les *Pseudocentrophores*, les *Notocentrophores* et les *Gastrocentrophores*. Tous ces ordres ont des représentants parmi les Stégocéphales, sauf les Notocentrophores, qui comprennent seulement les Anoures. Les Urodèles, dont le genre le plus ancien, *Lysorophus*, a été observé dans le Permien du Texas, se classent parmi les Pseudocentrophores, tandis que les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères seraient des Gastrocentrophores, si l'on étendait ce mode de division à tous les Vertébrés terrestres.

Lorsque l'on étudie le développement des arcs vertébraux, on constate que les *arcs supérieurs ou dorsaux* se forment aux dépens des parois du canal rachidien, tandis que les *arcs inférieurs ou ventraux* proviennent de la périphérie du canal hémal. Chacun d'eux se décom-

pose, par métamère, en deux paires de *pièces arcuales*. Dans la nomenclature de H. Gadow, on a ainsi : 1° une

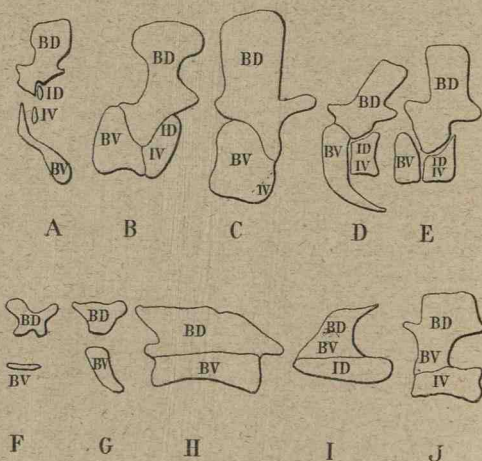


Fig. 29. — VERTÈBRES DE BATRACIENS (Schémas : sect. long.). — A, B, Rachitomes (*Archegosaurus Decheni*, Permien inf. de Saarbrück) : A, vertèbre caudale; B, vertèbre dorsale. C, Stéréospondyles (*Loxomma Allmanni*, Houiller de Northumberland), vertèbre dorsale. D, E, Embolomères (*Cricotus heterochiles*, Permien du Texas) : D, vertèbre caudale; E, vertèbre dorsale. F, Pseudocentrophores Phyllospondyles (*Protriton amblystomus* du Permien de Dresde), vertèbre dorsale. G, Pseudocentrophores Urodèles, vertèbre caudale. H, Pseudocentrophores Leptospondyles (*Diplocaulus magnicornis* du Permien du Texas), vertèbre dorsale. I, Notocentrophores (*Rana*), vertèbre dorsale. J, Gastrocentrophores (*Microbrachis pelicani* du Carbonifère supérieur de Bohême), vertèbre lombaire. BD, basidorsale; ID, interdorsale; IV, interventrale; BV, basiventrals.

paire de *basidorsales*, qui reposent largement sur la notochorde; 2° une paire d'*interdorsales*, moins largement en rapport avec la notochorde et alternant avec

les précédentes; 3° une paire de *basiventrals*, opposées aux basidorsales et portant des appendices latéraux (côtes) et inférieurs (apophyses hémales); 4° une paire d'*interventrals*, placées entre les basiventrals.

Chez les *Rachitomes*, comme *Archegosaurus* (*type notocentrique*), on trouve une disposition très archaïque dans les vertèbres de la queue, qui comprennent : les basiventrals formant une seule pièce en croissant, l'*hypocentre* ou l'*intercentre* autour de la concavité de la notochorde; les *interventrals* représentées par une paire de petits osselets, les *hypocentres pleuraux*, placés sous les interdorsales, celles-ci constituant, sur les côtés de la notochorde et derrière l'arc neural, une paire de pièces, les *pleurocentres* ou simplement les *centra*; enfin les basidorsales qui font partie de l'arc neural et restent séparées chez la larve (fig. 29, A). Les vertèbres du tronc se distinguent par la fusion des *interventrals* dans les interdorsales (fig. 29, B). Le long du rachis la notochorde reste continue et persistante.

Dans les *Stéréospondyles*, comme *Loxomma*, les interdorsales ne prennent plus part à la formation du corps vertébral; les *interventrals* devenues plus ou moins rudimentaires sont incorporées aux basiventrals, qui, avec les basidorsales, constituent une seule pièce, complètement ossifiée, où la perforation correspondant à la notochorde a souvent même disparu (fig. 29, C).

Les *Embolomères* étaient réunis par Credner aux *Rachitomes*, dans le sous-ordre des *Temnospondyles*, en raison de la continuité et de la persistance de la notochorde. Leurs vertèbres, chez *Cricetus* par exemple, sont de forme annulaire et composées de deux disques accolés l'un derrière l'autre, résultant, le premier, de la soudure dorsale des basiventrals, le second, de la fusion, à la fois dorsale et ventrale, des interdorsales



unies aux interventrales; l'ensemble est surmonté par les basidorsales (fig. 29, D, E).

Les *Pseudocentrophores* groupent avec les *Phyllospondyles* et les *Leptospondyles* de Credner, les *Urodèles* actuels (*type pseudocentrique*). Chez ces différents Batraciens, le corps des vertèbres est formé simplement par les basiventrales et les basidorsales; les interdorsales et les interventrales ne prennent plus aucune part à sa constitution et donnent simplement le cartilage intervertébral (fig. 29, F, G, H).

Les *Phyllospondyles* ont la notochorde simplement entourée d'une gaine, où s'individualisent de petits os minces comme des feuilles, tandis que dans les *Leptospondyles* le corps des vertèbres prend la forme d'un étui osseux cylindrique.

Chez les *Anoures* (*type notocentrique*) les interventrales disparaissent devant le développement prépondérant des interdorsales, tandis que les basidorsales et les basiventrales s'unissent en une seule masse pour former la moitié supérieure de la vertèbre; la moitié inférieure est alors constituée uniquement par les interdorsales; l'ensemble finit par se fusionner en une seule pièce (fig. 29, I).

Enfin dans quelques Stégocéphales, les *Gastrocentrophores*, qui correspondent aux anciens *Microsauriens* (*Hylonomus, Microbrachis*), comme dans les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères (*type gastrocentrique*), la notochorde, très réduite par rapport aux corps vertébraux, est entourée par : 1° les basidorsales, qui forment l'arc neural; 2° les basiventrales qui constituent un demi-cercle ou un disque joignant les bases des arcs neuraux et portant les côtes; 3° les interventrales qui donnent le centre et reparaissent à droite et à gauche de la ligne médiane derrière les autres pièces (fig. 29, J).

a) *Les Rachitomes*. — Le type du sous-ordre des

*Rachitomes*, *Archegosaurus*, qui possédait encore dans le jeune âge des arcs branchiaux pourvus de denticules, atteignait une longueur de 1<sup>m</sup>,50. L'ossification de son squelette, demeurée très imparfaite, affectait d'abord les arcs supérieurs des vertèbres formés de deux petites pièces qui se réunissaient tardivement, puis elle envahissait les autres parties du corps vertébral. La face inférieure du tronc, d'abord nue, se couvrait ensuite d'écaillés, comme le reste de l'épiderme. La description de ce genre a été fondée sur 270 exemplaires trouvés dans le Permien inférieur de Saarbrück.

Les *Rachitomes* étaient largement répandus sur le globe : des genres voisins les uns des autres se trouvaient au Permien dans le Sud des États-Unis, l'Europe, l'Inde, l'Afrique méridionale et l'Australie : dans l'hémisphère Sud, ces Stégocéphales semblent avoir vécu jusqu'au Trias inférieur.

b) *Les Stéréospondyles*. — La structure des dents chez les *Stéréospondyles* arrive à être très compliquée : les côtes, rayonnant de l'intérieur de la cavité pulpaire, s'allongent et se replient en lames méandriques. Les pièces de la partie postérieure du crâne s'ossifient et se soudent complètement.

*Loxomma* du Carbonifère inférieur d'Écosse et du Carbonifère supérieur de Bohême a de grandes orbites rétrécies en avant et irrégulièrement ovales. *Mastodonsaurus*, dont *Labyrinthodon* ne diffère guère, a été trouvé dans le Trias de l'Allemagne du Sud et peut-être de l'Inde. C'est le plus grand Batracien connu ; son crâne, qui mesure un mètre de longueur, est profondément sculpté et fortement ossifié en arrière, tout comme les condyles occipitaux, qui demeurent très saillants ; les plissements de ses dents atteignent une extrême complication.

Parmi les Stéréospondyles se trouvent des types

du Permien inférieur, les uns de la Grande-Bretagne, les autres de la Nouvelle-Écosse, de l'Ohio et du Kansas, puis des types triasiques, représentés par des formes souvent voisines, parfois même identiques, au Spitzberg, dans l'Europe occidentale et centrale, dans l'Ouest et le Centre des États-Unis, l'Afrique du Sud, l'Australie et l'Inde.

c) *Les Embolomères.* — Les *Embolomères* ne comptent que les genres *Cricotus* et *Diplovertebron*, tous deux d'âge permien, l'un localisé dans les États-Unis méridionaux, l'autre en Bohême : le corps du premier, qui mesurait trois mètres de long, était supporté par des membres courts et massifs.

d) *Les Pseudocentrophores.* — Les *Pseudocentrophores* se divisent en *Phyllospondyles* et *Leptospondyles*. Les *Phyllospondyles* ou *Protritonides*, par leur forme générale, rappellent les Salamandres et les Tritons. C'étaient des animaux de petite taille mesurant 0<sup>m</sup>,15 à 0<sup>m</sup>,20; leurs dents étaient simples et coniques et leurs formes larvaires encore munies d'arcs branchiaux.

*Protriton* ou *Branchiosaurus* du Stéphanien et du Permien inférieur d'Autun et de Dresde offre un développement larvaire qui a pu être suivi sur plus de 1000 individus, depuis des larves de 15 millimètres pourvues de branchies, jusqu'à un stade à respiration pulmonaire aérienne mesurant 120 millimètres. Ces Amphibiens montrent une morphologie externe d'Urodèle; mais ils ressemblent aux Anoures par la disposition des os de la face inférieure du crâne. Les plus petites larves connues ont un crâne ossifié et présentent déjà la forme typique des quadrupèdes avec un humérus, un radius, un cubitus, un fémur, un tibia, un péroné; de très bonne heure les métacarpiens, les métatarsiens et les phalanges sont ossifiés. Le carpe et le tarse sont

cartilagineux et resteront à cet état pendant tout le développement. Les vertèbres sont mal ossifiées.

Les *Protritonidés* existent déjà dans le Carbonifère supérieur des États-Unis et de l'Europe où ils se sont maintenus au Permien inférieur. Leur large aire géographique, qui s'étend aussi à l'Inde, à Madagascar et à l'Afrique australe, implique des communications continentales faciles entre ces différentes régions. L'analogie de faunes de contrées éloignées témoigne alors de conditions de milieu assez uniformes et de migrations relativement aisées, car la dispersion d'animaux aussi lents que *Protriton*, strictement adaptés à la vie bien spéciale du bord des marécages, ne dût se réaliser que difficilement.

Malgré leurs caractères archaïques, ces animaux sont déjà manifestement adaptés à la marche; quoiqu'ils vivent encore pour la plupart dans l'eau ou sur le bord des marais et qu'ils aient toujours une longue queue pour nager, ils possèdent cependant des membres, courts et mal ossifiés il est vrai, mais néanmoins conformés comme ceux de tous les animaux terrestres plus évolués: un os pour le bras ou la cuisse, deux os pour l'avant-bras ou la jambe, des os assez longs pour le métacarpe ou le métatarse, des phalanges petites et peu nombreuses. Ils sont déjà assez différenciés puisqu'ils ne sont plus pentadactyles en avant et en arrière, mais possèdent seulement quatre doigts à la patte antérieure. Ces Stégocéphales étaient déjà certainement très éloignés des premiers quadrupèdes terrestres qui existèrent sans doute au Dévonien.

Les *Leptospondyles* comprennent notamment les genres: *Ceraterpeton*, *Diplocaulus*, *Dolichosoma*, *Ophiderpeton*.

*Ceraterpeton* du Carbonifère supérieur de la Grande-Bretagne avait l'aspect d'une Salamandre, mesurant environ 0<sup>m</sup>,30 de longueur et ayant sur la partie posté-

rieure de la tête deux cornes osseuses pointues et mobiles dirigées en arrière. Le corps de *Diplocaulus* du Permien de l'Amérique du Nord et des genres voisins de l'Europe occidentale était allongé comme celui d'une larve de Grenouille et soutenu par de fortes côtes à deux têtes, dont la plus interne était ossifiée. *Dolichosoma* était remarquable par son corps long de un mètre semblable à celui d'un Serpent, dépourvu de membres et de ceintures et soutenu par un rachis de 150 vertèbres et par des côtes rudimentaires; les os du crâne ne se rejoignaient pas tous à la face supérieure et laissaient de chaque côté une large fente; les dents simples étaient creusées d'une grande cavité. On a indiqué ce genre du Carbonifère et du Permien inférieur d'Irlande et de Bohême. *Ophiderpeton*, de la même provenance, comptait déjà 100 vertèbres, bien que sa longueur fut seulement de 40 à 60 centimètres.

Les nombreux genres de Leptospondyles répandus du Carbonifère supérieur au Permien inférieur sont communs à l'Europe occidentale et centrale, à l'Est et au Centre de l'Amérique du Nord.

e) *Les Gastrocentrophores*. — Les *Gastrocentrophores* ou *Microsauriens* sont des Stégocéphales de petite taille, présentant l'aspect de Salamandres à queue courte, à écailles dermiques dorsales et ventrales et à bassin en grande partie cartilagineux. Par leurs pattes à cinq doigts, leurs iliaques articulés avec deux vertèbres, leur notochorde rudimentaire quoique persistante sur toute sa longueur et étranglée au niveau de corps vertébraux complètement ossifiés, ils rappellent les Théromorphes. C'est surtout des Cotylosauriens *Sauravus* et *Eosaurus*, que se rapprochent les quatre genres de Microsauriens, *Hylonomus* et *Microbrachis* du Permien d'Europe, *Limnerpeton* et *Amphibamus* du même terrain de l'Amérique du Nord.

## R. — LES REPTILES DES TEMPS PRIMAIRES.

α. *Caractères généraux et classification des Reptiles.*

Les Reptiles fossiles présentent une extrême richesse de formes, d'ailleurs très différentes entre elles par leur degré d'évolution et par leur adaptation aux genres de vie les plus variés, marche, natation, saut, vol, reptation, qui ont entraîné des modifications corrélatives profondes de leur morphologie externe et de leur constitution squelettique. Ces êtres occupent parmi les Vertébrés une position centrale. Dérivés vraisemblablement de formes plus ou moins affines des Stégocéphales, ils sont apparentés sans doute aux types ancestraux des Oiseaux et aussi des Mammifères.

La colonne vertébrale des Reptiles se divise en régions cervicale, thoracique, sacrée et caudale, dont la séparation devient difficile lorsque les membres entrent en régression. Les vertèbres sont complètement ossifiées, bien que la notochorde persiste au centre, dans les groupes les plus archaïques, Théromorphes et Rhynchocéphales; leur forme varie considérablement, même dans un ordre déterminé. Elles sont amphicéliques, platycéliques, procéliques ou opisthocéliques. Le type *amphicélique*, qui est le plus ancien, se rencontre chez les Théromorphes, les Rhynchocéphales et les Ichthyosauriens : il résulte de la soudure en un corps vertébral unique, encore, il est vrai, perforé par la corde dorsale, de deux pièces symétriques. La fermeture de la perforation entraîne le développement, soit de surfaces planes, articulaires, en avant et en arrière (vertèbres *platycéliques*), soit d'une surface antérieure bombée (vertèbre *procélique*), soit d'une surface bombée postérieure (vertèbre *opisthocélique*).

Les deux premières vertèbres sont toujours différentes : l'atlas a, comme chez les Mammifères, la forme d'un anneau; l'axis porte une apophyse odontoïde correspondant à la région centrale de l'atlas qui s'est détachée de cette vertèbre pour se souder à l'axis. Le sacrum est formé en général par la coalescence de deux vertèbres. Les premières vertèbres caudales ont des arcs hémaux complets, les suivantes, des arcs hémaux ouverts.

Le crâne des Reptiles inférieurs diffère de celui des Stégocéphales par son ossification plus complète et par la réduction qu'y subissent les os de membrane; l'écartement de plusieurs d'entre eux détermine la formation, dans le squelette, de vides qui ont reçu le nom de *fosses temporales* : l'encéphale reste protégé par la capsule cartilagineuse dont l'ossification tend à se généraliser.

*Tous les Reptiles n'ont qu'un seul condyle occipital*, contrairement aux Batraciens qui en possèdent deux. Ce condyle est formé par l'accolement de deux saillies portées par les basioccipitaux et les exoccipitaux complètement ossifiés et soudés entre eux; au contraire, les condyles des Batraciens sont situés sur les supraoccipitaux. A la base du crâne, le parasphénoïde des Batraciens, qui est un os de membrane, est remplacé, chez les Reptiles, par le basisphénoïde, qui est un os de la capsule cartilagineuse : l'un comme l'autre sont impairs et médians.

La *ceinture scapulaire*, dans certains ordres archaïques, Rhynchocéphales, Ichthyosauriens, diffère peu de celle des Stégocéphales : elle comprend, en avant, une étroite *clavicule* et un *coracoïde* aplati, en arrière, un *scapulum* allongé; la clavicule est en relation avec un *épisternum* médian en forme de T. Le membre supérieur s'articule dans une cavité à la soudure du coracoïde et du scapulum. Un *précoracoïde* distinct existe chez les Théromorphes, où il est uni au coracoïde et au

scapulum par des sutures. Cet os fait corps seulement avec le scapulum chez les Chéloniens ou avec le coracoïde chez les Pythonomorphes, les Lacertiliens et les Ophiidiens. Le *sternum* tend à s'ossifier tandis que l'*épisternum* entre en régression. La clavicule fait défaut chez les Sauroptérygiens, les Crocodiliens et les Ptérosaouriens.

La *ceinture pelvienne* affecte aussi la même disposition archaïque chez les Batraciens et chez les Reptiles : chaque moitié se compose de trois os dont la réunion constitue la cavité cotyloïde où s'articule le fémur; l'*iléon* est ordinairement dirigé en arrière et adapté aux apophyses transverses du sacrum; en avant se trouve l'*ischion* et en bas le *pubis*.

La forme la plus simple du membre s'observe chez les Rhynchocéphales qui possèdent cinq doigts aux membres antérieurs comme aux membres postérieurs. L'humérus n'offre de condyles articulaires saillants que dans des types très archaïques, Anomodontes et Rhynchocéphales; il présente toujours au moins un trou pour le passage de l'artère fémorale : les Cynodontes, comme les Mammifères inférieurs, ont ce foramen situé en face du cubitus; chez les autres Reptiles, le vide fait face, au contraire, au radius; toutefois les Rhynchocéphales possèdent conjointement deux foramens faisant face au cubitus et au radius. Le carpe comprend deux *os centraux* et chaque métacarpien s'articule à un carpien distinct. Le *tarse* n'a un central individualisé que dans les Théromorphes, les Rhynchocéphales et les Ichthyosauriens; les os de la première rangée sont réduits à une *astragale* et un *calcanéum*, dans les types élevés de Reptiles, comme chez les Mammifères.

Les variations des membres des Reptiles sont déterminées par : 1° la diminution du nombre des doigts



du membre postérieur (quatre chez les Crocodiliens, trois dans *Iguanodon*); 2<sup>o</sup> la réduction de toutes les parties du membre dans les Reptiles adaptés à la reptation, entraînant même la disparition complète des ceintures chez les Ophidiens; 3<sup>o</sup> l'adaptation, soit à la natation chez les Ichthyosauriens et les Sauroptérygiens, par transformation des membres en palettes natatoires et raccourcissement des os rendus incapables de mouvements latéraux individuels par leur ajustement bout à bout en une lame continue et flexible; soit au vol chez les Ptérosauriens, par allongement des os, spécialement des phalanges du cinquième doigt de devant sur lequel s'insère la membrane alaire.

Les dents des Reptiles sont en général toutes semblables, coniques, sans alvéoles : tantôt elles forment une seule rangée sur les mâchoires, tantôt elles se trouvent également sur les palatins et les ptérygoïdes. Dans le premier cas, elles sont *acrodontes*, si elles s'unissent sur la crête de la mâchoire, ou *pleurodotes*, si elles sont disposées sur son côté interne. Chez les Ichthyosauriens, elles sont logées dans un sillon longitudinal; les Crocodiliens, les Dinosauriens et les Ptérosauriens ont, au contraire, leurs dents insérées séparément dans des alvéoles et dites alors *thécodontes*; seuls les Cynodontes présentent des dents de plusieurs sortes comme les Mammifères; enfin chez les Chéloniens, qui ne possèdent pas de dents, la mandibule et la mâchoire sont recouvertes d'un *bec* corné, comparable à celui des Oiseaux.

Les Reptiles primaires appartiennent seulement à deux ordres : les Théromorphes et les Rhynchocéphales. Les premiers sont des *Synapsidés* à fosses temporales simples, comme les Mammifères, les seconds des *Diapsidés* à fosses temporales doubles, comme les Oiseaux.

### β. *Les Théromorphes.*

#### 1. Caractères généraux des Théromorphes. —

Les *Théromorphes* ou *Théromores* sont des quadrupèdes carnassiers, à dents dissemblables, implantées dans des alvéoles, parfois réduites à deux, ou même faisant tout à fait défaut. Ces Reptiles ont un crâne avec trou pariétal, arc temporal unique et os carré solidement fixé; leurs vertèbres sont amphicéliques; leurs côtes possèdent deux têtes; leurs membres, qui permettaient au corps de rester assez élevé au-dessus du sol, étaient spécialement adaptés à la marche avec un ischion et un pubis soudés, un humérus percé d'un foramen épicondylaire et un tarse pourvu d'un os central.

Le groupe comprend à la fois les Reptiles les plus archaïques, les *Cotylosauriens*, apparentés sans doute aux *Stégocéphales*, et les *Dicynodontes*, qui sont déjà voisins des Mammifères, en particulier des *Monotrèmes*: leur ensemble forme un ordre à caractère éminemment synthétique. On les a signalés du Carbonifère supérieur, du Permien et du Trias de l'Amérique du Nord, de l'Afrique du Sud et de l'Europe.

#### 2. Classification des Théromorphes. —

L'ordre des Théromorphes est formé de nombreux sous-ordres dont les principaux sont les *Cotylosauriens*, les *Pélycosauriens*, les *Cynodontes* ou *Thériodontes* et les *Anodontes* ou *Dicynodontes*.

a) *Les Cotylosauriens.* — Les *Cotylosauriens* qui sont dépourvus de fosses temporales, ont une notochorde persistante; on les divise en *Sauraviens*, *Paréiasauriens* et *Diadectasauriens*.

Les *Sauraviens* empruntent leur nom au plus ancien Reptile bien décrit, *Sauravus Costei* du Stéphanien de Blanzv et du Permien inférieur d'Autun (Saône-

et-Loire) : c'était un petit animal lacertiforme de 30 centimètres de longueur, possédant au moins 27 vertèbres, à épisternum en forme de T et dont le ventre était recouvert d'écaillés. On en a rapproché *Eosauravus* du Carbonifère de l'Ohio et du Permien du Texas, et *Pappasaurus* du Dinantien d'Écosse, encore très mal connu.

Les *Paréiasauriens* ont, comme les Stégocéphales, le crâne pourvu d'une voûte osseuse complète dont les os sont profondément sculptés et présentent des canaux muqueux; les dents coniques toutes semblables, sont parfois logées dans des alvéoles; le bassin s'articule avec seulement la première des vertèbres sacrées. Le type du groupe, *Pareiasaurus*, de la formation de Karoo (Permien de l'Afrique australe) est un animal lourd et massif, porté sur quatre pattes robustes, haut de un mètre environ et long de trois. Ses dents maxillaires, aplaties latéralement, dentelées sur leurs bords et souvent usées à leur sommet, indiquent un régime herbivore, dont témoignent aussi des dents palatines et vomériennes, petites et alignées en séries. L'omoplate possède une épine, caractère qui se retrouve chez les Mammifères. Les pattes sont plantigrades et munies de cinq doigts.

On compte chez les Paréiasauriens cinq familles du Permien inférieur du Sud des États-Unis et une du Permien supérieur de l'Afrique méridionale, du Nord de la Russie et de l'Écosse : tandis que le *Paréiasauridé* de Russie est identique à l'un de ceux de l'Afrique du Sud (fig. 30), celui d'Écosse se rattache à un genre différent.

Sous le nom de *Diadéctosauriens*, on groupe des Cotylosauriens à voûte crânienne présentant un trou auditif : les *Diadéctidés* du Permien inférieur de la Pensylvanie, du Texas et du Nouveau Mexique comme

*Diasparactus*, et les *Procolophonidés* du Permien supérieur de l'Écosse, de l'Allemagne méridionale, du Permien inférieur et du Trias moyen de l'Afrique du Sud. Aucun genre ne paraît commun à ces trois contrées.

Ainsi les *Cotylosauriens* réunissent des familles propres aux États-Unis et d'autres communes à l'Europe et à l'Afrique du Sud : les données biogéographiques fournies par ces Reptiles diffèrent donc quelque peu



Fig. 30. — *PARIASAURUS BAINI*. — Permien supérieur de l'Afrique australe. Long. : 2<sup>m</sup>,40 (SEELEY).

de celles présentées par les *Stégocéphales*. Les *Théromorphes anthracolithiques* offrent des localisations plus étroites que les *Batraciens*.

b) *Les Pélycosauriens*. — Les *Pélycosauriens* sont remarquables par leurs apophyses épineuses, qui peuvent dépasser dix fois le diamètre du corps vertébral et présenter même des expansions perpendiculaires à leur plan principal. Ce sous-ordre groupe trois familles, les *Poliosauridés*, les *Caséidés* et les *Clépsydropsidés*.

Les *Poliosauridés* n'ont pas encore d'apophyses épineuses développées et rappellent plus ou moins par leur port les *Varans* actuels, comme l'indique le nom de l'un d'eux, *Varanosaurus*. On les a observés dans le Permien inférieur du centre des États-Unis et de l'Europe occidentale; mais aucun de leurs genres

n'est commun à l'Amérique et à l'Europe. Le plus grand d'entre eux, *Theropleura*, pouvait atteindre 5 mètres de longueur (fig. 31, A).

Les *Caséidés* qui avaient des apophyses épineuses assez peu développées sont propres au Permien du Texas, tandis que les *Clépsydripidés* qui en possédaient de fort longues pouvant atteindre jusqu'à 60 centimètres de hauteur, ont été signalés du Permien inférieur de l'Ouest et du Centre de l'Amérique du Nord : un genre américain, *Naosaurus*, a été indiqué aussi de l'Europe centrale (fig. 31, B et C).

c) *Les Cynodontes*. — Les *Cynodontes* ou *Thériodontes* proviennent tous du Trias de l'Afrique du Sud. Leur crâne ne constitue pas une voûte complète et leurs dents, qui sont situées dans des alvéoles, se différencient en incisives, canines et molaires, comme chez les Mammifères.

Le type le mieux étudié du sous-ordre des Cynodontes, *Cynognathus* du Trias sud-africain, était un animal de grande taille, présentant l'aspect d'un carnassier redoutable. De chaque côté des mâchoires, il était armé de quatre incisives, d'une longue canine saillante et de neuf molaires; malgré leur spécialisation ces dents n'en gardaient pas moins un caractère reptilien : elles n'avaient qu'une seule racine et les couronnes des molaires ne portaient qu'une pointe; non soumises au remplacement, elles n'étaient à proprement parler que des pseudo-incisives, des pseudo-canines et des pseudo-molaires. L'omoplate était munie d'une crête et le condyle occipital, d'abord réniforme et à concavité dorsale, se transformait en deux condyles latéraux distincts, comme chez les Mammifères, par disparition de sa partie médiane dérivée du basioccipital.

d) *Les Anomodontes*. — Le crâne des *Anomodontes* ou *Dicynodontes* comporte une fosse temporale supé-

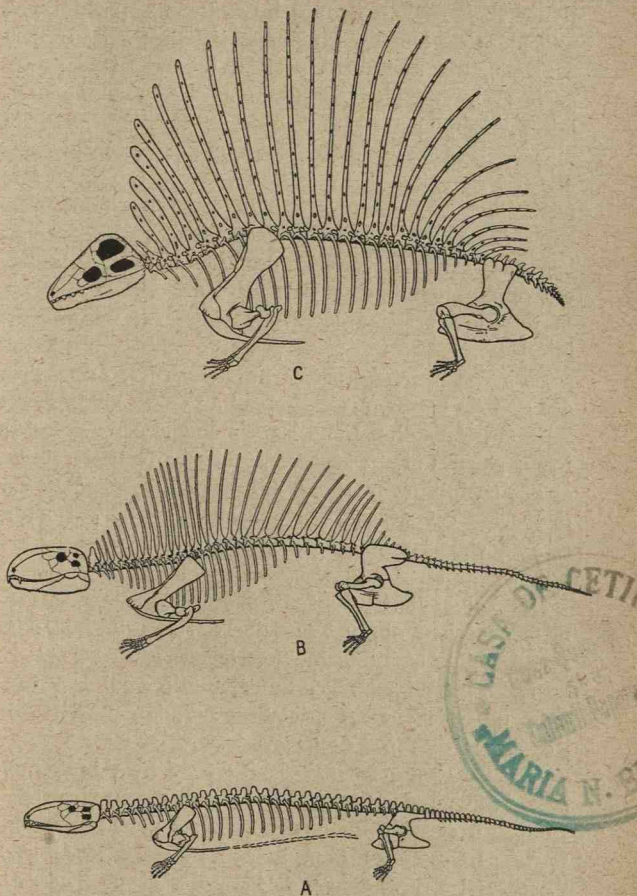


Fig. 31. — SQUELETTES DE PÉLYCOSAURIENS du Permien du Texas. — A, *Theropleura retroversa*; B, *Clepsydrops natalis*; C, *Naosaurus cruciger* (CASE).

rieure et un seul arc temporal. Les dents sont réduites à une paire de longues canines supérieures à croissance continue, qui manquent parfois; un bec corné protégeait vraisemblablement les bords édentés des maxillaires supérieurs et inférieurs. Ces Théromorphes, les plus évolués du groupe, possèdent des vertèbres complètement ossifiées. La forme générale de leur tête fait songer à celle d'un Chélonien. Le scapulum, le coracoïde et l'humérus extrêmement élargis rappellent beaucoup les os homologues des Monotrèmes; le bassin, qui diffère complètement de celui des autres Reptiles se retrouve presque identique chez les Mammifères inférieurs.

Le genre le mieux connu du sous-ordre, *Dicynodon*, des grès de Karoo, est un animal au crâne solide ayant les dimensions d'un Lion. Le triple condyle occipital se forme par des pièces séparées, dérivées du basioccipital et des occipitaux latéraux. L'insertion des iliaques sur le sacrum est située en avant de la cavité cotyloïde, comme chez les Mammifères, contrairement à ce qui a lieu pour les Reptiles.

Les Anomodontes sont surtout des Reptiles du Permien supérieur et du Trias de l'Afrique du Sud : un genre semble commun au Permien de cette contrée et du Laos, un autre au Trias du Cap et à celui de l'Inde, enfin un troisième est spécial au Permien supérieur de l'Écosse et du Nord de la Russie.

Les Théromorphes américains sont bien individualisés, tandis que la faune africaine, beaucoup plus riche, compte à côté de nombreux groupes particuliers, des types communs au Cap, à la Russie du Nord et à l'Écosse; les rares genres de l'Europe centrale et occidentale offrent des affinités, les uns, avec la faune américaine, les autres avec la faune africaine. L'ensemble du groupe rappelle à la fois les Amphibiens, les Rep-

tiles et les Mammifères : 1<sup>o</sup> les caractères d'Amphi-  
biens s'accusent dans le crâne des Paréiasauriens qui  
est comparable à celui des Stégocéphales; 2<sup>o</sup> les Théromorphes sont des Reptiles par leur os carré, seul support  
de la mandibule, leur trou pariétal, la présence de pré-  
frontaux et de postfrontaux, d'un supratemporal, d'un  
quadratojugal et quelquefois d'un postorbital, enfin par  
leur mandibule composée de plusieurs pièces; 3<sup>o</sup> ils sont  
analogues aux Mammifères, par leur dentition, leur arc  
zygomatique unique, leur omoplate pourvue d'une  
épine et parfois leur double condyle occipital.

Ceux de ces Reptiles qui sont actuellement connus  
ne sauraient être envisagés comme les ancêtres des  
Mammifères dont ils ont d'ailleurs été un moment les  
contemporains; il faudrait remonter sans doute à des  
Théromorphes plus anciens pour trouver la forme origi-  
nelle des Vertébrés supérieurs.

### γ. *Les Rhynchocéphales,*

a) *Caractères généraux et classification des Rhynchocéphales.* — Les *Rhynchocéphales* présentent un crâne avec deux arcs temporaux et deux fosses temporales, des vertèbres amphi-céliques, des côtes à une seule tête; leurs intermaxillaires au lieu d'être soudés étaient réunis par un ligament : ce sont des Reptiles archaïques adaptés à la marche. Ils se divisent en deux sous-ordres, les Protorosauriens et les Rhynchosauriens.

b) *Les Protorosauriens.* — Les *Protorosauriens* sont caractérisés par un épisternum rhombique en avant, longuement pédonculé en arrière et des côtes ventrales formées de petits osselets comparables à une armure de Stégocéphales, qui se serait enfoncée sous le derme; leurs dents s'enchâssent dans des alvéoles ou se soudent



simplement aux maxillaires par la base. Ces Reptiles lacertiformes ont été signalés du Permien de l'Europe occidentale et centrale, ainsi que du Texas.

*Palæohatteria*, qui mesure environ 40 centimètres de long, est un Protorosaurien trouvé dans les couches de passage du Permien inférieur au Permien moyen de Dresde : son port général rappelle assez celui de *Hatteria* actuel. *Protorosaurus*, type du groupe, qui atteint 1<sup>m</sup>,50 de longueur, a les pattes antérieures plus courtes que les postérieures : il se rapproche à la fois des Théro-morphes, des Crocodiliens (Parasuchiens) et des Dino-sauriens. On l'a indiqué du Permien supérieur d'Angle-terre et de Thuringe.

c) *Les Rhynchosauriens*. — Les *Rhynchosauriens* qui ont tous des dents acrodontes, c'est-à-dire soudées à l'os par leur base, sont en bonne partie des Reptiles mésozoïques ; ils comptent comme principales familles, les Rhynchosauridés et les Sphénodontidés.

Les *Rhynchosauridés* possèdent une mâchoire supérieure à extrémité recourbée en dessous et dépourvue de dents ; leur mandibule forme une fourche dont les terminaisons viennent s'insérer dans des fossettes des maxillaires. Ils ont pour type *Rhynchosaurus*, connu du Trias de la Grande-Bretagne, de l'Inde et de l'Afrique méridionale : un de leurs genres est commun à l'Inde et à l'Écosse.

Chez les *Sphénodontidés*, les vertèbres amphicéliques offrent encore des restes de la notochorde ; les pré-maxillaires, maxillaires, palatins et mandibulaires portent tous des dents. Le mieux connu de ces Reptiles, *Homæosaurus* du Tithonique de l'Europe centrale, est un animal lacertiforme de 15 à 20 centimètres de long, tout à fait ressemblant à l'unique espèce du genre actuel *Hatteria* ou *Sphenodon*, remarquable elle-même par ses nombreux caractères archaïques : vertèbres

amphicéliques, cartilage persistant dans la ceinture scapulaire, œil pinéal (appareil thermo-esthétique) directement innervé par le cerveau; étroitement localisée dans quelques îlots de la baie de Plenty (Nouvelle-Zélande), elle a dû être protégée par une loi spéciale. Les *Sphénodontidés* ont été signalés du Trias de l'Écosse, de l'Allemagne et de l'Afrique du Sud, du Jurassique supérieur de l'Angleterre, de la France et de l'Allemagne, enfin, à l'époque actuelle, de la région néo-zélandaise : des genres différents se rencontrent dans chacune de ces contrées.

Les caractères des Rynhocéphales n'impriment pas à cet ordre une physionomie de Reptile aussi synthétique que celle offerte par les Théromorphes; ils témoignent cependant d'affinités simultanées avec les Stégocéphales, les Théromorphes, les Thalattosauriens, les Crocodiliens et les Dinosauriens. La localisation géographique dans le passé des divers groupes de Rynhocéphales est bien moins accusée que celle reconnue chez les Théromorphes. Leur habitat actuel, confiné à une petite partie du territoire de la Nouvelle-Zélande, n'en cadre pas moins pourtant avec leur cachet très archaïque.

### III. LA SUCCESSION DES FLORES ET DES FAUNES DES TEMPS PRIMAIRES

1. Les plus anciennes traces d'organismes reconnues dans l'écorce terrestre. — Pendant longtemps on a considéré comme des restes d'organismes fossiles datant de l'époque archéenne des masses noduleuses formées d'alternances de calcaire et de serpentine connues sous le nom d'*Eozon canadense* : en réalité la forme de ces concrétions paraît avoir une cause pure-

ment physique. Mais nous savons que le phénomène vital se manifestait déjà sur notre globe : on en a la preuve par la présence d'intercalations lenticulaires de carbonate de chaux dans des gneiss ou dans des mica-schistes et par la rencontre, au milieu des terrains archéens de la Finlande, de matières charbonneuses transformées en graphite et provenant de plantes fossilisées.

Dans l'*Algonkien*, les traces organiques sont bien plus aisément reconnaissables. Indépendamment de masses calcaires, selon toute vraisemblance d'origine zoogène, on y a observé, en Finlande et en Russie, des intercalations de lits charbonneux d'origine incontestablement végétale. Des données paléontologiques plus précises, ont été fournies par le Huronien des États-Unis, où L. Cayeux a retrouvé les plus anciens restes de fossiles connus, des vestiges de Crinoïdes; le même géologue avait précédemment découvert, dans les phtanites de Lamballe (Côtes-du-Nord), des Radio-laires, des Spongiaires et peut-être même des Foraminifères. C. D. Walcott a indiqué d'autre part la présence d'Algues calcaires, associées à des traces d'Annélides, de Crustacés et de Mollusques, dans les couches de Belt (Montana) : il semble en outre que l'on doive interpréter comme des débris de Mérostomes les empreintes de *Beltina*, fort nombreuses dans ces strates. Enfin, des restes fossiles attribués à des Hydrozoaires (Stromatoporidés), à des Mollusques intermédiaires peut-être entre les Gastéropodes et les Céphalopodes (*Hyolites*), et à des Crustacés (Trilobites), ont été signalés du Précambrien du grand cañon du Colorado.

**2. La faune du Cambrien.** — L'extrême variété de la faune cambrienne témoigne de l'ancienneté de la vie sur le globe. Les belles découvertes de C. D. Wal-

cott au mont Stephen (Colombie britannique) sont venues confirmer les vues prophétiques de C. Darwin et démontrer la haute spécialisation des organismes dont on trouve des restes indiscutables dans les premières couches fossilifères de l'écorce terrestre. On a vu

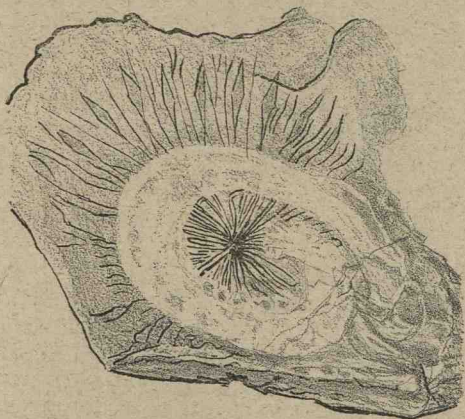


Fig. 32. — *ELDONIA LUDWIGI*. — Cambrien moyen (Colombie britannique). Diam. : 0<sup>m</sup>,10 (WALCOTT).

que cette faune comprend : des Méduses, des Holothuries (fig. 32), des Brachiopodes appartenant à sept familles d'Inarticulés et à deux familles d'Articulés, des Némalthelminthes Chétognathes, des Annelés Polychètes, rappelant les Néréides et les Aphrodites actuelles, des Géphyriens (fig. 5), des Mérostomes assez semblables aux *Limules* de l'océan Indien (fig. 33), de nombreux Trilobites, des Phyllopes (*Burgessia*), comparables aux *Apus* de nos mares (fig. 4). Les Gastéropodes sont eux-mêmes représentés au Cambrien

par sept genres, indépendamment de *Hyolites*, et les Céphalopodes par un Nautiloïde, *Volborthella*.

Pour que des groupes aussi élevés en organisation



Fig. 33. — SIDNEYA INEXPECTANS. — Cambrien moyen (Colombie britannique). Long. : 0<sup>m</sup>,12 (WALCOTT).

que les Holothuries, parmi les Échinodermes, ou les Trilobites, parmi les Arthropodes, soient arrivés au Cambrien à présenter d'aussi nombreux types très différents les uns des autres, il faut que déjà à cette époque la vie ait depuis fort longtemps existé sur la terre.

### 3. Les flores et les faunes de l'Ordovicien et du Gothlandien. — Les

flores et les faunes de l'Ordovicien et du Gothlandien sont bien plus variées que celles du Cambrien ; cependant les grandes divergences que l'on observe entre les milieux biologiques de ces trois périodes, sont peut-être dues surtout aux lacunes de nos découvertes paléontologiques.

Les végétaux, inconnus au Cambrien, sont représentés par des Algues calcaires à l'Ordovicien. Au cours de cette dernière période, nous voyons apparaître de nouveaux groupes d'animaux ; ceux-ci devaient être déjà en partie individualisés au Cambrien, mais leurs restes fossiles n'ont pas encore été rencontrés dans les dépôts de cette époque : tel aurait été le cas des Coralliaires, des Blastoïdes, des Crinoïdes, des Échinides et des Bryozoaires. Les Ammonites et les Poissons, au contraire, sont des groupes dont l'évolution com-

mence avec l'Ordovicien ou le Gothlandien; il est possible qu'il en soit de même pour les Myriapodes, les Insectes et les Arachnides représentés alors par *Archidesmus*, *Protocimex* et *Proscorpius*.

**4. La flore et la faune du Dévonien.** — Notre connaissance de la flore et de la faune du Dévonien est bien plus étendue que celle des associations biologiques siluriennes, car elle embrasse aussi bien le milieu marin que le milieu continental. C'est de cette période que datent nos premiers documents notables sur une flore. La végétation dévonienne ne diffère pas sensiblement de celle du Carbonifère; elle compte, en effet, déjà des Algues, des Champignons, des Mousses, de nombreuses Cryptogames vasculaires et vraisemblablement aussi les premières Gymnospermes.

C'est du Dévonien que sont connus les plus anciennes Éponges calcaires. Tandis que, parmi les Céphalopodes, les Nautiloïdes commencent à diminuer de nombre, les Ammonites, bien que débutant à peine, ont déjà une prédominance assez marquée.

Dans la classe des Brachiopodes, les *Térébratulacés* font leur apparition; dans celle des Crustacés, on trouve les premiers *Schizopodes*; parmi les Lamellibranches, débent les *Trigoniidés* et au nombre des Poissons s'individualisent les *Dipneustes* et les *Ganoïdes*.

Quelques groupes atteignent alors leur épanouissement maximum : ce sont les *Stromatoporidés*, dans la classe des Hydroméduses, les *Spiriféridés*, dans celle des Brachiopodes, enfin toute une série d'importantes familles d'Ammonites, les *Anarcestidés*, les *Agoniatidés*, les *Géphyrocératidés* et les *Olyménidés*. D'autres commencent à diminuer comme les Cystoïdes, divers Brachiopodes et les Trilobites.

Enfin, une empreinte de sept centimètres de longueur,

observée dans le Dévonien supérieur de Pensylvanie a été attribuée à un Amphibien; elle révélerait plutôt l'existence d'un digitigrade à trois doigts, comme un Dinosaurien théropode, si toutefois il s'agit bien là d'un moulage de pied.

**5. La flore et la faune de l'Anthracolithique.** — La vie acquiert à l'Anthracolithique un épanouissement remarquable qu'elle n'avait pas connu auparavant. La flore, en particulier, est infiniment plus riche que celle du Dévonien; elle comprend des familles nouvelles parmi les Cryptogames vasculaires, comme les *Sphéropogonées* et les *Fougères*, et parmi les Gymnospermes, comme les *Ptéridospermées*, les *Cycadinées*, les *Salisburiées* et les *Conifères*.

La faune anthracolithique, qui est aussi fort variée, renferme des groupes qui apparaissent pour la première fois, en particulier : des Crustacés, les *Amphipodes*, de très nombreux ordres d'Arachnides et d'Insectes, enfin des Mollusques, comme les Amphineures, les Scaphopodes et les Gastéropodes pulmonés. Les Batraciens Stégocéphales, les Reptiles Rhynchocéphales et Théromorphes constituent certainement les éléments paléontologiques les plus caractéristiques de la période.

Une série de types sont spéciaux à l'Anthracolithique, tels que les *Fusulinidés* dans l'ordre des Foraminifères, les *Anthracomartes* dans celui des Arachnides et les *Glyphiocératidés* parmi les Ammonites. A côté de ces groupes, il en est d'autres qui atteignent leur développement maximum à la fin des temps primaires, comme les Cryptogames vasculaires, les Ptéridospermées et les Cordaïtées parmi les Gymnospermes; les Blastoïdes et les Périscéchinides; les Productidés parmi les Brachiopodes; les Bellérophontidés parmi les Gastéropodes; les Nautiloïdes à enroulement spiral.

Certains groupes sont déjà en décroissance, tels que les Stromatoporiés, dans la classe des Hydroméduses, les Tabulés, dans celle des Coralliaires, les Gigantotraccés et les Phyllocaridés, dans celle des Crustacés; les Cystoïdes et les Trilobites sont même réduits à un nombre de genres insignifiants; enfin les Poissons Placodermes, qui donnaient à la faune dévonienne son cachet original, ont complètement disparu.

Les ordres de Reptiles aux adaptations si variées, dont le polymorphisme caractérisera l'ère secondaire, ne sont pas encore individualisés pour la plupart, et rien ne fait prévoir la prochaine apparition des Vertébrés supérieurs : Oiseaux et Mammifères





## CHAPITRE IV

### LES ÊTRES VIVANTS DES TEMPS SECONDAIRES

---

#### I. LES MILIEUX PHYSIQUES ET LES ASSOCIATIONS BIOLOGIQUES DES TEMPS SECONDAIRES

L'ère secondaire, qui correspond dans son ensemble à une période de calme orogénique, a vu s'épanouir, tant dans les océans que sur les continents, des types zoologiques très différents de ceux de la nature actuelle, tels que les Ammonites et les Dinosauriens. Mais le nombre des grands groupes spéciaux à cette ère est bien plus restreint que celui des êtres propres aux temps primaires; par contre, beaucoup d'animaux mésozoïques rappellent d'assez près ceux qui vivent aujourd'hui.

1. **Les Océans.** — La *zone bathyale* des mers triasiques était surtout habitée par des Brachiopodes, des Lamelibranches, tels que *Monotis* de la famille des Aviculidés, des Gastéropodes et des Céphalopodes, dont on retrouve maintenant les coquilles dans des calcaires. Au Jurassique et au Crétacé, la prédominance appartient incontestablement aux Ammonites : parmi elles,

*Phylloceras* et *Lyloceras* caractérisent les parties profondes des fosses axiales dans les géosynclinaux. Spongiaires, Échinides, Brachiopodes, Lamellibranches apparentés aux Avicules, comme *Posidonomya*, ou aux Myaires, comme *Pholadomya*, ne jouent plus qu'un rôle secondaire : les restes des uns et des autres sont aujourd'hui associés dans des schistes, des argiles, des marnes et des calcaires.

Dans la zone néritique, vivaient, au Trias, des Huitres, des Gastéropodes divers, des Poissons, dont les débris ont subsisté dans des grès, des argiles, des schistes ou des marnes ; les Brachiopodes étaient moins fréquents sur les fonds vaseux calcaires qu'à la période précédente ; en certains points, les Algues siphonnées du genre *Gyroporella* formaient des sortes de récifs, tandis qu'ailleurs prédominaient les Crinoïdes ou les vrais Coraux : tous ont donné naissance à d'imposants massifs calcaires.

Les fonds de vases argileuses ou sableuses des mers néritiques jurassiques et crétacées étaient peuplés d'Échinides, de Bryozoaires, de Brachiopodes, de Lamellibranches (*Plicatula*, *Ostrea*, *Trigonia*, *Astarte*) et surtout de Gastéropodes (*Turbo*, *Pterocera*). Au voisinage des nombreux récifs édifiés par les Polypiers jurassiques, une vie intense régnait sur des accumulations de vases calcaires : des Crinoïdes, des Échinides, comme *Cidaris*, *Clypeus*, *Pygurus*, et les Brachiopodes, tels que les Térébratules et les Rhynchonelles, y étaient associés à des Lamellibranches à valves très fortes, *Pachycardium*, *Diceras*, et à des Gastéropodes à coquille épaisse, *Nerinea*, *Purpuroidea*. Avec la période crétacée, on assiste à une diminution considérable de l'importance des récifs coralliens : à leur place se propagent des Lamellibranches spéciaux, les Rudistes, à côté desquels abondent des Échinides et de gros Gastéropodes.

Les remarquables différenciations fauniques, que

l'on observe dans les mers néritiques du Jurassique et du Crétacé, ne peuvent être expliquées que par la localisation à la surface du globe de *zones climatiques* : une large *région équatoriale*, remarquable par le grand développement des récifs coralliens et correspondant à un milieu à température moyenne extrêmement élevée, séparait alors les deux zones *polaires* dont les conditions physiques rappelaient un peu celles des régions tropicales actuelles.

**2. Les Continents.** — L'homogénéité du régime climatique était encore bien accusée sur la plus grande partie des continents au Trias; on en trouve un témoignage dans le large développement acquis par les lagunes d'évaporation, où restaient confinés dans les bassins fermés une faune marine de petite taille en voie d'adaptation à la vie dans les eaux saumâtres. Une grande sécheresse, en relation avec une température élevée, régnait alors sur de vastes étendues continentales.

L'individualisation des climats a sa répercussion sur les continents comme dans les Océans. Tandis que les Araucariées anthracolithiques n'offrent nulle trace de couches annuelles, celles du Jurassique en présentent de très nettes, et il continue à en être ainsi au Crétacé ancien, dans les végétaux fossiles rencontrés au Groenland. Au début du Crétacé, la température permet encore à l'Arbre à pain de prospérer dans les contrées polaires, mais les Palmiers ne dépassent pas, vers le nord, la latitude de l'Europe méridionale; le caractère tropical du climat de cette région est clairement démontré par l'important développement qu'y acquièrent, vers la fin de la période, les alluvions latéritiques transformées secondairement en bauxite : leur dépôt marque le début d'une phase d'émersion dont le terme ultime correspond à l'établissement de vastes lagunes à

faune très spécialisée, dans les régions méditerranéennes nord-occidentales. Presque en même temps les vastes terres émergées de l'Ouest de l'Amérique du Nord voient s'individualiser les derniers des Dinosauriens, ces Reptiles gigantesques dont l'évolution synthétise en quelque sorte l'histoire des continents mésozoïques.

## II. LES PRINCIPAUX GROUPES D'ÊTRES VIVANTS CARACTÉRISTIQUES DES TEMPS SECONDAIRES

Seuls les groupes d'êtres vivants les plus remarquables des terrains secondaires seront envisagés dans les pages ci-après : à une esquisse sommaire concernant les Foraminifères, les Échinides, les Lamellibranches et les Gastéropodes, feront suite des développements plus étendus ayant trait aux Céphalopodes, aux Reptiles, aux Oiseaux et aux Mammifères.

### A. — LES FORAMINIFÈRES DES TEMPS SECONDAIRES.

Les Foraminifères qui prendront une si grande importance au début des temps tertiaires, sont déjà très nombreux à la fin de l'ère secondaire. Leurs tests, qui abondent dans la craie, appartiennent, pour la plupart, à des groupes à large distribution stratigraphique et bathymétrique.

Seuls, parmi ces Protozoaires crétacés, les *Orbitolinidés* sont utilisés par les stratigraphes. Au lieu de se développer dans le sens de l'axe de la coquille, comme dans les Fusulines, les Orbitolines bourgeonnent des loges suivant des directions perpendiculaires à cet axe. Alvéolaires et arénacées au Jurassique, elles offrent des cloisons criblées d'ouvertures. Dès le début du Crétacé, *Orbitolina*, qui est encore arénacé-alvéolaire,

a une coquille dissymétrique, de forme conique à la face supérieure; la petite loge sphérique du sommet est le centre d'une spire qui bientôt passe à une disposition concentrique de loges bi- ou tri-sériées délimitées par des murailles hexagonales. A la face inférieure, des stries rayonnantes séparent des régions de loges alternant régulièrement vers la profondeur. Intérieurement, ce Foraminifère est formé d'un tissu grossier et réticulé. *Orbitolina*, qui atteint jusqu'à 30 millimètres de diamètre, est très commun au Crétacé inférieur et persiste encore au Cénomaniens; des genres voisins le remplacent jusque dans le Campanien.

#### B. — LES ÉCHINIDES DES TEMPS SECONDAIRES.

Les Échinides des terrains secondaires, comme d'ailleurs ceux des terrains tertiaires et quaternaires, se répartissent en trois ordres : Cidarides, Endocycles et Exocycles.

a) *Les Cidarides*. — Dans l'ordre des *Cidarides*, les ambulacres sont formés par deux séries de plaques simples portant chacune un seul tentacule cylindrique communiquant avec les organes internes par une paire de pores petits et rapprochés. Le bord du péristome est entier; l'appareil maxillaire, bien développé, est formé de cinq pyramides dressées semblables entre elles : les Cidarides sont donc *holostomes*, *gnathostomes* et *homognathes*. *Cidaris* et *Tetracidaris* étaient leurs principaux représentants aux temps secondaires.

*Cidaris* est connu du Trias à l'époque actuelle, où il est cosmopolite dans les zones intercotidale et néritique; il vit principalement sur les Spongiaires et les Coraux dont il broute les parties molles avec ses fortes mâchoires; il se déplace aisément sur leur surface très irrégulière grâce aux gros radioles peu nombreux

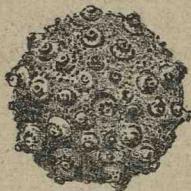
portés par ses aires ambulacraires. Ce genre a atteint son maximum au Jurassique et au Crétacé.

*Tetracidaris* diffère de *Cidaris* par la présence, dans les aires interambulacraires, de quatre séries de plaques, au lieu de deux et par la disposition bisériée et non plus unisériée de ses pores : il rappelle donc les Paléchinides. Son unique espèce, qui se trouve dans le Barrémien de Castellane, et un genre voisin, indiqué du Jurassique supérieur d'Europe, ne sont pas des formes de passage entre les Paléchinides et les Cidarides, puisqu'ils sont plus jeunes que certains de ceux-ci : il n'en est pas de même d'un type récemment signalé du Dévonien de l'Eifel et apparenté à *Tetracidaris*; malheureusement les restes que l'on en a rencontrés sont très fragmentaires.

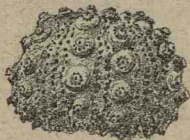
5) *Les Endocycles*. — Chez les *Endocycles*, l'anus est à l'intérieur de l'appareil apical et le péristome forme dans le test des échancrures destinées au passage des branchies buccales. Les rangées de plaques interambulacraires ne se continuent pas sur la membrane du péristome, où empiète seulement la première paire de chaque série de plaques ambulacraires. La mâchoire très solide reste régulièrement symétrique et les radioles, relativement petits, envahissent les aires ambulacraires, au lieu de demeurer localisés dans leurs intervalles. Les plaques ambulacraires, qui gardent chacune plusieurs paires de pores et un certain nombre de tentacules, peuvent être inégalement développées, les plus grandes portant seules un radiole, ou soudées par groupes en plaques composées. Ces Échinides, qui vivent sur les sols rocheux plus ou moins réguliers, se nourrissent des animaux ou des plantes qui y sont fixés, principalement des Algues calcaires.

Le groupe des *Endocycles* se divise en quatre sous-ordres : les *Diadémides*, à dents sans carène, à plaques ambulacraires simples ou composées et à

tubercules perforés; les *Salénides*, à dents avec carène, à plaques ambulacraires simples et à tubercules imperforés; les *Cyphosomides* et les *Échinusides* à dents avec carène, à plaques ambulacraires composées et à tubercules imperforés.



B



A

Fig. 34. — HEMICIDARIS INTERMEDIA, Callovien de Wiltshire (Angleterre). Diam. : 0<sup>m</sup>,03. A, vue latérale; B, face supérieure.

Au sous-ordre des Diadémides appartiennent *Hemicidaris*, *Diadema* et *Echinothuria*. *Hemicidaris* répandu du Trias à l'Éocène, a les pores unisériés sauf à la base où ils sont tri- ou quadrigémés. Le péristome présente de fortes entailles et les ambulacres étroits, flexueux ou droits, possèdent deux rangées de grands tubercules crénelés comme *Cidaris*; le système apical est petit et les plaques basales demeurent unies (fig. 34). *Diadema* qui, apparu au Lias, caractérise aujourd'hui la zone côtière de toutes les mers tropicales, offre des ambulacres dont les plaques composées sont formées de trois éléments primaires; dans les aires interambulacraires s'alignent quatre à six rangées de gros tubercules

crénelés; les piquants, creux et cylindriques, arrivent à être beaucoup plus longs que le diamètre du test. *Echinothuria* est un Oursin du Crétacé supérieur d'Angleterre dont on a trouvé depuis sa découverte à l'état fossile des types affines dans les océans actuels; il se rapproche des Paléchinides par les plaques de son test qui, au lieu de rester soudées bord à bord par

une suture dentelée, sont imbriquées et jointes les unes aux autres par un tissu conjonctif élastique, dans lequel elles se trouvent en quelque sorte noyées et laissent ainsi une assez grande souplesse à la carapace. A l'intérieur existent des muscles pariétaux qui permettent des déformations du test et sont tout à fait comparables aux muscles radiaires des Holothuries.

Le sous-ordre des *Salénides* (fig. 35, A) doit son appellation au genre *Salenia*, qui, connu dès le Crétacé, habite actuellement de la zone néritique à la zone abyssale dans l'Atlantique et le Pacifique. Remarquable par son système calicinal dont les plaques ornées de stries rayonnantes occupent une surface plus étendue que le péristome, il possède une grande centrodorsale venant en contact avec toutes les plaques basales. Le péristome présente des encoches et le périprocte, relativement large, reste rejeté légèrement en arrière et à droite. Les plaques ambulacraires sont simples et les tubercules primaires des ambulacres petits, crénelés, non perforés; ceux des interambulacres se disposent en deux séries que séparent des lignes de tubercules secondaires; les piquants primaires sont longs, tandis que les secondaires demeurent courts.

Le sous-ordre des *Cyphosomides* a pour type *Cyphosoma* dont les tubercules primaires crénelés sont disposés suivant deux séries dans chaque aire et dont les piquants sont pleins et robustes. Ce genre, qui se rencontre dans le Jurassique et le Crétacé d'Europe, ainsi que dans l'Éocène de l'Asie Mineure, est apparenté à un groupe actuel des régions littorales du Japon.

Le sous-ordre des *Échinusides* emprunte son nom à *Echinus* qui débute au Crétacé et vit actuellement dans la zone littorale de l'Atlantique, de la Méditerranée et du Pacifique; ses pores sont trigéminés et ses piquants assez longs et robustes.



c) *Les Exocycles*. — Dans l'ordre des *Exocycles* ou Irréguliers, le périprocte est situé en dehors de l'appareil apical; ces Échinides, qui offrent une symétrie bilatérale et de fortes mâchoires semblables à celles des Oursins réguliers, se répartissent en trois sous-ordres, les *Holactypides*, les *Clypeastrides* et les *Spatangides* dont le premier et le dernier ont eu une importance spéciale aux temps secondaires (fig. 35, B à H).

Dans le sous-ordre des *Holactypides*, les radioles sont réduits à l'état de simples poils qui assurent la protection des organes externes très délicats, les tentacules et les pédicellaires. La forme générale du test est hémisphérique ou discoïde et la bouche centrale. Les radioles sont relativement réduits et les zones ambulacraires se retrouvent *simples* et *égales*. L'appareil masticateur se compose de mâchoires dressées toutes semblables et le bord du péristome présente une série d'entailles. Enfin une dissymétrie acquise secondairement se traduit par l'*irrégularité* de la coque dans les genres *Pygaster* et *Holactypus*. Tous ces Oursins vivent sur le sable ou même dans le sable ou la vase, dont ils se nourrissent, et reposent toujours sur leur face buccale aplatie.

*Pygaster* du Jurassique et du Crétacé est représenté actuellement par une espèce de la mer des Antilles. Le périprocte est encore contigu à l'appareil apical dans certaines formes fossiles, tandis que dans d'autres il s'en éloigne, mais reste toujours supère, l'appareil apical demeurant tétrabasal; le périprocte est rejeté vers l'arrière : le cercle formé par la rosette apicale est ainsi rompu et le périprocte entame l'interambulacre V qui devient postérieur et dépourvu de glande génitale tandis que l'ambulacre opposé ou impair reste antérieur; l'animal, au lieu de se déplacer indifféremment dans n'importe quel sens, marche toujours

dans la direction de cet ambulacre X. La liaison entre l'appareil apical et le périprocte existe cependant, et

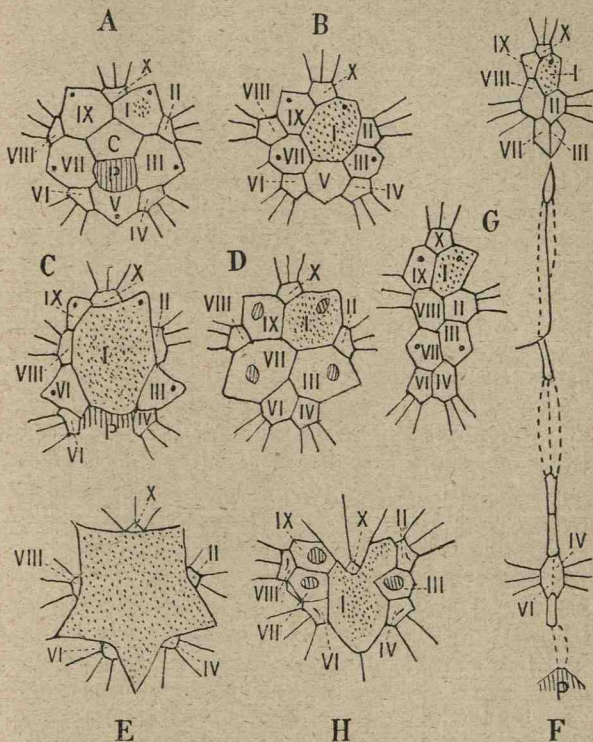


Fig. 35. — MODIFICATIONS DE L'APPAREIL APICAL chez les Salénides et les Exocycles : A, *Peltastes*; B, *Holactypus cenomanensis*; C, *Galeropygus*; D, *Pyrina icaunensis*; E, *Clypeaster*; F, *Collyrites*; G, *Holaster subglobosus*; H, *Schizaster fragilis*.

c, plaque centro-dorsale; I, III, V, VII, IX, plaques basales (I, plaque hydrophore); II, IV, VI, VIII, X, plaques radiales; F, périprocte; les points noirs isolés ou les hachures encadrées correspondent aux pores génitaux (LOVÉN).

les plaques radiales IV et VI restent sur le bord de l'ouverture.

Dans *Hoelectypus* de l'Oolithique et du Crétacé inférieur, la liaison entre l'appareil apical et le périprocte est rompue : celui-ci est devenu marginal postérieur. La forme générale est bombée, le péristome grand, le périprocte infère et très large, l'appareil apical pentabasal ; les ambulacres sont simples, linéaires et étroits. Dans les espèces crétacées où le périprocte est le plus distant de l'appareil apical, le pore génital de la basale V, qui n'existait plus dans les espèces jurassiques, reparaît (fig. 35, B).

Les Échinides du sous-ordre des *Spatangides* ont les aires ambulacraires pétaloïdes, courtes et fermées ; l'ambulacre antérieur est nettement différencié, le pôle apical excentrique, le péristome situé tout à fait en avant et le périprocte marginal ou submarginal. Ce sous-ordre se divise en deux tribus, les *Cassiduloïdes* et les *Spatangoïdes*, la première réunissant les *Lampadiformes* et les *Spatiformes*.

Dans la sous-tribu des *Lampadiformes*, le péristome se trouve encore central, mais il n'y a plus de mâchoires (*Atélostomes*) ; dans les formes les plus anciennes, *Galeropygus* (Jurassique) (fig. 35, C), le périprocte est encore en contact avec les radiales IV et VI, mais il devient postérieur, tandis que les ambulacres restent droites et les pores de chaque paire demeurent rapprochés dans les autres genres d'Échinonéidés, comme *Pyrina* (Oolithique à Éocène) (fig. 35, D).

*Nucleolites*, type des *Nucléolitidés*, a un appareil apical pourvu de une à quatre plaques supplémentaires qui viennent s'intercaler en arrière de l'hydrophore entre les plaques postérieures de droite et de gauche. Les ambulacres très simples et subpétaloïdes vont jusqu'à la bouche qui est centrale ; l'anus est supère et

logé dans un sillon large et profond. Abondant dans le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur de nos pays, ce genre se retrouve dans le Tertiaire de Java et de l'Australie ; il vit aujourd'hui aux îles Bahama, à Madagascar et à la Nouvelle-Zélande.

Les ambulacres se spécialisent dans les *Cassidulidés*, où ils deviennent subpétaloïdes, tandis que les tentacules de la partie supérieure, transformés en lamelles, jouent le rôle de branchies.

Dans *Clypeus* (Jurassique), la plaque hydrophore pénètre au centre de l'appareil apical, les deux plaques radiales postérieures IV et VI s'allongent beaucoup vers l'arrière, dans le sillon où est logé le périprocte et peuvent ainsi rester en contact avec lui ; les aires ambulacraires sont simples et égales et le péristome subcentral. Cet Échinide, qui ne possède ni mâchoires, ni branchies orales, a le péristome entier et dépourvu d'apophyses myophores.

*Cassidulus*, répandu du Crétacé au Tertiaire et localisé actuellement aux Antilles et dans le Pacifique, a des ambulacres ouverts, un floscelle très développé, et des aires interambulacraires renflées autour du périprocte en de forts bourrelets que séparent des sillons pétaloïdes bien marqués ; son périprocte reste supère. Dans *Pygurus* (Jurassique et Crétacé) et chez *Echinolampas* (Crétacé supérieur et Éocène), le périprocte devient marginal ou inframarginal.

Les formes archaïques de la sous-tribu des *Spatiiformes* présentent une intime liaison du périprocte à la rosette apicale.

Ainsi *Collyrites* (Oolithique et Crétacé inférieur) a l'apex séparé en deux parties. Les deux radiales postérieures restent sur le bord du périprocte dans *C. ringens* et sont largement séparées de toute la partie antérieure de la rosette apicale qui comprend les

quatre basales I, III, VII et IX, et les trois radiales II, VIII et X; mais cette partie antérieure est elle-même très allongée et les deux radiales II et VIII viennent se rejoindre et séparer complètement les basales antérieures I et IX des basales postérieures III et VII. Un stade plus évolué correspond à *C. ellipticus* du Callovien, où le périprocte, situé un peu plus vers l'arrière, est séparé des deux radiales postérieures : ainsi se produit la disjonction de ces plaques et du périprocte (fig. 35, F). Dans *Dysaster* du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur, l'apex est toujours disjoint, mais la partie antérieure a repris la forme compacte et les basales postérieures sont de nouveau en relation avec les basales antérieures, tandis que les radiales II et VIII sont devenues latérales.

Dans le Crétacé, la tribu des *Spatangoïdes* présente les deux radiales postérieures IV et VI en contact avec les basales postérieures III et VII, l'apex n'étant plus disjoint : chez les *Holastéridés*, qui se reliait à *Collyrites*, l'appareil apical est encore allongé ou intercalaire; dans les *Spatangidés*, qui se rapprochent de *Dysaster*, il est à nouveau condensé. Tous ces animaux vivent enfoncés dans le sable ou la vase et leurs tentacules, de plus en plus spécialisés, se subdivisent à leur extrémité et jouent le rôle d'organes du tact s'ils sont voisins de la bouche, ou conservent leur forme primitive et servent principalement à la locomotion s'ils sont situés dans l'ambulacre antérieur, ou enfin deviennent lamelliformes et servent de branchies s'ils entourent l'apex.

En même temps, on observe à la surface du test des bandes couvertes de fines granulations, les fascioles, qui recourent les ambulacres aux points où se produisent des changements dans la constitution des tentacules. On observe normalement une fasciole péripétale et

une autre infraanale qui existent souvent indépendamment l'une de l'autre; la première entoure la partie pétaloïde des ambulacres et délimite par suite les tentacules respiratoires; la seconde, quand elle est seule, dessine une courbe fermée située tout entière au-dessous du périprocte; quand elle existe en même temps que la première, elle s'ouvre en deux branches qui vont rejoindre la fasciole péripétale entre les ambulacres latéraux.

Les *Holastéridés* finissent eux-mêmes par présenter un appareil apical condensé: à côté d'*Echinocorys* à apex allongé, un genre alpin du même âge, *Stenonia*, offre un apex compact; dans une forme intermédiaire, *Echinocorys semiglobus*, les basales VII et IX se rejoignent tandis que la radiale VIII devient externe. D'une façon générale, le genre *Echinocorys* a une forme ovale très bombée, des aires ambulacraires droites, à fleur de test, très étroites et dont l'antérieure n'est pas différenciée. La symétrie bilatérale y est bien accusée par l'allongement du test et la position très excentrique de la bouche et de l'anus. L'appareil apical est *tétrabasal* et intercalaire, la face inférieure aplatie, le périprocte infère et submarginal. Cet Échinide, très abondant au Crétacé supérieur, puis rare à l'Éocène, est remarquable par l'extrême plasticité de ses formes. Un genre voisin a été rencontré dans les abysses de la Malaisie.

Les principaux types de *Spatangidés* des terrains secondaires sont: *Holaster*, *Toxaster*, *Micraster*.

*Holaster*, à face inférieure bombée, se distingue surtout d'*Echinocorys* par ses larges zones ambulacraires, dont l'antérieure, bien différenciée, est incluse dans un profond sillon; ce genre, répandu du Crétacé inférieur au Miocène, caractérise des zones paléontologiques dans le Cénomaniens de Normandie, où il est très commun (fig. 35, G).

*Toxaster*, qui est dépourvu de fascioles, a la bouche subpentagonale, des aires ambulacraires longues, flexueuses et ouvertes, un bord extérieur tronqué au niveau de l'anus, enfin des zones de pores ponctiformes conjugués, toutes à peu près semblables. Ce genre, commun au début du Crétacé inférieur, devient plus rare dans le Crétacé moyen : ses différentes espèces ont servi à définir les étages de ces deux séries stratigraphiques. Des types apparentés de très près à *Toxaster* se rencontrent dans les terrains tertiaires et actuellement dans la zone littorale des Antilles, dans les abysses de la Malaisie et de l'océan Antarctique.

*Micraster* présente une fasciole sous-anale et un appareil apical compact, avec quatre pores génitaux ; les plaques radiales n'ont pas pénétré entre les basales et l'hydrophore reste excentrique par rapport à l'apex ; le test est fortement relevé le long de l'interambulacre postérieur. Abondant au Crétacé moyen et supérieur, cet Échinide était encore assez commun au Nummulitique et au Miocène : son évolution rapide et sa large distribution géographique ont permis de l'utiliser dans la classification des assises de la craie.

#### C. — LES LAMELLIBRANCHES DES TEMPS SECONDAIRES.

La faune des Lamellibranches marins se renouvelle profondément au début du Trias. C'est aussi vers le commencement de l'ère mésozoïque que nous voyons s'individualiser les Bivalves d'eau douce ou saumâtre. Presque tous les ordres de Lamellibranches, *Nuculacés*, *Trigoniacés*, *Hétérodontes*, *Dysodontes*, *Desmodontes*, étaient largement représentés aux temps secondaires.

Le genre le plus remarquable des *Nuculacés*, *Unio*, qui débute au Trias, s'est perpétué dans les eaux douces

jusqu'à aujourd'hui : sa coquille, fortement nacrée, présente un épais périostracum.

Le type des *Trigoniacés*, *Trigonia*, possède à la valve gauche une dent médiane qui, en s'élargissant se creuse et finit par se dédoubler, tandis que les dents de la

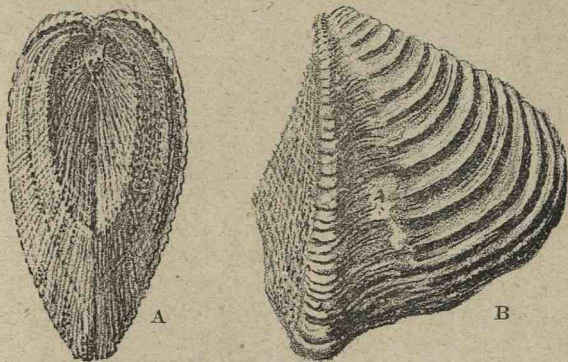


Fig. 36. — TRIGONIA INTERLEVIGATA. — Bathonien de Bielefeld. A, côté postérieur; B, vue latérale. Haut. : 0<sup>m</sup>,08.

valve droite s'écartent graduellement. Chaque valve présente une carène mousse allant du crochet au bord postérieur : la zone qu'elle délimite, à l'arrière de la coquille, est elle-même subdivisée en deux par une seconde carène; les aires ainsi individualisées à la partie postérieure des valves et qui se font face l'une à l'autre forment l'écusson qui est toujours presque lisse, tandis que les régions antérieures sont fortement ornées. Le maximum du développement des Trigonies s'est produit du Jurassique moyen au début du Crétacé supérieur; on n'en trouve plus que deux espèces à Ciply et à Maestricht et aucune dans tout le Tertiaire d'Europe; l'Australie en compte quelques espèces cénozoïques et actuelles (fig. 36).



Les *Hétérodontes* sont caractérisés, d'une façon générale, par la présence simultanée de dents cardinales et de dents latérales; leur test n'est pas nacré. Ils se divisent en *Hétérodontes lucinoïdes* et *cyrénoïdes*.

Les *Hétérodontes lucinoïdes*, qui n'ont que deux dents cardinales sur chaque valve, comptent comme principaux types : *Astarte*, *Cardium*, *Diceras*, *Requienia*, *Plagiopthychus*, *Radiolites*, *Hippurites*.

*Astarte*, qui a des dents latérales obsolètes, un plateau cardinal épais, une coquille ovale, équivalve et inéquilatérale, des côtes concentriques, apparaît au Permien, abonde déjà au Jurassique, dans la zone boréale, et se trouve maintenant en pleine régression, toujours limité d'ailleurs aux mers froides. *Cardium* possède une coquille équivalve, dont l'ornementation rappelle celle du genre précédent, mais avec des crénelures et parfois même des épines sur les bords; ses valves sont réunies par deux dents cardinales coniques et quelquefois aussi par deux dents latérales : un Mollusque voisin débute au Trias, tandis que les formes types très nombreuses se succèdent du Jurassique jusqu'à aujourd'hui.

Les genres *Diceras*, *Requienia*, *Plagiopthychus*, *Radiolites*, *Hippurites* se rattachent à un important groupe de Lamellibranches des temps secondaires, les *Rudistes*. *Diceras*, qui débute au Rauracien, est fixé directement au substratum par l'une ou l'autre de ses valves suivant les espèces (fig. 37, A et B); sa charnière, extrêmement réduite, ne comprend que trois dents, les latérales postérieures faisant défaut; sa valve droite présente une forte dent marginale auprès du ligament, et, diamétralement opposée, une petite dent voisine du muscle antérieur : dans l'espace intermédiaire se creuse une profonde fossette qui correspond à une forte dent latérale recourbée de la valve gauche. Le test est compact, le crochet s'enroule en spirale, le ligament

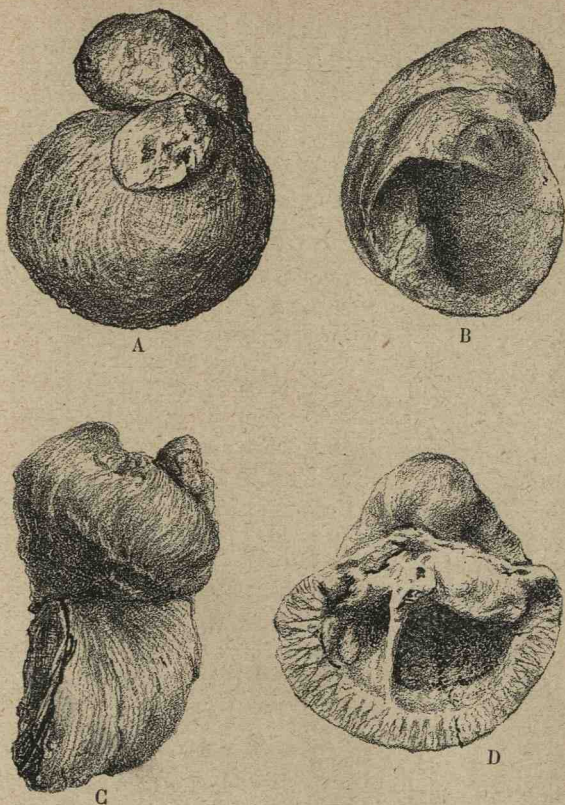


Fig. 37. — RUDISTES. — A, *Dicerca sinistrum*. Corallien de Néry-sur-Somme, long. : 0<sup>m</sup>,085; B, *Dicerca arietinum*, Corallien de Doulaincourt (Haute-Marne), long. : 0<sup>m</sup>,063; C, *Requienia ammonia*, Urgonien d'Orgon (Bouches-du-Rhône), long. : 0<sup>m</sup>,10; D, *Plagiptychus*, Sénonien de Bellano (Italie), long. : 0<sup>m</sup>,08.

demeure externe et l'impression postérieure se trouve soit sur le prolongement, soit en dessous du plateau cardinal. L'ornementation est constituée par des côtes rayonnantes, rappelant celles de *Cardium*. Une autre analogie entre certaines espèces de ce genre, formant la section de *Pterocardium*, et *Diceras* réside dans la disposition du muscle postérieur, qui est porté par une lame saillante enfoncée dans le plancher cardinal.

Dans *Requienia* du Crétacé inférieur à facies urgonien, la valve droite, qui est libre, s'enroule dans un même plan et rappelle tout à fait l'opercule d'un Gastéropode (fig. 37, C). Au contraire, dans *Plagioptychus*, la valve gauche est libre, enroulée en spire hélicoïdale et seulement plus courte que la droite (fig. 37, D).

*Radiolites* (Cénomancien supérieur-Danien) n'a pas de piliers siphonaux; le ligament y est interne ou nul et les canaux de la valve libre ne s'ouvrent pas à l'extérieur. *Hippurites* (Turonien-Danien) est remarquable par la profondeur de sa valve fixée, l'absence de ligament, la réduction de la cavité principale et le grand développement des dents cardinales de la valve libre.

Les *Hétérodontes cyrénoïdes* possèdent, sur chaque valve, trois dents cardinales, dont la troisième est une dent latérale transformée; leurs principaux types mésozoïques vivent encore aujourd'hui : *Cyprina*, *Cytherea*, *Venus*.

Les *Dysodontes* sont essentiellement des Lamelli-branches *anisomyaires* et *byssifères*, c'est-à-dire à muscle antérieur plus ou moins atrophié par la fixation byssale : on peut citer parmi leurs genres les plus répandus *Gervillia*, *Inoceramus*, *Perna*, *Pecten*.

*Gervillia* (Trias-Éocène) se distingue par sa coquille allongée, très oblique, tandis que *Inoceramus* et *Perna*, communs du Trias au Crétacé, se font remarquer par l'absence de dents.

*Pecten* (Carbonifère-Actuel), qui passe par les stades *Avicula*, *Pterinopecten*, *Aviculopecten*, est caractérisé par une charnière droite, un ligament formé d'une partie marginale et d'un cartilage qui occupe une cavité médiane triangulaire.

Les *Desmodontes* ont généralement la coquille dressée et adhèrent au sol par leur pied. L'un d'entre eux *Pholadomya*, a une charnière dépourvue de dents et un ligament externe; apparu au Lias inférieur, avec des formes presque lisses, il présente au Jurassique de nombreux types à côtes rayonnantes; en décroissance au Crétacé, il devient rare au Tertiaire et n'est plus représenté aujourd'hui que par trois espèces.

#### D. — LES GASTÉROPODES DES TEMPS SECONDAIRES.

Les trois ordres de Gastéropodes, Prosobranches, Pulmonés et Opisthobranches sont représentés aux temps secondaires; parmi les premiers, les *Diotocardes Mononéphridés* et les *Monotocardes* groupent les types mésozoïques les plus importants.

Les *Diotocardes Mononéphridés*, qui ont une coquille spiralee, non nacrée, sont représentés notamment par les genres *Nerita* et *Neritina*.

*Nerita* (Crétacé-Actuel), remarquable par ses tours très enveloppants dont le dernier s'évase, offre un bord columellaire rectiligne, limité par une lèvre plane ou denticulée, souvent très étendue; l'opercule est pourvu d'une apophyse myophore sur laquelle s'insère un muscle spécial. *Neritina* groupe des formes de *Nerita* adaptées à la vie des eaux douces.

Les *Monotocardes* comptent dans les terrains secondaires des genres voisins ou identiques aux types actuels et appartenant aux groupes des *Ténioglosses Rostrifères*, comme *Nerinea*, qui, localisé dans les formations

récifales des terrains secondaires, atteint son maximum au Jurassique supérieur : ses tours de spire sont séparés par un profond sinus sutural et sa columelle est ornée de forts plis.

#### E. — LES CÉPHALOPODES DES TEMPS SECONDAIRES.

Pendant l'ère secondaire, la classe des Céphalopodes arrive à son épanouissement maximum. Les Ammonites, qui étaient déjà très différenciées à la fin des temps paléozoïques, atteignent au Mésozoïque un polymorphisme extrême. A côté d'elles, évolue un nouveau et important groupe de Céphalopodes Dibranchiaux, les Bélemnites.

##### *α. Les Ammonites des temps secondaires.*

**1. Caractères généraux de l'évolution des Ammonites des temps secondaires.** — La complexité de la ligne de suture des Ammonites mésozoïques est bien plus grande que celle des Céphalopodes qui les ont précédées. Distinguées, par les premiers paléontologistes, des types primaires ou *Goniatites*, à selles et lobes entiers, et des *Cératites* triasiques, à selles indivises et lobes denticulés, les Ammonites proprement dites possèdent des selles et des lobes comportant de nombreuses subdivisions.

Depuis l'exploration méthodique des terrains secondaires de l'Algérie, on connaît, dans le Crétacé moyen et supérieur, des Ammonites à lignes de suture de Cératite (fig. 41 et 43) et parfois de Goniatite; un Céphalopode à cloison intermédiaire entre ces deux stades est même signalé du Lias de Madagascar. Par contre la faune triasique, de mieux en mieux connue, révèle l'existence, dès cette période, d'Ammonites offrant le maximum de complication du dessin sutural. L'évo-

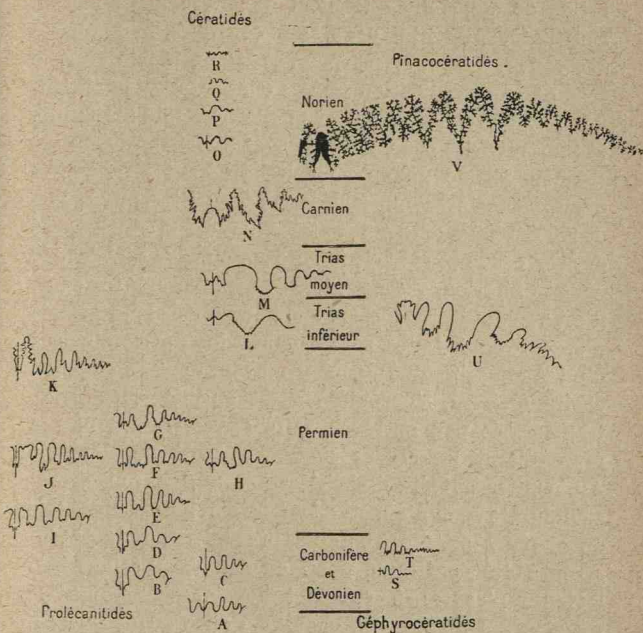


Fig. 38. — ÉVOLUTION DE LA LIGNE SUTURALE dans les phylums des Prolécanitidés-Cératidés. (A, *Prolecanites*; B, C, *Paraprolecanites*; D, E, *Pronorites*; F, *Parapronorites*; G, *Norites*; H, *Daraelites*; I, *Sicanites*; J, *Propinacoceras*; K, *Medlicottia*; L, *Tirolites*; M, *Ceratites*; N, *Trachyceras*; O, *Polycyclus*; P, *Badiotites*; Q, *Cochloceras*; R, *Rhabdoceras*) et des Géphyrocératidés — Pinacocératidés (S, *Beloceras*; T, *Prodromites*; U, *Hedenstrœmia*; V, *Pinacoceras*).

On notera le contraste entre la simplicité de la suture des Cératidés du Norien et l'extrême complexité de celle des Pinacocératidés de même âge; l'évolution très rapide des premiers conduit à des types cératiformes dès le Permien, à de vraies Ammonites au Carnien et ramène le stade goniatite au Norien.

lution de ces Mollusques, loin de suivre une direction constante, présente donc, au contraire, des phases successives caractérisées par des changements dans le sens de la complication ou, au contraire, de la simplification graduelle des sutures : elle révèle de nombreux et indiscutables cas de *réversibilité* (fig. 38).

Il en est de même pour les différentes modalités d'enroulement reconnues chez les Ammonites. La coquille de ces Céphalopodes n'a peut-être pas été originellement droite, car le plus ancien genre connu et le seul trouvé dans le Silurien, *Agoniatites*, est déjà spiralé. On peut, il est vrai, objecter à cette manière de voir les résultats d'observations faites sur le début du développement d'un Agoniatite du Dévonien moyen, dont la coquille, droite d'abord, s'enroule bientôt en une spire lâche, transformée peu après en spire serrée. Si ces phases reproduisent les stades successifs de l'évolution, les Ammonites ont été d'abord orthoconiques, puis cyrtoconiques, avant d'affecter leur forme habituelle. Mais outre que le parallélisme de l'ontogénie et de la phylogénie a été contourné par bien des observations biologiques récentes, il convient de remarquer que les premières Ammonites à coquille droite ou spiralée, à tours non contigus, *Bactrites* et *Gyroceras*, de la famille des Agoniatitidés, ne sont connues que du Dévonien moyen.

Peut-être faut-il voir déjà dans ces deux genres une première manifestation de la tendance au déroulement, qui va marquer diverses phases de l'histoire des Ammonites mésozoïques :

1° A la fin du Trias, dans le Norien des Alpes, l'on constate la présence simultanée, parmi les Cératidés, de *Polycyclus* à spire presque lâche, de *Choristoceras*, à spire franchement déroulée, de *Rhabdoceras*, à coquille droite, et de *Cochloceras*, à coquille hélicoïdale.

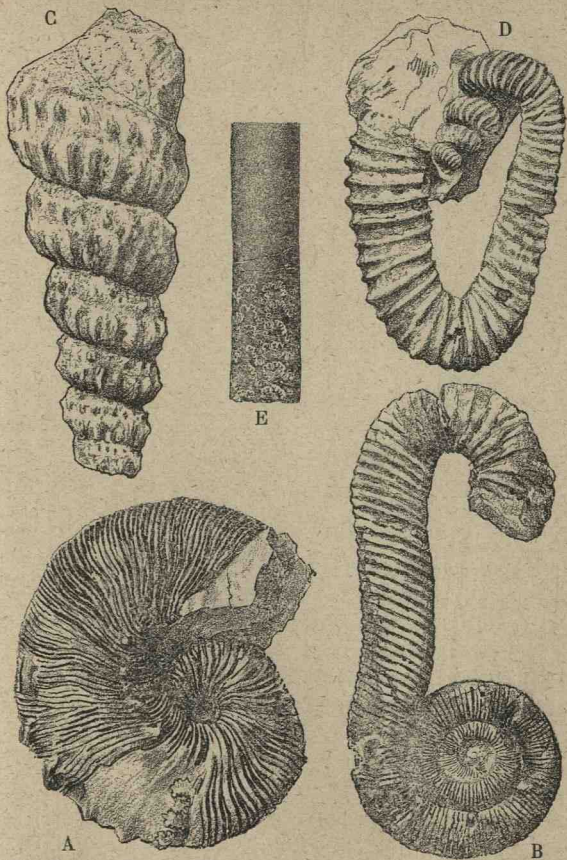


Fig. 39. — AMMONITES DÉROULÉES. — A, *Scaphites*, Sénonien de l'Amérique du Nord, diam. : 0<sup>m</sup>,08; B, *Macroscaphites Yvani*, Barrémien du Cheiron, long. : 0<sup>m</sup>,105; C, *Turrilites costatus*, Cénomaniens de Rouen, long. : 0<sup>m</sup>,105; D, *Heteroceras Astieri*, Barrémien de Castellane, long. : 0<sup>m</sup>,075; E, *Baculites*, Sénonien du Dakota, long. : 0<sup>m</sup>,06.



2° De l'Hettangien, des Ammonites à enroulement hélicoïdal serré ont été décrites par d'Orbigny.

3° Au Bajocien supérieur, au Bathonien et au Callovien, le genre *Patoceras*, de la sous-famille des Cosmocératinés, est remarquable par sa disposition en volute à tours disjoints qui se développent dans un seul plan ou suivant une hélice.

4° Au Crétacé, un extrême polymorphisme morphologique donne des genres à spire lâche [*Pictetia*, *Leptoceras*, *Crioceras*]; à dernier tour recourbé en crosse et premiers tours enroulés en spire serrée [*Macroscaphites* (fig. 39, B), *Scaphites* (fig. 39, A)], en spire lâche [*Ancyloceras*], en crosse [*Hamites*] ou même à début rectiligne [*Hamulina*, *Ptychoceras*]; à développement hélicoïdal peu accusé [*Anisoceras*] ou très marqué et formé de tours tous contigus [*Turrilites* (fig. 39, C)] ou à derniers tours détachés [*Heteroceras* (fig. 39, D), *Bostrychoceras*]; à disposition générale rectiligne [*Bochianites*, *Baculites* (fig. 39, E)].

De ces différents genres, *Pictetia*, *Macroscaphites*, *Hamulina*, *Ptychoceras* appartiennent à la famille des Lytocératidés; *Leptoceras*, aux Cosmocératinés; *Crioceras*, *Ancyloceras*, *Heteroceras*, *Bochianites*, *Scaphites*, aux Hoplitidés; *Hamites*, *Anisoceras*, *Turrilites*, *Bostrychoceras*, *Baculites*, aux Acanthocératidés. Ainsi la tendance au déroulement se manifeste pendant tout le Crétacé dans des phylums très variés. Mais on peut dire que la plupart de ces Céphalopodes ont un caractère commun : leur test est marqué de fortes côtes souvent tuberculeuses. Or, l'accentuation des ornements de la coquille, chez les Ammonites, indique un degré d'évolution assez avancé; il en serait donc de même du déroulement.

Un cas particulier est réalisé par une Ammonite du Barrémien, *Leptoceras* : sa spire se desserre dans un plan

et sa cloison rappelle assez celle d'une Goniaticite; déjà au Trias supérieur, *Polycyclus* montrait des lobes entiers, des selles à denticulations fines et très petites, en même temps qu'une spire à tours à peine en contact. Cependant les Ammonites déroulées des temps crétacés

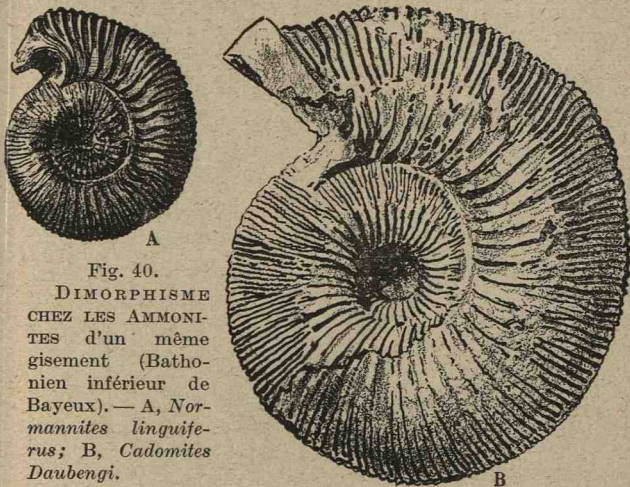


Fig. 40.

DIMORPHISME CHEZ LES AMMONITES d'un même gisement (Bathonien inférieur de Bayeux). — A, *Northernites linguiferus*; B, *Cadomites Daubengi*.

n'offrent pas, en général, une aussi grande simplification de la ligne de suture; leur nombre tend d'ailleurs à s'augmenter à mesure que l'on approche du Sénonien : il y a donc une certaine coïncidence synchronique entre l'histoire du déroulement et celle de la simplification de la ligne de suture.

La forme de l'ouverture présente aussi de curieuses variations chez les Ammonites mésozoïques. Dans un même gisement, l'on rencontre souvent des coquilles qui ont des caractères identiques d'ornementation et de cloisonnement, mais dont les unes ont leur tour

externe plus ou moins réfracté, leurs dernières cloisons à évolution presque arrêtée, et leur ouverture munie d'apophyses jugales ou plus exactement péricéphaliques, tandis que les autres témoignent d'un développement régulier et offrent un péristome entier (fig. 40). Les Ammonites à apophyses ou *Ammonites scaphitoïdes*, sont beaucoup plus petites que les autres et aucun individu de taille intermédiaire ne raccorde les deux types. Munier-Chalmas voyait dans cette différenciation le témoignage d'un dimorphisme sexuel, les formes à ouverture réfractée correspondant à des mâles nains.

Le dimorphisme sexuel est, il est vrai, assez répandu chez les Céphalopodes vivants; mais son amplitude varie beaucoup suivant les groupes. Dans *Nautilus*, le mâle et la femelle ne semblent guère différer; le premier, proportionnellement un peu plus grand dans *Spirula*, est légèrement plus petit dans *Sepia*, *Sepiola*, *Loligo*; la coquille, dans ces trois genres, dessine une concavité plus large et plus profonde chez la femelle. Le mâle d'un Sépiolidé, *Rossia macrosoma*, mesure seulement les 7/10 de la femelle, tandis que, chez *Octopus vulgaris*, il atteint cinq fois sa taille et demeure, par contre, dix à quinze fois plus petit chez l'*Argonaute*, dont la femelle enserme une coquille entre les palmures terminales de sa première paire de bras. Une autre famille d'Octopodes, voisine des Argonautidés, les Trémoctopidés (*Parasira*, *Tremoctopus*), présente aussi des mâles beaucoup plus petits que les femelles : celles-ci n'ont pas de coquille, mais leurs deux premières paires de bras sont unies par une palmure.

En somme, la réduction de taille des mâles n'est vraiment accusée, parmi les Céphalopodes, que chez des types tout à fait spéciaux et d'ailleurs assez proches les uns des autres, *Argonauta*, *Parasira*. Or il ne semble pas que ce soit de ces Mollusques très évolués qu'il

convienne de rapprocher les Ammonites, mais bien des groupements archaïques de Tétrabranchiaux, comme les Nautilus, ou plutôt de Dibranchiaux, comme les Spirules, c'est-à-dire de genres où mâles et femelles ne diffèrent guère de taille. Les affinités zoologiques des Ammonites seraient donc plutôt défavorables à l'hypothèse du dimorphisme sexuel.

Le petit nombre des individus scaphitoïdes, chez les Ammonites, pourrait cependant être invoqué en faveur de la manière de voir de Munier-Chalmas : actuellement on compte, en effet, 15 p. 100 de mâles chez *Loligo* et 25 p. 100 chez *Octopus*; les mâles de *Nautilus*, *Spirula*, *Sepia* et *Argonauta*, sont aussi moins fréquents que les femelles.

Le nanisme des mâles ne s'observe, d'ailleurs, que dans quelques groupes d'animaux, où il est lié le plus souvent au parasitisme (Polychètes, Trématodes, Pseudhelminthes, Copépodes, Cirripèdes, Isopodes), plus rarement à la fixation (Cirripèdes), ou à la vie sédentaire dans le sable (Géphyriens). Deux types d'organismes libres, les Rotifères, où une fixation au moins momentanée s'observe toujours, et les Trichotomes, encore mal connus, ont aussi il est vrai des mâles de petite taille, mais ceux-ci sont réduits à ne vivre que quelques jours. En général, le nanisme du sexe masculin est donc propre à des animaux parasites ou fixés : il reste surtout fréquent dans les embranchements des Arthropodes et des Vers et y caractérise des groupes d'organisation relativement inférieure.

Le nanisme des mâles de l'Argonaute et des Trémotopidés pourrait, dans quelque mesure, être comparé à celui que détermine le parasitisme. On sait en effet que, chez ces Céphalopodes, un bras du mâle, modifié en organe de reproduction, se détache spontanément et demeure ensuite inclus dans la cavité palléale de la

femelle. Cette autotomie de l'organe mâle ne s'observant que dans les deux familles de Céphalopodes actuels les plus évoluées, il est bien peu probable que les Ammonites paléozoïques ou mésozoïques aient présenté une telle particularité. On ne la constate, d'ailleurs, aujourd'hui que chez des Mollusques dépourvus de coquilles ou ne possédant qu'une conque nidamentaire.

Des faits assez comparables à ceux constatés parmi les Ammonites s'observent chez les Nautilus fossiles, qui présentent un rétrécissement plus ou moins marqué de l'ouverture par inflexion des bords latéraux, dorsaux ou ventraux; ce caractère spécial indique que l'animal demeurerait presque entièrement enfermé dans sa coquille.

Zittel a fait remarquer que chaque genre de Nautiloïde à ouverture rétrécie, offre les mêmes caractères extérieurs qu'un type de la série des Tétrabranchiaux à large ouverture. Cependant le paléontologiste de Munich a cru devoir écarter pour ces Mollusques l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel, parce que le nombre des espèces dans les genres à ouverture réfractée est bien inférieur à celui des types à ouverture entière. Or, il convient de remarquer qu'il en est de même chez les Ammonites, auxquelles paraît s'appliquer aussi l'argument développé par Zittel.

Le dimorphisme de ces Céphalopodes n'est, d'ailleurs, pas constant, même pour un type déterminé. Ainsi l'une des familles d'Ammonites qui compte les plus remarquables types scaphitoïdes, les Oppéliidés, ne présente pas de formes réfractées pendant la dernière phase de son évolution, à l'Aptien : il y a là encore un fait important plutôt défavorable à l'hypothèse des mâles nains.

Il semble que l'on puisse penser avec P. Fischer que les expansions du péristome de certaines Ammonites

sont comparables aux digitations du pourtour de l'ouverture de divers Gastéropodes : Aporrhaidés et Strombidés. Les coquilles d'*Aporrhais* de la Méditerranée, par exemple, appartiennent à trois formes distinctes par leur taille et leur dernier tour qui présente seul des différences d'ornementation : le type le plus petit est précisément celui où le péristome dessine le plus grand nombre de digitations.

Les exemples les plus remarquables de dimorphisme qui ont été décrits sont ceux des Ammonites jurassiques : ils ont été observés parmi les Dérocératidés, les Ariétitidés, les Polymorphidés, les Célocératidés et les Oppéliidés. Déjà représentés au Sinémurien, les Ammonites dimorphiques sont beaucoup plus nombreuses au Bajocien et au Bathonien ; elles deviennent de plus en plus rares au Callovien, à l'Oxfordien, à l'Oolithique moyen et supérieur. On en a aussi signalé deux cas chez les Arcestités, un dans le Permien et un dans le Trias ; puis un autre chez les Lytocératidés du Barrémien et de l'Aptien, où il se traduit par un décollement partiel de la spire. Peut-être faut-il ajouter à cette liste diverses Ammonites à tours disjoints du Crétacé moyen et supérieur.

Il est remarquable de constater que les périodes où le dimorphisme semble se manifester de préférence, Trias supérieur, Oolithique inférieur et moyen, Crétacé, sont aussi celles où se produit un déroulement des Ammonites. Ces deux modes de différenciation seraient liés plus ou moins directement à certaines conditions de milieu ou à certains stades d'évolution des Ammonites. Ainsi É. Haug a fait remarquer que le dimorphisme se traduit chez *Sonninia* et *Tropidoceras* par des lobes bifides remplaçant des lobes trifides et par des tours de moins en moins embrassants chez les individus considérés comme mâles. Or *Lytoceras*, qui a des tours

non embrassants ou à peine embrassants, présente des lobes trifides dans le jeune âge, bifides ensuite; *Hamites* et *Baculites*, que l'on a longtemps rangé à tort parmi les *Lytocératidés*, ont aussi des lobes bifides et la même observation peut être faite pour certains types de *Scaphites*. D'autre part, W. Kilian a constaté que chaque forme de *Crioceras* ou d'*Ancyloceras* correspond à une forme moins enroulée de *Toxoceras*.

Simplification du dessin de la ligne de suture, déroulement de la spire, réfraction du dernier tour et développement d'apophyses jugales, témoignent de tendances qui se sont manifestées à peu près simultanément au cours de l'évolution des Ammonites, au Trias supérieur, à l'Oolithique inférieur et au Crétacé. Il y a là des faits biologiques dont l'approximative simultanéité est un peu comparable à celle qui, au cours de l'évolution des Mammifères tertiaires, s'est traduite par la réduction du nombre des doigts et l'allongement des métapodes chez les Périssodactyles et les Artiodactyles.

**2. Classification des Ammonites des temps secondaires.** — Dans la classification de É. Haug, les principales familles d'Ammonites représentées aux temps secondaires sont les suivantes : Prolécanitidés, Cératidés, Pinacocératidés, Phyllocératidés, Lytocératidés, Égocératidés, Ariétitidés, Harpocératidés, Célocératidés, Hoplitidés, Acanthocératidés, Oppéliidés.

Aucune famille d'Ammonites des terrains primaires et triasiques ne subsiste dans le Lias, à l'exception des Phyllocératidés. C'est, d'ailleurs, ce groupe de Céphalopodes qui paraît avoir donné naissance à l'ensemble des formes jurassiques et crétacées, hormis les Cadocératidés, Pulchéliidés, et Oppéliidés.

a) *Les Prolécanitidés.* — Les *Prolécanitidés* dont la

coquille est lisse, ombiliquée et assez plate, font leur apparition au Dévonien récent avec *Prolecanites*, qui se continue dans le Dinantien inférieur, et que remplace, dans le Dinantien supérieur, *Paraprolecanites* : ces genres ont les lobes indivis. Mais dès le Dinantien, cette famille compte aussi des Ammonites à lobes fourchus, comme *Pronorites*, qui persiste jusqu'au Permien, où il donne naissance à *Medlicottia*, caractérisé par ses nombreux lobes bifides et ses selles linguiformes (fig. 38, A à K). Après avoir pris un grand essor au Permien, les Prolecanitidés offrent encore des représentants au Trias.

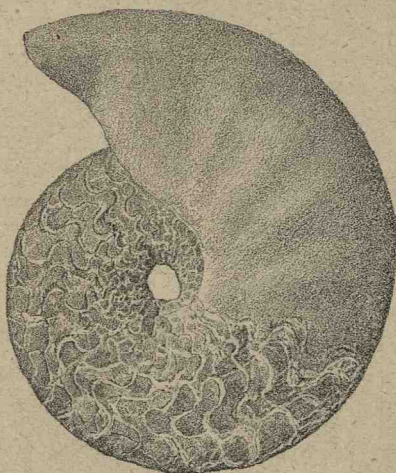


Fig. 41. — CERATITES NODOSUS.  
Trias germanique. Diam. : 0<sup>m</sup>,35.

b) *Les Cératidés*. — Les *Cératidés* commencent avec *Tirolites* du Trias inférieur qui dériverait d'un *Goniatite* tel que *Prolecanites*. Leur évolution conduit à *Ceratites* (fig. 41), dont les formes plus ou moins ornées se distinguent par des cloisons relativement simples, à selles limitées par un contour régulier et lobes finement dentés; certains rameaux subissent même une



évolution régressive, qui se traduit par un retour des cloisons au type goniatite et une tendance au déroulement qui donne des coquilles droites ou même turriculées (fig. 38, O à R).

c) *Les Pinacocératidés*. — Un rameau des Géphyrocératidés donne au Trias moyen et supérieur des types à cloisons de plus en plus compliquées, qui constituent la famille des *Pinacocératidés* : le terme ultime de leur évolution, *Pinacoceras*, présente au Norien une espèce géante de 1<sup>m</sup>,50 de diamètre, *Pinacoceras Metternichi*, à tours extrêmement tranchants, à cloisons atteignant par le nombre de leurs éléments et par leur degré de découpe le maximum de complication observée chez les Ammonites (fig. 38, U, V).

d) *Les Phyllocératidés*. — Les *Phyllocératidés* sont caractérisés par leurs selles nombreuses, décroissant régulièrement de hauteur depuis la région siphonale jusqu'à l'ombilic et se terminant par des têtes arrondies. La coquille, qui présente de fines stries d'accroissement sur la région siphonale largement cintrée, se compose de tours lisses, très embrassants, ne laissant en leur milieu qu'un ombilic extrêmement réduit. Cette famille est la seule qui persiste du Trias au Crétacé; ses représentants pullulaient, avec ceux des Lytocératidés, sur les fonds vaseux dans les parties de la zone bathyale, où une température relativement constante leur assurait des conditions de vie favorable, particulièrement au voisinage de la région axiale des géosynclinaux.

Au Trias, les *Phyllocératidés* comprenaient les genres *Monophyllites*, apparu au début du Trias moyen, et *Discophyllites*, propre au Trias le plus récent : par leur mode d'enroulement, ces Ammonites se rattachent à *Gephyroceras*. Elles sont remplacées au Jurassique, par *Phylloceras* qui atteint alors son maximum, puis se

continue jusqu'à la fin du Crétacé sans subir de transformations notables.

e) *Les Lytocératidés*. — La ligne de suture des *Lytocératidés* n'offre qu'un nombre très restreint d'éléments, trois selles, une externe et deux latérales, toutes profondément bifides; selles et lobes sont très découpés. Les tours, à région siphonale arrondie, ne sont presque jamais embrassants, souvent même à peine en contact ou complètement disjoints (*Macroscaphites*, fig. 39, B).

Représentée au Jurassique par *Lytoceras*, cette famille rappelle, par la forme générale de ses cloisons, les *Phyllocératidés* et les *Égocératidés*, que *Monophyllites* relierait les uns aux autres. L'un des deux groupes d'Ammonites déroulées du Crétacé inférieur doit être attribué aux *Lytocératidés*; mais seul le genre *Lytoceras* persiste au Crétacé moyen et supérieur où d'ailleurs il ne manifeste guère de modifications importantes.

f) *Les Égocératidés*. — Les *Égocératidés*, à tours faiblement embrassants et à ornementation assez vigoureuse, comptent comme principaux genres : *Psiloceras* de l'Hettangien inférieur, *Schlotheimia* de l'Hettangien supérieur, *Ægoceras* du Lotharingien, du Pliensbachien et du Domérien. *Psiloceras* a une coquille aplatie marquée de très fines stries, des tours arrondis faiblement contigus, une ligne de suture très simple et une dernière chambre occupant un peu plus d'un tour de spire : la phylogénie des nombreuses espèces de ce genre, a permis à Hyatt de reconstituer une série continue de formes reliant *Monophyllites* à *Schlotheimia* et à *Ægoceras*. Les côtes fortes et écartées de ce dernier genre s'aplatissent ou se divisent en franchissant la région siphonale; celles de *Schlotheimia* sont au contraire nettement interrompues entre les deux flanes.

g) *Les Ariétitidés*. — Les *Ariétitidés* ont des côtes simples, droites ou falciformes, une carène siphonale

et des cloisons à éléments peu nombreux mais très découpés. Les principaux genres sont *Arietites*, qui possède un large ombilic, des côtes droites, une forte carène bordée de deux profonds sillons, et *Amaltheus*, qui se distingue par son ombilic étroit et sa carène tranchante ou cordée. Descendants probables des Égocératidés, les Ariétitidés, très nombreux dès le début du Lias, ont persisté jusque dans l'Oolithique inférieur.

h) *Les Harpocératidés.* — L'ornementation des *Harpocératidés* consiste en côtes ou stries en formes d'S, dirigées d'abord vers l'ouverture, recourbées fortement ensuite vers l'arrière, puis rebroussées en avant, parcourant ainsi toute la largeur des tours : chacun de ceux-ci recouvre au moins la moitié de celui qui le précède, et présente généralement une carène bien accusée. Ces Céphalopodes, dont le genre type est *Harpoceras*, se rencontrent dans le Domérien et le Lias supérieur, où ils atteignent leur maximum.

i) *Les Célocératidés.* — Les *Célocératidés*, qui se subdivisent en Célocératinés, Cosmocératinés et Périssphinctinés, sont des Ammonites à ornementation presque toujours accusée.

Parmi les *Célocératinés*, se classent les genres *Cæloceras*, à ombilic large, côtes tuberculées, divisées en faisceaux et interrompues sur la région ventrale, et *Reineckeia*, chez lequel on observe de forts sillons. Différenciés des Égocératidés au début du Lias moyen, les Célocératinés disparaissent de nos mers, à l'Aalénien, pour revenir au Bajocien et donner naissance à de nouveaux rameaux, les *Cosmocératinés* et les *Périssphinctinés*.

Les *Cosmocératinés*, à large ombilic et région siphonale aplatie ou creusée d'un sillon, persistent dans l'Oolithique supérieur et peut-être même dans le Crétacé inférieur. Leurs principaux genres sont : *Parkinsonia*, qui, tuberculé dans le jeune âge, a des côtes inter-

rompues par un sillon; *Cosmoceras* (fig. 42), à ornementation fortement tuberculée; *Macrocephalites*, dont l'ombilic est très réduit et dont les côtes, plusieurs fois bifurquées, se continuent sur le pourtour de la coquille sans renflements accusés.

Les *Périsphinctinés*, répandus dans tout l'Oolithique, ont des côtes droites, ramifiées, non tuberculées et continues sur la zone externe; leurs tours, à section arrondie, sont très embrassants. L'on trouve parmi eux, à côté du genre type, *Perisphinctes*, des Ammonites essentiellement boréales, *Virgatites* et *Craspedites*.

j) *Les Hoplitidés.* —

Les caractères les plus constants des *Hoplitidés* consistent dans l'aplatissement de la région siphonale où se produit une interruption des côtes, qui, bifurquées à partir des tubercules periombilicaux, se sont ensuite infléchies vers l'avant. Cette importante famille dérive des Célocératidés et se divise en cinq sections ayant pour types les genres *Berriasella*, *Parahoplites*, *Hoplites*, *Placenticeras*, *Sonneratia*.

*Berriasella*, le genre le plus ancien, se relie à *Perisphinctes*; il s'individualise vers le début de l'Oolithique supérieur et ses descendants s'éteignent à l'Aptien, après avoir donné toute une série de formes d'Ammonites déroulées. Le rameau de *Parahoplites*, apparu dès le Valanginien, avec des formes à côtes interrompues sur la région siphonale, prend, au Crétacé moyen, un grand

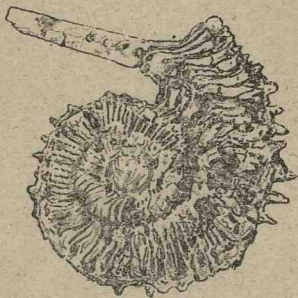


Fig. 42. — COSMOCERAS ELISABETHÆ. — Callovien du Wiltshire. Diam. : 0<sup>m</sup>,057.

développement et se continue jusqu'au Campanien par *Mortoniceras*, Ammonite carénée à ombilic large et ornementation accusée. *Hoplites* et son descendant, *Schlænbachia*, à carène lisse et cordée, à côtes fortes et tuberculeuses, sont signalés depuis l'Albien jusqu'au

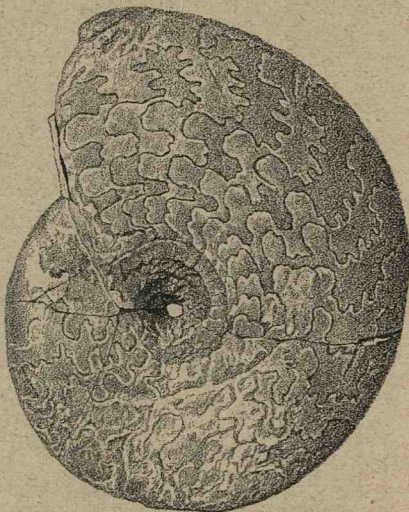


Fig. 43. — HOPLITOIDES.  
Crétacé sup. d'Espagne. Diam. : 0<sup>m</sup>,24.

Campanien. *Placenticeras*, connu des mêmes terrains, est caractérisé par les nombreux éléments de sa ligne de suture et par ses selles latérales uniindentées; il faut en rapprocher *Neolobites*, du Cénomaniens, remarquable par ses cloisons de Goniatite. Un quatrième groupe compte comme principaux représentants : *Sonneratia* (Aptien-Santonien), à côtes fortes, faiblement tuberculées autour de l'ombilic, simplement divisées sur les

flancs et interrompues extérieurement; *Hoplitoides* (Turonien-Coniacien de l'Afrique septentrionale et centrale), à région ventrale bicarénée et suture presque cératiforme (fig. 43); *Stoliczkaia* (Aptien-Cénomanién) à côtes bifurquées, continues, plus ou moins élargies sur la zone siphonale et à cloison simple assez découpée dans le jeune âge. A ce dernier genre se rattache peut-être un type déroulé, *Scaphites*, répandu du Cénomanién au Maestrichtien (fig. 39, A).

*k) Les Acanthocératidés.* — Les *Acanthocératidés* ont des côtes non divisées, des tubercules sur les flancs et généralement sur la région siphonale, des lobes arrondis et une suture souvent cératiforme. Dérivés à l'Albien des *Hoplitidés*, ils comptent de nombreux genres que l'on peut répartir en quatre groupes ayant pour formes initiales *Acanthoceras*, *Barroisiceras*, *Sphenodiscus* et *Hamites*.

*Acanthoceras*, qui est peut-être apparenté à *Stoliczkaia*, débute à l'Albien, se continue au Cénomanién et donne naissance au genre *Mammites* dans le Turonien. A la même époque s'individualise une curieuse série propre aux mers de la province équatoriale et comprenant : *Fagesia*, dont la forme externe simule *Pachyceras* de l'Oolithique; *Choffaticeras*, qui rappelle tout à fait par son aspect général *Oxynoticeras* du Lias : les cloisons de ces Ammonites reproduisent aussi la physionomie de la ligne de suture des genres correspondant du Jurassique; *Choffaticeras* se continuerait par *Hemitissotia* au Coniacien. Dans cet étage les autres Céphalopodes à région siphonale carénée, ornementation vigoureuse, au moins dans le jeune âge, et ombilic étroit, constituent un groupement spécial, dont les principaux représentants sont *Barroisiceras*, à cloisons encore normales, et *Tissotia*, qui est par excellence un « Cératite de la Craie », comme son descendant santonien *Heterq-*

*tissotia*. *Sphenodiscus*, remarquable par le grand nombre des éléments de sa ligne suturale, se rencontre du Turo-nien au Maestrichtien. La série qui se relie à *Hamites* comprend des formes à modes variés de déroulement, répandues de l'Albien au Maestrichtien (*Turrilites*, *Heteroceras*, fig. 39, C et D). La coquille de *Baculites*, un des types extrêmes du groupe, se développe en spire plane dans le très jeune âge, en ligne droite ensuite, avec une suture faiblement découpée (fig. 39, E). Celle de *Nipponites* du Crétacé supérieur japonais, est tout d'abord régulière, car ses premiers tours sont enroulés en hélice sénestre; mais elle ne tarde pas à se contourner sur elle-même à la façon d'un Ver; son aspect qui rappelle alors tout à fait celui d'un Gastéropode de nos côtes, *Vermetus*, indique un animal benthique, vivant sans doute à peu près immobile.

1) *Les Oppéliidés*. — *Oppelia* a, au moins dans le jeune âge, des côtes falciformes atténuées du côté interne, un bord tranchant, mais non caréné, des tours très embrassants et un ombilic assez réduit. Connu du Bajocien à l'Aptien, ce genre ne présente d'affinité avec aucune Ammonite liasique, mais plutôt avec des types triasiques, comme *Gymnites*; il semble qu'on puisse retrouver sa descendance jusqu'au Cénomanién.

### β. *Les Bélemnites*.

Les paléontologistes considèrent depuis longtemps les *Bélemnites* comme des Dibranchiaux, dont le corps rappelle celui des Décapodes actuels par sa forme allongée, sa poche à encre et son épais manteau. Diverses empreintes des parties molles de ces Céphalopodes, trouvées notamment à Solnhofen, ont déterminé G. C. Crick à admettre la présence, autour de la tête de ces Mollusques, de six gros bras inégaux, armés

d'une double rangée de crochets courbés et de différentes grosseurs. Les Bélemnites seraient des Hexapodes, groupe archaïque de Dibranchiaux qui se séparerait ainsi à la fois des Décapodes (Calmars et Seiches) et des Octopodes (Poulpes). Le nombre des bras n'a d'ailleurs peut-être pas, dans la classification des Céphalopodes, toute l'importance qu'on lui attribuait autrefois : plusieurs genres de Dibranchiaux vivants, *Grimalditeuthis*, *Chaunoteuthis*, *Octopoteuthis*, *Tænius* et *Leachia*, qui se rattachent nettement par leur organisation générale aux Décapodes, n'ont cependant que huit bras. La morphologie externe des Bélemnites a pu en tous cas être reconstituée avec une certaine précision, ce qu'il n'a pas encore été possible de faire pour les Ammonites : l'animal se terminait du côté opposé à la tête, par une région acuminée où était logée une partie de la coquille entièrement interne, composée de trois pièces : le *rostre*, le *phragmocône* et le *conothèque*.

Le *rostre*, la pièce la plus fréquemment conservée à l'état fossile, est constitué par du calcaire ; il est de forme cylindrique et terminé en cône à son extrémité. La calcite s'y présente en prismes très fins, disposés radialement, autour d'un axe longitudinal ou ligne apicale, dans des plans superposés : la cassure est donc normalement de direction perpendiculaire à cet axe et présente une structure rayonnante. La ligne apicale, au lieu de correspondre à l'axe géométrique du cylindre, est relativement proche du côté ventral.

La surface du *rostre* n'est que rarement lisse ; elle offre le plus souvent des sillons vers l'une ou l'autre de ses extrémités ou même sur toute sa longueur ; chez *Belemnitella*, des impressions vasculaires arborescentes s'y gravent profondément. La terminaison aiguë du *rostre* est libre ; l'extrémité opposée, qui se soude aux deux autres parties de la coquille, est creusée à sa face



antérieure, d'une cavité conique, l'*alvéole*, où est logé le *phragmocône*. Celui-ci se compose d'une enveloppe, le *conothèque*, qui se moule sur la cavité de l'alvéole et

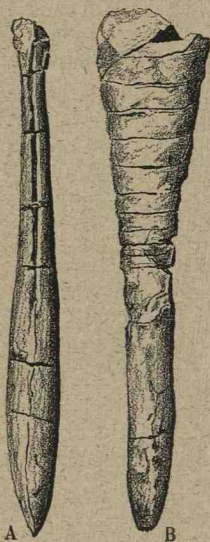


Fig. 44. — BÉLEMNITES. — A, Rostre de *Belemnopsis semihastatus*, Oxfordien de Wurtby (Angleterre), long. : 0<sup>m</sup>,18; B, Rostre et phragmocône de *Duvalia Grasi*, Barrémien de Castellane long. : 0<sup>m</sup>,165.

de cloisons transversales, en forme de verres de montre, concaves en avant. Ces cloisons limitent des chambres successives qui sont les homologues de celles des Nautilus et des Ammonites : la première chambre, ou *loge initiale*, est une vésicule sphérique comparable à celle de la Spirule; les autres sont traversées par un siphon marginal ventral (fig. 27, C).

Le conothèque se prolonge en dehors de l'alvéole sous la forme d'un entonnoir. Le côté dorsal de cette paroi se continue en avant par une lame mince, foliacée et incurvée, le *proostracum*; cette partie de la coquille, très délicate, est rarement fossilisée.

Le phragmocône, avec ses cloisons et son siphon, correspond à la coquille externe des Ammonites et des Nautilus. Il était peut-être externe au début du développement de la Bélemnite et demeurerait ainsi pendant un certain temps; mais l'accroissement de l'animal devenant avec l'âge plus rapide que celui de la coquille, celle-ci finissait par être débordée par la lame dorsale du manteau. Le phragmocône devenu alors interne se transformait en un simple appareil de sou-

tien qui acquérait en avant et en arrière deux appendices : le proostracum et le rostre. Dans les temps tertiaires il y a régression du phragmocône chez les types qui continuent ces Céphalopodes.

Les plus anciens genres de Bélemnites sont caractérisés par la grande longueur de leur phragmocône et par le large espacement de leurs cloisons : *Aulacoceras* du Trias des Alpes et de Timor présente deux sillons latéraux profonds. D'une façon assez générale, les formes qui apparaissent au Lias n'ont pas de sillon ventral, ou en ont un limité à la région proximale; à l'Oolithique, ce sillon s'étend sur toute la longueur du rostre (*Belemnopsis*) (fig. 44, A) et, au Crétacé inférieur, il ne subsiste plus que vers la pointe. Des types très spécialisés s'observent dès cette époque, comme *Duvalia* (Tithonique et Crétacé inférieur), dont le rostre est aplati (fig. 44, B) et *Belemnitella* (Crétacé supérieur), à pointe mucronée et extrémité opposée découpée par une courte échancrure pénétrant jusqu'à l'alvéole.

A côté des Bélemnites se place *Belemnoteuthis*, répandu du Callovien au Crétacé inférieur et remarquable par le développement de son phragmocône, la réduction de son rostre devenu un simple enduit de calcaire ou de conchyoline enveloppant le phragmocône. Des empreintes du Trias de Carinthie ont permis à Suess de signaler dans ce genre la présence d'une poche à encre et de dix longs bras égaux portant deux rangées de crochets.

#### F. — LES REPTILES DES TEMPS SECONDAIRES.

Les principaux *Reptiles* des temps secondaires appartiennent aux cinq ordres des *Ichthyosauriens*, des *Sauroptrygiens*, des *Pythonomorphes*, des *Dinosauriens* et des *Ptéosauriens*.

α. *Les Ichthyosauriens.*

Les *Ichthyosauriens* sont des Reptiles marins, restés archaïques par certains caractères, quoique assez spécialisés sous bien des rapports. Leur tête volumineuse se termine par un museau allongé qui rappelle celui des Dauphins; les orbites sont grandes et le carré demeure solidement fixé au crâne; les dents, dont le nombre peut atteindre 180 à 200, sont coniques et implantées dans une gouttière. Le cou, très réduit, ne compte qu'une ou deux vertèbres; le tronc, large et bien développé, porte une nageoire dorsale entièrement cutanée et se termine

par une queue plutôt longue, entourée d'une nageoire formée par un repli de peau vertical, et non pas horizontal, comme chez les Cétacés; toutes les vertèbres sont amphi-céliques et le sternum fait défaut. L'ilion n'est point attaché à la colonne vertébrale et reste libre dans les chairs.

Des quatre membres en forme de nageoires, les postérieurs sont les plus petits; tous se terminent par une rame due à l'*hyperphalangie*, c'est-à-dire à la

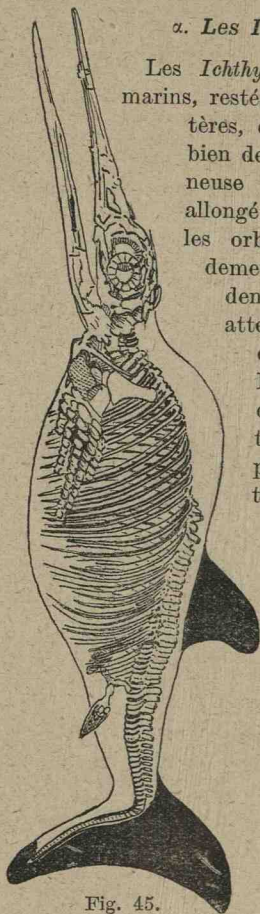


Fig. 45.

ICHTHYOSAURUS QUADRISCISSUS, — Lias supérieur du Wurtemberg. Long. : 2<sup>m</sup>.

multiplication du nombre des phalanges longitudinalement et transversalement : il en résulte le dédoublement d'un ou de deux doigts qui se traduit par la formation de six à huit rangées de quatre à cinq phalanges ; l'ensemble qui peut comprendre 30 phalanges, était réuni par une membrane cutanée dont on a souvent retrouvé l'empreinte fossilisée (fig. 45). La palette ainsi constituée devait être remarquablement flexible ; son développement phylogénique témoigne de la transformation progressive d'un membre de marcheur en nageoire.

Les Ichthyosaures étaient des carnassiers qui vivaient, comme les Dauphins actuels, de Poissons, de Céphalopodes (Ammonites), de Crustacés et même de leurs semblables ; des débris de squelettes de ces divers animaux ont été retrouvés, en effet, dans les coprolithes d'Ichthyosaures, qui portent d'ailleurs une empreinte révélant l'existence d'une valvule spirale de l'intestin. Ces Reptiles étaient vivipares comme l'indique la présence, à l'intérieur du corps de grands individus, de squelettes de fœtus bien conservés et dont le nombre pouvait varier de un à dix.

Cet ordre forme un groupe très homogène qui a joué un rôle important dans les mers jurassiques. Le genre le plus ancien, *Mixosaurus* du Trias des Alpes et du Spitzberg, a un mètre de longueur et présente encore des caractères de quadrupède terrestre le rapprochant des Protorosauriens, comme l'allongement relatif du radius et du cubitus. Des types voisins ont été décrits du Trias de l'Amérique du Nord. *Ichthyosaurus*, qui compte cinquante espèces et atteint son maximum au Lias, a vécu du Trias supérieur au Crétacé inférieur dans l'Europe occidentale, le Groenland, la Patagonie, l'Inde, Céram, l'Australie et la Nouvelle-Zélande ; il possède cinq à six doigts ou même davantage et sa taille varie de 1 à 15 mètres. Le dernier terme de la

série des transformations des membres en nageoires est atteint par *Ophthalmosaurus*, de l'Oolithique supérieur et du Crétacé inférieur de l'Europe occidentale et de l'Amérique du Nord.

### β. *Les Sauroptérygiens.*

Les *Sauroptérygiens* ont un petit crâne percé d'un trou pariétal, une fosse temporale unique de grande dimension et un seul arc temporal. L'os carré reste solidement uni au crâne; le cou est très long; les vertèbres sont modérément amphicéliques-platycéliques, les ceintures pectorale et pelvienne se développent largement, la première formant un anneau complètement soudé. Les dents coniques, courbées et ornées de sillons, s'insèrent dans des alvéoles, et les membres, comme ceux des Ichthyosaures, ont la forme de palettes. Les Sauroptérygiens comprennent toute une série de genres, depuis des types lacertiformes marcheurs jusqu'à des animaux nageurs marins rappelant un peu les Cygnes. On les divise en *Trachélosauriens*, *Nothosauriens* et *Plésiosauriens*.

Les *Trachélosauriens*, dont le cou est assez long et le corps relativement court, sont représentés par *Trachelosaurus*, sorte de Lézard de 1<sup>m</sup>,50 à 1<sup>m</sup>,70, du Trias inférieur d'Allemagne.

Les *Nothosauriens* ont une tête proportionnellement volumineuse et allongée. Leurs membres, analogues à ceux des animaux terrestres, sont soutenus par des os longs et grêles, avec un trou épicondylaire à l'humérus; leurs cinq doigts armés de griffes présentent au moins chacun cinq phalanges.

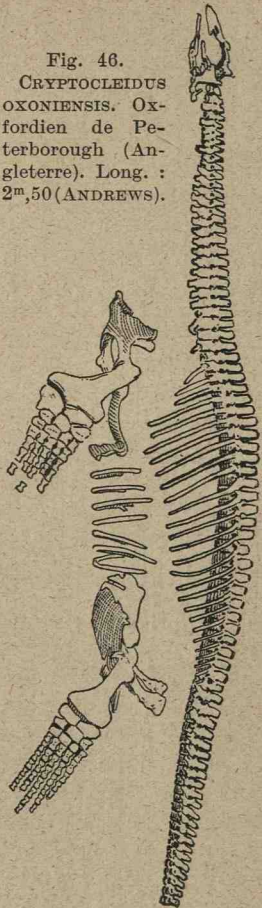
*Nothosaurus* du Trias moyen et supérieur d'Allemagne avait trois mètres de longueur et un sacrum formé de trois à cinq vertèbres non soudées. *Lariosaurus* du

Trias alpin, sensiblement plus petit, variait de 20 à 90 centimètres.

Les *Plésiosauriens* sont remarquables par leur crâne petit et ovale, terminant un très long cou, leur sacrum formé de une ou deux vertèbres non soudées, leurs ceintures pectorale et pelvienne élargies du côté ventral et réunies aux côtes en une forte ossature thoracique et abdominale, leurs membres transformés en nageoires, où l'hyperphalangie porte seulement sur les divisions transversales des doigts. *Plesiosaurus* a un cou de dix mètres de long formé de 28 à 40 vertèbres, tandis que son corps n'atteint que trois à cinq mètres. Ce genre débute dans le Trias moyen et persiste jusqu'au Crétacé inférieur en Europe et dans l'Afrique du Sud. Un type voisin a été signalé de l'Inde et un autre un peu plus éloigné, *Cryptocleidus*, de l'Oxfordien d'Angleterre et de Russie (fig. 46).

Fig. 46.

CRYPTOCLEIDUS  
OXONIENSIS. Ox-  
fordien de Pe-  
terborough (An-  
gleterre). Long. :  
2<sup>m</sup>,50 (ANDREWS).



*Elasmosaurus*, du Crétacé supérieur de Russie et de l'Amérique du Nord, a le cou extrêmement développé

(60 à 70 vertèbres) : sa longueur totale atteint quinze mètres.

### γ. *Les Pythonomorphes.*

Les *Pythonomorphes* sont de grands Reptiles marins serpentiformes. Leur crâne présente un trou pariétal et un seul arc temporal, le supérieur; l'os carré est grand et mobile; les dents sont fixées, par des socles osseux, sur les maxillaires ou sur les ptérygoïdiens; les quatre membres ont la forme de nageoires. Ces animaux, qui ont été indiqués du Crétacé de l'Europe, de l'Afrique méridionale, de l'Amérique et de la Nouvelle-Zélande, accusent des analogies assez marquées avec des Lacertiliens, en particulier avec les Varans. On les répartit en deux sous-ordres : les *Dolichosauriens* et les *Mosasauriens*.

Les *Dolichosauriens* ou *Platynotes* ont le corps très allongé, la tête petite, les mandibules soudées entre elles à la symphyse, les ceintures pectorale et pelvienne bien développées. *Dolichosaurus* du Crétacé d'Angleterre est remarquable par son cou qui avait un mètre de longueur. Divers genres du Néocomien de Dalmatie, tel que *Aigialosaurus*, sont intermédiaires entre les *Dolichosauriens* et les *Mosasauriens*.

Les *Mosasauriens* ont la tête puissante; leurs mandibules étaient sans doute unies entre elles à la symphyse par un ligament élastique permettant un large écartement comme chez les Serpents actuels. Ces Reptiles de grande taille ont remplacé, dans les mers crétacées, les Ichthyosaures et les Plésiosaures. *Mosasaurus*, dont le corps avait douze mètres de long et le crâne seulement un mètre, a été signalé du Crétacé moyen et supérieur de l'Europe, de l'Amérique du Nord et de la Nouvelle-Zélande.

### δ. *Les Dinosauriens.*

#### 1. Caractères généraux des Dinosauriens. —

Les *Dinosauriens* sont de grands Reptiles terrestres, dont le crâne présente deux fosses temporales et deux arcs temporaux, un trou préorbitaire, mais pas de trou pinéal; leurs dents sont portées seulement par les maxillaires; leurs côtes ont deux têtes et leur queue est relativement longue. Ces animaux forment un ordre très important par le nombre et la variété de leurs types triasiques, jurassiques et crétacés : c'est au Jurassique qu'ils ont atteint leur maximum de fréquence et de taille. Ils affectionnaient tout particulièrement les lieux marécageux et avaient des habitudes quelque peu aquatiques, mais leurs pattes ne sont jamais transformées en nageoires et leur corps demeure normalement assez élevé au-dessus du sol.

Ces Reptiles étaient herbivores ou carnivores. Les herbivores, qui comptent les plus gigantesques des quadrupèdes terrestres, se répartissent en deux groupements. Les uns, aux quatre membres subégaux, sont plantigrades et ongulés comme les Pachydermes : ils comprennent les *Sauropodes*, les *Stégosauridés* et les *Cératopsidés*. Les autres, les *Ornithopodidés*, possèdent des membres antérieurs beaucoup plus courts que les membres postérieurs qui servent seuls à la marche; par leur grande queue et par leur port ils rappellent les Kangourous. Enfin les carnivores ou *Théropodes* manifestent une tendance à acquérir l'allure de bipèdes, avec de petits membres antérieurs.

Les Dinosauriens dont certains au moins auraient été ovipares, si les très gros œufs découverts dans le Crétacé supérieur provençal doivent bien leur être attribués, avaient presque tous les vertèbres remplies d'air et cette pneumaticité s'étendait même aux os des



membres chez les Ornithopodes : une telle particularité laisse supposer l'existence d'un cœur à quatre cavités et d'une circulation à sang chaud. L'organisme de ces Reptiles, susceptible de nombreuses adaptations spéciales, les rapproche des Crocodiliens, des Lacertiliens et des Rhynchocéphales, d'une part, des Oiseaux et des Mammifères d'autre part. Ils débutent dans le Trias moyen, persistent jusque dans le Montien et peuvent être groupés en trois sous-ordres, les *Théropodes*, les *Sauropodes*, les *Orthopodes*.

**2. Les Théropodes.** — a) *Caractères généraux des Théropodes.* — Les *Théropodes* présentent des dents aiguës ou en poignard sur toute la longueur des mâchoires, des vertèbres opisthocéliques ou amphicéliques, creuses ou pleines et des os pneumatisés. Ces animaux carnivores ont une marche bipède en relation avec la brièveté de leurs membres antérieurs par rapport aux membres postérieurs que terminent des pattes plantigrades à cinq doigts ou des pattes digitigrades à trois ou quatre doigts. Ces Reptiles, dont la taille varie depuis celle d'un Chat (*Compsognathus*), jusqu'à celle d'un Éléphant (*Megalosaurus*), au Trias moyen, abondent au Jurassique, où ils atteignent leurs plus fortes dimensions, débutent et persistent jusqu'au Montien; on les répartit entre les cinq familles des *Platéosauridés*, *Thécodontosauridés*, *Céluridés*, *Mégalosauridés* et *Compsognathidés*.

b) *Les Platéosauridés.* — Les *Platéosauridés* ont des vertèbres amphicéliques, un pubis fortement étalé distalement, des ischions larges et des membres terminés par cinq doigts. *Plateosaurus* du Trias supérieur et du Rhétien de France et d'Allemagne est représenté par des genres voisins dans le Trias supérieur et le Rhétien de l'Afrique du Sud.

c) *Les Thécodontosauridés.* — Les *Thécodontosauridés* se distinguent par leurs vertèbres platycéliques ou amphi-céliques, leur pubis en forme de bâton, non élargi distalement et leurs membres robustes. *Thecodontosaurus* a été indiqué du Trias moyen et supérieur ainsi que du Rhétien de l'Angleterre, l'Allemagne, les Indes orientales, l'Australie et l'Afrique du Sud.

d) *Les Céluridés.* — Les *Céluridés* présentent des vertèbres cervicales opisthocéliques, un canal neural très élargi, des os des membres pneumatiques et un fémur plus court que le tibia. On les connaît depuis le Trias moyen jusqu'au Montien. Le type de la famille *Cælurus*, du Crétacé inférieur de l'Angleterre et de l'Amérique du Nord, était un Reptile pouvant atteindre deux à trois mètres, remarquable par l'allongement de ses vertèbres et la gracilité de ses métatarsiens. *Allosaurus* ou *Ceratosaurus* de l'Oolithique supérieur du Colorado (couches de Como), qui mesurait quatre à cinq mètres, avait une longue queue; il portait sur le crâne deux saillies, l'une nasale, terminée par une crête rugueuse, l'autre préfrontale, surmontant la cavité oculaire elle-même comprise entre une cavité préorbitaire plus petite et une cavité temporale plus grande. Les extrémités antérieures très courtes se terminaient par quatre doigts fonctionnels, tandis que les postérieures, qui comptaient seulement trois doigts, étaient soutenues par un fémur, un tibia et un péroné relativement courts, des métatarses soudés entre eux et avec la partie distale du tarse. *Tyrannosaurus* du Crétacé supérieur nord-américain, possédait un squelette de cinq mètres de haut; son crâne petit et ramassé présentait de chaque côté deux grosses cavités préorbitaires et une troisième plus petite (fig. 47).

e) *Les Mégalosauridés.* — Les *Mégalosauridés*, aux

vertèbres caudales pneumatisées, empruntent leur nom à *Megalosaurus*. Ce Reptile dont le fémur avait un mètre de longueur et l'omoplate 80 centimètres, est connu surtout grâce aux restes trouvés dans le Purbeckien; des ossements isolés ont été rencontrés depuis le Lias inférieur jusqu'au Danien, dans l'Europe

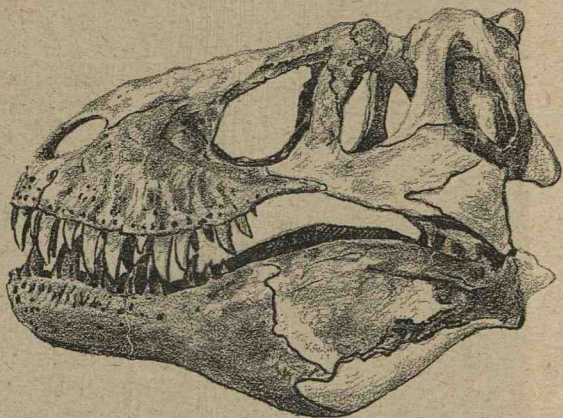


Fig. 47. — CRÂNE DE TYRANOSAURUS REX.  
Crétacé supérieur du Nord-Ouest américain (OSBORN).

centrale et méridionale, l'Inde, Madagascar, l'Australie et l'Amérique du Sud.

f) *Les Compsognathidés*. — Les *Compsognathidés* possèdent des vertèbres et des os de membres pneumatisés, un cou allongé, un fémur plus court que le tibia, des métatarses très longs, une main et un pied avec trois doigts fonctionnels armés de griffes. Un squelette complet de *Compsognathus* a été trouvé dans les calcaires lithographiques du Portlandien de Kelheim (Bavière); il révèle un animal long de 60 centimètres,

qui est le plus petit Dinosaurien décrit jusqu'à ce jour : son crâne avait seulement 75 millimètres. La même famille aurait été représentée dans l'Amérique du Nord par *Ornithomimus* de l'Oolithique supérieur (couches de Como) et *Ornitholestes* du Crétacé inférieur; celui-ci, qui mesurait 2<sup>m</sup>,20, avait un crâne percé de chaque côté de deux cavités préorbitaires.

**3. Les Sauropodes.** — a) *Caractères généraux des Sauropodes.* — Les *Sauropodes* se reconnaissent à leurs dents disposées sur toute la longueur des mâchoires, à leurs vertèbres cervicales et dorsales antérieures opisthocéliques, auxquelles font suite des vertèbres amphicéliques ou platycéliques, pneumatisées dans la région moyenne du tronc. Animaux lourds et massifs, ils étaient remarquables par leur tronc ramassé, leur cou allongé comme celui d'une Girafe, leur queue très grande, leurs quatre membres presque égaux qui en faisaient des quadrupèdes, leurs pieds plantigrades, à cinq doigts munis de sabots, et comparables à ceux des Éléphants. Leurs dimensions gigantesques, 20, 30 mètres ou plus de longueur, les classent comme les plus grands animaux terrestres qui aient existé. Ils se nourrissaient principalement de végétaux et peut-être aussi certains d'entre eux étaient-ils ichthyophages. Ce sont les moins spécialisés des Dinosauriens, mais non les plus anciens, car ils ont été précédés par les Théropodes. Cosmopolites pendant tout l'Oolithique, où ils font cependant défaut en Australie, ils persistent au Crétacé inférieur dans l'Europe, l'Amérique du Nord, l'Afrique orientale, Madagascar et l'Inde; leurs restes les plus jeunes ont été signalés du Montien de Patagonie. Quelques genres sont communs à l'Europe et à l'Amérique du Nord; ceux de l'Inde et de Madagascar sont identiques entre eux; enfin *Brachiosaurus* du Crétacé

américain se retrouverait dans l'Afrique orientale. Les nombreux genres de ce sous-ordre ont été répartis en quatre familles, les *Cétiosauridés*, les *Atlantosauridés*, les *Camarosauridés* et les *Diplodocidés*.

b) *Les Cétiosauridés*. — Les *Cétiosauridés* ont les vertèbres creuses, sauf celles du sacrum et de la queue. Le squelette de *Cetiosaurus*, découvert dans l'Oolithique inférieur d'Angleterre, atteint 12 mètres de long sur 3 de haut; son fémur mesure 1<sup>m</sup>,67 et son omoplate 1<sup>m</sup>,85. *Brachiosaurus* a été signalé de l'Oolithique supérieur du Nord-Ouest américain (couches de Como) et de l'Afrique orientale (couches de Tendagourou). La forme africaine, *Br. Brancai*, surpasse de beaucoup comme taille *Diplodocus*, d'après les restes isolés que l'on connaît de son squelette : l'humérus a 2<sup>m</sup>,10 de long : celui de *Diplodocus* n'avait que 0<sup>m</sup>,95 (fig. 53).

c) *Les Atlantosauridés*. — Les *Atlantosauridés* possèdent des vertèbres dorsales et caudales presque toutes creuses. *Brontosaurus*, dont le squelette a été entièrement reconstitué par Marsh, mesurait 18 mètres; son crâne très petit, avec une cavité cérébrale insignifiante, était porté par un cou remarquablement long, ne comptant pas moins de treize vertèbres, tandis que le tronc assez court, n'en avait que dix; les unes et les autres étaient percées d'un large canal neural. *Atlantosaurus*, un genre voisin, provenant également de l'Oolithique supérieur (couches de Como) du Nord-Ouest américain, atteignait 34 mètres dont 16 pour la queue; son fémur était haut de 2 mètres.

d) *Les Camarosauridés*. — Les *Camarosauridés* ont treize vertèbres cervicales et dix dorsales toutes cavernueuses; leurs quatre à cinq vertèbres sacrées et leurs vertèbres caudales sont au contraire pleines. *Camarosaurus*, de l'Oolithique supérieur de Como et du Wealdien d'Angleterre, aurait été aussi observé dans l'Oxfordien

de Portugal; son crâne présentait deux grands orifices nasaux et trois petites saillies préorbitaires supportant des cornes. Un genre voisin, *Gigantosaurus*, de l'Oolithique supérieur de l'Afrique orientale (Tendagourou), devait avoir comme lui une quinzaine de mètres de longueur. *Titanosaurus*, du Crétacé moyen de l'Inde, a été signalé aussi du Wealdien de l'Europe occidentale, du Crétacé supérieur de Madagascar, du Danien et du Montien de Patagonie. A *Ornithopsis*, qui est remarquable par la largeur du canal médullaire de ses vertèbres dorsales, ont été rapportés de nombreux os de dimensions considérables, en provenance de l'Oolithique supérieur et du Wealdien d'Angleterre, du Jura et de Madagascar.

e) *Les Diplodocidés*. — Les *Diplodocidés* ont des dents cylindriques seulement à la partie antérieure des mâchoires, des vertèbres dorsales et caudales pour la plupart cavernueuses. *Diplodocus* de l'Oolithique supérieur de Como mesurait 24 mètres de long et 5 mètres de haut; son crâne n'avait que 60 centimètres de longueur.

4. **Les Orthopodes.** — a) *Caractères généraux des Orthopodes.* — Les dents des Orthopodes étaient foliiformes, à bords antérieur et postérieur crénelés; elles s'usaient par la pointe et faisaient défaut sur l'intermaxillaire et sur l'os symphysaire du maxillaire inférieur ou prédentaire. A cet ordre de Reptiles se rattachent la plupart des gros herbivores terrestres bipèdes ou quadrupèdes qui débutent au Trias supérieur et s'éteignent à la fin des temps crétacés. Sur leurs six familles, *Hypsilophodontidés*, *Camptosauridés*, *Iguanodontidés*, *Trachodontidés*, *Stégosauridés* et *Cératopsidés*, quatre sont communes à l'Europe et à l'Amérique, les Iguanodontidés étant spéciaux à l'Europe et les Céra-

topsidés propres à l'Amérique. Plusieurs genres du Crétacé supérieur, *Camptosaurus*, *Stegosaurus*, se trouvent même dans l'Ancien et le Nouveau Monde.

b) *Les Hypsilophodontidés.* — Les *Hypsilophodontidés* ont des dents à la fois sur les prémaxillaires et les maxillaires, cinq doigts aux pieds de devant

comme à ceux de derrière. On les rencontre depuis le Trias le plus élevé jusqu'à la fin du Crétacé. *Nannosaurus*, qui est le plus

ancien en même temps que

le plus petit des

Orthopodes, a été

découvert dans le

Trias supérieur

du Nord-Ouest

américain; un

genre voi-

sin se

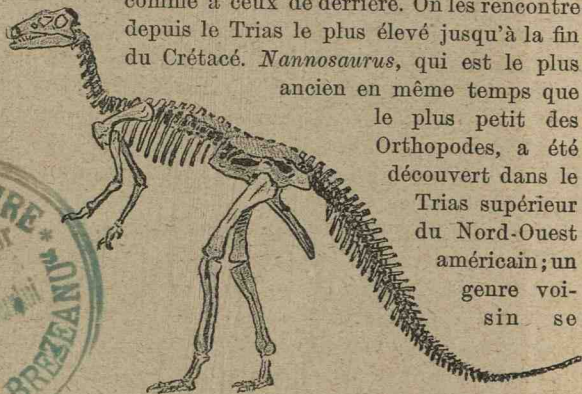


Fig. 48. — CAMPTOSAURUS NANUS.

Jurassique supérieur du Wyoming. Long. : 2<sup>m</sup> (MATTHEW).

trouve au sommet du Trias sud-africain (couches de Stromberg). *Hypsilophodon* du Wealdien anglais présentait des ossifications dermiques notamment dans la région caudale; d'autres genres de la même famille ont été signalés du Crétacé supérieur d'Angleterre et du Crétacé le plus élevé du Wyoming (formation de Lance).

c) *Les Camptosauridés* — Les *Camptosauridés*, dont le prémaxillaire était dépourvu de dents, avaient tous le fémur plus long que le tibia, cinq doigts aux pattes antérieures et quatre doigts dont trois seulement fonc,

tionnels aux pattes postérieures; on les connaît depuis l'Oolithique inférieur (Angleterre) jusqu'au Sénonien (France, Autriche). *Camptosaurus*, de l'Oolithique supérieur de Como et du Weald de Grande-Bretagne, avait jusqu'à 10 mètres de long (fig. 48).

d) *Les Iguanodontidés*. — Les *Iguanodontidés* étaient de grands herbivores se tenant debout légèrement penchés en avant, n'utilisant que leurs membres postérieurs dans la marche et la course, et se servant de leur très puissante queue comme troisième point d'appui, lorsqu'ils se reposaient. Ils étaient dépourvus de plaques dermiques, avaient le fémur plus long que le tibia, la patte antérieure à cinq doigts avec un pouce en forme d'aiguillon et la patte postérieure à quatre doigts relativement longs, dont trois fonctionnels armés de griffes. Leurs os de la colonne vertébrale et des membres étaient creux.

*Iguanodon* avait une tête massive dont le crâne relativement petit, se prolongeait en avant par un fort museau; ses yeux étaient de faibles dimensions. *I. Mantelli*, de l'Aptien d'Angleterre et du Wealdien de Bernissart (Belgique), avait cinq à six mètres de long, tandis que *I. Bernissartensis* du Wealdien de Bernissart et d'Angleterre mesurait neuf à dix mètres. A Bernissart, on a découvert en 1873, les squelettes de 23 individus qui sont conservés maintenant au musée de Bruxelles. Des ossements d'autres espèces ont été trouvés dans le Purbeckien d'Angleterre et dans le Jurassique moyen de Portugal. Les traces laissées sur le sable par les pas de ces Dinosauriens ont été observées assez fréquemment dans les grès wealdiens d'Angleterre et d'Allemagne. Un genre voisin d'*Iguanodon* a été trouvé dans le Crétacé supérieur de Belgique.

e) *Les Trachodontidés*. — Les prémaxillaires des *Trachodontidés* sont dépourvus de dents, tandis que



les maxillaires et les dentaires en portent plusieurs rangées dont l'animal se sert simultanément. Les fémurs sont beaucoup plus longs que les tibias; la main possède quatre doigts, le pouce faisant défaut, et le pied comporte seulement trois doigts fonctionnels. Ces Dinosauriens sont propres au Crétacé supérieur.

Dans *Trachodon*, la tête, creusée de grandes cavités nasales et préorbitaires, se prolongeait en avant par un large museau ou plutôt par un bec recouvrant le prémaxillaire et le prédentale; au contraire, le maxillaire et le dentaire, qui portaient les dents, correspondaient à une partie relativement étroite du museau. Le radius était plus court que l'humérus, le fémur beaucoup plus long que le tibia et les métacarpes très allongés. On connaît de ce Reptile plusieurs exemplaires momifiés sur lesquels est conservée l'empreinte de l'épiderme qui dessine d'épaisses saillies arrondies ou pentagonales. Ce genre a été observé dans le Crétacé supérieur de l'Amérique du Nord (fig. 1).

*Claosaurus*, qui mesurait jusqu'à neuf mètres de longueur, possédait une main dont le premier doigt était rudimentaire et le cinquième absent; le pied avait trois doigts avec de très fortes phalangettes en forme de sabots; les doigts I et V faisaient défaut. Ce Dinosaurien qui provient également du Crétacé supérieur nord-américain, est représenté dans le même système géologique par un type un peu différent en Belgique et en Autriche et par un autre, dans le Wealdien d'Angleterre.

f) *Les Stégosauridés*. — Les *Stégosauridés* avaient un crâne très petit, des dents sur un seul rang, faisant défaut au prémaxillaire et au prédentale; leurs pieds plantigrades se terminaient par trois ou cinq doigts, avec de courtes phalangettes en forme de sabots. Le squelette dermique était constitué tantôt par une sorte de cuirasse continue, tantôt par des plaques espacées, pour-

vues de crêtes saillantes et par des aiguillons. On connaît ces Reptiles, qui sont les plus gros des Sauro-podes quadrupèdes herbivores, depuis le Lias jusqu'au Crétacé supérieur.

*Scelidosaurus* mesure quatre mètres de longueur dont 25 centimètres pour le crâne. Ses dents présentent la forme de spatules et ses vertèbres sont en partie creuses, de même que le fémur, le tibia et le calcanéum. Le membre antérieur possède quatre doigts fonctionnels et le membre postérieur trois seulement. Le canal de la moelle épinière demeure très étroit. La carapace est constituée par de longues rangées de petites bosses osseuses et d'écussons triangulaires ou coniques. Ce genre a été observé dans le Lias inférieur d'Angleterre. Des types voisins se rencontrent dans l'Oolithique moyen et supérieur de la même contrée.

*Stegosaurus* a le crâne relativement petit, long et surbaissé, le cerveau très réduit, la mâchoire inférieure haute, avec le prédentale dépourvu de dents. Les vertèbres du cou portent de courtes côtes, les vertèbres sacrées sont creuses et le canal pour le passage de la moelle épinière est dix fois plus volumineux que la cavité cérébrale. La patte antérieure se termine par cinq doigts et la patte postérieure par trois doigts tous fonctionnels; le cubitus, dans les exemplaires adultes, est aussi gros que l'humérus, et l'astragale demeure soudée au tibia. Ces animaux étaient pourvus de membres antérieurs très courts et de membres postérieurs beaucoup plus longs qui surélevaient la région sacrée dans la marche : ils restaient néanmoins quadrupèdes. Sur le cou, le dos et la plus grande partie de la queue, se trouvaient deux rangées de grosses plaques disposées verticalement, l'extrémité de la queue portant deux séries d'aiguillons. Une carapace, formée de petites ossifications, recouvrait la gorge. Le

squelette avait jusqu'à 9 mètres de long. On a signalé ce genre de l'Oolithique supérieur de Como et de l'Oxfordien d'Angleterre. Des formes plus ou moins différentes ont été décrites de l'Oolithique de la Grande-Bretagne et du Nord de la France; du Kimeridgien-Wealdien de Tendagourou (Afrique orientale); du Crétacé inférieur du Sud de l'Afrique et de l'Angleterre; du Cénomaniens des îles Britanniques; du Crétacé supé-

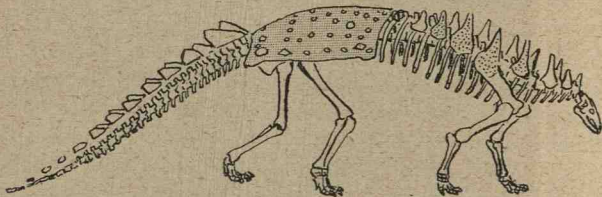


Fig. 49. — POLACANTHUS FOXI.  
Wealdien de l'île de Wight (haut. 0<sup>m</sup>,90) (NOPCSA).

rieur de Gosau (Alpes) et du Sud de la France; enfin du Crétacé américain.

*Polacanthus*, dont les régions dorsales et lombaires étaient entourées d'une carapace rappelant celle des Glyptodontes par ses plaques osseuses soudées entre elles suivant des sutures profondément sculptées, a été trouvé dans le Wealdien d'Angleterre et se rapproche de plusieurs types du Crétacé supérieur nord-américain (fig. 49). *Ankylosaurus*, qui avait la tête et le cou protégés par un épais pavage de plaques osseuses, a été rencontré dans le Crétacé supérieur et peut-être dans le Tertiaire le plus inférieur de l'Amérique du Nord.

g) *Les Cératopsidés*. — Les *Cératopsidés* avaient un crâne très gros, dont le front était surmonté par une paire de fortes cornes massives supraorbitales, rappelant celles des Bœufs; une courte corne existait en

outre sur le nasal; enfin, sur les côtés et en arrière du crâne, à la périphérie des pariétaux ou postfrontaux et des squameux, c'est-à-dire dans toute la région qui protégeait le cou, s'alignaient de petites pointes osseuses : toutes ces protubérances crâniennes étaient sans doute recouvertes, chez l'animal vivant, par des étuis cornés. Le prémaxillaire, qui ne portait pas de dents, était précédé d'un rostral et correspondait au prémental de la mâchoire inférieure : ces trois os devaient être eux-mêmes revêtus d'un bec corné. Le canal neural ne s'élargissait pas dans la région lombaire, le fémur était plus long que le tibia et tous les doigts possédaient des phalanges munies de sabots. Ces Dinosauriens se rencontrent depuis le milieu du Crétacé supérieur (dépôts de Belly-Judish-River) jusqu'au Crétacé le plus élevé (formation de Lance) des États-Unis et du Canada.

*Triceratops* avait un squelette de huit mètres de long, dont deux pour le crâne qui était pointu en avant, élargi en arrière, et pourvu d'une corne nasale relativement grosse. C'était un animal lourd et massif, dont le port rappelait celui d'un Rhinocéros; il a été trouvé dans le Crétacé le plus élevé du Montana (formation de Laramie et de Lance). *Monoclonius*, du Crétacé supérieur de Belly-River, avait un crâne de moyenne grandeur et une forte corne nasale courbée vers l'arrière (fig. 50). *Brachyceratops* et *Leptoceratops*, qui étaient de petits Cératopsidés à longue queue, ne possédaient qu'une seule corne, ou même pas du tout; ils ont été signalés du Crétacé supérieur de Belly-River.

Les Dinosauriens forment un groupe bien individualisé qui offre surtout des affinités avec les Crocodiliens et les Rhynchocéphales. Plusieurs de leurs caractères se retrouvent chez les Oiseaux, comme par

exemple : le nombre des vertèbres sacrées qui s'élève jusqu'à dix chez *Triceratops*, où il entraîne un allongement de l'iléon; l'absence de symphyse pubienne chez les Orthopodes; la fusion de l'astragale avec le tibia chez *Compsognathus* et *Ornithomimus*; la réduction du nombre des métatarsiens qui, en même temps s'allongent beaucoup. Ces analogies sont évidemment

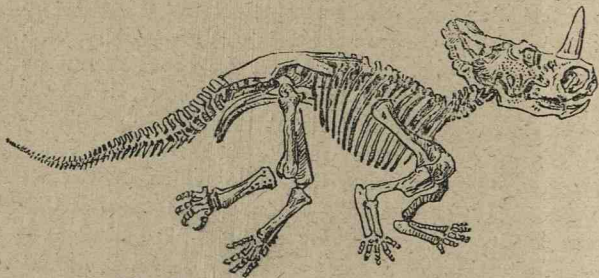


Fig. 50. — MONOCLONIUS NASICORNIS.  
Crétacé supérieur de l'Alberta. Long. : 4<sup>m</sup> (BROWN).

dues à des phénomènes de convergence : elles s'observent souvent, d'ailleurs, chez des Dinosauriens postérieurs aux plus anciens Oiseaux.

### ε. Les Ptérosaouriens.

1. Caractères généraux des Ptérosaouriens. — Les Ptérosaouriens ont un crâne terminé par un bec denté ou non, de grandes orbites, deux fosses temporales, deux arcs temporaux et l'os carré solidement fixé; ils ne présentent pas de trou pariétal. Les vertèbres cervicales et dorsales sont procéliques, les caudales amphi-céliques; le sternum est large et en forme d'écusson, l'omoplate et le coracoïde rappellent ceux des Oiseaux, la clavicule fait défaut. Les caractères du bassin se retrouvent à la fois chez les Crocodiliens et

les Dinosauriens. Vertèbres et os longs des membres étaient également pneumatisés.

Les Ptérosauriens étaient des Reptiles volants, rappelant comme forme les Chauves-souris. Leur taille variait de celle d'un Moineau à celle d'un grand Aigle. Leur aile était constituée par un repli membraneux, qui s'étendait entre la jambe, les flancs et le membre antérieur, dont le cinquième doigt seul, contrairement à ce qui se passe chez les Chéiroptères, se prolongeait sur une grande longueur et soutenait la membrane alaire. Leur membre postérieur était de type reptilien, mais relativement réduit, et rappelait, comme leur cerveau, celui des Oiseaux : les hémisphères bien développés arrivaient au contact d'un cervelet volumineux, tandis que les lobes optiques étaient rejetés latéralement. Les caractères aviens des Ptérosauriens, comme ceux des Dinosauriens, résultent de simples convergences : ces Reptiles, déjà parfaitement adaptés au vol dès le Trias supérieur, atteignent leur maximum de fréquence vers la fin des temps jurassiques et leur plus grande taille au déclin du Crétacé. On les répartit en deux sous-ordres, les *Rhamphorhynchoïdes* et les *Ptérodactyloïdes*.

Les *Rhamphorhynchoïdes* possèdent des dents sur toute la longueur des deux mâchoires et un appendice caudal très développé. Ils sont surtout jurassiques et propres à l'Europe occidentale. Quatre genres sur sept sont liasiques. Le plus ancien, *Tribelesodon*, a été découvert dans le Trias supérieur de Lombardie. Le type du groupe, *Rhamphorhynchus*, du Portlandien de Bavière, dont la tête a vingt centimètres de long, possède de très grosses orbites et de petites cavités nasales et préorbitaires.

Les *Ptérodactyloïdes*, qui débutent au Rhétien et persistent jusqu'à la fin du Crétacé, ont un appareil dentaire très réduit, souvent même absent et n'ont qu'une

queue rudimentaire. Ils offrent des types assez variés, répandues dans toute l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Afrique orientale.

*Pterodactylus* n'a que quatre à cinq vertèbres sacrées et des dents seulement au bout du museau; son envergure varie, suivant les espèces, de 0<sup>m</sup>,25 à 1<sup>m</sup>,50.

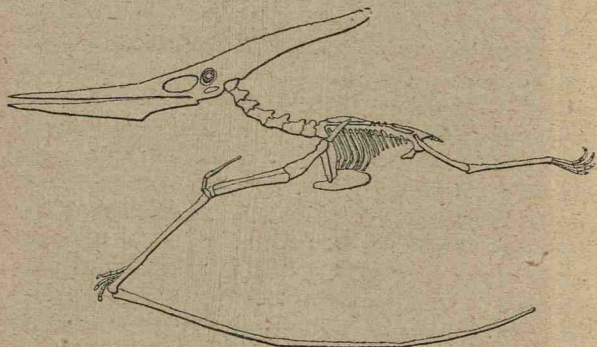


Fig. 51. — PTERANODON INGENS.  
Crétacé supérieur du Kansas. Envergure : 7<sup>m</sup> (EATON).

Des squelettes entiers en ont été découverts dans le Jurassique supérieur de Solnhofen et de Cerin. *Pteranodon*, du Crétacé supérieur du Kansas, est représenté par des genres voisins dans le Sénonien d'Angleterre et de Russie : sa tête, longue de deux mètres est remarquable par le développement d'une énorme crête pariétale et par l'allongement des prémaxillaires et des mandibulaires dépourvus de dents. Le sternum offre une petite carène et l'envergure des ailes atteint sept mètres (fig. 51). Enfin *Ornithodesmus*, du Weald anglais, édenté sauf à l'extrémité du rostre, révèle par ses membres une curieuse adaptation arboricole.

## G. — LES OISEAUX DES TEMPS SECONDAIRES.

**1. Caractères généraux des Oiseaux.** — Les Oiseaux ont leurs caractères essentiels qui résultent de leur aptitude au vol et ceux de ces Vertébrés qui sont actuellement incapables de planer dans les airs dérivent sans doute d'ancêtres bons voiliers. Seuls aujourd'hui parmi les êtres supérieurs, des animaux à sang chaud ont pu s'adapter à la vie aérienne, parce que leurs membres antérieurs eussent été, sans cette particularité de l'appareil circulatoire, incapables de mouvements fréquents et rapides. Les organes les plus remarquables de ces animaux sont certainement les sacs aériens qui jouent le rôle de ventilateurs pulmonaires; ils existaient sans doute aussi chez certains Reptiles secondaires, Dinosauriens, Ptérosauriens, et se retrouvent même chez des Reptiles actuels, Caméléons, Serpents. Le plus archaïque des Oiseaux fossiles, *Archæopteryx*, dont le corps était revêtu de plumes, avait certainement un organisme à température constante.

Ces Vertébrés se répartissent en deux sous-classes, les *Archéornithes*, qui ne sont connus que par *Archæopteryx*, et les *Néornithes*, comprenant tous les autres genres d'Oiseaux, que l'on peut grouper en *Odontolces*, *Odontornes*, *Ratites* et *Carinates*, ces deux dernières sections à peine représentées aux temps secondaires.

**2. Les Archéornithes.** — Les *Archéornithes* possèdent des dents coniques, des vertèbres pour la plupart ampicéliques, des os du bassin non soudés et très réduits. Leur seul genre, *Archæopteryx*, du Jurassique supérieur de Solnhofen, était un animal de la



taille d'un fort Pigeon, muni d'ailes pourvues de rémiges; son corps se terminait par une longue queue à vertèbres indépendantes portant chacune une paire de rectrices dont les plus développées se trouvaient à l'extrémité distale. On en connaît trois exemplaires, deux sont



Fig. 52.

ARCHÆOPTERYX  
LITHOGRAPHICA. —  
Portlandien Soln-  
hofen (Bavière).  
Envergure : 0<sup>m</sup>,50

(STEINMANN et DOEDERLEIN).

au British Museum et un au Musée de Berlin (fig. 52).

Les mœurs des Archéornithes devaient rappeler un peu celles du Cormoran; cependant leur organisation révèle, non pas de vrais voiliers, mais des animaux planant, entre des stations rapprochées, par simple extension de leurs ailes en parachute. Les doigts de la main, demeurés libres et armés de griffes, leur permettaient de s'accrocher à des branches ou à des saillies rocheuses,

comme le faisaient les Ptérodactyles; au contraire, chez les Oiseaux actuels, les membres antérieurs, terminés par une partie rigide résultant de la soudure des trois métacarpiens, acquièrent une grande puissance et sont strictement adaptés au vol. Les côtes grêles et minces d'*Archæopteryx* ne pouvaient pas constituer un cadre

résistant comme celui que forme normalement le thorax des Carinates; la longue queue emplumée de l'Oiseau de Solnhofen indique un vol difficile à maintenir en direction.

**3. Les Odontolces.** — Les *Odontolces* étaient des Oiseaux marins de la période crétacée, à crâne muni de dents implantées dans un sillon et à sternum dépourvu de bréchet. Leur genre le plus connu est *Hesperornis*, du Crétacé supérieur du Kansas et du Montana (États-Unis). *Hesperornis* était un Oiseau de grande taille, pouvant atteindre un mètre. On l'a souvent placé dans le groupe des Ratites à cause de l'absence de bréchet à son sternum. D'importants caractères l'éloignent beaucoup de ces Oiseaux : 1<sup>o</sup> ses dents insérées par une forte racine en des alvéoles creusées dans un sillon commun; 2<sup>o</sup> son épaule, relativement voisine par sa forme de celle des Carinates et qui comprend un scapulum effilé en sabre, un coracoïde large et court, une clavicule; 3<sup>o</sup> son sternum allongé; 4<sup>o</sup> la disposition de ses membres postérieurs. Ses ailes, presque complètement atrophiées, n'étaient soutenues que par un humérus long et grêle. *Hesperornis* était sans doute un Oiseau plongeur et nageur, rappelant les Plongeurs et les Grèbes, ou peut-être plutôt les Crypturiformes ou Tinamiiformes américains, répandus du tropique du Cancer à la Patagonie et que leur physionomie archaïque place vers la base de la série des Ratites.

**4. Les Odontormes.** — Les *Odontormes* sont des Oiseaux assez bons voiliers, à dents coniques implantées dans des alvéoles et à vertèbres amphicéliques. Le genre le mieux étudié, *Ichthyornis*, du Crétacé supérieur du Kansas, qui atteint à peu près la taille d'un Pigeon, présente encore un certain nombre de carac-

tères archaïques, en particulier un petit cerveau allongé avec des lobes optiques à découvert; mais il se sépare complètement des types précédents par le grand développement de sa crête sternale, de ses ailes et de sa ceinture scapulaire.

## H. — LES MAMMIFÈRES DES TEMPS SECONDAIRES.

### 1. Caractères généraux des Mammifères. —

Le squelette de la tête des Mammifères se distingue du crâne des Reptiles par la présence de deux condyles occipitaux, par l'existence d'une seule arcade temporale, l'*arcade zygomatique*, et par la soudure en une même pièce des os de chaque côté de la mâchoire inférieure. Celle-ci s'articule directement avec le squamosal, sans l'intermédiaire de l'os carré, émigré dans la chaîne des osselets auriculaires : l'os mandibulaire est formé par la réunion du *dentaire*, os de membrane des Reptiles, et du *cartilage de Meckel*, portion inférieure du palatocarré.

Les Mammifères sont aussi remarquables par leurs corps vertébraux ou *centra* non articulés directement entre eux sur toute leur largeur, mais terminés par des faces planes ou à peine excavées, que séparent des disques fibro-cartilagineux; à la base des arcs neuraux, de petites facettes assurent seules l'articulation.

Les dents sont les organes des Mammifères qui se rencontrent le plus fréquemment dans les couches géologiques, car ce sont elles qui résistent le mieux à la destruction. Leurs caractères sont largement utilisés dans la classification zoologique, en raison de la variabilité de leurs formes, intimement liée au régime alimentaire; aussi la répartition de la plupart des Mammifères fossiles dans les groupes actuels est-elle relati-

vement facile. Les données acquises sur l'histoire des Vertébrés supérieurs offrent, par suite, une grande précision.

**2. Classification des Mammifères des temps secondaires.** — Les Mammifères se divisent en deux sous-classes, les *Protothériens* et les *Euthériens*, dont la première comprend elle-même deux ordres, les *Mono-trèmes* et les *Métathériens*. C'est à ces derniers que l'on rapporte la plupart des genres mésozoïques, qui se trouvent ainsi classés avec les Marsupiaux actuels : mais il n'est nullement certain que ce dernier nom soit étymologiquement applicable aux formes fossiles; d'autre part, la présence d'un placenta dans un type actuel d'Australie, ne permet pas de qualifier le groupe d'*Aplacentaires*. La désignation adoptée ici a l'avantage de ne pas préjuger de caractères particuliers.

Les *Métathériens* comprennent trois grandes subdivisions : les *Multituberculés*, les *Diprotodontes* et les *Polyprotodontes*. Des groupes spéciaux, *Paucituberculés*, *Protodontes*, *Triconodontes*, *Trituberculés*, peuvent être rattachés, le premier aux Diprotodontes, les trois autres aux Polyprotodontes.

Les *Multituberculés* sont des Mammifères à incisives fortes et longues, présentant généralement une barre à l'emplacement des canines de la mandibule et remarquables surtout par leurs prémolaires à arête principale arquée et à faces latérales couvertes de rayures parallèles; leurs molaires offrent de nombreux tubercules disposés en deux ou trois rangées longitudinales. Ils comptent comme principaux types : *Tri-tylodon*, du Trias de l'Afrique du Sud, que certains paléontologistes placent parmi les Reptiles Cynodontes; *Microlestes*, du Rhétien d'Angleterre et d'Allemagne, qui était un très petit Mammifère; *Polymas-*

*todon*, du Montien du Nouveau Mexique, qui avait la taille d'un Castor et des molaires à très nombreux mamelons; *Polydolops*, du Montien de Patagonie, chez lequel se manifeste déjà certaines analogies avec les Paucituberculés néogènes et actuels de l'Amérique du Sud.

Les *Diprotodontes*, qui groupent les Marsupiaux herbivores vivants, n'ont été signalés que du Quaternaire le plus récent de l'Australie; ils ne possèdent que deux incisives inférieures et de très petites canines, quelquefois même absentes. Les formes intermédiaires entre les Diprotodontes et les Polyprotodontes, comme les *Paucituberculés* de l'Amérique du Sud et le genre *Wynyardia* d'Australie, ne sont connues que depuis le Tertiaire.

Les *Polyprotodontes* comptent quatre groupes :

1<sup>o</sup> Les *Protodontes* sont de petits Mammifères à prémolaires en forme de stylet et molaires présentant une pointe principale, qui donnent à la dentition un caractère reptilien; leur type, *Dromatherium* du Trias supérieur de la Caroline, a été rapproché de divers genres du Trias sud-africain qui raccorderaient les Mammifères aux Reptiles Cynodontes.

2<sup>o</sup> Les *Triconodontes*, tels que *Triconodon* du Purbeckien d'Angleterre, ont les prémolaires et les molaires formées de trois denticules.

3<sup>o</sup> Les *Trituberculés* offrent des analogies à la fois avec les Triconodontes, les Marsupiaux insectivores vivant aujourd'hui en Australie, les Insectivores et les Créodontes de nos pays; leur principal représentant, *Amphitherium*, de l'Oolithique d'Angleterre, possède des molaires terminées en arrière des trois tubercules principaux par un talon plus bas que le reste de la dent.

4<sup>o</sup> Enfin les genres voisins des Sarigues actuels se rencontrent dès le Crétacé supérieur dans le Dakota;

ce sont de vrais Polyprotodontes possédant trois incisives de chaque côté des mâchoires et de fortes canines indiquant un régime carnassier.

### III. LA SUCCESSION DES FLORES ET DES FAUNES DES TEMPS SECONDAIRES

Les milieux biologiques de l'ère secondaire sont en général bien différents de ceux de l'ère primaire; mais la limite entre les uns et les autres, ne cadre pas exactement pour chaque grand groupe d'êtres vivants. *Une certaine indépendance chronologique se manifeste au Mésozoïque, entre l'évolution physique et l'évolution biologique à la surface du globe.*

C'est avant le Trias que l'on assiste à une modification profonde de l'ensemble des Cryptogames vasculaires, des Coralliaires, des Pelmatozoaires, des Crustacés, des Reptiles, en même temps qu'à l'apparition des Bélemnites et des Mammifères. Au contraire, c'est seulement après le Trias et avant le Lias, qu'a lieu le renouvellement presque intégral des groupes d'Échinides et d'Ammonites. Ainsi des deux grandes divisions d'une même classe, les Céphalopodes, l'une, les Bélemnites, apparaît avec le Trias, l'autre, les Ammonites, offre une continuité phylogénique remarquable entre l'Anthracolithique et le début du Secondaire, tandis que de tous les genres triasiques un seul passe dans le Jurassique.

**1. La flore et la faune du Trias.** — La faune triasique compte de nombreux genres spéciaux, comme *Encrinus* parmi les Crinoïdes et *Ceratites* parmi les Céphalopodes. Les Échinides sont représentés par un sous-ordre particulier, les *Plésiocidarides*, réduits d'ailleurs à un seul type rarissime. Des Lamellibranches,

tel que *Myophoria*, des Dipneustes, comme *Ceratodus* atteignent leur maximum au Trias.

D'assez nombreux éléments de la flore et de la faune du Paléozoïque persistent alors, tandis qu'il n'en subsistera pour ainsi dire pas au Jurassique : c'est le cas d'une Lycopodinée, *Stigmaria*, d'un genre de Gastéropode, *Bellerophon*, d'un Nautilé, *Orthoceras*, des Batraciens Stégocéphales et des Reptiles Théromorphes; seuls les *Spiriféridés* parmi les Brachiopodes et *Conularia* parmi les Gastéropodes se retrouveront dans le Lias.

Ces différents types paléozoïques ne jouent cependant qu'un rôle très subsidiaire au Trias. Déjà, en effet, les milieux biologiques propres aux temps secondaires affirment leur individualisation avec l'apparition des Hexacoralliaires, des Bélemnites, des Téléostéens, des Ichthyosauriens, des Sauroptérygiens, des Crocodiliens, des Dinosauriens et des Mammifères.

**2. La flore et la faune du Jurassique.** — Beaucoup de genres et quelques familles sont strictement localisés dans les terrains jurassiques, comme *Clypeus* parmi les Échinides, *Belemnites* parmi les Céphalopodes, les *Sauranodontidés* parmi les Rhynchocéphales; il en est de même enfin de la sous-classe des *Archéornithes* représentée seulement par *Archæopteryx*. D'autres groupes apparus plus tôt s'y épanouissent largement, par exemple les *Cycadinées* et les *Conifères* parmi les Gymnospermes, *Pentacrinus* et les *Cidaridés* parmi les Échinodermes, *Terebratula* parmi les Brachiopodes, les *Pholadomyidés* parmi les Lamellibranches, *Pleurotomaria* parmi les Gastéropodes, les *Ichthyosauriens*, les *Sauroptérygiens*, les *Ptérodactyles* parmi les Reptiles.

Des rares types paléozoïques qui subsistent encore,

les uns, *Spiriféridés*, ne tardent pas à disparaître, les autres, *Cordaïtés* et *Nautilus*, sont en voie d'extinction. Par contre, beaucoup d'animaux font leur apparition dans des groupes très variés, notamment les *Unionidés* et les *Rudistes*.

**3. La flore et la faune du Crétacé.** — Plusieurs familles, ainsi que de nombreux genres d'êtres vivants, sont propres aux terrains crétacés : ce sont des Foraminifères comme *Orbitolina*, des Échinides comme *Echinocorys* ou *Micraster*, des Lamellibranches comme les vrais *Rudistes*, des Céphalopodes comme *Belemnitella*, des Reptiles comme les *Pythonomorphes*, des Oiseaux enfin comme les *Odontolces* et les *Odontormes*.

Bien rares sont les types archaïques dont des descendants directs semblent avoir subsisté jusqu'au Crétacé : on peut citer cependant les *Stromatoporidés*, deux Crinoïdes flexibiliés et un Échinide, *Tetracidaris*. Beaucoup des éléments les plus caractéristiques du milieu actuel font leur apparition au Crétacé, surtout parmi les Dicotylédones, les Échinides, les Lamellibranches, les Gastéropodes et les Poissons.

Une remarquable coïncidence chronologique se manifeste entre les profonds changements qui affectent à la fin des temps crétacés les deux principaux groupes d'animaux les plus typiques, l'un du milieu marin, l'autre du milieu continental. Les Céphalopodes à coquille cloisonnée, Ammonites et Bélemnites, qui jouèrent un rôle si important, non seulement au Jurassique et au Crétacé, mais même pour le premier de ces ordres, pendant une grande partie de l'ère primaire, disparaissent brusquement juste avant le début de l'ère tertiaire. C'est au moment même où s'éteignent ces Mollusques, que le continent sud-américain voit évoluer les derniers des Dinosauriens, ces Reptiles



qui pendant tout le Mésozoïque ont dominé le milieu terrestre vivant.

Mais le fait qui frappe peut-être le plus lorsque l'on examine l'ensemble de la faune crétacée, et même toute la faune mésozoïque, est le saisissant contraste qui se révèle entre les Reptiles alors si nombreux, de formes

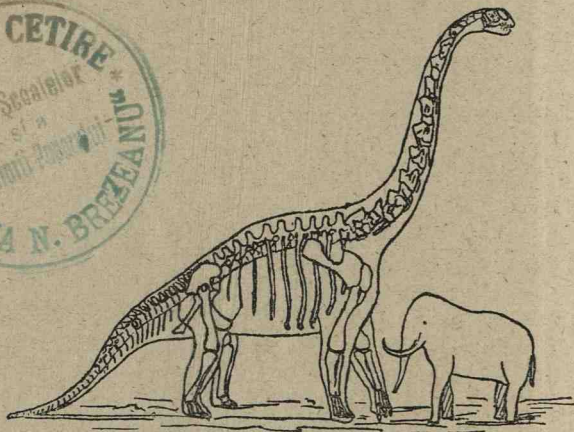


Fig. 53. — BRACHIOSAURUS ALTITHORAX.

Le plus grand animal terrestre connu (long. : 24<sup>m</sup>; haut. : 12<sup>m</sup>). Jurassique sup. NO américain (MATTHEW). A côté Éléphant d'Afrique à la même échelle [*Brachiosaurus Brancai* de l'Oolithique est-africain mesurerait 36<sup>m</sup> de long].

très variées, souvent même atteints de gigantisme (fig. 53), et les Mammifères rarissimes, à peine différents les uns des autres, tous de petite taille; ceux-ci existent cependant depuis le début de l'ère secondaire : réduits à un rôle insignifiant au milieu des associations biologiques mésozoïques, ils vont brusquement s'épanouir sur tout le globe, sauf en Australie, avec le début des temps tertiaires.

# TABLE DES MATIÈRES

---

## CHAPITRE PREMIER.

<b>La Géologie, la Paléontologie et les théories de l'Évolution.</b> . . . . .	1
I. La Géologie et la Paléontologie. . . . .	1
II. Le développement historique de la Paléontologie et les théories de l'Évolution. . . . .	3

## CHAPITRE II.

<b>La fossilisation.</b> . . . . .	10
------------------------------------	----

## CHAPITRE III.

<b>Les êtres vivants des temps primaires.</b> . . . .	23
I. Les milieux physiques et les associations biologiques des temps primaires. . . . .	23
II. Les principaux groupes d'êtres vivants caractéristiques des temps primaires. . . . .	27
<i>A. Les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes, p. 28. — B. Les Foraminifères, p. 34. — C. Les Graptolithes, p. 36. — D. Les Coralliaires, p. 42. — E. Les Cystoïdes, p. 46. — F. Les Blastoïdes, p. 49. — G. Les Crinoïdes, p. 52. — H. Les Échinides, p. 55. — I. Les Brachiopodes, p. 62. — J. Les Gigantotraccés, p. 72. — K. Les Trilobites, p. 73. — L. Les Insectes, p. 83. — M. Les Lamellibranches, p. 88. — N. Les Gastéropodes, p. 92. — O. Les Céphalopodes, p. 97. — P. Les Poissons, p. 113. — Q. Les Stégocéphales, p. 118. — R. Les Reptiles, p. 127.</i>	
III. La succession des flores et des faunes des temps primaires. . . . .	139

## CHAPITRE IV.

<b>Les êtres vivants des temps secondaires. . . . .</b>	<b>146</b>
I. Les milieux physiques et les associations biologiques des temps secondaires. . . . .	146
II. Les principaux groupes d'êtres vivants caractéristiques des temps secondaires. . . . .	149
<i>A. Les Foraminifères, p. 149. — B. Les Échinides, p. 150. — C. Les Lamellibranches, p. 160. — D. Les Gastéropodes, p. 165. — E. Les Céphalopodes, p. 166. — F. Les Reptiles, p. 187. — G. Les Oiseaux, p. 209. — H. Les Mammifères, p. 212.</i>	
III. La succession des flores et des faunes des temps secondaires . . . . .	215

VERIFICAT  
1987

BIBLIOTECA  
CENTRALĂ  
UNIVERSITARĂ "CAROL I"  
BUCUREȘTI



VERIFICAT  
2007

LIBRAIRIE  
ARMAND COLIN

 9<sup>f</sup> -

21 FÉVRIER 1927