

# LES PTYCTODONTES SONT DES ARTHRODÈRES

PAR

LOUIS DOLLO (1)

Conservateur au Musée royal d'Histoire naturelle à Bruxelles.

---

## Planche II

---

### I.

## INTRODUCTION.

**I. DÉFINITION.** — On désigne, — depuis 1891, — d'après M. A. Smith Woodward, Conservateur du Département géologique au British Museum (2), — sous le nom de *Ptyctodontes*, — un groupe de Poissons paléozoïques, — uniquement connus, jusqu'en ces derniers temps (3), par des plaques dentaires, en forme de bec plus ou moins épais, — et provenant du Dévonien de la Russie, de l'Allemagne, de la Belgique (4), du Canada et des États-Unis.

Ces plaques dentaires étaient assemblées en une paire supérieure et une paire inférieure, représentant toute la dentition des *Ptyctodontes* (5).

---

(1) Mémoire présenté à la séance du 20 mars 1907.

(2) A. S. WOODWARD. *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum*. Part .I. Londres, 1891. p. 37.

(3) O. JAEKEL. *Einige Beiträge zur Morphologie der ältesten Wirbelthiere*. SITZUNGSBERICHTE DER GESELLSCHAFT NATURFORSCHENDER FREUNDE ZU BERLIN. 1906. p. 180.

(4) M. Max Lohest, Professeur à l'Université de Liège, a signalé (M. LOHEST. *Découverte de Poissons fossiles dans le Famennien*. ANNALES DE LA SOCIÉTÉ GÉOLOGIQUE DE BELGIQUE. Vol. IX. 1882. p. CXXIII) *Ptyctodus* dans le Frasnien de Kinkempois (Angleur), et le Musée de Bruxelles possède un *Rhynchodus* du Frasnien (Dévonien supérieur) de Coutisse (Andenne).

(5) « Amongst Palæozoic chimæroids the complete dentition is known in at least two species of *Ptyctodus*, two of *Rhynchodus* and one of *Palæomylus*. These genera are all included in the family *Ptyctodontidæ* of the Devonian, and present for comparison with recent chimæroids a single dental plate on each side in the upper jaw, with a corresponding pair biting against the outer side of these (as shown by mark of contact) in the lower jaw. » C. R. EASTMAN. *On the dentition of Rhynchodus and other fossil Fishes*. AMERICAN NATURALIST. Vol. XXXVIII. 1904. p. 295.

M. O. Jaekel, Professeur à l'Université de Greifswald, mentionne (O. JAEKEL, *Neue Wirbelthierfunde aus dem Devon von Wildungen*. SITZUNGSBERICHTE DER GESELLSCHAFT NATURFORSCHENDER FREUNDE ZU BERLIN. 1906. p. 77), il est vrai, une deuxième paire de plaques dentaires supérieures chez *Rhamphodus*, mais à l'état rudimentaire.

Cependant, il ne l'a pas figurée jusqu'à présent, bien qu'il ait représenté deux fois (O. JAEKEL, *Ueber Rhamphodus, nov. gen., einen neuen devonischen Holocephalen von*



**II. GENRES.** — Les Ptyctodontes comprennent, actuellement, quatre genres :

1. *Ptyctodus*, G. H. Pander, 1858 (1).
2. *Rhynchodus*, J. S. Newberry, 1873 (2).
3. *Palæomylus*, A. S. Woodward, 1891 (3).
4. *Rhamphodus*, O. Jaekel, 1903 (4).

**III. AFFINITÉS.** — 1. De C. H. Pander (1858) à O. Jaekel (Mars 1906). — Tous les auteurs de cette période :

- |   |  |  |
|---|--|--|
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1. C. H. Pander (1858) (5).</li> <li>2. J. S. Newberry (1873-1889) (6).</li> <li>3. K. A. Zittel (1887-1895) (7).</li> <li>4. A. S. Woodward (1891-1902) (8).</li> <li>5. J. V. Rohon (1895) (9).</li> </ol> |  | <ol style="list-style-type: none"> <li>6. B. Dean (1895-1906) (10).</li> <li>7. R. H. Traquair (1896) (11).</li> <li>8. C. R. Eastman (1898-1904) (12).</li> <li>9. F. v. Huene (1900) (13).</li> <li>10. O. Jaekel (1903-1906) (14).</li> </ol> |
|---|--|--|

sont, invariablement, d'avis que *les Ptyctodontes sont des Holocéphales*.

*Wildungen*. SITZUNGSBERICHTE DER GESELLSCHAFT NATURFORSCHENDER FREUNDE ZU BERLIN. 1903. p. 385; O. JAEKEL. *Einige Beiträge*, etc. p. 181) la dentition de *Rhamphodus*, et il n'en parle plus dans sa dernière communication (O. JAEKEL, *Einige Beiträge*, etc. p. 180).

(1) C. H. PANDER. *Ueber die Ctenodipterinen des devonischen Systems*. St.-Petersbourg, 1858. p. 48.

(2) J. S. NEWBERRY. *Descriptions of Fossil Fishes*. REPORT OF THE GEOLOGICAL SURVEY OF OHIO. Vol. I. Part II. 1873. p. 307.

(3) A. S. WOODWARD. *Catalogue*, etc. Part II. p. 39.

(4) O. JAEKEL. *Ueber Rhamphodus*, etc. p. 392.

(5) C. H. PANDER. *Ueber die Ctenodipterinen*, etc. p. 50.

(6) J. S. NEWBERRY. *Descriptions*, etc. p. 307.

— J. S. NEWBERRY. *The Paleozoic Fishes of North America*. MONOGRAPHS OF THE UNITED STATES GEOLOGICAL SURVEY. Vol. XVI. 1889. p. 45.

(7) K. A. ZITTEL. *Handbuch der Palæontologie*. Vol. III. Munich et Leipzig, 1887. p. 108.

— K. A. ZITTEL. *Grundzüge der Palæontologie*. Munich et Leipzig, 1895. p. 547.

(8) A. S. WOODWARD. *Catalogue*, etc. Part II. p. 37.

— K. A. ZITTEL. *Text-Book of Palaeontology*. Vol. II. Londres et New-York, 1902. pp. v et 45.

(9) J. V. ROHON. *Beitrag zur Kenntnis der Gattung Ptyctodus*. VERHANDLUNGEN DER RUSSISCH-KAISERLICHEN MINERALOGISCHEN GESELLSCHAFT ZU ST. PETERSBURG. Vol. XXXIII. 1895. p. 15.

(10) B. DEAN. *Fishes, Living and Fossil*. New-York. 1895. p. 112.

— B. DEAN. *Chimæroid Fishes and their Development*. CARNEGIE INSTITUTION OF WASHINGTON. 1906. n° 32. pp. 135 et 137.

(11) D'après les notes prises, par mon ancienne élève Miss Harkness, aux leçons données, en 1896, au British Museum, par M. R. H. Traquair, Conservateur honoraire du Royal Scottish Museum, à Edimbourg.

(12) C. R. EASTMAN. *Dentition of Devonian Ptyctodontidæ*. AMERICAN NATURALIST. Vol. XXXII. 1898. p. 473.

— C. R. EASTMAN. *On the dentition of Rhynchodus*, etc. p. 295.

(13) F. v. HUENE. *Devonische Fischreste aus der Eifel*. NEUES JAHRBUCH FÜR MINERALOGIE, GEOLOGIE UND PALAEONTOLOGIE. Vol. I. 1900. p. 65.

(14) O. JAEKEL. *Ueber Rhamphodus*, etc. p. 383.

— O. JAEKEL. *Neue Wirbeltierfunde*, etc. p. 76.



Je donnerai explicitement l'opinion du premier et du dernier cités :

1. *C. H. Pander (Ptyctodus, 1858)* : « Am nächsten steht unstreitig die Familie der *Chimaeren* und namentlich das Geschlecht *Callorhynchus*. » (1)

2. *O. Jaekel (Rhamphodus, Mars 1906)* : « Es liegen mir ferner vor mehrere Arten der bereits von mir beschriebenen Gattung *Rhamphodus*, von der ein neues Fundstück auch rudimentäre palatinale Zahnplatten und andere gänzlich unerwartete Skeletteile zeigt. Ebenfalls zu den *Chimaeren*, aber nicht zu obiger Form dürfte ein Rückenstachel gehören. » (2)

2. **L. Dollo (Juin 1906)**. — « *Les Ptyctodontes ne sont pas des Holocéphales*. » (3)

Dans ma communication préliminaire, qui touchait à plusieurs autres questions difficiles, je ne pus faire connaître les raisons qui m'avaient conduit à cette conclusion nouvelle.

Je les développerai plus loin.

3. **O. Jaekel (Juillet 1906)**. — Bientôt après la publication de mon travail, M. O. Jaekel modifia complètement ses vues antérieures et déclara que, selon lui, *les Ptyctodontes sont des Acipenséroïdes* :

« Die neuen Funde bestätigen nun zunächst

1. die Richtigkeit meiner ersten Auffassung der Zahnplatten im Gebiss und begründen

2. die Zugehörigkeit der Rhynchodonten zu den Stören (*Acipenseroidei, Chondrostei*),

3. die Beziehung der *Chondrostei* zu den Placodermen, mit denen die devonischen Rhynchodonten noch viele Uebereinstimmungen erkennen lassen. » (4)

M. Jaekel ne cite pas ma courte note dans son dernier mémoire, mais il donne le motif de cette omission :

« Infolge meiner Uebersiedelung nach Greifswald war mir während des Druckes dieser Arbeit meine Bibliothek unzugänglich und dadurch die Einfügung einiger wünschenswerter Zitate unmöglich. » (5)

(1) C. H. PANDER. *Ueber die Ctenodipterinen*, etc. p. 50.

(2) O. JAEKEL. *Neue Wirbeltierfunde*, etc. p. 75.

(3) L. DOLLO. *Sur quelques points d'Éthologie paléontologique relatifs aux Poissons*. BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ BELGE DE GÉOLOGIE. Vol. XX. 1906. p. 135.

(4) O. JAEKEL. *Einige Beiträge*, etc. p. 180.

(5) O. JAEKEL. *Einige Beiträge*, etc. p. 189.



## II.

## IMPORTANCE DE LA QUESTION.

**I. Position du problème.** — La solution du problème de la véritable nature des Ptyctodontes a beaucoup plus d'importance qu'il n'y paraît au premier abord.

Il ne s'agit pas seulement, en effet, de fixer, ici, la vraie place dans la Classification de très anciens Poissons, connus simplement, jusque tout récemment, par des documents fort restreints. Ce ne serait là qu'un problème intéressant. Une preuve de sagacité à fournir.

Mais il s'agit de savoir si, dans le cas qui nous occupe, *la Paléontologie va se trouver en désaccord avec le Transformisme.*

Naturellement, il n'est plus douteux, aujourd'hui, que ce désaccord ne peut être qu'apparent.

Encore faut-il le démontrer.

Tel est le but du présent travail.

**II. Origine des Holocéphales.** — Nous ne sommes pas en mesure, actuellement, d'établir une Phylogénie détaillée des Holocéphales, comme celle des Dipneustes, par exemple. (1)

Il est, pourtant, bien difficile d'échapper à la conclusion :

« *Les Holocéphales sont les descendants des Cochliodontes.* » (2)

Car :

1. La série *Cestracion-Psephodus-Cochliodus-Deltoptychius* nous montre les étapes par lesquelles la dentition des Requins a dû passer pour donner naissance à celle des Chimères. (3)

2. D'autant plus que la dentition des premiers Holocéphales indiscutables (*Squalorajidæ* et *Myriacanthidæ*, du Jurassique) diffère moins de celle des Cochliodontes que ne le fait la dentition des *Chimæridæ*, famille plus récente. (4)

(1) L. DOLLO. *Sur la Phylogénie des Dipneustes.* BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ BELGE DE GÉOLOGIE. Vol. IX. 1895. p. 79.

(2) L. DOLLO. *Sur quelques points d'Éthologie paléontologique,* etc. p. 135.

(3) A. S. WOODWARD. *The Evolution of Sharks' Teeth.* NATURAL SCIENCE. Vol. I. 1892. p. 673.

(4) « The Jurassic families of *Squaloraiidæ* and *Myriacanthidæ*, however, exhibit a more primitive arrangement. Their dental plates are thin, presenting considerable superficial resemblance to those of certain Cochliodont Elasmobranchs. » A. S. WOODWARD. *Vertebrate Palæontology.* Cambridge, 1898. p. 55.



3. Et que nous connaissons, en *Menaspis* (1), un genre tellement bien intermédiaire entre les *Cochliodontes* typiques et les *Holocéphales* typiques que, parmi les paléontologistes autorisés, certains le rangent dans les *Cochliodontes* (2) et d'autres dans les *Holocéphales*. (3)

4. Or, les *Cochliodontes* typiques sont *carbonifères*, — *Menaspis* est *permien*, — et les premiers *Holocéphales* typiques sont *liasiques*.

La *série morphologique* est donc, en même temps, une *série chronologique* et porte, par conséquent, tous les caractères d'une *généalogie*.

5. Enfin, si on considère que les *Holocéphales* sont de véritables *Chondroptérygiens*, et que leurs caractères propres, — Dentition mylodonte, Autostylie, Opercule, Abaissement et Allongement de la Deuxième Dorsale, Queue géphyrocercue (4), chez *Chimæra*, notamment, — sont des adaptations à la *Vie Benthique* et au *Régime Conchifrage*, — on ne peut douter que les Chimères et leurs parents sont des *Requins spécialisés* en vue de ce genre de vie et de ce régime.

Et quels Requins fossiles mieux que les *Cochliodontes* pourraient être regardés comme les stades précurseurs de cette Évolution?

**III. Où est la contradiction?** — Ce n'est pas qu'on ne se fût point aperçu antérieurement des affinités des *Cochliodontes* et des *Holocéphales*.

K. A. Zittel écrit même : (5)

« Die heutigen Vertreter der Holocephalen stellen nur noch den dürftigen Ueberrest einer ehemals viel stärker verbreiteten Selachiergruppe dar, die bereits im Devon beginnt und vielleicht mit den Cochliodontiden in genetischen Beziehungen steht. »

Sans voir la *contradiction* dans laquelle il tombe.

(1) O. JAEKEL. *Ueber Menaspis*. SITZUNGSBERICHTE DER GESELLSCHAFT NATURFORSCHENDER FREUNDE ZU BERLIN: 1891. p. 115.

— O. REIS. *Ueber die Kopfstacheln bei Menaspis armata*. Munich, 1891.

Se rappeler, encore, ici, *Oracanthus armigerus* :

— R. H. TRAQUAIR. *Notes on Carboniferous Selachii*. GEOLOGICAL MAGAZINE. Vol. V. 1888. p. 86.

(2) K. A. ZITTEL. *Grundzüge*, etc. p. 540.

(3) B. DEAN. *In the matter of the Permian Fish Menaspis*. AMERICAN GEOLOGIST. Vol. XXXIV. 1904. p. 53.

(4) L. DOLLO. *Sur la Phylogénie des Dipneustes*, etc. p. 90.

— L. DOLLO. *Poissons de l'Expédition Antarctique Belge*. RÉSULTATS DU VOYAGE DU S. Y. BELGICA EN 1897, 1898, 1899, SOUS LE COMMANDEMENT DE A. DE GERLACHE DE GOMERY. Anvers, 1904. p. 235.

(5) K. A. ZITTEL. *Grundzüge*, etc. p. 547.



Puisque les *Holocéphales* peuvent être des *Cochliodontes spécialisés*, — et non l'inverse.

Et que, d'autre part, — si les *Ptyctodontes* sont des *Holocéphales*, — alors les *Holocéphales*, remontant au Dévonien, sont *plus anciens que leurs ancêtres*, — attendu que les *Cochliodontes* ne se rencontrent pas avant le Carbonifère.

Voilà la *contradiction*.

Voilà pourquoi les indications de parenté entre les *Cochliodontes* et les *Holocéphales*, — assez significatives, cependant, — n'ont jamais pu être appréciées à leur juste valeur.

Il y avait là une impasse dont il fallait sortir.

**IV. Solution du problème** — Or, si les *Ptyctodontes* ne sont pas des *Holocéphales*, tout est résolu.

Voilà donc ce qu'il fallait démontrer.

C'est ce qu'il était déjà possible de faire (je le ferai dans un instant) avant la publication du dernier mémoire de M. Jaekel, — *et c'est ce qui m'avait conduit à la conclusion que j'ai donnée sans démonstration (1), et que je désire justifier aujourd'hui.*

Je sais bien qu'il y a, aussi, l'*Insuffisance des Documents paléontologiques*.

Elle est réelle, dans un grand nombre de cas, c'est vrai. Mais il ne faudrait pas abuser de cet argument, comme je l'ai prouvé, à propos des *Dipneustes* (2).

Et reculer, ainsi, par des idées préconçues, les solutions accessibles dès maintenant.

### III.

## LES PTYCTODONTES NE SONT PAS DES HOLOCÉPHALES.

1. — *Tous les Ptyctodontes* n'ont que *deux paires* de plaques dentaires, — tandis que *tous les Holocéphales typiques* en ont *trois paires* (3).

(1) L. DOLLO. *Sur quelques points d'Éthologie paléontologique*, etc. p. 135.

(2) L. DOLLO. *Sur la Phylogénie des Dipneustes*, etc. p. 82.

(3) A. S. WOODWARD. *Catalogue*, etc. Part II. p. 37.

— Peut-être, même, *quatre paires* chez les *Holocéphales typiques les plus anciens* (*Myriacanthus*) et les *plus primitifs* (B. DEAN. *Chimæroid Fishes*, etc., p. 137).



Si les Ptyctodontes sont des Holocéphales, — *les plus anciens Holocéphales* sont donc *les plus spécialisés*.

Comment, dès lors, ont-ils pu donner naissance à leurs successeurs?

Impossible. Et ceci est une nouvelle application de l'*Irréversibilité de l'Évolution* (1).

2. — Si même *Rhamphodus* a une *deuxième* paire de *plaques dentaires supérieures*, — ce qui n'est pas définitivement établi (2), cette paire, *postérieure*, est *rudimentaire*.

Mais, — chez *tous les Holocéphales typiques*, — la *paire postérieure de plaques dentaires supérieures* est *fonctionnelle* (3).

Par conséquent, dans cette hypothèse encore, *Rhamphodus* serait *plus spécialisé* que ses *successeurs*.

Et comment ceux-ci pourraient-ils en sortir?

(1) L. DOLLO. *Les Lois de l'Évolution*. BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ BELGE DE GÉOLOGIE. Vol. VII. 1893. p. 164.

A ce propos, M. G. von Arthaber, Privatdozent de Paléontologie à l'Université de Vienne, écrivait récemment :

« Aber auch dieses Axiom ist nicht unumstösslich und seine theoretische Regel bindet die Entwicklung der Organismenwelt keineswegs vollständig, welche Ausnahmen derselben, und zwar nicht einmal selten gestattet. Ich weise nur auf die isodonten Cetaceen hin, die von anisodonten Vorfahren abstammen, die ihrerseits wieder isodonte Ahnen besessen haben. » G. VON ARTHABER. *Beiträge zur Kenntnis der Organisation und der Anpassungserscheinungen des Genus Metriorhynchus*. BEITRÄGE ZUR PALÄONTOLOGIE UND GEOLOGIE OESTERREICH-UNGARNS UND DES ORIENTS. Vol. XIX. 1906. p. 301.

Or, l'Évolution de la Dentition des Cétacés est un des plus beaux exemples de l'Irréversibilité de l'Évolution.

Puisque la *Dentition isodonte secondaire* n'est pas un retour à la *Dentition isodonte primitive*, mais une dentition isodonte de valeur morphologique toute différente.

Il est fâcheux que M. von Arthaber n'ait pas attendu d'avoir compris, pour contredire.

La chose est d'autant plus regrettable que cet auteur aurait pu trouver à Vienne même, en la personne de M. O. Abel, Chargé de cours de Paléontologie à l'Université, un biologiste très compétent pour lui expliquer le cas [O. ABEL. *Les Odontocètes du Boldérien (Miocène supérieur) d'Anvers*. MÉMOIRES DU MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE DE BELGIQUE. Vol. III. 1905. p. 30].

(2) Voir, plus haut, p. 97, note 5.

(3) A. S. WOODWARD, *Vertebrate Palæontology*, etc. pp. 57 et 58.

— A. S. WOODWARD, *Catalogue*, etc. Part II. pp. 43 et 54.

— K. A. ZITTEL. *Grundzüge*, etc. p. 548.

— O. JAEKEL. *Ueber Rhamphodus*, etc. p. 388.



3. — Enfin, les *premiers Holocéphales typiques* ont une *dent présymphysienne* à la mandibule (1).

Or, tous les *Ptyctodontes* en sont *dépourvus*.

S'ils l'ont *perdue*, — et si les *Ptyctodontes* sont des *Holocéphales*, — voilà, de nouveau, les *plus anciens Holocéphales plus spécialisés* que leurs *successeurs*.

Et si, — contre toute vraisemblance, — la dent présymphysienne représentait les plaques mandibulaires des *Ptyctodontes* soudées, — alors les *Ptyctodontes* auraient déjà perdu la paire de plaques mandibulaire des *Holocéphales typiques*, — et ils seraient, quand même, plus spécialisés que leurs descendants supposés.

4. — D'autre part, — les *plaques dentaires* des *Ptyctodontes* sont assez *épaisses* (notamment chez *Ptyctodus* et *Palæomylus*) (2).

Tandis que, — les *plaques dentaires* des *premiers Holocéphales typiques* sont encore *minces* (3).

C'est-à-dire qu'une fois de plus, — les *Ptyctodontes* sont *plus spécialisés* que les *premiers Holocéphales typiques*, — dans l'adaptation au Régime Conchifrage, — quoique leurs *prédécesseurs*, chronologiquement.

5. — Maintenant, il faut distinguer, parmi les *Ptyctodontes*, comme parmi les *Holocéphales typiques*, d'après la nature de l'alimentation, des formes *cisaillantes* et des formes *triturantes* :

I. PTYCTODONTES.	{	1. F. Cisaillantes. . . . .	<i>Rhamphodus</i> (4).
		2. F. Triturantes. . . . .	<i>Ptyctodus</i> (5).
II. HOLOCÉPHALES.	{	1. F. Cisaillantes. . . . .	<i>Amylodon</i> (6).
TYPIQUES.		2. F. Triturantes. . . . .	<i>Edaphodon</i> (7).

(1) A. S. WOODWARD. *On a New Specimen of the Chimæroid Fish, Myriacanthus paradoxus, from the Lower Lias near Lyme Regis (Dorset)*. QUARTERLY JOURNAL OF THE GEOLOGICAL SOCIETY OF LONDON. Vol. LXII. 1906. p. 3.

(2) *Ptyctodus molaris* : « It represents the left lower jaw and is 6 cm. in length, but at least 1 cm. has been broken away from the posterior end. Its maximum thickness, which occurs just below and behind the tritor, is 1.2 cm. » C. R. EASTMAN. *Dentition of Devonian Ptyctodontidæ, etc.* p. 475.

— *Palæomylus crassus* : « Crown thick and strong. » J. S. NEWBERRY. *Descriptions, etc.* p. 313.

(3) *Myriacanthidæ* : « The normal dental plates, though appearing robust, are as thin as those of *Squaloraja,...* » A. S. WOODWARD. *Vertebrate Palæontology, etc.* p. 57.

(4) O. JAEKEL. *Ueber Rhamphodus, etc.* p. 389.

(5) A. S. WOODWARD. *Catalogue, etc.* Part II. p. 37.

(6) R. STORMS. *Troisième note sur les Poissons du terrain Rupélien*. BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ BELGE DE GÉOLOGIE. Vol. VIII. 1894. p. 73.

Forme *cisaillante secondaire*, — par suite de l'Évolution régressive du Régime conchifrage, — comme en témoigne un dernier reste de Triturateur, — et d'accord avec la Chronologie (Oligocène moyen).

(7) A. S. WOODWARD. *Catalogue, etc.* Part II. p. 73.



Naturellement, les dernières ont, seules, des *Triturateurs*.

6. — Les *Triturateurs* des *Ptyctodontes*, — dans le seul cas suffisamment étudié (*Ptyctodus*), — sont déjà bien différenciés (1).

Les *Triturateurs* des premiers *Holocéphales typiques* ne sont pas différenciés (*Squalorajidæ*), — ou n'ont pas de limites nettement définies (*Myriacanthidæ*) (2).

A ce point de vue aussi, les *précurseurs* auraient dépassé leurs *rejetons*, dans l'*Adaptation* au Régime *Conchifrage*.

7. — D'ailleurs, la *structure des dents* des *Holocéphales typiques* n'est pas identique à celle des dents des *Ptyctodontes*.

C. H. Pander dit même que cette dernière est intermédiaire entre celle des *Chimères* et celle des *Gymnodontes* (3).

Rapprochement empirique, comme on pouvait en faire avant l'introduction du Transformisme en Biologie, mais qui montre que la détermination des *Ptyctodontes* comme *Holocéphales* ne repose pas, notamment en ce qui concerne la structure des dents, sur une coïncidence absolue.

8. — Bien mieux, — pour le seul cas suffisamment étudié (*Ptyctodus*), — la *structure des Triturateurs* est différente dans les *Ptyctodontes* et dans les *Holocéphales typiques*.

M. Woodward écrit, en effet (4) :

1. *Holocéphales typiques*. — « Tritors are specially hardened by the deposition of salts within and around groups of medullary canals, which rise at right-angles to the functional surface. »

2. *Ptyctodontes*. — « The tritors, two in number in the typical species, are well differentiated, consisting of hard, punctate, superimposed laminæ, arranged obliquely to the functional surface. »

Formations hétérologues. Cas de Convergence. Pas de connexion génétique, sous ce rapport non plus, entre les *Ptyctodontes* et les *Holocéphales typiques*.

9. — Sauf *Squaloraja*, — pour lequel la chose s'explique par l'adaptation à la Vie Benthique Dépressiforme (5), — tous les *Holocé-*

(1) A. S. WOODWARD. *Catalogue*, etc. Part II. p. 37.

(2) A. S. WOODWARD. *Vertebrate Palæontology*, etc. p. 57.

(3) C. H. PANDER. *Ueber die Ctenodipterinen*, etc. p. 51.

(4) A. S. WOODWARD. *Vertebrate Palæontology*, etc. pp. 54 et 55.

(5) L. DOLLO. *Poissons de l'Expédition Antarctique Belge*, etc. p. 106.



*phales typiques*, bien définis, ont une *épine* en avant de la *première dorsale*.

Mais on n'a *jamais* trouvé d'*épine chiméroïde* avec la dentition des *Ptyctodontes* (1), — tandis que les *Cochliodontes* possédaient l'*épine* dont il s'agit (2).

Les *Ptyctodontes* l'avaient-ils perdue? — Alors, ils sont, encore une fois, plus spécialisés que leurs successeurs prétendus.

N'en ont-ils jamais eu? — Alors, c'est une nouvelle divergence avec les *Holocéphales typiques*.

10. — Si les *Ptyctodontes* sont des *Holocéphales*, — non seulement ceux-ci commencent par leurs formes les plus spécialisées, — ce qui est contraire à une série évolutive, — mais il y a une *lacune énorme* (Carbonifère, Permien, Trias) *entre* les *premiers Holocéphales* (Dévonien) et les *premiers Holocéphales typiques* (Lias).

Et cela quand il y a tant de *Chondroptérygiens mylodontes* (*Cochliodontes*) dans le Carbonifère, — indiquant, comme la grande abondance des *Coquilles*, que le Régime *Conchifrage* n'avait pas cessé, pour les *Poissons*, pendant les temps intermédiaires.

11. — En résumé, — la *Chronologie* (*Biostratigraphie*), — la trop grande *Spécialisation*, — l'*Irréductibilité* de certains caractères, — montrent que *les Ptyctodontes ne sont pas des Holocéphales*.

A partir du *Lias*, ceux-ci constituent un groupe homogène, — dont l'*origine* doit être cherchée dans les *Cochliodontes*.

En d'autres termes, — les *Ptyctodontes* nous représentent un cas de *Convergence* avec les *Holocéphales*, — pour la *Dentition*, — comme les *Dipneustes*.

#### IV.

### LES PTYCTODONTES SONT DES ARTHRODÈRES.

1. — Si les *Ptyctodontes* ne sont pas des *Holocéphales*, que peuvent-ils être?

---

(1) « Neither have dorsal fin-spines, such as occur in most other Chimæroids, been positively established as belonging to this family. » C. R. EASTMAN. *Dentition of Devonian Ptyctodontidæ*, etc. p. 473.

(2) « The genus *Helodus* is the only undoubted Cochliodont hitherto discovered showing remains of the body; and it exhibits at least one spinous dorsal fin,... » A. S. WOODWARD, *Vertebrate Palæontology*, etc. p. 42.



Vu la Faune ichthyologique dévonienne, telle qu'elle nous apparaît aujourd'hui :

1. — Un groupe *sui generis*.

2. — Ou, par voie d'exclusion, en considérant les groupes connus, des *Arthrodères*.

Or, nous commençons à avoir une idée assez précise des grandes catégories de Poissons dévoniens, — et on n'aperçoit pas très bien quel groupe *sui generis* les *Ptyctodontes* formeraient.

Par conséquent, — aussi longtemps qu'il sera possible d'éviter la première hypothèse, il vaut mieux ne pas l'invoquer, — d'autant plus qu'elle recule la difficulté sans la résoudre.

2. — Il y a une *ressemblance* indéniable entre la *dentition* des *Ptyctodontes* et celle de *Dinichthys*. (1)

3. — La découverte, — signalée dès 1903, — par M. Jaekel, — dont elle n'ébranla, cependant, pas, alors, la conviction que les *Ptyctodontes* étaient des *Holocéphales*, — de la dentition de *Rhamphodus* dans un *gisement* particulièrement *riche* en *Arthrodères* est en faveur du même rapprochement :

« Unter den bei Wildungen im Oberdevon ausserordentlich zahlreichen Panzern verschiedenartigster Placodermen fand sich im letzten Sommer auch ein Holocephalen-Gebiss,... » (2)

4. — Mais tout cela, naturellement, ne valait pas une *association de gisement* indiscutable, — établissant que la *dentition* d'un *Ptyctodonte déterminé* appartenait bien à un *Arthrodère typique*.

J'aurais pu attendre cette association, — au lieu de publier ma communication préliminaire.

Je l'attendis, d'ailleurs, durant plusieurs années.

Quand, — en complétant ma bibliographie, — je m'avisai que l'opinion de mes *prédécesseurs* était tellement *unanime*, — sur l'attribution des *Ptyctodontes* aux *Holocéphales*, — que, si on rencontrait l'*association désirée*, — elle serait, certainement, *regardée* comme *hétérogène*, — et rejetée comme dépourvue de valeur démonstrative.

La question de la *Phylogénie des Chimères*, — à laquelle je m'inté-

(1) A. S. WOODWARD. *Catalogue*, etc. Part II, p. 300.

(2) O. JAEKEL. *Ueber Rhamphodus*, etc. p. 383.



resse depuis plus de dix ans, — ne pouvant, à mon avis, faire *aucun progrès* aussi longtemps que la *question des Ptyctodontes* ne serait pas définitivement *résolue*, — je me décidai, l'année dernière, à faire connaître mes conclusions, — pour *changer la direction des idées*.

5. — Cette initiative ne tarda pas à être couronnée de succès, — car, bientôt *après l'apparition* de mon travail, — M. Jaekel annonça avoir trouvé la *dentition* et le *squelette* de *Rhamphodus* réunis. (1)

Or, il ressort du mémoire de notre savant Collègue de Greifswald, — notamment de la comparaison avec *Cocosteus*, — et quoi qu'on puisse penser du rapprochement avec les Acipenséroïdes et du Tableau phylogénique final, que je ne veux pas discuter ici, — que *Rhamphodus est un Arthrodère*.

Ce qui, si on admet, jusqu'à nouvel ordre, — comme tous les paléontologistes, sauf M. Jaekel, — que les Ptyctodontes forment un groupe homogène, — revient à dire : *les Ptyctodontes sont des Arthrodères*.

## V.

### CONCLUSIONS.

1. — Les *Ptyctodontes* sont des *Arthrodères*.

2. — Les *Holocéphales* sont des *Cochliodontes spécialisés*, en vue de l'Adaptation à la Vie Benthique et au Régime Conchifrage.

3. — Il n'y a *pas de conflit* entre la *Paléontologie* et le *Transformisme* dans le problème de la *Phylogénie* des Chimères.

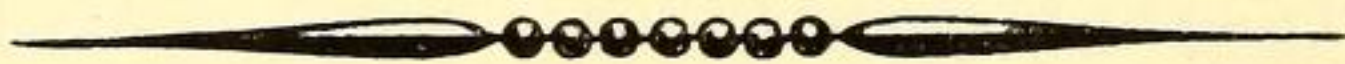
4. — La notion de l'*Irréversibilité de l'Évolution*, — qui m'a conduit aux conclusions que je viens de justifier, — a, une fois de plus, montré son utilité.

Puisque, — sans elle, — on serait amené à soutenir que des Organismes spécialisés peuvent redevenir primitifs, — pour se spécialiser à nouveau, — dans la même direction, ou dans une direction différente.

Postulat, qui, — à moins de disposer de séries paléontologiques absolument complètes, — ce dont nous sommes loin, — détruirait toute possibilité d'arriver à la *Phylogénie*, — but suprême, pourtant, de la *Morphologie*.

---

(1) O. JAEKEL. *Einige Beiträge*, etc. p. 180.





L. DOLLO.

LES PTYCTODONTES SONT DES ARTHRODÈRES.

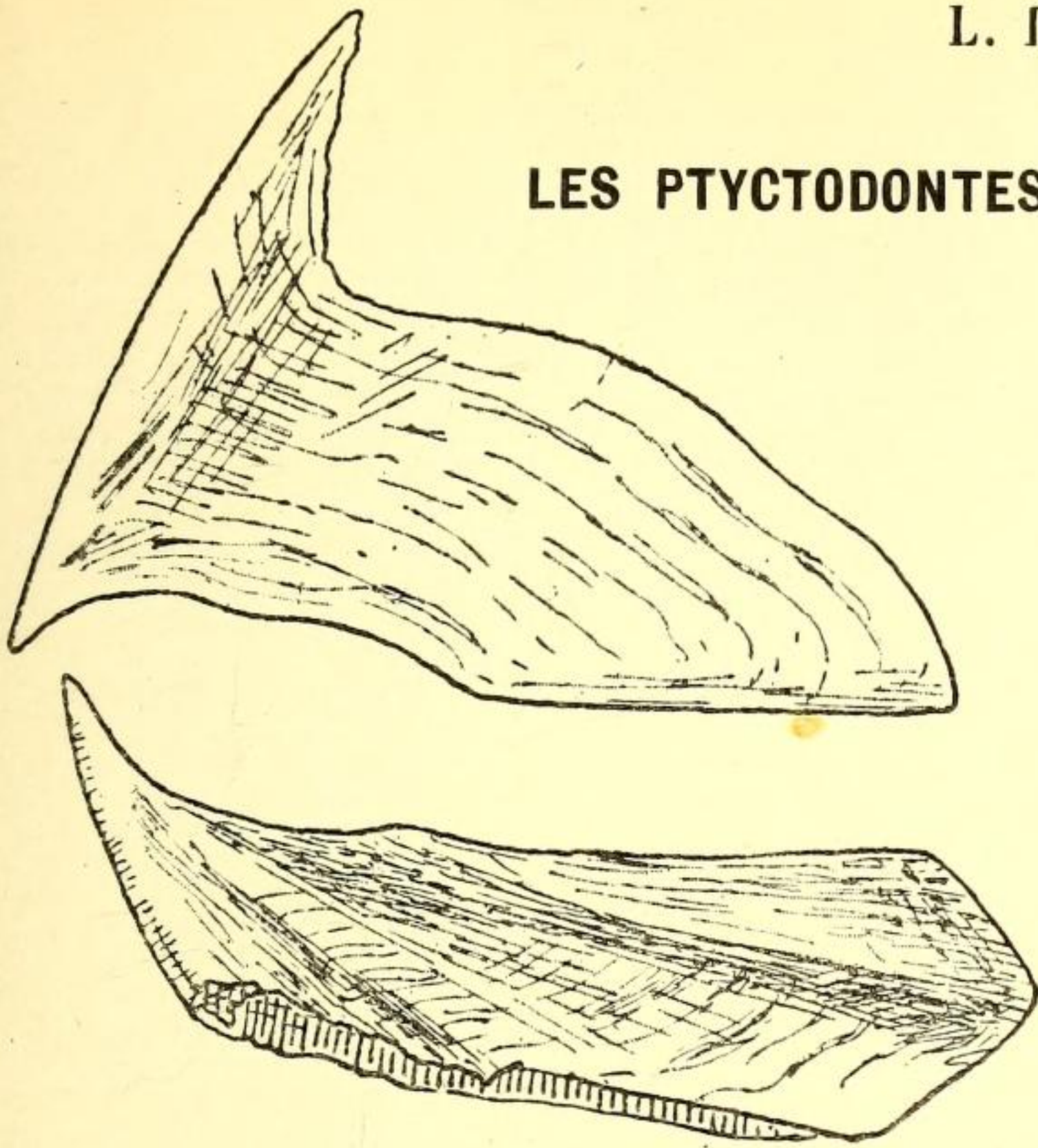


FIG. 1. — Dentition.  
Vue externe. — Un peu réduite.

ABRÉVIATIONS.

- |                 |                |
|-----------------|----------------|
| C — Collare.    | Nu. — Nuchale. |
| Ct — Cleithrum. | S. — Spinale.  |
| Cv — Clavicula. |                |

Convergence entre ces alliés de *Coccosteus* et les Holocéphales, puis les Dipneustes, pour les plaques dentaires.

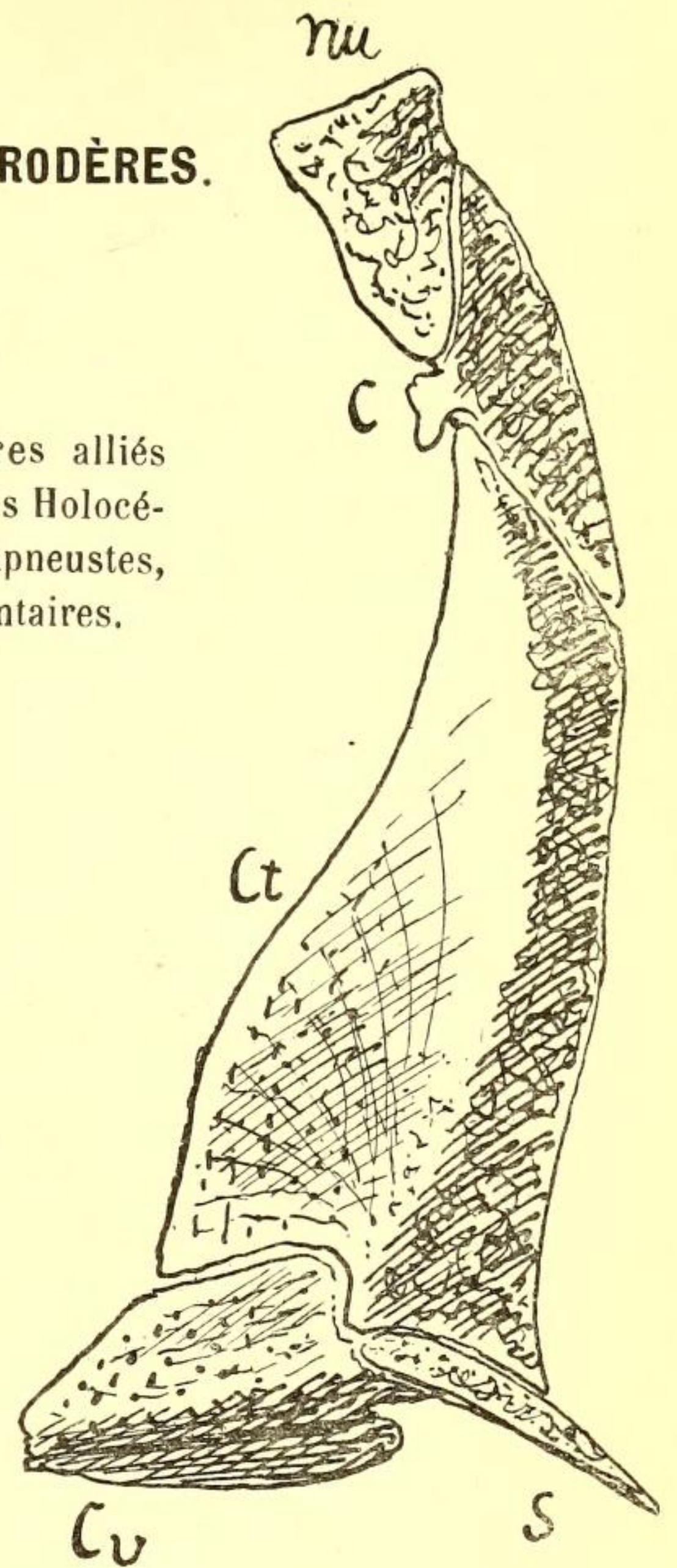


FIG. 2. — Ceinture scapulaire.  
Profil gauche. — Un peu réduit.

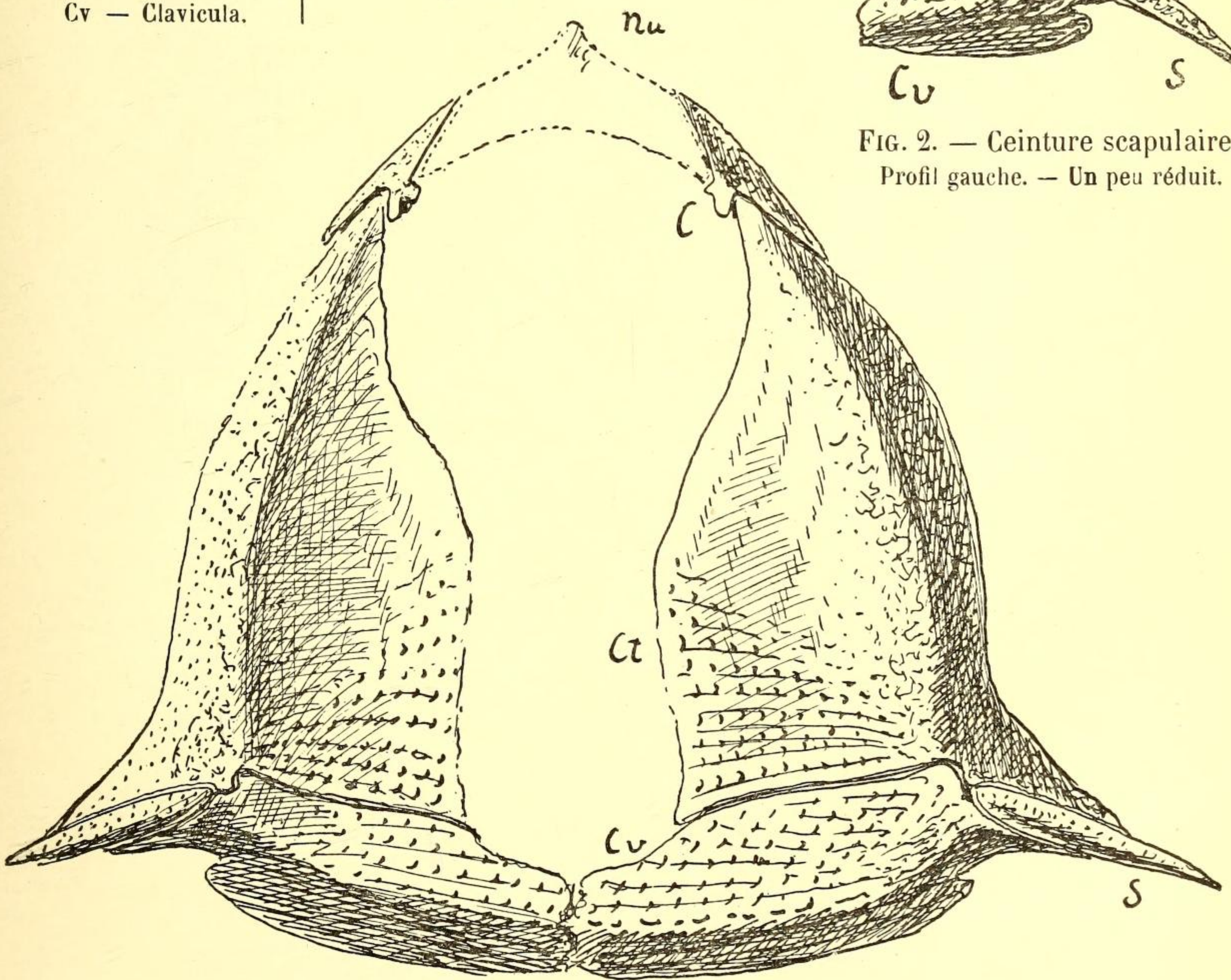


FIG. 3. — Ceinture scapulaire.  
Vue de face. — Grandeur naturelle.

**Rhamphodus tetrodon, Jaekel, 1903. — Dévonien supérieur.**

Ense bei Wildungen (Principauté de Waldeck). — Ptyctodontidæ (Arthrodères).

Type : Musée royal d'Histoire naturelle de Berlin.

D'après M. O. Jaekel (Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. 1906. pp. 181, 182, 184).