AD. KEMNA

LES RÉCENTES DÉCOUVERTES DE POISSONS FOSSILES PRIMITIFS

I. — Importance des plus anciens Poissons fossiles. — 1. Portée théorique, 340. — 2. Prépondérance des formes cuirassées, 341. — 3. Les Coelolépidés, 342. — 4. Étrangeté des formes, 343.

II. — Position zoologique des premiers Poissons fossiles. — 5. De la nature des classifications, 344. — 6. La classe des Agnathes, 345. — 7. Mœurs des Agnathes actuels ; dégénérescence, 348.

III. — Les Hétérostracés. — 8. La famille des Ptéraspidés, 350. — 9. La forme et l'habitat des Ptéraspidés, 352. — 10. La situation des branchies de Cyathaspis, 355. — 11. Nature de la carapace des Ptéraspidés, 358. — 12. La famille des Coelolépidés, 360. — 13. Le revêtement dermique des Coelolépidés, 363. — 14. L'appareil branchial de Thelodus, 365. — 15. La famille des Drépanaspidés, 366. — 16. La famille des Psammostéidés, 368. — 17. La composition et les affinités de l'ordre des Hétérostracés, 368.

IV. — Les Ostéostracés. — 18. La famille des Céphalaspidés, 371. — 19. La famille des Atéléaspidés, 372. — 20. Les « membres pectoraux » des Hétérostracés et des Ostéostracés, 372.

V. — Les Anaspidés. — 21. Le genre Birkenia, 376. — 22. Le genre Lasanius, 378. — 23. L'ordre des Anaspidés, 378

Note. — La plupart des gravures sont extraites du Traité de paléontologie de A. Smith Woodward (*Cambridge University Press*) et du mémoire de Traquair (*Royal Society Edinburgh*). Ces deux institutions ont obligeamment mis les clichés nécessaires à la disposition de notre Société.

I. — Importance des plus anciens Poissons fossiles.

1. — *Portée théorique.* — Les Poissons fossiles du Silurien et du Devonien sont parmi les objets les plus intéressants de la paléontologie. Premiers représentants, sur la scène du monde, de l'embranchement supérieur du règne animal, ils doivent intervenir à titre de documents importants dans toutes les discussions sur l'origine et l'évolution des Vertébrés. Ils ont été minutieusement décrits quant à leur anatomie, étudiés consciencieusement quant à leur situation stratigraphique. Cette connaissance exacte est absolument indispensable ; elle est la condition nécessaire de toute connaissance scientifique ; mais elle est la besogne naturellement dévolue aux spécialistes. Nous porterons plus particulièrement notre attention sur le côté théorique, sur la signification de ces faits en fonction des problèmes qui occupent les penseurs. Par là, ces faits acquièrent un intérêt intellectuel.

Nous serons d'autant plus justifiés à agir ainsi, que l'on n'a pas, à ce qu'il semble, tiré de ces faits tout ce qu'ils peuvent donner. Ils ont parfois été quelque peu négligés. Gegenbaur, par exemple, que l'on peut à juste titre considérer comme le créateur de la morphologie moderne des Vertébrés, les mentionne à peine, même dans son récent Traité (1898-1901). Combien il a eu tort ressortira à toute évidence de la circonstance que nous pourrons lui fournir des arguments nouveaux pour quelques-unes de ses thèses les plus importantes ; arguments qu'il aurait certainement trouvés lui-même s'il s'était donné la peine d'appliquer à ces objets sa perspicacité reconnue.

D'autres fois, les faits sont retenus, ont été examinés en fonction de vues théoriques ; mais on peut alors se demander s'ils ont été utilisés de la bonne façon. Par exemple, il y a eu de nombreuses hypothèses sur l'origine des Vertébrés ; la liste est longue des formes invertébrées qui ont été proposées comme ancêtres, et il serait plus court d'énumérer celles qui ne l'ont pas été. Et précisément quelques-unes des théories les plus étranges et les moins acceptées s'appuient tout spécialement sur ces Poissons primitifs. Nous faisons allusion aux hypothèses de Gaskell et de Patten sur les rapports entre Vertébrés et Arthropodes (Limules et Trilobites).

Nous pensons que l'on peut considérer le groupe des Hétérostracés, limité au Silurien et au Devonien, comme représentant d'assez près les Craniotes primitifs. Nous assistons à la genèse du tissu osseux et nous pouvons, dans ses grandes lignes, comprendre cette genèse. Grâce à

une circonstance favorable, nous connaissons l'histologie de ces Poissons primitifs au moins aussi bien que celle des Poissons vivants; cette structure est des plus curieuses et des plus suggestives. Dans le cours de la fossilisation, il y a eu souvent un dépôt de manganèse dans les cavités microscopiques ; la nature s'est chargée de réaliser d'admirables injections, noir sur blanc, qui feraient l'orgueil d'un technicien. Les découvertes récentes de fossiles anglais, décrits par Traquair (1899), nous ont donné pour ces pièces squelettiques une série presque complète, parfaitement graduée et dont la signification phylogénique est aussi claire qu'on puisse le désirer, mais à condition d'accorder aux faits leur valeur directe et de ne pas suivre Traquair lui-même, qui me semble les interpréter à rebours. Ces mêmes découvertes portent également sur l'origine des membres pairs, question à l'ordre du jour et des plus complexes.

2. — *Prépondérance des formes cuirassées.* — Cette première faune de Poissons est remarquable par le grand nombre de formes à carapace. Mais il y a là probablement une illusion d'optique. Les parties dures seules se prêtent facilement à la fossilisation, ce qui fait que seuls les cuirassés sont venus jusqu'à nous, tandis que les espèces non protégées par une armature osseuse ont disparu sans laisser de traces. La faune fossile est donc loin de nous donner une idée réelle de ce qui existait.

Il est fort possible pourtant qu'il y ait eu au début une proportion de Poissons armés, notablement plus forte que plus tard. Newberry (1) remarque que la particularité la plus frappante des Élasmobranches du Carbonifère est la présence très fréquente d'épines défensives; il y a dix fois plus de variétés de formes pour ces épines dans le Carbonifère que dans tous les autres systèmes géologiques réunis; c'était donc la mode à cette époque, tout comme il y a un siècle le port de l'épée était d'usage général. Alors, qui n'avait pas d'arme ou ne savait pas s'en servir se trouvait en état d'infériorité vis-à-vis des autres. Newberry arrive, par un raisonnement ingénieux, à établir la quasi-généralité des épines; il suffit, en effet, pour arriver à cette conclusion, de constater qu'il n'y a pas plus de variété dans les autres restes d'Élasmobranches, tubercules dermiques et dents. Nous pourrons conclure à l'existence, soit de cinquante espèces par les tubercules et de cinquante par les dents; mais comme nous trouvons cent sortes d'épines, il faut bien que toutes les cent espèces aient été armées.

(1) J. S. Newberry, *Palaeozoic Fishes of N. America*, 1889, p. 79.

La faune actuelle des Élasmobranches montre incontestablement une forte réduction de ces armures. Nos Requins n'en sont pas moins redoutables. Le plus formidable carnassier qui ait jamais tyrannisé les mers est probablement le *Carcharodon megalodon* du Tertiaire, avec des dents grandes comme la main : il était autrement inerme. Les chevaliers bardés de fer du moyen âge, encaparaçonnés comme *Pterichthys*, opposaient la résistance passive de leur enveloppe à la lance, la fronde ou la massue. Ils n'ont pu tenir contre les armes à feu. Ils ont tôt fait d'abandonner leur lourd accoutrement pour plus de célérité et une tactique de combat plus intelligente. Les Poissons cuirassés ont été remplacés dans leur situation dominante par ceux qui avaient substitué à la défensive une offensive énergique, qui s'étaient munis d'une puissante dentition et faisaient preuve d'activité et d'intelligence.

Ces intéressantes remarques de Newberry trouveraient facilement une confirmation dans d'autres groupes animaux : Les Amphibies primitifs (Stégocéphales) avaient un revêtement d'écailles, au moins sur le ventre ; la coquille nautiloïde des Céphalopodes, énorme chez les Ammonites, est devenue le rudimentaire os de seiche sur lequel les canaris aiguisent leur bec.

3. — *Les Coelolépidés*. — Quand le revêtement dermique constitue une cuirasse cohérente, une carapace continue, la fossilisation nous conserve l'animal entier dans sa forme et ses contours. Au contraire, si les parties dures sont des tubercules isolés, de faible dimension, non soudés entre eux, la fossilisation les conserve encore, mais dispersés. On connaît depuis longtemps, dans les couches siluriennes et devoniennes, des masses considérables de pareils tubercules. Agassiz en a décrits en 1835. Pander (1856) les a systématiquement étudiés et en a fait le groupe des Coelolépidés (1). Le nom rappelle une particularité caractéristique : la présence au centre, d'une cavité, généralement ouverte à l'extérieur sur la face inférieure. Il y a une base et une partie supérieure, séparées par une constriction annulaire horizontale. Leur variété de forme est très grande.

Quand on trouve un débris fossile, on se demande naturellement à quel animal il a bien pu appartenir. Le paléontologiste qui ne se poserait pas cette question donnerait une singulière idée de son esprit scientifique. Mais ici, ce n'est pas le cas de dire que « poser la question,

(1) PANDER, *Monogr. foss. Fische Silur. Systems Russ -balt. Gouvern.* Saint-Pétersbourg, 1856. — ROHON, *Obersil. Fische von Oesel* (II, MÉM. AC. SAINT-PÉTERSB., 1893).

c'est la résoudre ». Les éléments sont insuffisants pour asseoir une opinion avec quelque certitude. Pourtant, ces questions ne restent jamais sans réponse. Certaines ressemblances avec les écailles placoïdes des Requins les ont fait attribuer à ce groupe zoologique. Dans les mêmes couches, on trouve souvent des épines détachées, *Onchus*, ayant plus que probablement également appartenu à des Sélaciens ; on a attribué les écailles Coelolepis et les épines Onchus au même animal.

Le progrès ne pouvait venir que de la découverte de fossiles favorables : des écailles en place, avec l'impression du contour de l'animal. On sait, par l'exemple de l'Ichthyosaure de Fraas, ce que peut donner un hasard heureux. Traquair a eu la même chance ; au point de vue morphologique, les résultats n'ont pas été moins importants. Nous les examinerons en temps et lieu.

4. — *Étrangeté des formes.* — Ces poissons cuirassés primitifs ne sont pas seulement intéressants par les questions théoriques qu'ils soulèvent. Leurs formes étranges en ont fait, dès leur découverte, un objet de curiosité pour le vulgaire. Il suffit de voir les dessins de *Cephalaspis* et surtout de *Pterichthys* pour comprendre cet engouement. Pour ce dernier, une étude morphologique ne fait que confirmer son caractère aberrant. Les deux appendices latéraux, que l'on compare tout naturellement aux membres thoraciques des autres Vertébrés, doivent être quelque chose de bien différent ; ce qui en est conservé, les parties dures, n'est pas un squelette interne, mais une enveloppe externe. Sous ce rapport, ils ressemblent donc plus à des pattes de crustacés qu'à des membres de Vertébrés.

Et les ressemblances ne s'arrêtent pas là. L'ensemble de la forme, l'aspect général, rappelle invinciblement les grands Euryptérides. De même, *Cephalaspis* est « curieusement suggestif d'un trilobite » (Bashford Dean). Nous avons vu que ces ressemblances ont été considérées comme des homologies véritables. Mais une opinion plus plausible est celle qui les considère comme un cas de mimétisme, certainement le premier en date, puisqu'il remonte au Silurien.

Mais pour qu'il y ait mimétisme, il doit y avoir non seulement contemporanéité géologique, mais identité d'habitat. Chaque fois qu'on veut scruter à fond un problème de morphologie, on est finalement confronté avec la question d'habitat ; nous la rencontrons ici pour la première fois et nous la rencontrerons souvent encore. Si l'organisme est réellement le produit du milieu, est adapté à son habitat, façonné par et pour ses mœurs, on comprend qu'en dernière analyse on doive

toujours en arriver à l'habitat comme cause dernière. Et si l'on en arrive là tout naturellement, c'est signe qu'on est dans la bonne voie, que le raisonnement n'a pas déraillé.

Le mimétisme de ces premiers Poissons s'explique aisément. L'organisme vertébré est constitué pour la natation rapide, pour la pleine eau; de là, la forme en fuseau du corps, son aplatissement latéral, l'élévation de son diamètre vertical et bon nombre d'autres caractères (1). Mais sous la pression d'une concurrence vitale intense, les organismes essaient d'élargir leur champ d'action; ils envahissent d'autres domaines. Quand les Vertébrés ont occupé également le fond, pénétré dans la zone côtière, non seulement ils se sont adaptés à ce nouveau milieu (aplatissement du corps, rapprochement des yeux sur la ligne médiane dorsale), mais encore ils ont assumé la livrée des grands Arthropodes, qui étaient les formes dominantes à ce moment et dans ce milieu.

Il est à remarquer que nous avons cité comme formes mimétiques *Cephalaspis* et *Pterichthys ;* nous n'avons pas mentionné *Pteraspis*. Celui-ci n'a pas une forme d'emprunt, il a sa forme propre, la forme normale du Poisson; il y a donc au moins une probabilité à ce qu'il ait eu le genre de vie normal et l'habitat de pleine eau.

II. — Position zoologique des premiers Poissons fossiles.

5. — *De la nature des classifications*. — La classification est le résumé et le résultat final de nos connaissances en Zoologie, tout comme la formule de structure en chimie condense ce que nous savons du mode de formation d'un corps et de ses allures réactionnelles. Ce n'est donc pas un simple catalogue mnémotechnique, c'est quelque chose de profondément scientifique.

L'ancienne biologie d'il y a plus d'un siècle distinguait déjà une classification artificielle d'un « système naturel »; l'exemple classique est en botanique Linné et Jussieu. La classification artificielle est caractérisée par l'utilisation des variations d'un seul organe; tandis que le système naturel tient compte de l'ensemble de l'organisme. Mais il y avait plus que cela dans la pensée encore fruste de ces âges héroïques : l'intuition qu'il existe des rapports réels entre les êtres et que ce sont précisément ces rapports que la classification doit s'efforcer

(1) AD. KEMNA, *Les caractères généraux des Vertébrés*. (SOC. ZOOL. ET MALAC. DE BELGIQUE, mai 1903.)

d'exprimer; et le langage rendait cette pensée avec une précision remarquable : les *familles* naturelles. Mais Jussieu et ses continuateurs ignoraient combien ils disaient vrai. Poussés à approfondir et scruter leur pensée, ils auraient reculé devant les conséquences, comme le firent leurs successeurs du milieu du XIX^e^ siècle, et ils auraient taxé de pures expressions verbales, de langage figuré leurs expressions de « famille », « parenté », « formes alliées », de même que plus tard, pour Cuvier et son école, le type morphologique était une simple vue de l'esprit, une abstraction. La théorie évolutionniste est venue prendre tout cela au pied de la lettre : la parenté est une véritable consanguinité, la famille a un progéniteur commun, lequel est le type et a transmis ses caractères à sa descendance; la classification doit être un arbre généalogique.

L'examen des divers emplacements dans la série zoologique successivement assignés aux Poissons primaires nous donnerait un historique complet de la marche des idées, fort intéressant sans doute, mais un peu long. Nous nous bornerons à bien préciser l'opinion généralement admise aujourd'hui.

6. — *La classe des Agnathes.* — La notion vulgaire de Poisson a subi une série d'épurations de la part des zoologistes. Linné, dans les premières éditions du *Systema naturae*, y comprenait encore les Baleines et les Phoques. L'examen plus approfondi de l'organisation interne a fait reconnaître, dans ce qui restait, des différences considérables.

L'Amphioxus n'a pas de crâne et constitue à lui tout seul un sous-embranchement, opposé à tout le reste des Vertébrés. Les Lamproies n'ont ni mâchoires, ni dents, ni membres pairs, et ces caractères importants les distinguent de tout le reste des Craniotes; ils forment le groupe des Cyclostomes, opposé au groupe des Gnathostomes. Les mâchoires et les membres pairs ne font pas partie du type vertébré; les premiers Vertébrés ne les possédaient pas; ces organes sont une acquisition secondaire du groupe, dans le cours de son évolution.

Or, chez *Pteraspis,* on n'a jamais trouvé aucune trace de mâchoire, de dents, de membres pairs. Chez une forme américaine voisine, *Palaeaspis*, Claypole a cru trouver une indication de membres pairs; une étude attentive et impartiale du mémoire de Claypole n'emporte pas la conviction; et l'examen de la pièce elle-même par Bashford Dean et par Jaeckel a amené ces deux naturalistes à déclarer sans restriction qu'ils ne sauraient voir rien qui rappelle des membres.

Pour *Cephalaspis,* Ray Lankester a émis avec beaucoup de réserve l'idée que des lobes placés derrière la tête (*cornual flaps*) étaient peut-

être les homologues des membres. Ces organes paraissent fort variables et même nullement constants; chez le plus grand nombre des espèces, on n'en a trouvé aucune trace. Ces faits se concilient difficilement avec une interprétation qui considère ces structures comme des membres, organes importants, variables sans doute, mais pas au point d'être présents dans un genre et totalement absents dans un autre genre de la même famille. Du reste, des découvertes récentes au sujet des cornuas, non encore publiées, sont de nature à résoudre définitivement la question; c'est le travail que M. Smith Woodward a bien voulu promettre pour la Société belge de Géologie. Espérons qu'en présence du grand intérêt qui s'attache à la question, ce travail ne se fera pas attendre.

Les appendices latéraux de *Pterichthys* n'ont de commun avec les membres pairs que la situation thoracique latérale. Dans un des genres, *Acanthaspis*, les appendices sont tout simplement des protubérances, des saillies du corps, intimement unies à la carapace du tronc; et à en juger par les figures publiées, cela n'a pas l'air d'une union par soudure secondaire. Comme le fait fort justement remarquer Smith Woodward, il est difficile, dans ces conditions, de continuer à soutenir une homologie avec les membres pairs, organes locomoteurs. Bashford Dean les considère comme les cornes des Céphalaspidés, développées et spécialisées; les connexions anatomiques avec le tronc et non avec la tête ne sont pas favorables à cette manière de voir.

Chez les Vertébrés à respiration aquatique, c'est-à-dire branchiale, la région du tronc immédiatement derrière la tête est toujours le siège de complications spéciales, fort souvent à l'extérieur, à cause de l'ouverture de sortie en cet endroit de l'appareil respiratoire. Chez des êtres déjà exceptionnels et étranges, déformés en outre par fossilisation, il n'est pas toujours facile de déterminer la nature des organes. Or, il est remarquable que pour tous ces Poissons primitifs, quand il est question de membres, c'est toujours de membres antérieurs qu'il s'agit, toujours placés dans cette région difficile, et jamais de membres postérieurs, lesquels seraient, de par l'absence d'autres complications dans la région où ils devraient se trouver, plus facilement reconnaissables. Comme on ne connaît pas la partie postérieure du tronc des Ptéraspidés, nous ne pouvons rien dire au sujet de leurs membres postérieurs; dans toutes les reconstitutions qui ont été données de l'animal (même y compris celle de Claypole), on le dessine dépourvu de nageoires paires postérieures. Pour les Céphalaspidés et les Ptérichthydés, il n'y a pas de doute. Par conséquent, même si on admettait, dans quelques rares cas, la possibilité de la présence de membres antérieurs, tout ce

groupe de Poissons n'en serait pas moins différencié des Gnathostomes par l'absence constante de membres postérieurs. Parmi les nouvelles formes décrites par Traquair, plusieurs ont la partie antérieure du corps étalée dans son angle latéro-postérieur; elles ressemblent à des Raies dont les nageoires latérales, au lieu de s'atténuer graduellement en arrière, auraient été coupées net par une ligne transversale à l'endroit de leur plus grande largeur; le contour, de losangique, serait triangulaire; en réalité, il est demi-circulaire ou plutôt demi-ovalaire, parce que l'extrémité antérieure de la tête est arrondie au lieu d'être en pointe. Traquair considère les parties latérales comme des nageoires paires; mais, ici aussi, les membres abdominaux font défaut.

La question de l'absence de mâchoires chez les Cyclostomes est très controversée. Dans la partie générale de son dernier mémoire, Traquair rappelle qu'il y a dans le squelette des pièces qui, par leur situation, leurs rapports avec les muscles et les nerfs, sont généralement considérées comme des rudiments d'arcs mandibulaire et hyoïdien. Il incline fortement à croire que les fossiles qu'il décrit avaient des mâchoires, et que si nous ne les trouvons pas, c'est que, uniquement cartilagineuses, elles ont été détruites par la putréfaction. Il ne s'explique pas sur l'absence de dents. Comme les dents ne peuvent pas rester cartilagineuses, comme, d'autre part, dans ces très nombreux exemplaires, on n'en a jamais trouvé la moindre trace, il faudrait bien admettre leur absence. Mais Dollo (*Comptes rendus*, 16 mars 1903) rappelle l'opinion de Gegenbaur : la différenciation d'un arc inférieur comme arc mandibulaire a amené une différenciation de son revêtement placoïde en dents; et ces deux modifications ont été contemporaines, concomitantes (*Grundriss*, 1874, p. 583). Dans son récent Traité, Gegenbaur invoque également comme élément causal essentiel de la différenciation des dents, la mobilité des deux moitiés supérieure et inférieure de l'arc mandibulaire. Les deux notions, mâchoires et dents, sont donc connexes. Dollo dit avec raison qu'il serait plus qu'étonnant que dans tout ce groupe de Poissons primitifs, il y eût des mâchoires sans dents et que, logiquement, l'absence constante de dents rend beaucoup plus plausible l'absence de mâchoires.

Nous devons donc admettre, avec Cope, un groupe des Agnathes, représentés dans la faune actuelle par les Cyclostomes, représentés parmi les fossiles par les Ptéraspidés et les Céphalaspidés; avec Smith Woodward, nous y comprendrons les Ptérichthydés. Ces trois ordres constituent la sous-classe des Ostracodermes. L'autre sous-classe, celle des Cyclostomes, a un unique représentant fossile dans le curieux

Palaeospondylus de Traquair. Le tableau suivant, emprunté à Smith Woodward, résume ces rapports :

AGNATHES . .	Cyclostomes . . .	1. *Hyperoartia.*
		2. *Hyperotreti.*
		3. Cycliae (*Palaeospondylus*).
	Ostracodermes . .	1. Heterostraci (*Pteraspis*).
		2. Osteostraci (*Cephalaspis*).
		3 Antiarchi (*Pterichthys*).

7. — *Mœurs des Agnathes actuels ; dégénérescence.* — Acraniens, Agnathes, Gnathostomes représentent autant de stades successifs dans l'évolution des Vertébrés. Il n'y a pas de doute que, au point de vue morphologique, la série n'aille du simple au complexe; les Agnathes sont inférieurs aux Gnathostomes, les Acraniens inférieurs aux Agnathes. La succession géologique, dans ses grandes lignes, dit la même chose. Pour les Acraniens, à cause de l'absence de parties dures, il n'y a pas de fossiles. Les Agnathes sont siluriens et devoniens. Les Gnathostomes ne commencent sérieusement que dans le Devonien.

Voilà incontestablement la signification directe des faits. Mais la possibilité d'une marche tout autre de l'évolution n'étant pas absolument exclue, il y a lieu d'examiner la question à ce point de vue, d'autant plus que précisément pour les Agnathes actuels, elle peut s'appuyer sur des raisons en somme plausibles.

L'Amphioxus arénicole et fouisseur, les Cyclostomes parasites ont des genres de vie très exceptionnels pour des Vertébrés. Ces deux genres de vie sont connus pour imposer des modifications aux organismes; et ces modifications sont généralement des régressions. On a donc soutenu que la simplicité plus grande de ces deux groupes n'était pas primitive et originelle, mais secondairement acquise et, par conséquent, sans aucune signification pour l'origine de l'embranchement. L'agnathisme résulterait non de ce que ces animaux n'ont pas encore acquis de mâchoires, mais de ce qu'ils n'en ont plus pour les avoir perdues par atrophie et dégénérescence. Et ainsi pour les membres pairs et pour tous les autres caractères primitifs.

Il y a une part de vérité dans cette manière de voir. Plusieurs des particularités de l'Amphioxus peuvent être mises en rapport avec ses habitudes spéciales. On cite, par exemple, sa curieuse asymétrie, mais sans expliquer toutefois en quoi elle peut être la conséquence des habitudes. Le sang est incolore, exception unique chez les Chordés et caractère d'Invertébré; mais suivant Rohon, il y aurait quelques glo-

bules rouges, en nombre insuffisant pour faire apprécier leur teinte. Le rostre et la continuation de la chorde jusqu'à son bout extrême (céphalochordie) sont très probablement des adaptations aux habitudes fouisseuses. Même l'absence de cerveau et d'organes des sens sont des caractères secondaires, puisqu'on trouve les deux chez les Tuniciers.

Chez les Cyclostomes, la monorhinie est pour Gegenbaur un caractère secondaire. Il est vrai que l'organe olfactif d'Amphioxus est aussi unique et impair, primitivement médian et occupant la place du neuropore. Chez les Cyclostomes, outre certaines traces de duplication, il y a le fait important de deux nerfs olfactifs. Gegenbaur admet donc comme probables des ancêtres amphirhiniens. De même, la situation des branchies fort en arrière de la tête et sous la musculature latérale du tronc serait secondaire.

Tout cela concédé et admis, il n'en reste pas moins un ensemble de caractères simples et pour lesquels on ne peut fournir aucune bonne raison pour les interpréter autrement que comme primitifs. Tels sont, entre autres, et pour ne mentionner que ceux dont nous aurons à nous servir, pour les deux groupes, l'agnathisme et l'apodie; et pour l'Amphioxus, la structure épithéliale des organes et le caractère anhiste du tissu squelettique.

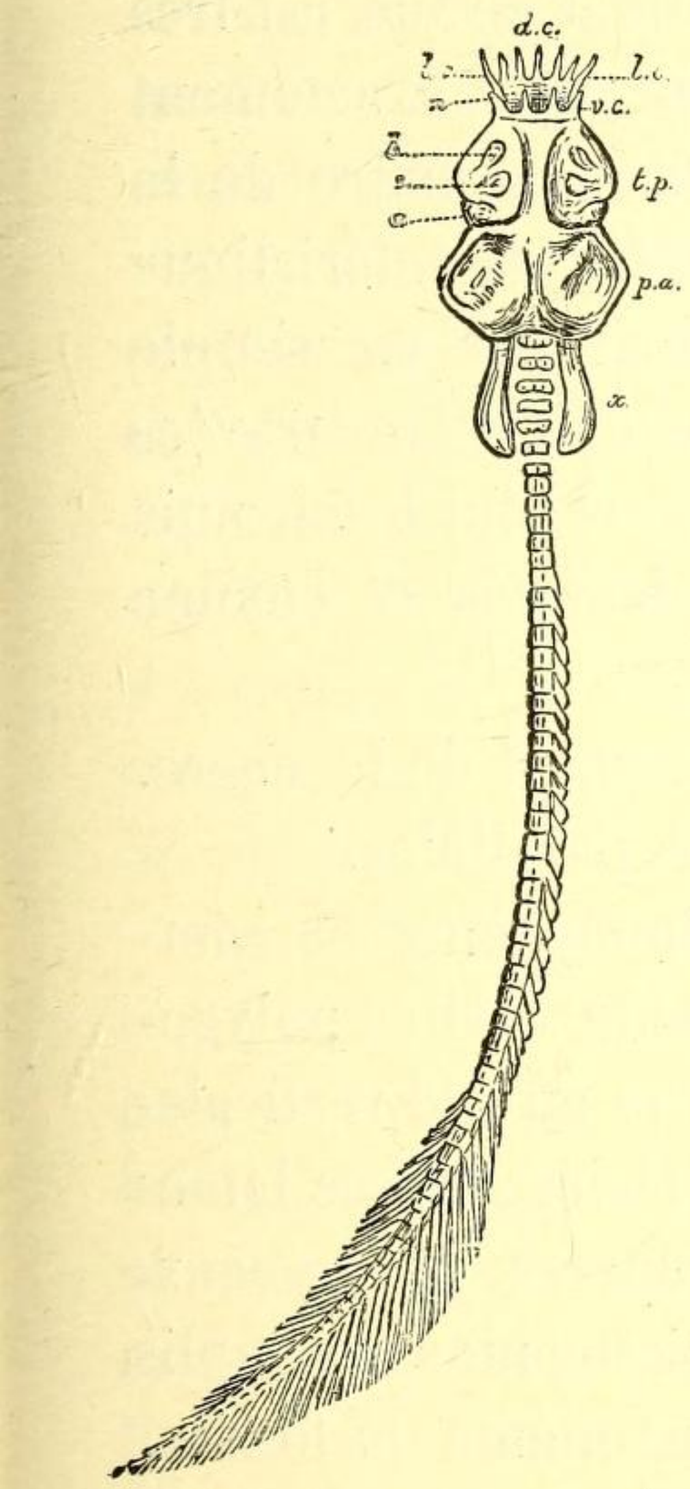


FIG. 1. — *Palaeospondylus gunni.*

L'animal est agrandi presque deux fois; les plus grands exemplaires ont environ 5 centimètres. Plus de deux cents exemplaires sont connus, mais tous appartiennent à la même espèce. Les individus sont d'ordinaire couchés sur le dos, montrant la face ventrale ou basilaire du crâne; la colonne vertébrale est graduellement tordue sur son axe, de façon à montrer un côté, ici le côté gauche.

Il y a en avant un cercle de cirrhes : *dc* dorsaux, *lc* un long latéral, *vc* ventraux, entourant une ouverture unique (nasale, caractère monorhinien — ou nasale et buccale). Le crâne est composé de deux parties, une antérieure *tp* région trabéculo-palatine, avec deux dépressions *b* et *c* et un petit lobe séparé *a*; une postérieure *pa* région parachordale; celle-ci est continuée en arrière par deux lames *x*, désignées comme lames postoccipitales problématiques.

Vieux grès rouge, Caithness flagstones, Achanarras, près de Thurso.

(*Traité de Smith Woodward.*)

III. — Les Hétérostracés.

8. — *La famille des Ptéraspidés.* — Agassiz décrit en 1835 quatre espèces du genre *Cephalaspis;* la première, *C. Lyelli*, est restée le type du genre, un vrai Céphalaspidé avec large bouclier céphalique aplati et les yeux rapprochés sur la face dorsale, près de la ligne médiane. Les trois autres étaient des boucliers discoïdes ovales, d'une seule pièce, considérés comme correspondant au bouclier céphalique de la première espèce.

Pour ces trois dernières espèces, les opinions ont beaucoup varié. Poissons pour les uns, les autres y voient des restes de Crustacés ou des « plumes » de Sepia, la coquille rudimentaire et interne des Céphalopodes supérieurs. Encore en 1856, Huxley réserve son opinion et ne tranche pas la question des affinités.

C'est l'histologie qui devait permettre de décider. Le travail est de Huxley (1858) et a été confirmé par la belle monographie de Lankester (1868-1870). Il y a une différence constante entre *C. Lyelli* et les trois autres espèces d'Agassiz. Nous ne nous occupons provisoirement que de ces dernières.

La surface externe, certainement à nu dans l'animal vivant, est très finement striée par des lignes concentriques, qui ont assez exactement la disposition et les dimensions des lignes sur la face palmaire de la dernière phalange de nos doigts. Ce dessin est tout à fait caractéristique et permet d'identifier à coup sûr le moindre débris par un simple examen à la loupe. Tout comme sur la pulpe de nos doigts, les travées saillantes entre deux rainures ne sont pas des cordons tout à fait unis et lisses; au contraire, les bords sont un peu échancrés et comme crénelés sur les côtés latéraux.

La surface interne est unie et a quelque peu l'aspect de la nacre. Elle se compose d'une série de nombreuses lamelles parallèles.

Ces deux couches, malgré leur minceur, sont homogènes et compactes. La zone moyenne, au contraire, est creusée de cavités polygonales; ou, en d'autres mots, la zone lamelleuse interne envoie verticalement des lames pour se relier à la zone supérieure striée; et ces lames verticales se coupent de façon à délimiter des espaces polygonaux, occupés sur l'animal vivant, probablement par des tissus mous, remplis par des infiltrations par la fossilisation. La substance même du fossile, de la carapace, est du phosphate de chaux; le remplissage des alvéoles de la zone moyenne est souvent du carbonate.

La zone inférieure et la zone moyenne ne montrent sous le microscope pas la moindre trace d'éléments histologiques, aucune cellule. Leur structure est donc absolument anhiste. La zone externe est parcourue par de fins canalicules, groupés en bouquets partant d'un canal plus large; chaque élément des lignes striées, délimité par des crénelures, a un bouquet de ces canalicules, arrangés radiairement.

La première conclusion tirée par Huxley est que rien dans cette structure ne rappelle la carapace des Crustacés ni la coquille rudimentaire des Céphalopodes. La ressemblance est au contraire fort nette pour la partie supérieure avec la partie supérieure des épines sur les écailles placoïdes de certains Poissons; cette structure est celle de l'ivoire et les canalicules sont des canalicules dentaires. Ce sont donc des restes de Vertébrés.

Cette conclusion a été confirmée par Ray Lankester; dans l'immense majorité des exemplaires, on ne trouve que le bouclier; mais deux fossiles montraient davantage : derrière le bouclier, une partie du corps recouverte d'écailles, comme chez les Poissons.

La différence histologique consiste surtout dans le caractère anhiste des zones moyenne et inférieure. Ce caractère est assez important pour justifier la séparation d'avec *Cephalaspis Lyelli*, qui a des corpuscules osseux. Huxley a donc fait un genre nouveau, auquel il a conservé le nom de *Pteraspis*, employé en 1847 par Kner, le premier auteur ayant considéré ces fossiles comme des Céphalopodes.

Ray Lankester (1868), estimant que la structure histologique justifie plus qu'une distinction générique, élève le groupe au rang de famille et lui donne le nom de *Hétérostracés*, carapace anormale. Plusieurs espèces sont élevées au rang de genres, des formes nouvelles sont décrites, mais les objets restent toujours tous des boucliers dorsaux. Il y a trois genres, distingués par le nombre de pièces constituant la carapace : sept chez *Pteraspis*, quatre chez *Cyathaspis*, une seule chez *Scaphaspis*.

En 1872 paraît un travail posthume de Kunth. Dans un bloc erratique de calcaire silurien, trouvé dans une tranchée de chemin de fer près de Berlin, il y a un *Cyathaspis*, contre la face ventrale duquel, bien ajusté, bord à bord, les faces convexes des deux pièces en dehors, se trouve un *Scaphaspis*. Ce dernier n'est donc pas un animal distinct, mais le bouclier ventral, le plastron de *Cyathaspis*. Malheureusement, Kunth considéra l'animal comme un Trilobite, dont la partie « Cyathaspis » était le bouclier céphalique, la partie « Scaphaspis » le bouclier pygidial; il expliquait la juxtaposition exacte des deux pièces

et la situation ventrale de l'une en admettant que ce Trilobite spécial, au lieu de se rouler, se pliait en deux.

Cette étrange opinion a naturellement été fortement discutée et unanimement rejetée. Non seulement on n'a pas voulu accepter l'interprétation de Kunth, mais plusieurs savants n'ont pas admis le fait lui-même et ont essayé de l'expliquer par une simple juxtaposition occasionnelle. En 1883, le paléontologiste autrichien von Alth trouva un exemplaire plus net encore que celui de Kunth. Des découvertes analogues en Amérique ne laissèrent bientôt plus aucun doute. Le genre *Scaphaspis* doit probablement disparaître entièrement de la science. Par contre, Claypole a trouvé un genre américain, *Palaeaspis*, peu différent de *Pteraspis*.

Nous devrions passer maintenant à la description de ces diverses formes; mais le présent travail deviendrait ainsi un chapitre d'un traité de paléontologie. Comme il en existe d'excellents, il est beaucoup plus simple d'y renvoyer (1). Les figures suffisent d'ailleurs pour donner au lecteur une idée sommaire de ces organismes. Nous nous attacherons uniquement aux détails qui présentent un intérêt théorique.

9. — *La forme et l'habitat des Ptéraspidés.* — La reconnaissance de la vraie nature des *Scaphaspis* comme plastron de *Cyathaspis*, le *Palaeaspis* de Claypole, le *Pteraspis* de von Alth, ont complété par-dessous l'animal que l'on ne connaissait que par-dessus. Derrière la partie cuirassée, on n'a trouvé que quelques rangées d'écailles; toute la partie postérieure manque. Nous ne sommes donc pas en mesure de tracer un contour de profil ; mais nous pouvons tracer les diverses sections transversales de toute la région antérieure.

Seulement, il y a une difficulté : la déformation par fossilisation. Trop souvent, les animaux sortent de cette épreuve fort mal arrangés; par exemple, la plupart des *Pterichthys* sont dans un état lamentable, comme passés sous le pilon. Devant ces restes informes, on comprend les erreurs qui font de l'histoire de la paléontologie un martyrologe, ridicule pour le vulgaire; on est au contraire saisi d'admiration pour la perspicacité des savants qui finissent par se reconnaître dans ce gâchis.

Les Ptéraspidés paraissent avoir eu plus de chance. Certes, il y a eu de la casse et on trouve beaucoup de pièces et de morceaux; mais les

(1) Zittel, *Handbuch der Palaeontologie*, III, 1889. — Bashford Dean, *Fishes living and fossil*, 1895. — A. Smith Woodward, *Vertebrate Palaeontology*, 1898.

grands exemplaires, presque sans fêlures, ne sont pas rares. Il se peut que ce soit une illusion, due au hasard heureux d'une trouvaille exceptionnelle, ou à la possibilité du choix parmi de vastes matériaux, mais l'examen des échantillons actuellement étudiés par M. Leriche à Lille et des belles collections du *Natural History Museum* à Londres, m'a laissé l'impression d'une remarquable conservation. Mais s'il y a rarement cassure, il semble qu'il y ait fréquemment déformation. Ce qui le prouve, c'est l'asymétrie de beaucoup de pièces : l'un des côtés est plus aplati ou plus bombé que l'autre. On se demande si la carapace, malgré sa nature calcaire, n'avait pas une certaine élasticité, qui lui a permis de céder, sans se rompre, aux pressions exercées sur elle.

Le fait de pareilles déformations est assez important pour y insister quelque peu. Chez les Céphalaspidés, il semble y avoir déjà plus d'écrasement. L'élévation du coffre solide des Ptérichthydés est probablement la cause de l'état de leurs fossiles. Mais le groupe qui suit immédiatement, et que l'on peut considérer comme le premier des Gnathostomes (pour des raisons à faire valoir ailleurs), montre de nouveau plutôt de la déformation, et ici nous en avons une preuve irréfutable. La tête se rattache à la carapace du tronc par une double articulation en ginglyme aussi parfaite que nulle part ailleurs chez les Vertébrés. L'articulation très serrée ne permettait le mouvement que dans un seul plan, qui était certainement le vertical. L'animal pouvait fléchir la tête très fortement en arrière. Or, la situation des articulations sur les pièces fossiles rendrait tout mouvement absolument impossible et par conséquent parfaitement inutiles ces articulations si compliquées. J'ai attentivement examiné à ce sujet les récentes acquisitions du *Natural History Museum*, de beaux exemplaires de *Dinichthys* et *Titanichthys* provenant de Claypole. L'action d'écrasement, mais surtout de gauchissement, est évidente sur certaines pièces (par exemple la pièce P. 9372 gauche). Les condyles, cylindriques parfaits chez *Titanichthys*, plus coniques chez *Dinichthys*, sont inclinés l'un vers l'autre de 45 degrés environ, et c'est ce qui rend tout mouvement impossible. Ils devaient être sur la même ligne horizontale transverse, dans le prolongement l'un de l'autre. Mais quand on oriente les pièces portant les condyles de façon que la trace très nettement marquée de la ligne latérale devienne horizontale d'avant en arrière, comme elle l'était probablement dans cette région sur le vivant, le condyle devient horizontal aussi. Dans le fossile, cette pièce a une situation franchement dorsale; présentée comme il est dit ci-dessus, elle devient

latérale. Il y aurait donc eu, malgré l'absence ou le peu d'importance des cassures, une déformation assez considérable.

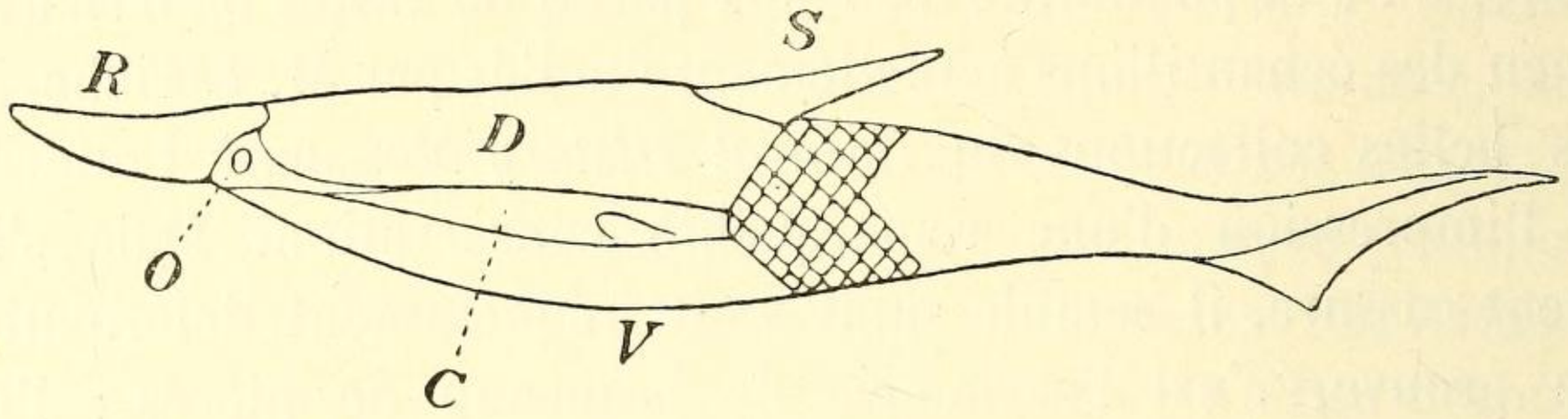


Fig. 2. — *Pteraspis rostrata* VU DE PROFIL ET DU CÔTÉ GAUCHE ; ENVIRON UN TIERS DE GRANDEUR NATURELLE.

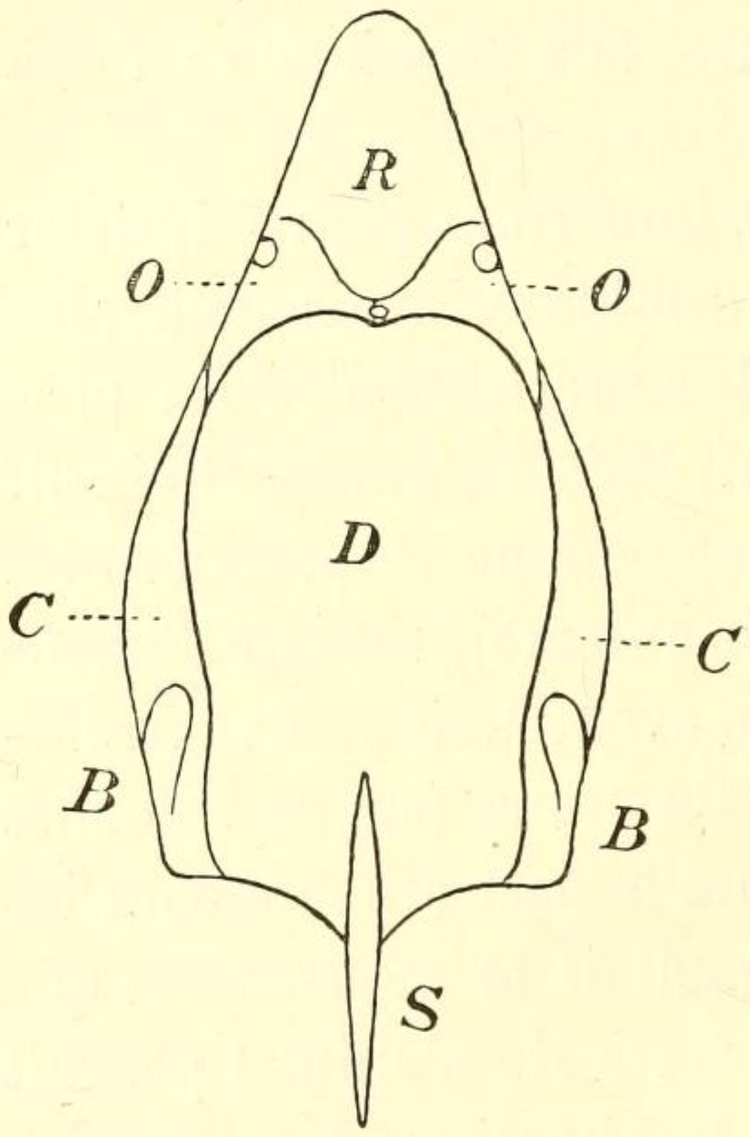


Fig. 3. — BOUCLIER DE LA PARTIE ANTÉRIEURE, VU D'EN HAUT

R pièce rostrale; *O* orbite; *D* bouclier dorsal avec *S* épine; *V* bouclier ventral; *C* pièce latérale ou cornue avec *B* ouverture par laquelle sort l'eau ayant servi à la respiration. Sur la ligne médiane entre les deux pièces orbitaires, derrière le rostre et devant le bouclier dorsal, une ouverture (œil pinéal?). Dans la vue de profil, derrière la région des boucliers, quelques rangées de plaques comme des écailles. Toute la partie postérieure du corps est inconnue et sa représentation est donc hypothétique.

Les deux figures sont empruntées au mémoire de Traquair et sont les plus récentes parues.

Ces déformations ne nuisent pas beaucoup pour une étude morphologique, mais elles sont fort gênantes quand il s'agit de déterminer la forme extérieure, le contour. La coupe transversale de la partie rostrale de *Pteraspis* est certainement peu aplatie, plutôt circulaire. Plus en arrière, diverses pièces constituent les parois et on les trouve rarement toutes réunies et en place. Le grand bouclier médian dorsal serait même en arrière fort peu bombé d'après les coupes transversales idéales données par Ray Lankester (pl. II, fig. 16 et 17). Une partie seulement d'une semblable coupe (fig. 19) montre une plus forte inclinaison, et cette coupe serait prise en un point plus en avant des autres. Dans la restauration que donne Ray Lankester (fig. 8, p. 18 de son mémoire), toute la partie ventrale de la carapace est naturellement absente, puisque à cette époque la vraie nature de *Scaphaspis* n'était pas reconnue. L'armure dorsale est représentée comme s'incurvant

fortement pour envelopper presque entièrement les flancs. Cette incurvation ne correspond nullement avec les coupes. Les dessins ne sont conciliables qu'à condition d'admettre une forte déformation par aplatissement.

En réalité, cette déformation ne devrait pas être aussi forte que le réclame le dessin de Lankester, car l'armature des flancs est assurée par des pièces latérales et par les bords fortement relevés du plastron. Celui-ci est fortement bombé en arrière, aplati seulement sur une faible étendue de la ligne médiane. La rencontre de cette partie plane médiane avec les parties latérales relevées forme de chaque côté une crête à angle émoussé et arrondi. Ces deux crêtes divergent en avant, augmentant la surface de la portion plane. En somme, une section transversale dans la région un peu en avant de l'épine de *Pteraspis* aura eu une figure à peu près circulaire.

Claypole a donné une restauration de *Palaeaspis* (*Quart. Journ. Geol. Soc.*, Londres, nov. 1892, fig. 8, p. 360) où la forme est plus élevée encore. Zittel (p. 144) mentionne comme premier caractère des Ptéraspidés « la forme convexe des boucliers dorsal et ventral ».

Dans toutes ces restaurations, le contour de profil est une ligne régulière, à courbes graduées, sans heurt ni angles. La partie du corps derrière la carapace est représentée comme continuant les lignes de la partie antérieure armée. L'aspect est tout à fait pisciforme et bien différent de celui de *Cephalaspis*.

Nous avons déjà dit (§ 4, p. 344) ce que signifie cette forme, combinée avec la position latérale des yeux, normale également pour les Poissons : un habitat de pleine eau et une natation rapide. Nous aurions donc dans les Ptéraspidés les premiers Vertébrés connus à habitat normal.

10. — *La situation des branchies de Cyathaspis.* — Un exemplaire de *Cyathaspis* montre sur la face interne de la carapace dorsale diverses impressions dont voici la nomenclature et l'interprétation : sur les parties latérales en avant, de chaque côté, six dépressions ovalaires : poches branchiales; — en avant sur la ligne médiane, entre les poches branchiales de la première et de la seconde paire, un trou profond, assez nettement délimité : pour l'œil pinéal; — plus en arrière, dans la région des poches 3 à 5, de chaque côté mais tout près de la ligne médiane, deux (en tout quatre) impressions en V : canaux demi-circulaires de l'organe de l'ouïe.

Si ces interprétations sont exactes, et elles le sont probablement, nous avons des faits intéressants.

Les branchies étaient des poches distinctes, isolées, placées à une certaine distance les unes des autres et non, comme chez tous les Gnathostomes connus, des fentes linéaires entre les arcs. Le caractère est non seulement agnathe, mais franchement cyclostome.

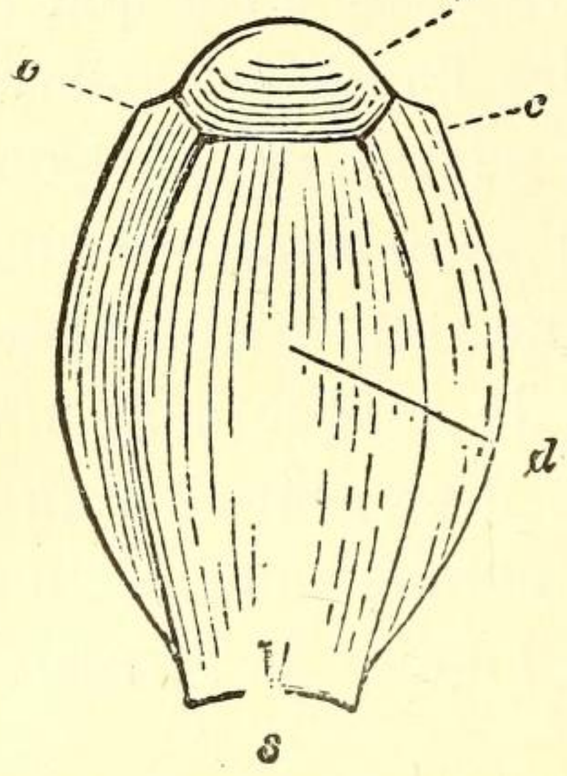


Fig. 4. — *Cyathaspis Banksi.*

DIAGRAMME DU BOUCLIER DORSAL VU D'EN HAUT; FIGURE LÉGÈREMENT RÉDUITE.

r. rostre; *o*. position des orbites; *c*. cornua; *d*. pièce médiane dorsale; *s*. épine. Il n'y a pas de plaques orbitaires spéciales, ce qui réduit le nombre des pièces à quatre. Silurien supérieur du Herefordshire.

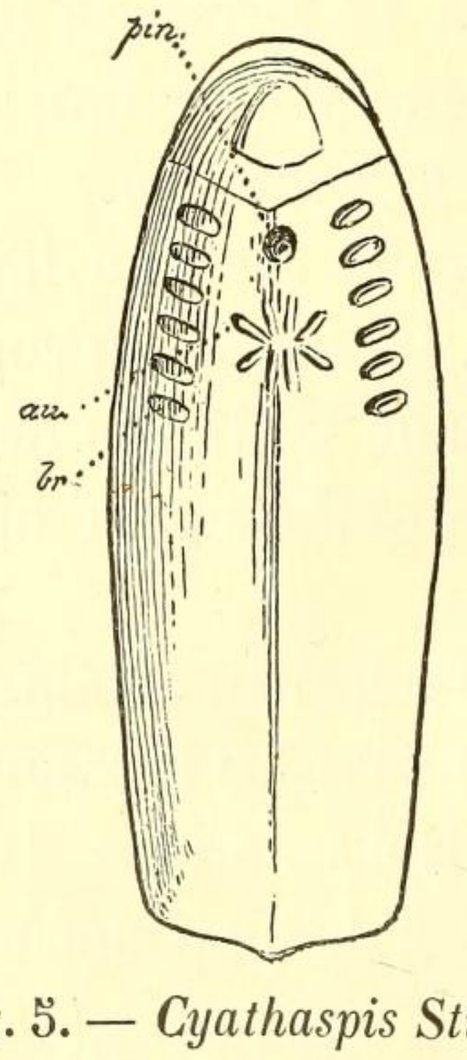


Fig. 5. — *Cyathaspis Sturi.*

MOULE NATUREL DE LA FACE INTERNE DE LA CARAPACE DORSALE. GRANDEUR NATURELLE.

pin. cavité pour le corps pinéal; *au*. impression des organes auditifs; *br*. impression des poches branchiales. L'œil était probablement situé près des extrémités de la ligne transverse brisée. A remarquer l'allongement transversal des poches branchiales. Silurien supérieur de Gallicie. (*Traité de Smith Woodward.*)

Chez les Poissons, les organes respiratoires présentent beaucoup d'uniformité. Il n'y a que deux catégories d'exceptions : premièrement les Cyclostomes, avec une dilatation en poche musculaire de chaque conduit et avec une variété relativement fort grande dans les voies d'amenée et de sortie de l'eau; et secondement les Dipneustes, avec poumon et branchies plumeuses à structure archiptérygiale. Dans les deux cas, nous trouvons un genre de vie et un habitat qui présentent des conditions tout à fait spéciales, surtout pour la respiration; la fixation par la bouche agissant comme une ventouse chez les Cyclostomes, en rapport avec leur parasitisme, le milieu vaseux périodiquement desséché chez les Dipneustes. Pour les Cyclostomes, on a admis

une relation de cause à effet entre leurs habitudes de fixation et la structure de leurs organes respiratoires : les poches muscularisées assurent le renouvellement de l'eau (Bashford Dean, p. 18). Pour les Dipneustes, la respiration aérienne par un poumon est une adaptation manifeste à leur habitat; un autre détail de leur organisation a été considéré de la même manière : la forme de leurs nageoires, leur structure archiptérygiale (Dollo, *Phylogénie des Dipneustes*). On n'a jamais établi une semblable relation pour les branchies externes; je crois qu'elle est démontrable, mais la question est trop importante et trop vaste pour être traitée ici incidemment ; nous n'avons à nous occuper que des Cyclostomes.

Si la disposition en poches branchiales est une adaptation au genre de vie, *Cyathaspis* doit avoir eu les mœurs des Cyclostomes actuels. La conclusion semble inévitable ; elle n'en est pas moins assez difficile à admettre : un animal fixé par la bouche ou parasite, avec une carapace dorsale et ventrale dans la partie antérieure, serait quelque chose de bien étrange. La disposition des branchies doit certainement faire rapprocher *Cyathaspis* des Cyclostomes, mais en même temps *Cyathaspis* rend fort douteuse l'explication admise de cette disposition des branchies comme une adaptation aux particularités de genre de vie que présentent les Cyclostomes actuels. On se demande s'il n'y a pas une autre raison, si ces poches branchiales n'avaient pas primitivement une autre utilité, une autre fonction chez les formes à habitat normal et aux habitudes ordinaires ; ou, pour exprimer la même idée en d'autres termes, si l'organisation agnathe ne comportait pas des poches branchiales musculaires comme plus utiles que les simples fentes des Gnathostomes.

Chez les Prochordés, les fonctions respiratoire et de préhension des aliments sont absolument confondues. Pour apprécier le degré de confusion, on n'a qu'à se demander si physiologiquement, pratiquement, la région antérieure des Tuniciers et de *Balanoglossus* est plutôt une branchie ou un organe de nutrition; elle est tous les deux à la fois et au même degré. Le courant d'eau est produit par l'action de cils vibratiles et l'ouverture buccale reste toujours béante.

Chez les Gnathostomes, les cils ont disparu et le courant d'eau est produit d'une tout autre façon. Le pharynx agit comme une pompe aspirante et foulante ; ses contractions expulsent l'eau par les fentes branchiales, la bouche étant fermée; ses dilatations aspirent de l'eau par la bouche, les fentes branchiales étant fermées. Tout le système des arcs branchiaux, arcs inférieurs morphologiques, sert à soutenir les

parois, à donner attache à leur musculature et, par leur fractionnement en quatre pièces, à régulariser ces actions, dans le détail desquelles nous n'entrerons pas. Si, au point de vue alimentation, le premier de ces arcs s'est transformé en un organe de préhension, au point de vue du mécanisme respiratoire, il agit comme obturateur de l'orifice buccal, comme la soupape d'entrée de la pompe. Une occlusion rapide et parfaite de cet orifice est une condition essentielle de bon fonctionnement de l'appareil ; c'est ce que comprend le premier plombier venu. Il est clair que l'introduction, dans les parties molles qui constituent le pourtour de cet orifice, de pièces rigides articulées est de nature à perfectionner le système.

Or, chez les Cyclostomes et les Agnathes en général, il n'y a pas encore d'arcs inférieurs et il n'y a plus de cils. Il faut donc autre chose pour assurer le courant. Les poches musculaires, le vélum remplacent physiologiquement les cils des Préchordés et des Acraniens, les arcs des Gnathostomes. Les particularités de leur appareil respiratoire sont donc en rapport logique, non avec un genre de vie particulier, mais avec le type d'organisation de l'animal, avec son stade d'évolution agnathe. Parce que Agnathes, ces êtres devaient avoir des moyens spéciaux de respiration aquatique, comme un caractère général du groupe, remarque que nous aurons à rappeler.

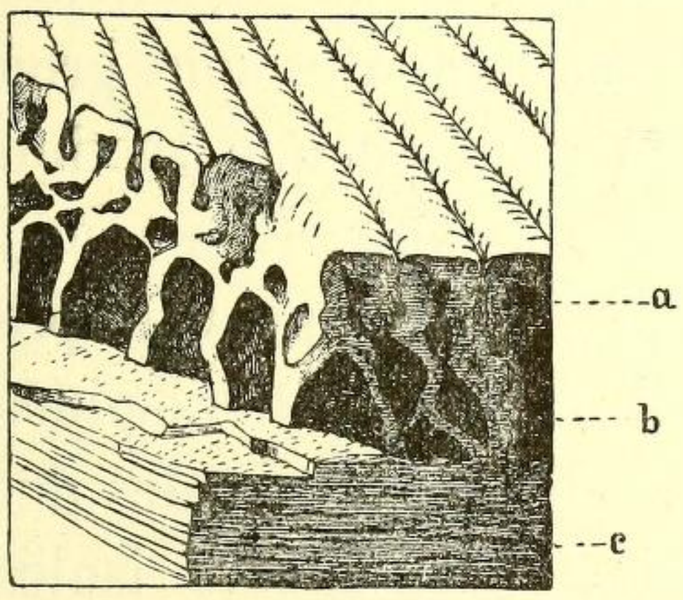
Nous avons eu soin d'indiquer l'emplacement des organes cérébraux, œil pinéal et canaux demi-circulaires, par rapport aux poches branchiales. Les canaux demi-circulaires nous renseignent avec précision sur l'extension en arrière du cerveau et du crâne; ce dernier allait au moins jusque-là. Or, derrière les canaux, il n'y a plus que la sixième et dernière poche branchiale ; toutes les autres étaient en avant ; même la première est devant l'œil pinéal. C'est là un fait unique chez les Vertébrés, où les branchies ne commencent que dans la région postérieure chez les Gnathostomes ; chez les Cyclostomes actuels, les branchies commencent là où elles finissent chez *Cyathaspis*. Or Gegenbaur, comme nous l'avons rappelé (§ 7, p. 349), insiste fortement sur la nature secondaire de l'emplacement en arrière des branchies chez les Cyclostomes ; *Cyathaspis* est un excellent argument (§ 1, p. 340).

La région branchiale de *Cyathaspis* n'occupe que la petite moitié de la carapace. Celle-ci se prolonge encore fort loin en arrière ; la carapace n'est donc pas seulement céphalique, elle est aussi thoracique.

11. — *Nature de la carapace des Ptéraspidés.* — Au point de vue physiologique, la carapace était un organe de protection, soit contre des

causes mécaniques de destruction (chocs contre les roches), soit contre des ennemis. Nous connaissons beaucoup trop peu des mœurs et de la faune pour émettre des suppositions quelconques.

La restriction de la carapace cohérente à la partie antérieure du corps peut aisément se comprendre, les organes les plus essentiels et les plus délicats, cerveau, branchies, cœur, étant dans la partie antérieure. La partie postérieure doit conserver une certaine flexibilité pour les mouvements de propulsion ; la partie antérieure a avantage à devenir rigide pour mieux couper l'eau.

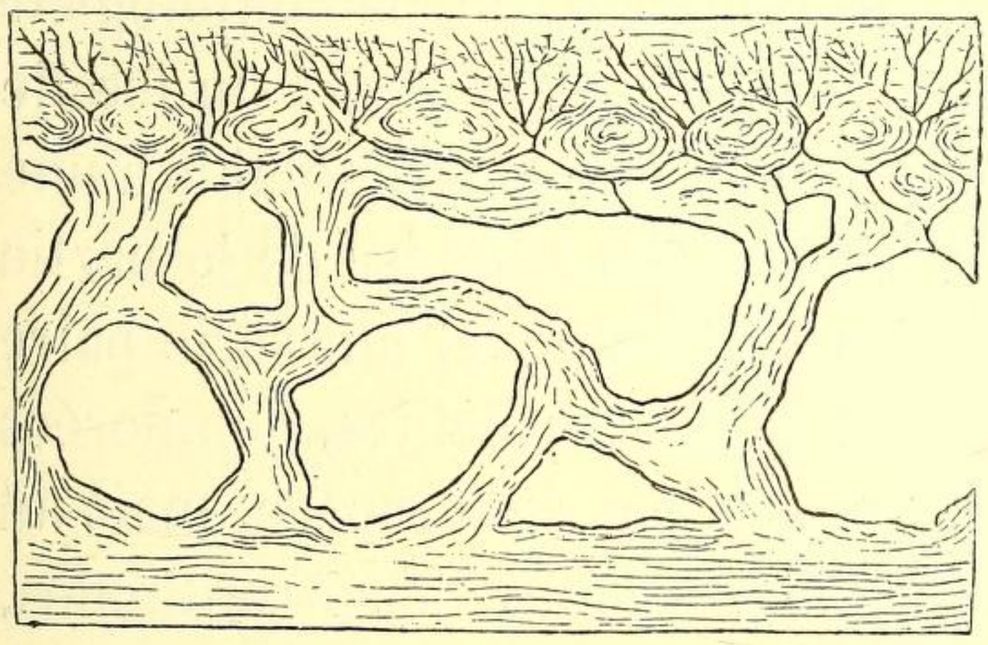


UN FRAGMENT DE LA RÉGION CENTRALE DU TEST, ASSEZ FORTEMENT AGRANDI.

On voit les diverses lames de la partie basilaire; puis la couche moyenne aréolée; puis la couche supérieure avec ses cordons aplatis, séparés par des rainures profondes et avec des échancrures sur les côtés.

Fig. 6. - *Scaphaspis Lloydi.*

La carapace était externe, comme le prouvent les dessins de l'une des surfaces, toujours la convexe, jamais la concave. C'est un durcissement de la peau ; en dessous se trouvait le crâne cartilagineux ou membraneux. La carapace était la seule partie calcifiée de l'organisme, car jamais on n'a trouvé trace d'autres parties dures. *Palaeospondylus* constitue une exception remarquable par la calcification de tout son squelette interne.



COUPE VERTICALE, PARALLÈLE A UN CORDON SAILLANT.

Les couches, basilaire lamelleuse, aréolée moyenne, sont anhistes. Les bouquets de canalicules dans la couche supérieure communiquent, par l'intermédiaire d'un réseau, avec les cavités de la couche aréolée.

Fig. 7. — *Pteraspis rostratus.*

La structure histologique, généralement fort nette, est remarquable (§ 8, p. 350). Le caractère anhiste des deux couches, moyenne polygonale, inférieure lamellaire, a fait donner le nom d'Hétérostracés. Il y a, en effet, une différence importante avec tous les autres Vertébrés

plus élevés, même les Ostéostracés ; mais c'est au contraire une ressemblance avec l'Amphioxus, dont le derme est également anhiste. Je considère cette ressemblance de structure histologique comme extrêmement significative ; elle démontre que nous avons bien, dans les Ptéraspidés, un groupe très primitif.

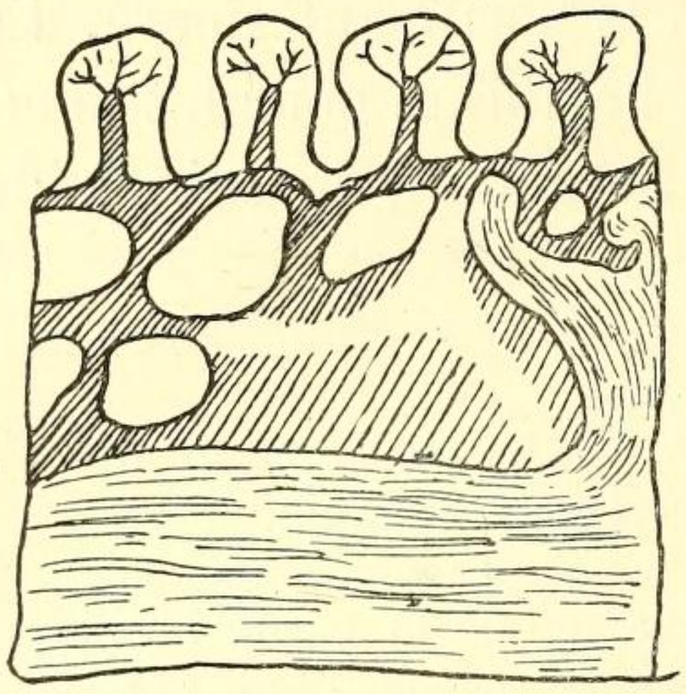


Fig. 8. — *Pteraspis rostratus.*

COUPE VERTICALE,
A TRAVERS LES SÉRIES DE CORDONS SAILLANTS.

Les dessins de la surface, à cause des crénelures qui fragmentent partiellement les lignes saillantes, ont été considérés comme résultant de la soudure, de la confluence de tubercules isolés. Le fait que les canalicules dentaires de ces lignes saillantes sont groupés en bouquet, un pour chaque section, appuie cette manière de voir. Elle a pour corollaire l'admission d'êtres plus simples encore et plus primitifs que les Ptéraspidés, chez lesquels il y avait des tubercules dermiques déjà durcis, mais encore isolés, non encore soudés en plaques cohérentes.

Rohon mentionne comme autre alternative l'hypothèse que le dessin des Ptéraspidés pourrait s'interpréter comme une marche vers le ractionnement en tubercules isolés, d'une carapace cohérente primitive. Personne n'a jamais accepté cette manière de voir et Rohon lui-même n'y insiste pas ; elle prouve simplement que pour tout chemin, il y a deux façons de le parcourir et qu'il y a toujours possibilité de prendre une évolution à rebours.

12. — *La famille des Coelolépidés.* — En 1870, le paléontologiste anglais Powrie décrivit sous le nom de *Cephalopterus Pagei* un fossile du vieux grès rouge, qu'il considéra comme un poisson semblable à une Raie, exposant sa face ventrale. Les expansions latérales de la partie antérieure du corps étaient des nageoires pectorales, et une série paire de fortes lignes saillantes transversales, « des branchies, composées d'arcs exposés », c'est-à-dire à nu. Il n'y avait pas de carapace, mais un grand nombre de petites « écailles, comme celles des Acanthodes, mais à caractère plus ganoïde ». Les Acanthodes sont des Sélaciens fort spécialisés.

En 1896, Traquair fit remarquer que le nom générique donné par Powrie était préoccupé depuis 1809 et le remplaça par celui de *Turinia,* du nom de la localité, Turin Hill, près de Forfar, où le fossile avait été trouvé.

En 1898, Traquair communiqua à la Société royale d'Édimbourg les résultats d'un nouvel examen du fossile. L'échantillon montre le tronc se continuant dans un des lobes de la queue hétérocerque, par conséquent le lobe supérieur; on voit aussi le commencement du lobe inférieur. Mais l'échantillon présente le lobe supérieur au-dessus, le lobe inférieur à un niveau plus bas dans la pierre; l'animal expose donc le dos et non le ventre, comme le croyait Powrie.

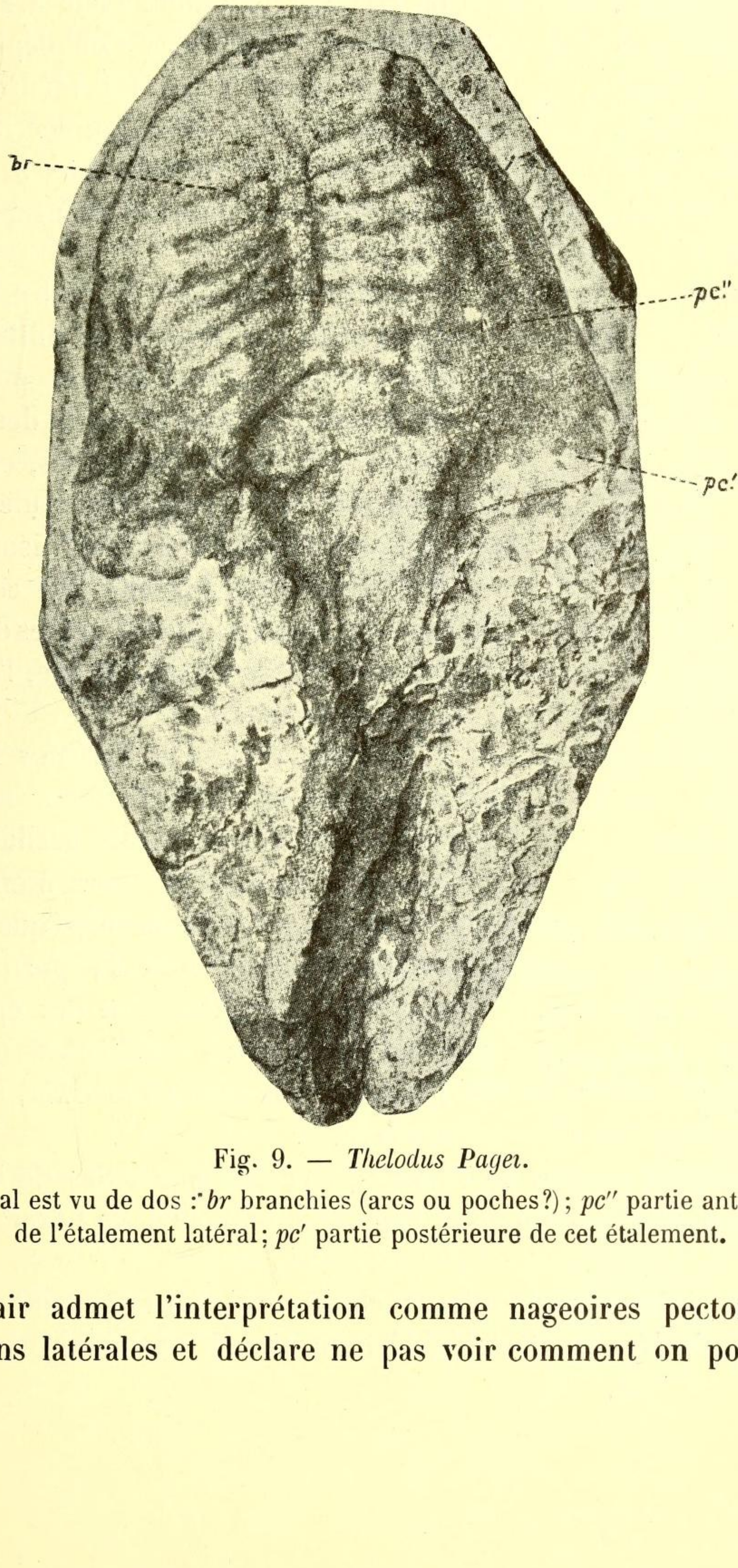


Fig. 9. — *Thelodus Pagei.*

L'animal est vu de dos : *br* branchies (arcs ou poches?); *pc''* partie antérieure de l'étalement latéral; *pc'* partie postérieure de cet étalement.

Traquair admet l'interprétation comme nageoires pectorales des expansions latérales et déclare ne pas voir comment on pourrait les

interpréter autrement. Nous reviendrons sur cette importante question à propos du groupe suivant. De même les travées saillantes sont bien un appareil branchial, mais non des arcs à nu. On ne voit ni les arcs, ni les filaments branchiaux, ni les fentes. Ce que montre le fossile, c'est « simplement l'indication d'un squelette branchial cartilagineux sur le vivant, mais qui a naturellement disparu pendant la fossilisation ».

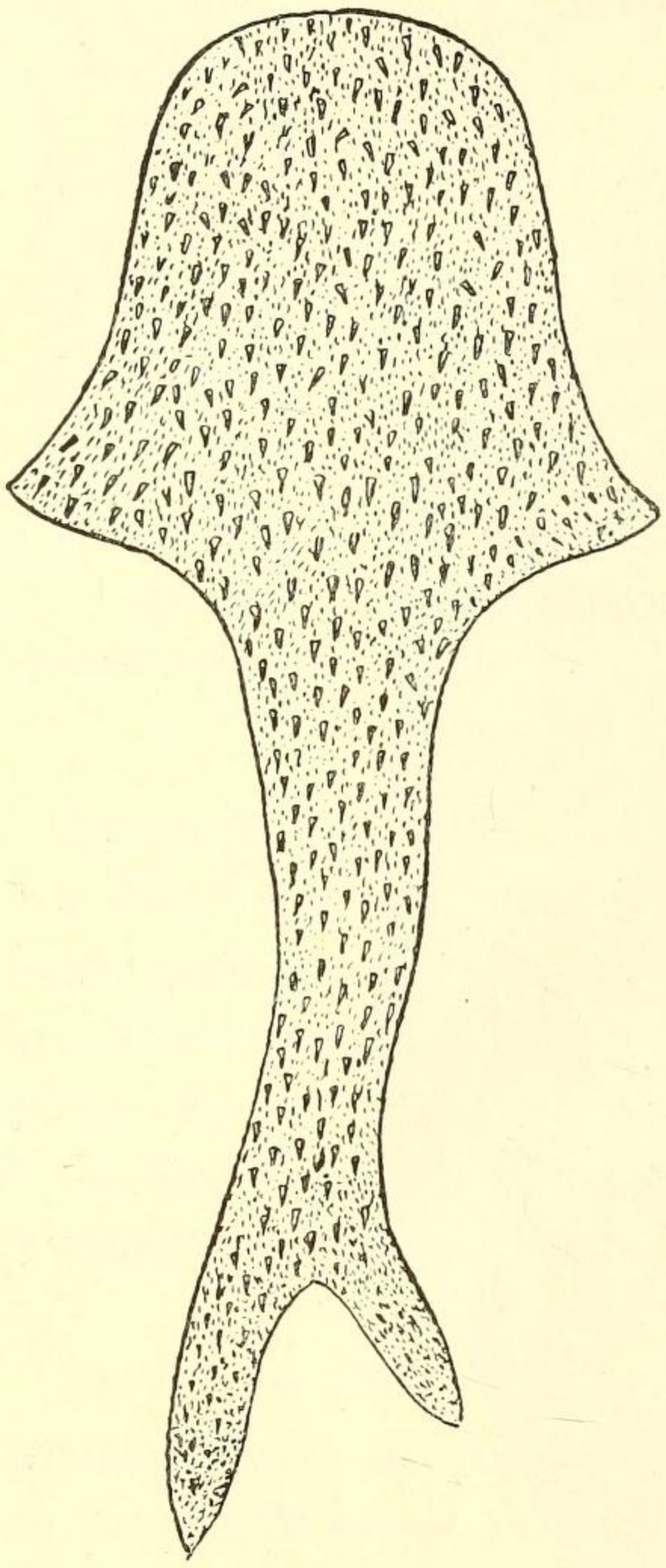


Fig. 10. — *Lanarkia spinosa*.

CONTOUR RESTAURÉ, MOITIÉ DE GRANDEUR NATURELLE.

Le corps est couvert d'épines de deux tailles différentes. (Mémoire de Traquair.)

Mais l'examen des écailles a donné un résultat inattendu. Leur structure est exactement celle des Coelolépidés, tellement qu'on a pu les identifier avec une des formes spéciales, décrite depuis longtemps par Agassiz sous le nom de *Thelodus*, nom définitivement adopté par Traquair.

Dans un deuxième mémoire, présenté à cette même séance (4 juillet 1898), mais dont la rédaction est postérieure au premier, Traquair décrit deux autres espèces, celles-ci siluriennes, également identifiables avec des tubercules connus depuis longtemps à l'état isolé; l'une d'elles est intéressante en ce qu'elle montre deux formes différentes d'écailles, l'une sur la région céphalique, l'autre sur la région caudale.

Les tubercules de *Thelodus* montrent nettement la distinction en une partie supérieure et une partie basilaire. Dans quelques fossiles qui présentent tout à fait la même forme du corps que *Thelodus* (étalement latéral de la portion antérieure), les écailles sont des épines, un cône creux avec canalicules, mais sans base. C'est le genre *Lanarkia*, avec trois espèces.

Les nouvelles espèces de *Thelodus*, pas plus que celles de *Lanarkia*, ne montrent rien qui rappelle l'appareil branchial de l'exemplaire de Powrie.

On se rappellera que dans les couches fournissant en grand nombre les tubercules isolés de Coelolépidés, on trouve également des épines

nommées *Onchus* (§ 3, p. 343), et que pour cette raison on a cru que les deux objets pouvaient provenir du même animal, qui aurait été un Sélacien, et plus spécialement un Acanthode. Or, les couches siluriennes du Sud de l'Écosse, qui ont fourni les nouveaux *Thelodus* et *Lanarkia*, ont beaucoup de ces tubercules isolés, mais les épines sont totalement absentes. Ce seul fait suffirait pour infirmer la relation supposée. La découverte d'individus complets où il n'y a pas traces d'épines, avec une forme du corps très spéciale et très constante, rend tout doute impossible désormais. Ainsi tombe une des plus grandes affinités avec les Sélaciens.

13. — *Le revêtement dermique des Coelolépidés.* — Pander et Rohon ont étudié la composition histologique des tubercules de Coelolépidés. De la cavité intérieure partent des canalicules flexueux, dans toute la partie supérieure; ils sont moins nombreux ou tout à fait absents dans la partie basilaire. La structure est nettement hétérostracée. Les Coelolépidés réalisent donc le stade prévu par la théorie, d'êtres à tubercules dermiques durcis mais anhistes, non encore conflués en séries linéaires cohérentes ou en plaques continues.

La forme la plus simple de ces éléments dermiques est celle de *Lanarkia*, car il n'y a que la partie supérieure seule, en forme d'étui conique, sans ajoute d'une partie basilaire.

La signification morphologique de cette structure est facile à interpréter; elle est considérée depuis longtemps comme le durcissement d'une papille dermique. Les petites écailles placoïdes qui forment le « chagrin » de la peau de Requin sont essentiellement une de ces papilles avec une masse canaliculée (ivoire), une couverture d'émail anhiste sécrété par l'ectoderme sus-jacent; l'épine est fixée par une plaque basilaire d'ordinaire losangique, portion ossifiée du derme avec vraies cellules osseuses. Ces notions ont été rendues classiques par Hertwig et Gegenbaur; elles sont exactes et il n'y a rien à rectifier.

Mais il y a peut-être à compléter quelque peu et à expliquer. Ces travaux ont été faits sur les Sélaciens, considérés avec raison comme les Gnathostomes les plus primitifs, mais toujours des Gnathostomes; il n'a pas été tenu un compte suffisant des fossiles en question, lesquels, du reste, à cette époque n'avaient pas encore été reconnus comme Agnathes, c'est-à-dire comme plus primitifs encore.

Prenons comme point de départ une structure du derme, comparable dans ses grandes lignes à celle de l'Amphioxus : une masse anhiste

fibrillaire entre deux couches épithéliales, la supérieure l'épiderme, l'inférieure la membrane limitante; le derme anhiste est un produit de sécrétion de l'une de ces deux couches épithéliales ou de toutes deux. Une papille résulte de l'inflexion de toutes ces couches. Le durcissement de cette papille par dépôt de matière calcaire dans le derme anhiste suppose une modification considérable dans l'activité sécrétoire des cellules épithéliales et aussi dans la perméabilité de la masse anhiste. Il est, en effet, probable que les phénomènes osmotiques de la nutrition ne se font plus aussi facilement dans une masse compacte calcaire que dans une masse presque gélatineuse; la difficulté sera plus grande encore si l'on suppose un accroissement d'épaisseur de la couche dermique sur la papille. Les cellules s'adaptent à ces nouvelles conditions et exigences; tout en conservant leur arrangement épithélial, elles pénètrent dans l'épaisseur du derme anhiste, non point elles-mêmes par tout leur corps, mais uniquement par un long prolongement. Les canalicules de l'ivoire, ou plutôt les prolongements cellulaires qui les occupent, sont donc une adaptation aux conditions de formation et de maintien nutritif de l'ivoire. La structure anatomique paraît bien, telle qu'elle est en réalité, en rapport logique avec les nécessités physiologiques. Cette spécialisation est limitée à la papille elle-même. C'est l'épine de *Lanarkia*, la partie proéminente de l'écaille placoïde des Sélaciens, l'ivoire des dents dans toute la série des Vertébrés. Cette première spécialisation histologique s'est maintenue inchangée, sans aucune modification.

Le tissu anhiste autour de la papille s'est calcifié à son tour, mais plus tard, dans un stade phylogénique ultérieur. La partie basilaire s'est ajoutée à l'épine proéminente. Ce sont les tubercules des Coelolépidés ordinaires; et avec un développement plus considérable et la confluence : les zones moyenne vacuolisée et inférieure lamellaire des carapaces de Ptéraspidés. Ces zones ne faisant pas partie de la papille proéminente, la spécialisation des cellules épithéliales en canalicules ne s'est pas produite; les parties dures sont restées anhistes.

L'anatomie comparée a montré que les couches anhistes ont une tendance à se cellulariser par immigration d'éléments des épithéliums limitants ou d'amœbocytes errants. Tous les éléments figurés du tissu conjonctif ont cette origine. Fréquemment les cellules se mettent en communication les unes avec les autres par de longs prolongements, nombreux, formant des mailles. Les couches du derme se sont cellularisées de cette façon et leurs cellules sont devenues les corpuscules osseux des Ostéostracés.

14. — *L'appareil branchial de Thelodus*. — Si les Coelolépidés sont des Hétérostracés, ils sont naturellement des Agnathes, lesquels ont pour caractères de n'avoir pas encore de membres pairs ni des arcs branchiaux comme les Gnathostomes. M. Traquair regarde les parties latérales de la portion étalée antérieure du corps comme des nageoires pectorales, et Powrie a parlé d'*arcs* branchiaux. Laissant de côté la question des membres, nous ne nous occuperons pour le moment que de l'appareil branchial.

Rappelons qu'il ne s'est trouvé jusqu'ici que dans l'unique exemplaire de *Thelodus Pagei* de Powrie, et qu'il n'y a absolument rien dans les deux autres espèces de *Thelodus* et dans les trois espèces de *Lanarkia*. Or, il est inadmissible que des formes si voisines présentent de telles différences au point de vue d'un organe morphologiquement si important. Si *Thelodus Pagei* avait un tel développement du tissu cartilagineux qu'on doive attribuer à ce tissu la conservation des traces qu'il a laissées, les autres espèces l'auront possédé également. La différence ne peut s'expliquer que par une circonstance spéciale, un hasard heureux de la fossilisation de l'exemplaire de Powrie.

Remarquons en outre que si Powrie parle nettement d'*arcs* branchiaux, Traquair parle simplement d'un appareil branchial, d'un squelette cartilagineux branchial, sans se commettre en une expression à sens morphologique précis. Qu'il y ait eu, non seulement chez *Thelodus Pagei*, mais aussi chez tous les autres, des branchies, cela ne peut faire l'ombre d'un doute. On peut parfaitement aller plus loin et admettre que l'exemplaire de Powrie nous montre quelque chose de ces branchies; mais on peut imiter la réserve prudente de Traquair.

Nous avons considéré comme probable chez tous les Agnathes (§ 10, p. 358) la disposition en poches musculaires de l'appareil respiratoire, comme remplaçant fonctionnellement les arcs pour produire les mouvements d'inhalation et d'exhalation. Or, les marques de *Thelodus* peuvent s'interpréter comme des poches, aussi bien et même mieux que comme des bosselures produites par des arcs cartilagineux. On peut faire valoir deux considérations : l'épaisseur ou la largeur d'avant en arrière des bosselures et leur direction à peu près exactement transversale.

Comme arcs branchiaux, *Thelodus Pagei* devait avoir des arcs exceptionnellement épais ; l'épaisseur paraît plus grande dans les portions latérales que dans les portions médianes, surtout pour les bosselures les plus postérieures. Or, dans toute la série des Poissons, les arcs branchiaux postérieurs sont beaucoup moins développés que les antérieurs, plutôt

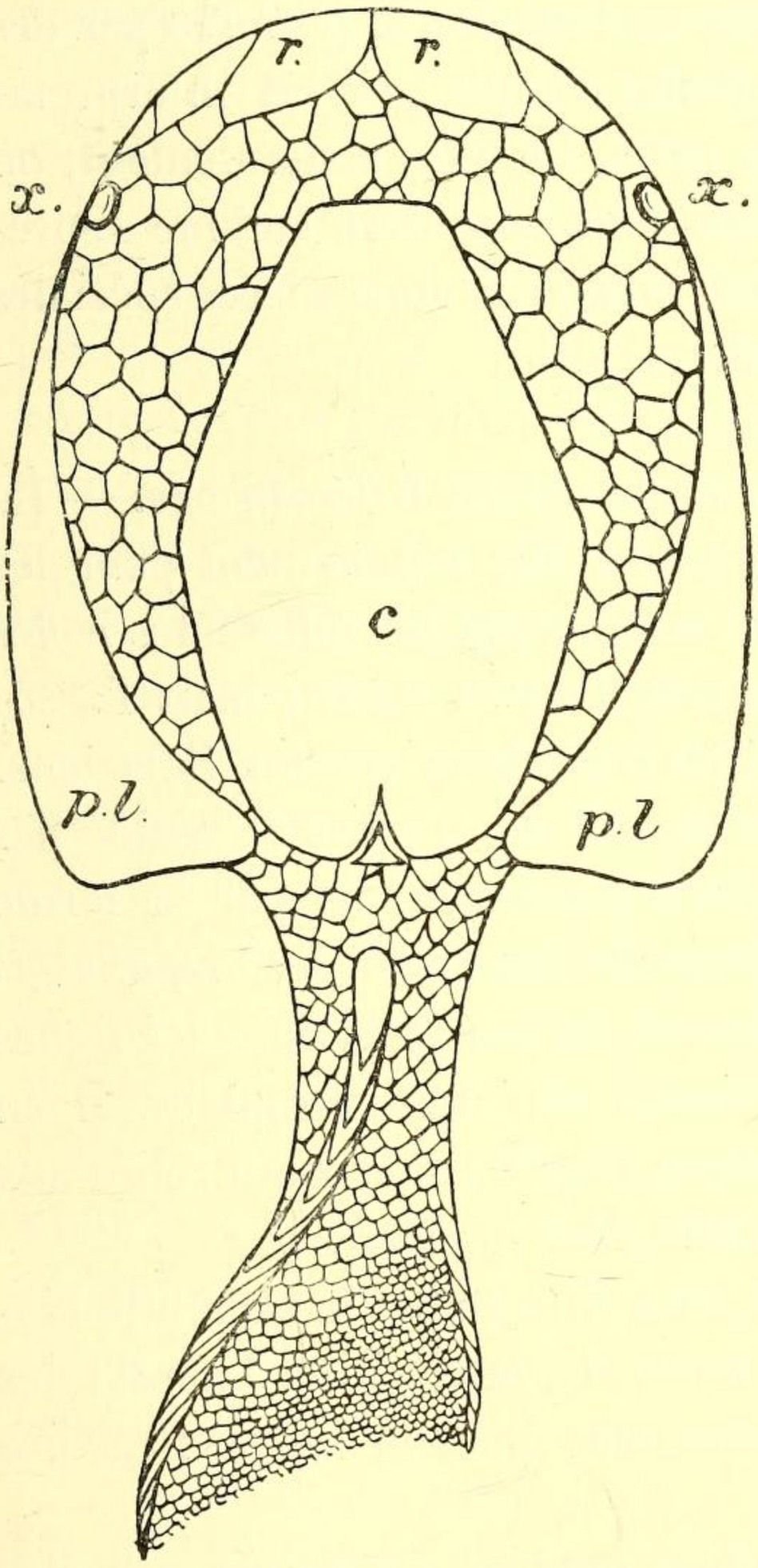
rudimentaires; on sait que ces organes se réduisent d'arrière en avant. Toutefois, chez les Sélaciens aplatis, les Raies, et chez les Chimères, le dernier arc, quoique beaucoup plus simple et plus court que les autres, est assez élargi dans sa pièce conservée. Tout en donnant, par impartialité, cet argument contraire, l'aspect d'ensemble me paraît beaucoup plus rappeler des poches que des arcs.

Les arcs branchiaux sont toujours dirigés en arrière, jamais exactement transversalement. Ce détail doit certainement avoir été observé, et il a, je crois, une très grande importance physiologique. Quand ces arcs sont en adduction, c'est-à-dire rapprochés de l'axe du corps, la cavité pharyngienne est réduite au minimum; les arcs viennent alors au contact l'un de l'autre; s'ils étaient tous également longs, s'ils avaient les mêmes dimensions, il resterait entre deux arcs consécutifs un espace annulaire libre, ouvert; mais précisément un arc postérieur est un peu plus petit que son antérieur immédiat, et cette légère diminution de taille permet la juxtaposition exacte des bords des deux arcs et l'occlusion de la fente. Au contraire, quand ils sont en abduction, c'est-à-dire écartés de l'axe, en position transverse, les fentes sont ouvertes au maximum. Or, il doit suffire d'une légère surpression interne pour faire pivoter les arcs sur leurs articulations supérieure et inférieure et les écarter; de même qu'une légère pression interne négative ou une surpression extérieure doit les pousser en arrière et les mettre en contact. Les mouvements respiratoires des arcs branchiaux, par ce simple artifice de leur direction postérieure, sont donc très efficaces et peuvent être presque entièrement automatiques. Ici également, *Thelodus Pagei* ne se conforme pas à la règle. Les premières bosselures sont tout à fait transversales; les dernières seules sont très faiblement inclinées en arrière.

Je crois donc que la nature des bosselures ne démontre nullement qu'il y a eu de vrais arcs branchiaux et que le fossile peut raisonnablement s'interpréter comme ayant possédé des poches, fort développées à la vérité, surtout vers la ligne médiane. Par des circonstances spéciales, ces poches se seront remplies de vase et auront ainsi amené, dans le cours ultérieur de la fossilisation, les bosselures de la peau dorsale. Il est tout naturel alors qu'elles soient plus larges qu'avec des arcs et qu'on ne trouve pas d'ouvertures.

15. — *La famille des Drépanaspidés.* — Traquair place parmi les Coelolépidés un fossile du Devonien inférieur de Gmünden imparfaitement décrit sous le nom de *Drepanaspis* en 1887. Une nouvelle étude

de Traquair, sur un matériel plus abondant, se trouve résumée dans son mémoire. Le contour de l'animal est comme celui des Coelolépidés. Le squelette dermique se compose d'un grand nombre de plaques polygonales et de quelques grands boucliers, dont un ventral. Toutes ces pièces sont ornées de tubercules assez rapprochés. L'interprétation toute naturelle est que les pièces squelettiques résultent de la confluence de tubercules isolés. Ceux-ci sont l'élément primitif, isolé chez les Coelolépidés, arrangé en séries linéaires chez *Pteraspis ;* mais d'autres groupements sont aussi possibles, et *Drepanaspis* nous en montre un : la coalescence par petites zones. Il était tout indiqué de contrôler par une étude microscopique, mais c'est impossible : les fossiles sont pyritisés, admirablement conservés, comme les Trilobites américains avec leurs appendices; seulement ce mode de fossilisation détruit toute l'histologie.



L'animal est vu de dos; le contour des plaques dermiques est donné, mais pas les dessins qui les ornent.

r. plaques rostrales ;

x. probablement les yeux;

c. grande plaque dorsale;

p. l. plaques latérales, membres antérieurs pour Traquair, probablement cornuras. (Figure tirée du mémoire de Traquair.)

Fig. 11. — *Drepanaspis.*

Parmi les grandes plaques, il y en a une de chaque côté, enveloppant largement l'angle postérieur de la partie antérieure étalée du corps, cette partie que l'on considère comme une nageoire pectorale. Il est certain, comme le remarque du reste Traquair, que, physiologiquement tout au moins, ce recouvrement ne permet plus au membre d'exercer sa fonction motrice.

La queue est forte, hétérocerque, mais à peine bilobée; ses bords supérieur et inférieur sont recouverts de fortes écailles pliées (fulcres) et imbriquées. Les yeux sont latéraux. Il n'y a, comme toujours, pas la moindre trace de mâchoires ni de dents.

16. — *La famille des Psammostéïdés.* — On a décrit depuis longtemps sous le nom de *Psammosteus* des plaques à ornementation tuberculeuse fort semblable à celle de *Drepanaspis* et à structure semblable à celle de *Pteraspis :* trois couches, l'externe et la moyenne à vacuoles avec des canalicules dentaires, l'inférieure lamellaire, perforée par des vaisseaux. On n'a jamais trouvé d'individu complet, et les interprétations ont, par conséquent, beaucoup varié. Le plus généralement, on en faisait des Requins cuirassés. Traquair les considère comme représentant un animal très voisin de *Drepanaspis;* certaines pièces spéciales énigmatiques seraient les fulcres caudales.

17. — *La composition et les affinités de l'ordre des Hétérostracés.* — Le groupe a été constitué, comme nous l'avons dit, uniquement pour les Ptéraspidés. Les Coelolépidés étaient connus par les tubercules isolés dont la structure histologique était pourtant assez claire; mais l'association avec les épines Onchus les faisait considérer comme Sélaciens. Traquair lui-même, pour rectifier cette erreur, n'a pas été guidé par le caractère histologique, qu'il mentionne à peine, mais par la forme générale du corps et les homologies entre la carapace de *Drepanaspis* et de *Pteraspis*. Nous trouvons la marche de ses idées dans les lignes suivantes : « Si les Ptéraspidés sont reliés aux Drépanaspidés, il en résulte, par la même voie de raisonnement, qu'ils sont aussi reliés aux Psammostéidés et finalement aux Coelolépidés (p. 853). »

Les caractères communs aux quatre familles sont : la structure histologique, l'absence de mâchoires et de dents, la position latérale des yeux, une queue fortement hétérocerque, aucune autre nageoire impaire.

Les divers genres forment une série bien graduée, qui commence avec *Lanarkia* pour arriver à *Pteraspis* et se continuer dans *Cephalaspis*. Tout

cela est très net, très logique et admirablement exposé par Traquair.

Nous y ajouterons une autre considération. L'évolution consiste ici dans un groupement des tubercules finissant par constituer par leur fusion une carapace continue et cohérente; le tubercule considéré en lui-même conserve des dimensions très faibles. Mais il y a eu une autre direction d'évolution, caractérisée par le maintien de l'indépendance des tubercules et leur augmentation de taille, par la forme losangique acquise par la partie basilaire : les Sélaciens. Chose très remarquable, *Lanarkia* constitue tout naturellement aussi le point de départ de cette série, et il y a donc eu divergence dès le début. Les tubercules de *Lanarkia* sont des épines saillantes, ressemblant plus à la dent de l'écaille placoïde sélacienne qu'à la couronne aplatie des Coelolépidés. Il y a donc eu chez ceux-ci réduction de la partie saillante et ajoute d'une partie basilaire, mais de mêmes dimensions horizontales que l'épine. La forme chez *Lanarkia* est plus normale et plus primitive, si l'on prend, comme point de départ de la structure, la calcification de l'enveloppe dermique d'une papille, naturellement saillante.

Les trois espèces de *Lanarkia* sont intéressantes en ce qu'elles montrent une série très bien graduée aussi. *L. spinulosa* a toutes les épines petites, serrées; *L. spinosa* a les mêmes épines, mais quelques-unes beaucoup plus grandes, plus espacées; *L. horrida* a presque toutes les épines grandes, avec la base un peu évasée. Les grandes épines ne résultent donc pas de la soudure des petites, mais du plus grand développement de quelques-unes, qui rend les autres inutiles et amène leur disparition. C'est un bon exemple de la concurrence des organes.

Traquair a parfaitement vu les rapports des Coelolépidés avec les Sélaciens. Les cônes de *Lanarkia* sont pour lui la forme la plus simple de tubercule dermique; dans ses premiers travaux, il nomme les Coelolépidés des formes primitives. Il termine son mémoire sur Thelodus en disant « que par eux, les Hétérostracés (Pteraspis) ont eu une origine commune avec les Élasmobranches primitifs » (p. 602).

Mais il y a une note au bas de la page : l'opinion du Dr Reis, de Munich, qui considère les Psammostéidés et les Ptéraspidés « comme un groupe homogène d'Élasmobranches dégénérés ». Dans son deuxième mémoire, sur les Poissons siluriens, Traquair retire le mot *primitif* et accepte entièrement la théorie de dégénérescence (p. 844).

On se demande naturellement les raisons qui ont pu amener un pareil changement. Il semble que c'est la forme aplatie des nouvelles espèces et surtout la présence de membres thoraciques.

Les conséquences de cette volte-face sont importantes. L'absence de dents, de nageoires ventrales, dorsales et anales, tous caractères de simplicité, n'est pas archaïque, mais indiquerait plutôt une considérable spécialisation. Le groupe des Agnathes n'est pas accepté. C'est un bouleversement complet de la classification.

Tout en reconnaissant que les questions de phylogénie ne comportent que des probabilités et seulement pour les grandes lignes, on peut cependant essayer de préciser les idées. C'est une condition indispensable pour voir si elles sont acceptables, non seulement en elles-mêmes, mais aussi dans toutes leurs conséquences logiques. La première question qu'on pourrait poser à Traquair, c'est comment il se représente l'ancêtre Élasmobranche, dont les Coelolépidés sont les premiers descendants; la comparaison des deux types donnera la nature des modifications régressives subies.

Sur plusieurs des points de l'organisation, Traquair s'est prononcé avec toute la précision désirable. L'énumération faite plus haut de quelques caractères de dégénérescence nous permet de reconstituer cet ancêtre conformément à ses idées. C'est un Gnathostome, puisque les Hétérostracés auraient encore tous des mâchoires, mais perdu les dents, avec des nageoires dorsales et anales et une paire abdominale, avec un squelette ptychoptérygial comme celui de *Cladodus* dans ces nageoires, car Traquair dit expressément que le lobe cutané des Coelolépidés (*the lappetlike fin-flap*) est une forme dégénérée du Ptychopterygium.

Tout cela est, à la rigueur, possible, même au besoin les actions contradictoires du maintien d'une nageoire pectorale fort développée, avec perte de son appareil de soutien.

Mais comment était l'armure dermique? Si, à ce point de vue, l'ancêtre était également un Sélacien typique, la dégénérescence a fait disparaître la partie basilaire pour ne laisser que la seule épine chez *Lanarkia;* mais dans l'évolution ultérieure de cette branche spéciale, la partie basilaire s'est reconstituée, seulement avec une structure anhiste. Si l'on admet que la partie basilaire n'a pas été entièrement perdue, alors *Lanarkia* n'est plus le plus primitif des Hétérostracés, et il s'agirait d'expliquer comment la partie basilaire a perdu ses cellules osseuses pour devenir anhiste. Si on considère l'ancêtre comme n'ayant pas encore de partie basilaire, on retombe, pour l'armure dermique au moins, dans l'interprétation directe des faits; la série évolutive devient celle que nous avons indiquée; et alors, pourquoi attribuer tous les autres caractères gnathostomes à un être qui présente un tel

caractère d'infériorité histologique que, sous ce rapport, il est plus près de l'Amphioxus que des Craniotes?

L'hypothèse de la dégénérescence formulée par Reis, reprise par Traquair, va à l'encontre des faits. Elle est une complication inutile, elle amène devant des conséquences inadmissibles.

IV. — Les Ostéostracés.

18. — *La famille des Céphalaspidés*. — Ce sont les premières formes connues, décrites par Agassiz, qui réunissait dans le même genre les Ptéraspidés. Le squelette dermique montre les trois régions; l'externe, avec canalicules dentaires et structure d'ivoire, n'a pas subi de changement histologique; les couches moyenne et inférieure ont perdu leur caractère anhiste et possèdent des cellules osseuses typiques dans l'épaisseur de leur masse.

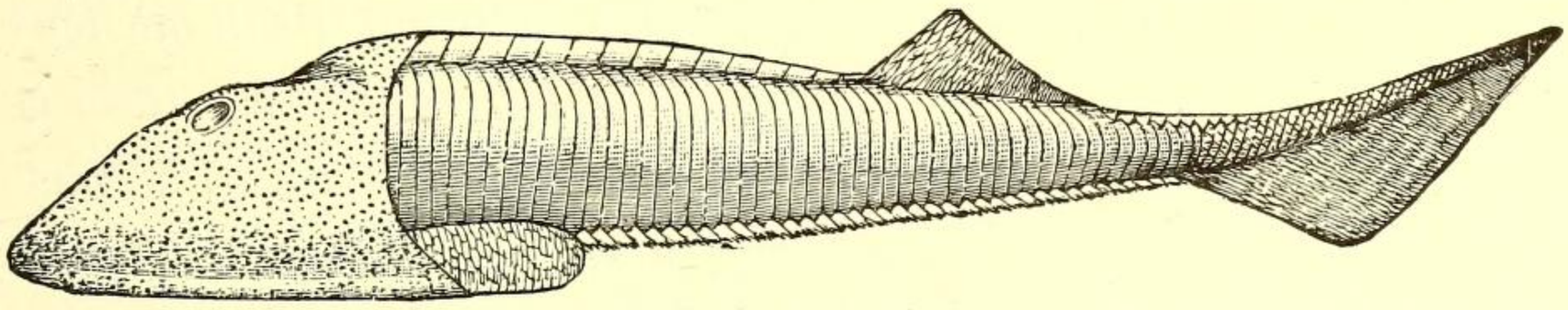


Fig. 12. — *Cephalaspis Murchisoni*.
RESTAURATION DEMI-GRANDEUR.

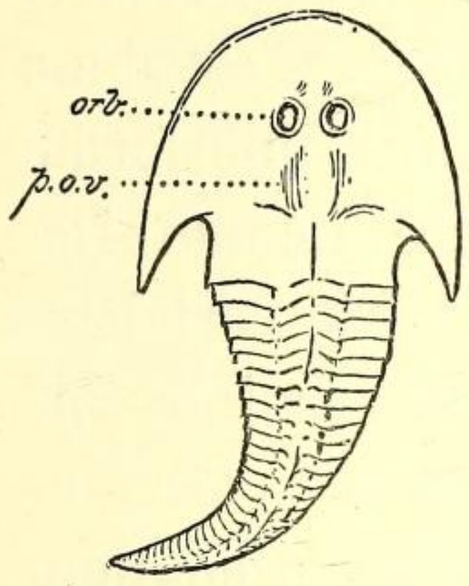


Fig. 13. — *Auchenaspis Egertoni*.
VU D'EN HAUT, GRANDEUR NATURELLE.
orb. orbites; *p. o. v.* dépression ou vallée postorbitale. Il y a confluence des premières rangées d'écailles du tronc avec le bouclier céphalique.

La pièce principale constitue un bouclier céphalique bombé, largement étalé latéralement, souvent prolongé en arrière aux angles postérieurs en forme de cornes, *cornua* des auteurs anglais. Le reste du corps est recouvert de plaques rectangulaires allongées, la plus grande dimension dirigée dorso-ventralement. La face inférieure de cette région était aplatie, donnant à la coupe transversale du corps un contour triangulaire. Des pièces osseuses saillantes prolongent les deux angles latéro-inférieurs; Patten (*V Intern. zool. Congr.*, Berlin, 1901, p. 192)

a constaté que, dans une espèce au moins, elles sont nettement articulées par une tête avec les plaques latérales des côtés.

L'aplatissement de toute la surface inférieure, tête et tronc, indique un habitat sur le fond. La position des yeux tout près de la ligne médiane, l'accumulation en cet endroit de divers organes énigmatiques, mais probablement sensoriels, confirment cette conclusion par rapport à l'habitat.

19. — *La famille des Atéléaspidés.* — Le groupe des Ostéostracés ne comprenait que la seule famille des Céphalaspidés. Traquair a fait connaître une autre forme. Les échantillons sont peu nombreux et fort fragmentaires, mais on a pu s'assurer que le bouclier céphalique n'était pas une pièce unique. Il est formé de pièces polygonales tuberculées, résultant de la confluence de tubercules coelolépidés, comme *Psammosteus* et *Drepanaspis*. Le contour est aussi celui d'un Coelolépidé; il n'y a pas de cornua, mais un étalement latéral : « nageoire pectorale ». La queue rappellerait *Thelodus*, mais les yeux sont médians et l'histologie des tubercules est celle d'un Ostéostracé. C'est donc un mélange de caractères, une forme nettement intermédiaire. Le mot *Ateleaspis* signifie « bouclier imparfait ». L'animal démontre les relations intimes des Hétérostracés avec les Ostéostracés, niées dans le temps par Ray Lankester et plus récemment par Reis. Traquair, au contraire, les admet.

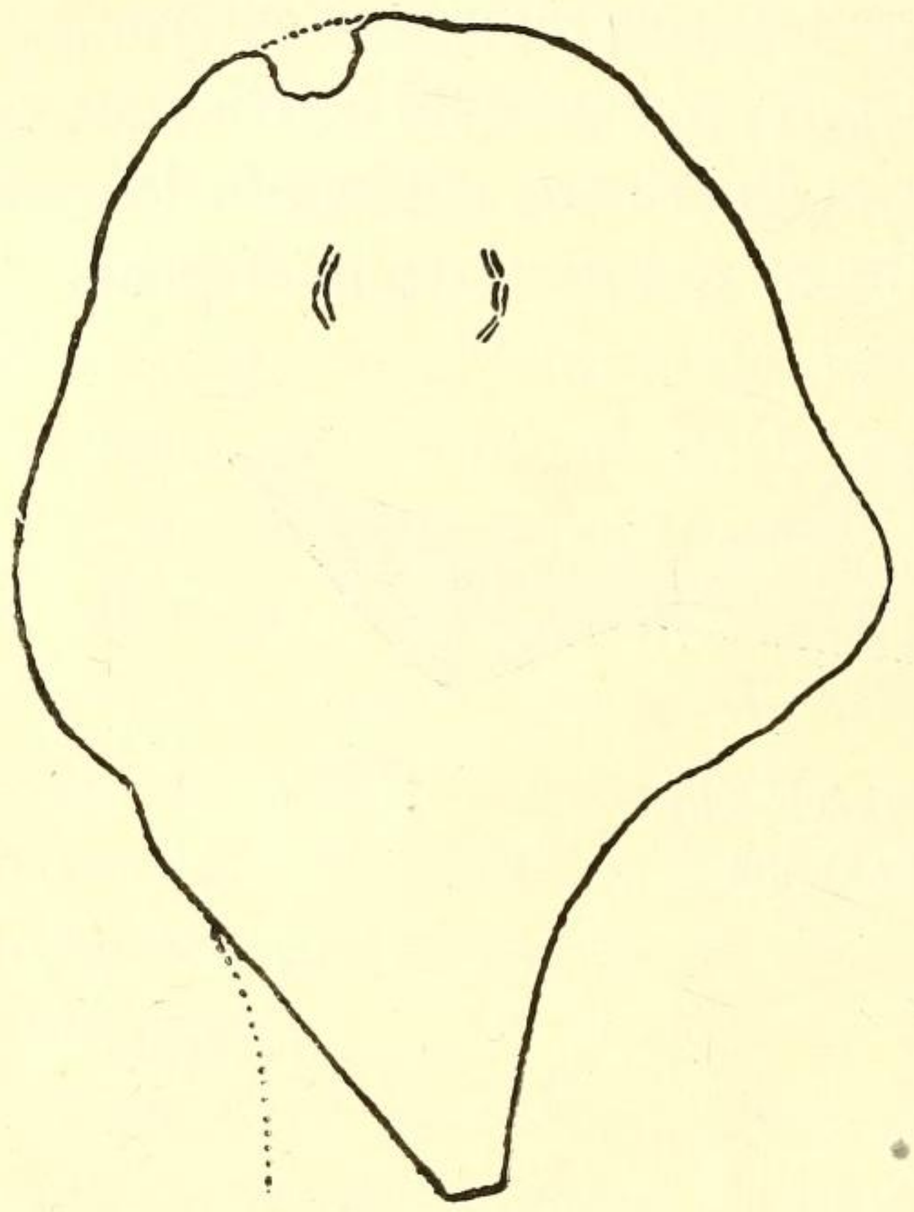


Fig. 14. — *Ateleaspis*.
Contour et indication de l'emplacement des orbites. (Mémoire de Traquair.)

20. — *Les « membres pectoraux » des Hétérostracés et des Ostéostracés.* — Nous pouvons écarter dès le début les nageoires signalées chez *Palaeaspis* par Claypole. Tout le monde est d'accord qu'il y a là une erreur d'interprétation.

Pour être complet, mentionnons ici que sur des exemplaires de *Palaeospondylus*, Dean prétend trouver des traces de rayons latéraux, qui auraient constitué une nageoire continue tout le long du corps. Cette interprétation n'a pas été admise par Traquair.

Certains exemplaires de Céphalaspidés montrent derrière la tête, intérieurement aux cornes, une espèce de lobe. Ray Lankester (1870, p. 41) dit que ce sont « des pectorales de forme et de caractères très singuliers... Elles diffèrent des autres nageoires (du même animal) en ce qu'elles ne présentent aucune trace de rayons ou des fines écailles qui montent de la base à la pointe sur la dorsale et la caudale. Ce sont simplement des expansions elliptiques avec quelque matière calcaire dans leur structure, qui a amené leur préservation et a rendu visible une espèce de dessin réticulé ou aréolé, qui leur est tout à fait particulier. Le caractère si différent de ces nageoires tend à suggérer qu'elles peuvent avoir d'autres fonctions que simplement la locomotion, et il ne semble nullement improbable par leur position, qu'elles peuvent avoir été utiles en produisant des courants d'eau dans les organes branchiaux recouverts par le grand bouclier. L'orifice de sortie des organes branchiaux est indiqué par les perforations latérales dans le bouclier de *Pteraspis*. Les nageoires ont donc pu aider à la respiration, tout comme à la locomotion, ainsi qu'on le voit encore chez les alevins des Téléostéens actuels pour la nageoire pectorale. Ces organes pectoraux sont mentionnés ici (dans la partie générale) parce qu'il semble à peine douteux qu'ils ne soient caractéristiques du groupe, peut-être même aussi des Hétérostracés; il n'est guère probable qu'ils n'étaient développés que dans un seul genre de la série étroitement alliée des Ostéostracés. »

Dans les parties latérales de la carapace céphalique, tout le long du bord sur une certaine longueur, il y a un canal creux. « Ce bord creux doit être comparé avec les cornua creux de *Pteraspis;* et probablement comme eux il avait des ouvertures à ses angles postérieurs, tout près de l'attache des appendices pectoraux (p. 36). »

Il y a surtout à retenir les points suivants :

1° Les appendices considérés comme membres pectoraux seraient dans une certaine mesure au service de la fonction de respiration ;

2° L'ensemble du bord de la carapace de *Cephalaspis* correspondrait aux cornua de *Pteraspis,* et non uniquement leur prolongement en arrière, l'épine latérale ;

3° L'orifice branchial serait juste devant la racine du membre, dans l'échancrure postérieure de la carapace; dans la reconstruction de l'animal, cette ouverture est indiquée comme une ligne en croissant.

Nous n'examinons pas pour le moment le bien fondé de ces interprétations, mais nous constaterons que les idées de Lankester sont parfaitement claires et nettes. Or, nous allons voir se produire une confusion.

A propos de *Thelodus*, Traquair (p. 599) dit : « Ces expansions (*flap-like expansions*) ont été considérées par Powrie comme des nageoires pectorales, comparables à celles des Raies, et, pour ma part, je ne vois pas comment nous pouvons les interpréter autrement que comme des plis latéraux ou nageoires (*as lateral fin-folds*). Si cette interprétation est correcte, nous avons ici un point très intéressant en rapport avec la question fort discutée de la morphologie des membres pairs chez les Vertébrés. »

A propos des caractères généraux des Coelolépidés, il dit que « les projections en forme de pan ou de lobe (*flap- or lappet-like projections*) représentent probablement le membre pectoral » (p. 828). La même expression « *fin-flap* » revient pages 843 et 844, — page 834 pour *Ateleaspis*. Elle avait déjà été employée antérieurement par Traquair (p. 593), mais pour l'organe de *Cephalaspis*.

Il est facile de voir, en se reportant aux figures, que deux choses très différentes sont désignées par ce même mot. Chez les Coelolépidés, ce mot s'applique à toute la partie latérale, occupée par les cornua chez *Pteraspis* et *Cephalaspis*. Chez ce dernier, il s'agit de quelque chose ne faisant plus partie de l'étalement céphalique, à rattacher évidemment au tronc, et situé derrière le bouclier, dans une échancrure de celui-ci, entre le tronc et les cornua. Pour prendre une comparaison, ce serait comme si l'on confondait, chez un poisson osseux, l'opercule et la nageoire pectorale.

A mesure qu'on avance dans une comparaison vicieuse, les difficultés doivent augmenter. *Drepánaspis* est comparé d'abord à *Thelodus* et *Ateleaspis*. Les « *postero-lateral lappet-like projections* » de ceux-ci sont des nageoires; elles se retrouvent chez *Drepanaspis* avec le même contour général, mais rendues absolument sans fonction locomotrice par leur enveloppement dans une plaque osseuse rigide (p. 846).

Maintenant, cette pièce squelettique dermique, correspondant à la nageoire pectorale des Coelolépidés, est nettement l'homologue des cornua de *Pteraspis* (p. 852), par conséquent aussi des cornua de *Cephalaspis*, mais par conséquent non de la nageoire de *Cephalaspis*. Traquair admet pourtant également cette homologie (p. 858), incompatible avec la première.

Un seul auteur a signalé cette contradiction : G. B. Howes (*Nature*, 25 janv. 1900, p. 309). Il propose d'interpréter *Thelodus* comme suit : Il y a une indication de division transversale de la grande nageoire, en une partie antérieure assez longue et une partie postérieure triangulaire; la première correspond aux cornua de *Pteraspis* et *Cephalaspis*

et est au service de la respiration (suggéré par Howes comme opercule) ; la seconde est un membre pectoral, homologue au « *flap* » de *Cephalaspis*. Il en résulte « que le membre pectoral des Ptéraspidés est encore à chercher ». Howes n'est nullement partisan de la théorie de dégénérescence; les affinités avec les Cyclostomes lui paraissent réelles et l'existence d'un groupe agnathe et apode primitif fort admissible.

Il me semble y avoir un autre argument encore. On prend toujours en considération *Pteraspis* et *Cephalaspis*, mais on ne parle pas de *Palæaspis* ni de *Cyathaspis*. Ici, il n'y a certainement pas de nageoire pectorale et il n'y a rien qui puisse être homologué avec les cornua.

Smith Woodward nous tirera d'embarras. Pour lui, les poches branchiales de *Cyathaspis* s'ouvraient dans une chambre externe sous la carapace, avec une ouverture près de l'angle postéro-latéral de la carapace (p. 5). Pour *Cephalaspis*, il dit (p. 10) : « A chaque angle postéro-latéral de la carapace, la couche moyenne vasculaire de sa substance est prolongée en arrière en un pan flexible, parfois long comme la moitié de la carapace et probablement en rapport avec la sortie de l'eau de la chambre branchiale. »

Ces vues sont très importantes quand on leur donne un peu d'extension. Tous les Poissons considérés jusqu'ici n'ont pas les ouvertures branchiales isolées; il n'y a qu'une ouverture de sortie unique. Cela est certain chez *Pteraspis*. Il doit donc y avoir un canal collecteur : c'est le pan latéral des Coelolépidés, les cornua de *Pteraspis* et des Céphalaspidés. Des exemplaires (non encore décrits) de *Drepanaspis* montrent nettement à l'angle une grande ouverture triangulaire; l'un des bords est la ligne sur laquelle Howes a basé son argumentation de la division de la partie latérale. Parmi les Cyclostomes vivants, *Myxine* n'a également qu'une ouverture de sortie. *Petromyzon* et *Bdellostoma* ont au contraire les ouvertures distinctes ; il en est de même pour le *Trematapis* de Rohon, rangé parmi les Céphalaspidés, qui a six ouvertures isolées sur la face ventrale, une ouverture spiraculaire (?) sur la face dorsale, — et *Birkenia* et *Lasanius*, genres nouveaux, décrits par Traquair, dont nous parlerons plus loin.

Quelle serait la morphologie de ce canal collecteur? Il correspond physiologiquement à la cavité atriale d'Amphioxus et des larves de Batraciens anoures, à l'espace sous-operculaire des Téléostomes. Morphologiquement, toutes ces structures sont des duplicatures cutanées. Mais l'exemple de *Myxine* démontre qu'une ouverture unique et un canal collecteur peuvent résulter de la fusion des conduits branchiaux, ce qui est morphologiquement très différent. Les faits connus sont

insuffisants pour décider comment il en était chez les fossiles; la seconde hypothèse me paraît toutefois la plus probable.

Comme le disait Lankester, il serait étrange que, dans des formes en somme étroitement apparentées, il y eût une telle instabilité, allant jusqu'à la disparition complète, pour des organes aussi importants, aussi typiques que des membres latéraux. L'idée de Smith Woodward ne voit plus dans ces divergences que des variations tout à fait secondaires de l'orifice branchial externe, sans aucune portée morphologique générale. Cette idée est certainement de loin la plus logique et la plus plausible.

Elle comporte également le caractère apode de tout le groupe.

L'aplatissement du corps est dû chez les Raies en partie à l'extension en avant de la nageoire pectorale; chez *Lophius*, à l'énorme agrandissement de l'ouverture buccale. Chez les Agnathes, il semble, au contraire, résulter de modifications des organes branchiaux : allongement transversal des poches musculariséees chez *Thelodus* (si notre interprétation est admise), situation latérale du conduit collecteur de sortie chez la plupart des autres formes. Dans quels rapports ces différents modes sont avec des genres de vie différents, il est impossible de le dire; mais les deux premiers modes sont exclus pour des organismes agnathes et apodes.

V. — Les Anaspidés.

21. — *Le genre Birkenia*. — Très rare dans les couches siluriennes de Ludlow, cet étrange poisson se trouve fréquemment dans le niveau immédiatement supérieur de Downton. La taille maximum paraît avoir été de 10 centimètres. Le contour est régulièrement pisciforme; il y a une petite nageoire dorsale assez loin en arrière, une queue hétérocerque. Ce contour serait donc parfaitement normal, s'il n'y avait dans la ligne médiane ventrale une série de formations, devenant des épines saillantes dans la moitié postérieure.

Le poisson est entièrement cuirassé, mais par des pièces distinctes non réunies en grandes plaques; l'arrangement de ces pièces est tout à fait singulier et sans analogie avec quoi que ce soit. Il y a cinq rangées horizontales de plaques longues et étroites comme celles de *Cephalaspis*, mais inclinées de diverses façons dans les diverses rangées; même dans la rangée inférieure, il y a deux directions différentes. Les trois rangées latérales moyennes sont inclinées en bas et en avant, donc en sens contraire de ce qui est la règle chez les Palaeoniscidés,

avec lesquels, sans cela, il y a une certaine ressemblance superficielle.

La tête à museau obtus est recouverte d'écailles fort petites et fusiformes, curieusement groupées en aires; dans chaque aire, les écailles sont parallèles. Que l'on se figure un losange, divisé en quatre triangles rectangles par les deux diagonales, puis dans chaque triangle les écailles parallèles à l'hypoténuse, et l'on aura une idée exacte de la parite supérieure de la tête, telle que la donnerait une vue d'en haut.

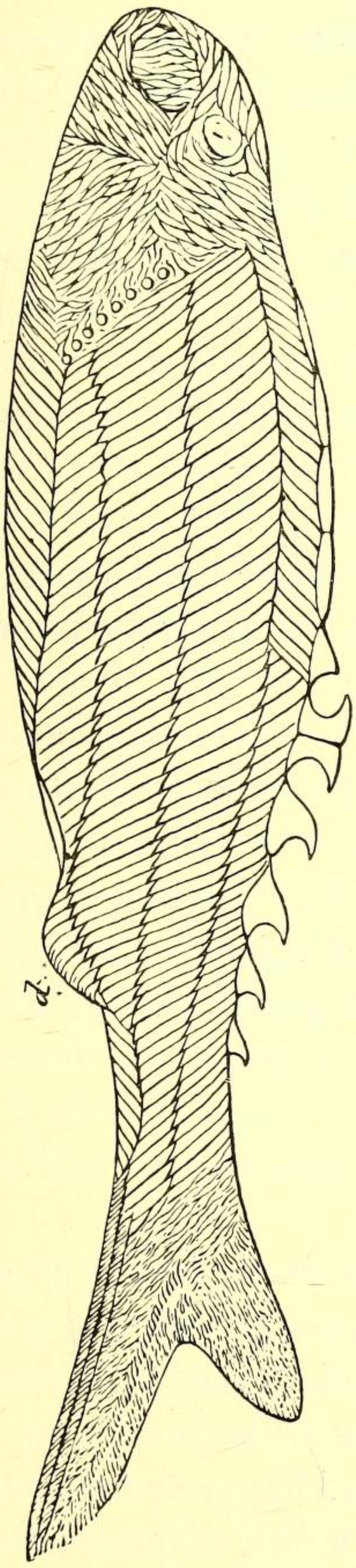


Fig. 15. — *Birkenia.*

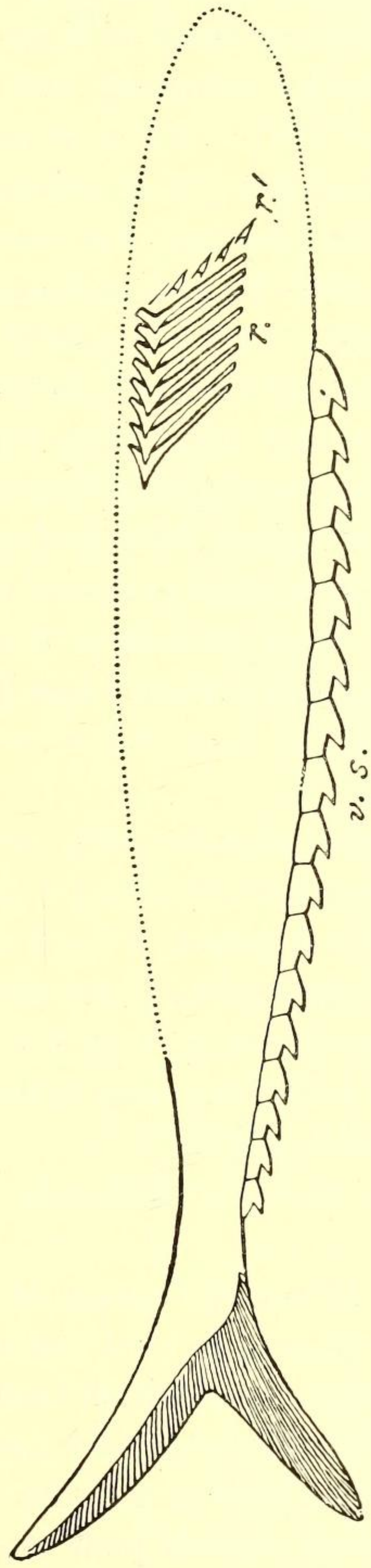


Fig. 16. — *Lasanius*

Juste derrière le bout du museau, les écailles forment un cercle autour d'un espace où il y a une aire avec des écailles disposées verticalement. Puis un peu plus en arrière et pius bas, il y a une ouverture plus petite, sans écailles à l'intérieur. Il n'y a là rien d'accidentel, car ces deux structures sont constantes et l'arrangement circulaire des plaques démontre qu'elles sont normales. Mais que représentent-elles? Traquair remarque que la première est là où se trouve l'œil des Palaeoniscidés, mais la présence d'écailles au fond gêne considérablement cette interprétation. Pour la seconde, elle est sur la mauvaise face (la face plutôt ventrale) de la tête pour une orbite; ce ne peut être une bouche, puisqu'il y a une ouverture semblable de l'autre côté; il n'est même pas certain que ce soit réellement une ouverture.

Le contour ventral est recouvert en avant par quatre plaques plates et une cinquième proéminant en épine dirigée en arrière. « Pour autant que je puisse en juger, dit Traquair (p. 839), ces plaques paraissent placées d'un côté de la ligne médiane, mais je ne puis pas le prouver, car dans aucun exemplaire on ne voit leurs homologues de l'autre côté. » Puis viennent, exactement cette fois-ci sur la ligne médiane, cinq fortes épines dont la première est double, avec deux pointes, l'une dirigée en avant, l'autre en arrière.

Sur les flancs, tout juste derrière la tête, il y a une série oblique de huit trous ronds; la seule interprétation qui se présente est leur nature branchiale.

22. — *Le genre Lasanius*. — Dans les couches de Downton, on a trouvé des exemplaires, atteignant environ 5 centimètres, d'un poisson entièrement dépourvu d'écailles, mais dont le contour était bien conservé par empreinte. Il y avait dix-huit épines ventrales sur la ligne médiane en une série continue. Dans la partie latérale de la tête, il y avait huit barres coudées; la première est précédée d'une série de cinq ou six petites épines.

Le contour est normal et la queue hétérocerque.

23. — *L'ordre des Anaspidés*. — Il n'est pas besoin d'insister sur le caractère étrange de ces Poissons. Traquair raconte que pour *Lasanius*, il l'a retourné trois fois. Il l'a d'abord mis le ventre en bas, à cause de la ressemblance des épines avec celles de *Birkenia*, dont la situation était connue. Puis il l'a retourné, considérant comme plus probable une situation dorsale pour une pareille série d'épines; mais alors il a reçu un échantillon avec la queue, qui a démontré que décidément les épines étaient ventrales.

Les deux formes sont évidemment apparentées, car on peut homologuer les épines ventrales. Elles ont en outre le même contour. L'absence d'écailles est, pour Traquair, une modification secondaire ; il remarque que les barres parallèles de *Lasanius* ont la même direction (inclinées vers le bas et en avant) que les plaques de la même région chez *Birkenia*. D'où il conclut que *Lasanius* est une forme secondaire, plus spécialisée.

Le caractère normal du contour pisciforme est à rapprocher d'un détail que donne Traquair : les fossiles sont toujours couchés sur le côté et étaient par conséquent aplatis latéralement. Nous en conclurons à des habitudes nageuses en pleine eau.

Les huit ouvertures latérales de *Birkenia* suggèrent l'idée d'ouvertures branchiales, à rapprocher de *Trematastpis*. Traquair fait ce rapprochement et explique parfaitement la position ventrale chez ce dernier par son aplatissement, comme chez les Raies.

Il me semble qu'il aurait pu pousser plus loin le rapprochement. En effet, un travail supplémentaire de Rohon (*Mélanges géol.*, 1894, non mentionné dans la liste bibliographique de Traquair) insiste sur quelques particularités. Le bouclier céphalique porte, au centre, le complexe d'organes ordinaire des Céphalaspidés. Mais il y a en outre, plus près du bord dans la région antérieure, de chaque côté, une cavité ; plus loin en arrière, une seconde, en ovale allongé. Comme ces deux cavités occupent la même situation chez *Trematastpis* et chez *Birkenia*, on doit les considérer comme homologues.

Chez *Trematastpis*, Rohon a commencé par croire que la première paire, l'antérieure, était un trou, une perforation traversant toute l'épaisseur de la carapace ; il l'a dénommée « orifice nasal ». Plus tard, il a constaté que le trou était obturé au fond par un plancher, continuation de la couche inférieure osseuse de la carapace ; ce plancher est rugueux comme une couche spongieuse, sans couverture d'ivoire ni d'émail. Il a alors appliqué la dénomination de « fosse nasale ». Dans cette interprétation, comme l'organe est pair, l'animal aurait été amphirhinien. Comme yeux, il considérait l'ouverture en biscuit au sommet de la tête, renfermant les deux orbites fort rapprochés l'un de l'autre.

Chez *Birkenia*, le creux latéral antérieur a également un plancher, mais composé d'écailles fort semblables à celles qui recouvrent le reste de la tête. Si on transporte dans ce genre l'interprétation de Rohon, comme on doit pouvoir le faire par suite de l'homologie, la fonction orbitaire suggérée avec doute par Traquair tombe ; mais comme il

semble n'y avoir rien au sommet de la tête qui rappelle des yeux rapprochés, il en résulterait que *Birkenia* n'avait pas d'yeux. Si on fait l'inverse, si on applique à *Trematapis* l'interprétation de Traquair pour *Birkenia,* le premier genre aurait, outre la paire d'yeux au sommet de la tête, encore une paire latérale, c'est-à-dire une paire de trop.

Dans un travail récent, Patten (1) a donné quelques nouveaux détails sur *Trematapis*, interprétés dans le sens des affinités entre les Vertébrés et *Limulus*. Il confirme la présence d'un plancher et signale la ressemblance de la première paire de cavités avec les yeux latéraux de *Limulus*. Quant aux yeux au sommet du crâne chez *Trematapis*, ils feraient partie du complexe pinéal. Quelque opinion qu'on se fasse de la théorie de Patten, il est juste de reconnaître que cette dernière interprétation mérite de fixer l'attention.

La paire postérieure de cavités latérales est pour Rohon une vraie perforation, une ouverture spiraculaire. La ressemblance avec les Raies serait donc complète, en ce sens que toutes les ouvertures branchiales seraient sur la face ventrale, sauf la première, qui est sur la face dorsale de la tête. Cette interprétation nous met en conflit avec une donnée généralement admise par l'anatomie comparée : la modification de la première fente branchiale en un spiraculum serait une conséquence de la transformation des deux arcs limitant cette première fente, de la transformation des deux premiers arcs respectivement en arc mandibulaire et en arc hyoïdien. Or, si *Trematapis* est un Agnathe, il n'est pas question d'arcs inférieurs en général, encore moins de spécialisation en arcs mandibulaire et hyoïdien. Ou bien si l'interprétation comme spiraculum est admise, la transformation de la première fente ou du premier conduit branchial est indépendante de la transformation des arcs.

La question a changé de face par un renseignement donné par Patten : cette cavité postérieure, tout comme la cavité antérieure, est fermée par un plancher. On a vu que Traquair n'était pas sûr que ce fût une ouverture. Patten en fait « un organe segmentaire sensoriel, comparable avec les organes dits dorsaux de l'embryon des Limules, homodynames avec les yeux latéraux ».

La conclusion à tirer de tout cela, c'est que nous avons affaire à des organes encore absolument énigmatiques. Tout ce que l'on peut soupçonner, c'est qu'ils devaient avoir une certaine importance physiolo-

(1) PATTEN, *On the structure and classification of the* Trematapidae. (MÉM. ACAD. PÉTERSB., VIIIe série, vol. XIII, n° 5, séance du 20 octobre 1901, publié 1903.)

gique, car ils occupent une surface assez notable de la tête. Ce sont aussi des organes ayant une certaine portée phylogénique, car on les trouve chez des êtres aussi différents que *Trematapis* et *Birkenia*. On ne peut rien dire au sujet de *Lasanius*, à cause de l'absence totale de parties dures, dermiques.

Que signifient les barres coudées de *Lasanius?* Leur position, leur nombre de huit suggèrent une connexion avec les branchies. Sont-ce des arcs internes? Traquair, sans s'expliquer nettement, ne semble pas de cet avis, puisqu'il compare leur direction avec celles des écailles. On pourrait admettre que lors de l'atrophie des écailles, qui a rendu *Lasanius* nu, quelques-unes des pièces ont pu se conserver là où elles pouvaient être utiles à une autre fonction. Ce complexe ressemble étonnamment au système des arcs d'un Gnathostome et semble avoir pu agir de même. La partie coudée dorsale, courte, se mettait en contact avec son homologue de l'autre côté, affirme Traquair. Ceci est donc comparable à l'articulation supérieure des arcs branchiaux, sauf que celle-ci se fait avec le crâne; mais au point de vue fonctionnel, cela ne doit pas faire de différence. Le point inférieur fixé, c'est-à-dire l'articulation avec la copula, manque. Mais la branche descendante, fort longue, a pu être fixée dans le tissu dermique de façon à ne pas pouvoir se déplacer, tout en pouvant pivoter sur elle-même. Ce mouvement admis, les parties légèrement élargies au coude agissaient comme opercules d'ouvertures rondes comme chez *Birkenia*. Nous aurions donc une obturation des orifices extérieurs par un mécanisme tout à fait semblable à celui des Gnathostomes; les pièces seraient dermiques externes au lieu d'internes, mais cette différence n'est plus, pour l'anatomie comparée moderne, une difficulté pour établir des homologies.

La situation des ouvertures branchiales chez *Trematapis* et *Birkenia*, tout juste derrière la tête, montre, comme chez *Cyathaspis*, la situation antérieure des branchies. Le contour de *Lasanius* est trop problématique en avant pour qu'on puisse rien dire. En tout cas, comparé à *Birkenia*, où les trous sont en série oblique, il y aurait eu ici un peu de déplacement en arrière.

Où faut-il maintenant placer ces deux genres? Ce qui est conservé de substance dure primitive chez *Birkenia* ne montre pas de corpuscules osseux, est entièrement anhiste, pas même de canalicules dentaires dans la couche supérieure, pourtant tuberculeuse. Si cela est primitif, le groupe viendrait encore en dessous des Coelolépidés; si c'est secondaire, il serait étrange que la zone d'ivoire eût disparu. Traquair en fait l'ordre des Anaspidés, qu'il énumère après les Ostéostracés.

Et disons avec lui, pour terminer, que quelles que soient les opinions au sujet de la phylogénie et de la classification, il ne peut y avoir doute sur un point : c'est que ces nouvelles découvertes ouvrent un vaste champ à la paléichthyologie. C'est la raison pour laquelle nous avons cru utile de les faire connaître à la Société belge de Géologie.

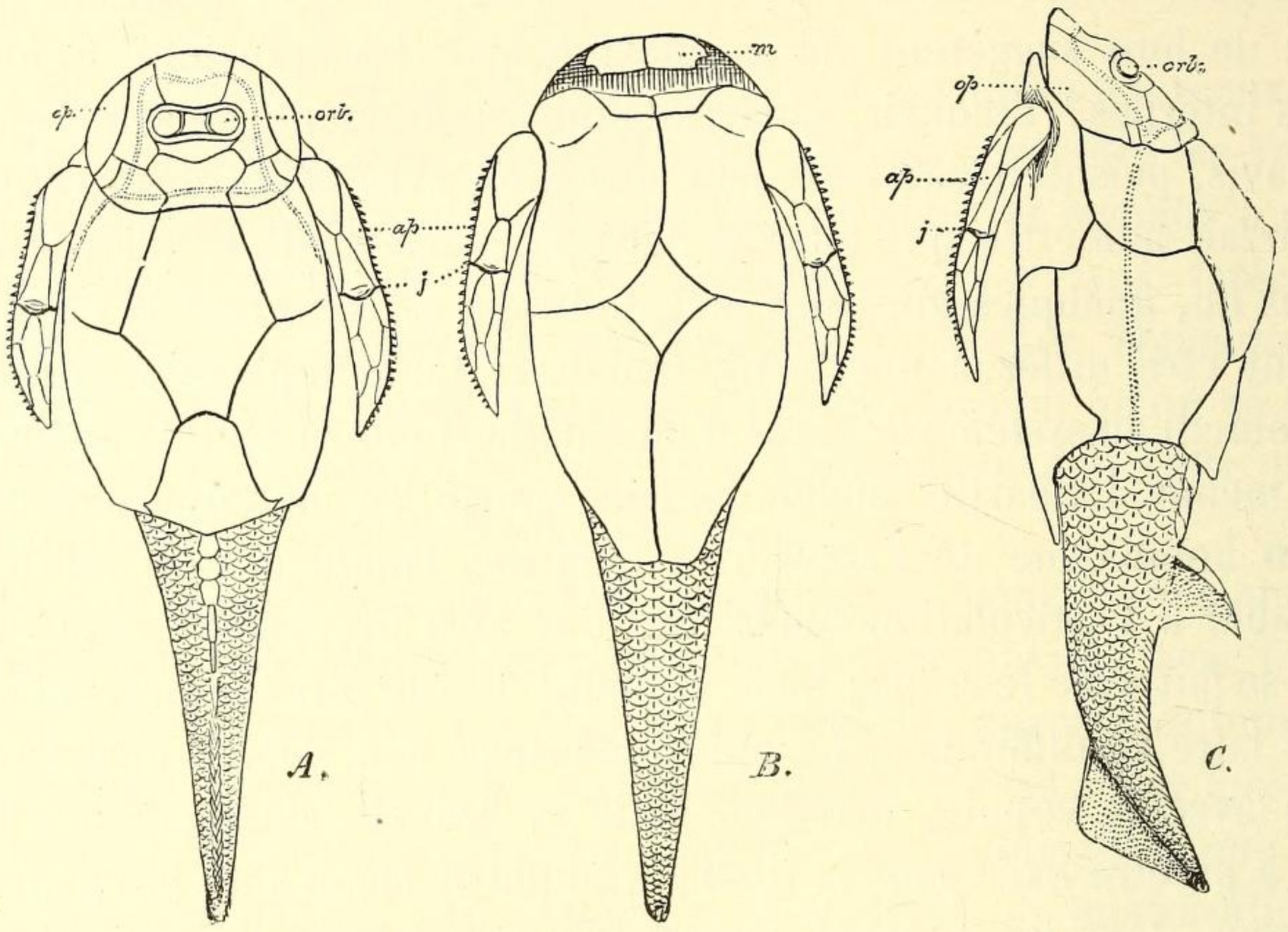


Fig. 17. — *P. Milleri.*

ENVIRON MOITIÉ DE GRANDEUR NATURELLE.

(Restauration de Traquair. *Traité de Smith Woodward.*)

A vu de dos, *B* du côté ventral, *C* du côté gauche. *orb.* orbites réunis en biscuit; *op.* operculum; *m.* mâchoires supérieures (?) avec échancrure latérale pour les organes olfactifs; *ap.* appendices latéraux avec *j* articulation.

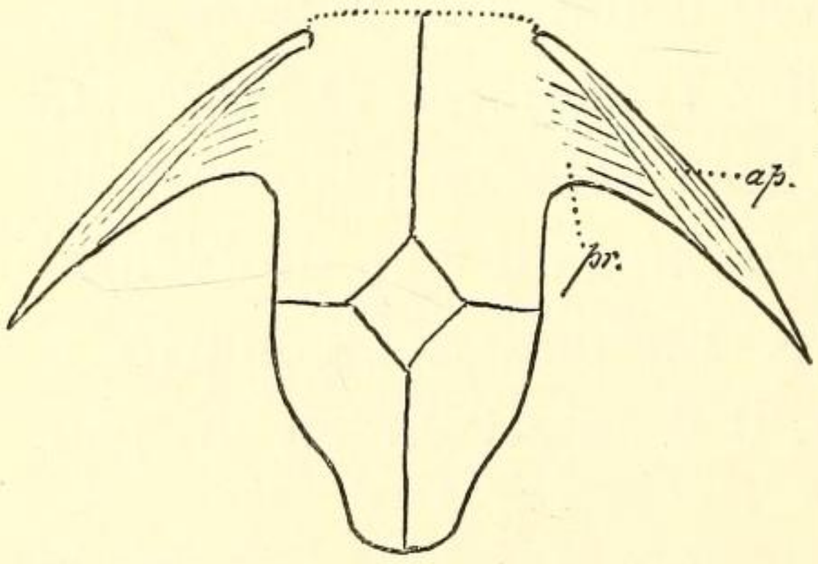


Fig. 18. — *Acanthaspis decipiens.*

PARTIE ANTÉRIEURE VUE DU CÔTÉ VENTRAL.

Devonien inférieur du Spitzberg. L'appendice est ici manifestement une dépendance de la carapace non libre et mobile.

Les figures sont données pour montrer qu'il n'y a aucune ressemblance avec les membres pairs normaux des vertébrés.