

MÉMOIRES

DE LA

SOCIÉTÉ BELGE DE GÉOLOGIE, DE PALÉONTOLOGIE ET D'HYDROLOGIE

BRUXELLES

TOME XVIII — ANNÉE 1904

AD. KEMNA

LES RÉCENTES DÉCOUVERTES DE POISSONS FOSSILES PRIMITIFS

(DEUXIÈME NOTICE) (1)

- I. Coelolépides.** — 1. Découverte des conodontes; Pander, 1856, 4. — 2. Gisement, 4. — 3. Interprétation comme dents de Poissons; Pander, 5. — 4. Autres interprétations, 6. — 5. Conodontes, dents d'Annélides; Rohon et Zittel, 1886, 7. — 6. Observations sur cette interprétation, 8. — 7. Certains conodontes sont de vraies dents; Rohon, 1889, 9. — 8. Signification de la vaso-dentine, 10. — 9. Dents et écailles dermiques, 11. — 10. Les pièces de Rohon comme Coelolépides primitifs, 12. — 11. Antériorité géologique des formes russes, 13. — 12. Reconnaissance graduelle du caractère simple des Coelolépides, 13.
- II. Ptéraspidés.** — 13. Ostracodermes du Pas-de-Calais, 14. — 14. Restauration de Pteraspis Crouchi, 15. — 15. Utilisation morphologique des dessins superficiels, 16. — 16. Accroissement des plaques, 17. — 17. Dessins sur la pièce rostrale, 17. — 18. Orifice buccal, 19. — 19. Appareil olfactif, 19 — 20. Origine du rostre, 20. — 21. Utilité du rostre, 20. — 22. Valeur relative des parties de l'appareil respiratoire marsipobranche, 21. — 23. Les pièces cornutales, 22. — 24. Opinions sur la position phylogénique des Ptéraspidés, 23. — 25. L'habitat des Ostracodermes; le vieux grès rouge, 26.
- III. Palaeospondylus.** — 26. Description sommaire, 28. — 27. Composition chimique du fossile, 29. — 28. Méthode des coupes minces de Sollas, 29. — 29. Orientation primitive du fossile par Traquair, 30. — 30. Orientation du fossile par Sollas, 31. — 31. Capsules auditives, 34. — 32. Gammation, 35. — 33. Capsules nasales, 35. — 34. Les tentacules rostraux, 37. — 35. Restauration de la face dorsale, 39. — 36. Restauration de la face ventrale, 40. — 37. Théorie des mâchoires, 42. — 38. Application à Palaeospondylus, 43. — 39. Absence de dents, 44. — 40. Appareil branchial, 46. — 41. Position systématique, 48.
- IV. Drepanaspis.** — 42. Renseignements complémentaires, 48. — 43. Interprétations, 50.
- V. Astérolépides.** — 44. Description sommaire, 52. — 45. Appareil maxillaire, 54. — 46. Ruderorgan, 56. — 47. L'organisation et les mœurs, 59. — 48. Les organes respiratoires, 61.
- VI. Arthrodiriens.** — 49. Caractères principaux comparés, 65. — 50. Articulation céphalo-thoracique, 67. — 51. Appareil branchial, 71. — 52. Membres pairs, 74. — 53. L'organisation et les mœurs, 76. — 54. Rapports phylogéniques, 78.

(1) Communication faite à la séance du 19 janvier 1904.

I. — Coelolépides.

1. — *Découverte des conodontes* (PANDER, 1856). — Le Gouvernement russe a publié, en 1856, un bel ouvrage intitulé : *Geognostische Beschreibung der russisch-baltischen Gouvernements* (*), contenant une série de mémoires par C.-H. Pander. Cet auteur est le même qui, en 1817, a distingué, dans l'embryon du poulet, les trois feuilletts : séreux, vasculaire et muqueux, et proclamé le rôle des plissements et des invaginations dans la formation des organes; il faisait partie de ce groupe, avec von Baer, Döllinger et Dalton, qui a fondé l'embryologie moderne.

Le premier mémoire de la description géognostique est intitulé *Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements*. Pander y décrit pour la première fois les conodontes (pp. 5 à 54) et les Coelolépides (pp. 64 à 68).

Les conodontes sont décrits comme « objets fossiles de forme très semblable aux dents des Poissons, petits, brillants, allongés, terminés en pointe aiguë en haut ou à une extrémité, brusquement ou graduellement élargis en bas, plus ou moins courbés, généralement avec les bords antérieur et postérieur saillants ». La taille est d'environ 1 millimètre. Il y en a de simples et de composés; ces derniers sont formés d'une dent principale avec une série de dents accessoires, beaucoup plus petites, le tout en série linéaire sur une base commune allongée; les petites dents accessoires sont tantôt toutes en arrière de la dent principale, tantôt en avant et en arrière. Il y a une très grande diversité de formes, dont Pander a fait des espèces et des genres.

2. — *Gisement*. — Dans la côte Sud du golfe de Finlande, entre Saint-Pétersbourg et Reval, les terrains sédimentaires commencent par une argile bleue à fucoïdes; au-dessus, il y a un grès avec *Obolus* ou *Ungulites* (un petit Brachiopode) et des grains de glauconie, moules de Foraminifères d'après Ehrenberg; plus haut encore, un schiste bitumineux avec *Dictyonema*. Ces couches représentent le Silurien inférieur des anciens auteurs, en réalité le Cambrien. Pander (p. 14) n'a trouvé que deux fois des conodontes dans l'argile bleue et les considère comme des accidents: ils sont un peu plus nombreux dans les schistes

(*) Sur le revers du titre, il y a l'autorisation d'imprimer de la censure, avec la condition que le nombre légal d'exemplaires sera remis au Comité des censeurs. Le nom du censeur est A. Freigang (!).

noirs alternant avec le grès à Ungulites. Le sable glauconifère susjacent (Silurien inférieur vrai) en renferme davantage (*). On les a depuis, en d'autres pays, trouvés depuis le Cambrien inférieur jusques et y compris le Calcaire carbonifère.

Newberry (*Palaeozoic Fishes of North America*, 1889, p. 123) insiste sur leur abondance. Dans le schiste carbonifère de Bedford, c'est par millions qu'il faudrait les compter; la surface exposée en montre parfois des milliers sur 1 pied carré.

La répartition des diverses formes semble soumise à une certaine régularité : les conodontes simples sont généralement dans les couches inférieures; les composés, dans les couches supérieures (Pander, p. 19). Dans le sable glauconifère de Gostilitza (vrai Silurien inférieur), J. Bock n'a trouvé que des formes simples (travail en russe, 1869, cité par Rohon, 1889). Rohon a examiné plusieurs centaines d'exemplaires de cette localité, sans trouver une seule forme composée.

5. — *Interprétation de Pander, comme dents de Poissons.* — Il est assez difficile de démêler les raisons de cette interprétation. Il semble que ce soit, en premier lieu, la forme générale. Leur partie basilaire, excavée plus ou moins profondément, rappelle une cavité pulpaire (p. 5); comme les dents des Cyclostomes et des Squalidés, les conodontes devaient être implantés dans la muqueuse de la gueule, mais on ne peut préciser si c'était sur les mâchoires, les lèvres, la langue ou peut-être sur d'autres parties du palais (p. 4); il faut comprendre ce passage comme disant que les conodontes ne sont pas enchâssés dans des alvéoles ni soudés à un os. « Contre la ressemblance de la forme extérieure avec les dents de genres de Poissons éteints ou encore vivants, on ne peut rien objecter de bien sérieux (p. 8). »

Le passage cité ci-dessus continue : « On ne pourrait faire des réserves que sur la structure interne, qui diffère si complètement de celle qu'on admet aujourd'hui chez les Poissons. » Antérieurement (p. 5), la même idée avait été très explicitement énoncée : que la structure interne aberrante est la raison principale pour dénier le caractère des dents de Poissons.

La substance de la dent consiste en une série de cônes, emboîtés comme des capuchons; sur une coupe transversale, on voit donc des

(*) Les couches primaires des provinces baltiques ont subi peu de remaniements; elles sont restées à peu près horizontales et n'ont pas été métamorphosées en roches dures; on peut donc parler de sable silurien.

lamelles concentriques. Le plus souvent, ces lamelles ne montrent aucune trace de structure; quelquefois, l'épaisseur de chaque lame semble contenir une assise unique de petites cavités fort serrées, et alors la lame est dite cellulaire; ou bien, il y a, éparses dans l'épaisseur de la dent, des inclusions un peu plus grandes, à grand axe parallèle à l'axe longitudinal de la dent. Ce qui constitue le caractère aberrant des conodontes, c'est l'absence de canalicules dentaires.

Pander a consacré beaucoup de travail pour trouver une structure comparable. Il a songé en tout premier lieu aux dents de *Myxine* et de *Petromyzon*, capuchons sécrétés successivement à la surface d'une papille persistante. Si on se figure, dit-il (p. 4), les dents isolées ne tombant pas mais se soudant avec les nouvelles d'en dessous, on obtient un conodonte. Malheureusement, Owen avait décrit des canalicules traversant les couches sécrétées et Pander abandonne donc cette hypothèse. Or, l'observation d'Owen était erronée.

L'absence de canalicules exclut aussi toute comparaison avec les autres dents. Mais, fréquemment, il y a beaucoup de ressemblance entre les écailles et les dents. Or, la couche d'émail ou de ganoïne des écailles ganoïdes est également composée de lamelles sans structure, superposées parallèlement à la surface de l'écaille. Dans quelques espèces, les canalicules de l'ivoire sont peu visibles ou pas visibles du tout, mais les zones concentriques sont plus accusées. — En somme, l'argumentation consiste à démontrer qu'une pareille structure lamellaire, sans canalicules, existe dans plusieurs cas et est par conséquent compatible avec l'organisation vertébrée; mais Pander ne va pas plus loin et il ne détermine pas à quelle famille ou groupe de Poissons il faut rapporter les conodontes.

4. — *Autres interprétations.* — Pander mentionne déjà dans son ouvrage que des exemplaires remis par lui à divers savants ont été autrement interprétés, et il cite un passage du *Siluria* de Murchison, où Barrande et Carpenter, à cause de l'absence de tissu osseux vrai, les considèrent comme des fragments du bout des membres de Crustacés ou des segments de Trilobites.

En 1861, dans un article du *Quarterly Journal of the Geological Society* (vol. XVII, p. 544), Harley décrit une assez grande variété de débris; parmi ses figures, il n'y a que deux conodontes; il considère le tout comme des débris de Crustacés, des épines sur la partie caudale des *Squilla* ou des épines latérales de la carapace de *Limulus*; il leur donne le nom d'Astacodermes.

Owen (*Palaeontology*, 1870) admet seulement pour quelques-unes des formes de Pander la nature dentaire comme possible, et encore ce pourraient être des pinces pectinées de Crustacés; dans la seconde édition, il compare avec les dents de *Rhinodon*, *Myxine* et *Petromyzon*; puis avec le squelette dermique de Crustacés; puis enfin les considère comme des épines, piquants ou dents de Nudibranches ou d'Annélides. De cette façon, on a le choix.

A la suite de sa découverte de conodontes dans les schistes carbonifères de l'Ohio, Newberry a fait une espèce de referendum (*Geological Survey of Ohio, Palaeontology*, 1875, part II, p. 41). L. Agassiz penche pour des dents de Poissons, Morse pour des dents de Nudibranches; Stimpson ne veut pas que ce soient des débris de Crustacés. Newberry lui-même les considère d'abord comme des formations dermiques de Poissons, mais plus tard, après étude, comme le plus analogues à des dents de *Myxine*. C'est aussi la conclusion à laquelle arrive G.-J. Hinde (*Quart. Journ. Geol. Soc.*, 1879); en même temps, il décrit des restes qui sont bien certainement des mâchoires d'Annélides, et la coexistence dans les mêmes couches de ces deux formes assez faciles à distinguer est pour lui un argument en faveur de la spécificité des conodontes. Il mentionne que Huxley admet la même interprétation. Celle-ci devint rapidement dominante et on la trouve dans les traités généraux de Nicholson et de Hoernes.

Nous mentionnerons toutefois l'opinion de Rolle (1882), que les conodontes ne doivent pas nécessairement être les dents de vrais Poissons, mais peuvent avoir appartenu à des formes plus primitives du groupe Vertébré, comme l'Amphioxus et les Tuniciers de la faune actuelle.

5. — *Conodontes, dents d'Annélides* (ROHON et ZITTEL, 1886). — Leur travail, communiqué à l'Académie de Munich (*Sitzungsber. bayr. Acad.*, vol. XVI, p. 108), donne un historique fort complet, auquel plusieurs détails ont été empruntés dans ce qui précède. Pander avait fait une analyse chimique des conodontes et n'avait mentionné que du carbonate de chaux; une analyse faite à Munich montre, en outre, de la matière organique et « une forte réaction d'acide phosphorique (*) ». La présence de matière organique prouve qu'une opinion émise par Eichwald en 1863, que les conodontes étaient simplement des frag-

(*) Dans son *Handbuch der Palaeontologie*, vol. III, p. 57, Zittel dit que la substance est presque entièrement du calcaire avec des traces de phosphate.

ments de calcaire, n'est pas soutenable. Au point de vue histologique, ils trouvent parfois des canalicules radiaires traversant les couches lamelleuses, mais ces canalicules sont extrêmement fins. Toutes les autres particularités (cellularisation des lames, cellules éparses) sont des accidents de fossilisation.

Les dents de *Myxine* ressemblent beaucoup aux conodontes et sont souvent carénées aux deux bords; mais la soude les dissocie en éléments cellulaires cornés. Les dents des Cyclostomes avaient, du reste, déjà été étudiées par F.-E. Schulze (1869) et démontrées être non une sécrétion cuticulaire anhiste, mais les cellules mêmes de l'épiderme, kératinisées et soudées. Il n'y a donc aucune ressemblance avec les conodontes.

L'interprétation primitive de Pander ne serait pas plus exacte, car la couche de ganoïne est morphologiquement de l'émail, lequel est composé de prismes. (Les auteurs n'affirment pourtant pas positivement que cette structure prismatique se retrouve sur les écailles des Poissons, ce qui serait nécessaire pour rendre l'argument valide.)

La comparaison avec les organes masticateurs de certains Annélides et de Géphyriens montre une ressemblance complète; une coupe microscopique reproduit la structure lamelleuse « cellulaire » de Pander. (Ce ne serait donc pas un accident de fossilisation?)

Cette interprétation a rapidement été acceptée. Le volume sur les Poissons du *Handbuch* de Zittel, paru peu après, a largement contribué à la répandre. Newberry (1889, p. 14) s'y est rallié; elle est actuellement classique.

6. — *Observations sur cette interprétation.* — Celle de Pander entraînait une conséquence des plus importantes : la présence de Gnathostomes dans le Cambrien, au milieu de la faune primordiale de Barrande. L'interprétation comme Cyclostomes avait l'avantage de s'adresser à un groupe plus inférieur de Poissons. Avec des Annélides, le caractère faunistique extraordinaire de la trouvaille disparaît. Il y a même plutôt concordance avec d'autres faits paléontologiques, car les fucoides sont considérés actuellement comme étant des traces de vers annelés, et l'on interprète comme des trous d'habitation les perforations cylindriques trouvées souvent dans ces roches. Il est vrai que Gosselet (*L'Ardenne*, p. 55) en donne une autre explication, toute mécanique : cassure par foisonnement d'un cristal de pyrite lors de son oxydation.

Chaque individu annélide ne possède que deux conodontes. Les

Annélides sont certes fort nombreux, comme on peut le constater pour l'*Arenicola* de nos plages. Pourtant une accumulation comme celle relatée par Newberry suppose beaucoup d'individus. Avec des dents, cette difficulté devient moindre, dans la mesure où la dentition de l'individu est mieux fournie. Elle serait moindre encore avec des dents cutanées, c'est-à-dire si les conodontes avaient été un revêtement dermique, comme chez les Coelolépides.

Les Annélides ont eu des conodontes dès le Cambrien et en ont encore aujourd'hui. On trouve leurs restes jusqu'au calcaire carbonifère, mais pas plus haut. Cette absence est au moins étrange.

L'argument principal de Rohon et Zittel contre Pander et Newberry est le caractère anhiste des conodontes. Mais tout le système squelettique de l'*Amphioxus*, sauf la corde, est membraneux anhiste, et les Hétérostracés du Silurien supérieur ont une partie de leur squelette dermique anhiste. Un autre groupe zoologique, certainement en rapport de parenté avec la souche des Vertébrés, est caractérisé par la sécrétion d'une masse externe anhiste, la tunique des Tuniciers, cellularisée seulement secondairement par des cellules errantes du mésoderme. Des cuticules anhistes calcifiées ne sont donc pas si absolument incompatibles avec la notion de Vertébré, et l'hypothèse de Rolle n'est nullement tout à fait arbitraire; seulement, on ne doit pas spécifier nécessairement des dents, fort peu probables tant que la préhension des aliments se fait par un organe endostylique, par enrobement du plankton microscopique dans un cordon gélatineux. Ce peuvent avoir été des écailles dermiques. Nous aurions ainsi une combinaison de l'opinion de Rolle avec la première opinion de Newberry.

On peut aussi parfaitement concevoir les conodontes comme des espèces de dents, sécrétées par un épithélium non encore spécialisé en odontoblastes, et par conséquent dépourvues de canalicules; à moins que la cellularisation des lamelles ne soit l'effet de canalicules très courts. La dent n'étant pas nourrie dans toute sa masse, comme avec les longs prolongements d'odontoblastes parfaits, l'organe ne peut être maintenu que par néoformation répétée, comme Pander se le figurait.

Le but de ces observations n'est pas de proposer une nouvelle interprétation et de rejeter celle de Rohon et Zittel, mais uniquement de faire ressortir que celle-ci n'est pas si absolument certaine et n'a pas tranché définitivement la question.

7. — *Certains conodontes sont de vraies dents* (ROHON, 1889). — Réexaminant du matériel du sable glauconifère de Gostilitza, Rohon a

trouvé quelques exemplaires aberrants : cavité pulpaire profonde, striation superficielle, canalicules très nets, couverture d'émail. Il conclut que ce sont vraiment des dents buccales de Poissons et leur donne les noms de *Palaeodus* et *Archodus* ; à cause de l'absence de vaso-dentine, ce seraient des Poissons supérieurs aux Sélaciens ; peut-être y aurait-il un rapport avec les Ganoïdes dont les restes ont été trouvés dans le Silurien supérieur de l'île d'Oesel.

Ces résultats sont importants, car des dents buccales (et Rohon insiste sur ce caractère) ramènent jusqu'au Silurien inférieur, non seulement des Vertébrés, mais des Gnathostomes, et encore des Gnathostomes supérieurs aux Sélaciens. Cependant le travail, communiqué à l'Académie des Sciences de Saint-Pétersbourg (en mai 1889 ; publié à part avec d'autres mémoires sous le titre : *Mélanges paléontologiques*, t. I, 1892), n'a pas beaucoup fixé l'attention ; par exemple, il n'est mentionné ni dans le livre de Dean ni dans le traité de S. Woodward. Traquair en parle dans son discours présidentiel de 1900, à la section D de la British Association à Bradford ; ce sont des dents de Poissons, dit-il, qui ne peuvent avoir été des Sélaciens, mais on ne peut rien dire de plus au sujet de leurs affinités.

8. — *Signification de la vaso-dentine.* — On peut se représenter le type classique de la dent comme un capuchon dur, conique, creux, sur un cône plein de tissus mous, la pulpe ; l'épithélium pulpaire est constitué par des cellules spécialement modifiées pour la nutrition d'une épaisse cuticule, les odontoblastes avec leur énorme prolongement. Les Sélaciens présentent d'une façon constante une disposition particulière : la cavité pulpaire est subdivisée en canaux par des travées osseuses, qui la comblent en partie ; la dent paraît pleine, mais sa partie centrale est spongieuse et traversée par de nombreux canaux pour les nerfs et les vaisseaux sanguins ; c'est la vaso-dentine. Comme en dessous des Sélaciens il n'y a plus de dents normales, que les Sélaciens sont les plus primitifs des Gnathostomes, une dent sans vaso-dentine doit nécessairement appartenir à un organisme supérieur aux Sélaciens. Tel est le raisonnement de Rohon.

Seulement, la vaso-dentine est une modification secondaire. La question a été discutée par C. Eastman en 1895 (*) ; Röse, dans sa

(*) Eastman fait remarquer que le schéma classique de Hertwig pour l'écaille placoïde ne s'applique qu'aux formes des terrains récents, mais non aux formes des terrains plus anciens ; il prend comme un des termes de la comparaison *Thelodus*,

classification des tissus durcis des Vertébrés, met la dentine sous la rubrique des tissus ayant englobé des parties cellulaires, des parties seulement et non des cellules entières, tandis que la vaso-dentine a englobé des masses de tissus différents. Burckhardt (*Lehrbuch Entwick. Wirbelth.* de Hertwig) se rallie à cette classification. Gegenbaur dit que la dentine ordinaire normale est la structure primitive ; la vaso-dentine est un durcissement secondaire de parties de la pulpe, servant généralement à souder la dent à un os ; quoique les plus primitifs des Gnathostomes, les Sélaciens, se sont écartés, pour les dents, beaucoup plus du type primitif que les groupes qui leur sont supérieurs. Mais il est incontestable qu'il a dû y avoir d'abord des Sélaciens sans vaso-dentine, et les exemplaires de Rohon peuvent avoir appartenu à ces Sélaciens primitifs.

9. — *Dents et écailles dermiques.* — L'identité morphologique de ces deux structures est très généralement admise. L'écaille reconnue comme la plus simple est celle des Coelolépides ; elle se compose de deux parties, une supérieure et une inférieure, à peu près égales. On admet que chez les Gnathostomes, lors de la formation du stomodeum, la peau avec ses écailles a garni le pourtour des mâchoires et l'intérieur de la bouche. De la différence de situation entre le revêtement dermique général et le revêtement des mâchoires sont résultées des différences de fonctionnement qui se sont traduites par des différences anatomiques.

Sur la peau, le revêtement a essentiellement une fonction protectrice ; on peut considérer comme une adaptation à la fonction de recouvrement, l'étalement de la partie inférieure en une plaque basilaire, et comme un moyen de défense, l'élongation de la partie supérieure en une épine saillante. La modification essentielle est toutefois l'étalement en plaque basilaire, et dans la série des Vertébrés, c'est celle-ci qui est conservée, tandis que la saillie en épine n'a pas une longue durée phylogénique.

Sur la mâchoire, la fonction de protection est nulle ; la fonction

encore considéré comme Sélacien, le travail de Traquair ne datant que de 1899. En allant du plus récent au plus ancien, la différenciation en plaque basilaire et épine s'atténue. Pour la cavité pulpaire, Eastman dit que chez les Coelolépides, beaucoup de canalicules de l'ivoire communiquent directement avec cette cavité, mais que leur nombre diminue en même temps que la ramification se complique, jusqu'à ce que finalement il n'y ait plus qu'un canal unique dont les ramifications occupent toute la masse de l'ivoire. Il y a confusion entre canalicules dentaires hors de la pulpe et canaux vasculaires dans une pulpe subdivisée.

unique ou essentielle est la préhension de la proie : l'épine s'hypertrophie énormément ; la partie basilaire s'atrophie et disparaît. La différenciation des deux structures, dermique et maxillaire, est déjà très nette chez tous les Sélaciens connus.

La disparition de la partie basilaire ne se comprend pas au premier abord comme une nécessité dans la formation de la dent. La plaque basilaire assurerait une fixation fort utile pour des organes soumis à des efforts d'arrachement ; et cette raison paraît d'autant plus probante que, pour assurer la fixation, la dent des Sélaciens a dû subir une modification spéciale, la vaso-dentine.

Deux considérations peuvent expliquer cette apparente anomalie. Mais il y a à faire une remarque préliminaire : les deux parties de l'écaille ne sont pas phylogéniquement de même âge ; la partie supérieure ou l'épine est plus ancienne et existait seule primitivement (*Lanarkia*) ; la partie basilaire s'y est ajoutée secondairement comme une calcification d'un autre tissu, les couches conjonctives du derme ; cette différence se traduit encore ontogéniquement par le retard dans la formation de la partie basilaire.

Maintenant, considérons que la dent est soumise à une usure beaucoup plus rapide que l'écaille ; que, par conséquent, le remplacement devra être plus rapide aussi ; dans une certaine mesure, le temps peut manquer pour la formation d'une partie basilaire. Le raisonnement ne vaut guère pour les formes actuelles, où ces stades sont condensés ; mais chez les formes primitives, il faut se représenter l'addition d'une partie basilaire comme une croissance fort lente, ayant une durée plus longue que la durée d'une dent individuelle, et alors la restriction du temps devient importante.

Considérons en second lieu que la plaque basilaire, par suite de son étalement, occupe de la place et diminue par conséquent le nombre possible de dents sur une surface donnée ; tandis que l'augmentation des organes de préhension est avantageuse au double point de vue de la rétention de la proie et du remplacement rapide des dents usées ou arrachées, par d'autres déjà suffisamment développées.

Les adaptations des écailles dermiques sur les mâchoires pour la fonction de préhension consistent donc en une hypertrophie de l'épine, une atrophie de la base, une prolifération plus rapide pour le remplacement. Tout cela est réalisé.

10. — *Les pièces de Rohon comme Coelolépides primitifs.* — Si l'on applique ces considérations à *Archodus* et *Palaeodus* de Rohon, l'allon-

gement de l'épine et l'absence de plaque en partie basilaire justifient leur interprétation comme dents.

Mais il y a encore une autre interprétation possible. L'écaille des Coelolépides est simple et primitive par rapport à l'écaille placoïde avec épine des Sélaciens; mais elle est composée elle-même déjà de deux éléments d'origine tout à fait différente, et ce n'est point là un caractère primitif. Nous connaissons un revêtement, incontestablement cutané, où il n'y a que le seul élément supérieur, l'épine, sans trace de partie basilaire. C'est l'intéressant genre *Lanarkia* de Traquair. C'est bien à cela que les formes de Rohon ressemblent le plus; et si quelqu'un « pouvait dire quelque chose au sujet des affinités », c'était donc Traquair lui-même. Nous croyons qu'on peut considérer *Archodus* et *Palaeodus* de Rohon comme des épines cutanées d'animaux semblables à *Lanarkia* de Traquair.

Du coup disparaissent toute une série de difficultés. *Lanarkia* n'a pas de dents, est probablement un Agnathe et est du Silurien supérieur. Les genres de Rohon ne doivent pas être des dents, ne sont donc pas Gnathostomes et seraient tout simplement les précurseurs dans le Silurien inférieur des mêmes familles du Silurien supérieur. Cela devient beaucoup plus facile à admettre.

11. — *Antériorité géologique des formes russes.* — Une telle antériorité réelle est dangereuse à affirmer, surtout pour des pièces de petite taille, qu'on n'a pas spécialement recherchées dans d'autres districts et qu'on a confondues avec les conodontes, interprétés autrement. Mais pour les Poissons primitifs, les provinces baltiques semblent en avance sur l'Europe occidentale. Le premier Céphalaspide, *Thyestes*, est silurien dans l'île d'Oesel; les vrais Céphalaspides d'Écosse sont un peu supérieurs. Le fait a une certaine importance pour la géographie de ces époques reculées, et nous aurons à y revenir à propos des Ptéraspidés.

12. — *Reconnaissance graduelle du caractère simple des Coelolépides.* — Nous avons signalé dans notre première notice que l'anatomie comparée aurait beaucoup gagné à prêter de l'attention aux Poissons primitifs. Les zoologistes se reposent sur les paléontologistes et s'abstiennent le plus souvent, à cause de la difficulté du sujet, de modifier les interprétations des paléontologistes. L'anatomie comparée est parfois un peu exclusivement faite sur la faune actuelle. Les deux sciences ne se pénètrent pas toujours suffisamment.

Une honorable exception est l'article de R. Burckardt : *Die Ver-*

knöcherungen des Integuments und der Mundhöhle, dans les livraisons 6-8 du grand traité d'embryologie de Hertwig (1902). Comme nous l'avons vu, l'auteur prend comme point de départ les Coelolépides (toutefois encore considérés comme Sélaciens), parce que, dit-il, les fossiles nous révèlent des stades beaucoup plus primitifs. Il est assez étonnant que *Lanarkia* ne soit pas mentionnée, ni la structure des Hétérostracés.

Parmi les travaux cités par Burckardt, il est curieux de trouver que, en 1882, dans un ouvrage intitulé : *Odontologische Forschungen*, Baume attire l'attention sur le fait que la partie inférieure des écailles de Coelolépides est d'origine mésodermique et souvent anhiste. Cette remarque, importante au point de vue théorique, a tout à fait passé inaperçue.

II. — Ptéraspidés.

15. — *Ostracodermes du Pas-de-Calais*. — Au cours des travaux de fonçage du puits n° 6 de la Compagnie des Mines de Liévin, l'ingénieur M. Desailly reconnut de nombreux fossiles, qu'il communiqua à MM. Gosselet et Barrois. C'étaient des *Pteraspis*. L'étude en fut confiée à M. Leriche.

La découverte de ces fossiles, nouveaux pour le Nord de la France et dans des couches réputées stériles, ne manqua pas d'émouvoir les géologues. La Société de Lille se mit aussitôt en campagne pour explorer les affleurements; dans une carrière, à Pernes (Pas-de-Calais), on trouva un nouveau gîte avec une faune plus variée. M. Leriche y a déjà déterminé *Cephalaspis Lyelli*, *Pteraspis rostrata* et *Crouchi*, et un *Cyathaspis*.

Les échantillons sont nombreux. Ceux de Liévin, venant de la profondeur de 180 mètres, sont très bien conservés, n'ayant pas subi d'altération par les agents atmosphériques. Les fossiles sont minéralisés par de la chlorite; les cavités sont remplies par de la calcite. Ce sont des pièces isolées; un seul exemplaire de *Pteraspis* montre les plaques dans leurs connexions naturelles, dit M. Leriche; à en juger par la figure, les pièces ne seraient pourtant pas exactement jointées et au contact, mais légèrement déplacées. Le détail peut avoir son importance quand il s'agit de déterminer des orifices, non pas creusés en plein dans une plaque dermique, mais ménagés entre les diverses pièces d'une carapace.

Les fossiles sont dans une couche rapportée, il y a longtemps, par Gosselet, au Gedinnien. La paléontologie confirme cette conclusion ; l'espèce de Liévin, *P. Crouchi*, caractérise, dans l'Ouest de l'Angleterre, les « cornstones » de la base du vieux grès rouge.

Quelques réflexions préliminaires sur ces découvertes ne seront pas déplacées. Ces couches ont une certaine importance stratigraphique, puisque c'est la base du Devonien ; nous osons formuler l'hypothèse que M. Gosselet les a étudiées avec quelque soin, et d'ordinaire, sur le terrain, il n'épargne ni son temps ni sa peine ; pourtant, il n'a pas trouvé de fossiles. Réduit à ses propres forces, le géologue est toujours quelque peu dans la situation de l'individu qui chercherait une aiguille dans une botte de foin. Les ouvriers sont les mieux à même de faire des découvertes ; quand ils voient que leur ingénieur s'y intéresse, ils lui remettent leurs trouvailles ; généralement, l'ingénieur n'a pas le temps de faire de la paléontologie ; mais quand son ancien professeur lui a laissé le souvenir d'un travailleur, il lui transmet le fossile. C'est généralement ainsi que les choses se passent. Sans la notoriété de Van Beneden père, les Iguanodons de Bernissart étaient probablement perdus. M. Gosselet, qui a l'enthousiasme communicatif, a contaminé de géologie toute la région, spécialement les sociétés minières et leurs ingénieurs. Le résultat est de temps à autre de belles trouvailles.

Les publications suivantes ont trait à cette découverte :

J. GOSSELET, *Découverte de Poissons dans le terrain dévonique du Pas-de-Calais*. COMPTES RENDUS, Paris, 2 mars 1905 ;

M. LERICHE, *Le Pteraspis de Liévin*. ANNALES SOC. GÉOL. DU NORD, avril 1905. — *Note préliminaire sur une faune d'Ostracodermes*, août 1905.

14. — *Restauration de « Pteraspis Crouchi »*. — La base de nos connaissances sur le genre *Pteraspis* est toujours la monographie de Ray Lankester (1868-1870), où il est donné une restauration du bouclier dorsal de deux espèces : *P. rostrata* et *P. Crouchi*. Tous les exemplaires de Liévin appartiennent à cette dernière espèce, dont M. Leriche a donné une restauration. La Société géologique du Nord ayant bien voulu permettre l'usage de ses clichés, nous sommes en mesure de reproduire les dessins de M. Leriche.

Lankester avait déjà signalé que le rostre de *Pteraspis Crouchi* est beaucoup plus long que celui de *Pteraspis rostrata*, et incurvé. Leriche le dessine fort long et incurvé seulement au bout. Les exemplaires de

Liévin ont donné les plaques cornutales encore inconnues; elles sont fort étroites et ne montrent pas la perforation pour la sortie de l'eau, très nette dans l'autre espèce.

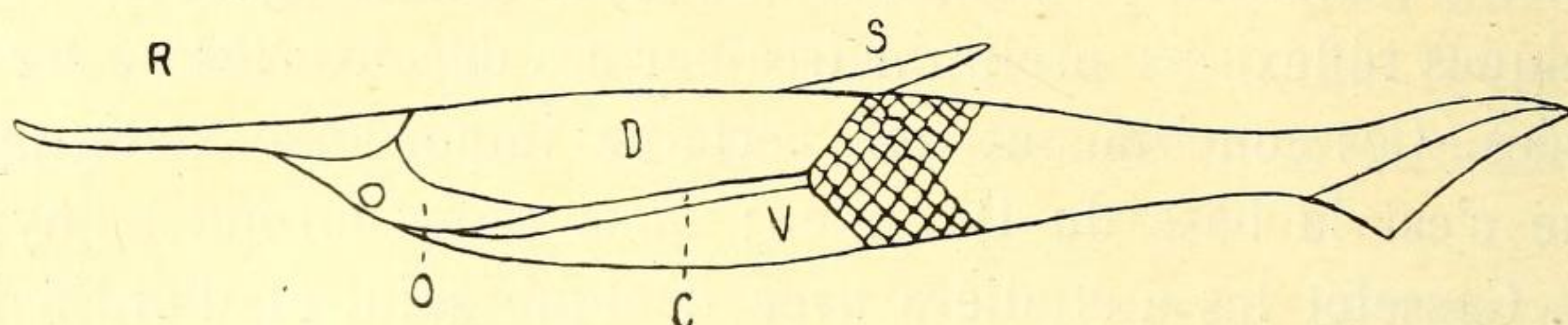


FIG. 1. — *Pteraspis Crouchi*, réduit presque de moitié; restauration Leriche, 1903.

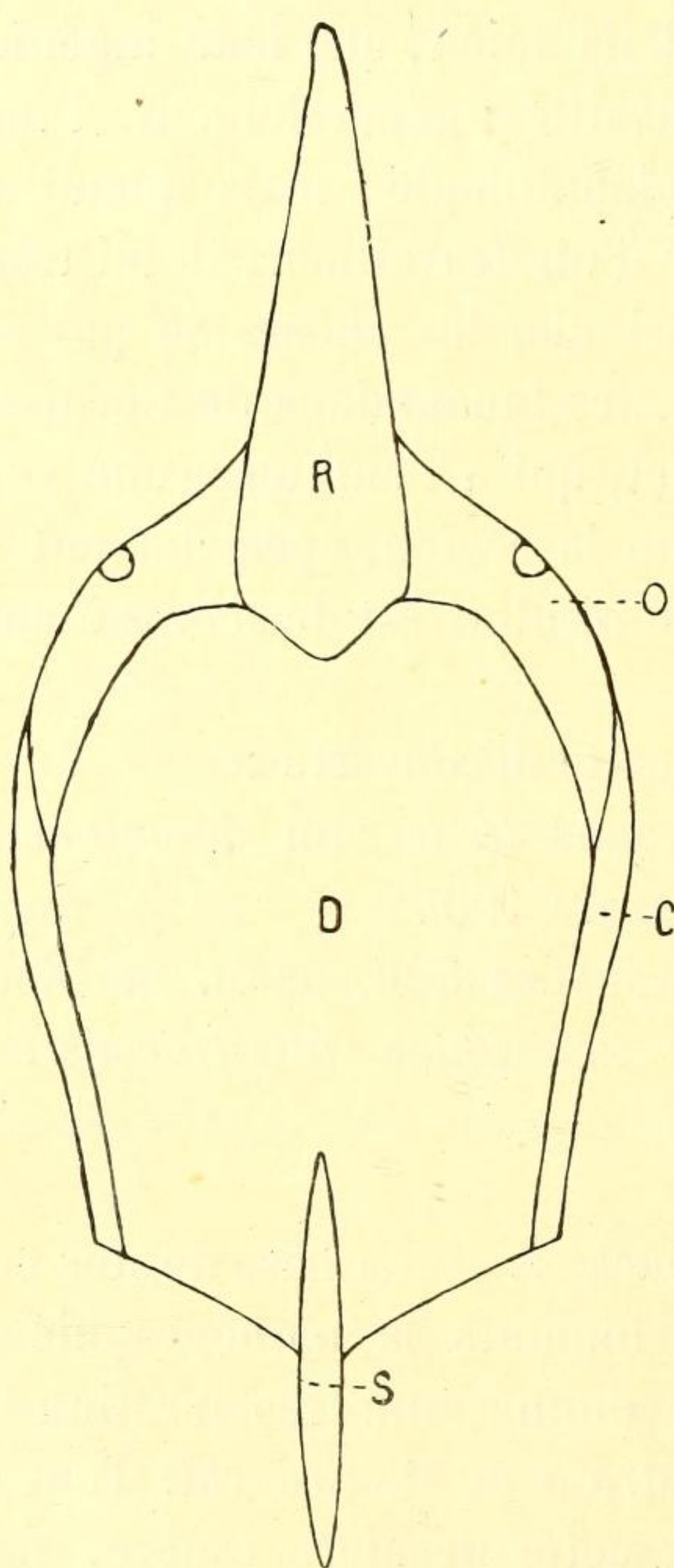


FIG. 2. — *Pteraspis Crouchi*, bouclier dorsal, grandeur naturelle; Leriche.

15. — *Utilisation morphologique des dessins superficiels.* — L'élément essentiel de la carapace est le tubercule dermique calcifié. Chez *Lanarkia*, il est constitué uniquement par une épine saillante. Les Coelolépидés y ont ajouté une partie basilaire; dans les deux groupes, ces éléments restent distincts. Chez les Ptéraspidés, ils ont conflué en lignes et en grandes plaques par leur partie basilaire. Chez *Drepanaspis*, ils ont conflué par aires. Chez *Thyestes*, les tubercules sont devenus inégaux et les petits sont comme des satellites autour des grands. Les variations de ces dessins ont été utilisées pour la systématique. Une étude d'ensemble n'a pas encore été faite; elle donnerait peut-être des renseignements intéressants sur les affinités des divers groupes, et même sur des points importants de morphologie.

En effet, à l'autre bout du règne animal, chez les Infusoires ciliés, il y a également des éléments nombreux arrangés en séries linéaires; les variations du tracé ont permis à Bütschli de faire de la vraie morphologie comparée, et notamment de déterminer les migrations de l'orifice buccal dans les divers genres.

Les cils sont des organes importants, les seules parties différenciées de l'organisme unicellulaire; les tubercules dermiques des Vertébrés n'ont pas la même importance morphologique. Les résultats seront donc plus modestes. Les renseignements utilisables portent sur l'accroissement des plaques et sur quelques détails secondaires.

16. — *Accroissement des plaques.* — Sur la face interne des pièces, on distingue des bourrelets saillants concentriques, qui se marquent comme rainures creuses dans les moules. C'est le bord plus saillant de la plaque aux diverses étapes de sa croissance et les allures de cette croissance peuvent ainsi être déterminées. On a trouvé que pour la grande pièce dorsale et le bouclier ventral (ancien « Scaphaspis »), l'accroissement cesse assez tôt en arrière et continue latéralement et surtout en avant; ces plaques deviennent plus allongées, moins cordiformes. Cette notion peut avoir une certaine importance systématique, car des espèces ont été établies sur des différences de cette nature pour des pièces isolées.

Quand on retourne les pièces, on voit que pour chaque zone d'accroissement il y a plusieurs stries de tubercules. Les stries augmentent donc par paquets.

17. — *Dessins sur la pièce rostrale.* — Les lignes sur la face dorsale du rostre de *Pteraspis Crouchi* forment un angle ouvert en avant, pointant vers l'arrière; dans une vue apicale et le rostre en haut, ces lignes sont donc comme un V debout; sur la face inférieure, c'est l'inverse, un Λ renversé. Chez *Pteraspis rostrata*, la face supérieure est comme chez la première espèce; sur la face inférieure, les lignes sont transversales, non infléchies, et pourraient être représentées par la lettre *i* couchée : —. Les deux espèces seraient donc, pour la face dorsale et la ventrale :

Pteraspis Crouchi : V Λ .

Pteraspis rostrata : V —.

Chez *Pteraspis rostrata*, les lignes sont toutes parallèles entre elles et forment un système unique. Chez *Pteraspis Crouchi*, allant d'arrière en avant sur le dos, les lignes ont une tendance à émousser l'angle médian, qui devient par conséquent plus ouvert; mais brusquement apparaissent des lignes, de nouveau à angle plus aigu; et cela se répète plusieurs fois. Le dessin n'est donc pas homogène, il y a plusieurs systèmes, plusieurs paquets. Or la différence entre les deux rostres est

la longueur beaucoup plus grande chez *Pteraspis Crouchi*; et le dessin nous apprend que cet allongement se fait par addition de paquets de stries. Il semble donc que la forme primitive soit *Pteraspis rostrata* et que l'allongement rostral de *Pteraspis Crouchi* soit une modification secondaire.

Dorsalement en arrière, la pièce rostrale s'insinue entre les orbitaires pour arriver au contact avec la médiane dorsale; ce bord postérieur forme un V debout dans les deux espèces. Ventralement, le rostre est coupé en arrière pour loger la bouche et peut-être les organes olfactifs. Chez *Pteraspis rostrata*, ce bord postérieur est une ligne à peu près droite; mais chez *Pteraspis Crouchi*, ce bord est profondément échancré au milieu, comme un Λ renversé. Les allures différentes chez les deux espèces sont donc uniquement la conséquence d'une différence dans l'allure du bord buccal antérieur, sur lequel naturellement les stries doivent régler leur parcours, d'après le mode d'accroissement de la plaque.

Chose curieuse, tout cela se retrouve dans les dessins de Lankester, sans qu'il en soit question dans le texte (sauf pour les allures différentes sur les deux faces de *Pteraspis Crouchi*). M. Leriche les a décrits avec soin. Nous n'aurions pas mentionné ces détails, si la combinaison avec la forme de l'échancrure buccale n'avait permis de donner une explication naturelle d'un certain nombre de minuties.

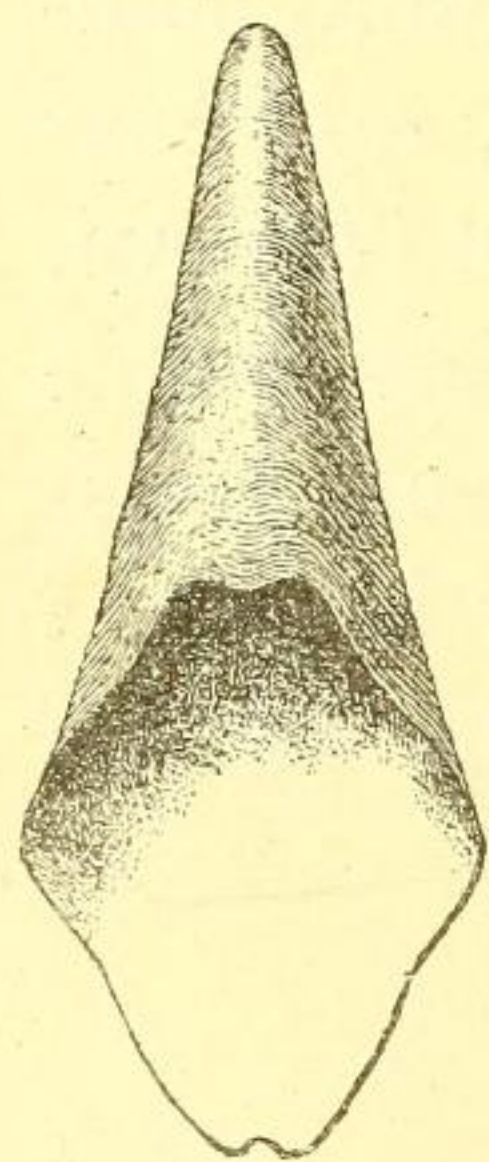


FIG. 3.

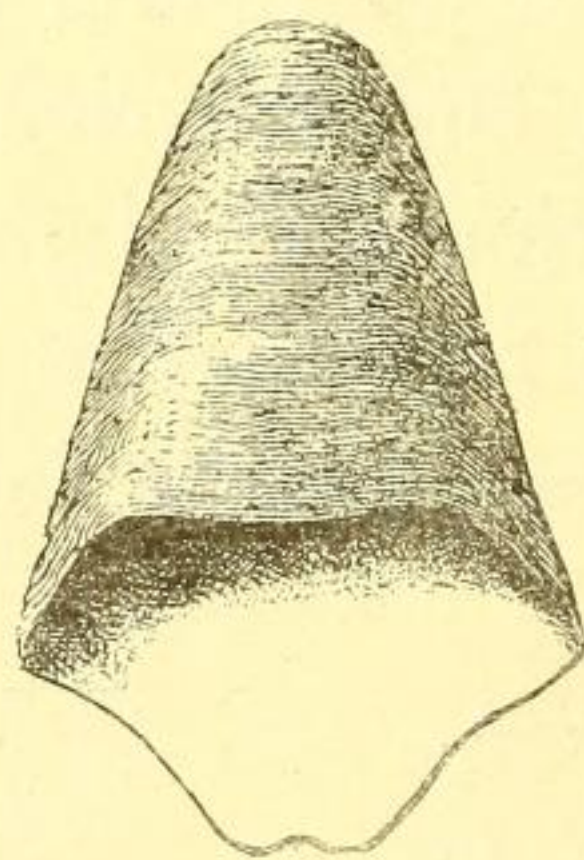


FIG. 4.

FIG. 3. — *Pteraspis Crouchi*, face ventrale du rostre, restauration de Ray Lankester. La partie inférieure de la figure montre la face interne de la partie dorsale; la petite encoche au bout extrême est l'emplacement de l'appareil pinéal. A la loupe, on voit les stries disposées en séries de lignes.

FIG. 4. — *Pteraspis rostrata*, même restauration.

Du reste, ces détails sont utiles dans la pratique, par exemple pour déterminer avec exactitude des pièces incomplètes. Fr. Schmidt a décrit et figuré comme face supérieure d'un rostre de *Pteraspis Kneri*, fort semblable, dit-il, à *Pteraspis Crouchi*, une pièce montrant les lignes en chevrons, avec plusieurs systèmes; le rapprochement est donc fort exact. Mais les chevrons pointent en avant, sont disposés en Λ ; il est

donc fort probable que c'est, non la face supérieure, mais la face inférieure. Le travail est intitulé : « Ueber die Pteraspiden überhaupt und über *Pteraspis Kneri* aus den obersilurischen Schichten Galiciens insbesondere » et a paru dans les *Bulletins de la Société impériale minéralogique de Saint-Pétersbourg* en 1873 (vol. VIII, p. 144). Ce travail est fort important, car il est un de ceux qui ont le plus contribué à faire admettre la connexité des *Pteraspis* avec les pièces *Scaphaspis*. Il a aussi donné lieu à de la controverse, car Schmidt annonçait avoir vu, dans la couche supérieure, des cellules osseuses, ce qui était contraire aux résultats obtenus par tous les auteurs antérieurs. Les préparations avaient été faites par polissage parallèlement à la surface, de façon qu'à une certaine profondeur, les canalicules dentaires sont coupés fort obliquement, et c'est eux que Schmidt aurait pris pour des corpuscules osseux. Cette explication qui a été donnée de l'interprétation de Schmidt est probablement la bonne.

18. — *Orifice buccal.* — Un fait établi, c'est que la bouche des Vertébrés doit être une fente transversale. A la réflexion toutefois, on peut se demander si cette position n'est pas une conséquence de la nature morphologique et de la situation des mâchoires. Alors chez les Agnathes, la bouche pourrait avoir une autre forme ; et c'est en effet ce que nous voyons chez les Cyclostomes, où elle est ronde chez *Petromyzon*, une fente longitudinale chez *Myxine*.

Y aurait-il eu une pareille différence entre les espèces de *Pteraspis*? Le contour postérieur ventral de la pièce rostrale, qui est le bord antérieur de la bouche, permet au moins de le supposer. Théoriquement, de pareilles variations sont admissibles pour un organe qui n'est pas encore morphologiquement fixé.

19. — *Appareil olfactif.* — Un Vertébré doit avoir des organes olfactifs. Ils sont beaucoup plus persistants que les yeux. Il y a des Cécilies et des Typhlops, un Protée, des taupes ; l'organe pinéal (si tant est qu'il soit organe visuel) est partout en régression, là où il n'a pas disparu ; mais il n'y a pas d'Arhiniens. C'est un sens primitif qui garde son utilité dans les genres de vie les plus dégradés. Chez les seuls Odontocètes, il est rudimentaire ou absent.

Il est très curieux que cet appareil se retrouve si difficilement chez tous ces poissons primitifs. Il n'en a jamais été question pour *Pteraspis*. Chez un Astérolépidé, *Bothriolepis*, on a considéré deux faibles échancrures dans des pièces prébuccales comme pouvant avoir logé des

narines. Il y a peut-être quelque chose d'analogue chez *Pteraspis*. Lankester donne une vue par en dessous du rostre de *Pteraspis rostrata* et de *Pteraspis Crouchi*. Chez ce dernier, il y a une saillie assez marquée, juste sur la ligne médiane dans l'ouverture buccale, laquelle saillie délimite deux échancrures; chez *Pteraspis rostrata*, la ligne transversale ou bord postérieur a également de chaque côté une légère échancrure, mais beaucoup plus latérale. Toutes les ouvertures dans la carapace étant interprétées comme servant à d'autres fonctions, il faut bien placer l'appareil olfactif dans les parties molles. A remarquer que dans cette interprétation, les animaux seraient Amphirhiniens.

20. — *Origine du rostre.* — Le plus ancien Vertébré connu, l'Amphioxus, est muni d'un rostre. Les Ptéraspidés sont les premiers Poissons fossiles dont le contour est connu, et ils ont également un rostre. Il y a là une similitude. Mais le rostre de l'Amphioxus est très clairement une adaptation à la vie arénicole et fouisseuse; ce genre de vie étant aberrant pour un Vertébré, cette adaptation est considérée comme une modification secondaire, spéciale à l'Amphioxus, et non comme un caractère ancestral.

Le rostre des Sélaciens n'est pas non plus primitif, comme le montrent les formes à bouche terminale, *Cladoselache* dévonien, et *Chlamydoselache* abyssal de la faune actuelle, primitifs par beaucoup d'autres caractères de leur organisation.

La famille des Esturgeons présente l'hypertrophie la plus considérable de l'organe rostral; il est énorme chez *Psephurus* et *Polyodon*. La situation des narines sur la face dorsale ne permet pas d'homologation avec le rostre des Sélaciens; il est donc aussi de formation autonome dans ce groupe.

Ces exemples démontrent l'indépendance des formations rostrales; il faut donc considérer le rostre des Ptéraspidés comme un caractère acquis dans les limites de leur propre groupe et sans aucune signification phylogénique.

21. — *Utilité du rostre.* — Si le rostre est une adaptation spéciale dans chaque groupe, les rapports de cette adaptation avec le genre de vie doivent être étroits et directs; si on parvenait à déterminer à quoi il sert chez les espèces vivantes, on pourrait voir si le même rôle était rempli chez les fossiles. Malheureusement, nous n'avons à ce sujet que des suggestions fort vagues. D'après un passage assez peu clair, Gegenbaur (*Vergl. Anat. Wirbelthiere*, I, p. 330) considère le dévelop-

pement du rostre des Sélaciens comme dû en première ligne à l'hypertrophie des organes sensoriels cutanés de la région frontale. Pour les Esturgeons, Günther (*Study of Fishes*, p. 363) dit que la fonction n'est pas encore suffisamment expliquée; il cite l'opinion de Martens, que ce serait un organe tactile; l'eau des grands fleuves d'Asie et d'Amérique est si trouble que l'animal, ne pouvant voir sa proie, doit la sentir par le tact; les yeux de *Psephurus* et de *Polyodon* sont en effet remarquablement petits, et il en est de même des Ptéraspidés. Nous aurons à voir comment cette notion peut se concilier avec l'habitat probable, tel qu'il résulte de leurs conditions de gisement.

22. — *Valeur relative des parties de l'appareil respiratoire marsipobranchie.* — Il convient de traiter cette question avant d'aborder la discussion sur l'organe respiratoire de *Pteraspis*.

Nous avons déjà signalé (première notice) les différences considérables des organes respiratoires dans les limites du groupe des Cyclostomes actuels; chacune des trois formes *Bdellostoma*, *Myxine* et *Petromyzon* a son type fort distinct. Les organes respiratoires semblent avoir été sportifs, c'est-à-dire susceptibles des variations les plus étendues, chez des formes zoologiques fort voisines.

Mais il faut considérer le rôle physiologique et la nature morphologique des parties affectées.

Le véritable organe respiratoire, c'est la poche branchiale. On peut se la représenter primitivement comme un canal, identique à lui-même sur tout son parcours, tant anatomiquement que physiologiquement; il va avec la même lumière du pharynx vers l'extérieur, et il est partout respiratoire. De cet état primitif est issu l'état actuel par le procédé bien connu d'une localisation fonctionnelle; une portion s'est constituée en poche avec lames muqueuses et les autres parties sont devenues des conduits pour amener et enlever l'eau.

Comme organe essentiel, la poche est limitée dans ses variations. Les poches subissent une réduction dans leur nombre, comme c'est la tendance générale des organes répétés métamériquement; elles se déplacent en arrière, mais elles restent toujours distinctes et isolées; elles ne montrent aucune tendance à confluer.

Au point de vue de la physiologie générale, les canaux d'amenée et de sortie de l'eau sont d'une nécessité absolue; mais leur mode particulier de disposition est chose tout à fait secondaire. Au point de vue morphologique, les conduits sont toujours moins importants que les organes qu'ils desservent. Dans une série zoologique, un même organe

peut avoir des conduits excréteurs de nature morphologique très différente ; les conduits génito-urinaires en sont un bon exemple. Or, toutes les modifications chez les Agnathes portent sur les conduits respiratoires. Primitivement nombreux et parallèles, ils montrent une tendance marquée à confluer, à réunir leurs orifices, à constituer un collecteur commun. Ces modifications sont quasi indifférentes physiologiquement et morphologiquement et par conséquent aisément réalisables.

23. — *Les pièces cornutales.* — La plus grande singularité de la restauration de M. Leriche, c'est l'absence d'un orifice expiratoire. Il est pourtant indubitable qu'il faut à l'eau une sortie ; si on ne la trouve pas comme un trou perçant une plaque, c'est qu'elle était ailleurs, dans un intervalle entre des plaques ou dans les parties molles.

On se rappellera que chez les Céphalaspides, l'orifice respiratoire est probablement tout juste sous le bord postérieur du bouclier ; chez *Drepanaspis*, c'est une troncature oblique inférieure de l'angle postérieur. Ce dispositif est très difficile à reconnaître et a dérouté la sagacité, même de Traquair. Comme on ne connaît aucun exemplaire convenable de Ptéraspidé avec les parties conservées derrière la carapace, une pareille structure n'est pas décelable. De même, pour retrouver un hiatus entre des plaques, des fossiles où ces plaques sont disjointes ne sont guère utilisables, et c'est, paraît-il, le cas pour le meilleur exemplaire de M. Leriche.

Chez *Pteraspis rostrata*, les orifices expiratoires sont bien connus : ce sont des ouvertures dans les plaques cornutales ; la plaque ventrale de cette espèce n'a pas d'échancrure médiane dans son bord postérieur. On ne voit pas d'ouvertures dans les pièces cornutales réduites de *Pteraspis Crouchi* ; mais Lankester mentionne comme caractère de « *Scaphaspis rectus* », la plaque ventrale de cette espèce, une échancrure postérieure exactement sur la ligne médiane. Très marquée dans certaine de ses figures, elle paraît absente dans d'autres, spécialement les figures de moules internes. M. Leriche n'en fait pas mention ; une de ses figures (fig. 4, pl. VI) montre une pareille échancrure, mais c'est peut-être une cassure.

On ne voit pas au premier abord quelle connexité il peut exister entre des orifices respiratoires et une échancrure médiane postérieure de la plaque ventrale. Mais supposons chez *Pteraspis Crouchi* les canaux collecteurs respiratoires se réunissant en une ouverture médiane unique, située assez loin en arrière (le tout comme chez *Myxine*) pour tomber juste en arrière de la plaque ventrale : il n'y aura pas d'ouvertures cor-

nutales, puisque l'eau sort en arrière; et chez *Pteraspis rostrata*, il n'y aura pas d'échancrure dans la plaque ventrale, puisque l'eau sort par les ouvertures cornutales. Quant à l'inconstance de cette échancrure chez *Pteraspis Crouchi*, il suffirait d'admettre de légères variations individuelles, reportant l'orifice expiratoire un peu plus en avant, ou la plaque ventrale un peu plus en arrière.

24. — *Opinions sur la position phylogénique des Ptéraspides.* — Ce sujet fort difficile est assez rarement discuté à fond; les auteurs se bornent généralement à quelques remarques incidentes. Rangés d'abord parmi les Ganoïdes dans le groupe spécial des Placodermes, on les a plus tard considérés comme des Agnathes, opinion qui nous paraît de loin la plus plausible. Mais on pourrait demander de préciser davantage les relations de ces divers Agnathes entre eux et avec le reste du phylum des Vertébrés.

Otto Jaekel a publié dans ces derniers temps plusieurs articles traitant ces questions, notamment les articles suivants :

A) *Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung.* 5^{er} Zool. Congress, Berlin, 1901; VERHANDLUNGEN, 1902, p. 1058.

B) *Ueber Coccosteus und die Beurtheilung der Placodermen.* SITZUNGSBERICHTE DER GESELLSCHAFT NATURFORSCHENDER FREUNDE, Berlin, 1902, p. 103.

C) *Ueber die Epiphyse und Hypophyse.* Id., 1903, p. 27.

D) *Ueber die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden.* ZEITSCHRIFT DER DEUTSCHEN GEOLOGISCHEN GESELLSCHAFT, 1903, p. 41.

E) *Ueber Tremataspis und Pattens Ableitung der Wirbelthiere von Arthropoden.* Id., 1903, p. 84.

Les idées générales de Jaekel sur l'évolution des organismes ont été exposées dans le volume du Congrès de Berlin (a); elles diffèrent des opinions régnantes par trois points (p. 1110) :

1° Outre des modifications graduelles, les organismes subissent des modifications brusques (expériences botaniques de Korschinsky et de Vries).

2° Les modifications graduelles affectent des caractères sans portée morphologique et suivent une direction constante d'évolution (orthogénèse de Eimer); elles produisent les différences spécifiques. Les modifications brusques ne sont pas la somme arithmétique ou l'accumulation graduelle des différences spécifiques; elles portent sur d'autres caractères, morphologiquement importants, et produisent les grands groupes de la systématique. Par corrélation, elles entraînent d'autres

modifications, amenant de « nouvelles constellations des parties », un réarrangement des organes ; ainsi est créée une nouvelle « forme » (ou type?).

3° Ces modifications morphologiques sont le résultat de déviations dans le cours de l'ontogénie, et non de changements cumulatifs des organismes adultes.

Ces idées générales ont été appliquées au cas particulier de l'origine des Vertébrés aux dépens d'Arthropodes (c). Chez ceux-ci, les ébauches embryonnaires de la bouche et du système nerveux sont synchrones et le pharynx passe à travers le collier nerveux. Chez tous les Chordés, le système nerveux est beaucoup plus précoce, parce qu'il est plus volumineux ; l'hypertrophie des ganglions les amène au contact et obture le collier, barrant la route au pharynx : il y a néoformation de la bouche en situation ventrale. L'hypophyse et l'épiphyse marquent l'ancien trajet du tube digestif, l'orifice pinéal l'ancien orifice buccal.

Les Placodermes montrent des caractères de Tétrapodes, qui ne reviennent plus chez les représentants plus récents des Poissons (b, p. 115). Le sub-phylum des Poissons tout entier est une rétrogradation du type vertébré, dû à la facilité de la locomotion aquatique qui a si souvent séduit les animaux terrestres (a p. 1088). Les Vertébrés sont issus des Arthropodes par le passage de l'eau à la terre ferme (a, p. 1105). Les premiers Vertébrés auront été des habitants de la terre ferme.

Cet exposé, forcément sommaire, se borne aux conclusions finales, sans entrer dans les détails, moins encore dans une discussion. Si les idées principales paraissent très hasardées et beaucoup inadmissibles, il doit pourtant être expressément déclaré ici que Jaekel les présente avec une puissance et une ingéniosité d'argumentation vraiment remarquables, auxquelles un résumé ne peut rendre une justice suffisante.

En dehors des appréciations de morphologie comparée et au sujet de l'organisation même, il y a à signaler une opinion qui paraît étrange. Parlant des organes respiratoires des Ptéraspidés et plus particulièrement de *Cyathaspis*, l'auteur dit que « les branchies obtenaient leur amenée d'air probablement par une fente, qui restait ouverte de chaque côté à la plaque latérale » (b, p. 104). Le texte allemand dit : « eine Spalt an der Seitenplatte », et l'on ne sait pas clairement si l'auteur veut dire une fente linéaire dans la plaque elle-même, ou un hiatus entre deux plaques avoisinantes. En tout cas, il ne peut s'agir ici que de l'orifice externe ou expiratoire, orifice de sortie de l'eau ; mais cet orifice, au contraire, *amènerait* l'élément respiratoire, non de l'eau,

mais de l'air, car le texte dit : « Luftzufuhr » ; on se demande si ce n'est pas une erreur de plume pour « Wasserabfuhr ». Il y a bien une inversion du courant respiratoire chez *Petromyzon*, mais l'auteur ne se réfère pas à cet exemple.

La forme primitive des Ptéraspidés serait *Cyathaspis* ; il est géologiquement antérieur, de l'étage de Wenlock du Silurien supérieur, tandis que les autres genres n'apparaissent qu'à la limite, tout contre le Dévonien. En outre, sa carapace est composée de grandes pièces, au nombre de deux seulement, une dorsale et une ventrale ; et c'est un « préjugé » de croire que de grandes plaques dermiques doivent nécessairement résulter de la soudure de plaques moins étendues. Il semble plutôt que, phylogéniquement, une couverture cohérente se soit subdivisée en pièces distinctes plus petites (*d*, p. 58).

L'absence de membres antérieurs est considérée comme un cas similaire à la même absence chez les larves d'Amphibies, « avec lesquelles ces Vertébrés apparemment les plus anciens offrent une analogie frappante pour la forme générale. Comme, d'après la forme de leur carapace, ils avaient aussi une bouche protractile, à peu près comme les têtards, je crois pouvoir considérer ces Poissons, précisément les plus anciens, comme des larves pérennes du phylum des Vertébrés » (*b*, p. 104).

La subdivision du squelette continu en plaques distinctes indique une plus grande flexibilité du tronc ; l'épine de *Pteraspis* s'explique le mieux comme une étrave pour une nageoire dorsale, pour mieux couper l'eau. Les deux modifications sont des adaptations à la vie de poisson.

Dans le travail de Patten (cité dans la première notice), les questions générales sont également traitées dans le sens des idées connues de l'auteur : l'origine limuloïde. Il est fait mention plusieurs fois de *Pteraspis*. L'appareil pinéal est indiqué comme une fossette à la face interne du bouclier dorsal, mais qui ne perfore pas toujours entièrement la plaque ; en effet, un orifice pinéal n'est pas indiqué dans la restauration de *Pteraspis Crouchi*, ni par Lankester ni par M. Leriche ; et il faut reconnaître que pour un organe sensoriel, quelles que soient sa nature et sa fonction, le recouvrement par une partie de la carapace, coupant tout accès direct avec l'extérieur, est un fait étonnant. Patten en donne une explication toute naturelle en comparant avec les ocelles de *Limulus*, qui sont aussi sous la couche externe de la carapace.

La paire d'ouvertures latérales antérieures, pour tout le monde des orbites, reçoit une singulière interprétation : ce sont les cavités articulaires d'une paire de pattes de Crustacés. *Cyathaspis* en avait également une paire ; *Tremataspis* en avait neuf ; chez les Astérolépidés, nous

trouvons une paire en place. Sans vouloir entrer dans une discussion, nous pouvons signaler une inconséquence : les impressions à la face interne du bouclier de *Cyathaspis* (traces des poches branchiales) seraient des impressions musculaires pour une série d'appendices, alors qu'il n'y en aurait qu'une paire. Jaekel a fait de ce travail une critique fort sévère (*e*) ; les opinions de Patten semblent, en effet, bien extraordinaires et recruter fort peu d'adhérents.

25. — *L'habitat des Ostracodermes ; le vieux grès rouge.* — M. Leriche a émis quelques remarques intéressantes sur ces questions, et elles ont également été traitées avec un certain développement par Sollas dans son mémoire récent sur *Palaeospondylus*, que nous aurons à examiner plus loin.

Le vieux grès rouge, qui ouvre la série devonienne en Angleterre, est généralement considéré comme une formation lacustre ou d'eau saumâtre ; il en résulterait que les Ostracodermes qu'on y trouve seraient des animaux côtiers. M. Leriche fait observer que dans l'Ardenne, la série devonienne débute par le poudingue de Fépin et l'arkose de Weismes, formations littorales, mais certainement marines, qui manquent dans le Pas-de-Calais. Il y a là une contradiction apparente, que M. Leriche explique d'une façon fort simple : le bassin de Dinant apparaît au début de l'époque devonienne comme une vaste dépression, envahie à l'Est par les eaux marines, qui ont déposé le poudingue et l'arkose, mais occupée à l'Ouest par des eaux saumâtres ou douces, avec des Ptéraspidés.

Seulement, le Gedinnien ne donne pas des *Pteraspis* uniquement à l'Ouest, en Angleterre et dans le Pas-de-Calais ; on en a trouvé dans les schistes noduleux gedinniens d'Ombret dans la province de Liège (Forir, 1895) ; et dans la collection Malaise, Dollo (1905) a signalé *Pteraspis Dunensis*, l'espèce de l'Eiffel, provenant de Saint-Hubert. M. Leriche en conclut que le domaine des eaux douces a pu s'étendre pendant le Gedinnien supérieur jusqu'au cœur de l'Ardenne.

Une pareille migration des faunes, et en particulier des Ostracodermes, a été signalée entre l'Écosse et l'Ardenne par Max Lohest (1887). Des considérations de plus grande envergure, mais aussi moins précises, ont été émises par Claypole (*The Ancestry of the upper devonian Placoderms of Ohio*, AMERICAN GEOLOGIST, June, 1896). L'antériorité des formes russes est peut-être due à des variations géographiques de même nature.

Sollas attire l'attention sur la stérilité ordinaire du vieux grès rouge.

L'assertion semble paradoxale; mais en réalité, si les fossiles sont très abondants, ils sont fort inégalement distribués; ils n'existent que sporadiquement ou bien tout à coup, et dans des horizons spéciaux, ils deviennent d'une abondance extrême; ils vont donc par bancs.

Un deuxième fait singulier est la limitation de cette faune à deux groupes zoologiques seulement : les Poissons et les Crustacés. Le fait est d'autant plus significatif que dans les couches marines de la même époque, il y a une faune très variée.

Une faune lacustre semble devoir comporter des mollusques d'eau douce. Il en était déjà ainsi à l'époque devonienne, car on a trouvé à Kiltorcan (Irlande) une Anodonte; ce fait, si la détermination zoologique est exacte, démontrerait l'existence de mollusques d'eau douce, et leur pullulation dans des conditions favorables; mais il démontre aussi que ces conditions favorables n'étaient pas générales dans l'aire du vieux grès rouge.

Beaucoup de faits tendent à démontrer qu'en Russie plusieurs parties du système se sont déposées dans des lacs salés; on trouve parfois des pseudomorphoses de sel gemme.

C'est là, pour Sollas, l'explication de toutes les anomalies. Par leur concentration et leur forte salure, ces mers mortes étaient azoïques, et leurs dépôts stériles. Mais dans leurs rivières tributaires, avec de l'eau douce, vivait une faune abondante; des crues subites entraînaient tous les éléments mobiles de cette faune dans le lac, où les animaux périssaient aussitôt. La vase de ces eaux d'orages assurait un enfouissement rapide et une excellente conservation, comme le montrent tout particulièrement les *Palaeospondylus* d'Anacharras.

Cette hypothèse de Sollas est fort séduisante, d'autant plus qu'elle s'appuie sur ce qui se passe encore actuellement dans le Grand Lac Salé de l'Utah. Elle appelle pourtant quelques remarques.

Tout d'abord, le système des mers mortes doit avoir été bien développé à cette époque. Les géologues auront à nous dire ce qu'ils en pensent.

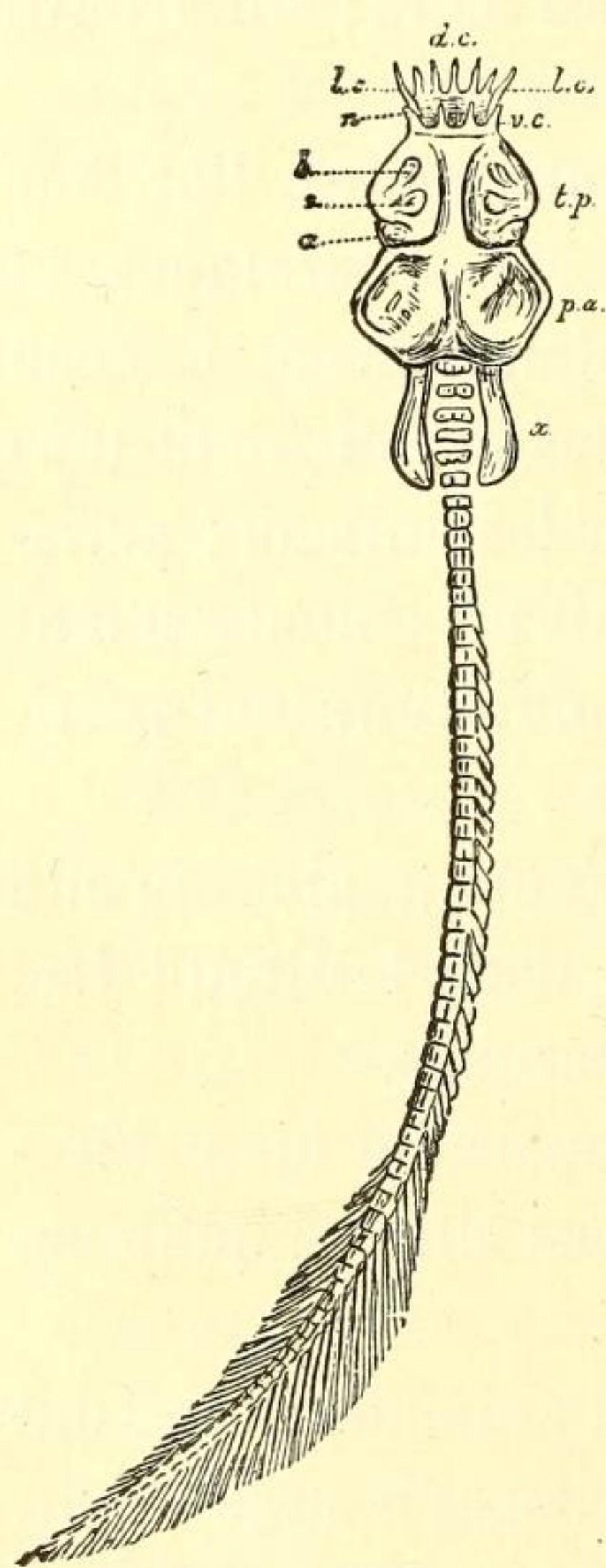
La forte concentration et la salure foudroient les animaux; elles ont aussi pour effet de précipiter rapidement les matériaux en suspension, mais font flotter les cadavres. Pour ces deux raisons, les conditions d'un enfouissement rapide ne paraissent donc pas réalisées. Il est vrai que c'est une question de degré, de plus ou de moins; il faut du sel, mais pas trop n'en faut.

L'absence de quelque chose est toujours un fait négatif, sur lequel on ne peut raisonner qu'avec prudence. Déjà en 1866, Schmidt (*Mineral.*

Ges. Petersb.) remarquait la curieuse composition faunique du Silurien supérieur de l'île d'Oesel, le gîte du plus ancien Céphalaspidé *Thyestes* et des beaux Euryptérides; en dehors de cela, il n'y a qu'une petite Lingule. Or, tous ces restes ont une composition chimique identique : du phosphate de chaux. Les fossiles calcaires ont disparu, mais ont laissé des empreintes. La limitation de la faune n'est donc pas due à une pauvreté originelle, mais à une réduction secondaire par dissolution des fossiles purement calcaires; ce n'est pas une question de zoologie, mais de chimie. Cela ne veut pas dire qu'il en a été de même en Écosse, mais une certaine réserve est toujours recommandable.

III. — *Palaeospondylus*.

26. — *Description sommaire.* — La figure 5 donne une première idée du fossile. On voit successivement d'avant en arrière : d'abord une couronne de cils ou de tentacules disposés en cercle; puis deux



grandes vésicules plus ou moins clairement subdivisées en parties; puis une paire de vésicules postérieures, suivies de deux plaques, entre lesquelles commence la colonne vertébrale par des anneaux isolés; plus loin en arrière, les ossifications annulaires des corps vertébraux sont au contact; par suite d'une torsion de la colonne, on commence à voir les apophyses épineuses. Traquair, qui a donné la restauration figurée ici, considère que l'animal est toujours couché sur la face dorsale de la tête et montre par conséquent la face basale du crâne; celle-ci aurait une espèce de rainure sur la ligne médiane.

Un travail récent de Sollas (*), application d'une nouvelle méthode d'investigation, a donné des renseignements importants. Ce travail soulève en outre des questions théoriques du plus haut intérêt.

FIG. 5. — *Palaeospondylus*.

(*) W. J. SOLLAS, *A method for the investigation of fossils by serial sections* (PHILOS. TRANS., June, 1903; published 14 Nov. 1903.)

W. J. SOLLAS and IGERNA B. SOLLAS, *An account of the devonian fish Palaeospondylus*. (IBIDEM.)

27. — *Composition chimique du fossile.* — La substance du fossile est noire comme du jais. Sollas a eu l'idée d'en faire une analyse chimique. Mais *Palaeospondylus* est de petite taille, constituant un enduit mince sur la pierre; il n'y a donc pas moyen de recueillir assez de substance pure. L'analyse a donc été faite par personne interposée; on a utilisé *Cocosteus*, plus massif et se présentant dans les mêmes conditions d'aspect et de fossilisation.

La substance a la composition du *cannel-coal*. La partie minérale, qui reste comme cendres à la calcination, contient une quantité de phosphore correspondant à plus des deux tiers de son poids en phosphate calcique.

Le fait intéressant, c'est la formation de charbon aux dépens de restes de poissons. La base organique de l'os, la chondrine, a été transformée de façon à ressembler entièrement à un charbon ordinaire d'origine végétale. Sollas entre dans des considérations détaillées pour expliquer le phénomène chimique. La chondrine, comme matière animale, contient assez bien d'azote, tandis que la cellulose n'en renferme pas; mais à part cela, la composition est très sensiblement la même pour la proportion entre le carbone et l'hydrogène.

28. — *Méthode des coupes minces de Sollas.* — L'auteur rappelle que le paléontologiste a quelque raison d'envier au zoologiste le puissant moyen d'investigation des coupes minces en série continue. Beaucoup de fossiles sont plus ou moins engagés dans la roche dure, d'où il est difficile, parfois impossible à cause du risque, de les dégager; ils ne fournissent pas la dixième partie des renseignements qu'ils pourraient donner. On peut bien faire des coupes minces transparentes, mais la technique la plus perfectionnée ne peut les fournir que par intervalles de 1 millimètre, ce qui rend la méthode inapplicable aux objets de petite dimension.

Sollas a eu recours au procédé de polissage et d'usure graduelle, au moyen d'une espèce de meule de diamantaire. L'appareil permet deux choses : user un plan parfait exactement par épaisseurs successives de $\frac{1}{40}$ de millimètre, enlever la pièce après chaque opération pour l'examiner, et puis la replacer très exactement en position pour user de nouveau.

A chaque étape, le fossile est dessiné ou photographié, généralement avec agrandissement. Puis le dessin est reproduit en cire, d'une épaisseur proportionnelle au grossissement; on n'a plus qu'à superposer tous ces plans en cire pour obtenir un modèle.

Ont été traités de cette façon, un Graptolithe, un Ophiuride des couches de Ludlow et une série de *Palaeospondylus*. Les modèles ont été exposés au meeting de Glasgow de la « British Association » en 1901 et à une soirée de la « Royal Society » en 1902. Il y a actuellement trois collections de *Palaeospondylus* : une à Oxford, une au « Natural History Museum » de Londres, une à Munich.

Théoriquement, la méthode doit permettre de faire l'anatomie complète et exacte d'un fossile ; mais il reste toujours l'imperfection résultant d'une conservation insuffisante, de l'écrasement, de la déformation, du déplacement, du chevauchement des parties. Pour obvier à ces inconvénients, il faut multiplier les exemplaires examinés, compléter et rectifier les indications de l'un par celles de l'autre ; cela est facile quand on a assez de matériel, inapplicable pour les pièces rares, car l'usure se fait jusqu'à extinction de la pièce, qui est détruite à tout jamais.

Les résultats inspirent confiance par leur constance. La bonne demi-douzaine de *Palaeospondylus* ont donné des renseignements fort concordants ; par exemple, dans la paroi crânienne, des perforations toujours aux mêmes places et précisément où l'on pouvait s'attendre à trouver des passages pour les nerfs.

Les modèles n'ont pas un aspect fort esthétique. Les plaques de cire sont superposées comme les marches d'un escalier ; les contours sont heurtés, anguleux ; l'ensemble, au premier coup d'œil, est confus. C'est encore pis sur les planches du mémoire, la photolithographie ne rendant pas bien les reliefs. On comprend que les auteurs, dans leur souci respectable de donner les faits tels quels, se soient abstenus de faire la toilette de leurs préparations ; mais ils auraient pu donner en plus des figures schématiques ou, mieux encore, une restauration. Le but final de la paléontologie n'est pas la connaissance du fossile lui-même, avec les ossements mêlés en un chaos informe, ou les organismes réduits à l'état de galette, mais bien la connaissance de l'animal tel qu'il était en son vivant. Sollas a certainement des idées à ce sujet, plus complètes et plus exactes que celles de ses prédécesseurs, car autrement son travail n'aurait pas de raison d'être ; que ne les précise-t-il dans un dessin ? La lecture de son mémoire, parfois assez pénible, en aurait été grandement facilitée.

29. — *Orientation primitive du fossile par Traquair.* — Traquair a orienté le fossile comme étant toujours couché sur la face dorsale du crâne, montrant par conséquent la face basilaire. Cette détermination se fonde sur les allures de la colonne vertébrale.

La tête est toujours couchée avec ses faces dorsale et ventrale, parallèles à la schistosité ou lamination de la pierre; Sollas (p. 270) insiste sur le caractère absolument général de cette position, « conséquence de la forme déprimée de la tête, comme celle d'un têtard ou d'une Raie ». La queue est aussi dans la même position. Le crâne étant élargi horizontalement, la queue élevée verticalement sur le vivant, mais les deux régions étant dans le même plan dans le fossile, il doit nécessairement y avoir, pour la colonne vertébrale, une torsion de 90°, et cela dans n'importe quelle position de l'animal, que la tête soit couchée sur la face dorsale ou sur la ventrale. Mais l'allure des apophyses épineuses va être différente. Si l'animal est couché sur le ventre, on doit voir les apophyses d'en haut, en raccourci; puis, à mesure que la colonne vertébrale se tord, les vertèbres tourneront également et finalement se présenteront tout à fait de côté; dans toute l'étendue de la colonne vertébrale, les apophyses seront visibles. Au contraire, quand l'animal, couché sur le dos, ne montre que la face ventrale, les corps des vertèbres cachent les arcs neuraux et l'on ne commencera à voir ces derniers que graduellement par suite de la torsion; ils paraîtront sortir de plus en plus de la pierre. Or, c'est là ce qui semble se produire; Traquair en a conclu que l'animal était couché sur le dos, exposant sa face ventrale; et si jamais conclusion a dû paraître justifiée, c'est bien celle-là.

Elle est importante par ses conséquences. La surface considérée comme basilaire se montre assez compliquée, mais nette de tous autres éléments superposés dans le fossile; c'est-à-dire que chez l'animal vivant, en position naturelle, le dos en haut, il n'y avait aucun élément squelettique suspendu sous le crâne; donc pas d'arcs inférieurs ni de mâchoires. Cet agnathisme concordait parfaitement avec la monorhinie admise par Traquair, qui considérait le cercle tentaculaire comme ayant entouré une ouverture nasale médiane impaire.

30. — *Orientation du fossile par Sollas.* — Sollas commence sa description en disant que le crâne présente une dépression (*a median longitudinal trough*), avec de chaque côté des structures latérales paires. La dépression se termine en avant par un groupe de protubérances comme des épines ou des tentacules. Traquair parle aussi d'une dépression sur la ligne médiale (*a furrow*), dont les bords font saillie. D'autres détails encore, l'examen comparatif des textes et des figures ne peuvent laisser le moindre doute sur le fait que les deux auteurs visent la même structure. Or, pour Traquair, ce sillon est creusé sur

la face ventrale de la partie basilaire du crâne, tandis que pour Sollas, il est la cavité crânienne elle-même, dans l'intérieur de laquelle on voit directement, par suite de l'absence de toit calcifié.

Pour Traquair, « tous les exemplaires semblent couchés sur le dos, la face ventrale de la tête étant seule exposée ». On ne connaîtrait donc pas la face dorsale; mais la constance de l'engagement du squelette dans la pierre, c'est-à-dire que les échantillons se fendillent du côté ventral et non du côté dorsal, a fait supposer à Traquair que cette face dorsale était beaucoup plus inégale, plus tourmentée et que, pour cette cause, elle était plus solidement ancrée dans la roche. Les dessins de Traquair montrent pourtant des aspects fort différents; au lieu des capsules paires, souvent il y a une série de barres obliques parallèles. Ces différences étaient expliquées par le fait de différences dans l'usure de la pièce par les agents atmosphériques.

Pour Sollas, « le fossile est assez complet, présentant tantôt la face ventrale, tantôt la face dorsale; comme jusqu'ici il y a eu quelque doute sur ce point, il est bon d'ajouter que les coupes sériées mettent la question hors de discussion; en usant des exemplaires exposant la face dorsale, on finit par rencontrer la face ventrale; et réciproquement chez ceux montrant la face ventrale, on retrouve finalement la face dorsale » (p. 268). La face dorsale montre la gouttière, cavité crânienne, avec les deux paires de capsules latérales; la face ventrale montre constamment une série de barres obliques, comme des arcs inférieurs, et s'accorde parfaitement avec des exemplaires « usés » (*weathered*) de Traquair. La voûte crânienne était membraneuse; seuls les pieds-droits de la voûte étaient calcifiés et sont conservés par la fossilisation; en arrière, dans la région occipitale, ces pieds-droits ont souvent une tendance à se rapprocher sur la ligne médiane. « L'arc neural de la première vertèbre est resté en position par rapport au crâne, quoique le corps de cette vertèbre se soit séparé de l'arc et se soit couché sur sa face articulaire » (p. 276). « En l'absence apparente d'un arc occipital, cet élément pourrait peut-être être représenté par l'arc neural de la première vertèbre, laquelle, quoique non encore réellement incorporée au crâne, semble sur le point de l'être » (p. 283).

Nous voilà donc, dès le début, en présence d'un désaccord fondamental, puisque la face ventrale pour Traquair est la face dorsale pour Sollas. Ce qui est étonnant, c'est que nulle part Sollas ne mentionne cette différence essentielle d'orientation, que certainement il doit avoir aperçue. Il se réfère fréquemment, pour certains détails, à la description et aux figures de Traquair, et cela pour la position relative d'organes,

et considère ses propres résultats comme confirmant ceux de son devancier; alors que, évidemment, les rapports doivent être tout juste l'inverse.

Il est clair que cette contradiction doit être résolue si l'on veut se livrer à des considérations morphologiques. Quelque bien fondée que paraisse au premier abord l'interprétation de Traquair, les faits cités par Sollas semblent devoir faire pencher la balance en sa faveur. La gouttière longitudinale serait assez extraordinaire pour une face basilaire et elle a réellement toutes les allures d'une cavité crânienne, avec des trous pour les nerfs. De même, la série de barres parallèles se comprend aisément comme un appareil sous-crânien, mais nullement comme une face supérieure. La situation en place de l'arc neural de la première vertèbre est un argument décisif. Nous admettons donc l'orientation de Sollas, tout en constatant que l'allure de la colonne vertébrale demanderait à être expliquée. Traquair (communication épistolaire) estime que Sollas a tourné le fossile sens dessus dessous et maintient sa première opinion; il ne tardera pas à publier à ce sujet. De son côté, Sollas annonce l'intention de défendre son interprétation. Le débat ne peut manquer d'être intéressant (*).

(*) Ayant eu l'occasion d'examiner à nouveau les modèles de Sollas, au *Natural History Museum*, à Londres, j'ai pu constater une anomalie. Le modèle catalogué P. 9859 est celui reproduit par la figure 1 du mémoire : aspect dorsal d'une reconstruction. Le modèle P. 9860 est la figure 2 du mémoire, dont la légende dit : Surface ventrale de la même reconstruction. La deuxième pièce est donc la première retournée et doit, par conséquent, montrer à la gauche de l'observateur ce que la première montre à droite.

Le modèle correspondant à la figure 1, l'aspect dorsal, peut se démonter en partie; une moitié de l'épaisseur s'enlève et montre alors, vue d'en haut ou dorsalement, la moitié inférieure; on voit à droite de cette moitié inférieure les premières indications des barres obliques parallèles, et à gauche une grosse pièce quadrilatère, sans aucun doute celle marquée barres trapèzes et premier branchial sur la figure 2. Mais dans cette figure 2, cette pièce se trouve également à la gauche du dessin, alors qu'elle devrait être à droite.

Sur les modèles, l'anomalie est très frappante; une fois l'attention attirée sur ce point, on trouve encore d'autres discordances. Les tentacules, par le hasard des déplacements pendant la fossilisation, s'arrangent de façons fort diverses. Sur l'exemplaire considéré, les quatre ventraux sont disposés comme suit : l'externe gauche est renflé au bout et incurvé vers le dehors; l'interne gauche est épais; les deux sont soudés par la base; l'interne droit est isolé; l'externe droit est isolé aussi et plus écarté. Dans un dessin de la vue dorsale, la paire soudée doit être à gauche du dessin, et c'est ce que montre la figure 1 de Sollas; pour une vue ventrale, cette paire soudée doit être à droite du dessin; mais la figure 2 la montre cependant à gauche.

Il doit y avoir eu erreur dans la manipulation des diverses coupes.

31. — *Capsules auditives*. — La paire postérieure des capsules est considérée par Traquair comme occupant la région parachordale et étant les capsules auditives. Sollas accepte cette interprétation comme capsules auditives, et sa méthode des coupes lui permet de donner même quelques renseignements sur la structure interne; au niveau de ces capsules, la paroi latérale du crâne est incomplète, communiquant par une large échancrure avec la cavité des capsules, passage pour le nerf auditif; et dans l'intérieur de la capsule, il trouve « des traces du cours des canaux demi-circulaires antérieur et postérieur ».

On sait que le labyrinthe des Vertébrés montre une complication graduelle, un bel exemple de série morphologique. L'*Amphioxus* n'a pas d'otocyste, mais cette absence est probablement secondaire, car l'appareil existe chez les Tuniciers; sa disparition est probablement en rapport avec le genre de vie et un cas analogue à ceux des Polyclades, de *Balanoglossus*, de *Chiton* chez les Mollusques, tous animaux vivant dans la zone du ressac et qui seraient assourdis par le déferlement des vagues; dans un vacarme perpétuel, on ne peut quand même plus rien entendre, et des organes auditifs ne sont plus qu'une gêne. Chez *Myxine*, il y a un seul canal demi-circulaire, deux chez *Petromyzon*, trois chez les Gnathostomes. Le nombre des canaux demi-circulaires chez *Palaeospondylus* pourrait donc donner un renseignement important sur les affinités. Or, Sollas n'en mentionne que deux, et précisément les deux qui existent chez *Petromyzon*; il n'est rien dit au sujet du canal externe horizontal. Mais on ne pourrait tabler sur ce fait, l'état de conservation du fossile ne permettant pas d'avoir une certitude pour de pareils détails.

En général, les descriptions de Sollas, faites d'après les modèles, ne peuvent pas toujours être vérifiées par l'examen des planches; mais ici, il semble bien que la figure dise plus que le texte et qu'il y a un détail qui trancherait la question d'orientation du fossile. Les canaux demi-circulaires ont, par rapport à la position de l'animal, une situation bien définie comme cause ou conséquence de leur fonction d'équilibration. Les deux mentionnés par Sollas sont les verticaux. Quand on commence à couper par le haut, à enlever des tranches dorsales successives, la première coupe affectant un canal le prendra dans son anse supérieure; on verra donc une rainure, la portion horizontale de la courbe, avec à chaque bout un puits profond, les deux portions verticales. Si, au contraire, les coupes commençaient par le bas, par la face ventrale, on tomberait d'abord dans une grande cavité logeant le vestibule, puis on attaquerait les parties ascendantes des canaux, qui se présenteraient sur

les coupes comme des trous isolés, se rapprochant, pour finir par donner une rainure. Or, la figure 1sca de Sollas semble montrer clairement que c'est le premier cas qui est réalisé.

32. — *Gammation*. — Traquair a décrit comme faisant partie de la capsule antérieure, un lobe accessoire, marqué *a* sur sa restauration. Sollas trouve que ce n'est pas un lobe creux, mais une tige curieusement recourbée en L renversé : Γ , comme la lettre grecque *gamma*, d'où le nom de *gammation*. Elle n'est pas tout à fait isolée, et ses rapports sont plus intimes avec la capsule antérieure qu'avec la capsule auditive. L'intervalle entre la gammation et la capsule auditive est ce qui donne l'impression d'une division du crâne en deux régions l'une derrière l'autre.

La gammation est couchée à peu près horizontalement, la courte barre en dehors et par conséquent le creux de l'angle tourné en dedans. Dans cette région, la paroi du crâne montre non une échancrure, comme au niveau des capsules auditives, mais un trou, délimité aussi en haut. Sollas interprète cette région comme la région orbitaire; le trou livrerait passage au nerf optique, peut-être à d'autres encore; la gammation doit être alors une barre sous-orbitaire.

Plus en avant, devant la gammation, se trouve une pièce plus petite, la pré-gammation. Elle est à un niveau plus bas, comme du reste aussi la gammation; elle est sous la capsule antérieure et ne serait donc pas visible d'en haut, si fréquemment le toit postérieur de cette capsule n'était ouvert; on voit alors la pré-gammation à travers cette ouverture.

33. — *Capsules nasales*. — La paire antérieure de capsules a été reconnue par Traquair être creuse, et il suppose qu'elle protégeait l'œil; comme Traquair considérait la face visible comme la ventrale, ce devait donc être le plancher de la cavité oculaire. Il y avait fort exactement remarqué deux dépressions, séparées par une ligne plus saillante en relief, puis encore le petit lobe postérieur accessoire *a*.

Sollas écarte d'abord ce lobe, qui est la gammation. Il donne au reste le nom de hémidôme, désignation qui a l'avantage de ne rien préjuger au sujet de la fonction et de la nature morphologique. L'hémidôme est probablement complet au-dessus, au moins dans sa moitié antérieure; en dessous, il est largement ouvert, il n'a pas de plancher. La cavité est divisée en deux compartiments par une barre transversale, allant de la paroi latérale de la capsule à la paroi du crâne; les rapports

de cette barre avec la paroi du crâne ne sont pas nets; tantôt elle paraît libre, tantôt soudée.

Dans la paroi du crâne, il y a plusieurs petites ouvertures de communication avec la cavité de l'hémidôme, mais leur position est assez inconstante. Mais il semble y avoir une autre communication plus importante. La paroi latérale du crâne diminue brusquement en hauteur, en avant; elle est à un niveau plus bas que le bord de l'hémidôme et, par conséquent, les deux cavités y peuvent communiquer librement.

En résumé, il y a donc une paire de capsules antérieures, plus ou moins complètes par-dessus, largement ouvertes en dessous, incomplètement séparées en deux loges par une barre transverse, communiquant avec la cavité crânienne par une série de trous à position non constante et par une échancrure en avant de la paroi latérale du crâne.

Sollas interprète ces capsules comme olfactives ou nasales; l'animal serait donc amphirhinien. Il mentionne une idée du professeur Bridge: la barre transversale représenterait la lame séparant l'ouverture nasale en deux ouvertures séparées, une antérieure et une postérieure, dispositif qui existe chez beaucoup de Poissons; en outre, les narines seraient alors ouvertes à la face inférieure du rostre, comme chez les Sélaciens. Les orifices dans la paroi latérale du crâne sont trop petits et trop inconstants dans leur position pour l'innervation; celle-ci se ferait donc par l'avant.

Au sujet de ces interprétations, il y a quelques remarques à faire. Les nerfs crâniens passent à travers les parois crâniennes à l'état de gros cordons pleins, par conséquent à travers des ouvertures d'une certaine dimension, dont le nombre est fixe et la situation aussi. Mais partout chez les Vertébrés, le nerf olfactif fait exception; le « nerf » olfactif, en réalité un lobe du cerveau, reste à l'intérieur du crâne; ce qui sort, ce sont des filets assez minces et nombreux; de là, la lame criblée de l'ethmoïde. Les faibles dimensions des trous et l'inconstance de leur position ne semblent donc pas une objection aussi sérieuse que le considère Sollas; bien au contraire, l'arrangement serait plus normal, car le trajet de l'innervation serait plus direct et il ne faudrait pas avoir recours à ce trajet contournant le bord antérieur du crâne, qui ferait du ganglion olfactif une sorte de nerf récurrent, sans aucune analogie dans aucun groupe vertébré.

Cette ouverture antérieure de l'hémidôme, n'étant alors pas occupée par un nerf, a pu être occupée par autre chose. Plusieurs des figures de Sollas montrent un même détail, sur lequel le texte est muet. Cette

ouverture antéro-supérieure de l'hémidôme semble se continuer entre les tentacules rostraux (fig. 1, à droite; fig. 3, à gauche; fig. 4, des deux côtés; fig. 7, également des deux côtés), comme si un canal partait de l'organe olfactif pour traverser les tentacules et aboutir au dehors au milieu du cercle tentaculaire, évidemment comme ouverture nasale ou narine; et comme les hémidômes sont largement ouverts par en dessous, le canal a pu déboucher là par une ouverture postérieure, soit à l'extérieur, soit à l'intérieur, dans la bouche, comme chez les Cyclostomes à voûte palatine percée, Hyperotreti : *Myxine* et *Bdellostoma*. Ce n'est évidemment qu'une suggestion; mais l'interprétation de Sollas n'est non plus qu'une hypothèse et même, à tout prendre, moins naturelle.

34. — *Les tentacules rostraux*. — C'est ici que les choses semblent compliquées. Il y a de nombreux tentacules, onze en tout, et il est déjà naturellement assez difficile de se retrouver au milieu de pareils organes accumulés. Aucun des deux auteurs ne s'explique nettement sur les rapports de ce complexe tentaculaire avec les parties environnantes; et pour couronner le tout, Traquair et Sollas sont parfaitement d'accord sur la répartition de ces tentacules entre les faces dorsale et ventrale; comme la face ventrale pour l'un est la face ventrale pour l'autre, cet accord met le comble à la confusion, car il est en réalité une contradiction.

Pour en sortir, occupons-nous d'abord de la répartition des tentacules entre les deux faces, mais rappelons au préalable comment on fait une restauration. On s'appuie naturellement sur le plus grand nombre d'exemplaires pour compléter les imperfections de l'un par les perfections de l'autre. Or, la couronne tentaculaire au complet ne s'est rencontrée jusqu'ici que chez un unique exemplaire de Traquair; la face exposée du fossile en montre quatre, puis il y en a deux latéraux, et un peu plus haut dans la pierre, cinq autres encore. Les données très fragmentaires fournies par les autres fossiles concordent, sauf qu'il manque toujours quelque chose. Pour Traquair, la face exposée étant toujours la ventrale, le dispositif de cet exemplaire unique a été introduit dans la restauration et combiné avec les dispositifs d'autres exemplaires pour les autres parties situées plus en arrière. Cet exemplaire unique est reproduit par Traquair (*Royal Phys. Soc. Edinburgh*, 1893, vol. XII, pl. IX, fig. 1). Or, il suffit d'un coup d'œil pour se convaincre que cette fois Traquair avait réellement un fossile montrant la face ventrale; son dessin correspond exactement

avec ceux de Sollas pour la face ventrale; il n'y a aucune trace de la rainure médiane ou cavité crânienne, de capsules paires; au contraire, en leur lieu, la série caractéristique de barres obliques parallèles; mais c'était là pour Traquair un simple accident d'imparfaite conservation des régions postérieures, et c'est ce qu'il dit dans la légende : « *the rest of the cranium is eroded* ». Pour compléter sa restauration, il a utilisé des exemplaires « mieux conservés », c'est-à-dire en réalité des faces dorsales. Sa restauration est donc une vue ventrale en avant, une vue dorsale en arrière.

La situation des tentacules par rapport aux autres organes a donné lieu à malentendu. Traquair semble les regarder comme formant un cercle autour d'un orifice qui serait dans la continuation de la cavité crânienne. Cet orifice ne pouvait être qu'impair médian; c'était un caractère monorhinien et l'argument principal pour admettre des affinités cyclostomes. Il croyait fort naturellement pouvoir même aller plus loin : le reste de la face « ventrale » ne montrant dans cette région aucune ouverture (puisque en réalité il voyait la voûte dorsale des hémidômes), l'appareil olfactif ne communiquait pas avec le pharynx et l'animal était du groupe *Hyperoartia* comme *Petromyzon*.

Mais en même temps, à propos de ces tentacules de *Palaeospondylus*, il rappelait les tentacules de *Myxine* qui sont, non pas circumnasaux, mais circumoraux, ce qui est assez différent. Si la mention n'avait pas pour but une comparaison morphologique, elle était pour le moins inutile et pouvait même donner lieu à confusion si l'attention n'était pas spécialement attirée sur la non-homologie des deux structures. Bashford Dean a donné dans cette confusion en parlant « d'une bouche circulaire entourée de barbillons comme ceux d'un Myxinoïde » (*Fishes living and fossil*). Traquair a mis une certaine insistance à relever cette erreur, qu'il avait quelque peu contribué à faire naître; de là une polémique dans les *Proceedings* de la *Zoological Society* (1897 et 1898) devenue actuellement sans grand intérêt.

Gegenbaur parle à diverses reprises de *Palaeospondylus* dans son grand traité. Il rappelle que Pollard a établi de vraies homologues entre les tentacules de *Myxine* et ceux des Sturionides et de plusieurs Téléostéens; ces organes ont donc une certaine portée phylogénique et *Palaeospondylus* serait un nouvel exemple d'une disposition qui doit avoir été très fréquente chez les formes ancestrales. Il penche donc vers des rapports circumoraux, mais déclare expressément que les faits sont insuffisants pour décider. L'orifice a pu être nasal, ou buccal, ou tous les deux à la fois. Les faits connus à cette époque ne fournissaient

aucun appui à cette conception, car Traquair était positif sur la continuité de la base de l'anneau tentaculaire avec la base du crâne; et dans ces conditions, on ne voit pas comment la bouche aurait pu passer.

Sollas n'est pas très explicite. « L'apparence générale suggère fortement que les rostralia (tentacules) forment une frange terminale autour de l'ouverture antérieure de la cavité crânienne (p. 278). » Mais d'autres fois, on se demande si c'est bien d'un anneau qu'il s'agit. La pièce portant les tentacules est décrite comme une barre épaisse, formant la partie antérieure de la base du crâne. Et puis, quelle est cette « ouverture antérieure de la cavité crânienne », et à quoi correspondrait-elle chez les autres Vertébrés? Sauf les trous de sortie pour les nerfs et le trou occipital, le crâne est une boîte entièrement fermée; il est vrai que certaines parties peuvent ne pas se chondrifier et rester membraneuses; mais peut-on nommer ces parties membraneuses des orifices? De pareilles lacunes existent fort étendues dans le rostre des Sélaciens, de façon à réduire les parties dures à quelques barres ou travées, qui sont les pièces rostrales. Mais ces pièces rostrales n'en font pas moins partie du squelette interne et ne sont, ni morphologiquement ni physiologiquement, des tentacules et, par conséquent, nullement comparables aux tentacules de *Palaeospondylus*, qui font saillie au dehors. Le nom de « rostralia » sous lequel Sollas les désigne ne semble donc pas heureusement choisi.

La représentation la plus rationnelle qu'on pourrait se faire de cette région est la suivante. Le crâne est fermé en avant par une membrane, comme chez beaucoup de Vertébrés inférieurs; les hémidômes sont les organes olfactifs (amphirhinie); ils s'ouvrent en avant dans la ligne médiane par une ouverture unique, ou par deux ouvertures plus ou moins rapprochées; cette région antérieure avec le ou les orifices nasaux était entourée de tentacules, comme chez *Condylura* (*the star-nosed mole*) de l'Amérique du Nord, qui n'en est pas plus pour cela un monorhinien; quant à une communication postérieure avec le pharynx, à cause de l'ouverture inférieure des hémidômes, elle est parfaitement possible, mais on ne peut rien en dire de plus. Ces tentacules ou barbillons seraient une similitude de plus avec les Sturionides et d'autres poissons des eaux vaseuses.

35. — *Restauration de la face dorsale.* — Si Sollas avait donné des figures schématiques, elles auraient été reproduites ici. A défaut de l'auteur lui-même, je me hasarde à en faire, tant bien que mal, et dans le seul but de rendre le texte plus facile à comprendre.

La figure 6 représente donc une vue dorsale de l'animal; le côté gauche est intact; du côté droit, on a fait un peu de dissection.

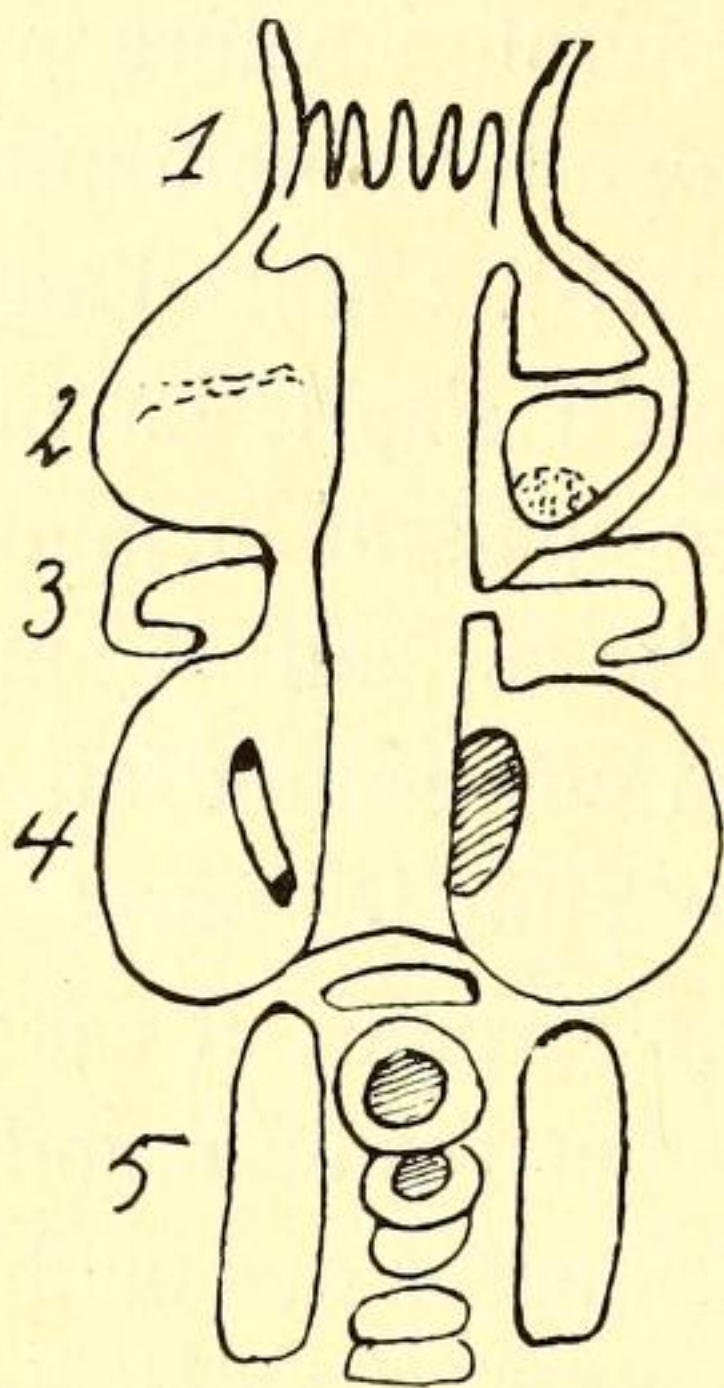


FIG. 6.

La région tentaculaire (1) montre cinq tentacules dorsaux et deux latéraux; à droite, le canal olfactif antérieur passe entre des tentacules.

Les hémidômes (2) montrent celui de gauche complet avec l'échancrure antérieure, communication avec la cavité du crâne pour le passage du nerf olfactif d'après Sollas, canal nasal dans notre interprétation. La double ligne pointillée indique la position de la barre transversale. A droite, la voûte est enlevée par une section horizontale. On voit la barre transverse qui divise l'hémidôme en deux compartiments; dans celui de derrière, la prégamma; dans la paroi latérale du crâne, les petits

trous pour les filaments nerveux olfactifs ont été omis dans le dessin.

La région suivante (3) est la gamma; à droite, le trou pour le nerf optique.

Les capsules auditives (4); à droite, la grande échancrure de communication avec la cavité crânienne; à gauche, le trajet du canal demi-circulaire antérieur.

Les plaques post-occipitales (5, — x de Traquair) ont entre elles le commencement de la colonne vertébrale. L'arc neural de la première vertèbre est représenté en place; l'anneau immédiatement derrière est son corps vertébral; puis viennent les autres corps vertébraux; la situation de leurs arcs neuraux respectifs n'a pu être démêlée dans les figures de Sollas.

36. — *Restauration de la face ventrale.* — Pour faire suivre les deux restaurations, celle de la face ventrale est donnée ici; on pourra s'y référer pour les descriptions ultérieures.

La face inférieure commence en avant par la barre portant quatre tentacules (1) nommée *ampyx* par Sollas.

La pièce suivante (2) en T aux ailes recourbées a été nommée *tauidion*; elle constitue la base du crâne par sa tige médiane et le bord inférieur des hémidômes par ses parties latérales.

Puis viennent les arcs. La première paire (3) a une seule pièce de

chaque côté; elle correspond à la prégamma, qui est au-dessus d'elle et qu'on ne voit pas. Sollas nomme la pièce inférieure visible la barre trapèze antérieure et la considère comme la mâchoire inférieure, la prégamma étant la mâchoire supérieure.

La paire suivante est également composée d'une pièce de chaque côté (4); c'est la barre trapèze postérieure, en rapport avec la gamma. Ce serait l'arc hyoïdien; la gamma, sa partie hyomandibulaire; la barre trapèze postérieure, l'hyoïde proprement dit.

La troisième paire d'arcs (5) serait la première paire branchiale; les deux pièces (une de chaque côté) sont placées assez latéralement.

Les arcs branchiaux deuxième (6) et troisième (7) se réunissent d'abord chacun avec son homologue de l'autre côté en une soudure médiane, et puis les deux arcs successifs d'un même côté, l'un avec l'autre en une soudure ou une articulation.

A cette même articulation vient se joindre la quatrième paire branchiale (8), dirigée en arrière pour aller rejoindre les plaques post-occipitales (9).

Toutes les interprétations sont de Sollas. Nous aurons à les discuter en détail plus loin.

Dans la restauration de la partie dorsale, c'est autant que possible l'aspect de l'animal vivant, ou du moins de son crâne, qu'on s'est efforcé de rendre. Il n'en est pas de même ici. Bien certainement, sur le vivant, tout ce système de barres n'était pas couché dans un seul plan, mais formait une cage ayant un diamètre vertical d'une certaine dimension. Remettre ces parties dans leur position naturelle eût comporté trop d'interprétations et d'hypothèses. On s'est donc borné à représenter les pièces telles qu'elles paraissent se présenter le plus généralement chez les fossiles.

L'élévation verticale de la cage branchiale rendrait compte, d'après Sollas, d'un certain nombre de particularités des fossiles. Les premières vertèbres derrière la tête, entre les plaques post-occipitales, sont presque toujours dérangées, couchées sur leur face articulaire, parfois imbriquées, ou même, mais rarement, empilées les unes sur les autres; « ce dernier dérangement peut difficilement être expliqué par des contractions musculaires spasmodiques; il semble plutôt résulter de la

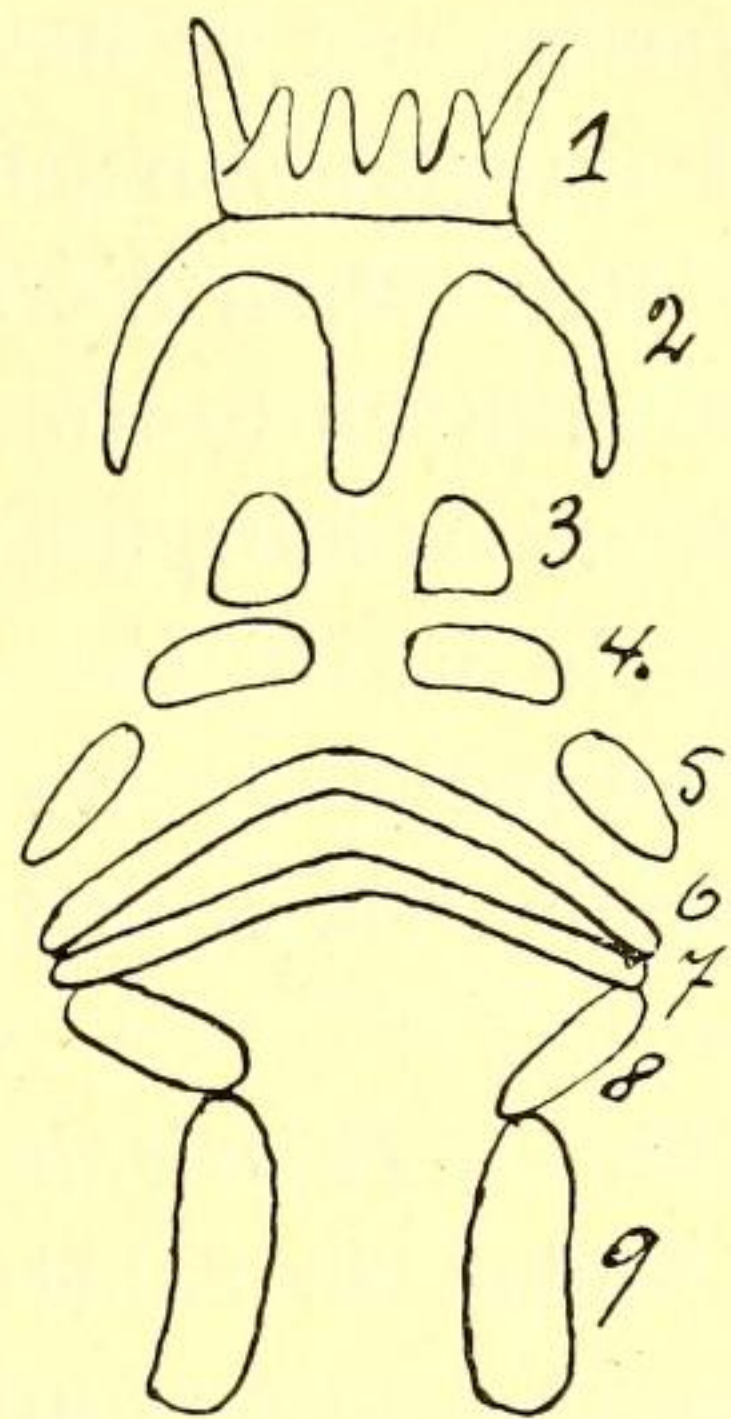


FIG. 7.

position de la base du crâne, légèrement surélevée au-dessus du fond de la mer par les arcs inférieurs » (p. 270). Cette même circonstance pourrait peut-être expliquer les différences assez notables de la voûte dorsale du crâne chez les divers individus; ces parties dorsales sont le plus longtemps à être enterrées et se trouvent ainsi plus longtemps exposées aux agents oxydants (p. 276).

La disposition actuelle du fossile a dérangé les connexions naturelles par une action d'écrasement ou plutôt d'aplatissement; le crâne est descendu entre les arcs, et ceux-ci ont été étalés de façon que leurs extrémités morphologiquement supérieures sont externes latéralement dans le fossile. Ces extrémités supérieures ont peut-être été reliées au crâne par des pièces épibranchiales dont Sollas croit, dans certains exemplaires, avoir trouvé des traces.

37. — *Théorie des mâchoires.* — Pour apprécier les interprétations de Sollas, demandons-nous d'abord en quoi consistent les modifications pour transformer un arc branchial ou inférieur en mâchoires.

Le programme consiste à réaliser deux pièces jouant l'une contre l'autre comme des tenailles ou comme les mors d'une pince. Chacune de ces pièces doit être homogène, c'est-à-dire une pièce unique ou bien des pièces distinctes, mais solidement unies, de façon à être parfaitement solidaires dans leur action. Si la solidité caractérise donc chaque pièce isolément, c'est, au contraire, la mobilité qui caractérise les rapports des deux pièces l'une avec l'autre; anatomiquement, à leur point d'union, il y aura une articulation mobile. La gueule doit pouvoir s'ouvrir le plus largement possible, mais aussi se refermer entièrement par juxtaposition exacte de ces deux moitiés. Ces deux actions seraient irréalisables avec des barres droites, qui peuvent bien se juxtaposer, mais qui ne peuvent pas s'ouvrir en maintenant le contact en un point. Mais si, au lieu de barres droites, on considère des barres courbées en arc, l'ouverture est possible; on peut le mieux se représenter ce dispositif par un cerceau qu'on replierait en deux, les deux endroits croqués par le pli figurant l'articulation.

Or, l'élément morphologique disponible, c'est-à-dire une paire d'arcs inférieurs, droit et gauche, constitue déjà presque un cercle complet ou cerceau; et comme nous pouvons, de par les faits nombreux d'anatomie comparée, admettre dans chaque demi-cercle latéral une articulation vers le milieu de la hauteur, nous avons les principaux éléments d'une mâchoire. Les modifications ultérieures doivent consister : 1° en l'abandon du contact supérieur de l'arc d'avec la base du crâne; 2° la

soudure des deux bouts supérieurs ainsi libérés; 3° même soudure des bouts inférieurs des arcs sur la ligne médiane.

Ce mode de formation comporte l'isolement, d'avec le reste du squelette, de l'appareil masticateur ou mandibulaire. Or, cet isolement peut présenter un inconvénient : une proie un peu grosse et qui se débat énergiquement pourrait avoir chance de se sauver en arrachant les mâchoires et en les emportant fixées dans ses tissus. Aussi voit-on s'établir secondairement de nouvelles connexions entre le crâne et la mâchoire supérieure. Ces connexions sont de diverse nature, mais toutes tendent au même but : fixer la mâchoire supérieure de la façon la plus solide.

Les modifications les plus désirables ne sont pas toujours produites immédiatement de la façon la plus efficace; l'évolution ne fait pas ce qu'elle veut, mais ce qu'elle peut. Il est clair que les nouvelles connexions entre la mâchoire supérieure et le crâne se réaliseront d'abord là où elles peuvent se produire le plus facilement, et la question dominante est ici la proximité. Aussi voyons-nous la première connexion cranio-maxillaire se produire là où les organes sont le plus rapprochés, c'est-à-dire en avant, alors pourtant que c'est loin d'être l'emplacement de plus grande efficacité.

En effet, il est facile de comprendre que les efforts de traction agissent sur toute la partie postérieure avec d'autant plus d'effet que, par suite de la situation antérieure du point de fixation, la partie postérieure constitue un plus long bras de levier. Aussi, derechef, voit-on dans la série des Sélaciens apparaître un nouveau point de fixation postérieur sur le crâne, ou bien, comme chez les Chimères et les Dipneustes, la mâchoire supérieure tout entière se confondre avec le crâne (autostylie). Ou bien encore, une troisième connexion crânienne s'établit à l'endroit le plus efficace, à l'articulation même, ce qui réduit à zéro la longueur du bras de levier : la moitié supérieure du deuxième arc, l'arc hyoïdien, abandonne sa moitié inférieure pour se fixer à l'articulation mandibulaire et agir comme suspensorium ou hyo-mandibulaire.

38. — *Application à Palaeospondylus.* — Si maintenant on applique ces considérations au fossile, on voit du premier coup que les pièces 6, 7 et 8 réalisent complètement toutes ces conditions. Les deuxième et troisième arcs branchiaux de Sollas (6 et 7) présentent, en effet, le double caractère, sur lequel Sollas insiste comme sur une simple particularité, d'être soudés sur la ligne médiane avec leur homologue

de l'autre côté et d'être réunis entre eux. Son quatrième arc branchial (8) fixe l'articulation, non avec le crâne, mais avec les plaques post-occipitales. S'il y a, au point de vue morphologique, une différence, il n'y en aura pas au point de vue physiologique, car ces plaques, avec leur grande surface engagée dans les tissus, fourniront un point d'appui suffisamment solide. Sollas dit que l'union avec les plaques est bien une articulation.

Il n'est pas moins intéressant de comparer avec les interprétations de Sollas. La description est insuffisante pour se faire une idée de la forme exacte des gammations et des barres trapèzes; et les figures sont également inutilisables sous ce rapport; mais Sollas reconnaît que les mâchoires comme telles sont fort extraordinaires, tant par leur forme que par leur séparation en deux moitiés latérales.

Si les mâchoires sont réellement les pièces 6 et 7, que sont alors toutes les pièces antérieures? Sollas mentionne une interprétation de Goodrich, de la barre trapèze antérieure comme labiale; cette interprétation pourrait être acceptée, et même étendue à la barre trapèze postérieure et au « premier arc branchial », comme les deux parties d'un second labial; on sait que fort souvent ce deuxième labial se compose de deux pièces; et Sollas mentionne que réellement son premier branchial est souvent dans le prolongement de la barre trapèze postérieure.

Le tableau suivant résume comparativement ces interprétations :

	Prégammaton.	Maxillaire supérieur.
Premier labial	Trapèze antérieur	Mandibule.
Sous-orbital (?)	Gammaton	Hyo-mandibulaire.
Second labial.	} Trapèze postérieur.	Hyoïde.
		Premier branchial.
Maxillaire		Deuxième »
Mandibule		Troisième »
Hyo-mandibulaire.		Quatrième »
Sus-branchial.	Post-occipital	Post-branchial.

Cette interprétation entraîne plusieurs conséquences. Il n'y aurait que deux arcs inférieurs : le mandibulaire et l'hyoïdien; il n'y a pas de véritables arcs branchiaux; les dents manquent. Voilà toute une série de questions intéressantes à considérer.

39. — *Absence des dents.* — Sollas, qui admet des affinités avec les Sélaciens, est naturellement gêné par l'absence de dents, que du reste

il lui serait difficile de placer sur ces mâchoires minuscules. La même difficulté se produit pour l'autre interprétation, avec cette circonstance aggravante que maintenant les mâchoires avaient un développement suffisant.

Les dents sont absentes; mais, dit Sollas, « elles ont néanmoins pu exister originellement; elles auront dû être fort petites et fortement calcifiées; dans les conditions favorables à la transformation du cartilage en charbon, il se sera produit beaucoup d'acide carbonique, qui a facilement pu dissoudre des structures calcaires comme les dents » (p. 270). Nous n'entrerons pas dans la discussion de cette question de chimie, mais nous ferons remarquer que pour toute une série d'organismes, on invoque toujours des anomalies zoologiques ou des circonstances géologiques exceptionnelles, des dégénérescences ou des dissolutions secondaires.

C'est que le point de départ des comparaisons est toujours l'organisme gnathostome. Or, dans la réalité évolutive, ce point de départ est aussi un point d'arrivée. Rechercher comment les gnathostomes se sont formés aux dépens d'un groupe préexistant, ou comment ce groupe primitif a évolué en gnathostomes, semble être pratiquement la même chose. Seulement, la seconde méthode est plus logique, car elle suit la voie que la nature a certainement suivie. L'ordre adopté dans tous les ouvrages scientifiques est toujours ascendant, des êtres inférieurs aux supérieurs; mais généralement on peut remarquer fort nettement que l'auteur a pensé autrement; car malgré l'ordre d'énumération, les homologues des êtres inférieurs sont établies par comparaison avec les supérieurs, antérieurement présents à l'esprit. En pensant ainsi à rebours, on risque de ne pas saisir la signification exacte de certains rapports.

Les notions de mâchoires et de dents paraissent étroitement connexes quand on considère les Gnathostomes connus, tant vivants que fossiles. Les cas d'absence de dents sont toujours secondaires; mais il s'agit de voir s'il a toujours dû en être de même au début et chez les formes de transition entre Agnathes et Gnathostomes. Nous aurons à revenir sur cette question et nous ne la considérons en ce moment que par rapport à *Palaeospondylus*.

Des mâchoires ont pu se constituer, non en vue de la préhension des aliments, mais comme simple renforcement de l'orifice inspiratoire pour assurer le jeu de soupape d'occlusion et d'ouverture pour le courant d'eau (première notice, p. 358); cette fonction n'a que faire de dents. Même l'intervention dans la préhension des aliments peut se

comprendre sans garniture dentaire, par exemple dans le cas d'englobement total d'une proie assez grosse dans une vaste cavité buccale; la barre solide enchâssée dans le pourtour de l'orifice, par suite de sa rigidité, ne permettrait pas à la proie de s'échapper en entr'ouvrant en un seul point des lèvres molles. Toujours en admettant une proie relativement robuste, il y aura nécessité de bien attacher la mâchoire, car malgré l'absence de dents, elle aura à résister aux efforts de traction que l'animal capturé exerce de l'intérieur. Or, chez *Palaeospondylus*, si notre interprétation est exacte, la gueule serait énorme, les mâchoires bien durcies seraient édentées et l'hyo-mandibulaire assure une bonne fixation.

L'animal semble avoir été nu, du moins on n'a pas trouvé la moindre trace d'un revêtement cutané. Cette absence, toutefois, ne prouve pas grand'chose; il a pu y avoir des ascendants cuirassés dans son histoire; l'armure dermique est quelque chose qui apparaît et disparaît assez facilement. Ceux de ses éléments qui, par leur situation topographique spéciale, ont pu entrer au service d'autres fonctions ou contracter des connexions avec d'autres organes, sont plus persistants; en premier lieu, les dents. D'où il résulte que leur absence est probablement originelle, contrairement à l'opinion de Sollas. *Palaeospondylus*, tout en étant gnathostome, ne serait pas encore dentistome.

40. — *Appareil branchial*. — Dans l'interprétation de Sollas, il y aurait quatre arcs branchiaux derrière l'hyoïde; dans notre interprétation, derrière l'hyoïde il n'y aurait plus aucun arc, mais seulement la plaque post-occipitale.

Les homologues du squelette branchial des formes inférieures sont encore fort obscures. Quand on réunit les diverses opinions de Gegenbaur (*Vergl. An. W.*, I, pp. 195 et 414), le squelette de l'Amphioxus est cuticulaire; celui des Cyclostomes, cartilagineux, épidermique, externe; celui des Gnathostomes, cartilagineux ou osseux et profond. Celui de l'Amphioxus ne passe pas aux Cyclostomes, celui des Cyclostomes ne passe pas aux Gnathostomes; il y aurait à chaque étape néoformation d'un appareil non homologue au précédent. Le système branchial des Gnathostomes serait donc le troisième dans la série des Vertébrés. Sans vouloir entrer dans une discussion approfondie, on peut pourtant dire que de pareils changements ne peuvent être considérés comme probables qu'appuyés sur des arguments suffisants. L'absence d'homologie entre l'Amphioxus et les Cyclostomes résulterait surtout de l'état anhiste du premier, tandis que les barres des Cyclo-

stomes sont du véritable tissu cartilagineux ; mais ce perfectionnement purement histologique et normal (première notice, p. 364) n'est pas nécessairement un caractère morphologique assez important pour rompre les affinités. De même la position externe chez les Cyclostomes, interne chez les Gnathostomes, tout en constituant une différence, ne semble pas pourtant former un obstacle insurmontable.

On a homologué comme rudiments d'arc maxillaire et d'arc hyoïdien chez les Cyclostomes, des parties cartilagineuses en continuité avec le crâne et en situation profonde. Il n'y aurait donc que deux arcs inférieurs internes, fait avec lequel s'harmonise admirablement la présence de seulement deux groupes de nerfs crâniens (Gegenbaur, p. 323). Or, chez *Palaeospondylus*, il y aurait ces deux mêmes arcs, mais beaucoup plus développés ; et pour autant que Sollas a pu donner des renseignements, le groupement des nerfs semble être aussi le même. Ce seraient là d'importantes homologues entre les deux formes.

Chez *Petromyzon*, l'hyoïde est relié en arrière avec la corbeille squelettique protégeant les branchies ; de même l'hyo-mandibulaire de *Palaeospondylus* est en rapport avec la plaque post-occipitale, qui dans notre interprétation doit avoir été dans la région branchiale, comme l'avait déjà pensé Traquair.

Petromyzon a des poches branchiales ; pour *Palaeospondylus*, la seule chose qu'on puisse dire, c'est qu'on ne trouve pas d'arcs branchiaux ; il a pu en exister, à l'état simplement cartilagineux, mais c'est peu probable étant donnée la forte calcification des autres parties du squelette. Or, l'absence d'arcs branchiaux est incompatible avec la présence de fentes comme chez les Gnathostomes ; en d'autres termes, quand il y a des fentes, il doit y avoir des arcs ; les deux notions sont connexes. Que l'on se représente, en effet, au lieu des poches muscularisées s'ouvrant en trous circulaires à l'extérieur, les fentes allongées des Gnathostomes, réduisant les parties entre les fentes à de minces travées, entre lesquelles passe un fort courant d'eau ; un appareil de soutien dans ces travées, sous forme d'arcs, paraît immédiatement comme une nécessité évidente. La plaque post-occipitale n'a nullement ces allures ; si elle ressemble à quelque chose, c'est plutôt à l'ensemble du squelette branchial des Cyclostomes, rendu continu aussi par des travées horizontales. Le peu que l'on puisse supposer des branchies de *Palaeospondylus* indique donc des poches musculaires.

On a homologué la plaque post-occipitale avec la côte crânienne de *Ceratodus*, dont la fonction et la signification morphologique sont indéterminées.

41. — *Position systématique.* — Traquair considérait l'animal comme monorhinien, c'est-à-dire cyclostome. Sollas examine assez en détail plusieurs autres affinités, suggérées par divers auteurs : avec les Dipneustes (Graham Kerr), avec les têtards de Batraciens (Dawson). On a cité une parole de Huxley : *a baby* « *Coccosteus* », mais c'est plutôt une boutade qu'une opinion réfléchie. Sollas penche en définitive pour des affinités sélaciennes, mais conclut « qu'il ne semble pas possible de placer *Palaeospondylus* dans une quelconque des sous-classes reconnues de Poissons ; il appartient probablement à cette légion de formes primitives qui doivent avoir peuplé les eaux devoniennes, mais dont la grande majorité a disparu sans laisser aucune trace de leur existence ».

Notre interprétation n'est pas pour atténuer l'étrange de cet animal. Ce serait un Marsipobranche, mais un Gnathostome, mais édenté ; un Amphirhinien qui a pu être extérieurement un Monorhinien ; un Apode, avec le lobe dorsal de la queue plus élevé que le ventral. Il serait difficile d'imaginer un assemblage de caractères plus contradictoires ; pour nos cadres zoologiques, c'est un vrai monstre. C'est tout simplement un animal de transition, présentant encore et déjà des caractères typiques des deux groupes qu'il relie. Cette situation si exactement intermédiaire en fait un organisme du plus haut intérêt : c'est l'*Archaeopteryx* des Gnathostomes.

IV. — *Drepanaspis*.

42. — *Renseignements complémentaires.* — Les premiers détails un peu circonstanciés sur *Drepanaspis* ont été fournis par Traquair dans un mémoire sur les Poissons siluriens, publié en 1899 dans les *Mémoires de la Société royale d'Édimbourg* ; c'est le travail qui a été analysé dans ma première notice.

Deux autres communications du même auteur ont paru en avril 1900 et juillet 1902, dans le *Geological Magazine*, avec des dessins rectifiant la première restauration de 1899.

Fin octobre 1903 a paru un important mémoire sur les Poissons du Devonien inférieur de Gemünden, dans les *Mémoires de la Société royale d'Édimbourg*, avec des restaurations et des photolithographies.

Le mémoire silurien de 1899 donnait une restauration de la face dorsale (page 367, première notice — reproduite ici, fig. 8) ; latéralement en avant, il y avait contre le bord un petit cercle marqué *x* et

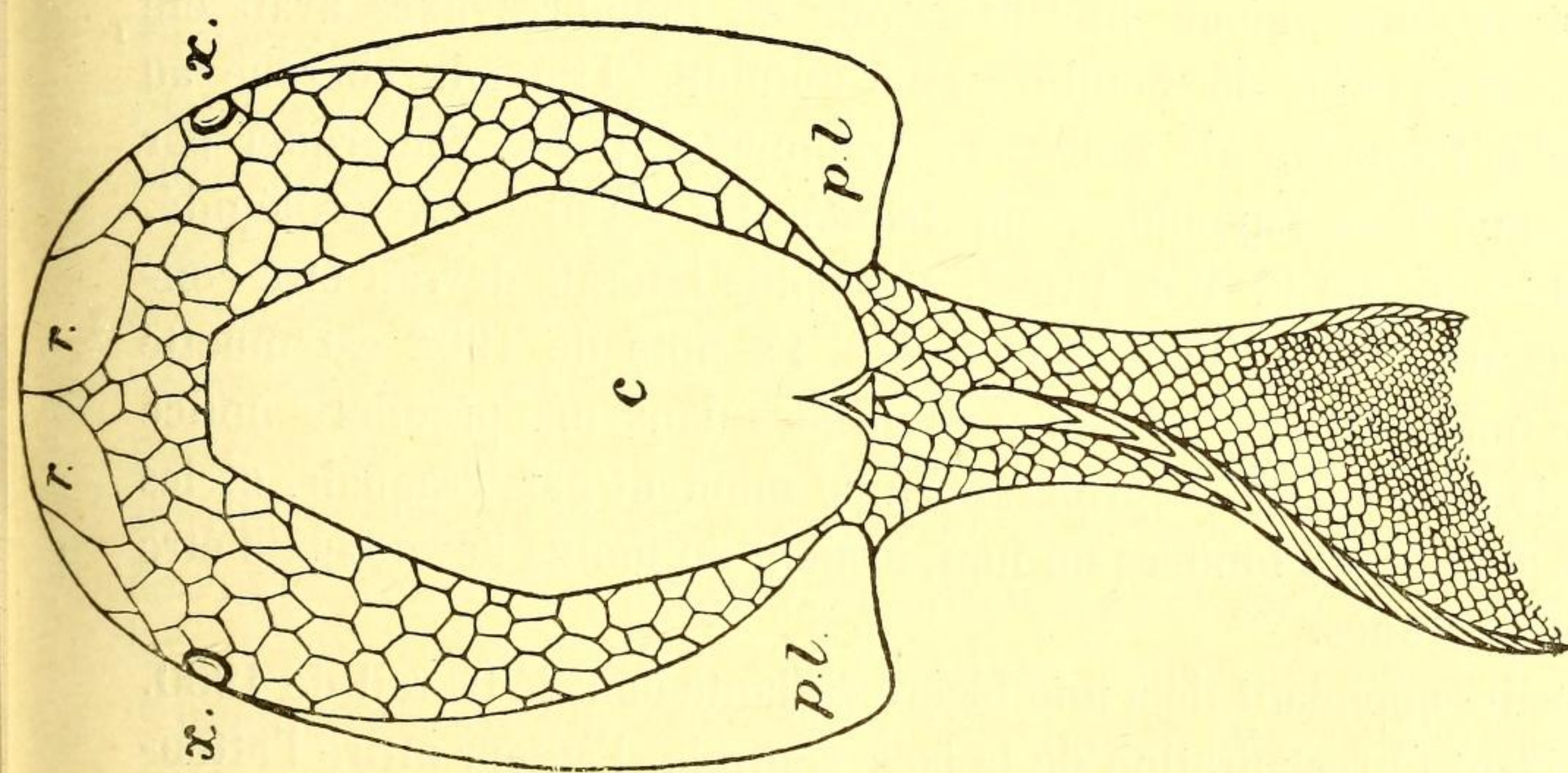


FIG. 8. — *Drepanaspis*.
Première restauration de Traquair, 1899.
Face dorsale.

Ces figures sont extraites des mémoires de Traquair dans les *Transactions* de la Société royale d'Édimbourg.
Cette Société a bien voulu mettre les clichés à notre disposition.

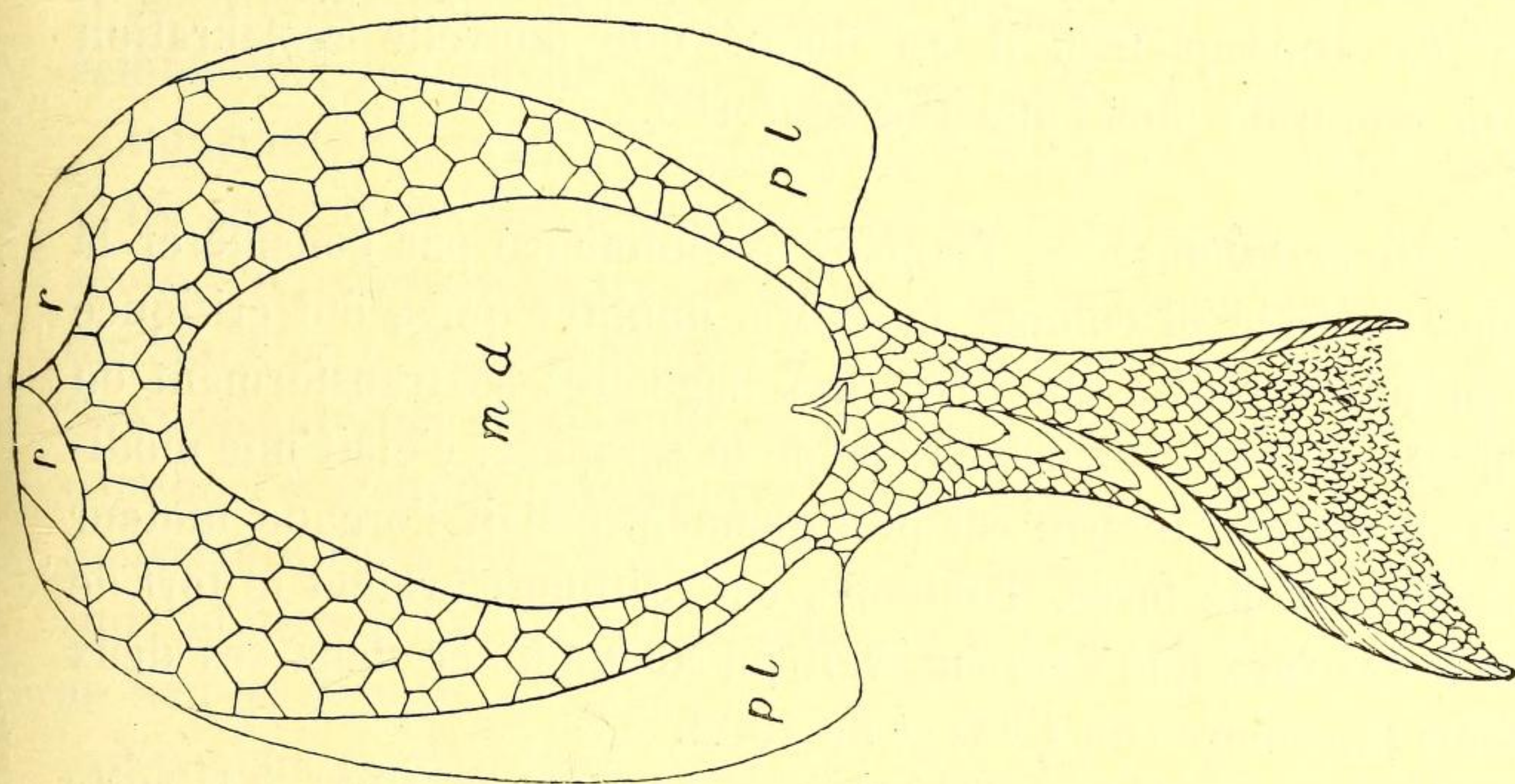


FIG. 9.
Dernière restauration, 1903.
Face dorsale.

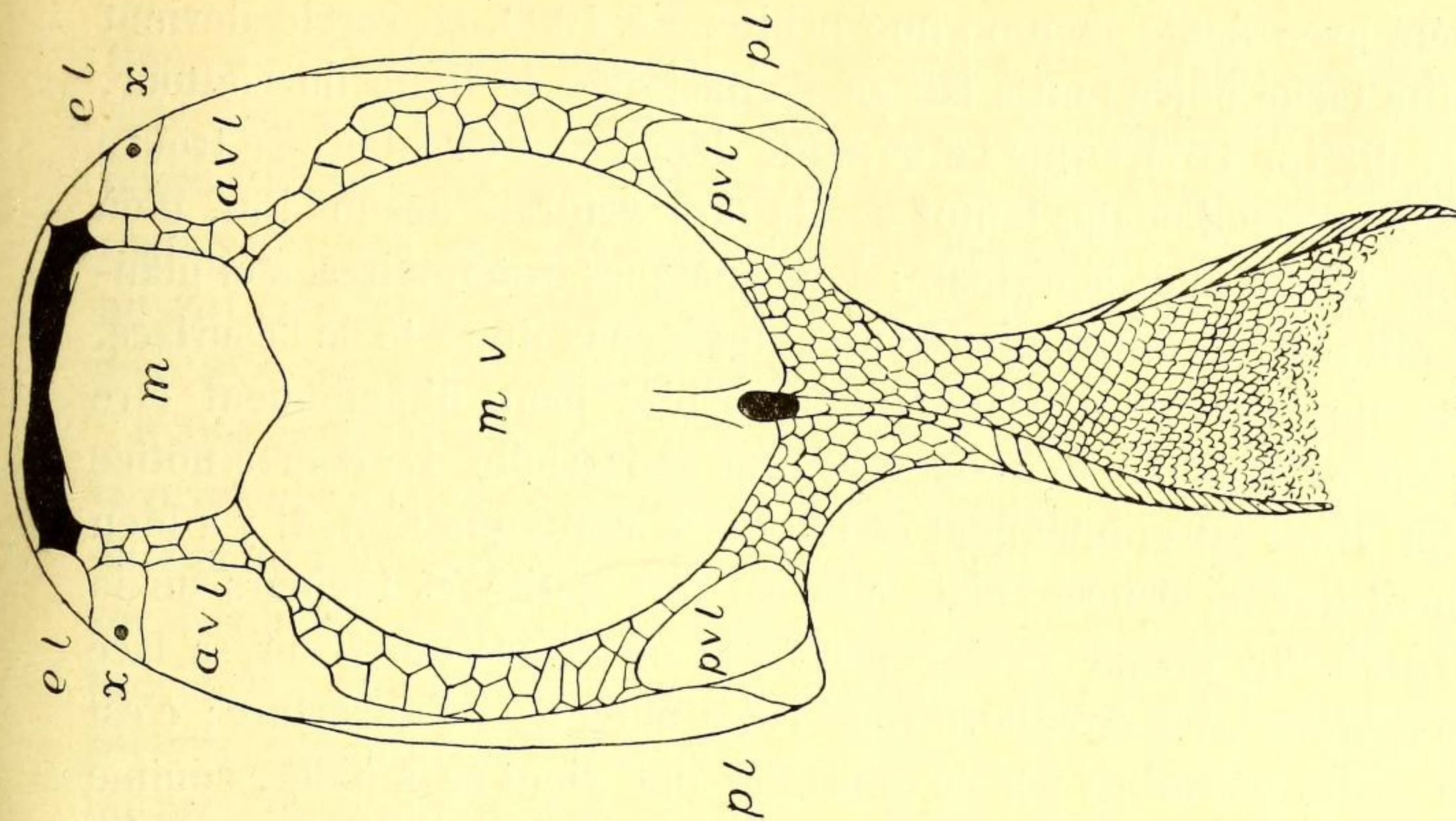


FIG. 10.
Face ventrale.

interprété avec doute comme une orbite. En 1900, ce cercle devient une petite tache noire tout à fait en contact avec la ligne du contour, et il est dit (p. 167) « que cette petite dépression circulaire se trouve tantôt sur la face dorsale, tantôt sur la face ventrale des fossiles, d'où il semble qu'elle était marginale; dans quelques exemplaires, son plancher paraît orné de tubercules semblables à ceux du reste de la surface, de sorte que l'interprétation comme orbite peut difficilement être maintenue ». Traquair la désigne comme sensorielle. La courte notice de juillet 1902 est uniquement consacrée à cette question. Il y a bien réellement une ouverture, mais elle est fort petite et toujours sur la face ventrale. La plaque percée par cette ouverture porte sur sa face interne un bourrelet circulaire plus large autour de l'ouverture; c'est dans la cavité délimitée par ce bourrelet que vient se mouler, comme par estampage, la carapace supérieure pendant la fossilisation; et voilà comment ce creux de la face dorsale montre les sculptures superficielles normales. En conséquence, il est donné une nouvelle restauration dorsale, ne montrant plus l'appareil sensoriel.

45. — *Interprétations.* — Traquair a commencé par considérer la plaque post-latérale *pl* comme nageoire, opinion qui a été critiquée dans la première notice (p. 374). Des nageoires se transformant en plaques fixes, cohérentes avec le reste de la carapace, c'était une modification assez extraordinaire; car pratiquement c'était l'organe moteur dans une camisole de force. Toutefois, ces critiques avaient le tort de s'adresser à des vues que l'auteur avait pu abandonner dans ses deux publications ultérieures de 1900 et de 1902.

La question est en effet assez longuement traitée en 1900, à la suite d'un compte rendu par Smith Woodward du mémoire silurien, où précisément cette même interprétation de membres fixes avait été attaquée. Mais loin de modifier son opinion, Traquair cherche au contraire à l'appuyer de nouveaux arguments; il fait remarquer par exemple que dans l'hypothèse où *Acanthaspis* serait un Astérolépidé, comme le veut Smith Woodward, son épine latérale devrait être considérée comme un « Ruderorgan » fixé. La note de 1902 est muette sur cette question. Les opinions examinées dans ma première notice étaient donc bien celles professées à ce moment par Traquair, et les critiques formulées, fondées ou non, avaient au moins l'avantage d'être encore opportunes.

Il y avait cependant déjà une légère variante dans le travail de 1900. En décrivant la restauration de la face ventrale, l'auteur attire l'atten-

tion sur un détail : « L'espace entre *pvl* et *pl* à l'angle externe (laissé vide dans les figures) semble dans un exemplaire recouvert par une plaque plus petite. En tout cas (*in any way*), je pense que dans cette région doit avoir été placée l'ouverture branchiale, quoique sa position ne soit pas encore nettement déterminée. » Le mémoire tout récent, de 1903, reproduit textuellement ce passage.

Cette réserve au sujet de l'emplacement de l'orifice expiratoire pousse la prudence peut-être un peu loin. En somme, les pièces du squelette de *Drepanaspis* sont bien connues et il n'y a pas beaucoup de fossiles sur lesquels nous ayons des renseignements aussi complets et aussi précis. Il n'y a certainement pas d'orifice dans aucune des plaques de cette région latérale; Traquair lui-même signale la troncature oblique du bord de la plaque post-latérale, et exactement en ce même endroit, un hiatus entre cette plaque et la suivante vers la ligne médiane; enfin il déclare que dans cette région doit se trouver l'orifice branchial. Il semble tout indiqué de loger cet orifice dans cet hiatus.

Pourtant, à la réflexion, on peut trouver une raison à cette hésitation. Cette pièce latérale a déjà une valeur morphologique assez aberrante, comme un membre fixé; la doter, à ce qui a dû être son extrémité distale, d'un orifice branchial, en eût fait un membre par trop singulier. Si l'on contestait cette interprétation du bout de la plaque post-latérale comme l'extrémité morphologiquement distale du prétendu membre, l'ouverture branchiale n'en serait pas moins dans une position inadmissible et tout à fait exceptionnelle, car elle serait *derrière* la nageoire au lieu de devant.

Traquair déclare bien, dans son mémoire de 1903, n'avoir rien à ajouter ni à modifier à l'opinion émise par lui en 1899, mais cette déclaration s'applique uniquement « aux affinités plus immédiates de *Drepanaspis* ». Pour l'interprétation de l'organisation, ses idées semblent au contraire avoir subi des modifications assez notables. Dans une étude complète comme celle dont il a enrichi la littérature paléichthyologique, c'était le moment ou jamais de discuter à fond cette question si importante des homologues et de nous fixer clairement sur ses opinions. Bien au contraire, son interprétation primitive de la plaque post-latérale comme membre fixé est entièrement passée sous silence, sans même qu'une allusion la rappelle au lecteur. Mais cette plaque est dénommée « postéro-latérale ou *cornuale* », et dans la diagnose de la famille des Drépanaspidés, on peut lire : « pas de membres pairs ni d'appendices ressemblant à des membres » (*no paired limbs or limb-like appendages*, p. 725).

L'interprétation de l'organe sensoriel comme orbite n'a toujours été avancée qu'avec beaucoup de réserve. Les curieux détails fournis par un matériel plus complet montrent combien cette réserve était justifiée. Un œil sur la face ventrale est certainement une anomalie. Il est vrai que tous les fossiles sont à l'état de galette et que, sur le vivant, la situation a probablement été plus latérale. Ce n'en est pas moins un œil fort singulier; la petitesse de l'ouverture, l'épaississement annulaire interne rappellent plutôt l'appareil pinéal de certains Arthrodiriens, lequel fonctionnerait d'après le principe de la chambre obscure plutôt que comme appareil dioptrique. On pourrait même se demander si ce n'est pas un appareil olfactif, mais la situation en arrière de la bouche serait alors une anomalie; alors aussi l'œil serait absent. Si l'on en fait un œil, c'est alors l'appareil olfactif qui manque, à moins qu'on ne le place dans la fente buccale. Après tout, il est fort possible que chez ces tout premiers Vertébrés, les sens connexes du goût et de l'odorat aient été plus ou moins confondus physiologiquement et anatomiquement. Il est fort remarquable qu'on rencontre exactement les mêmes difficultés chez tous les Hétérostracés (*Pteraspis*, *Cyathaspis*, *Thelodus*, *Lanarkia*); ils ont tous trop peu d'orifices. Chez les Ostéostracés par contre, il y en a trop. Les deux yeux pinéaux des Cyclostomes sont un fait du même genre. Nous avons encore beaucoup à apprendre pour les organes des sens des Vertébrés.

V. — Astérolépidés.

44. — *Description sommaire.* — Nous voici en présence du plus étrange des Vertébrés. Agassiz prétend avoir revécu les émotions de Cuvier devant les Plésiosaures, ces êtres qui brisaient toutes les règles de la classification. Beyrich dit que si Lamarck avait connu l'animal, il en aurait fait la transition des Poissons aux Oiseaux, seulement un peu déplumés par la fossilisation. Ils sont le grand argument pour les affinités des Vertébrés avec les Arthropodes. Pour Simroth, ce serait un Vertébré terrestre, quelque chose comme un Stégocéphale en voie d'évolution vers des habitudes amphibies; dans un dessin, il représente un *Pterichthys* sortant d'une mare pour aller se promener à l'air et dressé sur ses appendices latéraux comme sur des échasses. Cope voudrait en faire des Ascidies à carapace. Ceux qui les considèrent tout simplement comme des Poissons sont pourtant loin de s'entendre entre eux sur la place à leur accorder; naturellement, ils ont commencé par être des Ganoïdes; aujourd'hui, assez généralement, on en fait le

groupe supérieur des Agnathes, sous la dénomination d'Antiarchi, de Cope, ou plus simplement Astérolépidés, avec les genres principaux *Asterolepis*, *Bothriolepis* et *Pterichthys*; les uns y ajoutent *Acanthaspis*, que d'autres rangent parmi le groupe suivant des Coccostéidés.

Les Astérolépidés ont été l'objet de nombreux travaux par Agassiz, Pander, Trautschold, etc. Une monographie des plus importantes est celle de Traquair, dans les belles publications de la « Palaeontographical Society »; malheureusement, la publication se fait avec une lenteur désespérante : le premier fascicule a paru en 1894; la page 90, la dernière, s'arrête au beau milieu d'une phrase et depuis lors nous attendons la suite. Il paraît que l'attente ne sera plus si longue; M. Traquair a bien voulu m'écrire (janvier 1904) que la seconde partie paraîtrait incessamment. J'aurais différé la publication de la présente notice, s'il n'y avait pas eu un intérêt à rendre compte d'autres travaux, notamment des considérations nouvelles de Jaekel, et si des notions générales sur les Astérolépidés n'étaient indispensables pour l'étude du groupe suivant des Arthrodiriens.

Tous les traités de géologie et les livres de zoologie donnent des figures de *Pterichthys* et des descriptions fort sommaires sans doute, mais pourtant suffisantes pour notre but. Il ne s'agit pas, en effet, d'une connaissance détaillée des restes fossiles, mais de déterminer, dans la mesure du possible, la place que l'animal doit occuper dans une classification rationnelle, et quels devaient être l'habitat et les mœurs en rapport avec une si étrange organisation.

Des plaques osseuses avec dessins tuberculeux forment un revêtement complet autour de la partie antérieure et constituent un coffre solide triangulaire, la face ventrale plate. Le reste du corps porte des écailles; il y a une nageoire dorsale et une caudale, comme lobe inférieur sous le tronc relevé.

L'animal, outre l'étrangeté de ses contours tant en section transversale que vu de profil, présente plusieurs particularités du plus haut intérêt :

1° La plus frappante est la présence d'un appendice articulé avec la partie antérieure du coffre;

2° Pour la première fois, nous rencontrons dans l'armure dermique une portion antéro-supérieure, formant une tête distincte;

3° En dehors de l'appendice articulé, il n'y a pas de membres pairs;

4° Les orbites sont rapprochées sur la ligne médiane dorsale, laissant entre elles une petite plaque carrée pinéale; le tout est dans un espace en forme de biscuit.

45. — *Appareil maxillaire*. — Dans la vue ventrale, il y a en avant du plastron un hiatus transversal dans la carapace, bordé en avant par deux plaques *m*, désignées comme mâchoires supérieures, en arrière par deux autres plaques dites semi-lunaires, logées dans une échancrure du plastron. Si les premières font office de mâchoire supérieure ou maxillaire, les secondes doivent faire office de mâchoire inférieure ou mandibule.

L'attribution de ces fonctions résulte naturellement de la position de ces plaques, en bordure de la fente fort probablement buccale. Elle est confirmée par quelques détails minimes, différences entre les espèces, qui acquièrent de l'importance quand on les compare avec le programme théorique des mâchoires (§ 57).

Dans l'espèce représentée, *Pterichthys Milleri*, les plaques pré- et post-buccales sont doubles; il y a quatre pièces en tout, réunies deux par deux par une symphyse médiane. Il en est de même pour *Asterolepis maxima*, au moins pour les pièces post-buccales, les plaques semi-lunaires; les plaques pré-buccales ou maxillaires supérieures n'ont pas été retrouvées dans cette espèce; dans la restauration qu'en donne Traquair (1894, p. 78), ces plaques sont marquées en pointillé et semblables à celles de *Pterichthys*, c'est-à-dire distinctes, mais en contact médian sur toute leur longueur.

La baie de Scaumenac, au Canada, célèbre par ses gîtes fossilifères, a donné des exemplaires de *Bothriolepis*, importants pour les relations de ces parties buccales. Les plaques prébuccales ou maxillaires supérieures ont leur bord buccal denticulé, c'est-à-dire garni d'une série de petites épines pointues, fort différentes des tubercules formant le dessin normal de la surface; cette surface normale rugueuse occupe la plus grande partie de la plaque; mais sur un certain espace devant la rangée d'épines, la surface est lisse, comme si elle avait été recouverte par une lèvre de tissu mou (*an overlapping lip*, dit Smith Woodward; faut-il comprendre que c'était une lèvre postérieure se prolongeant sur la mâchoire antérieure?). Cette denticulation se trouve juste à la place voulue pour la fonction maxillaire des pièces prébuccales.

Ces pièces prébuccales ne sont plus en contact immédiat l'une avec l'autre; les bords internes, au lieu de se rencontrer en une ligne droite médiane, sont arrondis et les pièces sont quelque peu écartées l'une de l'autre. Or, nous avons posé en principe que les deux pièces latérales d'une mâchoire doivent être solidement unies pour être solidaires dans leurs mouvements; cette condition est suffisamment remplie chez *Pterichthys* et *Asterolepis* par la juxtaposition exacte des

pièces ; au contraire, elle ne paraît pas remplie par les pièces disjointes, écartées de *Bothriolepis*. Mais ici intervient un détail : du côté interne ou viscéral des plaques prébuccales, il y a une lame osseuse qui comble l'interstice, réunit les deux moitiés et en fait pratiquement une pièce unique. De même, chez *Bothriolepis*, les deux semi-lunaires sont une pièce unique.

L'activité fonctionnelle de ces parties comme mâchoires est indépendante de leur nature morphologique et notamment ne veut pas dire que nous ayons ici des organes exactement homologues à l'arc mandibulaire des Gnathostomes. Bien au contraire, il y a entre ces structures des différences considérables, tant physiologiques que morphologiques.

Pour autant qu'on puisse voir, il ne semble pas y avoir d'articulation latérale entre les branches antérieure et postérieure. Les pièces paraissent linéaires, non recourbées en arrière en arcs, d'où résulte l'impossibilité d'une articulation (§ 37) ; probablement elles étaient enchâssées dans le tissu mou, dans des masses musculaires, qui les déplaçaient l'une par rapport à l'autre, mais toujours parallèlement. La forme et la disposition des plaques semi-lunaires dans une échancrure du plastron doivent faire considérer ces pièces comme restant fixes, ou tout au moins comme fort peu mobiles ; tandis, au contraire, que les pièces prébuccales paraissent fort mobiles ; c'est donc l'analogue de la mâchoire supérieure qui se meut, et c'est l'analogue de la mâchoire inférieure qui est fixe ; c'est-à-dire juste le contraire de l'arc maxillo-mandibulaire des Gnathostomes.

Au point de vue morphologique, ces pièces sont simplement des plaques dermales ordinaires, des parties de la carapace ; elles ont une situation superficielle, une forme plate étalée, la sculpture tuberculeuse normale, les canaux muqueux de la ligne latérale. Il est possible qu'il y ait eu en dedans un arc cartilagineux, mais cette hypothèse est inspirée uniquement par la préoccupation des Gnathostomes et ne repose sur aucun fait réel ; et même, dans cette hypothèse, ces plaques seraient restées singulièrement indépendantes de ces portions du squelette interne avec lesquelles on veut les mettre en rapport, n'auraient en rien été influencées par elles ; ce serait un fait pour ainsi dire unique en morphologie.

L'absence d'homologies réelles avec les Gnathostomes entraîne une conséquence importante : la position des Astérolépidés parmi les Agnathes est justifiée. Il y a bien un appareil masticateur, mais il a été fourni par des éléments morphologiquement fort différents de ceux qui constitueront les mâchoires gnathostomes ; s'il y a des analogies ou des

similitudes entre les deux structures, elles sont des conséquences de l'identité de fonction, des mêmes nécessités mécaniques.

46. — *Ruderorgan*. — C'est le nom donné par les naturalistes allemands à l'appendice latéral et qui signifie rame. Il est fréquemment employé dans les autres langues.

La section de l'appendice est triangulaire, la face plate en dedans, l'angle dièdre ou crête en dehors. Cette forme est évidemment une adaptation, car elle permet à l'organe de se serrer contre le corps dans la position d'adduction. Il est composé d'une série de plaques avec l'ornementation tuberculeuse ordinaire de la surface générale et est creux à l'intérieur; notamment, il n'y avait pas de tige squelettique interne, ou du moins, on ne trouve rien qui permette d'inférer son existence; c'est donc beaucoup plus une patte de Crustacé qu'un membre pair de Vertébré. Vers le milieu de sa longueur, il est coupé par une articulation.

Ce qui nous intéresse surtout, c'est l'articulation proximale avec la carapace. L'examen des figures de la face ventrale et de la vue de profil montre que cette plaque fait partie à la fois de la face ventrale et de la face latérale; elle est donc composée d'une portion horizontale ventrale et d'une portion verticale formant un des flancs; ces deux portions se rencontrent sous un angle à peu près droit. En avant, tout juste au-dessus de cet angle, il y a une dépression demi-circulaire, comme une coupe hémisphérique, dans laquelle joue la partie supérieure sphérique du *Ruderorgan*; on a donc comparé cette articulation à celle de l'épaule, ou à la tête du fémur dans la cavité cotyloïde. Par conséquent, des mouvements variés et étendus seront possibles.

Il n'en est nullement ainsi. La cavité cotyloïde renferme une forte crête saillante, allant d'avant en arrière; la tête articulaire du membre a une fente dans laquelle s'engage cette crête; tout mouvement de rotation est donc impossible et l'excursion du membre est limitée au plan de la crête; il peut s'écarter du corps ou s'en rapprocher, mais toujours dans le même plan.

Une autre complication anatomique est la présence, sur le milieu de cette crête, d'une cupule hémisphérique plus petite attachée à la crête, faisant par conséquent partie de la plaque du tronc, mais située dans l'intérieur de l'appendice, quand celui-ci est en place. Par sa face externe, la carapace du membre vient en contact avec la paroi de la grande dépression; par sa face interne, cette même carapace est en rapport avec la face convexe externe de la petite cupule hémisphérique.

Cet arrangement peut servir à guider le mouvement, ou bien à empêcher l'arrachement, et, dans ce cas, il aurait une fonction analogue à celle qu'on a attribuée au ligament rond du fémur.

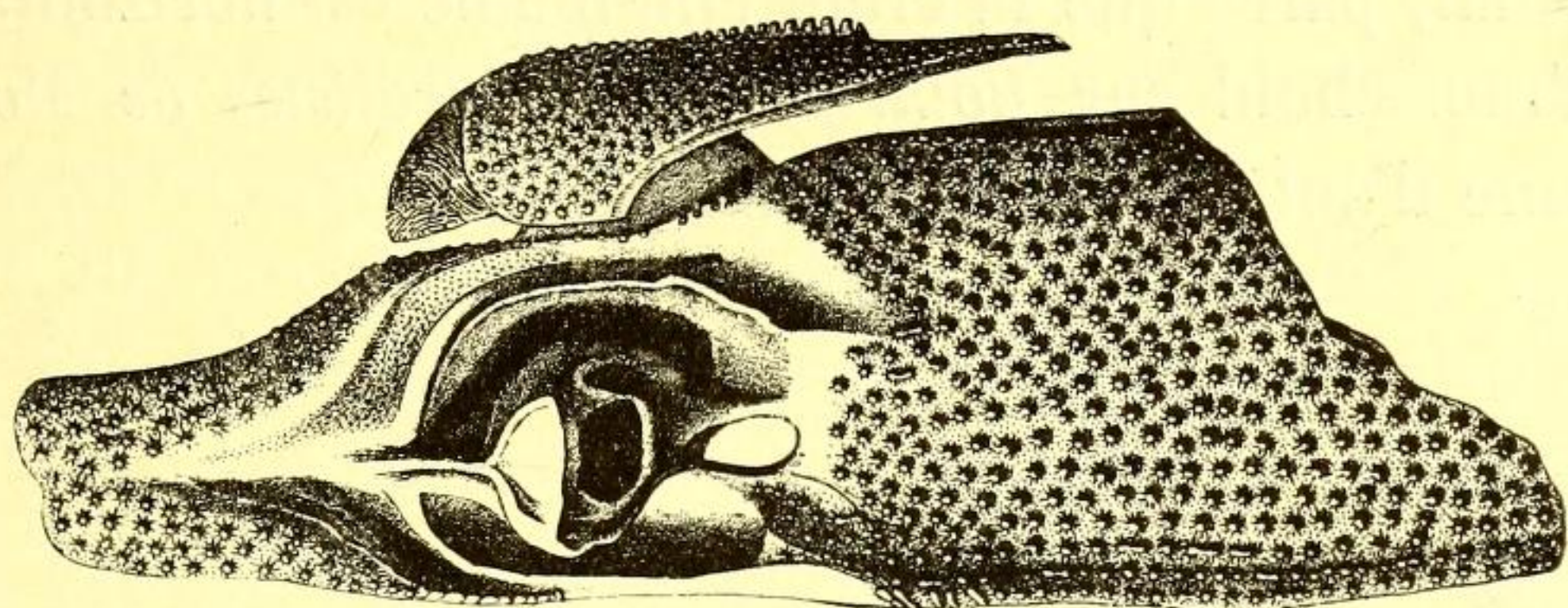


FIG. 11. — Reproduction réduite de moitié d'une figure de Pander. La tête de l'animal était à gauche. Le dessin représente la plaque du côté gauche; derrière la cupule, une ouverture pour le passage des nerfs et des vaisseaux. La pièce en haut est une plaque articulaire du membre.

Ces détails connus, voyons comment cet appendice a bien pu fonctionner. Il n'a guère pu constituer une rame ou un organe natatoire bien efficace. Simroth fait à ce sujet quelques remarques fort judicieuses. Une nageoire est une palette élargie distalement, c'est-à-dire étalée dans la région des doigts; le *Ruderorgan* se termine en pointe. Une nageoire exécute des mouvements d'ensemble et n'est pas fractionnée en segments successifs par des articulations transversales; il y a une pareille articulation et une division vers le milieu de la longueur. Une nageoire est flexible et élastique; l'appendice est enfermé dans une gaine rigide. Quand les Tétrapodes terrestres reviennent à la vie aquatique, ce qui est arrivé plusieurs fois, immédiatement ils reprennent des membres en forme de nageoire et l'articulation du coude disparaît. Si on admet une homologie avec les membres pairs des Vertébrés, il faut dériver la rame de *Pterichthys* d'une nageoire de Ganoïde, de Sélacien ou de Crossoptérygien; mais alors l'évolution est la transformation d'une nageoire dans le sens d'une locomotion terrestre, puisque le membre s'atténue à son extrémité distale et se munit en son milieu d'une articulation; ce n'est donc plus une rame pour la propulsion dans l'eau, mais un organe de support pour élever le tronc au-dessus du sol.

On a émis l'idée que, en écartant ses appendices, l'animal augmentait sa zone de contact avec le fond pour empêcher d'être roulé et retourné par les courants et les vagues. Telle a pu être l'utilité de l'appendice fixe d'*Acanthaspis*, mais l'organe de *Pterichthys* paraît bien compliqué pour une fonction si simple.

Traquair dit que la crête de la dépression est adaptée étroitement dans la fente de la tête articulaire (*fits closely*), et que par conséquent les mouvements étaient assez strictement limités à un seul plan, qui était horizontal, parce que la crête elle-même est horizontale. Mais un travail de Trautschold sur *Bothriolepis* (*Naturalistes de Moscou*, 1881, p. 169) donne d'autres renseignements.

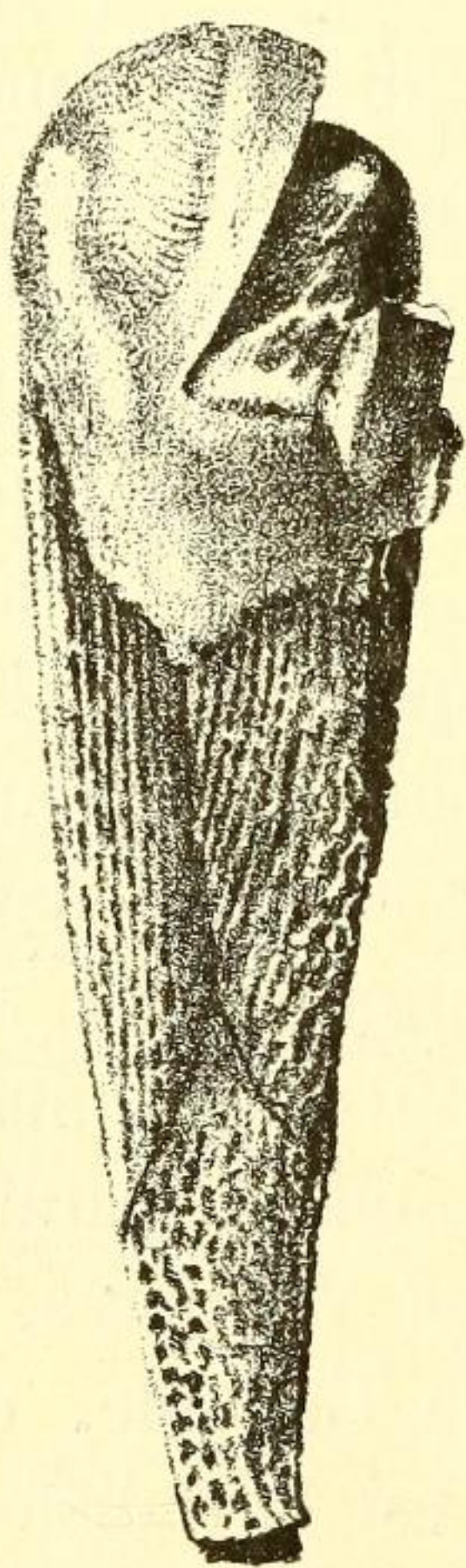
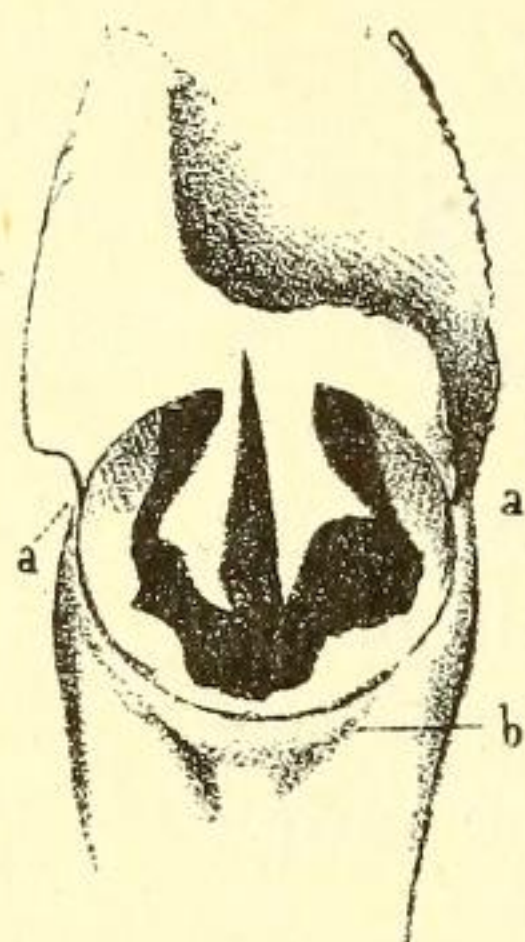


FIG. 12 et 13. — Reproduction des figures de Trautschold.

La figure supérieure est une coupe transversale. La figure inférieure est la partie supérieure d'un appendice gauche, vu par sa face interne plate, celle qui vient en contact avec le flanc dans l'adduction. En tournant le papier de façon à rendre horizontal le bord de l'hémisphère articulaire conservé, on voit que le membre pointe vers le bas. Le piton conique à droite de cette surface articulaire est le moule interne de la cupule.

La coupe sagittale d'un *Ruderorgan* en place, perpendiculairement au plan de la crête, est des plus instructives, en ce qu'elle semble prouver que l'articulation n'était nullement aussi serrée; la fente est notablement plus large que la crête n'est épaisse et le membre avait donc assez de jeu en dehors du plan de la crête pour s'élever ou s'abaisser. Dans une autre figure, la fente divise la tête articulaire de l'appendice en deux parties manifestement inégales; la portion qui, dans la position normale, est supérieure ou dorsale est beaucoup plus grande que l'inférieure ou ventrale. Enfin, sans avoir la prétention de

rectifier un observateur aussi consciencieux que Traquair, on peut pourtant se demander si l'horizontalité de la crête est un fait général et constant, et la réponse sera certainement négative; le British Museum possède deux pièces articulaires d'individus d'assez forte taille, et dans toutes deux la crête est inclinée de près de 45 degrés en bas et en avant. Or, tous ces détails se traduiront pratiquement, c'est-à-dire au point de vue du mouvement effectué par l'appendice, de la même manière : en s'écartant du corps pour se mettre en abduction, l'appendice pointera fortement vers le bas; considérant l'animal couché sur le sol, par la face plane de son coffre triangulaire, la manœuvre des *Ruderorgane* aura infailliblement pour effet de surélever la partie antérieure du corps; le tronc prendra une position inclinée et constituera une espèce de trépied avec les deux *Ruderorgane* et la queue.

47. — *L'organisation et les mœurs.* — Cette façon de concevoir le fonctionnement des appendices latéraux n'est guère nouvelle; plusieurs auteurs, en dehors de toute vue théorique ou spéculative, ont émis l'opinion que ces membres, mal adaptés à la progression, devaient servir de supports; von Koenen leur attribue cette fonction; on a même parlé de « Sperrgelenk », c'est-à-dire du maintien automatique de la position dressée en dehors de l'intervention constante des muscles (*). Les observations précises de Traquair semblaient de nature à faire rejeter cette conclusion; mais les détails nouveaux sur lesquels nous venons d'attirer l'attention sont des adaptations si nettes et si concordantes à cette fonction de support, que non seulement il faut accepter cette fonction, mais faire de l'attitude dressée l'attitude ordinaire où tout au moins fréquente de l'animal; autrement, ces modifications spéciales de l'organisation n'auraient pas de sens.

Cette conclusion est grosse de conséquences. Un animal ne se dresse sur des échasses que sur un fond solide. Les Astérolépidés ont donc dû habiter en contact avec le fond. Ceci est d'accord avec l'aplatissement de leur face ventrale et avec la situation dorsale des yeux.

Mais il y a plusieurs espèces de fonds. Les vrais Poissons qui vivent en contact avec le sol sont aplatis, comme la Raie ou les Pleuronectes,

(*) J'ai signalé cette question au Dr Otto Thilo, de Riga, qui a fait une étude spéciale des *Sperrgelenke* dans le règne animal et est arrivé, pour les épines des Poissons, à des résultats fort intéressants; malheureusement, le manque de matériaux ne lui a pas permis d'aborder cette étude. C'est à ceux qui ont à leur disposition de vastes collections de vérifier ce qui en est réellement.

et leur forme s'écarte beaucoup du coffre triangulaire élevé des Astérolépidés. La plupart de ces Poissons, loin de s'élever partiellement au-dessus de la surface du fond, ont au contraire une tendance à s'enterrer, à se tapir pour guetter leur proie; ou bien sur les fonds rocheux, à s'identifier avec lui par des couleurs protectrices, comme l'ont montré les intéressantes expériences de Pouchet.

Il existe dans nos mers chaudes actuelles un petit Poisson dont les mœurs ont frappé les naturalistes. Il habite la zone côtière tout à fait supérieure et vit autant hors de l'eau, dans l'air, que dans l'eau, l'élément naturel de sa classe; deux yeux gros, saillants, fort mobiles, et qu'il peut tourner dans toutes les directions, lui ont valu le nom de *Periophthalmus*. Rien n'est curieux comme de les voir, au Jardin zoologique de Londres, s'ébattre sur la grève de leur bassin minuscule, se dresser sur leurs nageoires pédiculées, fonctionnant comme de vraies pattes, sauter et gambader. Une attitude favorite est de se coucher dans l'eau de façon que la tête dressée mette les yeux tout juste au-dessus de la surface.

La similitude avec les Astérolépidés a été suggérée déjà, mais sans être poursuivie ni dans les détails de l'organisation, ni dans les conséquences. Les allures des fossiles ne seront toutefois pas absolument identiques, et notamment la vivacité des allures a pu être amoindrie par suite de la carapace; cette considération n'est pas uniquement mécanique ou physique, une question de poids ou de moindre flexibilité; elle est aussi biologique; car un animal à carapace pratique la stratégie défensive et se donne moins de mouvement. On peut donc se représenter *Pterichthys* et ses congénères comme assez paresseux, occupant les zones superficielles (voir § 25 sur le gisement et l'habitat des Placodermes), caché sous l'eau et ne faisant saillir que le sommet de la tête.

Plusieurs détails de l'organisation trouvent alors leur raison d'être de la façon la plus simple. Dans la vue de côté, le profil de la partie antérieure du coffre est étrange. A partir du bout antérieur du museau, la ligne de profil monte en arrière de 45 degrés; à peu près vers le milieu du bouclier dorsal, elle s'infléchit brusquement pour redescendre vers l'arrière. Toute la portion antérieure est donc oblique en avant et vers le bas. Mais supposons l'animal dressé sur ses deux appendices: cette obliquité, par rapport à l'horizontale, va diminuer; cette face antérieure va devenir parallèle à la surface libre de l'eau, et les yeux quelque peu saillants s'élèveront seuls au-dessus de la surface.

Deux autres particularités peuvent être mises en rapport avec cette

même cause. La séparation de la tête, qui permet probablement une certaine mobilité, peut contribuer à faciliter la position voulue; mais à en juger par les rapports, cet effet aura été peu marqué.

En décrivant les Ptéraspidés, il a été insisté sur la régularité du contour, notamment sur ce détail que la partie simplement écailleuse continue en arrière la ligne de la carapace le long du dos; dans le passage de l'une zone à l'autre, il n'y a pas d'hiatus ou de saut. Il n'en est pas de même chez *Pterichthys*; la restauration de Traquair, dans la vue de profil, montre chez *Pterichthys* le bord dorsal postérieur de la carapace surplombant la partie écailleuse, comme s'il y avait là un creux, un espace vide, c'est-à-dire le jeu nécessaire pour permettre une assez forte flexion en arrière.

En résumé, tous les détails de l'organisation examinés jusqu'ici — le *Ruderorgan* avec son articulation compliquée, l'inclinaison de la face antérieure, la mobilité de la tête, les yeux médians, l'espace libre sous la plaque dorsale postérieure — s'interprètent le mieux comme des adaptations à une attitude habituellement dressée. A son tour, cette attitude s'accorde le mieux avec un habitat côtier tout près de la surface ou un habitat dans des eaux douces peu profondes, habitat que semble confirmer la géologie.

48. — *Les organes respiratoires.* — L'appareil respiratoire chez les animaux examinés jusqu'ici montre deux types distincts : une ouverture expiratoire unique ou des ouvertures expiratoires multiples.

L'ouverture expiratoire unique n'est probablement pas le dispositif primitif, mais résulte secondairement de la confluence des canaux individuels de sortie en un canal collecteur commun (§ 22). Quant à la répartition de cette modification, on la trouve chez toutes les formes cuirassées : Ptéraspidés, Céphalaspides, Drépanaspides; mais les exemples de *Tremataspis* et de *Birkenia* montrent qu'il faut se garder de généraliser, et l'exemple inverse d'une ouverture unique chez une forme tout à fait nue, *Myxine*, confirme la nécessité d'être prudent. En outre, beaucoup de formes non cuirassées, avec tubercules isolés, ont la même disposition : les Coelolépides *Thelodus* et *Lanarkia*.

Les ouvertures expiratoires multiples se trouvent, outre chez *Tremataspis* et *Birkenia* déjà nommés, chez tous les Cyclostomes vivants (sauf *Myxine*), tous nus; chez *Lasanius*, nu également.

La répartition de ces deux types ne semble donc pas en un rapport très net avec une carapace cohérente. Mais les formes exceptionnelles, *Tremataspis*, *Birkenia*, présentent toutes une autre modification de

l'appareil respiratoire. Normalement, les poches sont bien métamériquement les unes derrière les autres : tous les Cyclostomes vivants, *Cyathaspis* (empreintes), *Thelodus* (boursouflures), *Palaeospondylus* (longueur des plaques sus-branchiales); la région branchiale occupe donc

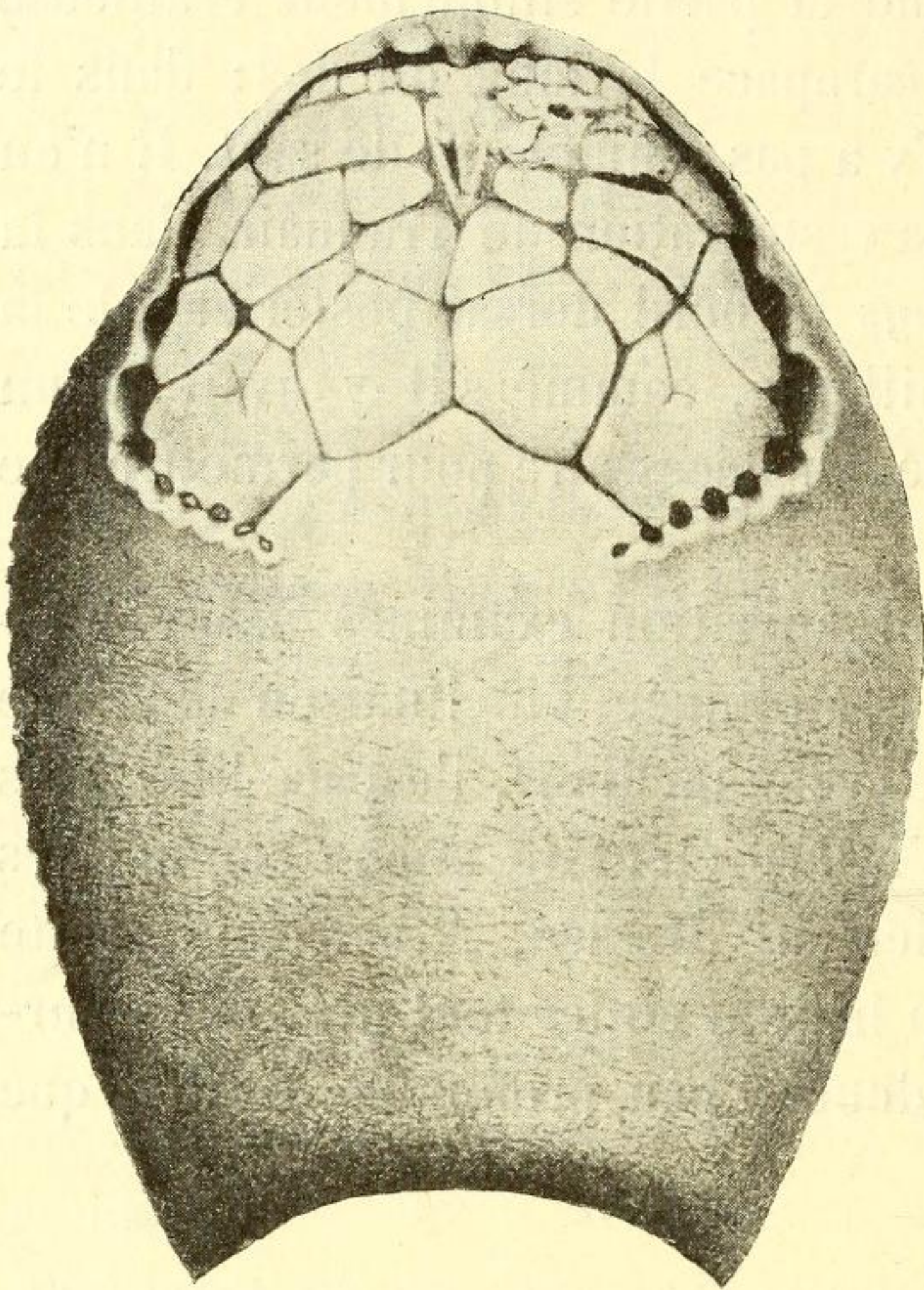


FIG. 14. — Restauration de la face ventrale de *Tremataspis* d'après Patten.

une certaine longueur d'avant en arrière. Chez les deux espèces exceptionnelles, cette longueur est considérablement réduite, ou du moins les ouvertures externes se placent, non plus les unes derrière les autres, mais les unes sous les autres sur une ligne oblique. En outre, la partie cohérente de la carapace n'est pas entamée, car les ouvertures sont derrière le bouclier céphalique, à sa jonction avec les plaques latérales du tronc chez *Birkenia*, devant le plastron, à sa jonction avec la série des plaques orales chez *Tremataspis*. On peut donc poser comme règle que la carapace cohérente est incompatible

avec des ouvertures nombreuses, qu'elle les refoule soit devant, soit derrière elle. La différence entre *Birkenia* et *Lasanius* est sous ce rapport typique; l'espèce nue dérive de l'espèce cuirassée (Traquair); mais alors les orifices branchiaux, tout en restant fort serrés les uns contre les autres, ont repris la disposition linéaire horizontale.

Voyons maintenant comment se comportent les Astérolépidés. Nous constatons d'abord qu'ils se conforment à la règle : la cuirasse reste intacte, elle ne présente pas une série de perforations. Les branchies doivent avoir leur sortie, devant ou derrière. Chez *Pteraspis Crouchi*, il y avait la même difficulté, résultant du fait que toute la partie postérieure de l'animal est inconnue; mais on connaît assez bien *Pterichthys* pour pouvoir admettre comme fort probable que l'orifice expiratoire n'est pas derrière la carapace.

On l'admet donc en avant, dans la fente qui sépare la tête du tronc. « De chaque côté du bouclier céphalique, il y a une plaque libre (*op*) qui semble avoir constitué un opercule, car son bord postérieur était évidemment libre et son bord antérieur fortement convexe est échancré

de manière à suggérer l'articulation ordinaire d'un opercule de poisson » (Smith Woodward, p. 12). Cette opinion est en somme celle de Traquair dans son grand mémoire de 1894 (p. 80).

Cette opinion est fort plausible pour *Asterolepis*, mais chez *Bothriolepis*, cette plaque n'est plus libre, elle est soudée au reste du bouclier céphalique; la fonction comme opercule mobile n'était donc pas importante dans cette famille, puisque la mobilité disparaît d'un genre à l'autre.

Comparés à toutes les autres formes étudiées jusqu'ici, les Astérolépidés montrent une réduction extrême de l'appareil branchial. Il semble difficile de le loger ailleurs que dans la tête, et c'est là, en effet, qu'on l'a toujours placé. Mais alors l'espace est fort étroit. Si cette conséquence n'a pas été signalée, c'est que les comparaisons se faisaient toujours tacitement avec les Gnathostomes, lesquels ont les arcs serrés les uns contre les autres, occupant fort peu de place; et la notion d'opercule ne pouvait que confirmer cette interprétation, surtout pour ceux qui admettaient des affinités ganoïdes. Mais le caractère agnathe rend au moins douteuse l'existence d'arcs inférieurs; l'organe respiratoire agnathe est la poche, qui prend beaucoup plus de place que des arcs; le manque d'espace affectera donc beaucoup plus un appareil marsipobranche qu'un appareil à fentes linéaires. A moins de douer les Astérolépidés de branchies de Gnathostomes, il faut donc admettre une forte réduction de leur appareil branchial.

On peut dès lors se demander si à cette respiration branchiale réduite ne venait pas s'adjoindre un autre mode de respiration, s'il n'y avait pas utilisation directe de l'air, milieu avec lequel le genre de vie que nous leur avons attribué, met ces animaux en contact; ils auraient donc été les premiers Vertébrés physiologiquement amphibies. Certaines considérations appuient cette hypothèse. Le passage des Agnathes aux Gnathostomes comporte de très nombreuses et très importantes modifications : l'appareil marsipobranche devient les fentes linéaires avec arcs inférieurs interposés; il se forme des mâchoires et des dents, des membres pairs, les organes sensoriaux se fixent; il se produit également un organe pneumatique, comme diverticule de la partie antérieure du tube digestif; c'est le poumon ou la vessie natatoire, dont chez les Cyclostomes il n'existe aucune trace, ni dans leur anatomie, ni dans leur ontogénie, mais qui caractérise tous les Gnathostomes, car elle existe à l'état rudimentaire chez les Sélaciens. Or, on peut considérer comme plus que probable que primitivement cet organe servait à recueillir l'air, dégluti en nature, à l'état gazeux; c'est encore ainsi que

se remplit la vessie natatoire chez tous les Poissons (OTTO THILO : Die Entstehung der Schwimmblasen, *Biolog. Centralblatt*, 13. Juli 1903). L'organisme agnathe, qui a transmis à tous ses descendants un appareil pneumatique, n'a pu acquérir lui-même cet appareil que dans un habitat où il pouvait toujours facilement atteindre à l'air, c'est-à-dire près de la surface de l'eau, et probablement non au large, en pleine mer, mais près des côtes, dans la zone côtière tout à fait superficielle.

Quelle que soit l'étendue d'un groupe zoologique, la collection d'individus constituant une espèce ou l'immense variété de formes comprises dans un embranchement, les divers caractères généraux de ce groupe seront entre eux dans certaines connexions logiques; car ils doivent tous, en dernière instance, avoir été primitivement des particularités du progéniteur commun, probablement des adaptations à son milieu et à ses mœurs. Nous avons essayé d'appliquer ce principe aux Vertébrés en tant qu'embranchement distinct, pour établir un certain ordre logique dans leurs caractères généraux (*Soc. zool. et malac. Bel-gique*, mai 1903). Appliqué aux Gnathostomes, la plupart des modifications qui les distinguent des Agnathes doivent aussi être des caractères connexes en rapport avec un changement de milieu ou une modification des mœurs; il suffit d'un seul de ces caractères où le rapport avec un habitat spécial est bien net, pour mettre sur la voie et, en vertu de la corrélation probable de tous les caractères généraux, pour faire essayer si les autres caractères ne sont pas également des adaptations au même habitat. Cela revient à se demander si beaucoup d'autres caractères des Gnathostomes ne sont pas aussi, comme l'appareil pneumatique, des adaptations à la zone côtière tout à fait superficielle : l'apparition de deux paires de membres paraît bien être dans ce cas; le mode primitif de natation par des oscillations de la partie postérieure du corps est devenu impossible pour un organisme souvent hors de l'eau; il faut des appendices latéraux, à la fois organe de propulsion et de support du tronc.

La phylogénie des Tétrapodes terrestres à respiration aérienne est indiquée par l'embryologie, mais seulement dans ses très grandes lignes : les organismes à respiration pulmonaire descendent d'organismes à respiration branchiale. Les particularités du développement des Batraciens et des Dipneustes montrent des affinités, non avec les premiers Gnathostomes, les Sélaciens, mais bien plutôt avec les Cyclostomes.

La paléontologie donne également les mêmes indications et plus nettement qu'on ne le pense généralement. Deux travaux de Jaekel

(sur *Coccosteus*, 1902, sur les Astérolépidés, 1903, déjà cités plus haut) tendent à établir : 1° l'affinité étroite de ces deux groupes, 2° des rapports assez intimes entre *Coccosteus* et les Stégocéphales, les premiers Batraciens. Sans accepter toutes les vues de Jaekel, ni considérer tous ses arguments comme valides, ces deux conclusions paraissent fondées. Donc, ici encore une fois, les rapports s'établissent directement entre Tétrapodes terrestres et Agnathes, par l'intermédiaire de *Coccosteus*, sans passer par les autres Poissons.

En résumé, nous aurions dans les Astérolépidés les derniers des Agnathes, le groupe supérieur le plus perfectionné, adapté à un habitat tout spécial, la zone côtière superficielle. Parmi ces adaptations, il y a à citer en première ligne le *Ruderorgan*, l'atrophie partielle de l'appareil marsipobranche et son remplacement probable par un appareil pneumatique respirant l'air en nature. Il faut admettre que ce groupe a été beaucoup plus varié que ne le montrent les formes cuirassées seules conservées. Au point de vue de ses affinités zoologiques, décelées par l'embryologie et la paléontologie, il occupe une position centrale et l'on peut dériver de lui les Poissons, par retour à la vie natatoire, et les Tétrapodes terrestres qui ont continué leur marche évolutive vers la terre ferme. C'est dans ce groupe qu'ont été acquis les caractères typiques des Gnathostomes, comme des adaptations au genre de vie dans un milieu spécial.

VI. — Arthrodiriens.

49. — *Caractères principaux comparés.* — Les formes analogues au *Coccosteus*, connu depuis longtemps en Europe, et une nombreuse série de formes américaines de découverte plus récente, parmi lesquelles il en est de très grande taille, ont été réunies dans le groupe des Arthrodiriens (cou articulé).

La partie antérieure du corps est enveloppée dans une carapace de plaques, souvent tuberculisées; les flancs sont plus à nu, un golfe latéral s'insinuant entre les pièces dorsales et le plastron ventral, jusque tout contre la scissure entre la tête et le tronc. La tête est distincte et l'articulation avec le tronc est des plus parfaites, une articulation en ginglyme aussi élaborée que nulle part ailleurs chez les Vertébrés. Le tronc porte à sa partie latérale inférieure antérieure un appendice fixe, le *Bruststachel* ou épine thoracique. Tous ces caractères rappellent les Poissons étudiés jusqu'ici, et les particularités

peuvent facilement s'interpréter comme des modifications, tantôt des perfectionnements comme l'articulation du cou, tantôt des régressions comme le golfe latéral de la carapace thoracique ou la simplicité de l'appendice latéral.

Derrière la carapace, le corps était probablement nu, car on n'a jamais trouvé trace d'un revêtement écailleux. Les yeux sont latéraux, fort en avant, et cet emplacement influe sur l'arrangement des plaques céphaliques entre elles. Le corps paraît avoir eu la forme d'un fuseau, non aplatie ni triangulaire. Ce sont des variations du même ordre que celles que nous avons déjà rencontrées.

On connaît le squelette interne. Autour d'une épaisse corde cartilagineuse, il y a des arcs neuraux et des arcs hémaux; les nageoires médianes étaient soutenues par des rayons en rapport avec ces arcs. L'ossification ou la calcification de parties du squelette interne est un cas analogue à celui de *Palaeospondylus*; ici également, le fait est d'une importance morphologique accessoire, car c'est simplement une modification histologique d'organes préexistants.

Mais il y a des mâchoires et une paire de nageoires latérales postérieures. Le point critique dans l'évolution semble franchi, et pour la première fois, nous serions en présence de vrais Gnathostomes.

Ce sont toutefois des Gnathostomes encore fort particuliers et qu'on peut difficilement classer. Ils ont d'abord été des Ganoïdes, puis on les a mis avec les Dipneustes; ils sont décrits comme tels par Dean, mais dans une note au bas de la page (136), il estime qu'ils feraient tout aussi bien auprès des Sélaciens ou même dans une classe spéciale pour eux seuls; Jaekel reconstitue dans son intégralité l'ancien ordre des Placodermes et fait voisiner les Arthrodiriens avec les Astérolépidés; et Traquair, avant la découverte d'incontestables mâchoires sur les exemplaires américains, les incluait dans le groupe des Astérolépidés. Tout cela ne prouve pas grand'chose, sauf le caractère forcément artificiel de nos coupes systématiques nettement délimitées et l'inapplicabilité à la nature de nos classifications rigides.

Mais les organes essentiellement gnathostomes présentent chez les Arthrodiriens des caractères anormaux. Les mâchoires ont moins le caractère d'arcs inférieurs ossifiés que de plaques dermiques non soudées en barres continues; leurs dents ne sont pas des pièces isolées, mais plutôt un revêtement en lames continues de la surface externe des plaques maxillaires. Leurs membres latéraux (abstraction faite des deux épines thoraciques) se réduisent à une paire unique, en situation postérieure.

Quand on doit caser une forme de passage, on se guide sur ceux des caractères qu'on estime les plus importants; mais ces affinités dominantes ne doivent pas faire perdre de vue les autres catégories d'affinités. C'est un peu ce qui s'est produit pour les affinités agnathes des Arthrodiriens, au bénéfice trop exclusif de leurs affinités gnathostomes.

50. — *Articulation céphalo-thoracique.* — Chez les Astérolépidés, nous avons considéré comme connexes un grand nombre de caractères, parce qu'ils étaient tous des adaptations à l'attitude redressée, laquelle était à son tour une conséquence de l'habitat dans la zone côtière superficielle; tels étaient l'aplatissement ventral, le *Ruderorgan*, la cavité sous le bord postérieur de la plaque dorsale, la mobilité de la tête, la position médiane des yeux, la réduction de l'appareil branchial pour la respiration aquatique, l'établissement (hypothétique) d'une respiration pulmonaire aérienne. La valeur de ces diverses adaptations était assez différente; nous avons signalé comme assez subordonnée la mobilité de la tête et comme tout particulièrement efficace le *Ruderorgan*.

La forme en fuseau suffit à elle seule pour conclure que la natation, quasi abandonnée par les Astérolépidés à cause de leur habitat côtier, était le mode ordinaire de locomotion des Arthrodiriens et que ceux-ci avaient beaucoup plus le mode de vie normal et l'habitat des autres Poissons. Concordant avec cette conclusion, le *Ruderorgan* est devenu le *Bruststachel* fixé et rudimentaire, les yeux sont latéraux quoique fort en avant, une paire de nageoires s'est développée. S'il y avait un autre caractère encore qu'on pouvait s'attendre à voir disparaître, c'est la mobilité de la tête; ce caractère s'est au contraire exalté, de façon à dominer toute l'organisation.

L'articulation se fait au moyen d'un condyle cylindrique assez long que porte une pièce thoracique, reçu dans une cupule de forme correspondante que porte la partie postérieure du crâne. Chez les grands Placodermes américains, le crâne montre des dépressions qui auront été les points d'attache des tendons d'une puissante musculature. On peut considérer la crête placée verticalement sous la plaque thoracique dorsale et la débordant loin en arrière, comme fournissant une surface agrandie pour l'implantation postérieure de ces muscles; on considère généralement cette crête comme servant à établir une connexion entre l'armure dermique et les arcs neuraux du squelette interne, sans se demander la raison de cette particularité; l'utilité peut consister, d'abord à permettre des insertions musculaires, ensuite à donner plus

de fixité à la carapace thoracique, sur laquelle joue la tête massive. C'est la même fonction qu'on peut attribuer aux pièces spéciales antérieures du thorax, les interlatérales ou clavicules des auteurs; un renforcement des connexions dorso-ventrales est d'autant plus nécessaire que l'échancrure de la carapace par le golfe latéral doit avoir diminué la solidité. Ou bien, le renforcement graduel du bord thoracique antérieur a permis le creusement du golfe latéral dans le bord postérieur. En tout cas, voilà établies des relations assez plausibles entre plusieurs détails de structure.

Nous avons admis chez les Astérolépidés le maintien automatique de l'attitude dressée, l'articulation thoracique du *Ruderorgan* pouvant se fixer comme un couteau à virole et constituant un *Sperrgelenk*. Comme chez les Arthrodiriens, l'appendice latéral est devenu rudimentaire, le maintien automatique de la flexion de la tête en arrière ne pourrait résulter que de particularités de l'articulation céphalo-thoracique. Sans affirmer que l'articulation fonctionnait réellement ainsi, la possibilité doit en être admise et expliquerait le fait que la partie mobile, la tête, porte la cupule et que le condyle se trouve sur la partie fixe ou thoracique. La cupule hémicylindrique est limitée en haut et en bas par deux bords horizontaux saillants; le supérieur forme une forte crête, qui s'engage dans le creux au-dessus du condyle et a tout à fait l'air de pouvoir s'y coincer. Or, un tel coinçage serait impossible si la partie mobile portait le condyle.

L'articulation (généralement décrite d'une façon fort sommaire) est donnée comme un vrai ginglyme, les pièces étant hémicylindriques. Cela ne semble pas tout à fait le cas. Le condyle n'est pas exactement hémicylindrique; son extrémité externe est quelque peu renflée en boule, son extrémité interne un peu amincie, de façon que l'aspect est plutôt conique; de même, la portion externe de la cupule crânienne montre souvent fort nettement une cupule hémisphérique. Les diverses espèces présentent sous ce rapport quelques différences. Chez *Titanichthys Clarki* (*Natural Hist. Mus. Londres*, P 9302, cadre exposé), le condyle est nettement cylindrique, sans renflement sphérique externe; son creux supérieur est très profond. L'aspect conique se montre chez *Dinichthys Terrelli* (P 9371 droit, P 9372 gauche) et s'accuse chez *D. intermedius* (P 9339 placée comme pièce droite, en réalité gauche) et *D. prentis-Clarki*. Avec un condyle exactement cylindrique, des mouvements latéraux de glissement sont encore possibles; la forme conique les supprime entièrement et ne permet les flexions que dans le seul plan vertical.

Cette condition semble avoir eu une certaine importance, à en juger d'après les différents moyens employés pour l'assurer. Chez la plupart des Arthrodiriens d'Amérique, il y a sous la cupule articulaire du crâne une énorme barre transversale, terminée latéralement en dehors par

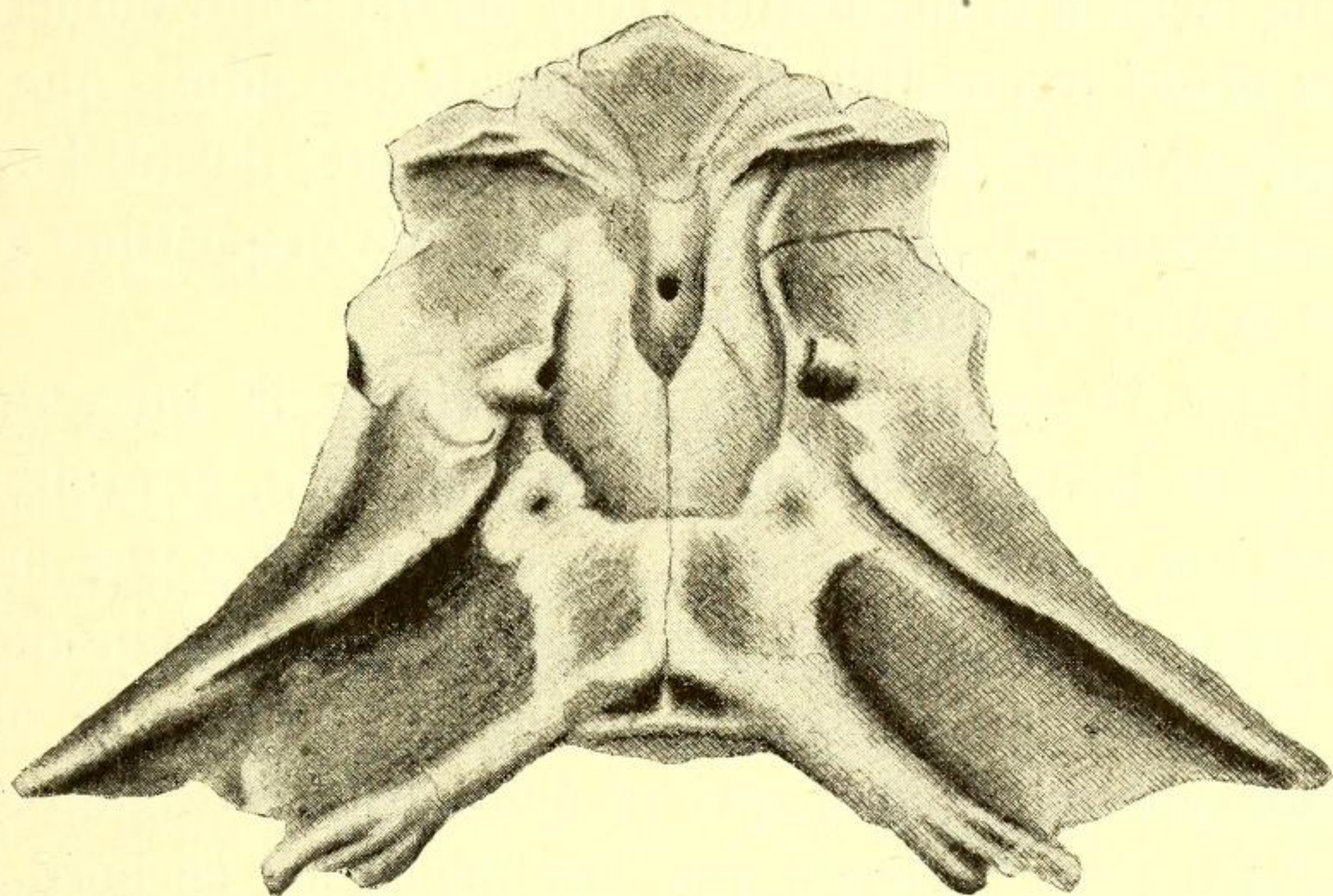


FIG. 15. — Plaques céphaliques d'Arthrodirien vues par en dessous; réduit de moitié d'après Newberry. On voit sur la ligne médiane l'orifice interne de l'ouverture pinéale. Tout à fait en arrière et contre la ligne médiane, une profonde impression musculaire. Le contour postérieur du squelette céphalique est échancré et bordé par la barre épaisse; la facette glissante se trouve sur la plus longue des trois digitations.

une surface tout à fait plane, exactement à angle droit avec le plan de la cupule. Cette surface semble avoir été recouverte de cartilage et venait en contact avec la face interne de la plaque thoracique portant le condyle. Ce dispositif paraît avoir guidé les mouvements de la tête (comme les deux oreilles métalliques du miroir mobile d'un stéréoscope) et empêché les mouvements latéraux. C'est probablement l'apophyse en forme de pince dont parle Newberry (*Palaeoz. Fishes*, p. 141), qui devait empêcher le coinçage (? *the binding*) de l'articulation. Comme elle se retrouve chez *Titanichthys*, il n'y aurait pas les mouvements latéraux admis par Newberry (p. 151).

Au lieu d'un guidage interne, on peut concevoir un guidage externe; il est réalisé chez *Homosteus*; du bord externe du condyle part une plaque qui s'applique extérieurement contre la face latérale de la tête.

Ces dispositifs peuvent encore avoir eu une autre utilité : limiter la flexion vers le bas; ils agiraient donc comme l'apophyse olécrane du coude.

Ce n'est pas une hypothèse bien hardie, mais une conclusion du bon

sens, d'admettre que des articulations si élaborées doivent avoir été fonctionnellement actives; aussi cette conclusion est celle de tous les auteurs. Dès lors, dans leurs restaurations, ils devraient prendre en considération cette forte flexion en arrière et arranger les plaques dermiques de façon à la permettre. Tout arrangement empêchant cette flexion est *a priori* impossible et ne pourrait être admis que si l'attention avait spécialement porté sur ce point et que, devant l'évidence de documents convaincants, on ait dû accepter une disposition des plaques condamnant la tête à l'immobilité.

Pour faciliter l'exposé, faisons au préalable la mécanique ou la morphologie des boîtes avec couvercle à charnière, et prenons comme premier type ces boîtes de bureau, en carton, avec une partie de la face supérieure mobile. Le bord postérieur de cette partie mobile vient en contact avec le bord antérieur de la partie fixe; le mouvement est cependant possible, parce que ce bord est rectiligne et coïncide avec l'axe de rotation, de façon que l'arc décrit par ce bord postérieur est nul. Mais supposons cette ligne, au lieu de droite, courbe, comme ce serait le cas avec une face bombée au lieu d'être plane; cela équivaldrait à un abaissement des charnières sur les côtés latéraux. Le bord postérieur, ne coïncidant plus avec l'axe de rotation, décrira un arc descendant en arrière quand on veut ouvrir le couvercle et viendra butter aussitôt contre le bord antérieur de la partie fixe. Pour rendre le mouvement possible, il faudra donner l'espace nécessaire et échancrer les pièces en contact. Ce dispositif a l'inconvénient de laisser un hiatus dans la partie supérieure, par où la poussière peut entrer. Il y a cependant des boîtes qui réalisent une occlusion parfaite, un contact exact des deux parties, pour une surface bombée et des charnières latérales : les étuis à lunettes; il suffit de reporter les articulations latérales assez loin en arrière pour que l'arc de rotation soit ascendant; le bord postérieur de la partie mobile se dégage alors, parce que dès le début il s'élève.

Si l'on transporte maintenant ces notions dans l'étude des Arthrodiriens, on comprend de suite la raison d'être d'un certain nombre de détails. Von Koenen a été fort intrigué de constater chez son *Brachydeirus* un hiatus post-occipital; il s'est demandé si une plaque disparue ne venait pas boucher ce trou sur le vivant. Pour *Coccosteus*, Smith Woodward a donné une restauration où le bord postérieur de la tête dépasse en arrière l'articulation et vient butter contre la plaque thoracique; Dean a quelque peu modifié cette restauration, en faisant au contraire saillir la plaque dorsale en avant, la fente de séparation

toujours étroite ; mais Jaekel, dans un dessin plus récent, rétablit un hiatus considérable juste au-dessus de l'articulation. Cet hiatus se trouve à la place voulue pour permettre le mouvement. Il existe aussi fort marqué chez *Homosteus*. Chez tous les grands genres américains, le contour occipital est fortement creusé en avant ou, ce qui revient au même, les articulations sont reportées assez loin en arrière ; la plaque médio-dorsale s'avance pour combler le vide ; chez toutes ces formes, c'est le modèle de l'étui à lunettes qui est appliqué.

51. — *Appareil branchial*. — Nous rencontrons ici la même difficulté que pour les Astérolépidés : il y a trop peu de place pour un appareil branchial bien développé dans la tête et la carapace thoracique n'a nullement l'air d'avoir servi à la sortie de l'eau expirée. Ces difficultés n'ont pas beaucoup fixé l'attention, parce qu'on admettait toujours implicitement des arcs branchiaux occupant relativement peu de place ; et on admettait des arcs parce que seules les affinités avec les Gnathostomes étaient prises en considération. Quand on tient compte également des affinités avec les groupes précédents, Agnathes, de la nature encore très particulière des mâchoires et des dents, la présence d'un appareil branchial à fente et arcs chez les Arthrodiriens n'est guère une nécessité absolue au point de vue zoologique, et il y a à considérer la possibilité d'un appareil marsipobranche.

Le seul auteur qui semble avoir senti cette difficulté est Jaekel. D'après lui, la zone branchiale occuperait la partie antérieure de la cage thoracique ; la plaque portant le condyle pour la tête serait une pièce operculaire. Contre cette interprétation plaident deux circonstances : cette plaque chevauche en haut et en bas sous les autres plaques dermiques et la direction du condyle articulaire ne permettait nullement les mouvements d'écartement, car le condyle aurait alors dû être dans le plan de la plaque, tandis qu'il est perpendiculaire à ce plan.

Nous avons admis chez les Astérolépidés une réduction de l'appareil respiratoire, pour deux raisons : la continuité de l'armature thoracique et la partie postérieure écailleuse ne semblent pas laisser de place pour une ouverture expiratoire ; l'habitat côtier superficiel permettait de suppléer facilement à l'insuffisance de la respiration branchiale par la respiration pulmonaire.

Le contour pisciforme normal des Arthrodiriens rend fort improbable le même habitat et par conséquent improbable aussi une réduction de l'appareil branchial. Mais précisément une pareille réduction n'est plus une nécessité anatomique, car la carapace n'est plus continue. Précisément.

sément sur le flanc, où se trouve l'appareil branchial chez les Hétérostracés et les Ostéostracés, s'étend chez les Arthrodiriens ce que nous avons nommé le golfe latéral de la carapace. Nous avons vu également que ce golfe latéral n'est pas un avantage chez un organisme où le coffre thoracique doit avoir beaucoup de fixité pour les mouvements de la tête; il est si peu un avantage que des structures spéciales, les éléments dits claviculaires, ont évolué sur le bord antérieur pour renforcer la cage et pallier cet inconvénient. La présence de ce golfe ne peut se comprendre que par son utilité plus grande pour une autre fonction. Pour déterminer cette fonction, il faut se demander quel genre d'organes se trouvent généralement en cet endroit, et si l'on interroge les ascendants, les groupes plus anciens, la réponse est claire : ce sont les branchies. Ici encore une fois, la comparaison avec les Gnathostomes n'a pas permis de constater ces similitudes pourtant si simples, car l'interprétation des pièces thoraciques tout à fait antérieures comme claviculaires ne permet pas de mettre les branchies plus en arrière.

Les considérations développées antérieurement au sujet des rapports entre la carapace et les ouvertures expiratoires (§ 48), appliquées aux Arthrodiriens, nous permettent d'émettre au moins une présomption sur ce que pouvaient être leurs organes respiratoires. Ayant trouvé qu'il y avait incompatibilité entre une carapace cohérente et des ouvertures isolées, le golfe latéral de la carapace s'interprète le mieux comme une conséquence du maintien d'ouvertures isolées. Un canal collecteur avec une ouverture unique n'aurait probablement pas amené une séparation si profonde des parties ventrales et dorsales de la carapace.

Quant à l'appareil branchial en lui-même, il n'y a pas moyen d'en dire quelque chose. Il a parfaitement pu être marsipobranche; mais il a aussi pu être formé d'arcs et de fentes. Il y a même une troisième possibilité : une partie a pu être marsipobranche, une partie des fentes.

En effet, que l'on se représente la transformation de l'appareil marsipobranche ancestral en l'appareil à fentes plus récent; la transformation a-t-elle marché de pair pour toutes les branchies à la fois ou les divers éléments ont-ils été modifiés successivement? Un principe assez général est que les organes en série métamérique sont attaqués par les termes extrêmes. Chez les Gnathostomes, les deux premiers arcs (abstraction faite des cartilages labiaux) sont transformés en mâchoire et en hyoïde; les deux derniers (dans la théorie des membres pairs de Gegenbaur) en nageoires. Chez les Agnathes, la corbeille squelettique

branchiale de *Petromyzon* donne en arrière la plaque péricardique; et le conduit œsophago-cutané de *Myxine* est considéré comme une modification du dernier conduit branchial. Il n'y aurait donc aucune inconséquence à admettre un stade intermédiaire à organisation mixte. Les dimensions verticales du golfe vont en diminuant d'arrière en avant; en arrière, il y a donc déjà place pour des fentes étirées dans le sens dorso-ventral, alors qu'en avant il n'y a place que pour des ouvertures circulaires de Cyclostomes.

Les exemples concrets donnés ci-dessus ne sont pas aussi probants qu'ils en ont l'air à première vue. Il s'agit de la transformation d'un type de branchies en un autre type de branchies, et c'est précisément ce que ces exemples ne montrent pas; ils montrent la transformation de parties de l'appareil branchial en des organes tout à fait différents. Le canal œsophago-cutané est le moins modifié, car il est probablement encore au service de l'expiration, mais il a perdu sa fonction respiratoire. Chez *Petromyzon*, la plaque péricardique est entrée au service de la fonction de circulation. Chez les Gnathostomes, les deux premiers arcs sont l'appareil de préhension des aliments. Ce qui détermine la modification, c'est la position comme termes extrêmes et les rapports avec d'autres organes, conséquence de cette position. Les organes voisins accaparent ces termes extrêmes, qui, par leur situation, ne sont qu'à moitié au service de leur fonction respiratoire primitive. Plus tard, quand la respiration aérienne aura supplanté la respiration aquatique, le système des arcs branchiaux sera licencié et ses débris formeront des parties de l'organe de l'ouïe et des voies respiratoires. C'est le principe de l'accaparement des organes déclassés par les organes voisins, principe reconnu par Gegenbaur.

Les termes moyens de la série métamérique ne présentent pas cette dualité de rapports; ils ne peuvent donc pas se modifier pour passer au service d'une autre fonction. Même modifiés, ils accomplissent la même fonction, mais d'une autre façon; les fentes branchiales, tout comme les poches, sont les organes de la respiration, et ce ne peut être qu'une nécessité fonctionnelle intrinsèque, une nécessité respiratoire, qui impose le changement de type d'organe. La question est donc : quelle peut bien être cette nécessité?

Chez tous les Agnathes, l'appareil respiratoire est volumineux, occupant les parties latérales sur une grande longueur du tronc. Remarquons en même temps que tous ont des habitudes peu actives; cela est le cas chez les Cyclostomes actuels, et par la forme du corps, aplatie, étalée, on peut inférer qu'il en était de même dans l'habitat de fond

pour les représentants fossiles. Même les Ptéraspidés sont assez aplatis et nous avons vu que leur rostre signifie peut-être un habitat en eau trouble, où une grande vitesse n'est pas plus de mise que pour un navire dans le brouillard.

Chez les Gnathostomes, la taille est beaucoup plus grande, la natation énergique, les besoins respiratoires par conséquent accrus, et pourtant l'appareil respiratoire est beaucoup moins volumineux. Il faut donc bien que cet appareil soit fonctionnellement beaucoup plus efficace. De toutes les formes fossiles que nous avons considérées, la seule qui présente quelque chose d'analogue à des arcs, avec possibilité de fentes, est précisément une forme latéralement aplatie et nue, conditions de rapidité : c'est *Lasanius*. Nous pouvons donc établir des connexités logiques entre la forme normale de poisson des Arthrodiens, un habitat de pleine eau, une natation plus rapide nécessitant une respiration intensifiée et la modification de l'appareil branchial marsipobranche en système de fentes et d'arcs que nous supposons se produire chez eux.

52. — *Membres pairs*. — Derrière la carapace ventrale se trouve la racine d'une paire de membres, qui ont été des nageoires postérieures ; il y a donc le fait important d'une paire unique, qui est la postérieure. On a voulu l'invalider par des hypothèses, soit en considérant le *Bruststachel* comme le reste d'un membre antérieur, soit en logeant une nageoire dans le fond du golfe latéral (Jaekel), soit en admettant la disparition d'une paire antérieure par réduction graduelle.

L'atrophie d'une seule paire de membres est un cas assez fréquent chez les Poissons, mais c'est toujours le membre postérieur qui est affecté et l'antérieur qui est conservé. Un cas pour ainsi dire unique est celui des Mégistopodes, poissons volants fossiles dont les nageoires abdominales ont pris une énorme extension ; mais ces nageoires, morphologiquement les postérieures, sont en position jugulaire, c'est-à-dire tout à fait en avant ; l'exception confirme la règle. Presque partout chez les Poissons, le membre postérieur est en régression, ce qu'on explique par sa moindre importance fonctionnelle, par suite de sa situation défavorable par rapport au membre antérieur. Le maintien de la seule paire postérieure chez *Coccoosteus* serait donc quelque chose de tout à fait extraordinaire.

Encore une fois, dans toutes ces considérations, le point de départ de la comparaison est toujours l'organisme gnathostome avec deux paires de membres ; quand alors il n'y en a qu'une, c'est que l'autre a disparu.

Mais quand on part de l'organisme agnathe et apode, la question peut tout au moins se présenter d'une autre façon encore : la paire unique est la seule déjà formée, l'autre paire est absente non parce qu'elle aurait disparu, mais parce qu'elle n'existe pas encore à ce stade d'évolution du Vertébré.

Remarquons que la paire unique de *Coccosteus* considérée comme postérieure est, en réalité, dans une situation aussi antérieure que possible, puisqu'elle est tout juste contre le bord du plastron, à l'entrée du golfe latéral de la carapace. Or, dans ce golfe, nous localisons l'appareil branchial, ce qui fait de la ceinture du membre un organe en série métamérique avec les arcs branchiaux ; c'est la théorie de Gegenbaur.

Une des grandes difficultés de cette théorie était la formidable migration qu'a dû subir le dernier arc branchial pour aller se placer en position de membre postérieur ; non seulement on ne saurait assigner aucune raison à cette migration, mais encore elle paraît contre-indiquée, la localisation postérieure étant si peu favorable que l'organe entre généralement en régression. Gegenbaur invoquait l'exemple des variations très étendues dans la position des nageoires dans des groupes de Poissons même assez voisins ; mais ce sont des exemples de migration en avant du membre postérieur, tandis que c'est une migration en sens inverse qu'il s'agit d'expliquer.

Dans notre conception de *Coccosteus*, les organes branchiaux occupent tout le côté du tronc et le dernier ou le plus postérieur s'est transformé en membre ; cette transformation s'est opérée sur place et aucune migration n'a été nécessaire. Le membre s'est constitué dans la place la plus favorable ou plutôt la moins mauvaise possible, aussi antérieure que le permettaient à la fois le plastron et les branchies. Cette place était derrière la carapace, dans la région nue, où non seulement il n'y avait plus de grandes plaques dermiques, mais probablement plus même d'écailles. Or, au point de vue morphologique, la ceinture du membre postérieur, le bassin, offre une particularité remarquable : l'absence de tout os de recouvrement, de tout élément d'origine dermique. On sait le rôle considérable que jouent ces éléments dans la tête et pour la ceinture du membre antérieur. Leur absence au membre postérieur s'expliquerait facilement en admettant que cet organe s'est constitué dans une région non cuirassée.

Il semble assez peu probable que les deux paires de membres aient paru à la fois, par modification simultanée de deux arcs branchiaux. Après la constitution de la première paire, les membres postérieurs, aura eu lieu la condensation de l'appareil branchial, d'arrière en

avant ; puis le dernier arc branchial a subi la même transformation et le membre antérieur s'est constitué, dans une position beaucoup plus favorable, pour un organe à la fois moteur et d'équilibration comme le sont des nageoires ; la paire postérieure chez les Poissons est alors entrée en régression.

53. — *L'organisation et les mœurs.* — Nous avons déjà mis en rapport avec le milieu de pleine eau et des habitudes natatoires, plusieurs détails de l'organisation, tels que la forme, les membres pairs, l'organisation hypothétique de l'appareil branchial ; mais l'arthrodirie ne se prête nullement à un pareil rapprochement.

C'est cependant un caractère important, non seulement par la perfection de l'appareil lui-même, mais aussi par les modifications corrélatives dans d'autres organes. De ces modifications corrélatives, il y en a une qu'on peut appuyer sur des faits, une autre hypothétique parce que l'organe probablement affecté n'a pas laissé de traces dans les fossiles.

Nous avons, à diverses reprises, insisté sur la situation des yeux : latérale, mais fort en avant. C'est exactement ce qu'il faudrait pour élever les organes des sens au-dessus de la surface de l'eau, le reste du corps demeurant immergé ; ou bien pour dégager ces organes, l'animal tapi dans la vase du fond. L'arthrodirie et cette situation antérieure des organes sont plus que probablement connexes ; en tout cas, elles peuvent se comprendre l'une par l'autre, et leur développement semble parallèle. L'arthrodirie est très fortement marquée chez *Homosteus*, et c'est aussi ce genre qui montre la position la plus antérieure du complexe : yeux latéraux et appareil pinéal.

Le crâne proprement dit n'a pas été conservé, sauf que, dans un genre, *Chelyophorus*, les parachordaux étaient ossifiés et qu'il semble y avoir eu des exoccipitaux distincts. Généralement, chez les Poissons, le crâne est continu avec la colonne vertébrale ; leur union n'est pas une articulation spéciale. Suspendu dans l'eau, évoluant avec assez de rapidité, la mobilité de la tête n'est nullement nécessaire ; au contraire, la fixité de la partie antérieure, faisant fonction d'étrave, semble avantageuse. Mais comment a dû être l'union cranio-vertébrale chez les Arthrodiriens ? Il est au moins plausible de supposer qu'à l'articulation si parfaite du squelette dermique correspondait dans le squelette interne également une mobilité plus grande que d'ordinaire, une séparation par une articulation complète, au lieu de la continuité anatomique des autres Poissons. Le fait morphologique important de

la délimitation postérieure du crâne trouverait une explication rationnelle dans l'organisme arthrodirien.

Cette articulation crânienne devant travailler conjointement avec celle des plaques dermiques, sa forme et sa position n'ont pu être quelconques : les quatre articulations ont dû être strictement sur la même ligne axiale transverse ; et comme l'articulation crânienne ne peut pas aller plus haut que la base du crâne, l'articulation des plaques dermiques s'est abaissée pour occuper une position latérale au niveau voulu. Par contre, la base du crâne a dû s'allonger vers l'arrière pour venir se mettre en ligne avec les deux articulations dermiques, lesquelles ne peuvent émigrer en avant, comme le montre le principe de l'étui à lunettes. Nous ne savons pas ce qu'il en était chez les Arthrodiriens, mais une telle saillie postérieure de la base du crâne est un fait caractéristique de la plupart des Stégocéphales. Il va sans dire aussi que l'articulation crânienne doit être un double condyle permettant les mouvements dans le plan vertical. Le seul fait qui n'apparaisse pas comme une conséquence directe et nécessaire de l'organisation est que le condyle est ici porté par la partie mobile ou tête, tandis que dans la partie dermique la tête porte la cupule.

Le seul auteur qui ait risqué quelques suggestions sur les mœurs probables des Arthrodiriens est Claypole (*The three great fossil Placoderms of Ohio*, in AMER. GEOLOGIST, août 1903). A propos de la localisation de l'armure en avant, il pose la question de savoir si aucun danger ne menaçait la partie postérieure. Les seuls êtres à craindre étaient-ils si lents qu'une chasse en poupe était toujours une course perdue ? Le chasseur ne doit pas avoir été fort lesté, quand le chassé trouve inutile de protéger son dos. Il faut admettre l'une de ces deux alternatives : leur partie postérieure n'avait pas à craindre d'ennemi, ou ils la mettaient hors de danger par enfoncement dans la vase. Mais d'un autre côté, il est difficile, d'après Claypole, d'admettre que de pareils monstres aient vécu dans la vase, n'exposant que la tête et les mâchoires ; des dents comme les énormes lames de *Dinichthys* ou de *Gorgonichthys*, où cette pièce mesure 9 pouces sur 7, n'ont pu se développer qu'en pleine lutte avec la proie ou avec l'ennemi ; elles ne sont pas les armes d'un être artificieux et tapi.

En somme, Claypole ne conclut pas ; à chaque suggestion probable, il trouve des difficultés. Il y a cependant une de ses objections qui n'est peut-être pas aussi relevante qu'il le croit : la formidable dentition indique sûrement que la proie devait être de grande taille et de puissants mouvements ; mais cela n'empêche nullement que le chasseur

de cette proie ait pu se tapir. Les grands Mammifères carnassiers ne forcent pas leur victime à la course, mais se tapissent pour la surprendre. L'ensemble de l'organisation s'explique encore le mieux ou, si l'on veut, le moins mal, en supposant que l'animal se cachait dans la vase pour saisir au passage les grands requins et, dans un combat court mais violent, les maîtriser au moyen de ses puissantes armes offensives.

54. — *Rapports phylogéniques.* — Ce qui nous semble bien établi, ce sont les rapports d'étroite parenté entre Astérolépidés et Arthrodiriens, mais dans le sens d'une commune origine, et non dans la descendance d'un groupe de l'autre. Les différences sont des modifications divergentes d'un type commun, qui a pu être quelque chose comme *Acanthaspis*, ballotté entre les deux groupes, Astérolépidé pour Smith Woodward, énergiquement réclamé comme Coccostéidé par Traquair. Les expansions épineuses latérales très larges, fixées, creuses, sont quelque chose d'analogue aux extensions latérales des Céphalaspides et ont pu servir à empêcher un animal habitant le fond de la zone côtière moyenne encore soumise à l'action de la vague, d'être retourné.

De cette forme primitive s'est développé le groupe des Astérolépidés par migration continue vers le haut et adaptation à un milieu amphibie ou un habitat vaseux d'eau saumâtre. Cet habitat vaseux nous semble essentiel pour la transformation des branchies et surtout la formation des membres. L'intermédiaire a pu être une branchie plumeuse externe, mobile, pour secouer la vase. Aux diverses étapes de cette évolution, il a pu y avoir retour vers la vie aquatique : Arthrodiriens, Sélaeciens, Ganoïdes primitifs. Une vie de plus en plus aérienne, au contraire, a mené vers les Stégocéphales. Il est un fait indéniable, c'est que tous ces groupes montrent d'étonnantes ressemblances ; et les genres de vie sont trop différents pour que l'on puisse invoquer des convergences adaptatives. Tout en reconnaissant qu'il y a bien des difficultés, comme du reste dans toutes ces questions, les faits s'expliquent et se groupent le plus facilement dans l'hypothèse d'une parenté réelle.

