

la nature  
et ses merveilles

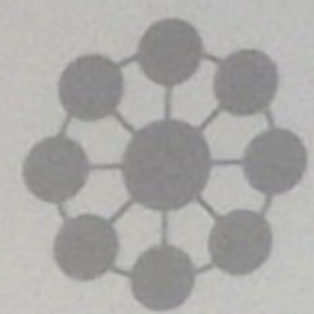
Grange  
Batelière

# FOSSILES

invertébrés







la nature et ses merveilles

# LES FOSSILES

invertébrés

par

GIOVANNI PINNA

Sous-directeur du Musée municipal d'Histoire naturelle de Milan

photographies de

CARLO BEVILACQUA

Conseiller technique pour la version française

EDOUARD-HENRI LANTERNO

Docteur ès sciences, géologue

GRANGE BATELIÈRE — PARIS

Les fossiles reproduits dans cet ouvrage font partie des collections du Musée municipal d'Histoire naturelle de Milan sauf ceux figurant à la page 9 et au bas de la page 61 qui appartiennent au Musée d'Histoire naturelle de Vérone.

Les dessins ont été exécutés par Mario Logli.

Édité par  
GRANGE BATELIÈRE S.A.  
10, rue Chauchat, Paris 9<sup>e</sup>

Diffusé en Suisse par  
ÉDITIONS KISTER S.A.  
33, quai Wilson, Genève

Diffusé en Belgique par  
ÉDITIONS ÉRASME  
Bruxelles-Anvers

Dépôt légal 2<sup>e</sup> trimestre 1973

© ISTITUTO GEOGRAFICO DE AGOSTINI - NOVARA - 1972  
© GRANGE BATELIÈRE - PARIS - 1973  
Printed in Italy by I.D.G.A., Novara, Officine Grafiche - 1973

*Ce volume sur les invertébrés fossiles, destiné en particulier aux amateurs et aux collectionneurs, n'a pas et ne peut avoir l'ambition d'être un manuel de systématique. La variété des restes fossiles est en effet telle qu'elle rend impossible la réalisation d'un ouvrage qui, illustrant les organismes animaux et végétaux que l'on trouve dans les roches, pourrait être utilisé pour leur détermination.*

*Nous nous proposons de ne donner ici qu'un aperçu général des fossiles les plus communs, soit les fossiles d'invertébrés qui, par leur grande diffusion et par leurs dimensions généralement réduites, se rencontrent le plus facilement et peuvent être récoltés le plus commodément.*

*Les invertébrés fossiles sont ainsi présentés dans un ordre systématique, en allant des plus simples aux plus évolués: chaque grand groupe, ou phylum, fait l'objet d'un chapitre, précédé d'un petit tableau présentant ses grandes divisions systématiques. Pour chaque groupe, on a donné les critères de classification, sa répartition dans le temps et les caractères anatomiques généraux permettant, après avoir identifié les échantillons trouvés, d'effectuer une première classification du matériel recueilli.*

*La classification adoptée dans ce volume est en général celle utilisée par R. C. Moore dans son Treatise on Invertebrate Paleontology, grand ouvrage comprenant de nombreux volumes, actuellement encore en cours de publication et édité par la Geological Society of America, avec la collaboration des savants du monde entier dans leurs spécialités respectives.*

*Suivant cette classification, on a groupé sous le nom générique de « vers » — terme qui n'est plus en usage dans la systématique zoologique — certains phyla occupant des positions systématiques très différentes ou même incertaines; les entoproctes et les ectoproctes, considérés désormais comme des phyla séparés, ont été traités comme des subphyla du phylum des bryozoaires; les onychophores, enfin, ont été inclus dans le phylum des arthropodes avec la valeur d'un subphylum. En outre, pour la commodité de l'exposé, on n'a pas tenu compte de la classification très complexe des céphalopodes adoptée dans le traité de Moore; à cette classification on a préféré celle de Shrock et Twenhofel (1953).*

*Tous les échantillons figurés appartiennent aux collections paléontologiques du Musée municipal d'Histoire naturelle de Milan, à l'exception des échantillons de la page 9 et du bas de la page 61, qui font partie des collections du Musée d'Histoire naturelle de Vérone.*

*Je tiens à remercier le professeur Cesare Conci, directeur du Musée municipal d'Histoire naturelle de Milan et le professeur Giuseppe Pelosio, assistant ordinaire de paléontologie à l'Université de Parme, pour les précieux conseils qu'ils m'ont donnés pendant l'établissement du texte.*

GIOVANNI PINNA  
Musée municipal d'Histoire naturelle de Milan

## Sommaire

1 Les fossiles et la fossilisation	58 Subphylum des antennates
7 But et méthodes de la paléontologie	58 Classe des crustacés
13 Les invertébrés fossiles	60 Classe des myriapodes
13 Les protozoaires	62 Classe des insectes
15 Les radiolaires	65 Les mollusques
15 Les foraminifères	66 Classe des monoplacophores
17 Les porifères	66 Classe des polyplacophores
21 Classe des démosponges	68 Classe des scaphopodes
21 Classe des hexactinellides	70 Classe des lamellibranches
21 Classe des calcisponges	79 Classe des gastéropodes
21 Les archaeocyathidés	83 Sous-classe des prosobranches
22 Les coelentérés	84 Sous-classe des opisthobranches
26 Classe des protoméduses	86 Sous-classe des pulmonés
26 Classe des dipleurozoaires	87 Classe des céphalopodes
26 Classe des scyphozoaires	88 Sous-classe des nautiloïdés
27 Classe des hydrozoaires	93 Sous-classe des ammonoïdés
30 Classe des anthozoaires	99 Sous-classe des dibranchiaux
33 Les bryozoaires	105 Les échinodermes
37 Les brachiopodes	106 Classe des édiroastéroïdés
43 Classe des inarticulés	106 Classe des cystidés
44 Classe des articulés	108 Classe des blastoïdés
46 Les « vers »	108 Classe des holothurides
49 Les arthropodes	112 Classe des crinoïdés
50 Subphylum des onychophores	112 Classe des stelléroïdés
50 Subphylum des trilobitomorpes	117 Classe des échinides
50 Classe des trilobitoïdés	120 Les graptolites
51 Classe des trilobites	124 Les empreintes et les traces de vie
57 Subphylum des chélicérates	127 Recherche et préparation des fossiles
	128 Bibliographie

## Index des fossiles cités

Les chiffres fins indiquent les pages où sont décrits les fossiles; les chiffres en gras indiquent les pages où ils sont figurés.

<i>Acanthoteuthis speciosa</i> 104	Brachiopodes ( <i>Brachiopoda</i> ) 37, 37,	Ctenostomes ( <i>Ctenostomata</i> ) 35, 36	Euryptéridés ( <i>Eurypterida</i> ) 57
Acrotétridés ( <i>Acrotetrida</i> ) 43	38, 39, 40, 41, 42, 43	<i>Cyathocrinus goniodactylus</i> 108	<i>Eurypterus</i> 57
<i>Acteonella</i> sp. 85	Brachioures 60, 61, 62	<i>Cyathophyllum hypocrateriforme</i> 24	<i>Eurypterus lacustris</i> 60
<i>Aeger insignis</i> 64	Branchiopodes ( <i>Branchiopoda</i> ) 51,	Cyclotomes ( <i>Cyclotomata</i> ) 36	<i>Eurypterus romipes</i> 60
<i>Agathiceras frechi</i> 91	58	<i>Cymatoplebia longilata</i> 3	<i>Eutrophoceras dekayi</i> 87
<i>Agnostida</i> 52, 56	<i>Brooksella</i> 22, 26	<i>Cyphosoma koenigi</i> 116	<i>Euzonosoma</i> sp. 113
Alyonières 31	<i>Brooksellida</i> 25	<i>Cytoceras lineatum</i> 87	<i>Fenestella bohemica</i> 36
Allogromidés 15	Bryozoaires ( <i>Bryozoa</i> ) 33, 33, 34, 35,	Cystidés ( <i>Cystoidea</i> ) 105, 106, 108	<i>Fenestellidae</i> 37
<i>Amiskwia</i> 48	36	<i>Dactyloceras commune</i> 96	<i>Fissurella italica</i> 78, 83
Ammonites 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95,	<i>Burgessia</i> 51	Dactylozoites 28	<i>Fistulipora carbonaria</i> 36
96, 97, 101	<i>Burgessia bella</i> 50	<i>Dalmanites caudatus</i> 53	<i>Flabellipecten</i> 61
Ammonitida 98	<i>Calceola sandalina</i> 29	<i>Dalmanites socialis</i> 58	<i>Flabellipecten cristatus</i> 71
Ammonitina 98	Calcisponges ( <i>Calcispongia</i> ) 17, 21	Décapodes ( <i>Decapoda</i> ) 66, 99	<i>Flabellipecten flabelliformis</i> 70
Ammonoïdés ( <i>Ammonoidea</i> ) 66, 88,	<i>Calliphylloceras nilsoni</i> 93	<i>Demirastrites triangulatus</i> 122	<i>Flexibilia</i> 115
93, 98	<i>Camerata</i> 115	Démospouges ( <i>Demospongia</i> ) 17, 21	Foraminifères 15
<i>Anaptycia</i> 98	<i>Cardioecia neocomitensis</i> 35	Dendroidés ( <i>Dendroidea</i> ) 120	<i>Fucoides</i> sp. 125, 127
<i>Anarcestina</i> 98	<i>Cellepora</i> sp. 33	<i>Dentalium sexangulum</i> 65	<i>Furcaster paleozoicus</i> 114
<i>Anosaurus</i> 5	Céphalopodes ( <i>Cephalopoda</i> ) 66, 87	Dibranchiaux ( <i>Dibranchiata</i> ) 66, 88,	<i>Fusinus clavatus</i> 83
Annélidés ( <i>Anellida</i> ) 46, 47	<i>Cephalodictidea</i> 120	99	<i>Fusulina</i> 14, 16
Anisomyaires ( <i>Anisomyaria</i> ) 66, 68,	<i>Ceratitina</i> 98	Dickinsonia 22, 26	Gastéropodes 6, 11, 77, 78, 79, 80, 81,
69, 72, 77	Cérianthipathaires ( <i>Ceriantipatharia</i> )	Dickinsoniides 25	84, 85, 86
Antennates ( <i>Antennata</i> ) 50, 58	25, 31	<i>Dicyonema flabelliforme</i> 121	Gastrozoites 28
Anthozoaires ( <i>Anthozoa</i> ) 24, 25, 30	<i>Cerithium</i> 80	<i>Dicyonema</i> 17	<i>Gemellaria</i> sp. 45
Aplacophores ( <i>Aplacophora</i> ) 66	Chélicérates 50, 51, 57	Dipleurozoaires 25, 26	Gigantotraces voir Euryptéridés
Aptérygotes 63	Chétognathes ( <i>Chetognatha</i> ) 48	Diptères 64	<i>Glycymeris</i> 48, 71
<i>Aptycus</i> 95, 98, 99	Chélostomes ( <i>Chelostomata</i> )	<i>Discina calymene</i> 38	<i>Goniatitina</i> 98
Arachnides ( <i>Arachnida</i> ) 51	35, 37	<i>Discoceratites</i> sp. 91	Gonozoites 28
<i>Archaeopteryx</i> 2, 12	<i>Chiton</i> sp. 66, 68	<i>Discocyclina</i> 15	Graptolites 120, 121, 122, 122
Archaeocyathidés 20, 21, 21	<i>Chrysolomus contrarius</i> 81	<i>Dolerolema</i> 56	Graptoloïdés 120
Archéogastéropodes ( <i>Archaeo-</i>	Cidaridés 120	Echinides ( <i>Echinoidea</i> ) 105, 106, 117,	<i>Gryphaea</i> 68
<i>gastropoda</i> ) 66, 77, 78, 81, 83	<i>Cirripèdes</i> ( <i>Cirripedia</i> ) 58	118, 119, 119	<i>Gryphus</i> 45
<i>Arctica islandica</i> 75	Cirrotéuthoïdés ( <i>Cirroteuthoidea</i> )	Echinodermes ( <i>Echinodermata</i> ) 105	Gymnolèmes ( <i>Gymnolamata</i> ) 35, 36
<i>Argyrotheca</i> 45	99	Ectoproctes 35	<i>Haliotis</i> 83
<i>Arnioceras</i> sp. 94	<i>Clarus clarus</i> 68	Edrioastéroïdés ( <i>Edrioastroidea</i> ) 105,	<i>Halyites catenularia</i> 30
<i>Arthropycus</i> sp. 125	<i>Clima</i> 21	106	<i>Harporoceras exaratum</i> 98
Arthropodes ( <i>Arthropoda</i> ) 49	<i>Clypeus plati</i> 119	Eleuthérozoaires ( <i>Eleutherozoa</i> ) 106	<i>Heliolites</i> sp. 32
Articules ( <i>Articulata</i> ) 39, 40, 107,	Coelentérés ( <i>Coelenterata</i> ) 22, 25	<i>Ellipsactinia</i> 29	<i>Helix</i> 11, 83, 87
115	<i>Coleia</i> sp. 60, 63	<i>Ellipsoccephalus hoffi</i> 99	<i>Helminthoides</i> 127
Astéroïdés ( <i>Asteroides</i> ) 117	<i>Coleia vialli</i> 62	<i>Elrathia kingi</i> 52	<i>Helminthoides labirintica</i> 126
<i>Astrangia lineata</i> 23	Coléoptères 63	<i>Emeraldella brooki</i> 50, 50	<i>Hemicidaris crenularis</i> 115
<i>Atrikokania</i> 20	Cnidaires ( <i>Cnidaria</i> ) 25	<i>Encrinurus</i> 115	Hémiptères 63
<i>Attractites indanensis</i> 103	Comatulidés ( <i>Comatulidae</i> ) 117	<i>Encrinurus</i> sp. 105, 110, 111, 115	<i>Heterocoela</i> 17
<i>Attractites</i> 101, 103	<i>Conocoryphe sulzeri</i> 51	Entéroproctes ( <i>Enteroprocta</i> ) 120,	<i>Heterostolea</i> 105
<i>Aturia aturi</i> 88	<i>Comalaria</i> sp. 26	122	Hexactinellides ( <i>Hyalospogon</i> ) 17,
Aulacoceratidés 100	<i>Comalata</i> 25, 26, 26	Entoproctes ( <i>Entoprocta</i> ) 35	21
<i>Aysheaia</i> 50	<i>Comas testudinarius</i> 7	<i>Esopocula</i> 20	<i>Hexagonaria</i> sp. 30
<i>Aysheaia pedunculata</i> 50	Copépodes ( <i>Copepoda</i> ) 58	<i>Ephoplites denarius</i> 100	Hexapodes voir Insectes
<i>Balanoglossus</i> 122	Coprolithe 124	Eponges 18, 19	<i>Hiceres</i> 47, 47
<i>Balanus</i> sp. 61	<i>Corynesochida</i> 56	Etrants ( <i>Errantia</i> ) 47, 48	<i>Hippurites</i> sp. 71, 79
Basommatophores	Crinoïdés ( <i>Crinoidea</i> ) 105, 106, 107,	Eryonides 60, 62	<i>Hippurites caliana</i> 76
( <i>Basommatophora</i> ) 66, 87	108, 109, 110, 111, 112	<i>Eryon arctiformis</i> 63	<i>Hippuritidae</i> 78
<i>Belamnitex sulcatus</i> 104	<i>Crioceratites emeries</i> 101	Euarthropodes ( <i>Euarthropoda</i> ) 50,	<i>Holothurides</i> ( <i>Holothuridae</i> ) 105,
Belamnitidés 101, 102, 103, 104	Crustacés ( <i>Crustacea</i> ) 51, 58	51	106, 107, 112
Belamnoïdés ( <i>Belamnoidea</i> ) 99	Cryptostomes ( <i>Cryptostomata</i> ) 35,	Eulamellibranches	<i>Homocoela</i> 17
Belamnotéuthidés 101	36, 37	( <i>Eulamellibranchia</i> ) 66, 73, 75, 78	Hydroïdés 25, 29
<i>Belierophon</i> 83	Ctenodonta 77	<i>Euomphalus</i> sp. 77	Hydrozoaires 25, 27
<i>Belierophon striatus</i> 77			Hyménoptères 64
Blastoïdés 105, 106, 106, 108			

Hyolithes 86  
 Ichtyostegia 12  
 Inadunoa 115  
 Inarticulés (*Inarticulata*) 39, 40, 43  
 Inoceramus balticus 74  
 Insectes (*Hexapoda*) 38, 60  
 Incardia cor 74  
 Isoptères 64  
 Keratosa 17  
 Lameliptychus meneghini 90  
 Lamellibranches 66, 68, 71, 72, 72, 74, 75  
 Leptoceras apalman 98  
 Lépidoptères 64  
 Libellula dohris 64  
 Libellules ou Odonates 63  
 Limules (*Limulus walchii*) 51, 55, 57, 61  
 Limulus 54, 61  
 Lingulella 41  
 Lingula 43  
 Lingula caninata 38  
 Lingulidés 43  
 Lithostrotés 21  
 Lithostrotion martini 27  
 Lloydolithus ornatus 57  
 Lorica 66  
 Lynceus 17  
 Lytoceras cornucopiar 93  
 Lytoceras 98  
 Macroforaminifères 15, 16  
 Macrozoaires 61  
 Magellania 43  
 Malacostracés 58  
 Marrella 51  
 Marrella spinulosa 50  
 Mazoniiformes (*Mazoniiforma*) 51  
 Megalodon gibbelsi 72  
 Megastoma 63, 63  
 Megateuthis gigantea 103  
 Mene rhombica 10  
 Mérostomes 57  
 Mérostomoides 50  
 Mésogastéropodes (*Mesogastropoda*) 83, 84  
 Mesolimulus walchii 61  
 Mesosaurus tumidus 2  
 Microaster coronatum 118  
 Microderoceras sp. 95  
 Millepora 29  
 Milleporines (*Milleporina*) 29  
 Miskidés 47, 48  
 Mollusques 65, 67  
 Monactinellides 17, 21  
 Monograpus sp. 123  
 Monograpus rhombica 123  
 Monograpus coloma 121  
 Monograpus lobiferus 122  
 Monoplacophores 66, 66  
 Mya 71  
 Mya truncata 7  
 Myophoria referenti 73  
 Myriapodes 51, 58  
 Narana 50, 51  
 Narana compacta 50  
 Natica 83  
 Natica 83  
 Natica agrina 79, 83

Nautilidae 93  
 Nautiloides 86, 87, 88, 88, 91, 93  
 Nautilus 66, 88, 89, 91  
 Nématoides 48  
 Nématomorphes 48  
 Némertiens (*Nemerta*) 48  
 Néobélemnites 101  
 Néogastéropodes 66, 83, 83, 84  
 Neopilina galathea 66  
 Neoschwagerina craticulifera 14  
 Nerinea sp. 84  
 Neuropteris gigantea 4  
 Nodicoeloceras verticosum 97  
 Nudibranches 86  
 Nummulites 14, 15, 16, 17  
 Obolélidés 43, 44  
 Obolellidés 43, 44  
 Octocoralliaires 31  
 Octopodes 99, 102  
 Octopus 102  
 Odontochile hanmanni 52  
 Ogyopsis klotzi 52  
 Oligostephanus astierianus 100  
 Olenella thompsoni 54, 57  
 Olenoides serratus 52, 54  
 Oligochètes 48  
 Onychophores 50  
 Ophiocistoides 105, 106  
 Ophioderma egerstoni 114  
 Ophiuroïdes 114, 117  
 Opisthobranches 66, 81, 84, 85  
 Orthidés 45  
 Orthoceras 86, 98  
 Orthocératidés 93  
 Ostracodes 58  
 Ostrea 71  
 Ostréidés 68  
 Pagures 61  
 Palaeoctopoda 99  
 Palaeoctopus 102  
 Palaeodictyon 126, 27  
 Palaeophonus nuncius 57, 61  
 Paléodictyoptères 63  
 Paléoschinidés 120  
 Paléoscoptodes 99  
 Palmyra sp. 62  
 Palmoxylon sp. 5  
 Paradoxides 36  
 Paraplectoceras annular 99  
 Paraplecter sp. 40, 41  
 Patella 83  
 Patella ferruginea 8  
 Patéridés 43  
 Pecten 43, 45, 48, 71, 71  
 Pectinidés 70, 71  
 Pectinonax 71  
 Pelmatozoaires 106  
 Pentacrinus 115  
 Pentacrinus fasciculosus 107  
 Pentameridés 39, 45  
 Pentamerus 45  
 Pentemites godoni 106  
 Phacopida 56  
 Phacops rana 55  
 Phalangites priscus 64  
 Phylloporina 34  
 Phylloporina furcata 34  
 Phylloporina sp. 66  
 Pilina sp. 66  
 Pinus succinifer 3  
 Planorbis 87  
 Platanus sp. 9  
 Pleistoteuthis prisca 104  
 Pleuroceras salebrosus 95  
 Pleurodictyum problematicum 31, 47, 48  
 Polychètes 47  
 Polyplacophores 66  
 Polypodoidés (*Polypodoidea*) 99, 102  
 Polyzoaires (*Polyzoa*) 33  
 Porifères 17, 20  
 Posidonia becheri 69  
 Prionorhynchia quinqueplicata 40  
 Productus 41, 45  
 Productus corn 43  
 Productus giganteus 41  
 Productus horridus 39  
 Proctidae 57  
 Prosobranches 66, 81, 86  
 Protoarthropodes 50, 51  
 Protoceratops andrewsi 3  
 Protoméduses 26  
 Protospingia rhenana 18  
 Protozoaires 13, 17  
 Pseudocrustacés 51  
 Pseudohornera bifida 34  
 Pseudonotostracés 50, 51  
 Psiloceras psilonotum 95  
 Pteris contorta 69  
 Pterobranches 122  
 Pteropodes 86  
 Pterygotus 57, 61  
 Ptychoparia 56  
 Ptychopariida 56  
 Pulmonés 81, 86  
 Pycnogonidés 51, 57  
 Pygites diphyoides 40, 43  
 Pygope 43  
 Pygope triangulus 43  
 Radiolaires 15  
 Radiolarites 15  
 Rana pueyoti 11  
 Ranina 60  
 Ranina moretiana 61  
 Raphidonema farringtonense 18, 21  
 Rasenia sralensis 99  
 Receptaculites sp. 20  
 Redlichia 56, 59  
 Requena 78  
 Requena ammonia 76  
 Rhabdopleura 122  
 Rhabdopleuridea 121  
 Rhynchonella 44, 45  
 Rhynchonellidés 39, 44, 45  
 Rhizopodes 15  
 Rudistes 78  
 Sabellidae 127  
 Saccocoma pectinata 112  
 Sauterelles 63  
 Scaphopodes 68  
 Scorpion 57, 61  
 Scutellum 49  
 Scyphoméduses 26  
 Scyphozoaires 26  
 Sédentaires (*Sedentaria*) 47, 48  
 Semicassis laevigata 82  
 Sepiidae 102

Sépioïdes 99, 102  
 Serpula sp. 46, 47, 47, 48  
 Seymouria 12  
 Seymouria baylorensis 12  
 Sidneya 50, 51  
 Sidneya inexpectans 50  
 Siphonophores 25, 28  
 Sipunculoïdes 46, 48  
 Somastéroïdes 117  
 Sphaerocodium kokeni 8  
 Spirifer 45  
 Spiriferidés 39, 40, 41, 42, 43, 45  
 Spirulidae 102  
 Spirulirostridae 102  
 Spondylus 71  
 Spondylus gaederopus 72  
 Spongiomorphidés 25, 28  
 Stelléroïdes (*Stelleroida*) 105, 106, 113, 114, 117  
 Stenonia tuberculata 117  
 Stephanoceras 90  
 Stolonoidés 120  
 Stomocordés 120  
 Stromatopora concentrica 26  
 Stromatoporoïdes 25, 29, 30  
 Strombus hubonius 8  
 Strophoménidés (*Strophomenida*) 39, 41, 43, 45  
 Stylastérinés 25, 28  
 Sylimmatophora 66  
 Synomalonotus tristani 56  
 Synolynthia sp. 19  
 Tabulés 32  
 Taxodontes 66, 77  
 Tentaculites 86  
 Tentaculites sp. 85  
 Terebratula, 37, 38, 43, 45, 47  
 Terebratulidés (*Terebratulida*) 43, 45  
 Tétracoralliaires 27, 28, 29, 30, 31, 32  
 Tetractinella 41  
 Tetractinella trigonella 39, 43  
 Tetractinellidés 17, 21  
 Tétrapodes 124  
 Teuthoïdes (*Teuthoidea*) 99, 102  
 Thecosmilia trichotoma 24, 29  
 Trachylinida 25, 28  
 Trépostomes 34, 35, 37  
 Trigonina 71  
 Trigonina clavellata 73  
 Trilobites 49, 50, 51, 51, 52, 52, 53, 55, 56, 57, 59  
 Trilobitoïdes 50, 50, 51  
 Trilobitomorphes 50, 51  
 Triplagnostus burgessensis 52  
 Tuboidés 121  
 Turritella 83  
 Turritella cathedratis 6, 83  
 Turritella turris 80, 83  
 Uncites 41  
 Ursus spelaeus 2, 10  
 Vema 71  
 Vermetus sp. 84  
 Vers 46, 47, 48, 48  
 Wapta 51  
 Wapta fieldensis 50  
 Xenophora crispa 84  
 Xiphosures 57, 61  
 Zoanthaires 27, 31  
 Zoophytes 33  
 Zoophytes 127

# LES FOSSILES ET LA FOSSILISATION

Le terme de «fossile», créé par les Latins pour désigner ce qui était extrait de la terre, était employé à l'origine pour définir soit les substances minérales (fossilia nativa), soit les substances organiques (fossilia petrificata). Ce n'est qu'au début du siècle dernier que ce mot acquit la signification que tout le monde lui attribue aujourd'hui, à savoir ce qui reste d'un organisme animal ou végétal ayant vécu aux époques géologiques, et reste conservé jusqu'à nous par les processus de la fossilisation.

La science qui s'occupe des fossiles et de la fossilisation est la paléontologie, c'est-à-dire, littéralement «discours sur les êtres anciens». Elle est divisée en trois grandes parties qui recouvrent des domaines très différents: la paléozoologie ou paléontologie animale,

la paléobotanique ou paléontologie botanique, qui considère les plantes fossiles, et la paléanthropologie ou paléontologie humaine, qui étudie les restes humains fossiles. La paléontologie est donc une science extrêmement vaste qui recourt aux connaissances de la zoologie, de l'anthropologie, de la biologie, mais, à la différence de ces disciplines qui ne considèrent qu'une fraction temporelle de l'histoire de la vie, la paléontologie porte sur un intervalle de temps très long, c'est-à-dire à partir du moment où la vie a commencé à se développer puis à prospérer dans les eaux de notre planète.

La définition du fossile fait allusion aux processus de fossilisation. Ce terme recouvre les processus phy-



La science qui s'occupe de l'étude des végétaux fossiles est la paléobotanique ou paléontologie végétale. A gauche: plante fossile du gisement éocène du Monte Bolca près de Vérone. Hauteur de l'échantillon: 20 cm.

La science qui étudie les restes humains fossiles est la paléoanthropologie ou paléontologie humaine. A droite: moulage du crâne de l'homme de Grimaldi.



siques, chimiques et biologiques qui permettent aux organismes de se conserver, au moins partiellement, à l'intérieur des roches de la croûte terrestre.

A la mort d'un organisme, en effet, les substances qui composent ses «parties molles» subissent un processus de putréfaction et de destruction plus ou moins rapide dû à de nombreuses causes destructrices, telles que l'attaque par les bactéries, les eaux de ruissellement, les courants, le mouvement des vagues, tandis que les parties dures, comme les os des vertébrés, les coquilles, etc., déjà imprégnés de substances minérales durant la vie de l'organisme, se conservent pendant une période plus longue.

La condition principale pour que l'organisme puisse se conserver est la possibilité que ses restes soient soustraits le plus rapidement possible aux causes de destruction précitées. C'est ce qui se produit, par exemple, pour un organisme marin tombé après sa mort au fond de la mer. Il sera recouvert de couches de sédiments qui, en se consolidant, le protégeront des agents de destruction. Plus cette consolidation sera rapide, plus l'organisme aura la possibilité de se conserver. Cette vitesse de consolidation est naturellement variable selon la nature du sédiment: le plus souvent elle est très faible de sorte que seules les parties les plus dures et les plus résistantes de l'organisme sont fossilisées. Ce sont, par exemple, les os, les dents, les coquilles, la chitine, le bois, la kératine et les différents squelettes que l'on trouve chez les coelentérés, les bryozoaires et les éponges.

Il existe toutefois quelques cas particuliers de très bonne fossilisation, dans des roches calcaires à grain extrêmement fin par exemple, dont la consolidation a été si rapide qu'elle a permis la conservation des structures les plus délicates. C'est le cas du gisement désormais célèbre de Solnhofen en Bavière, dont les couches jurassiques de calcaire jaunâtre renferment une des faunes fossiles les plus riches et les plus intéressantes du monde. A côté de poissons et d'ammonites, on y trouve des bélemnites avec leurs tentacules, des empreintes de méduses et de gros insectes dont les traces de leurs minces ailes membraneuses ont été parfaitement conservées. Mais parmi tous ces



◀ Les os se conservent parfaitement à l'état fossile: squelette complet de Mesosaurus tumidus, reptile aquatique, qui vivait au Permien, il y a environ 200 millions d'années. São Mateus do Sul (Parana, Brésil). Longueur de l'original: 25 cm.

Les dents sont les parties des vertébrés qui se conservent le mieux à l'état fossile. En bas à gauche: molaire d'Ursus spelaeus (Ours des cavernes). Quaternaire, île d'Elbe (Italie).

conservées. Les exemples de conservation *in toto* (expression désignant la fossilisation des parties molles) sont extrêmement rares et sont dus à des processus de fossilisation particuliers. Parmi ces derniers, le plus significatif est la conservation des insectes dans l'ambre de certains gisements oligocènes de la Baltique et de Sicile. Cette substance est la résine fossilisée d'un conifère antique, le *Pinus succinifer*, qui, en coulant le long de l'arbre, a englobé, comme cela se produit encore aujourd'hui dans les pinèdes, des insectes de



précieux fossiles, le plus précieux est l'*Archaeopteryx*, le fameux oiseau-reptile qui, précisément à cause de la parfaite conservation des empreintes de ses plumes dans les couches de calcaire, a été attribué au premier et non au second de ces groupes d'animaux.

Un gisement analogue mais peut-être plus intéressant encore, est celui des argiles de Burgess en Colombie britannique (Canada). Là se sont conservés des invertébrés primitifs extrêmement anciens, attribués au Cambrien moyen, qui ont fourni de nombreuses indications aux sciences de l'évolution.

Ces deux exemples nous ont montré des fossiles dont même les structures les plus délicates ont été

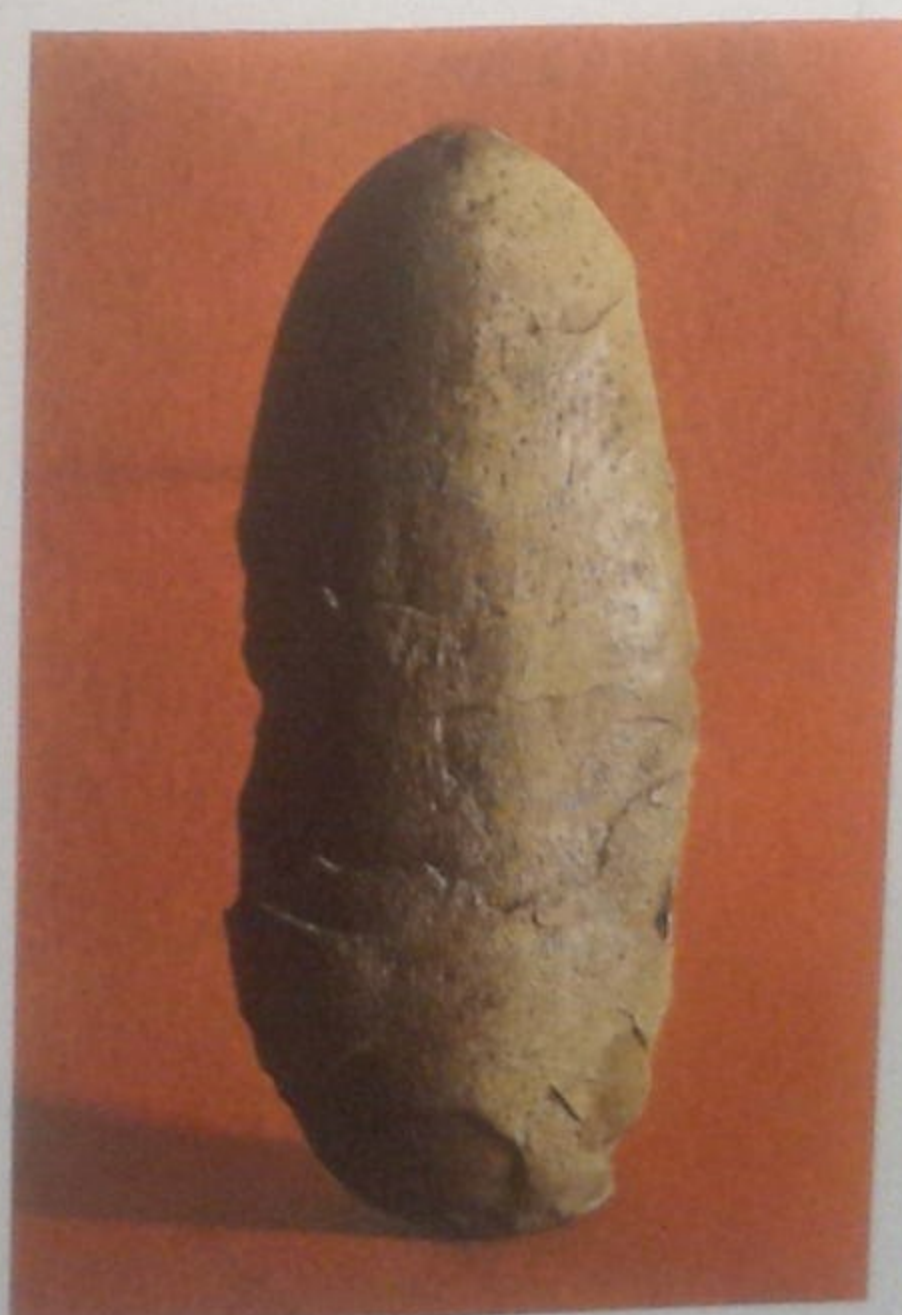
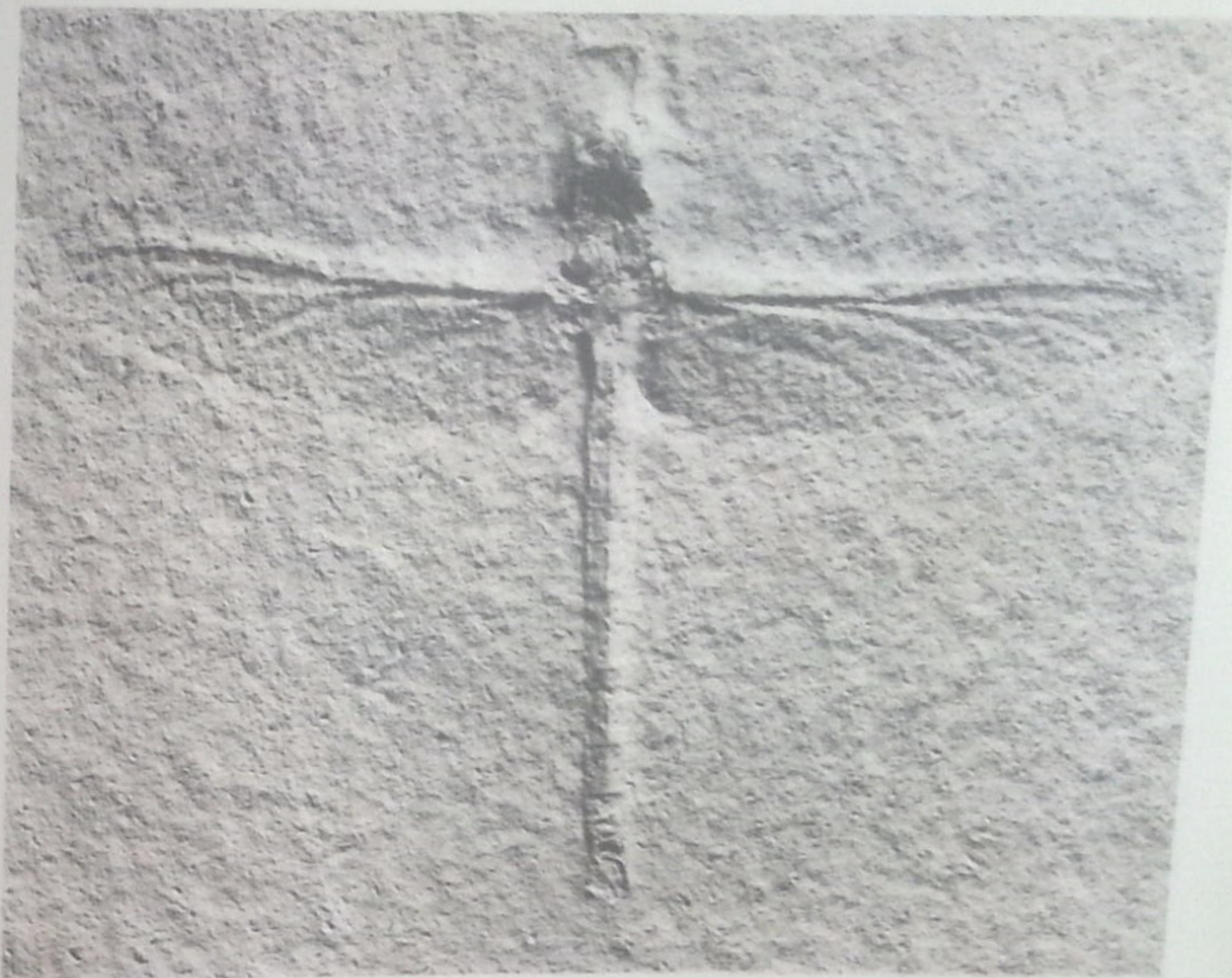


Un exemple de fossilisation *in toto*: la « libellule » *Cymatophlebia longialata* a conservé durant la fossilisation les délicates structures de ses ailes. Jurassique supérieur, Solnhofen (Allemagne).

Parmi les traces de vie fossiles, les œufs sont peut-être les traces les plus intéressantes. Celui reproduit à gauche est un œuf de *Protoceratops andrewsi*, petit dinosaure du Crétacé de Mongolie. Hauteur de l'original: 16,7 cm.

À droite: un coléoptère fossilisé *in toto* dans un fragment d'ambre oligocène, Samland (URSS). Très agrandi.

◀ Un exemple classique de fossilisation par minéralisation: section d'un tronc silicifié de conifère triasique. Forêt pétrifiée de l'Arizona (Etats-Unis).







Un autre insecte fossilisé dans l'ambre oligocène du Samland. Très agrandi.



A gauche: Neuropteris gigantea, pteridospore de la période carbonifère, témoin d'un climat équatorial. Dudley (Angleterre). Longueur de l'exemplaire: 8 cm.



A droite: Les feuilles conservées dans le travertin constituent l'un des exemples les plus remarquables de fossilisation par incrustation. Quaternaire de Tivoli.



Coupe mince d'un fragment de tronc silicifié de Palmoxylon. La structure interne a été conservée dans ses détails les plus infimes durant le processus de fossilisation. Quaternaire de Libye.



Dans ce fragment de roche tertiaire, les lamellibranches fossiles se présentent sous trois formes: certains avec leurs coquilles originales, d'autres sous forme de moules internes et d'autres encore sous forme d'empreintes ou de moules externes. Miocène de l'Apenin Toscanais (Italie).

divers groupes qui, de ce fait, se sont parfaitement conservés. Des cas de fossilisation *in toto* encore plus spectaculaires nous sont fournis par les grands mam-mouths de Sibérie, conservés surgelés dans la glace, avec leur peau et leur chair pendant plus de 10 000 ans, et par la momification de deux dinosaures cré-tacés dans le Wyoming en Amérique du Nord. Ces deux exemples d'*Anatosaurus*, vieux de 60 à 70 mil-lions d'années, présentent encore une peau ridée et écrasée dans la région abdominale et dans d'autres parties du corps, comme si le cadavre s'était desséché et déshydraté tout de suite après la mort, peut-être à cause d'un climat particulièrement sec.

Les organismes conservés *in toto* sont donc extrê-mement rares. La plupart des fossiles que l'on trouve sont en effet le résultat d'autres types de fossilisation: minéralisation, carbonisation, incrustation, distilla-tion, pour ne citer que ceux qui sont de loin les plus communs.

Le processus de minéralisation est le plus répandu. C'est celui qui, plus que tout autre, donne des restes fossiles pétrifiés typiques, tels que nous nous les imagi-nons le plus souvent. Ce processus se produit par substitution moléculaire entre les eaux circulant dans le sédiment sous forme de solutions saturées, et la substance organique composant la dépouille. Cette substitution, molécule par molécule, respecte par cela même la structure microscopique de l'organisme, qui nous parviendra tel qu'il était vivant, mais complète-ment pétrifié. Dans des cas moins heureux, la substi-tution sera toutefois plus grossière, la structure ne



A gauche: coquille triasique chez laquelle la matière organique a été grossièrement remplacée par un minéral qui a donné naissance à une pseudo-coquille. Calcaire d'Esino (Côme, Italie). Hauteur de l'original: 5 cm.

A droite: moule interne parfait de *Turritella cathedralis*, un gastéropode du Miocène de Sardaigne. Légèrement réduit.

sera pas respectée, et il ne nous parviendra ainsi qu'un modèle de l'ancien organisme. Les substances qui le plus souvent sont responsables de ce processus sont la calcite, la silice (sous forme d'opale ou bien de calcédoine), la glauconite, la pyrite et enfin l'argent.

La carbonisation est un processus de fossilisation qui concerne surtout les restes végétaux. Celle-ci s'effectue sous l'action de bactéries particulières qui provoquent dans la matière organique une élimination de l'oxygène et de l'azote et un enrichissement en carbone. C'est à ce processus que l'on doit la formation des puissants dépôts de charbon fossile, issu des restes fossilisés d'accumulations de végétaux dans des bassins marécageux, le plus souvent à l'époque carbonifère. Il n'est pas rare en effet de trouver dans les dépôts de charbon de nombreuses empreintes de feuilles, de troncs et de racines carbonisés, témoins de forêts luxuriantes.

Le processus d'incrustation, beaucoup moins répandu que les précédents, se produit d'ordinaire dans des terrains plus récents au contact, par exemple, d'une source calcaire. Dans ce cas, l'eau chargée de sel, en s'écoulant sur l'organisme, y dépose les substances minérales sous forme d'incrustation. Le fos-

sile se rencontre alors sous forme d'une empreinte négative. Un exemple typique d'incrustation est celui des feuilles prises dans le travertin, une roche calcaire de formation plutôt récente.

La distillation, enfin, est encore plus rare. Dans ce processus les éléments les plus volatils qui composent l'organisme sont distillés et laissent comme résidu une mince pellicule de carbone qui témoigne de la forme de l'objet.

Pour conclure ce chapitre sur la fossilisation, nous dirons encore que le fossile peut se rencontrer sous différentes formes. Dans le cas, par exemple, d'un coquillage fossile, la substitution molécule par molécule précitée, nous fait parvenir la COQUILLE ORIGINELLE, parfaitement conservée dans sa structure la plus intime. Dans le cas d'une substitution plus grossière, la coquille est au contraire remplacée par du minéral sans respecter sa structure intime, on a alors une PSEUDO-COQUILLE. Dans le cas où la coquille a été entièrement enlevée, il peut rester son remplissage intérieur qui est appelé MOULE INTERNE, dont la détermination est toutefois difficile à établir. Le MOULE EXTERNE ou EMPREINTE se présente enfin lorsque l'organisme s'est déposé sur un sédiment en y laissant imprimée sa forme extérieure.

## BUT ET MÉTHODES DE LA PALÉONTOLOGIE

La paléontologie est donc la science qui s'occupe des fossiles. Elle se propose, par l'étude de ces organismes anciens, d'obtenir la reconstitution la plus exacte possible de l'histoire géographique et biologique de notre planète, des organismes qui y ont vécu, de leurs transformations dans le temps, de leur mode de vie et de leurs rapports mutuels.

Pour obtenir une vaste reconstitution géographique de la Terre aux époques passées et pour observer la

Ces reconstitutions climatiques sont naturellement plus faciles à effectuer pour des périodes qui ne sont pas trop éloignées de nous, les comparaisons avec les conditions actuelles étant plus faciles. On a cependant tenté ces reconstitutions pour des époques très reculées. Par exemple, la découverte de puissantes accumulations de charbon fossile dans l'hémisphère nord, de l'Angleterre à l'Allemagne, en Russie, en Chine et en Amérique du Nord, accumulations formées par le



Deux mollusques quaternaires utilisés comme thermomètres géologiques pour la détermination des oscillations climatiques du Quaternaire: *Mya truncata* (à gauche), témoin d'un climat froid (hôte froid), et *Conus testudinarius*, témoin d'un climat chaud (hôte chaud). Quaternaire, Sicile.

transformation de son aspect au cours de l'histoire géologique, la paléontologie analyse les données de quelques-unes de ses différentes parties: paléoclimatologie ou étude des climats du passé, paléoécologie ou étude des milieux du passé, de l'évolution des êtres vivants et datation relative des formations géologiques. La paléoclimatologie est la branche des sciences paléontologiques qui s'occupe de la reconstitution des climats du passé, en utilisant à cet effet les fossiles comme «thermomètres géologiques». En partant en effet du principe que les organismes fossiles ont eu au cours de leur vie des adaptations semblables à celles des organismes vivants analogues, il est possible, par des comparaisons opportunes entre fossiles et vivants, de parvenir à déterminer les conditions climatiques des diverses régions où le fossile a été découvert, à l'époque où il vivait.





*Platys sp.*, le plus beau poisson du gisement éocène du Monte Bolca (Vérone, Italie), témoin d'un climat tropical.



Deux hôtes chauds du Quaternaire: *Strombus bubonius* (en haut à gauche) et *Patella ferruginea* (en haut à droite), Quaternaire, Tarente et Sicile.

La présence de certains types d'algues calcaires dans les sédiments marins indique l'existence d'un climat chaud au moment de la sédimentation. *Sphaerocodium kokeni*, Trias moyen d'Eskenau (Allemagne).

dépôt de forêts analogues aux forêts équatoriales actuelles, a permis d'établir que pendant le Carbonifère, période éloignée de nous d'environ 250 millions d'années, il y avait dans ces régions un climat chaud et humide de type équatorial.

D'une manière analogue, la découverte de coraux fossiles dans les roches dolomitiques des Alpes atteste l'existence à cette période d'un climat chaud, avec des mers à l'eau limpide dont la température n'était pas inférieure à 20° C.



### Schéma des ères géologiques

Ere	Période	Epoque	Age (en millions d'années)
Quaternaire	Holocène Pléistocène		1-4
Cénozoïque ou Tertiaire	Pliocène Miocène Oligocène Eocène Paléocène		60
Mésozoïque ou Secondaire	Crétacé	Crétacé supérieur Crétacé inférieur	127
		Jurassique	Malm ou Jurassique supérieur Dogger ou Jurassique moyen Lias ou Jurassique inférieur
	Trias	Keuper ou Trias supérieur Muschelkalk ou Trias moyen Buntsandstein ou Trias inférieur	182
Paléozoïque ou Primaire	Permien	Zechstein Rothliegendes	203
	Carbonifère	Ouralien Moscovien Dinantien	255
	Dévonien	Famennien Frasnien Givétien Eifelien Coblentzien Gédinnien	313
	Silurien (Gothlandien)	Downtonien Ludlowien Wenlockien Valentien	350
	Ordovicien	Ashgillien Caradocien Llandelien Skiddavien Tremadocien	430
Cambrien	Potsdamien Acadien Géorgien	500	
Archéozoïque	Algonkien		600-800
	Archéen		1550



Les mollusques également sont des indicateurs climatiques. L'étude des lamellibranches et des gastéropodes du Quaternaire est extrêmement intéressante à cet égard. Au cours de cette ère, qui a connu de grandes variations climatiques avec alternance de périodes glaciaires et interglaciaires, de nombreuses espèces de mollusques aujourd'hui caractéristiques des mers nordiques, émigrèrent dans la Méditerranée pendant les périodes froides (hôtes froids), tandis qu'ils quittèrent les côtes du Sénégal, où ils vivent aujourd'hui encore, pendant les périodes interglaciaires plus chaudes que la période actuelle (hôtes chauds).

Dans les recherches paléocologiques également, la paléontologie doit s'appuyer sur des comparaisons entre les organismes fossiles et les organismes vivants. A partir des fossiles, il est en effet possible de déduire les caractéristiques du milieu où les fossiles eux-mêmes et la roche qui les contient furent déposés, en individualiser les facteurs chimico-physico-biologiques et en déterminer l'extension dans l'espace. Par exemple, la découverte d'une grenouille indique un milieu lacustre ou marécageux, celle des dents d'un vertébré terrestre un milieu continental, et celle de coraux un milieu marin comportant des récifs. Même dans ce cas, toutefois, les indications les plus précieuses nous viennent des mollusques qui, avec leur

*Mene rhombea, autre poisson du Monte Bolca, témoin d'un climat tropical. Longueur: 19 cm.*

*Crâne d'Ursus spelaeus (Ours des cavernes). Quaternaire, grotte de Pocala (Trieste, Italie). Longueur: 42 cm.*



*Témoins de milieu: Rana pueyoi. Miocène supérieur, Libros (Espagne). Longueur: 20 cm. A dr. lamachelle à Helix. Gastéropode, témoin d'un milieu continental, Quaternaire, Zandobbio (Bergame, Italie). (x 1,5)*

consistant uniquement à établir si une roche est plus ancienne, contemporaine ou plus récente qu'une autre. Ce dernier système se fonde sur l'idée que toute époque de l'histoire terrestre a connu des animaux et des végétaux caractéristiques, c'est-à-dire qui n'apparaissent à aucune autre époque antérieure ou postérieure, puisque la vie a subi une évolution continue qui a donné naissance à des formes toujours nouvelles et différentes. Sur le fondement de l'étude de ces

fossiles, il est donc possible de comprendre la place qu'ils ont occupée dans le temps géologique et de donner ainsi un âge à la roche qui les contient.

C'est sur ce principe que se fonde le concept de «fossile-directeur», c'est-à-dire d'espèces animales ou végétales appartenant à des groupes en évolution rapide, qui ont eu une vie géologique brève (quelques centaines de milliers d'années), et donc une répartition verticale limitée à l'intérieur des roches, mais une



répartition beaucoup plus vaste dans l'espace. Ces espèces permettent ainsi d'établir des corrélations entre les formations géologiques du même âge, placées même à des distances considérables les unes des autres.

Sur la base de ces études stratigraphiques, il a été possible de diviser l'histoire de la Terre en diverses ères d'une durée de plusieurs millions d'années chacune, celles-ci se subdivisant à leur tour en périodes plus brèves. (Voir schéma p. 9.)

En même temps qu'il lui est possible de dater les roches terrestres, d'établir les conditions climatiques et écologiques qui se sont réalisées au cours des diverses époques, le paléontologiste a la possibilité d'effectuer des reconstitutions paléogéographiques, c'est-à-dire d'établir, parfois avec une grande précision, la répartition relative des terres et des mers et leurs caractéristiques.

Un exemple classique est celui de la reconstitution effectuée pour l'Italie septentrionale pendant le Pliocène. En se fondant sur la répartition des gisements de cet âge, constitués par des sables et des argiles à mollusques littoraux, il a été possible d'établir la présence, il y a 10 à 1 million d'années, d'un vaste golfe (golfe Padan) qui occupait à peu près la position de la plaine Padane actuelle et dont les eaux léchaient au nord et à l'ouest le pied des Alpes, et les premiers contreforts des Apennins au sud.

Signalons enfin l'apport considérable que les sciences paléontologiques ont fait à l'étude de l'évolution. Les découvertes paléontologiques constituent en effet une des preuves les plus importantes en faveur de cette théorie, et ont permis avec des trouvailles réellement exceptionnelles, d'établir les rapports entre les grands groupes animaux. On sait en effet comment on a trouvé de véritables chaînons entre ces groupes. Il suffit de citer le fameux *Archaeopteryx*, reptile-oiseau du Jurassique allemand, le *Seymouria*, amphibie-reptile du Permien du Texas, les intéressants reptiles-mammifères du Permien-Trias, et le curieux *Ichthyostega* du Dévonien, transition entre les poissons crossoptérygiens et les amphibiens labyrinthodontes primitifs. Dans des cas encore plus heureux, d'abondantes découvertes ont permis de suivre pas à pas l'évolution de groupes entiers, comme dans celui de la phylogénèse des chevaux, qui s'est réalisée pendant toute la durée de l'ère tertiaire, et de l'évolution des éléphants, dont les restes mastodontiques se rencontrent fréquemment dans les terrains quaternaires italiens.



*Seymouria baylorensis*, vertébré du Permien, considéré comme le chaînon reliant les amphibiens et les reptiles. Texas (Etats-Unis). Longueur du squelette: 60 cm (moulage de l'original conservé au Musée de Washington).

## LES INVERTÉBRÉS FOSSILES

Avant de commencer à parcourir le monde des invertébrés fossiles, nous donnerons quelques indications sur la systématique. Ce terme concerne la science qui étudie la hiérarchie des caractères des organismes et qui, d'après ces caractères, groupe les animaux et les végétaux en subdivisions dites systématiques.

Les unités systématiques fondamentales sont les espèces qui sont regroupées en genres, lesquels, à leur tour, sont réunis en familles, et ainsi de suite.

Les principales divisions systématiques, en ordre croissant, sont les suivantes: espèce, genre, famille, ordre, classe, phylum, règne.

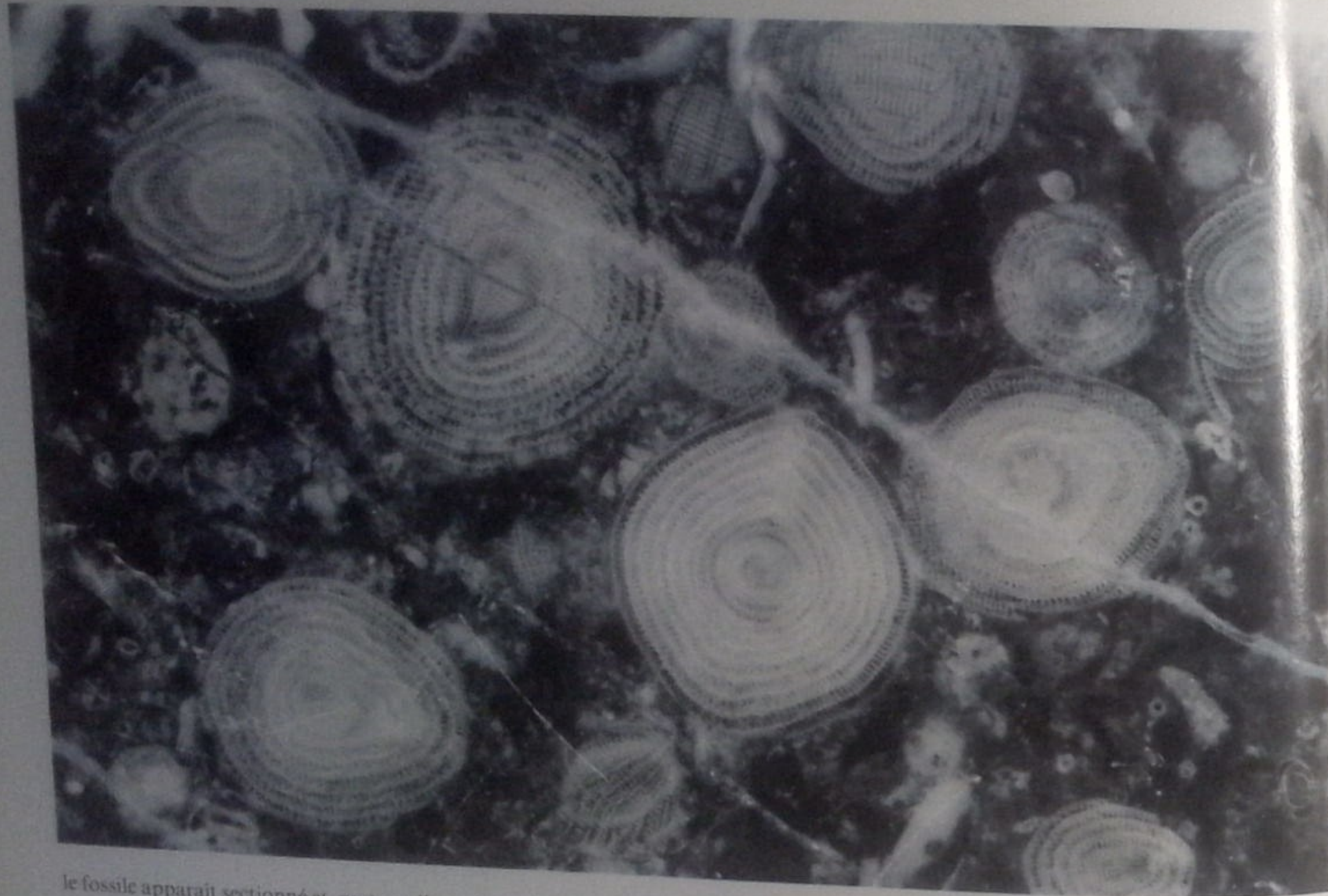
Tout organisme fossile, animal ou végétal, est défini par un nom latin composé de deux parties, la première désignant le genre, la seconde l'espèce, auxquels cet organisme appartient. Les lettres *sp.* placées après un nom générique indiquent que l'espèce est indéterminée.

### Les protozoaires

Au début d'un volume sur les invertébrés fossiles, destiné particulièrement aux amateurs et aux collectionneurs, il semble opportun de consacrer quelques lignes à un groupe d'organismes malaisés à observer dans les formations géologiques à cause de leurs petites dimensions, mais très abondants dans les roches sédimentaires de tous les âges et de tous les pays. Il s'agit des PROTOZOAIREs, organismes unicellulaires très primitifs qui exigent des méthodes de recherche, de récolte, de préparation et d'étude qui sont différentes de celles utilisées pour les autres catégories de fossiles. C'est d'eux que s'occupe la micropaléontologie, branche très importante de la paléontologie qu'on peut définir comme la science qui étudie les restes fossiles dont la taille est si petite que leur observation nécessite l'emploi du microscope.

Selon la définition que nous avons donnée, il est clair que la micropaléontologie ne se limite pas à l'étude des seuls protozoaires, puisque les roches sédimentaires contiennent souvent de petites algues, des spores, de minuscules crustacés et des restes microscopiques d'autres organismes comme les spicules d'éponges, les sclérites des holoturies, des fragments de bryozoaires et des mâchoires d'annélides. La micropaléontologie embrasse un domaine très vaste, dont la complication est encore accrue par les techniques, variables selon le type de recherche, qu'exige la nature de la roche ou de l'organisme qu'elle contient.

Les protozoaires fossiles se trouvent dans pratiquement tous les types de roches sédimentaires. La méthode utilisée pour leur récolte varie donc selon que l'on est en présence de roches non cohérentes, comme les argiles ou les sables, ou de roches peu cohérentes, comme les marnes, les calcaires marneux friables, ou enfin de roches cohérentes très dures, comme les calcaires, les dolomies et les grès. Dans le premier cas, pour extraire de l'échantillon les microfossiles qu'il contient, il suffit d'un simple lavage dans un bac sous un jet d'eau. Ce jet désagrège la roche en laissant un résidu d'où, une fois séché, on extrait avec de longues aiguilles les fossiles qu'on peut observer aisément au microscope. Les roches peu cohérentes doivent être au contraire désagrégées avant lavage au moyen d'un broyage et d'une ébullition dans de l'eau oxygénée. Après cette opération, les fragments sont lavés comme dans le cas précédent. Dans les deux techniques décrites, on se trouve en présence de microfossiles entièrement libérés de la gangue qui les enveloppait et on peut, après les avoir placés dans des supports spéciaux, les étudier tout entiers au microscope. Dans le cas enfin d'une roche cohérente sur laquelle aucune opération de désagrégation n'est possible, la méthode de récolte et d'étude varie beaucoup. On peut faire préparer, par exemple, des sections de roches extrêmement minces qui, fixées sur une lame de verre, peuvent être observées par transparence au microscope. Dans ce cas, toutefois,



le fossile apparaît sectionné et, partant, il est nécessaire d'exécuter des sections sur de nombreux exemplaires de la même espèce, selon des plans différents, pour parvenir à une reconstitution de la forme extérieure et de la structure intérieure de la coquille ou test.

Les protozoaires sont des animaux surtout aquatiques répandus dans les mers et dans les eaux douces où ils vivent souvent libres et indépendants, ou fixés au fond, ou encore comme parasites, isolés ou réunis en colonies. Leur corps est constitué par une seule cellule capable de remplir toutes les fonctions vitales, de la reproduction au mouvement, de la nutrition

à la défense. Par leur simplicité, ils représentent le degré le plus bas de l'évolution du règne animal. On considère qu'ils sont les représentants les plus anciens, ceux qui, les premiers, peuplèrent les eaux de la Terre.

La structure très simple des protozoaires, formés essentiellement de cytoplasme et d'un ou plusieurs noyaux, n'a pas permis une bonne fossilisation de ces organismes facilement destructibles. Parmi eux nous ne connaissons en effet, à l'état fossile, que ceux qui, pourvus d'une enveloppe solide assurant la défense de la cellule, ont pu se conserver au moins partielle-

Surface polie d'une roche avec sections de nombreux exemplaires de *Neoschwagerina craticulifera*, fusulinidés du Permien supérieur, Japon. Diamètre de l'exemplaire le plus grand: 0,7 cm.



Sections de macro-foraminifères (genres *Dicocyclina* et *Nammulites*) sur la surface polie d'un calcaire de l'Eocène inférieur, Bürgenstock (Suisse).

ment. Parmi ceux-ci, on peut citer les **RADIOLAIRES** à enveloppe siliceuse, et les **FORAMINIFÈRES** à enveloppe calcaire, chitineuse ou arénacée; ces deux ordres sont rassemblés, avec d'autres beaucoup moins importants, dans la classe des **RHIZOPODES**.

#### Les radiolaires

Les **RADIOLAIRES** sont des protozoaires qui vivent aujourd'hui en abondance, comme par le passé, en milieu aquatique.

Ils sont formés par une cellule renfermée dans une enveloppe siliceuse de forme sphérique, ovoïde ou lenticulaire, finement perforée, sur laquelle s'insèrent des épines et de longues aiguilles. L'importance de ces organismes, connus depuis le Cambrien — période datant de plus de 500 millions d'années — réside surtout dans le fait qu'ils ont constitué au cours des ères géologiques des amas de roches stratifiées siliceuses (les radiolarites), issues de la consolidation « des boues à radiolaires ».

Ces boues se forment aujourd'hui encore à grande profondeur sur les fonds des océans Indien et Pacifique par l'accumulation des tests de radiolaires. Des radiolarites du Jurassique d'une belle couleur rouge, verte ou jaune, affleurent dans les Préalpes lombardes et dans l'Apennin; il est très souvent possible d'observer au microscope des restes de radiolaires dans des coupes minces de ces roches.

À gauche et à droite: fragments de calcaire éocène à *Nammulites* provenant de la formation de Gizeh (Égypte).

#### Les foraminifères

Les **FORAMINIFÈRES**, qui sont les plus communs de tous les protozoaires fossiles, ont une structure extrêmement simple. Ces organismes se composent en effet d'une cellule à un ou plusieurs noyaux, d'où partent dans toutes les directions de fines ramifications ou pseudopodes. Cette cellule est enfermée dans une enveloppe aux formes variées. Cette dernière peut être chitineuse, calcaire ou agglutinée, en particulier lorsqu'elle est constituée de particules cimentées entre elles; elle peut ne présenter qu'une grande ouverture, ou bien être perforée, lorsque, outre cette ouverture, toute sa surface est couverte de petits trous d'où sortent les pseudopodes de la cellule. La forme de cette enveloppe est extrêmement variable: il existe des types (foraminifères monothalamiques) dans lesquels elle n'est composée que d'une seule chambre de forme globulaire, lenticulaire, allongée, étoilée ou spiralee, et d'autres types (foraminifères polythalamiques) où elle se compose de nombreuses chambres disposées en série simple, double ou triple, enroulées en spirale ou absolument concentriques.

Les foraminifères sont des organismes adaptés à différents milieux marins, de la haute mer jusqu'au littoral. Une seule famille, les *Allogromidés*, inconnus à l'état fossile, parce que dépourvus d'enveloppe ou pourvus d'une enveloppe chitineuse de conservation difficile, vivent dans l'eau douce.



L'importance de ces fossiles en paléontologie relève de deux faits principaux. Avant tout, une bonne partie d'entre eux est extrêmement sensible aux conditions du milieu, en particulier à la salinité, à la température, à la profondeur et au type de fond, de sorte que chaque espèce est liée à un milieu particulier. On comprend dès lors que ces espèces peuvent fournir, après comparaison avec les espèces vivantes, d'utiles indications sur le milieu de formation de la roche dans laquelle elles ont été trouvées. Le second facteur qui rend extrêmement importante l'étude de ce groupe animal est la présence, pendant toute la durée des ères géologiques, depuis le Cambrien jusqu'à nos jours, de très nombreuses espèces différentes, chacune caractéristique d'une fraction déterminée de temps, qui sont pour cette raison utilisées pour la datation relative des terrains.

Négligeant de nombreuses familles qui pour la plupart comprennent des organismes dont les dimensions varient d'un centième de millimètre à un millimètre, nous n'examinons dans cet ouvrage que quelques groupes caractérisés par les grandes dimensions de leurs représentants qui, véritables géants, peuvent atteindre des diamètres de 10 à 15 cm. Ceux-ci sont ainsi aussi faciles à trouver que les macrofossiles. C'est pourquoi on leur a donné le nom de MACROFORAMINIFÈRES.

Le groupe des FUSULINES est le plus ancien de ce type d'organismes. Celles-ci apparurent en effet

pendant la Carbonifère, se développèrent au Permien et s'éteignirent à la fin de cette dernière époque, après avoir existé pendant environ 70 millions d'années. Ce sont parmi tous les foraminifères ceux qui présentent les plus grandes dimensions et la plus grande complexité dans la structure de l'enveloppe. Cette dernière, non perforée, en forme de fuseau plus ou moins allongé, est constituée par une muraille extérieure qui s'enroule autour de l'axe principal et s'infléchit à intervalles réguliers en formant à l'intérieur un grand nombre de chambres allongées; chaque inflexion correspond, à la surface de l'enveloppe, à un sillon longitudinal très visible.

Les fusulines se rencontrent surtout dans des roches calcaires où elles sont souvent associées à des algues. On admet qu'elles ont vécu dans des eaux limpides de mers chaudes peu profondes. On les trouve en grand nombre en Italie, par exemple dans les terrains du Carbonifère supérieur des Alpes carmiques et dans les grandes masses de calcaire blanc permien d'origine marine de la vallée du Sosio.

Bien plus connues des collectionneurs sont les NUMMULITES dont nous parlerons également brièvement. Les représentants de cette famille sont les seuls foraminifères qui ont eu les honneurs de l'histoire. On raconte en effet que les anciens prêtres égyptiens, ayant découvert ces petites enveloppes lenticulaires en grande abondance sur les flancs des pyramides de Gizeh, furent convaincus d'être en présence de

Calcaire à alvéolines.  
Eocène moyen du Karst  
(Trieste, Italie), (x2).

lenticules pétrifiées, restes du repas des esclaves de la construction des monuments. Les pyramides en effet été construites avec des blocs de calcaire éocène riche en fossiles et représentent un des plus imposants gisements de nummulites. A ces fossiles Latins donnèrent, à cause de leur forme particulière caractéristique, le nom de *Nummulites*, c'est-à-dire «petites monnaies».

Les nummulites constituent un groupe très important de pièces qui vécurent en abondance pendant l'éocène, période qui a commencé il y a 50 millions d'années. L'enveloppe ou coquille qui, dans les exemplaires de plus grandes dimensions atteint 12 cm de diamètre, est composée d'une muraille extérieure formée de

## Les porifères

Parmi les protozoaires flagellés, petits organismes munis de flagelles, quelques espèces se présentent sous forme de colonies constituées par de nombreux individus, tantôt tous égaux et indépendants les uns des autres, tantôt différents et ayant des fonctions différentes, respiratoires, végétatives, nutritives, suivant la situation particulière qu'ils occupent dans la colonie elle-même.

Phylum	Classe	Ordre	Age
Porifères	Démospogés	Tétractinellidés	Cambrien-Actuel
		Monactinellidés	Cambrien-Actuel
		Lithistidés	Silurien-Actuel
Hyalospogés ou Hexactinellidés	Lyssacines	Dictyonines	Cambrien-Actuel
			Trias-Actuel
Calcispogés ou Pharétrones	Homocèles	Hétérocèles	Actuel
			Cambrien-Actuel

Une telle organisation fait penser à l'existence chez les protozoaires d'une ligne d'évolution tournée vers la formation d'animaux pluricellulaires pourvus de tissus à cellules différenciées. La question de savoir à quel moment ce passage s'est produit au cours des ères géologiques, et de quelle manière, est un des problèmes qui n'ont pas encore été résolus dans l'histoire du règne animal. Pourtant il existe actuellement dans la nature, comme dans les couches fossilifères les plus anciennes de la croûte terrestre, remontant au Précambrien, quelques animaux qui peuvent être considérés, sous de nombreux aspects, comme intermédiaires entre les protozoaires et les êtres pluricellulaires pourvus de tissus. Ce sont les

PORIFÈRES, plus connus sous le nom d'éponges, qui présentent une organisation cellulaire plus élevée que celle des colonies de protozoaires et que l'on peut, selon toute probabilité, faire dériver des flagellés primitifs du fait de la présence, dans les formes larvaires, de cellules simples munies chacune d'un long flagelle.

Avec les porifères nous entrons donc, bien qu'en forçant un peu, dans le sous-règne des métazoaires puisque, si dans ceux-ci nous ne pouvons pas encore observer une organisation des cellules en tissu, comme nous le ferons au contraire chez les invertébrés plus évolués, on peut cependant noter la présence de trois types de cellules bien différenciées: des cellules épithéliales aplaties qui recouvrent la surface extérieure de l'individu (ou, si l'on préfère, de la colonie), cellules flagellées, ou choanocytes, qui tapissent la cavité et les canaux internes du corps, et cellules amiboïdes flottant dans la matière gélatineuse placée entre les canaux, cellules ayant la possibilité de vivre isolément, même si ce n'est que pendant peu de jours. Certaines caractéristiques rapprochent ces animaux des protozoaires: ainsi par exemple, outre l'individualité partielle des cellules, la possibilité de régénération de l'individu entier à partir d'un fragment ou, bien plus, la possibilité qu'ont plusieurs individus de fusionner en un seul.

Protozoaires ou métazoaires, les porifères, animaux aquatiques au corps privé de forme précise, montrent dans la nature actuelle trois types principaux d'organisation interne du corps. Ces trois types sont considérés par certains comme représentant trois étapes successives d'une évolution réalisée il y a de nombreux millions d'années avant que leurs restes fossiles n'aient pu se conserver. Cette évolution ne peut donc pas être étudiée par la paléontologie. Le type le plus simple de porifère (ascon) est un sac mou



L'importance de ces fossiles en paléontologie relève de deux faits principaux. Avant tout, une bonne partie d'entre eux est extrêmement sensible aux conditions du milieu, en particulier à la salinité, à la température, à la profondeur et au type de fond, de sorte que chaque espèce est liée à un milieu particulier. On comprend dès lors que ces espèces peuvent fournir, après comparaison avec les espèces vivantes, d'utiles indications sur le milieu de formation de la roche dans laquelle elles ont été trouvées. Le second facteur qui rend extrêmement importante l'étude de ce groupe animal est la présence, pendant toute la durée des ères géologiques, depuis le Cambrien jusqu'à nos jours, de très nombreuses espèces différentes, chacune caractéristique d'une fraction déterminée de temps, qui sont pour cette raison utilisées pour la datation relative des terrains.

Négligeant de nombreuses familles qui pour la plupart comprennent des organismes dont les dimensions varient d'un centième de millimètre à un millimètre, nous n'examinons dans cet ouvrage que quelques groupes caractérisés par les grandes dimensions de leurs représentants qui, véritables géants, peuvent atteindre des diamètres de 10 à 15 cm. Ceux-ci sont ainsi aussi faciles à trouver que les microfossiles. C'est pourquoi on leur a donné le nom de MACROFORAMINIFÈRES.

Le groupe des FUSULINES est le plus ancien de ce type d'organismes. Celles-ci apparurent en effet

pendant le Carbonifère, se développèrent au Permien et s'éteignirent à la fin de cette dernière époque, après avoir existé pendant environ 70 millions d'années. Ce sont parmi tous les foraminifères ceux qui présentent les plus grandes dimensions et la plus grande complexité dans la structure de l'enveloppe. Cette dernière, non perforée, en forme de fuseau plus ou moins allongé, est constituée par une muraille extérieure qui s'enroule autour de l'axe principal et s'infléchit à intervalles réguliers en formant à l'intérieur un grand nombre de chambres allongées; chaque inflexion correspond, à la surface de l'enveloppe, à un sillon longitudinal très visible.

Les fusulines se rencontrent surtout dans des roches calcaires où elles sont souvent associées à des algues. On admet qu'elles ont vécu dans des eaux limpides de mers chaudes peu profondes. On les trouve en grand nombre en Italie, par exemple dans les terrains du Carbonifère supérieur des Alpes carniques et dans les grandes masses de calcaire blanc permien d'origine marine de la vallée du Sosio.

Bien plus connus des collectionneurs sont les NUMMULITES dont nous parlerons également brièvement. Les représentants de cette famille sont les seuls foraminifères qui ont eu les honneurs de l'histoire. On raconte en effet que les anciens prêtres égyptiens, ayant découvert ces petites enveloppes lenticulaires en grande abondance sur les flancs des pyramides de Gizeh, furent convaincus d'être en présence de

Calcaire à alvéoles.  
Eocène moyen du Karst  
(Trieste, Italie). (x 2)

lentilles pétrifiées, restes du repas des esclaves chargés de la construction des monuments. Les pyramides ont en effet été construites avec des blocs de calcaire éocène riche en fossiles et représentent un des plus imposants gisements de nummulites. A ces fossiles les Latins donnèrent, à cause de leur forme lenticulaire caractéristique, le nom de *Nummulites*, c'est-à-dire «petites monnaies».

Les nummulites constituent un groupe riche d'espèces qui vécurent en abondance pendant l'Eocène, période qui a commencé il y a 50 millions d'années. L'enveloppe ou coquille qui, dans les exemplaires de plus grandes dimensions atteint 12 cm de diamètre, est composée d'une muraille extérieure formée de

deux couches calcaires qui s'enroulent en spirale autour d'un axe, en prenant des dimensions qui augmentent progressivement. A l'intérieur, la coquille est divisée en nombreuses chambres, formées par des inflexions régulières de la couche inférieure de la muraille, et communiquant entre elles par une petite ouverture. Ces organismes étaient benthoniques et vivaient probablement entre 50 et 150 m de profondeur sur des fonds marins calcaires ou sableux.

Une région classique où l'on trouve ces fossiles est la région préalpine de Vénétie entre Vérone et Vicence, particulièrement à Monte Postale et San Giovanni Ilarione. On en trouve aussi dans le Gran Sasso, la Maiella et la presqu'île de Gargano.

## Les porifères

Parmi les protozoaires flagellés, petits organismes munis de flagelles, quelques espèces se présentent sous forme de colonies constituées par de nombreux individus, tantôt tous égaux et indépendants les uns des autres, tantôt différents et ayant des fonctions différentes, respiratoires, végétatives, nutritives, suivant la situation particulière qu'ils occupent dans la colonie elle-même.

PORIFÈRES, plus connus sous le nom d'éponges, qui présentent une organisation cellulaire plus élevée que celle des colonies de protozoaires et que l'on peut, selon toute probabilité, faire dériver des flagellés primitifs du fait de la présence, dans les formes larvaires, de cellules simples munies chacune d'un long flagelle.

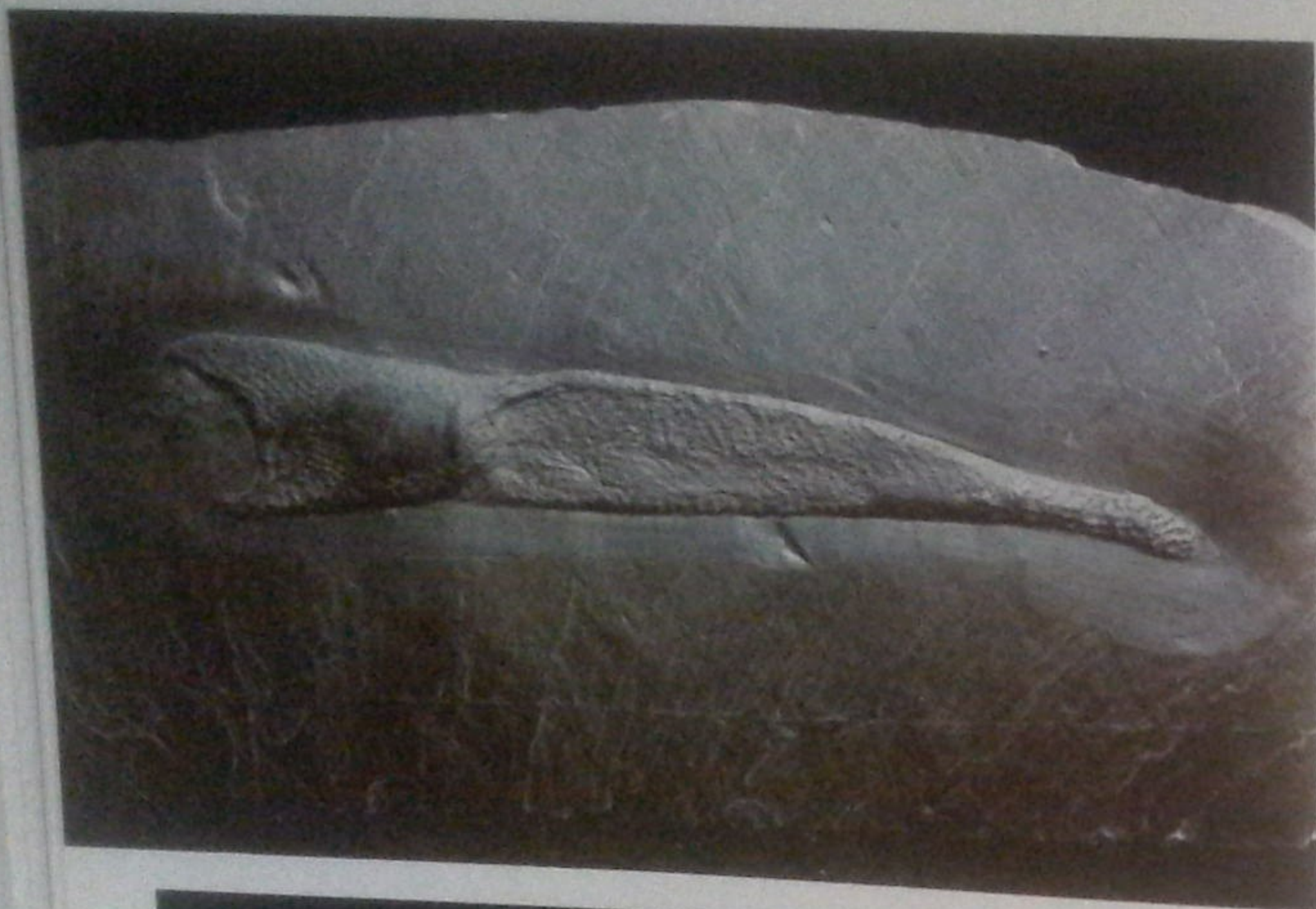
Avec les porifères nous entrons donc, bien qu'en forçant un peu, dans le sous-règne des métazoaires puisque, si dans ceux-ci nous ne pouvons pas encore observer une organisation des cellules en tissu, comme nous le ferons au contraire chez les invertébrés plus évolués, on peut cependant noter la présence de trois types de cellules bien différenciées: des cellules épithéliales aplaties qui recouvrent la surface extérieure de l'individu (ou, si l'on préfère, de la colonie), cellules flagellées, ou choanocytes, qui tapissent la cavité et les canaux internes du corps, et cellules amiboïdes flottant dans la matière gélatineuse placée entre les canaux, cellules ayant la possibilité de vivre isolément, même si ce n'est que pendant peu de jours. Certaines caractéristiques rapprochent ces animaux des protozoaires: ainsi par exemple, outre l'individualité partielle des cellules, la possibilité de régénération de l'individu entier à partir d'un fragment ou, bien plus, la possibilité qu'ont plusieurs individus de fusionner en un seul.

Protozoaires ou métazoaires, les porifères, animaux aquatiques au corps privé de forme précise, montrent dans la nature actuelle trois types principaux d'organisation interne du corps. Ces trois types sont considérés par certains comme représentant trois étapes successives d'une évolution réalisée il y a de nombreux millions d'années avant que leurs restes fossiles n'aient pu se conserver. Cette évolution ne peut donc pas être étudiée par la paléontologie. Le type le plus simple de porifère (ascou) est un sac mou

Phylum	Classe	Ordre	Age
Porifères	Démospanges	Tétractinellides Monactinellides Lithistides	Cambrien-Actuel Cambrien-Actuel Silurien-Actuel
	Hyalospanges ou Hexactinellides	Lyssacines Dictyonines	Cambrien-Actuel Trias-Actuel
	Calcispanges ou Pharétrones	Homocèles Hétérocèles	Actuel Cambrien-Actuel

Une telle organisation fait penser à l'existence chez les protozoaires d'une ligne d'évolution tournée vers la formation d'animaux pluricellulaires pourvus de tissus à cellules différenciées. La question de savoir à quel moment ce passage s'est produit au cours des ères géologiques, et de quelle manière, est un des problèmes qui n'ont pas encore été résolus dans l'histoire du règne animal. Pourtant il existe actuellement dans la nature, comme dans les couches fossilifères les plus anciennes de la croûte terrestre, remontant au Précambrien, quelques animaux qui peuvent être considérés, sous de nombreux aspects, comme intermédiaires entre les protozoaires et les êtres pluricellulaires pourvus de tissus. Ce sont les





A gauche: *Protospongia rhenana*: éponge siliceuse du Dévonien inférieur, Bundenbach (Allemagne). Longueur de l'original: 20 cm.

Au-dessous: *Raphidonema farringdonense*, éponge calcaire parfaitement conservée dans des couches du Crétacé, Angleterre ( $\times 1,5$ ).

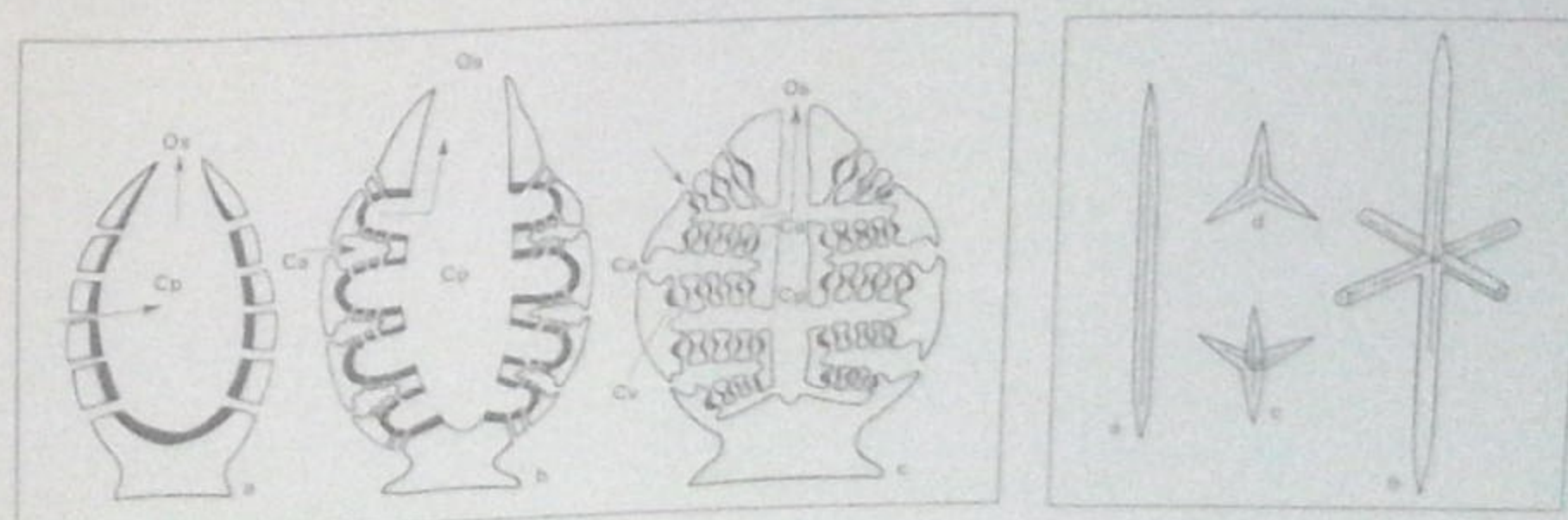


*Synolynthis* sp., organisme considéré comme une éponge calcaire, Crétacé, Angleterre (Foot Crays). Légèrement agrandi.

qui vit fixé au substrat solide du fond par sa partie inférieure sans ouverture et qui est parsemé sur toute sa surface de petits pores à travers lesquels l'eau est amenée dans une cavité interne (cavité pseudogastrique), tapissée de choanocytes, où s'effectuent les échanges biologiques; les choanocytes, au moyen de leurs flagelles, forcent l'eau à ressortir du corps à travers une ouverture supérieure ou oscule. Dans le type suivant (sycon), l'organisation est à peu près identique, mais la cavité pseudogastrique s'infléchit régulièrement en formant quelques niches tapissées de choanocytes qui permettent ainsi une extension des surfaces vibratiles d'échange. Dans le type le plus évolué (leucon), enfin, on est en présence d'un véritable système composé de canaux afférents qui convoient l'eau de l'extérieur vers les chambres flagellées tapissées de choanocytes, et de canaux efférents qui la poussent dans la cavité pseudogas-

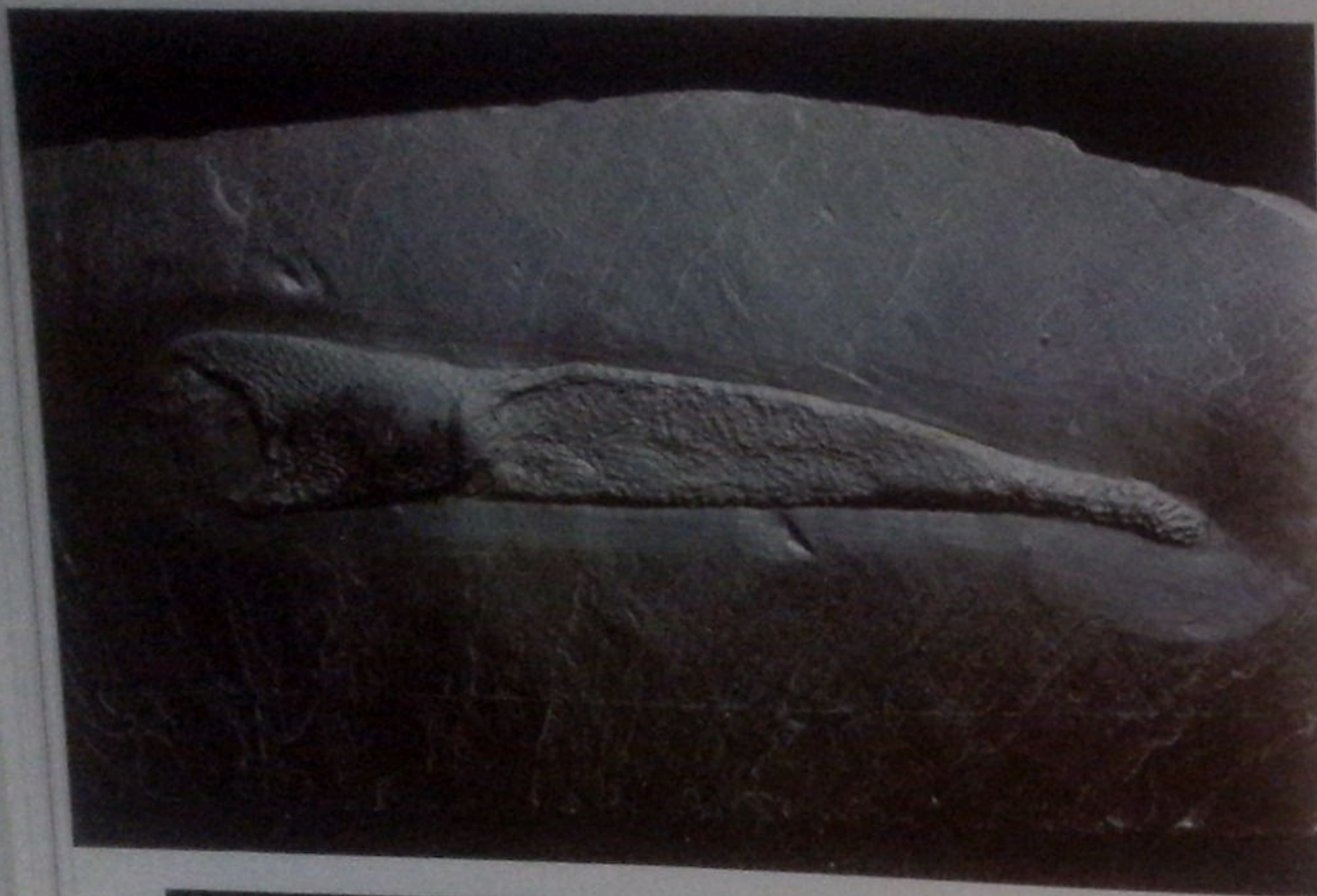
Schémas de trois types d'organisation interne des éponges: a) ascone; b) sycone; c) leucone; Ca) canaux afférents; Ce) canaux efférents; Cp) Cavité pseudogastrique; Cv) corbeilles vibratiles; Os) oscule.

A droite: spicules d'éponges: a) monoaxe; b) triaxe ou hexactine; c) tétraaxe; d) triactine.



trique, désormais plus réduite, d'où elle sera expulsée à travers l'oscule.

La structure molle décrite ci-dessus qui, vu sa nature, se détruit facilement et n'est que rarement conservée à l'état fossile, est soutenue par un squelette interne formé par un système de spicules calcaires ou siliceux (mégascières) assemblés pour former des charpentes réticulées, parfois visibles à l'œil nu; à côté de ces spicules sont disséminés à l'intérieur du corps d'autres spicules, beaucoup plus petits, visibles seulement au microscope et appelés pour cette raison microscières, qui sont utilisés en même temps que les choanocytes pour la classification zoologique. Toutefois, à la mort de l'animal, ces spicules, précisément parce qu'ils sont libres, se perdent. La classification des éponges fossiles se fonde ainsi sur la nature et sur la forme des mégascières et donc sur les réseaux auxquels ils donnent naissance. L'étude des spicules, qui se trouvent parfois dispersés dans les sédiments en une telle abondance qu'ils forment des roches siliceuses appelées «spongolithes», fait encore l'objet de la micropaléontologie à cause de leurs dimensions réduites et s'effectue surtout au microscope. Les études micropaléontologiques nous ont ainsi fait découvrir l'existence de différents types de spicules, tantôt siliceux (opale cristallisée en calcédoine) avec un petit canal central toujours bien visible dans le fossile, tantôt de calcite, dans lesquels ce petit canal se conserve rarement. Le type le plus simple de spicule est de type monoaxe, longue aiguille constituée par un seul axe; plus complexes sont les spicules triaxes ou hexactines formés de trois axes perpendiculaires entre eux; les spicules tétraaxes à quatre axes et les spicules triactines à trois axes qui se rencontrent sur le même plan, caractérisent les éponges calcaires. L'importance que prennent les éponges fossiles en paléontologie concerne surtout leur utilité comme indicateurs des anciens milieux de vie. Leurs formes varient en effet selon le caractère des courants, de la turbidité des eaux et de leur profondeur, de sorte que les espèces typiques d'un milieu particulier indiquent, si on les trouve à l'état fossile, les conditions existant à l'époque où elles vécurent.



A gauche: *Protospongia rhenana*: éponge siliceuse du Dévonien inférieur, Bundenbach (Allemagne). Longueur de l'original: 20 cm.

Au-dessous: *Raphidonema farringdonense*, éponge calcaire partiellement conservée dans des couches du Crétacé, Angleterre ( $\times 1,5$ ).

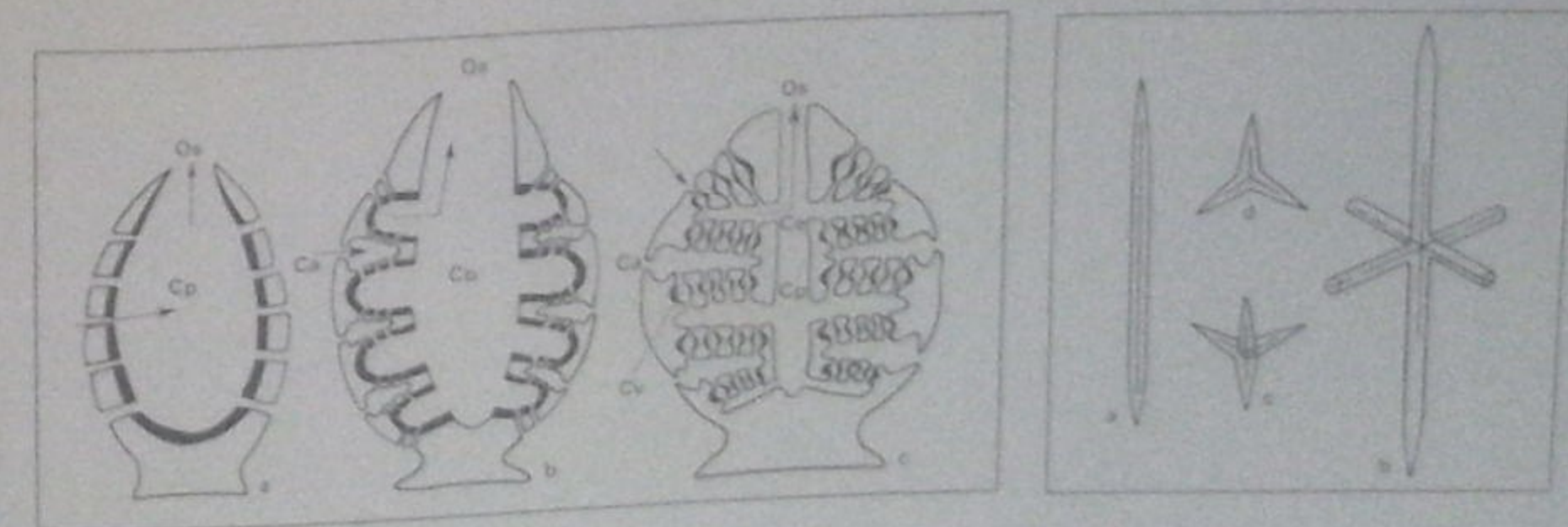


*Synolynthis* sp., organisme considéré comme une éponge calcaire, Crétacé, Angleterre (Foot Crays). Légèrement agrandi.

qui vit fixé au substrat solide du fond par sa partie inférieure sans ouverture et qui est parsemé sur toute sa surface de petits pores à travers lesquels l'eau est amenée dans une cavité interne (cavité pseudogastrique), tapissée de choanocytes, où s'effectuent les échanges biologiques; les choanocytes, au moyen de leurs flagelles, forcent l'eau à ressortir du corps à travers une ouverture supérieure ou oscule. Dans le type suivant (sycon), l'organisation est à peu près identique, mais la cavité pseudogastrique s'infléchit régulièrement en formant quelques niches tapissées de choanocytes qui permettent ainsi une extension des surfaces vibratiles d'échange. Dans le type le plus évolué (leucon), enfin, on est en présence d'un véritable système composé de canaux afférents qui convoient l'eau de l'extérieur vers les chambres flagellées tapissées de choanocytes, et de canaux efférents qui la poussent dans la cavité pseudogas-

Schémas de trois types d'organisation interne des éponges: a) ascone; b) sycone; c) leucone; Ca) canaux afférents; Ce) canaux efférents; Cp) Cavité pseudogastrique; Cv) corbeilles vibratiles; Os) oscule.

A droite: spicules d'éponges: a) monaxon; b) triaxon ou hexaxon; c) tétraaxon; d) triactine.



trique, désormais plus réduite, d'où elle sera expulsée à travers l'oscule.

La structure molle décrite ci-dessus qui, vu sa nature, se détruit facilement et n'est que rarement conservée à l'état fossile, est soutenue par un squelette interne formé par un système de spicules calcaires ou siliceux (mégasclères) assemblés pour former des charpentes réticulées, parfois visibles à l'œil nu; à côté de ces spicules sont disséminés à l'intérieur du corps d'autres spicules, beaucoup plus petits, visibles seulement au microscope et appelés pour cette raison microsclères, qui sont utilisés en même temps que les choanocytes pour la classification zoologique. Toutefois, à la mort de l'animal, ces spicules, précisément parce qu'ils sont libres, se perdent. La classification des éponges fossiles se fonde ainsi sur la nature et sur la forme des mégasclères et donc sur les réseaux auxquels ils donnent naissance. L'étude des spicules, qui se trouvent parfois dispersés dans les sédiments en une telle abondance qu'ils forment des roches siliceuses appelées «spongolithes», fait encore l'objet de la micropaléontologie à cause de leurs dimensions réduites et s'effectue surtout au microscope. Les études micropaléontologiques nous ont ainsi fait découvrir l'existence de différents types de spicules, tantôt siliceux (opale cristallisée en calcédoine) avec un petit canal central toujours bien visible dans le fossile, tantôt de calcite, dans lesquels ce petit canal se conserve rarement. Le type le plus simple de spicule est de type monoaxe, longue aiguille constituée par un seul axe; plus complexes sont les spicules triaxes ou hexactines formés de trois axes perpendiculaires entre eux; les spicules tétraaxes à quatre axes et les spicules triactines à trois axes qui se rencontrent sur le même plan, caractérisent les éponges calcaires.

L'importance que prennent les éponges fossiles en paléontologie concerne surtout leur utilité comme indicateurs des anciens milieux de vie. Leurs formes varient en effet selon le caractère des courants, de la turbidité des eaux et de leur profondeur, de sorte que les espèces typiques d'un milieu particulier indiquent, si on les trouve à l'état fossile, les conditions existant à l'époque où elles vécurent.

Les porifères sont connus à l'état fossile depuis les ères géologiques les plus lointaines. Dans les roches très anciennes de l'ère archéozoïque, très pauvres en restes fossiles, on a en effet trouvé en plusieurs endroits des traces de ce groupe d'animaux qui remontent donc à de nombreux millions d'années avant la grande explosion de vie qui se produisit au début de l'ère paléozoïque. C'est à environ 1300 millions d'années que remonteraient les restes problématiques d'*Atikokania*, éponge de forme cylindrique ou conique découverte en 1912 dans les terrains précambriens du Canada, que l'on doit considérer absolument comme le plus ancien représentant du groupe. Des spicules d'éponges proviennent en outre des roches précambriennes du Grand Canyon du Colorado, réputé pour ses fossiles extrêmement anciens; dans les terrains du même âge du Katanga, on a trouvé des organismes semblables aux éponges calcaires actuelles, tandis que des spicules calcaires attribués à une éponge ancienne appelée *Eospicula* ont été découverts en Bretagne.

Du début de l'ère paléozoïque à nos jours, l'histoire de l'évolution des éponges ne présente pas un intérêt particulier; elles se sont en effet conservées presque inchangées au cours des ères géologiques pendant 500 millions d'années au moins. Déjà dans ces temps lointains, le phylum *Porifera* comptait en effet des représentants des trois classes encore admi-



*Receptaculites* sp., un étrange organisme paléozoïque considéré comme proche des porifères à cause de la disposition et de la forme des nombreux canaux qui existent à sa surface. Devonien, Allemagne.

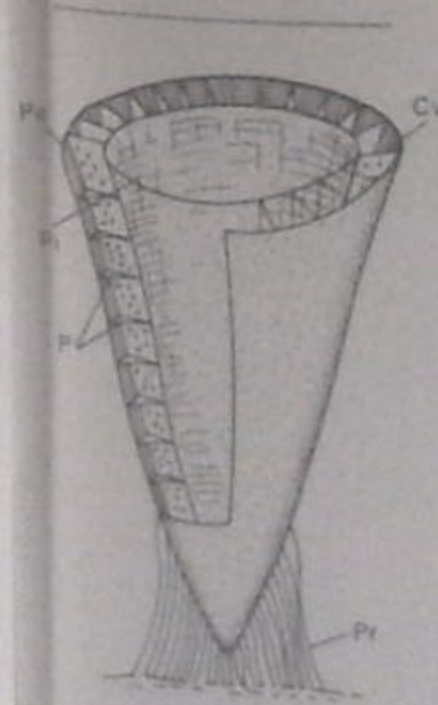


Coupe mince d'un calcaire à archaeocyathidés du Cambrien moyen, Région d'Iglesias (Sardaigne), ( $\times 13$ ). Dans la section de l'exemplaire (en haut à gauche), on remarque la cavité centrale et les deux parois concentriques réunies par des cloisons rayonnantes.

ses actuellement, soit: celle des démosponges (*Demospongia*) à laquelle appartiennent les «éponges de bain», celle des hexactinellides (*Hyalospongia*) ou éponges siliceuses, et celle des calcisponges (*Calci-spongia*) ou éponges calcaires.

#### Classe des démosponges

Les DÉMOSPONGES sont les éponges les plus répandues dans la nature actuelle. La plupart d'entre elles, toutefois, se désagrègent si rapidement et si complètement après leur mort qu'il est facile de comprendre qu'elles sont extrêmement rares à l'état fossile. Les démosponges sont en effet connues le plus souvent par leurs spicules découverts isolés dans les sédiments, ou par les effets qu'elles produisent sur d'autres organismes. La découverte, dans les gisements extrêmement anciens, de spicules tétraxones et monaxones qui les caractérisent démontre leur énorme diffusion, surtout aux périodes triasique et jurassique. Quelques démosponges contiennent donc des spicules siliceux monaxones et tétraxones: ce sont les MONACTINELLIDES et les TÉTRACTINELLIDES. Parmi les premières, le genre *Cliona* est bien connu, et très répandu dans les gisements tertiaires italiens: c'est une éponge perforante qui n'est connue à l'état fossile que par les trous qu'elle produit sur les coquilles des mollusques. Un groupe très abondant et toujours bien reconnaissable par la présence de spicules siliceux modifiés et grossis par des dépôts secondaires de minéraux (desmi), unis en un solide réseau, est celui des LITHISTIDES, connus depuis le Cambrien jusqu'à nos jours: des exemplaires nous sont parvenus complets à l'état fossile, montrant très visiblement la forme originelle du corps.



Structure des archaeocyathidés: Pe) paroi extérieure; Pi) paroi intérieure; Pr) processus radiculaires; Cv) cloisons verticales; P) planchers.

## Les archaeocyathidés

Dans les roches sédimentaires de la période cambrienne de la Sardaigne méridionale (surtout dans la région d'Iglesias), de la Normandie, de la Sierra Morena, de l'Amérique du Nord, du Sahara, du Maroc, de la Chine, de la Sibérie et de l'Australie, roches qui se sont formées dans les mers il y a 500 millions d'années, on trouve quelques organismes fossiles dont la classification systématique a été très discutée pendant des années.

Ces organismes furent en effet attribués tour à tour aux coelentérés, du fait de la présence de septa verticaux radiaux, aux éponges, à cause de leur paroi poreuse et de la présence d'une cavité centrale, aux protozoaires et aux algues calcaires. Il s'agit des ARCHAEOCYATHIDÉS, fossiles parmi les plus anciens, considérés aujourd'hui comme constituant à eux seuls un phylum séparé des coelentérés et des porifères et

#### Classe des hexactinellides

Les HEXACTINELLIDES sont des éponges siliceuses; leur squelette est composé de spicules hexactines. Ces spicules sont la plupart du temps réunis de manière à former un réseau très léger et transparent, qui a valu le surnom d'«éponges vitrées» aux hexactinellides.

Leur corps, en forme de coupe ou de cylindre situé à l'extrémité d'un long pedoncule, est extrêmement fragile et très difficile à découvrir intact dans les sédiments; au contraire, leurs spicules typiques ne sont pas rares, même abondants dans beaucoup de terrains du Cambrien à nos jours. Cette classe vit surtout dans les mers tropicales à une profondeur moyenne de 200 à 500 m, mais les formes abyssales ne sont pas rares; il en a été dragué à 4000 et exceptionnellement à 6000 m de profondeur. Beaucoup d'hexactinellides crétacées ont toutefois été trouvées dans des sédiments de mers peu profondes, parfois même dans des milieux littoraux; il est donc logique de penser qu'au cours des soixante derniers millions d'années, il s'est produit une migration vers des régions plus profondes.

#### Classe des calcisponges

Ce sont des éponges au corps de forme très variable, soutenu par des spicules calcaires isolés (pour la plupart triactines), qui vivent isolées ou réunies en colonies surtout dans des eaux marines peu profondes. Leurs spicules sont très répandus dans les terrains qui se sont déposés de la période cambrienne à nos jours, mais les exemplaires complets ne sont pas rares, ceux du genre *Raphidonema*, par exemple, avec sa forme caractéristique en coupe, qui a vécu du Trias au Crétacé.

qui s'est éteint à la fin de la période cambrienne sans laisser aucun descendant.

Les archaeocyathidés sont des organismes de forme conique, d'une hauteur variant de 2,5 à 10 cm, formés de deux parois poreuses concentriques réunies par des cloisons verticales radiales et par des planchers horizontaux divisant le vide entre les parois elles-mêmes en petites chambres presque cubiques. Au centre se trouve une large cavité semblable à celle que l'on observe chez les éponges.

Les archaeocyathidés vivaient sur le fond de la mer, probablement en eau peu profonde, à proximité de la côte, fixés par des processus radiculaires qui partaient du sommet du cône; ils jouèrent un rôle important à l'époque très ancienne à laquelle ils vivaient comme constructeurs de récifs, rôle joué, après leur extinction, par les coelentérés.

## Les cœlentérés

Les animaux pluricellulaires, ou métazoaires, se développèrent donc en plein Archéozoïque, ère géologique où leur présence est attestée par la découverte de rares fossiles. La paléontologie nous fournit ainsi la preuve de leur existence à cette époque lointaine, mais n'est pas capable de nous indiquer les premières phases de leur évolution à cause de la rareté des échantillons retrouvés, rareté due, d'un côté, aux événements géologiques qui en ont supprimé les traces, de l'autre, à la difficulté que ces organismes, très délicats et pour la plupart privés de parties dures, eurent à se fossiliser.

Plus évolués que les porifères, il faut maintenant citer les Cœlentérés CNIDAIRES chez qui on note la présence d'un tube digestif primitif, une différenciation ultérieure de certaines cellules à fonctions spéciales et la formation d'une couche intermédiaire de cellules (mésoglée) entre la couche extérieure (épidermale) et la couche interne (gastrodermale), donnant ainsi les premiers animaux à tissus définis.

Les cœlentérés sont des organismes bien connus pour leur grande diffusion dans toutes les mers; personne ne peut dire en effet qu'il n'a pas vu, au moins une fois, de minces rameaux de corail rouge ou des méduses visqueuses. Bien peu toutefois ont dû penser que ces organismes, si différents les uns des autres, pouvaient être classés dans le même groupe systématique. Le fait est que les cœlentérés se trouvent dans la nature sous deux formes différentes, l'une fixe, ou polype, l'autre libre, ou méduse. Le polype a l'aspect d'un vase cylindrique, avec une cavité gastrique en forme de sac qui communique avec l'extérieur à travers l'ouverture buccale placée vers le haut et entourée d'une couronne de tentacules; il adhère par sa partie inférieure au fond marin au moyen d'un disque. La méduse a au contraire la forme d'une ombrelle convexe à sa partie supérieure (exombrelle) qui se continue sur les côtés par de nombreuses tentacules, et concave à sa partie inférieure (sous-ombrelle) d'où sort une formation dite «manubrium» qui porte la bouche. Le corps de la méduse est fortement hydraté (jusqu'à 96,5%) et beaucoup plus écrasé que celui du polype. Les deux formes décrites sont caractéristiques de l'un ou de l'autre groupe de cœlentérés ou, plus typiquement, alternent dans la même espèce.

On croit que les formes les plus anciennes des cœlentérés ont été les méduses, parce que dans les couches fossilifères anciennes de la croûte terrestre on a retrouvé des empreintes de différentes formes, que beaucoup rapportent aux ombrelles de ces organismes; les polypes, par contre, caractérisés le plus souvent par un squelette calcaire très résistant, sont complètement inconnus à ces lointaines époques; en

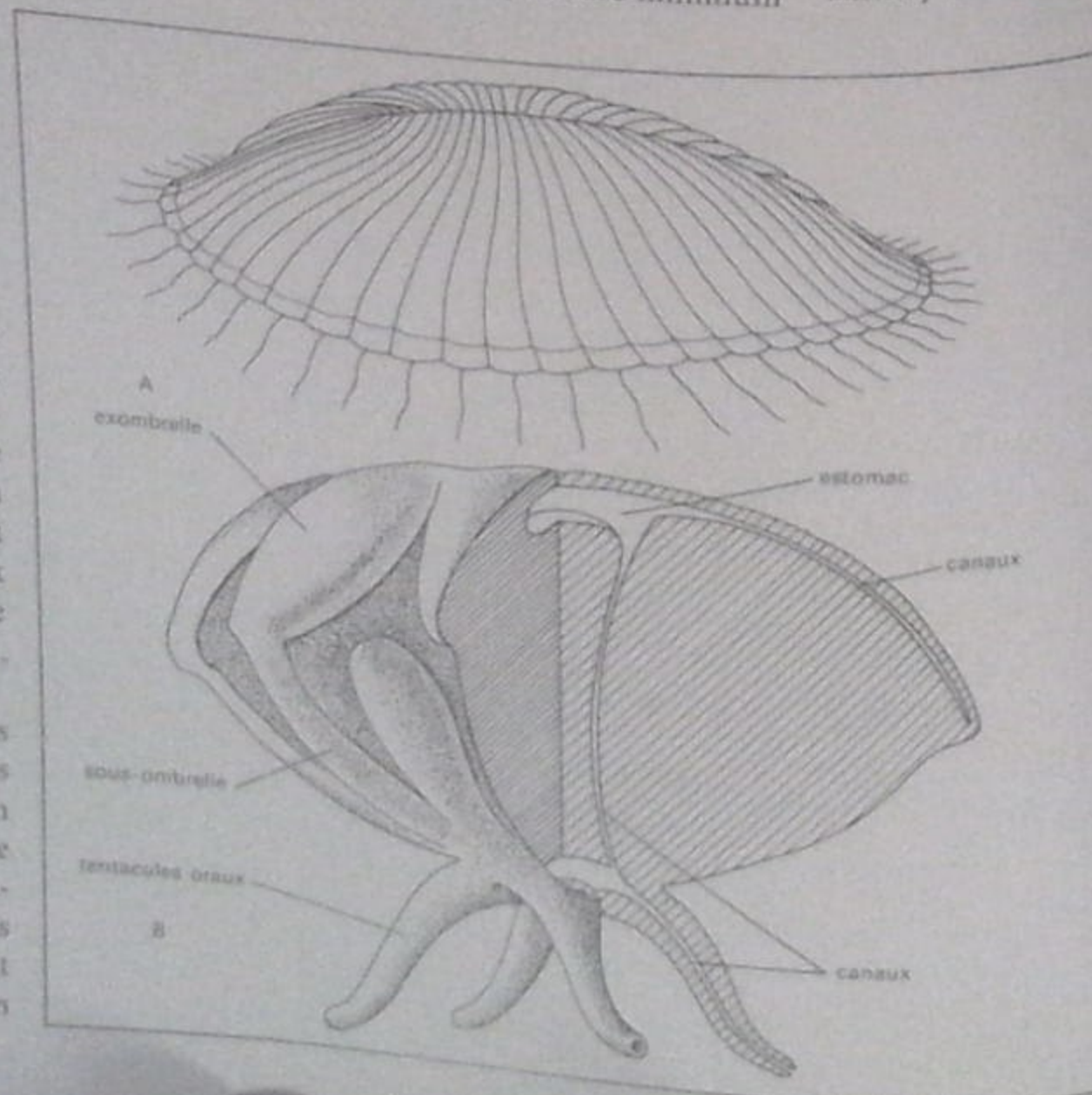
fait, ceux-ci ne commencèrent à apparaître que dans les mers du Silurien. A partir de cette période, en effet, les cœlentérés pourvus de squelettes, souvent réunis en colonies de nombreux individus, formèrent de très vastes ensembles et jouèrent un rôle de premier plan dans la genèse des roches sédimentaires.

Si les très anciennes méduses sont sans doute beaucoup plus intéressantes pour le savant qui recherche les lignes d'évolution du *phylum*, les polypes et, en particulier, leurs squelettes, fournissent aux collectionneurs une mine inépuisable de trouvailles aux formes extrêmement variées et d'âges très différents; ces squelettes se conservent en effet admirablement et nous permettent, grâce à leur grande répartition, d'importantes considérations paléogéographiques et paléocologiques.

Pour qu'un édifice de corail puisse se construire, il est nécessaire que les organismes constructeurs vivent dans des conditions propices à un développement rapide. Les cœlentérés constructeurs sont des organismes très délicats qui exigent des conditions très particulières de milieu, sans lesquelles ils ne peuvent subsister. Les modalités de formation des constructions coralligènes actuelles ont été de ce fait l'objet d'études approfondies et l'on a pu établir que les polypes des cœlentérés constructeurs ont besoin d'eaux très limpides ayant une température minimum

*Astrangia lineata*, ►  
*hexacoralliaire colonial*,  
Miocène, Virginia  
Beach (Virginia, États-  
Unis). Diamètre des  
calices: 0,4 cm.

Reconstruction de deux  
des plus anciens cœlentérés  
médusoides connus:  
A) *Dickinsonia*,  
dipleurozoaire du  
Cambrien inférieur  
(Australie); B) *Brooksella*,  
protoméduse de  
l'Algonkien (Amérique  
du Nord); vue partiellement  
sectionnée pour  
montrer sa morphologie  
externe, et sa structure  
interne probable.





De gauche à droite et de haut en bas, les différentes formes des polypierites coloniales chez les anthozoaires.  
 Forme ramifiée: *Thecosmilia trichotoma*, Jurassique supérieur, Allemagne.  
 — Forme massive avec calices réunis par un coenenchyme: Oligocène, Monteviale (Vicence, Italie).  
 — Forme polygonale: *Cyathophyllum hypocraeteriforme*, Dévonien, Allemagne.  
 — Forme mûreiforme: Oligocène, Monteviale (Vicence, Italie).

de 20° C, d'une bonne luminosité et par conséquent de profondeurs ne dépassant jamais 40 m. Leur diffusion est donc limitée à une bande comprise entre le 27° degré de latitude sud et le 30° degré de latitude nord, à l'exception toutefois des régions subissant l'influence de courants marins froids comme par exemple la côte occidentale de l'Afrique, léchée par le courant du Benguela, ou encore celle de l'Amérique du Sud où passe le courant de Pérou.

La limite de profondeur de 40 m pourrait paraître toutefois en nette contradiction avec les énormes épaisseurs des constructions coralligènes fossiles et actuelles, si l'on n'avait pas observé que la partie du récif au-dessous de cette limite est composée de squelettes d'animaux désormais morts. Se pose alors le problème de savoir comment de telles épaisseurs ont pu être atteintes: il paraît clair que des restes de récifs situés à des profondeurs plus grandes indiquent un abaissement progressif du fond marin, tandis qu'au contraire ceux trouvés au-dessus de la limite supérieure des marées indiquent un rehaussement du fond. L'étude des récifs coralliens actuels a montré qu'à la suite de l'abaissement progressif du substratum du récif à une vitesse égale à celle de l'accroissement de la partie supérieure de celui-ci, ces organismes peuvent élaborer des constructions très épaisses, la vie restant très longtemps possible par suite de l'existence d'une profondeur d'eau toujours égale.

Dans les mers actuelles, on peut observer trois types fondamentaux de constructions coralliennes: les récifs côtiers qui ceinturent les côtes des terres émergées, les barrières de corail disposées parallèlement à la côte et séparées de celle-ci par un bras de mer, et les atolls de forme annulaire qui renferment en leur centre une lagune où peut parfois affleurer une parcelle de terre.

L'exemple le plus majestueux de construction corallienne est fourni par la Cordillère australienne, importante chaîne qui se développe parallèlement à la côte orientale de l'Australie sur plus de 2000 km, à une distance moyenne du continent d'environ 100 kilomètres.

Depuis le Silurien, de nombreuses constructions coralliennes ont été édifiées dans presque toutes les mers de la Terre; elles se rencontrent aujourd'hui à l'état fossile, transformées en roches dures, non stratifiées, calcaires ou dolomitiques, à l'intérieur desquelles il est presque toujours possible de retrouver les restes des organismes qui les édifièrent. Des récifs de corail dévoniens construits il y a plus de 300 millions d'années se rencontrent en Italie dans les Alpes carniques, en Angleterre et en Allemagne. Dans les mers triasiques, qui occupaient il y a 170 millions d'années la partie nord-est de la péninsule italienne, s'élaborèrent lentement les Dolomites actuelles (avec les groupes de la Marmolada, du Latemar, du Sassolungo par exemple), grandiose barrière corallienne renfermant d'abondants restes de fungidés, d'astréidés et d'algues calcaires, barrière ayant atteint une énorme puissance verticale grâce à l'abaissement progressif du fond marin durant toute la période triasique. Des récifs abondent également dans les terrains jurassiques des Alpes, des Apennins, en Suisse et dans beaucoup d'autres régions européennes et extra-européennes à des latitudes plus élevées que celles correspondant à leur répartition actuelle. Au Tertiaire, les récifs disparaissent de l'Europe centrale (où les coraux ne persistent que sous des formes isolées), tandis que dans la région méditerranéenne d'autres récifs se construisent pendant l'Eocène, comme ceux, très connus, de la région de Vérone et de Vicence (San Giovanni Ilarione, Crosara, Castel-

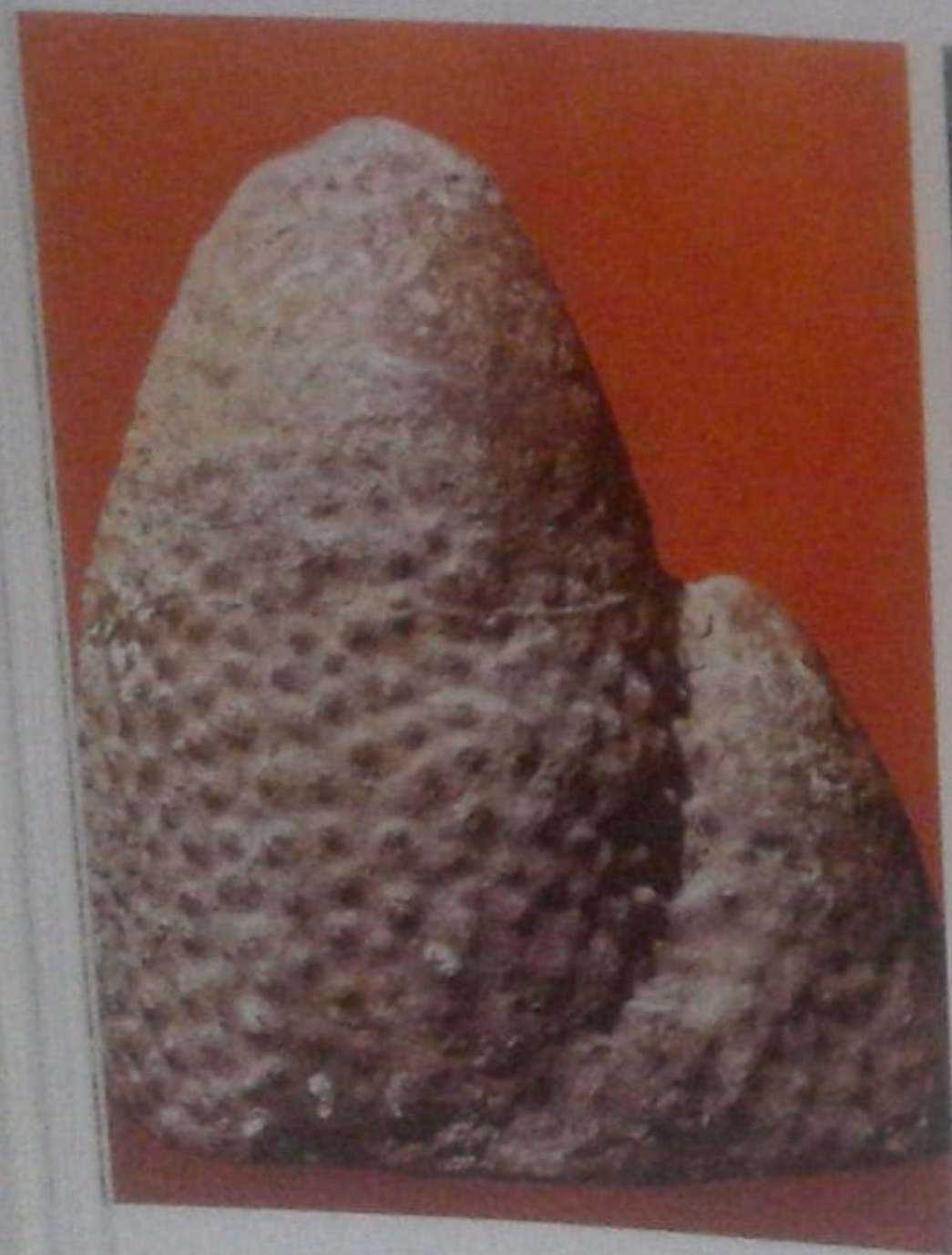
Phylum	Classe	Sous-classe	Ordre	Age	
Célestérés Cnidaires	Protoméduses		Brooksellidés	Précambrien-Silurien	
	Dipleurozoaires		Dickinsoniidés	Cambrien inférieur	
	Scyphozoaires		Scyphoméduses <i>Comulata</i>		Cambrien-Actuel Cambrien-Trias
					Cambrien-Actuel Crétacé-Actuel Crétacé-Actuel Cambrien-Actuel Ordovicien-Actuel
	Hydrozoaires		Hydroïdés Milleporinés Stylasterinés Trachylinidés Siphonophoridés Spongio- morphidés Stromatoporoidés	Trias-Jurassique Cambrien-Actuel	
	Anthozoaires		<i>Ceriantipatharia</i> Octocoralliaires Zoanthaires	Miocène-Actuel Silurien-Actuel Ordovicien-Actuel	
			Tabulés	Ordovicien-Eocène	

gomberto et Rosazzo), témoins d'un climat beaucoup plus doux que le climat actuel. En avançant dans le temps, les formations rocheuses, en concomitance avec un refroidissement général du climat, se déplacent progressivement vers le sud, rejoignant à la fin du Quaternaire leurs limites actuelles.

Revenant à la systématique qui intéresse plus directement le chercheur de fossiles, on notera que l'abondance et la grande variété des coelentérés au Cambrien inférieur déjà indiquent pour ce phylum une très longue histoire évolutive. En effet, depuis ces temps lointains celui-ci apparaît divisé en trois groupes principaux correspondant dans la systématique à des classes différentes; récemment deux classes nouvelles, concernant des représentants très anciens, ont été ajoutées. Ainsi, on divise maintenant les coelentérés en cinq classes au moins, soit en protoméduses (*Protomedusae*) et dipleurozoaires (*Dipleurozoa*), exclusivement fossiles, et en scyphozoaires (*Scyphozoa*), hydrozoaires (*Hydrozoa*) et anthozoaires (*Anthozoa*) encore bien représentés dans les mers actuelles.

#### Classe des protoméduses

On classe sous le nom de PROTOMÉDUSES quelques méduses primitives dont les empreintes ont été découvertes dans des roches cambriennes de la Colombie britannique (Canada), dans des roches



ordoviciennes de Suède, de France et dans des terrains précambriens d'Amérique du Nord. Il s'agit des plus anciens restes de coelentérés connus jusqu'à maintenant, restes regroupés dans le genre *Brooksella*, dont on connaît des empreintes de l'ombrelle discoïdale, dépourvue de tentacules. On attribue à la plus ancienne de ces empreintes, trouvée dans des terrains attribués à l'Algonkien, un âge de 700 à 800 millions d'années.

#### Classe des dipleurozoaires

Ce sont des empreintes de méduses en forme de cloche elliptique avec une profonde incision médiane et de nombreux segments radiaux, séparés par de fins sillons. Sur les bords se trouvent de nombreux tentacules filiformes. Il s'agit du genre *Dickinsonia* découvert dans les terrains du Cambrien inférieur de l'Australie du Sud, genre qui semble plus évolué que les représentants de la classe précédente et qui devait, comme ces derniers, posséder de son vivant un corps gélatineux.

#### Classe des scyphozoaires

Ce sont des organismes dans lesquels la forme de méduse l'emporte sur celle de polype qui ne représente, lorsqu'il existe, qu'un stade transitoire. On regroupe dans cette classe les méduses de grandes dimensions qui atteignent parfois 2 m de diamètre.



LES SCYPHOZOAIRES sont beaucoup plus rares à l'état fossile. En effet, manquant de parties dures, ils ne sont représentés que par les empreintes laissées par l'ombrelle. Ces organismes sont regroupés dans la sous-classe des scyphoméduses (*Scyphomedusae*) et ont été trouvés dans les terrains les plus variés du Cambrien inférieur à nos jours.

*Stromatopora concentrica*: hydrozoaire incrustant de l'ordre des stromatoporoidés. Dévonien moyen, Allemagne (Cologne). Légèrement agrandi.

Ci-dessous: *Conularia* sp., scyphozoaire de la sous-classe des Conulata, aujourd'hui éteinte. Dévonien, Bundenbach (Allemagne). (x2).

Section polie de roche avec *Lithostrotion martin*, tétracorallaire de la période Carbonifère, Champalle (Belgique). (x6).



La sous-classe des *Conulata* comprend au contraire des organismes exclusivement fossiles, ayant vécu dans les mers du Cambrien moyen à celles du Trias inférieur, époque à laquelle ils s'éteignirent. Jusqu'à récemment, ces coelentérés avaient été attribués par erreur aux gastéropodes ou aux vers. Ils étaient pourvus d'un squelette externe chitino-phosphaté en forme de pyramide d'une longueur entre 4 et 10 cm. A l'intérieur de cette coquille, l'animal vivait muni de nombreux tentacules qui sortaient vers l'extérieur à travers une ouverture située à la base de la

pyramide. Cette ouverture pouvait être fermée au moyen des plaques mobiles, une fois l'animal retiré dans sa coquille. Ces organismes, qui n'ont pas d'équivalents dans la nature actuelle, vivaient fixés au fond de la mer par un disque appliqué au sommet de la coquille au stade jeune, alors qu'à l'âge adulte une existence médusoïde leur permettait de nager.

#### Classe des hydrozoaires

LES HYDROZOAIRES sont des coelentérés qui se rencontrent sous la forme de méduses et de polypes

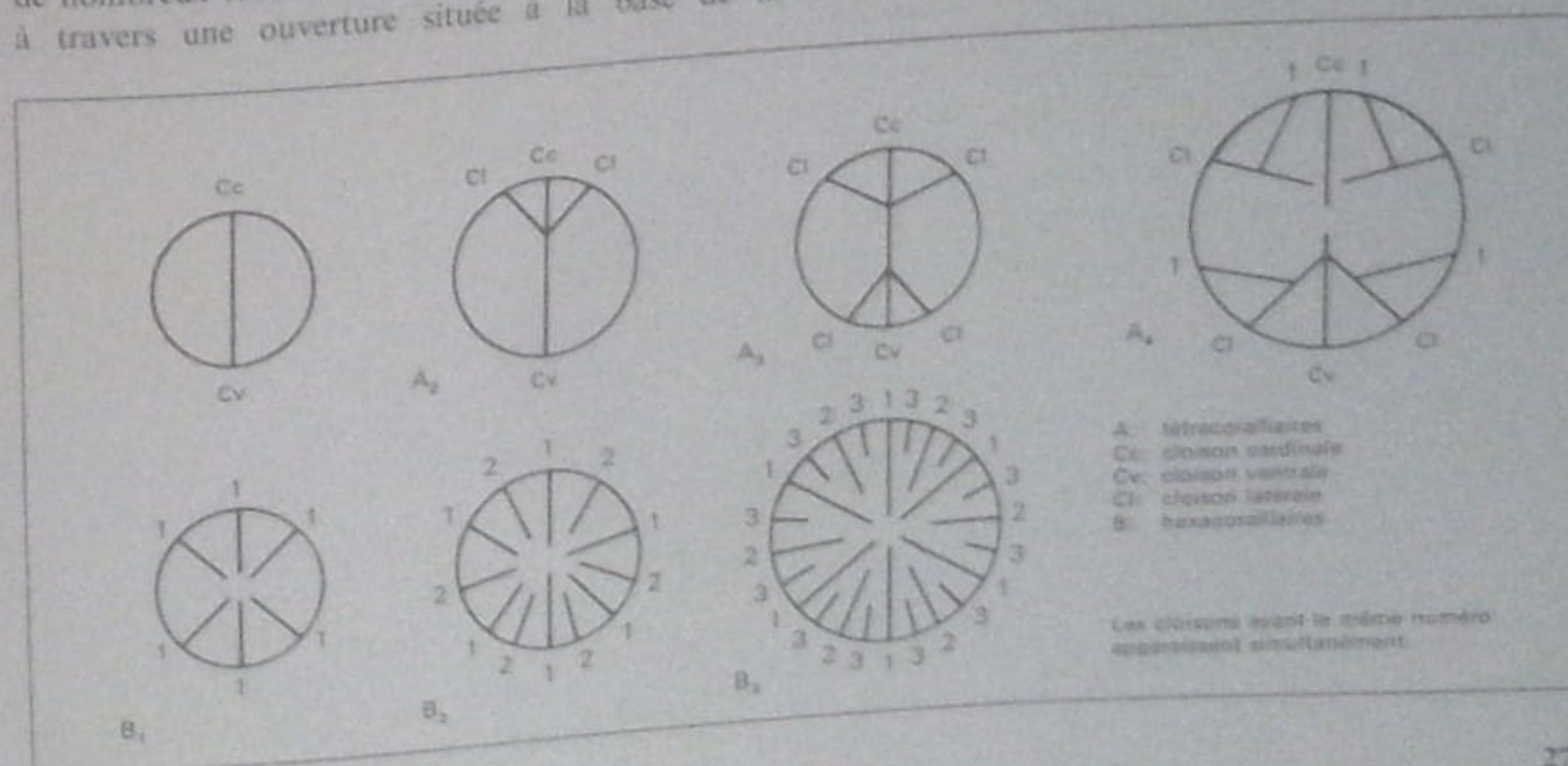


Schéma des différentes phases d'apparition des cloisons du calice des coanocelles.



isolés ou réunis en colonies. Négligeant les premiers qui ne se conservent que difficilement à l'état fossile sous la forme d'empreintes d'ombrelles, nous nous occuperons des polypes qui, par la présence d'un squelette plus ou moins calcifié, se trouvent en beaucoup plus grande abondance dans les sédiments et ont joué au cours des temps géologiques un rôle important dans la genèse des formations coralliennes.

Le polype hydrozoïde typique consiste en une base par laquelle il s'attache au substratum solide, en une tige dressée et élancée et en une expansion terminale qui porte la bouche et les tentacules. Les colonies se forment à partir de bourgeons qui de la tige se ramifient, et d'excroissances basales qui donnent naissance à d'autres tiges. Les tiges à leur tour développent d'autres expansions terminales et répètent le processus de ramification. Ces colonies sont généralement rendues rigides et protégées par un squelette en forme de tube chitineux. Dans d'autres groupes, au contraire, les polypes occupent des

cavités creusées dans un squelette calcaire massif. Chez de nombreux hydrozoaires, on observe, dans le cadre de la colonie, une nette différenciation des polypes qui assurent des fonctions et prennent des aspects très différents. Il existe ainsi de gros polypes spécialisés dans la nutrition (gastrozoïtes), de petits polypes au rôle défensif (dactylozoïtes) et enfin des polypes reproducteurs (gonozoïtes).

Actuellement les zoologistes divisent la classe des hydrozoaires en cinq ordres: les hydroïdes ou hydroides (*Hydroïda*), les milleporinés (*Milleporina*), les stylastérinés (*Stylasterina*), les trachylinidés (*Trachylinida*) et les siphonophores (*Siphonophorida*), qui tous ont des représentants fossiles et vivants. A ces ordres, les paléontologistes ajoutent les ordres des spongiomorphidés (*Spongiomorpha*) et des stromatoporoïdés (*Stromatoporoidea*) exclusivement fossiles. Parmi tous ceux-ci nous ne citons que les plus abondants et ceux que l'on peut trouver le plus facilement à l'état fossile.

Coupe du calice d'un tétracoralliaire silicifié. Dévonien, Amérique du Nord, (x4).

Exemplaire parfait de *Calceola sandalina*, tétracoralliaire utilisé comme fossile-directeur de la période dévonienne, Allemagne.

*Thecosmilia trichotoma*, hexacoralliaire jurassique dans sa gangue. A remarquer, les nombreuses cloisons du calice. Wurtemberg (Allemagne). Diamètre: 4,5 cm.

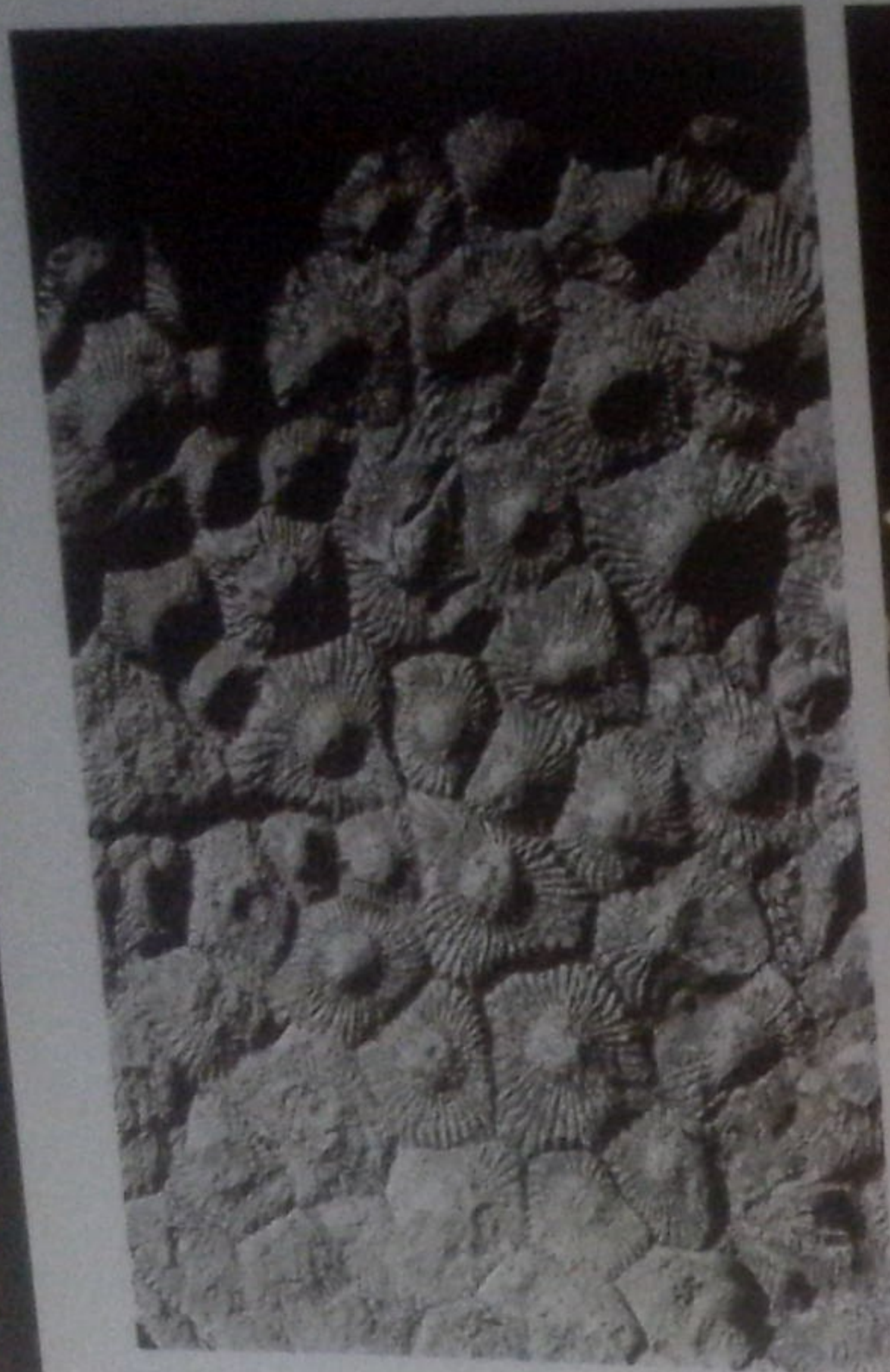
A l'ordre des HYDROÏDES, connu depuis la période du Cambrien, on a incorporé des polypes isolés ou en colonies et des formes médusoïdes. Aujourd'hui les premiers vivent surtout en milieu marin littoral, en colonies ramifiées ou incrustantes, rares étant les représentants vivant dans l'eau douce. Les formes médusoïdes vivent au contraire au large dans la mer.

Le genre *Ellipsactinia* est caractéristique: il se présente sous forme de nodules ovoïdes à structure concentrique, formée de couches lamellaires successives faites de calcaire poreux et réunies entre elles par des piliers irréguliers. Cet ordre est très répandu dans les roches jurassiques italiennes des Alpes carniques, des Apennins, des environs de Naples et de Capri. Ces roches prennent souvent le nom de «calcaires à ellipsactinia» qui représentent le faciès littoral de la mer du Jurassique supérieur de ces régions.

Dans l'ordre des MILLEPORINÉS, on classe des organismes constructeurs qui édifient des structures calcaires ramifiées et incrustantes, ces dernières étant de beaucoup les plus abondantes. Parmi elles, le genre *Millepora*, connu à l'état fossile depuis le Crétacé, est aujourd'hui très répandu dans les récifs de corail où il vit à une profondeur n'excédant pas 30 m. Il est formé d'une simple croûte calcaire sur la surface de laquelle s'ouvrent de nombreux pores qui correspondent à l'intérieur à des canaux verticaux dans lesquels se logent les polypes, différenciés en gastrozoïtes plus gros, entourés de nombreux dactylozoïtes plus petits.

AUX STROMATOPOROÏDÉS appartiennent de nombreux coelentérés désormais éteints qui eurent une importance particulière au Paléozoïque comme constructeurs de récifs. C'étaient des organismes incrustants avec un squelette calcaire massif, laminaire ou dendroïde, formé de nombreuses lames concentri-





ques. Chaque lame, correspondant à une période de croissance de l'animal, était formée à son tour d'un certain nombre de lamelles plus petites réunies entre elles par des piliers de forme très irrégulière et perpendiculaires à la surface. Sur la surface extérieure s'ouvraient de nombreux trous, correspondant à des tubes intérieurs habités par les polypes, et les «astro-rhizes», pores étoilés dont on ignore la fonction.

Les stromatoporoides, connus depuis le Cambrien, devaient posséder un habitat semblable à celui des millepores qui les remplacèrent au Crétacé après leur disparition. Ils vivaient, en effet, selon toute probabilité, dans des eaux chaudes et peu profondes, contribuant à la formation de roches dans la zone néritique. Ces récifs furent très répandus au cours des périodes silurienne, dévonienne et jurassique.

#### Classe des anthozoaires

Parmi les coelentérés, les ANTHOZOAIRES constituent la partie dominante de la faune marine actuelle et des assemblages fossiles. Ce sont des organismes qui vivent fixés à une base solide submergée, isolés et

réunis en colonies, sans présenter de formes médusoïdes. Leurs caractéristiques principales sont une cavité gastrique centrale divisée par des cloisons radiales, et la présence d'une couronne de tentacules qui entourent la bouche et dont le nombre varie selon les groupes. Ceux-ci sont au nombre de 6 ou de multiples de 6 chez les zoanthaires, tandis qu'il y en a 8 chez les octocoralliaires où ils sont parfois à plumes. L'importance que ces organismes prennent en tant que prodigieux constructeurs provient de la possibilité qu'ils ont de sécréter un squelette robuste, parfois corné et peu fossilisable, mais le plus souvent calcaire, et se conservant alors très bien à l'état fossile et qui, s'accumulant en énormes épaisseurs avec les restes d'autres organismes, donne naissance à des roches. Toutefois il existe de nombreux anthozoaires privés de squelette et dont l'histoire géologique reste pour nous complètement inconnue.

Lorsque le jeune polype se fixe après une période larvaire où il est libre de ses mouvements, il commence à édifier une petite coupole (protothèque), à partir de laquelle se forment ensuite les parois du

calice et les cloisons, par l'intermédiaire de centres de calcification successifs. Tout autour, le squelette est constitué par une muraille extérieure formée par la réunion des extrémités des cloisons très grossières (fausse muraille), ou par des centres de calcification distincts des cloisons elles-mêmes (vraie muraille); dans les deux cas une croûte calcaire (épipithèque), plus ou moins rugueuse, peut envelopper la muraille. La cavité du calice d'un coelentéré est donc divisée en différents quartiers par les cloisons radiales qui, si elles n'arrivent pas à se réunir au centre, laissent un vide occupé par une colonne verticale appelée columelle. Cette structure très complexe, dont nous avons en réalité beaucoup simplifié la description, se rencontre chez tous les anthozoaires, dans leurs formes isolées (polypiers simples) avec calice conique, et dans les formes coloniales constituées par la réunion d'un nombre indéterminé de calices, mais toujours très nombreux (polypiers coloniaux). Les polypiérites coloniales existent sous des aspects extrêmement divers qui attirent toujours par leur beauté. Leurs formes sont ramifiées, lorsque les bras sont libres, et massives, lorsque les calices sont réunis par un tissu commun (coenenchyme); si celui-ci vient à manquer, les polypiérites se rapprochent l'un de l'autre en prenant une forme polygonale, certains d'entre eux perdent leur individualité en s'associant pour prendre un aspect méandrique.

*Pleurodictyum problematicum, tétracoralliaire du Dévonien inférieur, Cabence (Allemagne), (x 2).*



*En haut à gauche: Hexagonaria sp., tétracoralliaire colonial à calices polygonaux avec la disposition caractéristique en nid d'abeille. Dévonien, Rockport (Michigan, Etats-Unis), (x 1,5).*

*En haut à droite: Halysites catenularia, tabulé du Silurien, Ile de Gothland (Suède). On remarque la disposition en chaînettes des petits tubes qui composent la colonie. (x 2,5).*

Les anthozoaires sont connus comme des fossiles de l'Ordovicien et sont subdivisés en trois sous-classes: cérianthipathaires (*Ceriantipatharia*), octocoralliaires (*Octocorallia*) et zoanthaires (*Zoantharia*), ces trois sous-classes comprennent des représentants encore vivants: seules les deux dernières ont une certaine valeur en paléontologie par l'abondance avec laquelle leurs restes se rencontrent à l'état fossile.

Aux OCTOCORALLIAIRES appartiennent les ALCYONAIRES, formes coloniales dont le squelette, qui peut parfois manquer, est constitué par un axe ou par des spicules calcaires réunis par une substance cornée. C'est pourquoi la plupart des restes fossiles des animaux de ce groupe sont constitués par des spicules isolés dans les sédiments, car la substance cornée qui les cimentait s'est désagrégée à la mort de l'organisme et n'a donc pas permis la conservation de l'animal entier. Parmi les formes les plus connues, il faut citer le corail rouge, utilisé en bijouterie, qui croissait déjà sur les fonds marins du Crétacé, il y a plus de 60 millions d'années.

Les ZOANTHAIRES comprennent des organismes très variés, certains privés de squelette comme les célèbres actinies ou anémones de mer qui, précisément à cause de cette particularité, ne peuvent se conserver fossiles; d'autres au contraire, pourvus d'un squelette calcaire si résistant qu'aujourd'hui encore, après des millions d'années, on peut en admirer la forme et l'élégance.





*Heliolites sp., tabulid,  
Silurien, Allemagne.*

Ce sont les madreporae qui jouent aujourd'hui, comme par le passé, un si grand rôle dans la construction des récifs de corail.

En suivant la classification paléontologique, on divise les zoanthaires en TÉTRACORALLIAIRES et en HEXACORALLIAIRES d'après la disposition différente des cloisons dans le calice. Les premiers sont exclusivement paléozoïques et se sont éteints à la fin du Permien, remplacés à la période suivante, au Trias, par les hexacoralliaires qui, avec des variations diverses, mais sans subir de profondes modifications pendant les 170 millions d'années de leur existence, sont parvenus jusqu'à nous, en étant encore en plein épanouissement.

Nous avons dit que la division en deux groupes des zoanthaires était fondée sur la disposition des cloisons. Chez les tétracoralliaires, en effet, celles-ci se présentent en général par groupes de quatre. La première à apparaître est la cloison diamétrale; au second stade de la croissance se forment les deux cloisons latérales à côté de la cloison diamétrale sur laquelle elles prennent appui; au troisième stade, deux cloisons se forment dans la partie opposée de la cloison diamétrale, jusqu'à ce qu'au quatrième stade cette cloison diamétrale s'étrangle en formant une cloison cardinale et une cloison ventrale, les autres cloisons apparaissant par groupes de quatre, deux

entre les cloisons latérales et la cloison cardinale d'un côté, deux à l'extérieur des cloisons latérales de l'autre côté, réalisant ainsi une symétrie bilatérale qui ne se régularisera qu'au cours des stades adultes. Chez les hexacoralliaires, au contraire, la symétrie rayonnée est réalisée dès les premiers stades de la croissance du calice, car les cloisons apparaissent par groupes de six à la fois, toutes en même temps, les cloisons suivantes se formant dans les secteurs formés par les précédentes.

Cette diversité est toutefois si difficile à observer qu'il ne sera certes pas facile d'établir auquel des deux groupes appartient le fossile découvert sans les conseils d'un spécialiste, qui recourra au microscope et pratiquera des sections minces et transparentes de celui-ci. La forme extérieure des représentants des deux groupes est en effet si semblable que l'on peut très facilement se tromper.

C'est à un groupe séparé qu'il faut enfin attribuer les TABULÉS (*Tabulata*), coelentérés presque exclusivement paléozoïques qui, à cause de leur structure, ne semblent entrer dans aucune des catégories précédentes. Ce sont en effet des individus actuellement éteints, qui vivaient en colonies et dont le squelette est formé de calices en forme de petits tubes traversés par des cloisons horizontales rapprochées les unes des autres.

## Les bryozoaires

En remontant la pente parcourue par l'évolution vers des animaux toujours plus complexes, nous en venons maintenant à un groupe d'organismes peu connus des collectionneurs de fossiles, mais très connus des savants auxquels ils posent un problème presque insoluble. Il s'agit des BRYOZOAIRES (*Bryozoa*), ou des polyzoaires (*Polyzoa*), selon la terminologie britannique, invertébrés dont on connaît mal l'histoire et dont certains auteurs font aujourd'hui un *phylum*, alors que d'autres les divisent en deux groupes qu'ils considèrent comme indépendants l'un de l'autre. Personne toutefois n'a encore découvert les affinités entre les bryozoaires et les autres groupes d'animaux, à l'exception des brachiopodes qui semblent avoir avec eux une étroite parenté et qui à leur tour posent une autre devinette zoologique.

Les bryozoaires que nous considérerons ici comme constituant un seul *phylum*, étaient autrefois compris dans les «zoophytes», c'est-à-dire considérés comme des organismes intermédiaires entre les plantes et les animaux, à cause de leur forme extérieure qui ressemble précisément à celle d'un végétal. La découverte que leur aspect était dû à un ensemble de nombreux petits individus conduisit plus tard quel-

ques auteurs à les rapprocher des coelentérés. Par la suite on observa que chaque individu d'une colonie possédait un tube digestif complet constitué par une ouverture buccale, un estomac et une ouverture anale, événement qui reposa le problème de la classification, résolu par certains savants en créant un groupe des vermides dans lequel bryozoaires et brachiopodes pouvaient être classés.

Les bryozoaires sont des animaux très communs à l'état fossile mais leur étude, comme leur récolte, présentent, précisément à cause de leurs petites dimensions, des difficultés particulières. Pour les classer soigneusement, il faut en effet les observer au microscope à fort grossissement, et souvent les sectionner, tandis que leur récolte s'effectue le plus souvent par les méthodes utilisées pour les microfossiles. Toutefois les fragments de colonies visibles à l'œil nu ne sont pas rares; le chercheur pourra les emporter chez lui et les reconnaître comme bryozoaires sans pouvoir parvenir à une classification plus détaillée, à moins de devenir un spécialiste dans ce domaine.

Sans donc entrer dans des détails trop complexes, voyons quelle est la structure de ces organismes et de

*Incrustations du  
bryzoaire cheilo-  
stomes Cellepora sp. sur  
la coquille d'un  
gastéropode pliocène.  
Angleterre.  
(environ x4).*





◀ Pseudohornera bifida, bryozoaire trépostome de l'Ordovicien, Kohila Järve, ( $\times 3$ ), (Estonie, URSS).

◀ Association de Pseudohornera bifida et de Phylloporina furcata dans une roche à bryozoaires de l'Ordovicien, Kohila Järve, ( $\times 3$ ), (Estonie, URSS).



Dessin schématique de l'anatomie d'un bryozoaire:  
a) ouverture anale;  
b) ouverture buccale;  
Gh) glandes hermaphrodites;  
Gn) ganglion nerveux;  
l) lophophore;  
m) muscle rétracteur;  
e) estomac; z) zoécie.

À droite: reconstitution de Cardioecia neocomiensis, bryozoaire cyclostome du Crétacé supérieur.

Phylum	Subphylum	Classe	Ordre	Age
Bryozoaires	Entoproctes			Actuel
	Ectoproctes	Phylactolaemata		Crétacé-Actuel
		Gymnolaemata	Ctenostomes Cyclostomes Trépostomes Cryptostomes Cheilostomes	

quelle manière on peut en établir une classification très générale après les avoir trouvés à l'état fossile dans les roches.

Les bryozoaires sont des invertébrés vivant en colonies qui, aujourd'hui, se rencontrent surtout dans des eaux marines limpides et agitées à des profondeurs variables; quelques représentants plus rares sont adaptés à la vie dans les eaux douces. Depuis leur première apparition au cours de l'Ordovicien, il y a environ 430 millions d'années, les bryozoaires constituèrent une partie importante de la faune marine, de sorte qu'aujourd'hui on les trouve à l'état fossile parfois en grande abondance, surtout dans les sédiments argileux et calcaires confirmant une sédimentation dans des eaux peu profondes.

Bien que l'aspect des individus dans les différents genres soit assez constant, les colonies de bryozoaires varient extrêmement de forme et de dimensions. Ces colonies croissent généralement sur des coquilles, des galets ou d'autres corps durs, en formant des incrustations très délicates, lamellaires, hémisphériques, irrégulières ou broussailleuses, dont les fragments, étant donné leur grande abondance dans toutes les mers, se trouvent fréquemment sur les plages après les marées. Parfois, dans des conditions particulières, ces fragments sont si nombreux que, par leur accumulation, il se forme de grandes étendues de «sables à bryozoaires». Ces étendues se formèrent également à certaines époques géologiques et le

témoignage de leur présence nous est fourni par la découverte de véritables «roches à bryozoaires» qui ne sont rien d'autre que d'anciens sables fossilisés.

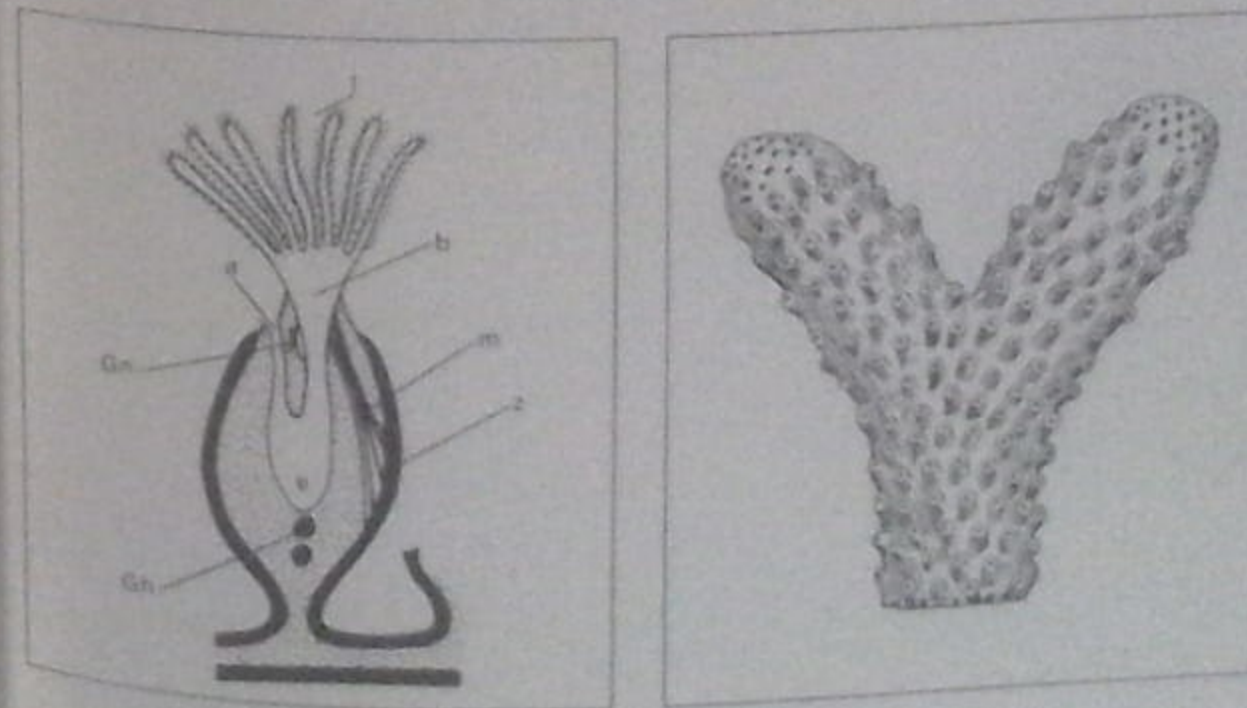
Les bryozoaires fossiles ne sont donc pas rares dans les roches sédimentaires. Certains gisements anglais et nord-américains datant du Silurien sont bien connus: les fragments de ces organismes y recouvrent complètement la surface des roches. En Italie, les bryozoaires sont abondants dans l'Eocène et l'Oligocène du Vicentin, où ils ont formé par leur accumulation des «roches à bryozoaires», et dans tous les gisements pliocènes ceignant les chaînes alpine et apennine. Ils croissent parfois avec une telle abondance qu'ils donnent naissance, à l'égal des coelentérés, à de puissantes formations rocheuses. Parmi celles-ci, on peut citer celles permienues d'Allemagne formées dans un milieu lagunaire, à la suite du revêtement de la part des bryozoaires, associés à des brachiopodes, à des mollusques et à d'autres organismes, des îlots qui surgissaient au milieu des lagunes.

Une colonie de bryozoaires est un ensemble de petits «polypes» pourvus d'un squelette chitineux ou calcaire. Cette colonie se constitue à partir de la larve, nageant librement, d'un individu qui se fixe à un objet solide quelconque et qui produit par germination tous les autres organismes de la colonie, laquelle prend ainsi des dimensions et des aspects très variés. Chaque individu, dont la longueur n'excède pas 1 mm et qui prend le nom de zoïde, est composé d'un corps en forme de sac portant à sa partie supérieure une couronne de tentacules (lophophore) au centre de laquelle s'ouvre la bouche. La paroi extérieure du sac sécrète une thèque chitineuse ou calcaire, pourvue d'une ouverture, à l'intérieur de laquelle l'animal habite et qui constitue, par sa nature, l'unique partie fossilisable (zoécie). La colonie complète (zoaire) est donc composée d'un grand nombre de zoïdes qui habitent de petites zoécies, le plus souvent en forme de tubes polygonaux.

Certaines zoécies portent sur leur côté externe des «corps» particuliers, appelés aviculaires à cause de leur ressemblance avec la tête des oiseaux, qui ont pour fonction de protéger les individus contre les attaques de leurs nombreux ennemis.

Toujours sur le côté extérieur se trouvent parfois de longs cils vibratiles, dits vibraculaires, qui semblent avoir pour fonction de tenir éloignées des orifices des théques les larves ou les matières nuisibles.

Le phylum des bryozoaires est divisé par les paléontologistes en deux subphyla: les ENTOPROCTES (Entoprocta), avec ouverture anale placée à l'intérieur du lophophore, et ECTOPROCTES (Ectoprocta), dans lesquels cette ouverture débouche au contraire à l'extérieur. Les premiers, ne possédant pas de parties dures, sont inconnus à l'état fossile; les ectoproctes, au contraire, sont très abondants dans les roches de tous les âges et sont subdivisés à leur tour en deux classes: celle des PHYLACTOLAEMES (Phylactolaemata),





Cette *Terebratula* du Quaternaire de Calabre a la forme classique en lampe à huile, commune à de nombreux brachiopodes, forme due au développement inégal des valves et au gros crochet perforé.

dont les représentants, les seuls bryozoaires adaptés à la vie en eau douce, sont connus à l'état de fossiles depuis le Crétacé, et celle des GYMNOLÉMES (*Gymnolaemata*) qui comprend des organismes connus depuis la fin de l'Ordovicien, regroupés en cinq ordres dont nous allons donner un aperçu.

A l'ordre des Ctenostomes (*Ctenostomata*) on attribue des organismes déjà connus dans l'Ordovicien et en partie encore actuellement vivants dans les eaux marines ou d'estuaire. Ce sont des bryozoaires perforants, à zoécies cornées ou gélatineuses, qui ne sont pas très aptes à se conserver; ceux-ci sont surtout connus en paléontologie par les traces de perforation qu'ils ont laissées sur des galets, sur des roches ou encore sur des coquilles de mollusques ou de brachiopodes.

Dans l'ordre des Cyclostomes (*Cyclostomata*), on regroupe au contraire des colonies composées de zoécies calcaires tubulaires soudées entre elles sur une bonne partie de leur longueur et présentant une extrémité libre, munie d'une grande ouverture dépourvue d'opercule. Ce sont des bryozoaires très anciens et abondants, qui se rencontrent pour la première fois dans les formations ordoviciennes et qui furent très répandus pendant toute l'ère paléozoïque. C'est au Jurassique qu'ils atteignirent leur plus grand développement et diminuèrent durant le Tertiaire pour parvenir à nos jours en nombre très réduit.



*Fistulipora carbonaria*, bryozoaire incrustant de l'ordre des cyclostomes. Carbonifère supérieur. Eastland (Texas, États-Unis), ( $\times 2,5$ ).

*Fenestella bohemiae*, bryozoaire de l'ordre des cryptostomes. Dévonien. Konjopriv (Allonges).

Les TRÉPOSTOMES (*Trepostomata*) forment des colonies constituées de tubes allongés cylindriques ou prismatiques, réunis parfois en blocs compacts, parfois au contraire se présentant sous des formes ramifiées très délicates. Les plus anciens sont de l'Ordovicien, période où ils eurent leur plus grand développement et après laquelle commence une lente décadence qui les conduisit à une extinction presque totale à la fin de l'ère paléozoïque. Selon des données récentes, ils auraient été présents au Trias.

Les CRYPTOSTOMES (*Cryptostomata*) construisirent de vastes colonies ayant l'aspect de réseaux ou de lames, colonies formées d'individus allongés de

section carrée ou hexagonale. Exclusivement paléozoïques, ceux-ci vécurent de l'Ordovicien au Permien, périodes durant lesquelles ils participèrent à la formation de roches, surtout par leurs représentants de la famille des *Fenestellidae*.

Les représentants de l'ordre des CHEILOSTOMES (*Cheilostomata*) sont enfin les plus «modernes» parmi les bryozoaires car ils n'apparurent qu'au Jurassique moyen et sont les plus répandus dans les mers actuelles. Ils forment des colonies ramifiées ou compactes, constituées par des individus ovales ou elliptiques juxtaposés, et pourvus d'une petite ouverture non terminale qui porte un opercule mobile.

## Les brachiopodes

Les BRACHIOPODES constituent un groupe d'organismes qui était classé par certains paléontologistes dans celui des vers, en même temps que les bryozoaires avec lesquels ils semblent présenter des analogies quant à leur structure générale. Toutefois, par rapport à ces derniers, ils ont évolué dans une direction très différente, abandonnant la formation de colonies pour une vie individuelle, prenant des dimensions bien supérieures et développant une

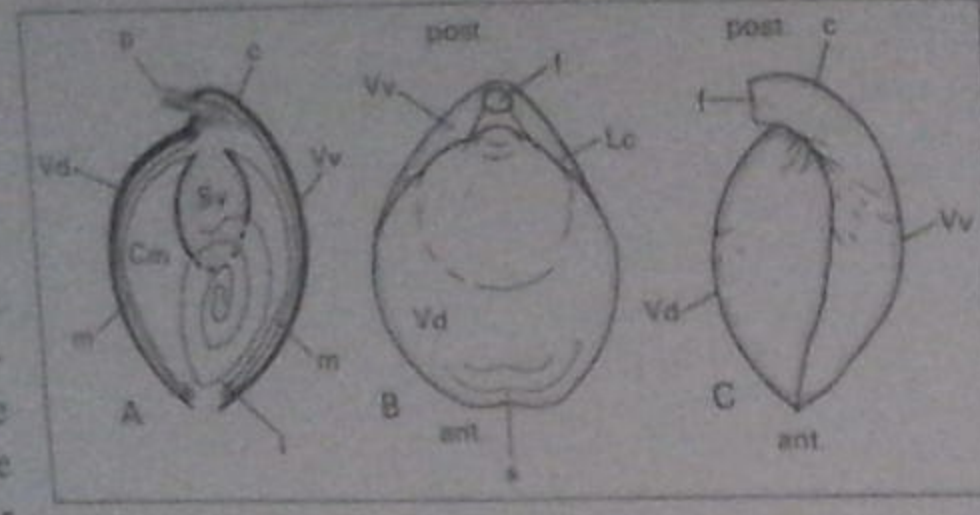
coquille bivalve qui a d'ailleurs permis une excellente fossilisation.

Cette coquille est la seule partie de l'organisme entier qui se conserve à l'état fossile et c'est donc elle qui intéresse le plus le paléontologiste, car elle permet d'établir une classification basée sur ses diverses caractéristiques.

La coquille d'un brachiopode présente une symétrie bilatérale avec un plan de symétrie perpendiculaire au



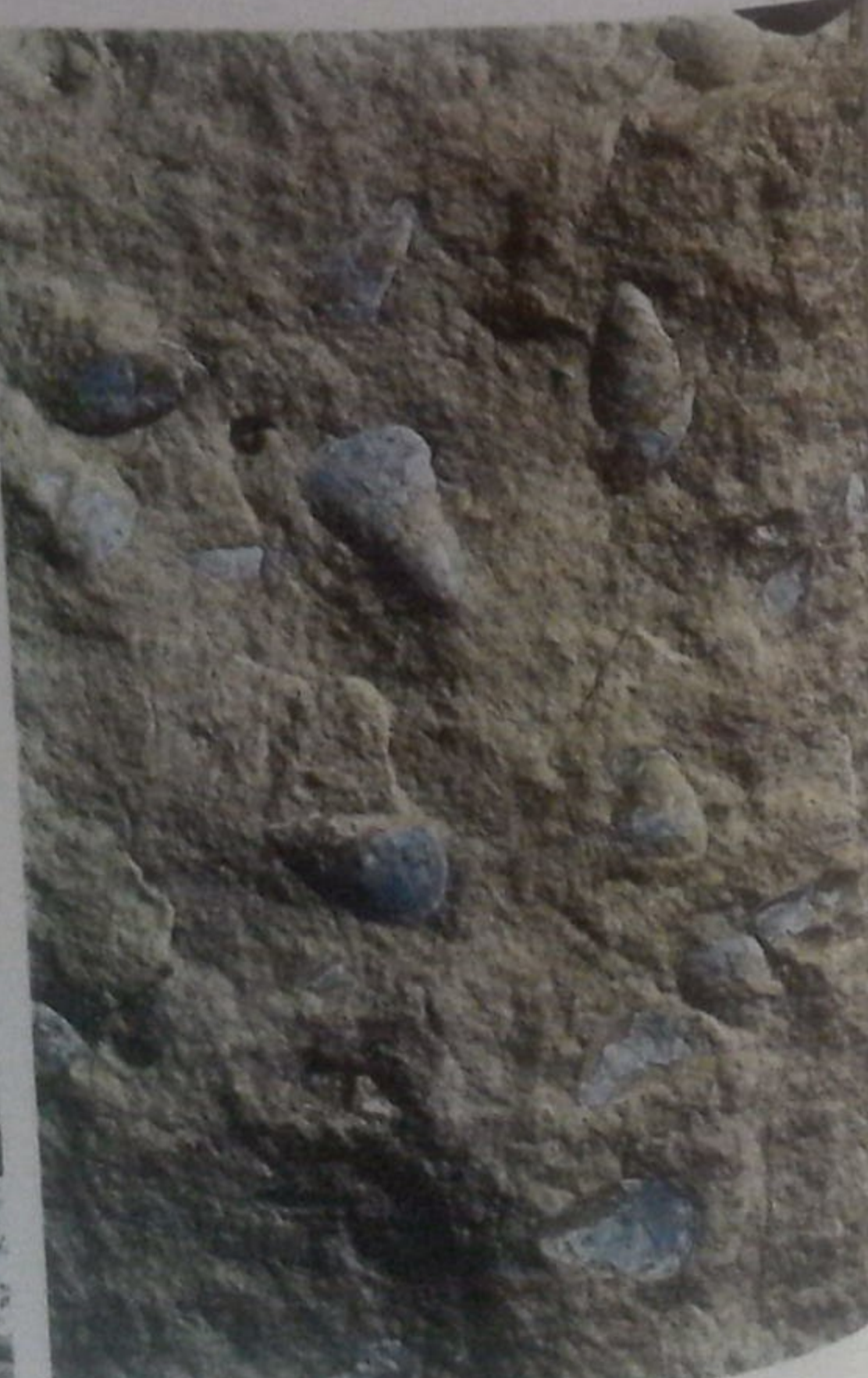
plan de séparation des valves. Dans cette coquille, on peut distinguer une grande valve ventrale pourvue à son extrémité postérieure d'un crochet curviforme, souvent perforé, et une valve dorsale moins développée. L'ensemble ressemble curieusement à une vieille lampe à huile, d'où le nom de lampe romaine donné par les Anglo-Saxons au genre *Terebratula*, brachiopode qui, plus que les autres, présente cette forme caractéristique. Du fait de la présence de cette coquille bivalve, il n'est pas rare qu'un chercheur débutant soit dans l'hésitation pour classer sa trouvaille et soit trompé par la ressemblance avec la coquille des lamellibranches. Trois caractéristiques principales permettent cependant d'attribuer l'échantillon à l'un ou à l'autre groupe. Les coquilles des brachiopodes, en effet, contrairement à celles des lamellibranches, présentent deux valves différentes l'une de l'autre; un crochet n'existe que sur la seule valve ventrale, et sur ce crochet apparaît un trou servant au passage du pédoncule, organe utilisé par l'animal pour se fixer au fond marin.



**Nomenclature d'un brachiopode**  
 (A, anatomie interne; B, vue dorsale; C, vue latérale);  
 ant.) bord antérieur;  
 post.) bord postérieur;  
 Cm) cavité du manteau;  
 f) foramen;  
 l) lophophore;  
 Le) ligne cardinale;  
 m) manteau;  
 p) pédoncule;  
 c) crochet; s) sill;  
 Sv) sac viscéral;  
 Vd) valve dorsale;  
 Vv) valve ventrale.

Laisant de côté la description détaillée des parties molles de ces étranges organismes, nous nous bornons à rappeler brièvement que les valves sont tapissées à l'intérieur par deux membranes constituant le manteau au centre duquel se trouve une cavité, dite du manteau, dans laquelle prennent place le sac viscéral, contenant les divers organes mous, et le lophophore, organe analogue à celui des bryozoaires, celui-ci étant formé de deux plaques frangées placées des deux côtés de la bouche. Cet organe, grâce

Ci-dessous à gauche: *Discina calymene*, brachiopode inarticulé, Trias, Pedraza (Bolzano). Diamètre moyen: environ 1 cm.



*Productus horridus*, brachiopode articulé, de l'ordre des strophoménidés, Permien, Korhauzen (Allemagne), (x 1,5).

*Lingula cuneata*, un des plus anciens brachiopodes inarticulés, qui s'est conservé presque inchangé pendant 400 millions d'années, Silurien inférieur, Medina (New York, Etats-Unis), (x 1,5).

*Tetractinella trigonella*, brachiopode articulé, fossile-directeur des terrains triasiques alpins, Recoaro (Vicence, Italie), (x 2).

aux nombreux cils vibratiles dont il est pourvu, produit un courant d'eau permettant la nutrition et la respiration de l'animal. Le lophophore, et c'est là le fait le plus intéressant pour nous, est soutenu parfois par un appareil calcaire de forme très variable selon les espèces, appelé appareil brachial ou brachide, souvent conservé et servant pour cette raison à la classification de ces formes fossiles. Cet appareil n'existe pas dans les types les plus primitifs. Dans les formes plus évoluées, il prend l'aspect de deux petites apophyses symétriques, dites *crura* qui, chez les brachiopodes encore plus perfectionnés s'allongent, s'arrondissent, et prennent la forme d'une spirale conique.

Une grande partie de la classification paléontologique se fonde donc sur la coquille, calcaire, calcaréocornée ou uniquement cornée. Celle-ci revêt des formes très différentes: elle peut être ovoïde, globulaire, hémisphérique, aplatie, convexo-concave ou irrégulière chez les brachiopodes déformés à la suite de leur fixation dans des milieux particuliers. Elle est en outre mince dans les formes vivant en eau profonde et souvent dans celles qui vivent sur le

littoral ou sur des rochers, tandis que sa surface est lisse ou diversement ornée par des côtes, des raies ou des pointes. Une ondulation, souvent présente à l'extrémité antérieure des valves, est utilisée pour séparer le courant d'eau qui entre dans la coquille de celui qui en sort.

Il est très intéressant d'observer la commissure entre les deux valves qui, dans les espèces ornées de fortes côtes radiales, peut avoir une allure en zigzag extrêmement utile, pense-t-on, pour interdire l'entrée de la coquille aux particules étrangères d'une certaine grosseur. A cet égard, en outre, certains brachiopodes ont développé sur les bords de leurs valves de longues pointes qui, barrant l'entrée comme le ferait une grille, remplissent la même fonction défensive.

Les deux valves de la coquille sont, chez quelques brachiopodes, articulées entre elles au moyen d'un appareil cardinal, ou charnière, qui permet des mouvements réciproques de fermeture et d'ouverture. C'est sur la présence ou l'absence de cet appareil



Phylum	Classe	Ordre	Age
Brachiopodes	Inarticulés	Lingulidés	Cambrien-Actuel
		Acrotretidés	Cambrien-Actuel
Brachiopodes	Articulés	Obolellidés	Cambrien
		Patérinidés	Cambrien-Ordovicien
		Orthidés	Cambrien-Permien
		Strophoménidés	Cambrien-Actuel
		Pentaméridés	Cambrien-Dévonien
		Rhynchonellidés	Ordovicien-Actuel
Brachiopodes	Articulés	Spiriféridés	Ordovicien-Jurassique
		Terebratulidés	Dévonien-Actuel

fondamental que se fonde la première grande division des brachiopodes entre les deux classes des INARTICULÉS (*Inarticulata*) et des ARTICULÉS (*Articulata*). Chez les premiers, la charnière est absente et les deux valves ne sont tenues réunies que par des muscles; chez les articulés, au contraire, la charnière se compose de deux dents disposées symétriquement de chaque côté et au-dessous du crochet de la valve ventrale, alors que la valve dorsale présente deux petites fosses dans lesquelles les dents viennent s'articuler. Chez les brachiopodes tant inarticulés qu'articulés, les mouvements relatifs des deux valves sont réglés par des muscles abducteurs, destinés à l'ouverture de la coquille, tandis que des muscles adducteurs servent à fermer les valves. Il existe en outre des muscles pédonculaires qui font mouvoir le pédoncule par lequel l'animal est fixé au substratum, permettant ainsi de petits déplacements de toute la coquille. Tous ces muscles laissent à l'intérieur des valves, au point où ils s'insèrent, des empreintes musculaires qui restent bien visibles même chez les fossiles et sont parfois utilisées comme caractères distinctifs d'une espèce ou d'un genre. Dans certaines formes très perfectionnées, les muscles se fixent sur un appareil particulier en forme de spatule, appelé *spondylium*.

Les brachiopodes sont des animaux exclusivement marins qui vivent attachés au fond de la mer, à divers objets submergés, ou les uns aux autres, ou bien immergés dans les sédiments, parfois en groupes compacts de nombreux individus. La fixation s'opère dans la majorité des cas au moyen d'un pédoncule qui sort de la coquille à travers un trou spécial de la valve ventrale, appelé *foramen*, présentant une forme et des dimensions variables dans les différents groupes systématiques et constituant de ce fait un excellent caractère distinctif. Parmi les formes fossiles, on a toutefois constaté que la fixation sur le fond pouvait s'opérer dans certains cas par d'autres moyens; en effet on sait qu'il existait des brachiopodes fixés par toute la valve ventrale et d'autres qui utilisaient pour cette fonction de longues pointes disposées sur toute la surface de la coquille ou le long du bord postérieur.

Les brachiopodes vivent aujourd'hui dans toutes les mers avec une nette préférence pour les mers chaudes et pour les fonds de profondeur variant de quelques mètres à 200 m; quelques rares formes ont toutefois été draguées dans des fosses de 5000 à 6000 m de profondeur et ont ainsi montré la grande adaptabilité du groupe tout entier. Cette adaptabilité se rencontre aussi dans les formes fossiles, beaucoup plus abondantes que les formes actuelles et découvertes dans des milieux de dépôt très divers. A ce propos on porte un grand intérêt à l'existence, au Permien, il y a environ 200 millions d'années, de quelques genres adaptés à d'antiques milieux récifaux et montrant une modification remarquable de la coquille avec allongement d'une valve qui devient



*Prionorhynchia quinqueplicata*, brachiopode articulé de l'ordre des rhynchonellidés, Jurassique inférieur, Gozzano (Novare, Italie). On note le bord antérieur avec une commissure en zigzag entre les deux valves. Largeur de l'original: 3 cm.

conique, et avec réduction de la valve opposée transformée en opercule. Ces genres ont pris ainsi, par un étrange phénomène de convergence, un aspect très semblable à certains célestères et aux rudistes, mollusques lamelibranches dont la présence caractérise les récifs du Crétacé.

Les brachiopodes comprennent actuellement environ 260 espèces. Beaucoup plus abondants aux époques passées, ceux-ci représentaient, avec plusieurs milliers d'espèces, une partie très considérable de la faune marine. La très grande abondance de ces organismes est ainsi utilisée par les paléontologistes comme fossiles-directeurs, pendant de nombreuses périodes géologiques, et fournit, avec les nombreuses espèces à vaste répartition géographique, un très bon matériel pour des corrélations sur de vastes étendues.

Un excellent fossile-directeur pour les terrains paléozoïques est par exemple le genre *Paraspirifer*, articulé de l'ordre des *Spiriferida*, caractéristique du Dévonien, qui présente une coquille fermée de valves convexes, à bord postérieur droit extrêmement allon-

*Pygites diphyoides*, brachiopode articulé de l'ordre des térébratulidés, Jurassique supérieur, ( $\times 1,5$ ). C'est un des brachiopodes les plus caractéristiques, utilisé comme fossile-directeur.



*Paraspirifer* sp., brachiopode articulé de l'ordre des spiriferidés, caractéristique de la période dévonienne, Silvania (Ohio, États-Unis), ( $\times 3$ ).

gé, ornées de côtes radiales. Le genre *Productus*, brachiopode articulé de l'ordre des *Strophomenida*, répandu sur une vaste étendue, est caractéristique du Dévonien et du Permien. Ce dernier se présente avec une coquille plan-convexe, avec une valve ventrale à crochet très développé, très gonflée et allongée à la suite du bord cardinal où elle forme deux oreillettes latérales. Les deux valves sont ornées de petites côtes radiales et concentriques donnant un aspect de réseau. La valve ventrale est pourvue de pointes très développées à l'aide desquelles, en l'absence du pédoncule, l'animal se fixait sur le fond par toute sa surface. Le genre *Productus* a fourni un bon nombre d'espèces-directrices pour diverses périodes géologiques. Parmi ces espèces, le *Productus giganteus* est, avec ses 30 cm de longueur, le plus gros brachiopode qui ait jamais existé.

Un genre adapté à la vie de récif au Dévonien moyen est l'*Unclites*, articulé de l'ordre des *Spiriferida*, brachiopode aberrant, à coquille de grandes dimensions, biconvexe, ovale, ornée de raies concentriques d'accroissement, et de côtes radiales, et dont la valve ventrale, beaucoup plus développée que la valve dorsale, présente un énorme crochet à apophyse.

Les brachiopodes sont un des plus anciens groupes d'invertébrés. En effet, dans les couches précambriennes du Montana aux États-Unis, on a découvert un spécimen pouvant être considéré comme le plus

ancien brachiopode connu. Celui-ci se présente sous la forme d'une valve ovoïde et est attribué d'une façon incertaine au genre *Lingulella*, datant d'il y a 800 millions d'années. Au Cambrien inférieur, on connaît des inarticulés bien développés dont les genres se sont conservés inchangés jusqu'à nous pendant plus de 500 millions d'années. A la même période appartiennent aussi les premiers articulés qui connaîtront un énorme développement, surtout au Silurien, avec environ 3000 espèces. Pendant toute l'ère paléozoïque et mésozoïque, la vie des brachiopodes sera très florissante; leur déclin ne commencera en effet qu'au Tertiaire, où ils diminueront progressivement pour arriver à leur faible répartition actuelle.

Les gisements de brachiopodes, répandus dans le monde entier, sont nombreux. En Italie, le plus célèbre est celui de Gozzano au Piémont, où dans une roche calcaire compacte rose et blanche abondent des rhynchonelles, des spiriferidés et des térébratules du Jurassique inférieur. En moindre quantité, on trouve également de très belles térébratules, beaucoup plus récentes, dans les gisements argileux répartis un peu partout dans la péninsule italienne et qui représentent des dépôts littoraux de la mer du Pliocène. Les brachiopodes ne sont pas rares non plus dans les roches mésozoïques où ils sont souvent utilisés comme fossiles-directeurs. Le genre *Tetractinella*, par exemple, qui est un articulés de l'ordre des *Spiriferida*,



◀ Plaque à brachiopodes (spiriféridés) du Dévonien allemand, Coblenze (Allemagne), (x 2).

*Productus cora*, brachiopode articulé de l'ordre des strophoménidés, du Carbonifère, Nassfeld (Carinthie, Autriche), (x 3).

avec sa petite coquille biconvexe, à contour pentagonal, ornée sur chaque valve par quatre fortes côtes qui s'irradient à partir du crochet. Ce genre est très abondant dans le Trias des Alpes, où il est représenté par l'espèce *Tetractinella trigonella* qui est caractéristique de la partie moyenne de cette période. La curieuse *Pygope*, articulé de l'ordre des *Terebraulida* est un autre fossile caractéristique montrant un trou central dû à un rapide accroissement des parties latérales du bord frontal de la coquille soudée sur la ligne médiane. C'est le genre caractéristique des terrains jurassiques et crétacés et il a fourni de nombreuses espèces-directrices pour les terrains italiens de cet âge. Parmi ces espèces, le *Pygope triangulus* du Jurassique de Vérone se rencontre en abondance, en même temps que l'espèce *Pygites diphyoides*, dans les carrières de «marbre» rouge et jaune également de Vérone.

Le phylum des brachiopodes est donc divisé selon l'absence ou la présence de charnière, en deux classes, les inarticulés et les articulés, dont chacune à son tour comprend de nombreux ordres que nous énumérerons brièvement.

**Classe des inarticulés**

Les INARTICULÉS sont des brachiopodes à coquille chitineuse ou calcaire, privée de charnière, dont les valves sont tenues ensemble par les muscles. Le

pédoncule, quand il existe, sort des valves ne montrant aucune ouverture, ou à travers un trou situé dans la seule valve centrale. Ce sont les formes les plus anciennes et les plus primitives, connues dès la période précambrienne et encore vivantes: celles-ci comprennent 4 ordres: les lingulidés (*Lingulida*), les acrotretidés (*Acrotretida*), les obolellidés (*Obolellida*), les paterinidés (*Paterinida*).

Les représentants de l'ordre des LINGULIDÉS sont des brachiopodes à coquille chitineuse ou, plus rarement, calcaire, biconvexe, lisse ou ornée de légères raies d'accroissement concentriques et pourvue d'un crochet en forme de bec sur les deux valves. Le pédoncule sort au bord postérieur de la ligne de séparation des deux valves. Ces organismes connus depuis le Cambrien inférieur sont encore vivants dans les mers actuelles.

Le genre le plus connu est la *Lingula* à coquille subrectangulaire, mince et allongée, pourvue d'un long pédoncule qui sort du bord postérieur pointu. Le genre, très abondant à l'Ordovicien et au Silurien, s'est conservé presque inchangé pendant plus de 400 millions d'années, jusqu'à nos jours.

Les ACROTRETIDÉS sont des brachiopodes à coquille généralement circulaire, parfois conique, chitineuse ou calcaire, lisse ou ornée de raies concentriques plus ou moins marquées avec ouverture pédonculaire sur la valve ventrale, près du bord dans les formes plus



spécialisés. L'ordre est connu depuis le Cambrien inférieur et compte encore quelques représentants actuellement.

L'ordre des **OROLELLIDÉS** ne comprend que peu de genres, qui ont vécu exclusivement au Cambrien et se sont éteints au milieu de cette période. Ceux-ci avaient une coquille calcaire biconvexe, semi-circulaire ou ovale avec un long pédoncule émergeant entre les deux valves ou une ouverture pédonculaire dont la position était très variable.

#### Classe des articulés

Les **ARTICULÉS** sont des brachiopodes à coquille calcaire pourvue d'un appareil cardinal formé de dents et de petites fosses. L'appareil brachial ou brachidium est toujours présent, pouvant se présenter sous des formes variées. Le pédoncule passe par une ouverture qui ne se trouve qu'à la valve ventrale. Les articulés semblent dérivés des mêmes anciennes formes que les inarticulés dont ils se sont peu à peu différenciés, en subissant des modifications progressives qui ne justifient que dans leur ensemble la distinction en deux classes séparées. En fait, les différences entre les plus anciens articulés et les inarticulés ne sont pas aussi nettes que celles qui existent entre les représentants vivants des deux classes.

Les articulés se subdivisent en six ordres: les orthidés (*Orthida*), les strophoménidés (*Strophome-*

Plaque avec nombreux exemplaires de *Rhynchonella* s.l. du Carbonifère anglais, ( $\times 2,5$ ).

Association de rhynchonellidés dans une roche jurassique anglaise.



*nida*), les pentaméridés (*Pentamerida*), les rhynchonellidés (*Rhynchonellida*), les spiriféridés (*Spiriferida*), et les térébratulidés (*Terebratulida*).

Les représentants de l'ordre des **ORTHIDÉS** sont caractérisés par une coquille hémisphérique ou subrectangulaire, biconvexe ou plan-convexe, dotée d'une charnière longue et droite et d'une surface cardinale triangulaire à chaque valve. L'appareil brachial est réduit à l'état de *crura*. Les représentants de cet ordre sont exclusivement paléozoïques, ayant vécu de l'époque du Cambrien inférieur au Permien supérieur.

Le genre *Orthis*, qui caractérise bien cet ordre et qui lui a donné son nom, a vécu pendant l'Ordovicien. Celui-ci présente une coquille à charnière longue et droite, subquadratique ou presque ovale, plan-convexe, parcourue sur les deux valves par de grosses côtes qui s'irradient à partir du crochet et qui lui donnent l'aspect d'un *Pecten* (mollusque bivalve).

Les **STROPHOMÉNIDÉS** constituent l'ordre le plus vaste du groupe des brachiopodes avec environ 400 genres ayant vécu de l'Ordovicien inférieur au Jurassique inférieur. Ceux-ci présentent une énorme variété de formes allant des formes typiques à coquille concavo-convexe et plan-convexe, à contour grossièrement semi-circulaire, aux formes fortement modifiées par fixation dans des milieux rocheux, et aux formes enfin ayant acquis des épines utilisées pour se fixer sur les fonds marins sans l'emploi du pédoncule. Chez tous les représentants de cet ordre il existe une charnière très développée et une ouverture pédonculaire située au sommet du crochet, tandis que manque le *spondylium*, les muscles s'insérant ainsi directement sur les parois intérieures des valves.

Le genre *Gemmellaroia* présente un cas de modification de la coquille due au milieu particulier de vie. Ce genre se rencontre fréquemment dans les formations permienues de Russie et de Sicile et montre une analogie de forme remarquable avec les lamelibranches créacés du groupe des rudistes qui, eux, des millions d'années après, peuplèrent le même milieu marin. Chez *Gemmellaroia*, la valve ventrale est devenue un cône allongé et irrégulier qui se fixe par cimentation, tandis que la valve dorsale est transformée en un opercule presque circulaire. La paroi de la coquille, comme chez tous les animaux vivant dans les rochers, est épaisse et robuste et formée par trois couches superposées qui correspondent à celles de tous les brachiopodes. Enfin nous citerons le genre *Productus*, excellent fossile-directeur qui apparaît au Dévonien supérieur.

L'ordre des **PENTAMÉRIDÉS** comprend, au contraire, des brachiopodes ayant vécu du Cambrien moyen au Dévonien supérieur, avec une coquille biconvexe à bord cardinal très incurvé, pourvue d'une *crura* et d'un *spondylium*.

Le genre le plus commun est *Pentamerus*, espèce-type du Silurien, à coquille biconvexe de contour

subcirculaire, lisse et ornée sur ses deux valves de côtes radiales minces et rares.

On groupe dans l'ordre des **RHYNCHONELLIDÉS** de nombreux brachiopodes connus depuis l'Ordovicien moyen et en partie encore vivants. Ce sont des formes à valves bombées, pourvues d'un large sinus sur la valve ventrale et d'une protubérance correspondante sur la valve opposée. Le bord cardinal est courbe et à l'intérieur le lophophore est soutenu par une *crura* bien développée. Autrefois les 600 formes différentes de cet ordre étaient classées dans le genre *Rhynchonella*; maintenant ce nom n'est réservé qu'à quelques espèces du Jurassique supérieur. Le genre *Rhynchonella* au sens strict, montre une coquille lisse, de forme triangulaire, affectée d'un pli dorsal proéminent et d'un profond sillon ventral, bien qu'en pointe et incurvé. Négligeant la stricte répartition systématique qui, sous le nom de *Rhynchonella*, ne concerne que la forme décrite ici, ajoutons que les représentants de ce grand groupe de brachiopodes présentent dans la plupart des cas une coquille tabulaire, subcirculaire ou triangulaire, ornée de fortes côtes radiales donnant naissance à un bord antérieur en zigzag, tandis que le profond sinus ventral et le pli dorsal correspondant se marquent par un décrochement de la commissure des valves.

Les **SPIRIFÉRIDÉS** sont des brachiopodes articulés qui ont vécu de l'Ordovicien moyen au Jurassique et dont la caractéristique principale est la présence à l'intérieur des valves d'un brachidium en forme de spirale qui, dans l'animal vivant, soutenait un lophophore de même forme. *Spirifer*, qui a donné son nom à l'ordre entier, a une forme très caractéristique, remarquable par sa coquille à bord cardinal long et droit, ses côtes radiales très nettes, le crochet très développé de la valve centrale et la présence d'un ample sinus sur la valve elle-même. Les *Spirifers* vécurent surtout au Carbonifère où on les trouve en abondance dans tous les terrains marins de cette époque.

L'ordre des **TÉRÉBRATULIDÉS** comprend des formes très anciennes, remontant au Dévonien inférieur, formes très proches de genres actuels, parmi lesquels *Gryphus* et *Argyrotheca*, très répandus dans la Méditerranée et *Magellania*, qui n'existe que dans l'océan Pacifique.

Tous les représentants de ce groupe sont caractérisés par un brachidium en forme de plaque prenant parfois une allure très complexe et ne se présentant jamais sous la forme spiralée. De nombreux genres et espèces de ce groupe ont fourni au cours de l'histoire de la Terre de très bons fossiles-directeurs qui se rencontrent en abondance dans les terrains marins du monde entier.

Parmi les genres principaux figure *Terebratula*, caractéristique du Miocène et du Pliocène, déjà citée comme l'un des brachiopodes les plus communs en Italie.

## Les « vers »

Les organismes appelés communément « vers » sont si variés dans leur anatomie que leur classification est de ce fait particulièrement difficile. Celle-ci se fonde principalement sur les caractères des parties molles de leur corps. Ces caractères ont permis de subdiviser ces animaux en divers *phyla* présentant entre eux des différences sensibles. Au premier abord, il peut sembler absurde de parler en paléontologie de « vers » puisque ces animaux, plus que tous autres, évoquent l'idée de corps mous, dépourvus pour la plupart de parties dures et, partant, de conservation difficile. En effet, c'est en général sous forme d'empreintes sans détails anatomiques qu'on retrouve leurs traces ou seulement celles que ces organismes ont laissées en se déplaçant sur le terrain, ou encore et seulement celles des habitations qu'ils ont édifiées. Il va de soi que ces traces ne fournissent que peu d'indications sur l'aspect de l'animal. C'est pour cette raison que les paléontologistes ont tendance à « oublier » l'existence d'une systématique précise concernant ces organismes et se limitent à n'utiliser que ces rares traces fossiles pour les précieuses indications qu'elles fournissent dans le domaine de la paléontologie. Toutefois l'étude continue et permanente des roches sédimentaires a réussi à fournir un ensemble de restes



Cette empreinte découverte à la surface d'une couche calcaire-marneuse tertiaire dans l'Apennin est probablement due au remplissage d'un tube creusé par un vers limivore dans un ancien fond marin vaseux. Très réduit.

Bien que leurs restes soient difficiles à classer, les traces de vers sont néanmoins très abondantes à l'état fossile, en particulier dans les roches sédimentaires marines déposées à de faibles profondeurs. On en connaît quelques exemples au Précambrien, surtout sous forme d'empreintes ou de trous creusés dans les fonds sableux ou vaseux. Les empreintes de corps ou les tubes d'habitation ne commencent à apparaître que plus tard, à la période du Cambrien. Dans les terrains ordoviciens, on a trouvé pour la première fois de petites mâchoires fossilisées, tandis que ce n'est qu'aux périodes suivantes que l'on a trouvé, d'ailleurs rarement, des vers dans des dépôts d'eau douce.

Les traces fossiles attribuées à des vers peuvent être réparties en au moins six *phyla* différents: certains peu représentatifs, comme les némertiens (*Nemertea*), les nématomorphes (*Nematomorpha*) et les nématoides (*Nematoida*), ne sont connus à l'état fossile qu'à partir du Jurassique ou du Tertiaire; d'autres plus riches en représentants, comme les annélides (*Annelida*) et d'autres encore, comme les chétognathes (*Chaetognatha*), que certains zoologistes considèrent comme étant plus voisins des échinodermes que des annélides, et les sipunculoidés (*Sipunculoida*), sont très anciens et très intéressants.

Parmi tous les vers fossiles, ce sont surtout les ANNÉLIDES qui peuvent intéresser le collectionneur, à cause de l'abondance considérable des restes que

Tubes d'habitation d'un annélide polychète. *Serpula* sp., Jurassique inférieur, Allemagne. Grandeur naturelle.

L'annélide *Hicetes* sur le corail *Pleurodietyum problematicum*: exemple très ancien de symbiose. Dévonien inférieur, Coblenz (Allemagne). Diamètre du calice du corail: 2,5 cm.

En haut à droite: petits tubes d'annélides incrustant un rostre de bélemnite. Jurassique. Begglingen (Suisse). (x 2).

*Serpula* incrustant la coquille d'une *Terebratulina*. Quaternaire. Ile de Favignana. (x 1,5). On remarque que ces exemplaires quaternaires ne diffèrent pas essentiellement des exemplaires jurassiques de l'illustration précédente, même si entre eux il y a un écart de temps de 150 millions d'années.



ceux-ci ont laissés dans les roches de tous les âges du Cambrien à nos jours (soit durant plus de 500 millions d'années). On les divise en différentes classes. Nous ne traiterons ici que de la classe des POLYCHÈTES (*Polychaeta*), déjà apparus au Cambrien et subdivisés en un ordre des errants (*Errantida*), pauvres en représentants fossiles, en sédentaires (*Sedentaria*), beaucoup plus répandus, et en *Misakioida*, qui groupe quelques-uns des plus étranges parmi les invertébrés.

Laissant de côté les polychètes errants, vers au corps mou connus à l'état fossile dès l'Ordovicien par les restes de leurs mâchoires (appelées scolécodontes), nous nous occuperons des polychètes sédentaires. Ceux-ci ont laissé des traces remarquables de leur existence sous forme de tubes pour la plupart calcaires, ou de trous creusés dans le fond marin sur lequel ils vivaient. Abondants dans la nature actuelle, ils sont connus depuis le Cambrien. Leurs représentants les plus anciens, ayant vécu il y a environ 500 millions d'années, ne paraissent pas différer beaucoup de types aujourd'hui vivants.

Le genre *Serpula*, qui a vécu du Silurien à nos jours, est l'un des plus connus. L'animal se construit un petit tube calcaire, enroulé irrégulièrement ou presque droit, et fixé par son extrémité postérieure à un objet rigide quelconque, comme par exemple des roches immergées ou des coquilles de mollusques. Le genre *Hicetes* construit lui aussi un petit tube de diamètre et





À gauche: *Serpules* incrustant une valve de Pecten. Quaternaire. Sicile. Légèrement réduite.

À droite: Les minces filaments qui incrustent l'intérieur de cette valve de *Glycymeris* doivent être attribués à des annélides polychètes. Pliocène. Apennin (Italie). (x1,5).

de forme variables, et se fixe au sommet du corail *Pleurodictyum problematicum*, avec lequel il vivait en symbiose au Dévonien.

On attribue enfin à l'ordre des *Miskoiida* un petit nombre de genres trouvés dans le gisement cambrien des argiles de Burgess en Colombie britannique (Canada). Ceux-ci sont des organismes marins, pour

En bas: trace d'un vers marin non identifié dans une roche miocène d'Oeningen (Suisse).

Phylum	Classe	Ordre	Age
Némertiens Nématomorphes Nématoides Chétognathes			Jurassique-Actuel Eocène-Actuel Oligocène-Actuel Cambrien-Actuel
Annélides	Polychètes	Errants Sédentaires Miskoiides	Ordovicien-Actuel Cambrien-Actuel Cambrien-Ordovicien
	Myzostomaires Oligochètes		Ordovicien-Actuel Carbonifère-Actuel
Sipunculoidés			Cambrien-Actuel



la plupart de grandes dimensions, dont on a pu étudier la structure en détail grâce à leur parfaite conservation due aux excellentes conditions de fossilisation qui caractérisent ce gisement.

Le phylum des CHAETOGNATHA ne comprend aujourd'hui pas plus de 30 genres marins qui sont importants dans la constitution du plancton. Ce sont en effet des «vers» adaptés à la nage qui ont développé des nageoires caudales et latérales. L'unique représentant fossile de ce phylum, que nous ne citerons ici qu'à cause de son extrême rareté, est le genre *Amiskwia* du Cambrien de Burgess. Celui-ci montre une grande affinité avec les chaetognatha vivants et semble démontrer que ce groupe avait atteint depuis cette époque lointaine son stade d'évolution actuelle.

Semblables aux scolécodontes, c'est-à-dire aux mâchoires des polychètes errants, les CONODONTES sont des microfossiles de quelques millimètres de longueur, en forme de plaquettes mandibulaires, communs dans les roches sédimentaires qui se sont formées de l'Ordovicien au Trias. Les conodontes diffèrent toutefois des scolécodontes chitinosiliceux par le fait qu'ils sont constitués de phosphate de calcium et que, contrairement à ceux-ci, ils ont pris une importance considérable parmi les microfossiles par leur vaste répartition, par leur abondance et par leur utilité pour la détermination de l'âge relatif des formations géologiques.

Leur attribution aux «vers» est toutefois loin d'être établie avec certitude. Les conodontes ont en effet été parfois attribués à des mollusques à cause de la ressemblance qu'ils présentent avec les radules de ces animaux, parfois à des restes d'arthropodes, par exemple à des mandibules de crustacés, ou à des parties de leur exosquelette, et parfois encore à des parties dures de vertébrés primitifs, de poissons ou d'animaux qui sont encore mal connus.

## Les arthropodes

Le phylum des ARTHROPODES (*Arthropoda*) comprend un groupe d'invertébrés extrêmement vaste et varié dont l'histoire a débuté il y a très longtemps en pleine période précambrienne. Les représentants de ce phylum ont des dimensions très variables, depuis celles, microscopiques, de quelques insectes (de moins de 0,25 mm de longueur) jusqu'à celles, impressionnantes, de certains euryptéridés géants, parfois de plus de deux mètres de long. Ils sont plus ou moins communs dans les roches sédimentaires qui se sont formées du Cambrien à nos jours. Certains, comme les trilobites et les ostracodes, se trouvent dans ces roches en si grande abondance qu'ils sont utilisés comme fossiles-directeurs pour de nombreuses périodes géologiques. D'autres comme les malacostracés et

différenciés en antennes, des chélates et des mandibules, des appendices thoraciques, qui remplissent des fonctions de locomotion et des appendices abdominaux, utilisés pour la respiration et la nage.

Laissant de côté l'anatomie interne qui est de peu d'intérêt dans l'étude des exemplaires fossiles, dont seul l'exosquelette se conserve, faisons remarquer tout d'abord que les arthropodes étaient à l'origine des animaux exclusivement aquatiques et que ce n'est que plus tard que certains sont devenus terrestres, alors que d'autres encore s'adaptèrent parfaitement au vol. Les plus anciens restes fossiles attribués aux arthropodes proviennent des terrains précambriens et indiquent pour ce phylum animal, une histoire évolutive très ancienne.



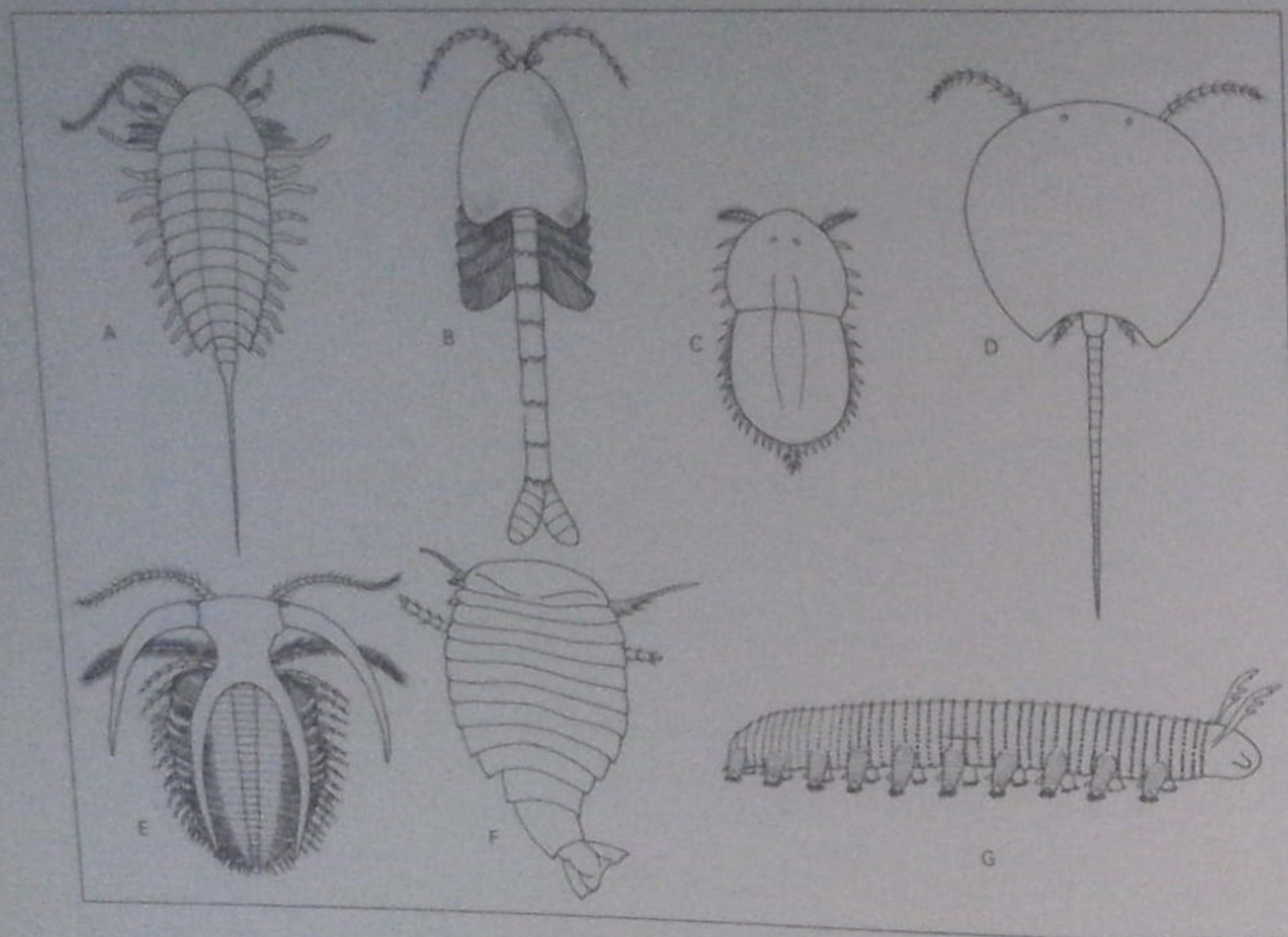
Comme tous les arthropodes, les trilobites étaient aussi sujets à une mue périodique de leur carapace. C'est pourquoi on trouve souvent des portions incomplètes de l'exosquelette dans les sédiments. Sur l'illustration, on observe les pygidiums de deux trilobites du genre *Scutellum* abandonnés après la mue. Silurien supérieur de Bohême (Kasov). (x1,5).

les insectes, exigent pour la conservation de leurs délicates structures, des conditions particulières et sont de ce fait beaucoup plus rares.

Les arthropodes sont des animaux pourvus d'un squelette chitineux ou chitino-phosphaté, segmenté et articulé, formé typiquement de trois parties principales: la tête, le thorax et l'abdomen. Chacune de ces parties comporte à son tour un certain nombre de segments, parfois soudés entre eux, et pourvus à l'origine de deux appendices chacun. Ces appendices, tous semblables, se différencient dans les types les plus évolués suivant la région du corps où ils se trouvent ou suivant les fonctions qu'ils remplissent. C'est ainsi que se forment des appendices céphaliques

Les premiers arthropodes véritables, déterminables avec certitude, proviennent de roches cambriennes. Le gisement des argiles de Burgess en Colombie britannique, qui nous a fourni quelques-uns des organismes décrits précédemment, prend ici encore une très grande importance. C'est de ses couches que proviennent en effet de nombreuses formes qu'on peut considérer comme des transitions entre deux groupes d'arthropodes; sans ces formes, il serait particulièrement difficile non seulement d'établir des liens de parenté entre les différents groupes, mais encore de remonter des arthropodes aux annélides.

On considère en effet que les arthropodes ont évolué au Précambrien inférieur à partir de vers



Reconstitution des principaux trilobitoïdes (A-F) et du plus ancien onychophore connu (G), trouvés dans les Argiles cambriennes de Burgess en Colombie britannique (Canada):  
 A) *Emeraldella brooki* (sous-classe des mérostomes);  
 B) *Waptia fieldensis* (sous-classe des pseudonotostracés);  
 C) *Naraoia compacta* (sous-classe des mérostomes);  
 D) *Burgessia bella* (sous-classe des pseudonotostracés);  
 E) *Marrella splendens* (sous-classe des marrellomorphes); F) *Sidneyia inexpectans* (sous-classe des mérostomes);  
 G) *Aysheaia pedunculata*.

aquatiques segmentés, du type des annélides. De ces derniers, les arthropodes ont gardé la structure du système nerveux, le mode d'accroissement des segments et la forme allongée caractéristique du corps, mais de plus ils ont développé un squelette extérieur qui leur a fait perdre leur souplesse et par suite la possibilité de se contracter, qui est typique de leurs aïeux. Avant de voir en détail ces curieux types primitifs, indiquons qu'une classification paléontologique récente divise le phylum des arthropodes (*Arthropoda*) en deux groupes principaux: les protoarthropodes (*Protoarthropoda*), qui comprennent entre autres les intéressants onychophores (*Onychophora*), les seuls connus à l'état fossile; et les euarthropodes (*Euarthropoda*), comprenant les trilobitoïdes (*Trilobitoidea*), les chélicérates (*Chelicerata*), et les antennates (*Antennata*), les premiers seuls étant fossiles.

#### SUBPHYLUM DES ONYCHOPHORES

Dans les couches cambriennes des argiles de Burgess, on a découvert le genre *Aysheaia* attribué aux onychophores, dont il est considéré comme le plus ancien représentant et, en même temps, comme l'un des plus primitifs des arthropodes connus. On n'est pas encore complètement d'accord sur la position systématique des onychophores; ils sont en effet parfois considérés comme un phylum séparé, ou attribués aux protoarthropodes, un groupe rare de représentants fossiles. Leur corps porte de nombreuses petites pattes et rappelle celui d'un annélide

par sa segmentation bien marquée et par sa tête encore non différenciée, toutefois pourvue d'une paire de courtes antennes, de petits yeux et d'une bouche avec deux mandibules latérales. L'*Aysheaia* est un animal marin, à la différence des onychophores actuels qui vivent dans le milieu humide des sous-bois des régions tropicales.

#### SUBPHYLUM DES TRILOBITOMORPHES

Les TRILOBITOMORPHES (*Trilobitomorpha*) sont les plus anciens des euarthropodes. On leur attribue deux classes entières d'organismes très primitifs, qui s'éteignirent avant la fin de l'ère paléozoïque et que nous ne connaissons donc qu'à travers leurs divers restes fossiles.

#### Classe des trilobitoïdes

La classe des trilobitoïdes (*Trilobitoidea*) groupe quelques organismes cambriens possédant de telles particularités morphologiques qu'elles les font considérer comme les ancêtres de divers groupes d'arthropodes, groupes qu'on verra se développer assez largement ultérieurement au cours de l'histoire de la Terre. Parmi eux, en effet, les MÉROSTOMOÏDES (*Merostomoidea*), auxquels appartiennent les genres *Sidneyia*, *Naraoia*, *Emeraldella*, sont considérés par certains auteurs comme les parents des mérostomes, groupe apparaissant au Silurien supérieur, et cela vu la présence d'un bouclier dorsal à trois lobes recouvrant partiellement le corps, celle d'appendices très primitifs et d'un pygidium mince et allongé. Le genre

Phylum	Supersubphylum	Subphylum	Classe	Age
Arthropodes	Protarthropodes	Onychophores		Précambrien-Actuel
		Trilobitoïdes Trilobites		Cambrien-Dévonien Cambrien-Permien
	Euarthropodes	Chélicérates	Mérostomes Arachnides Pycnogonides	Cambrien-Actuel Silurien-Actuel Dévonien-Actuel
		Antennates	Crustacés Myriapodes Hexapodes	Cambrien-Actuel Dévonien-Actuel Dévonien-Actuel

*Sidneyia*, en effet, ressemble beaucoup aux mérostomes eurystérides, tandis que *Naraoia* rappelle les xiphosures, bien connus par quelques représentants encore vivants, les limules. Les PSEUDONOTOSTRACÉS (*Pseudonotostraca*), appelés aussi pseudocrustacés par quelques auteurs, rappellent les crustacés dans lesquels ils furent parfois classés du fait de l'absence de trilobation de la carapace. Parmi ceux-ci, le petit genre *Burgessia* de 10 mm de longueur, à la carapace circulaire, et le genre *Waptia* ressemble beaucoup

aux branchiopodes dans lesquels ils auraient pu être classés s'ils ne présentaient pas des appendices très primitifs. Les MARRELLOMORPHES (*Marrellomorpha*), enfin, auxquels appartient le genre *Marrella*, ont une structure si inhabituelle et curieuse qu'ils ne peuvent être rattachés à aucun groupe connu.

#### Classe des trilobites

A la classe des *Trilobita* appartiennent les TRILOBITES bien connus, recherchés par les collectionneurs

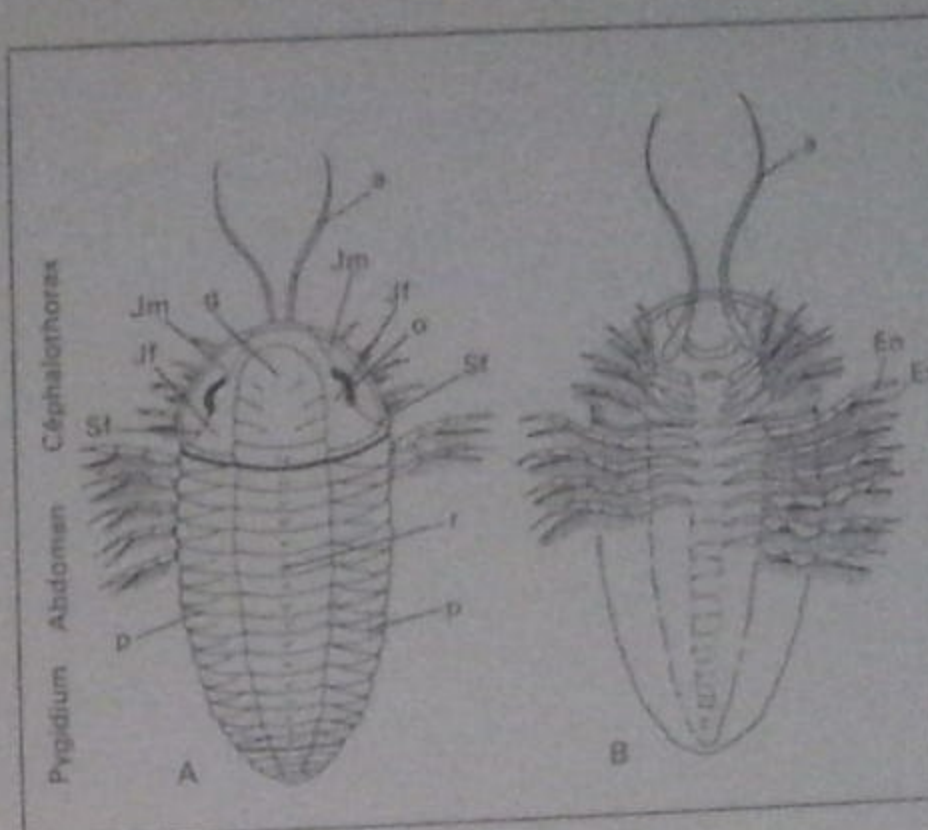
*Conocoryphe sulzeri*, un petit trilobite (ordre des ptychopariidés) Cambrien moyen, Bohême, (x 5).



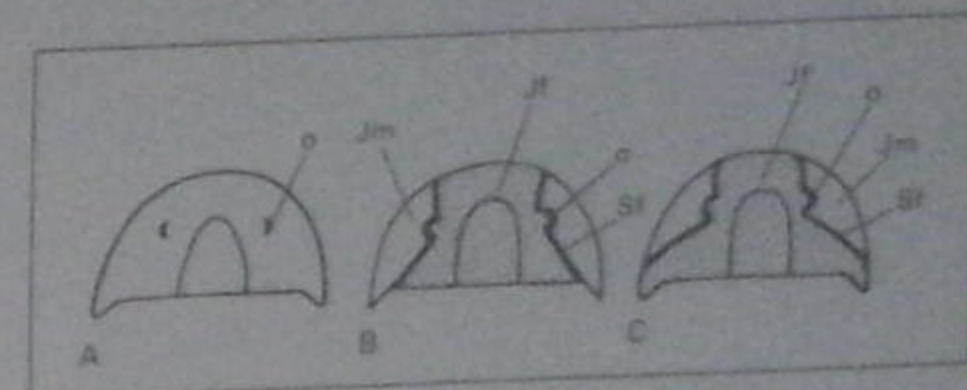


A droite: la suture faciale du céphalothorax des trilobites sépare la zone centrale fixe des deux zones latérales mobiles.

A) céphalothorax de type primitif, sans suture faciale (hypoparia);  
 B) céphalothorax à suture opisthoparia avec les pointes latérales incluses dans la joue mobile;  
 C) céphalothorax à suture proparia avec les pointes latérales incluses dans la joue fixe;  
 Jf) joue fixe  
 Jm) joue mobile  
 o) œil  
 Sf) suture faciale



partie centrale fixe du bouclier des parties latérales mobiles, se fondent certaines des plus importantes divisions systématiques. En arrière du céphalon se trouve l'abdomen, composé de segments articulés entre eux, dont le nombre varie de 2 à 22. Le troisième lobe, situé à l'extrémité postérieure du corps, est une pièce triangulaire appelée pygidium.



du monde entier. Ce sont des arthropodes marins, très primitifs, qui n'ont vécu qu'à l'ère paléozoïque. Leur nom vient de ce que leur corps est divisé, dans le sens de la longueur et transversalement, en trois parties. Longitudinalement on observe une partie centrale ou rachis et deux parties latérales appelées plèvres. Dans le sens transversal, la trilobation provient de la présence d'un bouclier céphalique (céphalon) sur lequel sont placés les yeux composés, en forme de rein, un renflement axial (glabelle) et une ligne de moindre résistance, appelée suture faciale. Sur l'allure de cette suture, qui semble séparer la

qui résulte de la réunion d'un certain nombre de segments et peut se terminer parfois par une longue pointe. Sur la face inférieure de l'animal, il est possible d'observer de nombreux appendices de structure primitive par rapport aux appendices des autres arthropodes. Chaque segment du trilobite porte ainsi deux appendices qui, à l'exception de la première paire transformée en antennes, sont tous égaux, indifférenciés et formés chacun d'une pièce de base (protopodite) qui porte un endopodite formé par différentes pièces et un exopodite cilié, le premier servant probablement à la natation, et le second à la



En haut à gauche: Elrathia kingi, trilobite du Cambrien moyen, Utah (États-Unis). Longueur: 2,7 cm.

En haut à droite: Triplagnostus burgesensis, trilobite primitif (ordre des agnostidés) avec seulement deux segments abdominaux et avec pygidium et céphalothorax à peu près égaux. Argiles de Burgess (Colombie britannique). Longueur: 0,6 cm.

En bas à droite: pygidium isolé d'Odontochile hausermanni. Dévonien inférieur, Bohême (Lochkov). Légèrement agrandi.

Quelques trilobites des Argiles de Burgess:  
 1) Ogygopsis klotzi  
 2) Olenoides serratus

En haut à gauche: nomenclature des trilobites

A) face dorsale;  
 B) face ventrale  
 a) antennes  
 En) endopodite  
 Ex) exopodite  
 g) glabelle  
 Jm) joue mobile  
 Jf) joue fixe  
 o) œil  
 p) plèvres  
 r) rachis  
 Sf) suture faciale



Sur ce céphalothorax de Dalmanites caudatus on voit très bien les yeux en forme de reins et les deux longues pointes génales. Les plaques pointillées qu'on observe en certains points sont dues à des bryozoaires incrustants. (x3). Dudley (Angleterre).



reptation. Le céphalon, provenant de la fusion de 5 segments qu'on ne peut plus distinguer entre eux, porte 5 paires d'appendices.

Les trilobites apparurent au Cambrien déjà très évolués. Leur structure, si perfectionnée au premier abord, indique par là une histoire évolutive beaucoup plus ancienne, qui plonge ses racines dans la nuit de l'ère paléozoïque. Les trilobites se multiplièrent à la période suivante, au Silurien, devenant très abondants et possédant la faculté de s'arrondir comme cela semble démontré par les nombreux exemplaires découverts dans cette position de défense. Au Dévonien commence la phase déclinante de leur histoire. En effet, au Carbonifère ne vivent plus que deux familles qui disparaissent à la fin du Permien, après une histoire qui a duré 320 millions d'années.

Les trilobites se rencontrent dans les terrains formés par des dépôts marins, dans des milieux très divers indiquant que ces animaux étaient adaptés à la vie dans des conditions de milieu très variées. La forme aplatie de leur corps semble toutefois indiquer pour la plupart des types des habitudes benthoniques. On pense qu'ils vécurent sur des fonds marins où ils pouvaient s'enfoncer partiellement comme le *Limulus* actuel. D'autres semblent au contraire avoir été adaptés à la vie nectonique ou épipelagique; parmi ceux-ci, on compte les organismes pourvus d'yeux gigantesques ou d'une glabella renflée qui paraît avoir servi d'organe de flottaison.



*Ci-dessus:*  
un gros exemplaire  
d'*Olenellus thompsoni*,  
Cambrien inférieur,  
Mont White (Colombie  
britannique, Canada).  
Légèrement réduit.

*Ci-contre:*  
un autre exemplaire  
d'*Olenoides serratus*, un  
des trilobites les plus  
caractéristiques du  
Cambrien, Mont  
Stephen (Canada).  
Longueur de l'original:  
3,7 cm.

Un exemplaire parfait,  
très agrandi, de *Phacops  
rana*, trilobite de l'Ordovicien  
des phacopides,  
provenant des terrains  
dévonien de l'Ohio  
(Etats-Unis).





En Italie, les gisements de trilobites sont très rares, car les affleurements de roches sédimentaires paléozoïques sont très limités. Ils ont toutefois été trouvés dans le Cambrien et le Silurien de Sardaigne (région d'Iglesias), où sont présents les genres *Dolerolenus*, *Ptychoparia* et *Paradoxides*, dans le Permien sicilien de la vallée du Sosio et dans le Paléozoïque des Alpes carniques. Par contre les gisements scandinaves, anglais, russes, bohémiens et nord-américains, régions où les affleurements paléozoïques couvrent de vastes surfaces, sont très riches en trilobites.

La classe des trilobites est divisée en différents ordres comprenant des groupes nombreux et variés. Pour ne parler que des principaux, citons les *Agnostida*, qui sont probablement les plus primitifs et qui ont vécu du Cambrien inférieur à l'Ordovicien. Ceux-ci étaient privés de suture faciale, avaient un céphalon

et un pygidium très développés et presque identiques, avec 2 ou 3 segments abdominaux. Les *Redlichida*, connus au Cambrien inférieur et moyen, sont caractérisés par des pointes latérales très développées (pointes génales) et par une suture faciale «opistopariariale», passant derrière les pointes génales qui sont ainsi incluses dans la partie mobile du céphalon. Sont également à suture opistopariariale les *Corynexochida* de forme généralement subelliptique avec céphalon semi-circulaire. Les *Phacopida* sont très caractéristiques parmi les trilobites postcambriens; ceux-ci ont une suture «propariariale» dans laquelle les pointes génales sont comprises dans la partie fixe du céphalon; leurs représentants se ramassent souvent enroulés. Les *Ptychoparida* enfin sont des trilobites à suture opistopariariale, à exosquelette ovale et allongé avec 12 à 17 segments abdominaux. Très répandus du Cam-

Les trilobites acquièrent au Silurien la faculté de s'arrondir, dans un but probablement défensif; sur l'illustration, un exemplaire très agrandi de *Synhomalonnatus tristans* (ordre des phacopidés) du Silurien inférieur de Ciudad Real (Espagne).

brien inférieur à l'Ordovicien, ils continuent à vivre pendant toute l'ère paléozoïque jusqu'au Permien où s'éteignent les deux seules familles survivantes, les *Proetidae* et les *Phillipsiidae*.

#### SUBPHYLUM DES CHÉLICÉRATES

Les CHÉLICÉRATES (*Chelicerata*) sont des arthropodes terrestres et aquatiques connus depuis la période cambrienne et groupés dans les classes des mérostomes (*Merostomata*), des arachnides (*Arachnida*) et des pycnogonides (*Pycnogonida*). Les mérostomes, très abondants à l'état fossile, sont des animaux exclusivement aquatiques; les arachnides, plus rares, sont terrestres et seuls quelques représentants sont redevenus, secondairement, aquatiques, tandis que les pycnogonides, très rares à l'état fossile, sont exclusivement marins.

L'intérêt des ARACHNIDES en paléontologie est surtout dû au fait qu'ils comptent parmi eux le premier animal sorti des eaux pour vivre sur la terre ferme. C'est le «scorpion» *Palaeophonus nuchus* qui, au Silurien supérieur, s'aventura sur les continents encore déserts. Les «araignées», par contre, sont, elles, plus jeunes. En effet, on les trouve pour la première fois dans les couches du Carbonifère, période où elles vivaient en grande abondance dans les immenses forêts qui, par leur accumulation, donnèrent naissance aux gisements de charbon fossile. De nombreux exemplaires d'arachnides ont été conservés dans l'ambre, résine «fossilisée» d'un antique conifère tertiaire. Les représentants des MÉROSTOMES sont, au contraire, beaucoup plus étranges et insolites: cette

*Olenellus thompsoni*, trilobite de l'ordre des redlichidés du Cambrien inférieur. Colombie britannique (Canada). Légèrement agrandi. Sur la plaque, seuls les restes du céphalothorax sont visibles.

*Lloydolithus ornatus*, trilobite de l'ordre des ptychoparidés, de l'Ordovicien moyen, caractérisé par le bord céphalique déprimé et très développé, et par deux longues pointes génales. Canada (Angleterre).



classe est à son tour divisée en deux sous-classes: les euryptéridés (*Eurypterida*) et les xiphosures (*Xiphosura*). Les EURYPTÉRIDÉS, appelés aussi gigantostracés à cause des dimensions considérables qu'ils pouvaient atteindre, sont des animaux qui vécurent du Silurien au Permien, d'abord dans les eaux marines puis dans les eaux saumâtres et continentales. Ils avaient un corps allongé, formé d'un bouclier céphalique avec deux yeux latéraux et deux ocelles subcentraux; à la partie inférieure, ils possédaient six paires d'appendices dont la première avec des chélicères et les autres transformées en appendices ambulateurs ou en palettes nataatoires. L'abdomen était composé de divers segments, le telson étant allongé en forme de pointe ou arrondi. Les genres les plus célèbres sont le *Pterygotus* du Silurien supérieur et du Dévonien, long de plus de deux mètres qui représente le plus gros arthropode qui ait jamais existé, et l'*Eurypterus*, beaucoup plus petit, qui vécut jusqu'au Carbonifère.

Les XIPHOSURES nous sont au contraire beaucoup plus familiers à cause des limules, apparus au Trias, il y a 170 millions d'années, exemples typiques de fossiles vivants, que l'on trouve encore actuellement sur les côtes de l'Amérique du Nord, du Japon, de la Chine et de l'Indochine.



#### SUBPHYLUM DES ANTENNATES

Les ANTENNATES (*Antennata*) comprennent les arthropodes les plus évolués. Ceux-ci ont apparu sur la Terre à l'époque cambrienne et se sont développés au cours des ères géologiques pendant 500 millions d'années, parvenant jusqu'à nos jours, en grande abondance, avec des espèces adaptées à tous les milieux. Ils sont divisés en trois classes: les crustacés (*Crustacea*), les myriapodes (*Myriapoda*) et les insectes (*Hexapoda*).

#### Classe des crustacés

Les CRUSTACÉS sont, avec les insectes, les plus importants des arthropodes vivants, car ils se trouvent en grande abondance dans toutes les mers et dans les eaux douces continentales. En outre la présence d'une carapace résistante et souvent minéralisée a fait qu'ils ne sont pas rares à l'état fossile. L'histoire de leur évolution, commencée à la période cambrienne, s'est poursuivie jusqu'à nos jours avec très peu de changement. Les crustacés ont été groupés en 5 sous-classes: les branchiopodes (*Branchiopoda*), les ostracodes (*Ostracoda*), les copépodes (*Copepoda*), les cirripèdes (*Cirripedia*), et les malacostracés (*Malacostraca*).

Toutefois, seuls les malacostracés, les cirripèdes et les ostracodes intéressent ceux qui veulent enrichir leur collection paléontologique, soit pour leur beauté, soit par l'abondance de leurs représentants.

Les OSTRACODES sont des crustacés mesurant quelques millimètres de longueur et qui, du fait qu'ils sont munis d'une enveloppe bivalve calcaire ou chitineuse, se fossilisent très bien. Par leur abondance dans beaucoup de formations d'origine marine et par la grande variété de leurs espèces connues, ils sont utilisés à titre de fossiles-directeurs pour dater les terrains paléozoïques et mésozoïques. Leurs petites dimensions font que les méthodes utilisées pour leur récolte et pour leur étude sont celles que nous avons déjà vues pour les foraminifères et les conodontes.

Les CIRRIPÈDES sont des crustacés aberrants dont le corps est protégé par une espèce de «coquille» calcaire formée de nombreuses plaques. N'ayant que peu de valeur au point de vue chronologique, ils sont au contraire très utiles en paléontologie comme indicateurs écologiques. Vivant en effet en eaux côtières, fixés aux roches ou à d'autres organismes, leur présence indique le voisinage d'une côte.

Deux exemplaires du *Dalmanitina socialis*, trilobite de l'ordre des phacopides de l'Ordovicien, Drabon (Bohême). Longueur des exemplaires: 6,7 cm.



*Ellipsocephalus hofli*, trilobite cambrien de l'ordre des redlichidiés, Tchécoslovaquie. Longueur de l'original: 3,3 cm.



#### SUBPHYLUM DES ANTENNATES

Les ANTENNATES (*Antennata*) comprennent les arthropodes les plus évolués. Ceux-ci ont apparu sur la Terre à l'époque cambrienne et se sont développés au cours des ères géologiques pendant 500 millions d'années, parvenant jusqu'à nos jours, en grande abondance, avec des espèces adaptées à tous les milieux. Ils sont divisés en trois classes: les crustacés (*Crustacea*), les myriapodes (*Myriapoda*) et les insectes (*Hexapoda*).

#### Classe des crustacés

Les CRUSTACÉS sont, avec les insectes, les plus importants des arthropodes vivants, car ils se trouvent en grande abondance dans toutes les mers et dans les eaux douces continentales. En outre la présence d'une carapace résistante et souvent minéralisée a fait qu'ils ne sont pas rares à l'état fossile. L'histoire de leur évolution, commencée à la période cambrienne, s'est poursuivie jusqu'à nos jours avec très peu de changement. Les crustacés ont été groupés en 5 sous-classes: les branchiopodes (*Branchiopoda*), les ostracodes (*Ostracoda*), les copepodes (*Copepoda*), les cirripèdes (*Cirripedia*), et les malacostracés (*Malaco-*

*straca*). Toutefois, seuls les malacostracés, les cirripèdes et les ostracodes intéressent ceux qui veulent enrichir leur collection paléontologique, soit pour leur beauté, soit par l'abondance de leurs représentants.

Les OSTRACODES sont des crustacés mesurant quelques millimètres de longueur et qui, du fait qu'ils sont munis d'une enveloppe bivalve calcaire ou chitineuse, se fossilisent très bien. Par leur abondance dans beaucoup de formations d'origine marine et par la grande variété de leurs espèces connues, ils sont utilisés à titre de fossiles-directeurs pour dater les terrains paléozoïques et mésozoïques. Leurs petites dimensions font que les méthodes utilisées pour leur récolte et pour leur étude sont celles que nous avons déjà vues pour les foraminifères et les conodontes.

Les CIRRIPÈDES sont des crustacés aberrants dont le corps est protégé par une espèce de «coquille» calcaire formée de nombreuses plaques. N'ayant que peu de valeur au point de vue chronologique, ils sont au contraire très utiles en paléontologie comme indicateurs écologiques. Vivant en effet en eaux côtières, fixés aux roches ou à d'autres organismes, leur présence indique le voisinage d'une côte.

Deux exemplaires du *Dalmanitina socialis*, trilobite de l'ordre des phacopidés de l'Ordovicien, Drabon (Bohême). Longueur des exemplaires: 6,7 cm.

*Ellipsocephalus boffi*, trilobite cambrien de l'ordre des redlichiidés, Tchécoslovaquie. Longueur de l'original: 3,3 cm.





Parmi les MALACOSTRACÉS, enfin, nous ne citerons ici que l'ordre des DÉCAPODES qui groupe ses représentants les plus évolués.

Ce sont des animaux bien connus de tout le monde; il suffit en effet de penser aux langoustines et aux crabes, qui se conservent assez facilement à l'état fossile vu la dureté de leur carapace. On les divise en MACROURES, à abdomen allongé et à nageoire caudale, en PAGURES, à abdomen mou et donc très rares à l'état fossile, et en BRACHIOURES, à abdomen très étroit et replié sous le corps. Parmi ces « crabes » qui appartiennent au Lias inférieur, on connaît bien en Italie le genre *Ranina*, de l'Eocène, qui se trouve avec une certaine fréquence dans les gisements des provinces de Vicence et de Vérone.

Parmi les macroures, qui apparaissent au Trias il y a 170 millions d'années, citons le groupe très important des ÉRYONIDÉS, dont on trouve d'excellents exemplaires dans les gisements du Jurassique supé-

rieur de Solnhofen en Allemagne, véritable mine de formes fossiles parfaitement conservées. Des éryonidés encore plus anciens, remontant au Lias inférieur, ont été découverts récemment et pour la première fois sur la rive italienne du lac de Lugano et ont été attribués au genre *Coleia*.

#### Classe des myriapodes

On ne peut pas dire grand-chose des MYRIAPODES fossiles, groupe que les zoologistes divisent actuellement en quatre classes. Leur structure délicate n'a que rarement permis une bonne fossilisation. Les myriapodes apparurent au Dévonien et se développèrent au Carbonifère, puis évoluèrent jusqu'à nos jours sans toutefois montrer de changement notable pendant de nombreux millions d'années. Les meilleurs exemplaires fossiles proviennent de gisements oligocènes, où ces délicats animaux se trouvent conservés dans des « sarcophages » d'ambre.

En haut à gauche: *Eurypterus remipes*, mérostome éuryptéridé du Silurien supérieur, New York (États-Unis). Longueur de l'original: 8,1 cm.

Ci-dessus à droite: *Eurypterus lacustris*, un autre éuryptéridé du Silurien supérieur, New York (États-Unis). Grandeur naturelle.

Un brachiure d'il y a 60 millions d'années parfaitement conservé dans les calcaires éocènes du Monte Bolca (Vérone, Italie).

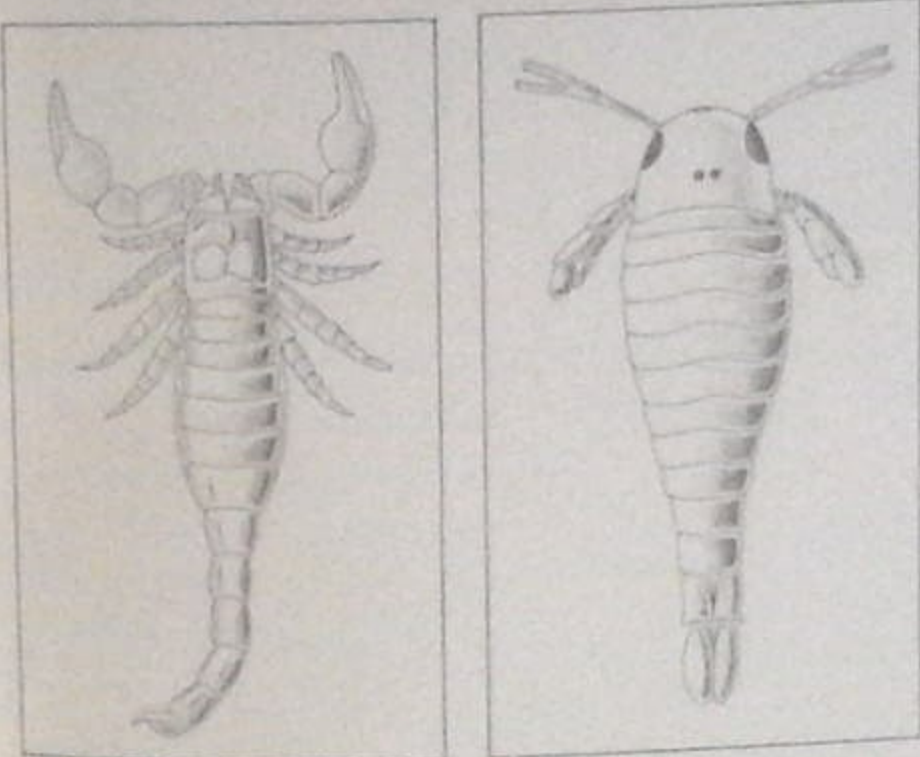


Quelques exemplaires de *Balanus* sp. sur une valve de *Flabellipecten*. Pliocène, Altavilla (Sicile). Largeur de la valve: 11 cm.

Dessin de gauche: reconstitution de *Palaeophonus nuncius*, « scorpion » du Silurien, premier animal ayant vécu sur la terre ferme.

Dessin de droite: reconstitution de *Pterygotus*, mérostome éuryptéridé de plus de 2 m de longueur ayant vécu au Silurien dans les eaux douces continentales.

*Mesolimulus walchii*, mérostome xiphosure du Jurassique supérieur, ancêtre direct des *Limulus* actuels. Solnhofen (Allemagne). Légèrement réduit.







**Classe des insectes**

LES HEXAPODES OU INSECTES sont des arthropodes qu'il est très rare de trouver à l'état fossile. En effet, ceux-ci ne se conservent bien que dans les formations à grain très fin et ayant subi une consolidation rapide, puis une protection efficace contre les agents atmosphériques extérieurs. On les trouve surtout dans les gisements d'ambre, ces mines précieuses d'exemplaires parfaitement conservés. C'est en effet dans ces résines fossilisées que de nombreux insectes aujourd'hui encore demeurent conservés, de même que d'autres types d'invertébrés, comme les myriapodes et les araignées.

Ces ambres, datant surtout de l'Oligocène, étaient déjà connus des Anciens qui, ayant précisément constaté la présence des animaux qu'ils contenaient, avaient compris leur origine liquide. Ceux-ci nous ont en effet fourni de nombreux exemplaires nouveaux et parfaits de fourmis, de termites et de coléoptères,

Un autre brachiure datant probablement de l'Oligocène (Vicence, Italie), ( $\times 2$ ).

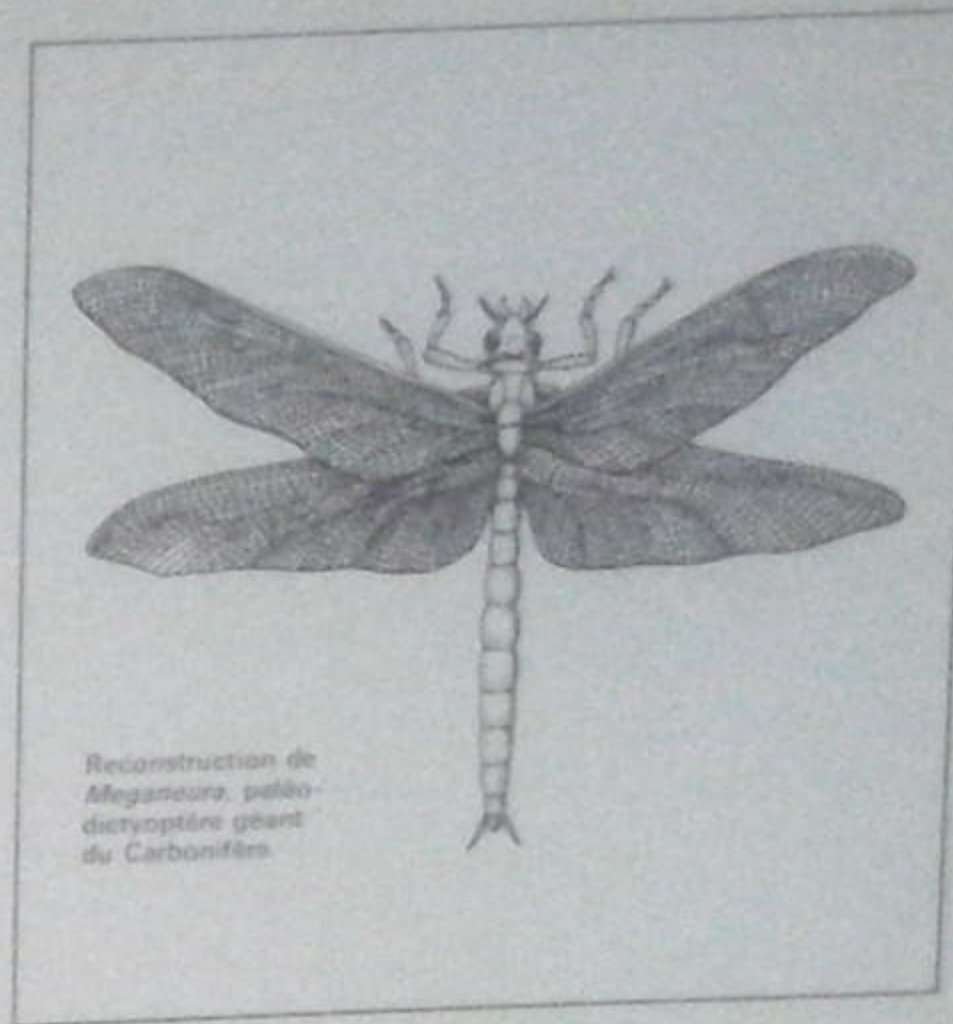
En bas à gauche: *Palinurus* sp., une langouste datant de 60 millions d'années. Eocène du Mont Bolca (Vérone, Italie). Longueur: 33 cm.

En bas à droite: *Coleia viallii*, un éryonide très rare du Jurassique inférieur. Osteno (Côme). Les éryonides sont des crustacés macroures, aujourd'hui disparus. Légèrement agrandi.



*Coleia* sp., un autre crustacé décapode provenant du nouvel et exceptionnel gisement d'Osteno sur le lac de Lagano, Jurassique inférieur. Longueur de l'original: 3,3 cm.

*Eryon arctiformis*, crustacé éryonide du Jurassique supérieur de Solnhofen (Allemagne). Longueur de l'exemplaire: 11 cm.



Reconstruction de *Meganeura palaeodictyoptera* géant du Carbonifère.

c'est-à-dire de représentants de groupes qui abondent encore aujourd'hui dans les pinèdes.

Il existe aussi des restes d'insectes dans des gisements marins particuliers, où ces insectes sont tombés, après avoir été apportés par les vents et où ils se sont fossilisés avec d'autres animaux. C'est le cas du gisement éocène du mont Bolca, près de Vérone, où l'on trouve des restes d'insectes conservés à côté de crustacés et de poissons. La nature particulière du calcaire les a conservés à la perfection, parfois même avec leurs couleurs originelles.

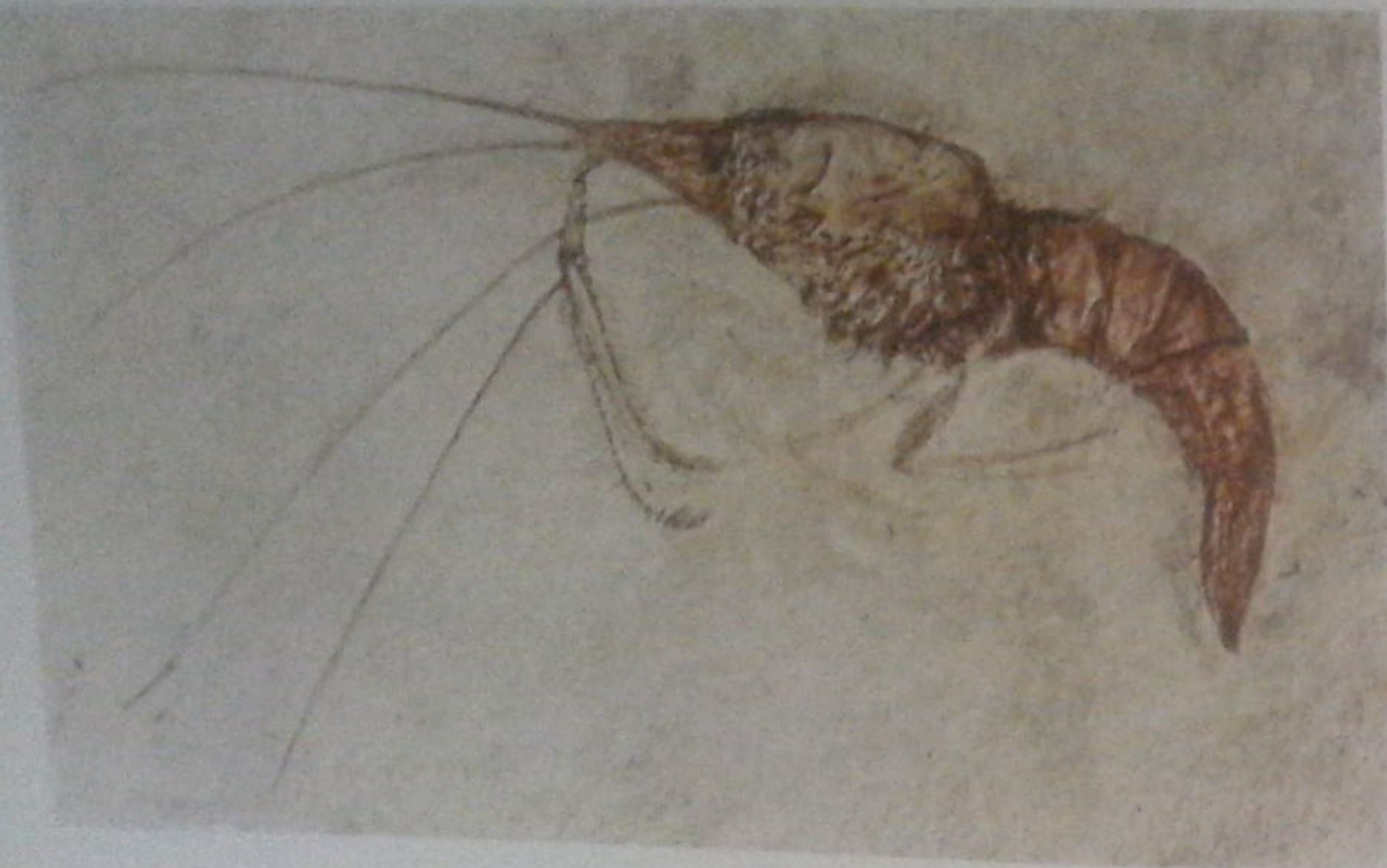
Les insectes fossiles sont encore mieux connus dans le gisement jurassique de Solnhofen en Bavière, gisement très connu parce que le grain très fin de son calcaire a permis la conservation des structures les plus délicates. C'est de ce gisement que proviennent ces belles libellules, dont les fines ailes membraneuses sont restées imprimées sur la roche avec une précision merveilleuse.

Les premiers insectes apparus sur la Terre furent les collembolés, découverts dans des terrains dévoniens, et déjà spécialisés comme leurs représentants actuels.

L'origine phylétique des insectes est très controversée. Certains auteurs les font descendre des trilobites, d'autres des crustacés, d'autres encore des annélides ou des myriapodes. Toutefois ce que l'on sait avec certitude, c'est que ce sont les formes sans ailes, les aptérygotes, qui apparurent les premières et que ce n'est que par la suite, au Carbonifère, que les formes ailées, ou ptérygotes, firent leur première apparition, avec le groupe des PALÉODICTYOPTÈRES, auquel appartient le genre *Meganeura*, «libellule» géante de 70 cm d'envergure. Toujours au Carbonifère apparurent encore les protorthoptères, ancêtres des blattes actuelles, mais beaucoup plus grands, les premières SAUTERELLES et les HÉMIPTÈRES.

LES VRAIES LIBELLULES OU ODONATES apparurent au contraire au Permien en même temps que les COLÉOP-





*Aeger insignis*, crustacé décapode du Jurassique supérieur. Solnhofen (Allemagne). Longueur de l'original: 18,5 cm.

TÈRES, qui deviennent très abondants au Trias et au Jurassique où ils sont représentés par de nombreuses familles, presque toutes éteintes aujourd'hui. Les coléoptères «modernes» se développèrent au contraire au Tertiaire avec des genres qui existent encore actuellement. Les LÉPIDOPTÈRES et les HYMÉNOPTÈRES

apparurent à la suite du développement des plantes à fleurs survenu au Jurassique; parmi ces derniers, les fourmis apparurent à l'Eocène tandis que les DIPTÈRES eux apparaissaient au début du Jurassique déjà. Pour conclure cette brève revue, ajoutons que les ISOPTÈRES (termites) apparurent également à l'Eocène.



*A gauche*: Phalangites priscus, étrange organisme du Jurassique supérieur considéré comme une larve de crustacé décapode. Eichstätt (Allemagne). (x 2,5).

*A droite*: une larve de Libellula doris. Miocène de Santa Vittoria d'Alba (Cuneo, Italie). (x 2).

## Les mollusques

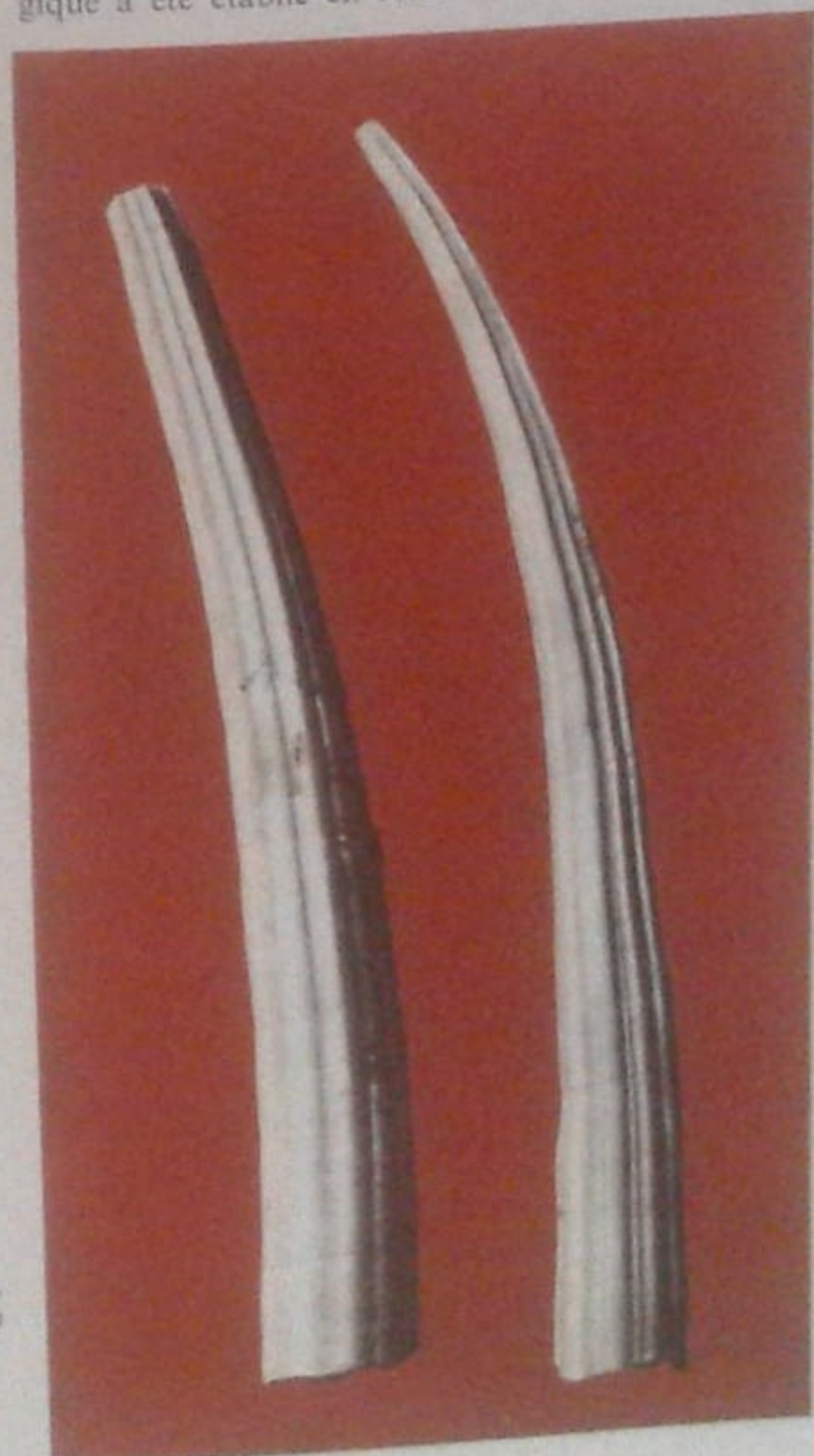
Avec les MOLLUSQUES nous abordons un vaste et important groupe d'invertébrés dont les représentants ont perdu la segmentation typique des arthropodes et peuvent être définis comme des métazoaires à symétrie bilatérale, souvent cachée par des phénomènes de torsion. Ils sont caractérisés dans la plupart des cas par la présence d'une coquille externe ou interne, tapissée d'un manteau qui enveloppe la masse viscérale et qui sécrète la coquille elle-même. Le corps mou, qu'on ne retrouve pas, naturellement, à l'état fossile vu l'impossibilité de sa conservation durant la longue période de temps nécessaire au processus de la fossilisation, est divisé en trois parties: la tête, le pied et la masse viscérale. Le corps ne se fossilise donc pas et les mollusques, de ce fait, ne sont connus en paléontologie que par la coquille qui, chez l'animal vivant, est composée d'aragonite, un minéral qui, pendant la fossilisation, se transforme lentement en calcite. C'est pourquoi la classification paléontologique a été établie en fonction des parties dures et

en prenant surtout comme caractéristiques des genres et des espèces des particularités morphologiques de la coquille, comme sa forme, son ornementation, toujours très variée, et ses rapports dimensionnels. Pour les subdivisions en groupes plus vastes, comme les ordres et les familles, le paléontologiste se fonde plutôt sur des caractères liés dans une certaine mesure aux structures molles, comme les empreintes des muscles, la trace du passage du siphon, ou autres critères. Pour les raisons venant d'être exposées, il existe une certaine différence entre la classification zoologique, fondée presque exclusivement sur l'anatomie interne du corps, et la classification paléontologique qui se débat avec les maigres données que la fossilisation a conservées de l'animal. Toutefois ces différences s'atténuent avec l'avancement des études des deux sciences, car les paléontologistes et les zoologistes cherchent désormais à collaborer, les uns tirant d'utiles indications des formes vivantes, et les autres cherchant dans les formes fossiles une source de renseignements sur l'origine de ce *phylum* animal.

Naturellement, si l'étude paléontologique des formes moins anciennes, toujours existantes ou très voisines des formes actuelles, est plus simple du fait des corrélations toujours possibles, l'étude des groupes les plus anciens complètement éteints, qui ne possèdent d'organes ou d'aspects rattachables à aucun représentant actuel, est vraiment complexe. Cela est vrai non seulement pour la partie anatomique et morphologique, mais surtout pour la connaissance de la vie et des habitudes (écologie) des mollusques, connaissance qui prend de plus en plus d'intérêt dans l'étude des roches de la croûte terrestre. Les mollusques sont en effet des organismes qui peuvent donner des indications utiles sur le milieu de formation des roches sédimentaires, lorsqu'on connaît naturellement leurs habitudes, les limites de la profondeur, de la température et de la salinité auxquelles ils peuvent vivre, et le milieu marin, terrestre, lacustre ou saumâtre auquel ils étaient liés. C'est pourquoi ce sont de très bons fossiles pour la reconstitution de l'aspect relatif des terres et des mers aux différentes époques géologiques.

L'histoire évolutive des mollusques est ancienne et complexe à cause de l'énorme variété de formes qui se sont succédé au cours des ères géologiques.

Les premiers mollusques remontent au Cambrien inférieur, mais leur origine est probablement beaucoup plus lointaine. En effet, par suite du grand métamorphisme ayant affecté les roches précambriennes, et de la destruction des restes fossiles qu'elles renfermaient qui s'ensuivit, ou encore de l'absence probable de parties dures chez ces mollusques primitifs, il n'a pas été retrouvé de formes plus anciennes.



*Dentalium sexangulum*, bryozoaire très commun dans les terrains du Pliocène. Castel-Arquato (Pisa, Italie). (x 1,5).

Phylum	Classe	Sous-classe	Ordre	Age
Mollusques	Monoplacophores Aplacophores Polyplacophores Scaphopodes			Cambrien-Actuel Actuel Cambrien-Actuel Ordovicien-Actuel
		Lamellibranches	Taxodontes Anisomyaires Eulamellibranches	Cambrien-Actuel Ordovicien-Actuel Silurien-Actuel
		Gastéropodes	Prosobranches	Archaeogastéropodes Mésogastéropodes Néogastéropodes
	Opisthobranches			Dévonien-Actuel
	Pulmonés		Basommatophores Stylommatophores	Carbonifère-Actuel
	Céphalopodes	Nautiloïdés Ammonoïdés		Cambrien-Actuel Dévonien-Crétacé
		Dibranchiaux	Décapodes Octopodes	Trias-Actuel Crétacé-Actuel

Les mollusques constituent un *phylum* animal divisé en six classes avec des caractéristiques faciles à distinguer même pour un profane. Ces dernières années, une septième classe s'est ajoutée aux précédentes, la classe des monoplacophores. Ces derniers, connus autrefois à l'état fossile seulement, étaient considérés comme des gastéropodes. Mais la découverte d'exemplaires encore vivants sur le fond de l'océan Pacifique a permis une étude plus approfondie de leurs parties molles et par suite la création de cette nouvelle classe d'organismes très primitifs.

Classe des monoplacophores (*Monoplacophora*): corps protégé par une coquille univalve en forme de capuchon, non spiralée.

Classe des aplacophores (*Aplacophora*): pas de formes fossiles.

Classe des polyplacophores (*Polyplacophora*): corps protégé par une enveloppe calcaire formée de plaques articulées.

Classe des scaphopodes (*Scaphopoda*): coquille tubulaire.

Classe des lamellibranches (*Lamellibranchiata*): corps protégé par une coquille bivalve.

Classe des gastéropodes (*Gastropoda*): corps protégé par une coquille univalve spiralée.

Classe des céphalopodes (*Cephalopoda*): coquille interne ou externe cloisonnée.

#### Classe des monoplacophores

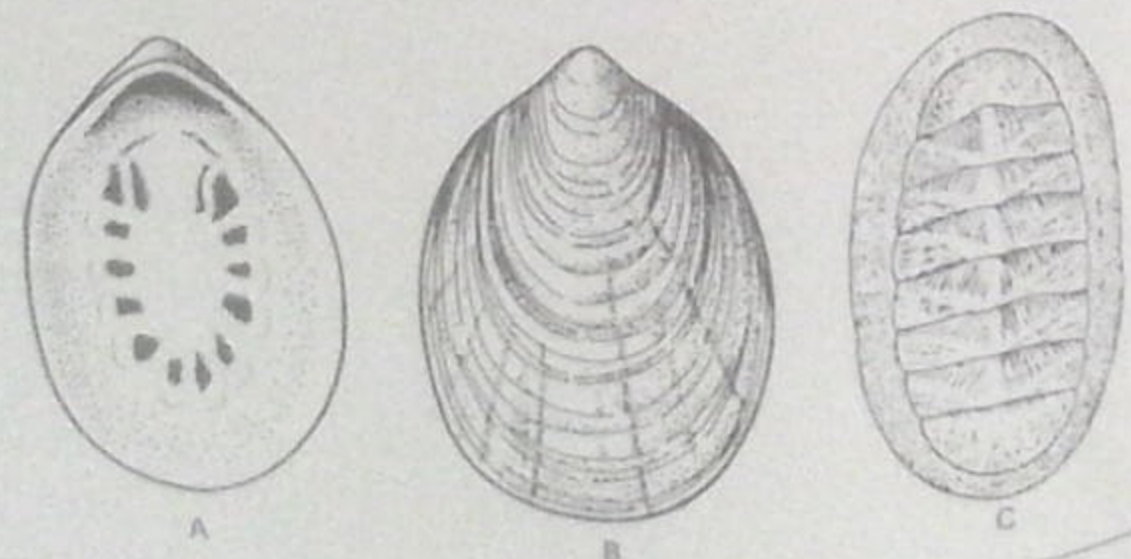
Les MONOPLACOPHORES constituent une classe toute nouvelle des plus intéressantes parce que les organismes qui la composent sont considérés comme les plus primitifs de tous les mollusques. Ces animaux n'étaient connus qu'à l'état fossile dans des roches

d'âge variant du Cambrien inférieur au Dévonien moyen et étaient considérés comme complètement éteints jusqu'à ce qu'en 1952 un monoplacophore vivant, la *Neopilina galathea*, fut dragué du fond de l'océan Pacifique à 3540 m de profondeur.

Les monoplacophores sont caractérisés par une coquille univalve non spiralée, en forme de capuchon, qui protège le corps absolument privé de torsion. Il est intéressant de noter que ces animaux, auxquels nous ne nous arrêtons pas vu leur rareté, ont, au cours de millions d'années, changé leur habitat en passant des mers épicontinentales, dans lesquelles ils vivaient, il y a 500 à 300 millions d'années, aux profondeurs abyssales.

#### Classe des polyplacophores

Les POLYPLACOPHORES sont des mollusques marins présentant un corps à symétrie bilatérale parfaite, pourvu d'un pied ventral utilisé comme organe de locomotion et protégé parfois par une coquille



Cette association de mollusques littoraux récemment cimentés et le premier pas du processus de fossilisation vers la formation d'une roche organogène. Lagune de Venise. (Italie), (x1,5).



*Pilina* sp., mollusque monoplacophore du Silurien moyen. A) intérieur de la valve avec empreintes musculaires; B) extérieur de la valve; C) *Chiton* sp., mollusque polyplacophore.



calcaire, ou cuirasse (d'où le nom de LORICA qui leur est souvent donné), formée de huit plaques articulées entre elles.

Etant pourvus d'une coquille, les polyplacophores se rencontrent à l'état fossile dès le Cambrien supérieur, la plupart du temps sous la forme des plaquettes isolées de la cuirasse; le genre *Chiton*, apparu au Crétacé et encore vivant, est leur représentant le plus connu.

#### Classe des scaphopodes

Ce sont des mollusques marins pourvus d'une coquille externe univalve en forme de tube, légèrement arquée, ouverte aux deux extrémités. La face concave de la coquille est considérée comme la face dorsale; la plus grande ouverture étant l'antérieure et la plus petite la postérieure. L'animal s'enfonce dans les fonds fangeux par sa partie antérieure; seule l'ouverture postérieure, d'où sortent les excréments et les produits génitaux, est au contact de l'eau.

Les scaphopodes qui, par leur aspect uniforme, semblent être représentés par des espèces peu nombreuses, sont au contraire très nombreux, tant actuellement (on en connaît 200 espèces vivantes) qu'à l'état fossile. En effet depuis l'Ordovicien, époque où apparurent les premières espèces, celles-ci ont duré jusqu'à nos jours sous des formes stables et inchangées. Un calcul approximatif fait estimer à environ 300 le nombre des espèces fossiles.



Ci-dessus: association de *Claraia clara*, lamellibranches anisomyaires très communs dans des roches triasiques alpines. Alpe de Puez, Grande naturelle.

A gauche: quelques ostréidés du genre *Gryphaea* (ordre des anisomyaires) du Jurassique, Avallon (France), Grande naturelle.

En haut: quelques exemplaires de *Pteridontia contorta* (ordre des anisomyaires) dans une roche triasique de Bavière, (x 2,5), (Tegernseeberge).

En bas: Exemplaire de *Posidonia becheri* (ordre des anisomyaires) ayant conservé les deux valves de sa coquille. Carbonifère inférieur, Lautenthal (Allemagne), (x 2).





**Classe des lamellibranches**

LES LAMELLIBRANCHES, très connus des gourmets qui apprécient la saveur des huîtres, des moules et de nombreuses autres espèces, ont une importance fondamentale en paléontologie à cause de l'énorme diffusion qu'ils eurent dans tous les sédiments marins, saumâtres et d'eau douce, et des indications extrêmement utiles qu'ils donnent pour la reconstitution des milieux de vie du passé. Leur nom provient de la forme particulière de leurs branchies, organe de la respiration, qui ont une apparence lamellaire. On les appelle aussi souvent bivalves à cause de leur robuste

coquille formée de deux valves, ou encore pélécy-podes à cause de leur pied ventral de forme aplatie, semblable à une hache.

Ce sont des mollusques à coquille extérieure formée de deux valves égales, fixées par une charnière au moyen d'une structure cardinale et qui renferment et protègent les parties molles du corps de l'animal. En paléontologie, c'est la partie la plus intéressante parce qu'elle est la seule à se conserver à l'état fossile. C'est pourquoi nous l'examinerons en détail, négligeant de parler des parties molles, étudiées elles par les zoologistes.

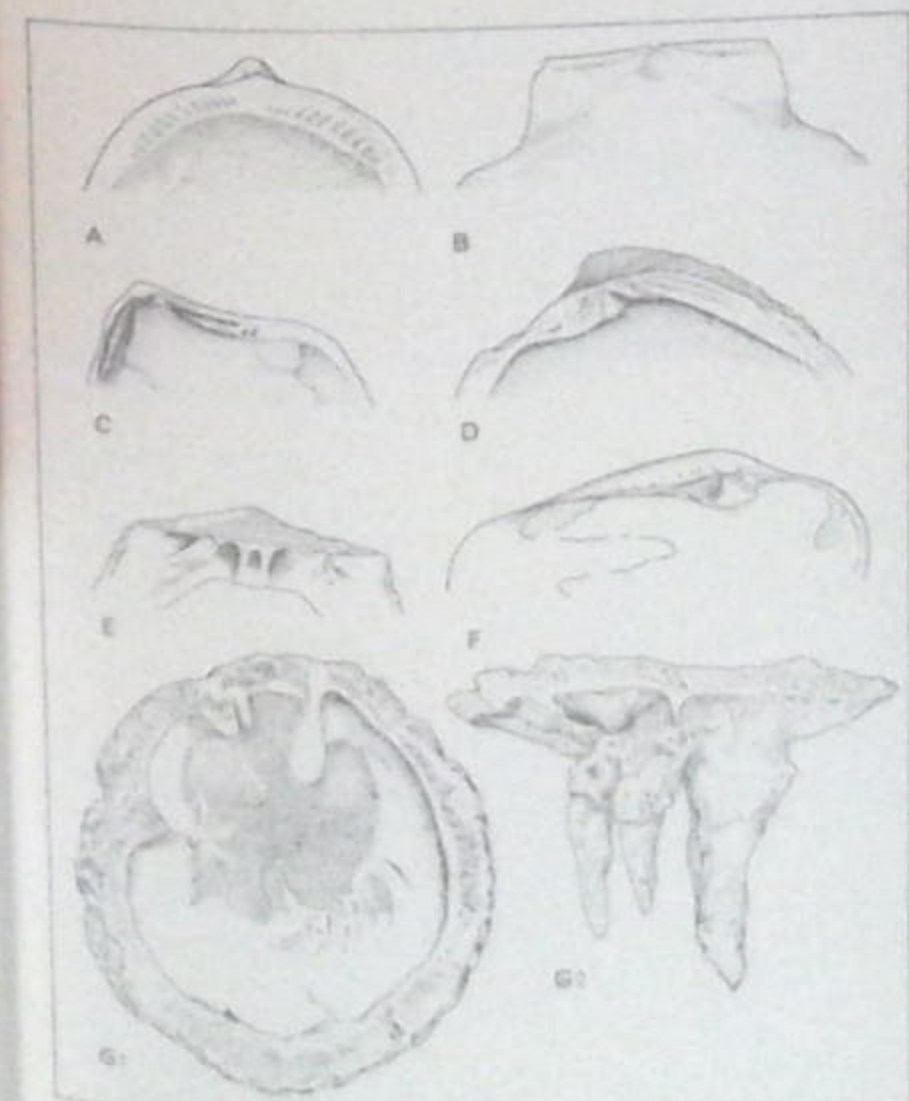
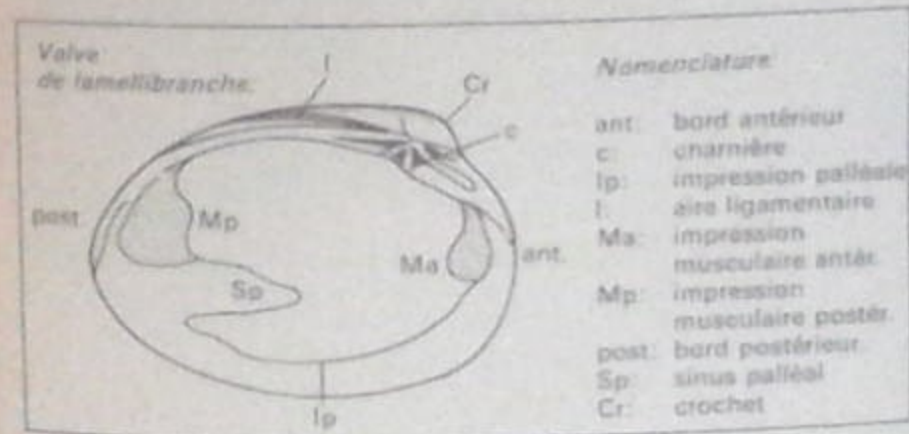
*Un pectinidé (ordre des anisomyaires), très commun dans le Pliocène italien. Flabellipecten flabelliformis. Pliocène supérieur Val Andama (Asti, Italie). (x1,5).*



*Pectinidé pliocène. Flabellipecten cristatus. Balerna (canton du Tessin, Suisse). (x1,5).*

*En bas à gauche: les différents types de charnières des lamellibranches: A) taxodonte (Glycymeris); B) dysodonte (Pecten); C) schizodonte (Trigonia); D) hétérodonte (Venus); E) isodonte (Spondylus); F) desmodonte (Mya); G) pachyodonte (Hippurites) (G<sub>1</sub>: intérieur de la valve fixe, G<sub>2</sub>: valve operculaire).*

*Pedalion maxillatus. Pliocène du Val Andama (Asti, Italie). Hauteur: 16 cm.*



La coquille, équivalve et équilatérale chez le jeune, devient inéquilatérale chez l'adulte. Par des adaptations diverses, les deux valves subissent souvent des variations qui font diverger leur croissance du plan général; ainsi, dans les formes peu mobiles (*Pecten*), la coquille devient inéquivalve parce qu'une des valves revêt une forme operculaire. Des variations encore plus grandes se remarquent dans les formes fixées aux roches (*Ostrea*, rudistes); chez celles-ci, la croissance des deux valves devient si inégale qu'elle produit des formes allongées en forme de corne ou de cône.

Le premier travail à exécuter pour l'étude d'un lamellibranch est d'orienter exactement la coquille, ce qui permet ensuite de définir la partie antérieure et la partie postérieure, la valve droite et la valve gauche, le muscle antérieur et le muscle postérieur, etc. La partie recourbée des valves des lamellibranches, ou crochet, est le caractère dont il faut tenir compte pour une parfaite orientation. Ce crochet se trouve en effet dans la partie supérieure de la coquille et dans la presque totalité des cas il est recourbé vers la partie antérieure, qui est moins étendue que la partie postérieure. La coquille étant ainsi orientée, il



est alors facile de déterminer un bord antérieur et un bord postérieur, une valve droite et une valve gauche. La valve droite est de ce fait celle qui est placée sur la droite d'un observateur regardant la partie postérieure de la coquille.

Extérieurement, les valves des lamellibranches, souvent colorées chez les sujets vivants, présentent une grande variété d'aspect par l'ornementation qu'elles portent. Chez les fossiles, celle-ci est un



*A droite: Megalodon gibbeli, va en coque dans une roche. Trias supérieur. Trezzano (Côme, Italie). Largeur de l'original: 5,7 cm.*

*Un autre exemplaire de Megalodon gibbeli, lamellibranche utilisée comme fossile-directeur dans les terrains alpins du Trias supérieur. Arcisate (Varèse). Hauteur de l'original: 3,5 cm.*



*A gauche: Spondylus gaederopus, anisomyaire très répandue dans les sédiments quaternaires. Arché (Reggio de Calabre). Légèrement agrandi.*

élément de classification au niveau spécifique. Ainsi on distingue deux sortes différentes d'ornementation, composées de cordons, de côtes ou de stries, l'une concentrique au crochet (structure concentrique), l'autre qui, à partir du crochet, se disperse en rayonnant (structure rayonnée). Se superposant à cette ornementation, il existe souvent des tubercules, des pointes ou des bourrelets rendant l'ensemble varié et élégant. Pendant la croissance, la coquille augmente de grosseur, des phases de développement rapide alternant avec des phases statiques, ce qui provoque sur la surface des raies concentriques, dites de croissance, qui se distinguent nettement de l'ornementation.

Sous le crochet, et sur le bord supérieur de la coquille, se trouve le ligament qui tient les deux valves unies; là encore se trouve la charnière, structure formée sur chaque valve par des parties en relief (dents) qui s'encastrent dans des cavités (petites fosses) sur la valve opposée et qui, sous l'impulsion des muscles adducteurs et avec l'aide du ligament, régissent le mouvement de fermeture et d'ouverture des valves, en empêchant leurs mouvements latéraux. À l'intérieur des valves, les parties molles laissent des marques sur la coquille, marques que les paléontologistes utilisent pour leur classification. Ce sont les empreintes des muscles adducteurs, de forme ovale et placées l'une antérieurement et l'autre postérieurement sur chaque valve. Parfois le muscle antérieur

*Trigonia clavellata, valamellibranche du Jurassique supérieur. Weymouth (Dorsetshire, Angleterre). Largeur de la valve: 7,3 cm.*



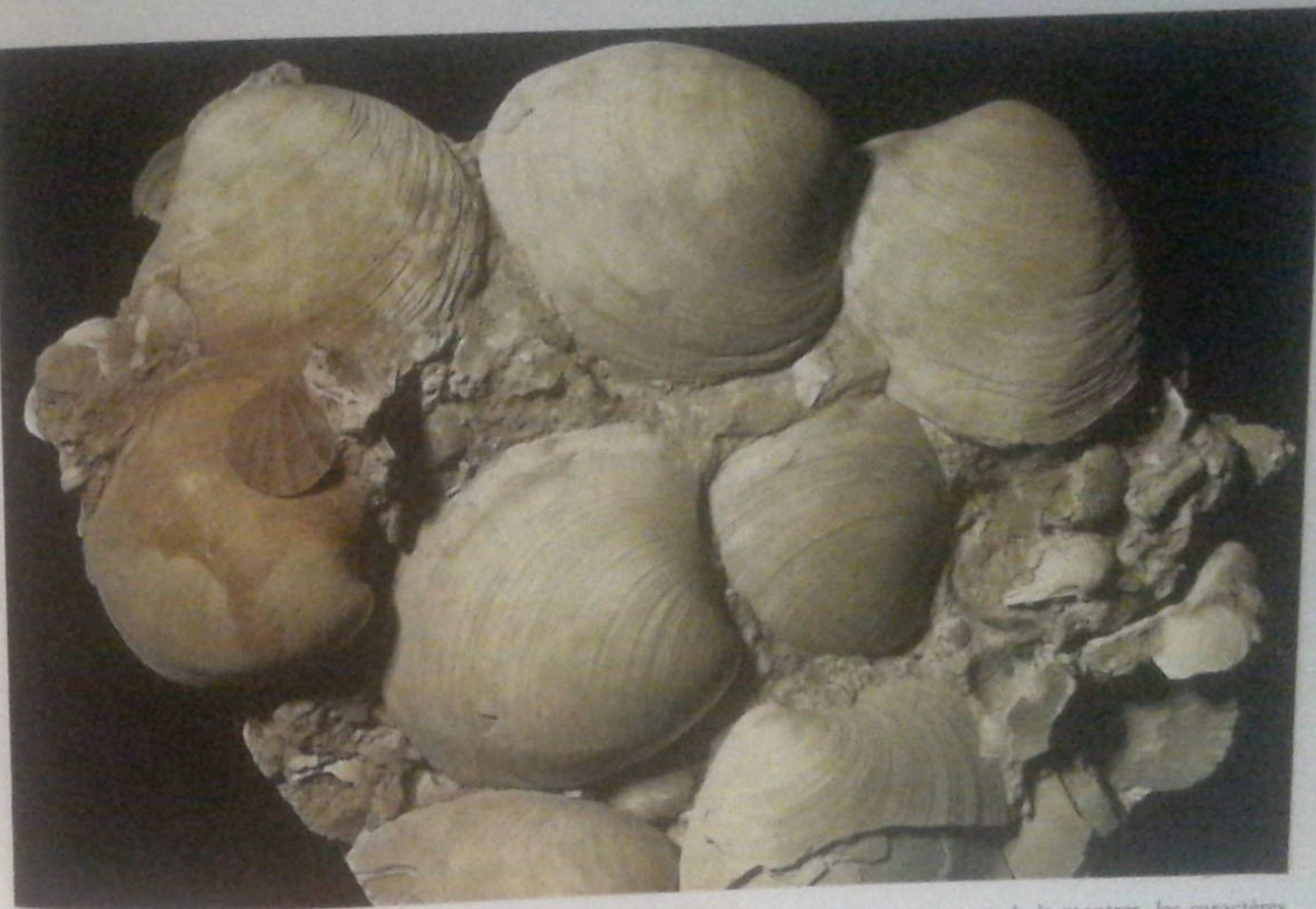
*Un exemplaire complet de Myophoria kelenstani, valamellibranche caractéristique du Trias supérieur alpin. Préalpes lombardes, (exonum x2).*



peut manquer et le lamelibranche est dit alors monomyaire. Les deux empreintes musculaires sont en outre réunies par une attache linéaire, ou empreinte palléale, qui suit le bord inférieur de la coquille et qui est due à l'insertion des muscles du

manteau. Elle est continue ou, si l'animal est pourvu d'un siphon, forme dans la partie postérieure de la valve un large sinus, appelé point palléal. Dans le premier cas, le mollusque est dit intégripallié, dans le second sinupallié.

*Inoceramus balticus*, lamelibranche utilisé comme fossile-directeur pour les terrains du Crétacé supérieur, Allemagne, ( $\times 1,5$ ).



Quelques exemplaires d'*Arctica islandica*, eulamelibranche caractéristique des climats froids du Quaternaire, Palerme (Italie). Très réduit.

Ce lamelibranche vieux d'au moins 70 millions d'années possède encore des restes de sa coquille originelle, Crétacé supérieur, Allemagne, (environ  $\times 2$ ).

◀ A gauche, moule interne de *Pholadomya murchisoni*, Jurassique moyen, France. A peu près grandeur naturelle.

A droite, *Isocardia cor*, un eulamelibranche commun du Pliocène, Cazzell' Arquato (Piemonte, Italie). Longueur: 7,7 cm.



Comme nous venons de le montrer, les caractères pris en considération pour la classification paléontologique des lamelibranches sont peu nombreux; les principaux, liés à des structures internes et ne subissant pas d'importantes variations à la suite des différentes adaptations, sont les empreintes musculaires, les palléales et la charnière.

Il existe de nombreux types différents de charnières que nous citerons brièvement:

— charnière taxodonte: ample surface cardinale portant un grand nombre de dents petites et régulières, séparées par autant de petites fosses également régulières; dents et petites fosses se correspondant d'une valve à l'autre;

— charnière hétérodonte: dents différenciées en cardinales, perpendiculaires au bord cardinal, et latérales, parallèles à ce bord;

— charnière dysodonte: dents réduites, dissociées ou absentes;

— charnière schizodonte: dents cardinales peu nombreuses, fortes et cannelées; une seule dent séparant deux petites fosses sur la valve gauche, deux dents séparées par une fossette sur la valve droite;

— charnière isodonte: petites fosses et dents symétriques par rapport à l'axe de la coquille;

— charnière desmondonte: semblable à la coquille hétérodonte mais avec des saillies et des creux dus à l'influence du ligament;



Deux exemplaires d'*Hippurites radians*, rudiste du Crétacé supérieur, Charente (France). Grandeur naturelle.

*Requienia ammonia*, un rudiste du Crétacé inférieur, France. Grandeur naturelle.



A gauche: *Bellerophon striatus*, gastéropode primitif (ordre des archéogastéropodes), avec coquille à enroulement planispiral. Dévonien moyen. Environs de Cologne (Allemagne). Hauteur de l'original: 7,5 cm.

A droite: *Euomphalus* sp., un autre archéogastéropode à enroulement planispiral. Dévonien, France. Diamètre de la coquille: 5,2 cm.



— charnière pachyodonte: caractéristique des rudistes, aujourd'hui complètement éteints; dents réduites en nombre mais devenues grosses, et déformées.

Les cinq derniers types ne sont autres que des modifications de la charnière hétérodonte.

Les premiers lamellibranches apparurent au Cambrien. A partir de ces rares premières formes, il y eut, dans les périodes géologiques suivantes, une floraison incessante de nouveaux groupes dont certains s'éteignirent après un temps plus ou moins long; d'autres au contraire se sont conservés presque inchangés jusqu'à nos jours. Comme pour tout groupe d'invertébrés, l'histoire de l'évolution de cette classe est très difficile à reconstituer, soit à cause des aspects multiformes qu'elle a revêtus, soit à cause de la rareté des données valables que nous possédons à leur sujet.

Pour quelle raison les lamellibranches ont-ils une si grande importance en paléontologie? Cette raison est simple: ces organismes permettent, lorsqu'on les trouve dans une roche, de reconstituer le milieu où s'est formée cette roche, et par suite d'établir des cartes paléogéographiques de la période dans laquelle les fossiles et la roche se sont déposés.

En outre de nombreux lamellibranches sont utilisés comme fossiles-directeurs pour des périodes géologiques déterminées.

Au point de vue de la classification systématique, on divise la classe des lamellibranches, selon les

données les plus récentes, en trois grands ordres, d'après la forme de la charnière, le type de la musculature et la structure des empreintes, ce dernier caractère n'étant utilisable en paléontologie qu'à travers des comparaisons entre les formes fossiles et les formes vivantes correspondantes.

Dans l'ordre des TAXODONTES (*Taxodonta*), dont on connaît de nombreux genres encore vivants, on groupe les lamellibranches les plus anciens et les plus primitifs, tous caractérisés par leur charnière taxodonte et par la présence de deux empreintes musculaires sur chaque valve. C'est à ce groupe que l'on rattache le genre *Ctenodonta* découvert dans les terrains cambriens (ordoviciens selon certains) du Portugal et qui paraît être le plus ancien lamellibranche connu. A cet ordre extrêmement intéressant, qui comprend quelques-uns des lamellibranches les plus répandus, on rattache en outre les premières formes adaptées à l'eau douce à l'époque du Carbonifère et du Permien.

A l'ordre des ANISOMYAIRES (*Anisomyaria*) appartiennent les lamellibranches chez lesquels le muscle antérieur est réduit ou absent alors que le muscle postérieur, très développé, est déplacé vers le centre de la valve. Ceux-ci sont privés de siphon. Leur appareil cardinal est dysodonte ou isodonte. Cet ordre, connu de l'Ordovicien à nos jours, comprend les pectinidés, les ostréidés, les spondylidés, dont les





espèces ont fourni au cours des ères géologiques de nombreux fossiles-directeurs.

L'ordre des EULAMELLIBRANCHES (*Eulamellibranchia*), enfin, comprend tous les autres lamellibranches connus et forme donc la subdivision de loin la plus vaste et la plus importante. Chez les eulamellibranches, les muscles antérieur et postérieur sont à peu près égaux, la charnière est schizodonte, hétérodonte ou desmodonte. C'est à cet ordre qu'appartient le groupe éteint des RUDISTES, lamellibranches à charnière pachyodonte qui vécurent du Jurassique supérieur à la fin du Crétacé et qui subirent des modifications telles qu'ils ne ressemblent que de loin aux autres représentants de la classe. Les rudistes se fixaient au substratum par l'une de leurs valves, laquelle croissait démesurément en prenant la forme d'une corne contournée ou d'un cône presque droit. La valve opposée, au contraire, se transformait en une sorte d'opercule qui, par l'intermédiaire de grosses dents déformées et de petites fosses, s'emboîtait sur la première. Parmi les types les plus riches en représentants et utilisés comme fossiles-directeurs pour dater les formations récifales de ces périodes anciennes, rappelons le genre *Requienia* du Crétacé inférieur avec ses valves recourbées et pointues, pourvues d'une carène.

Dans la famille des *Hippuritidae*, on groupe au contraire un certain nombre de genres un peu



Ci-dessus: *Natica tigrina*, gastéropode pliocène, avec traces de sa coloration originelle. Castell'Arquato (Paisance, Italie).

En haut: un archio-gastéropode à enroulement hélicoïdal. Silarion, Dudley (Angleterre). Très agrandi.

En bas à gauche: un calcave à gastéropodes du Trias. Esino (Côme Italie), ( $\times 1,5$ ).

En bas à droite: *Fissurella italica*, archio-gastéropode caractérisé par une ouverture au sommet de la coquille, résultat de la réduction de l'enroulement. Castell'Arquato (Paisance, Italie), ( $\times 2,3$ ).

différents, dont le fameux *Hippurites*. Tous avaient la valve droite en forme de cône, valve qui se fixait au substratum par son sommet alors que la valve gauche était operculaire. Sur la plus grande valve se trouvaient trois sillons longitudinaux correspondant à des replis internes de la coquille, et appelés, le premier, sillon ligamentaire, les deux autres, piliers. A la fin du Crétacé, les rudistes s'éteignirent après avoir montré, comparés aux coraux et aux brachiopodes récifaux, que des animaux de *phylum* différent peuvent revêtir dans un même milieu un aspect extérieur analogue.

#### Classe des gastéropodes

Les GASTÉROPODES constituent un vaste groupe de mollusques qui, contrairement aux lamellibranches, présente quelques espèces adaptées à un milieu non aquatique. Cette classe groupe des mollusques caractérisés par une coquille univalve spiralée, ou purement et simplement privés de coquille, mais présentant de toute façon le phénomène de torsion de la masse viscérale, c'est-à-dire un enroulement hélicoïdal dans le sens contraire à celui des aiguilles d'une montre, et par suite une perte de symétrie par atrophie d'une partie. Ce sont des animaux beaucoup plus mobiles que les lamellibranches, qui se déplacent au moyen d'un pied musculaire en forme de disque, situé hors du manteau et en position centrale; il n'existe pas de formes fixées sur le fond.

La coquille d'un gastéropode qui, comme pour les

autres groupes, est la seule partie se conservant à l'état fossile, peut être considérée comme le résultat de l'enroulement hélicoïdal d'un cône allongé. Cet enroulement, pour un observateur regardant l'ouverture après avoir orienté la coquille avec sa pointe vers le haut, se fait généralement à droite; un enroulement à gauche peut être dû à des malformations ou être une caractéristique de l'espèce. Les tours successifs de la coquille sont détachés les uns des autres ou se recouvrent plus ou moins; dans quelques cas le dernier tour, celui qui porte l'ouverture, peut embrasser tous les autres comme cela se produit chez les cyprées.

Si l'on considère une coquille typique dont les tours ne sont pas trop embrassants, on appelle sommet ou extrémité postérieure sa pointe, et spire l'ensemble des tours, excepté le dernier. On appelle angle spiral l'angle mesuré au sommet. La ligne qui sépare les différents tours de la spire est dite ligne de suture et présente un aspect très variable. Dans les formes à tours serrés, il se forme à l'intérieur de la coquille une espèce d'axe (la columelle); si au contraire les tours sont lâches, la columelle est remplacée par un vide qui, au niveau de la base, correspond à l'ombilic; celui-ci pouvant être obturé par un cal, et étant un excellent élément de classification.

L'ouverture de la coquille, qui est aussi un élément de classification, se présente d'une façon très variée selon les espèces. Régulièrement circulaire dans les



Calcaire à gastéropodes (surtout Cerithium). Tertiaire. Localité inconnue, (x 2).

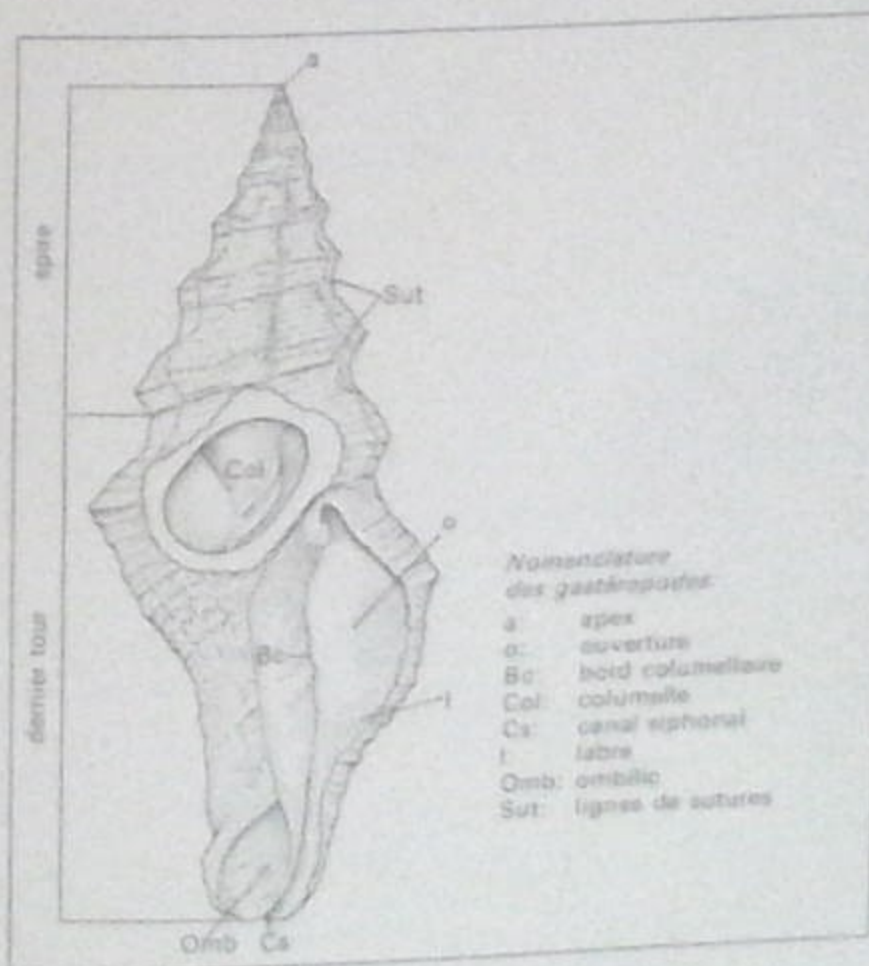


*Chrysodomus contrarius*, gastéropode indicateur d'un climat chaud, à enroulement senestre. Pliocène. Suffolk (Angleterre). Hauteur de la coquille: 10,5 cm.

Quelques exemplaires de *Turritella turris*. Miocène moyen. Allemagne, (x 2).



types primitifs, elle devient ovale, allongée, plus ou moins régulière dans les types évolués. Son bord (péristome) comporte un bord interne (columellaire) et un bord externe (labre). Le péristome peut être continu, et l'animal est alors dit holostome, ou entaillé, l'animal étant alors dit siphonostome; dans ce cas, il peut exister deux fissures, l'une antérieure ou



brachiale et l'autre postérieure ou anale, qui servent au passage des deux siphons présents chez l'animal. Dans les formes privées de siphon, le labre peut porter parfois une entaille dans sa partie médiane, entaille qui sert à faire passer l'eau dans la cavité branchiale. Cette fissure profonde se calfaté au fur et à mesure de la croissance de la coquille, laissant à sa surface un sillon caractéristique (fente pleurotomarienne). Ce sillon est présent surtout dans les formes les moins évoluées, car les formes à siphon n'apparaissent pour la première fois qu'à une période ultérieure de l'histoire des gastéropodes et représentent donc un stade plus avancé de l'évolution.

Lorsque l'animal se retire dans sa coquille, l'ouverture peut en être obturée par une pièce mobile calcaire ou cornée, rarement conservée, portée par la partie dorsale postérieure du pied; cette pièce est appelée opercule.

L'ornementation de la coquille, qui a une très grande importance pour la classification des formes fossiles, est extrêmement variée; la coquille en effet peut être lisse, être sillonnée de légères raies d'accroissement ou de côtes plus ou moins marquées, ou encore présenter de gros plis et des varices le long de toute la hauteur du tour, des épines et des tubercules. Il existe deux types principaux d'ornementation: une ornementation axiale lorsque les éléments précités sont parallèles à l'axe de la coquille, et une ornementation spirale lorsque ces mêmes éléments sont parallèles à l'enroulement de la spire. En observant les formes fossiles, on note qu'en ce qui concerne l'ornementation il y a eu également un changement chez les gastéropodes au cours des temps géologiques, en passant de formes lisses à des formes toujours plus ornées. Un mystérieux groupe de fossiles, les nérinées, adaptées à la vie sur les rochers, porte une ornementation particulière à l'intérieur de la coquille et non à la surface extérieure.

La classification adoptée aujourd'hui pour les gastéropodes se fonde particulièrement sur des caractères anatomiques du corps mou de l'animal; c'est là une classification strictement zoologique, suivie également par les paléontologistes à cause des affinités remarquables rencontrées entre les gastéropodes fossiles et leurs représentants actuels. La classe des gastéropodes est donc divisée en trois sous-classes: les prosobranches (*Prosobranchia*), les opisthobranches (*Opisthobranchia*) et les pulmonés (*Pulmonata*), d'après la position des branchies et la présence d'une sorte de pseudopoumon dans la troisième sous-classe qui groupe les gastéropodes d'eau douce et terrestres.

Les premiers vrais gastéropodes apparurent au Cambrien inférieur il y a environ 500 millions d'années. C'étaient des mollusques à symétrie bilatérale et à coquille planispiralée et chez lesquels la torsion des parties molles est à peine commencée. Ceux-ci font partie de l'ordre des archégastéropodes (*Archegastropoda*), ordre qui prédomina pendant tout



◀ *Semicassis laevigata*.  
Pliocène, Val Andona  
(Asti, Italie). Hauteur  
de la coquille: 3,6 cm.

le Paléozoïque. Les premiers ophistobranches se rencontrent au contraire au Dévonien et leur importance et leur nombre ont augmenté jusqu'à nos jours. Les pulmonés enfin apparaissent les derniers au Carbonifère. Au début du Cénozoïque, il y a environ 60 millions d'années, la faune des gastéropodes prend déjà l'aspect de la faune actuelle et depuis lors il n'y a pas eu de grands changements. Il est surtout intéressant de noter que pendant le Paléozoïque et le Mésozoïque les lamellibranches furent beaucoup plus abondants que les gastéropodes, tandis que du Tertiaire à nos jours les proportions se sont complètement inversées.

Si ces mollusques ne sont pas aussi importants pour la datation des formations géologiques que les groupes qui suivront, ils ont néanmoins une très grande utilité, plus encore que les lamellibranches, pour la reconstitution de milieux du passé. Connaissant en effet le mode de vie actuel de ces animaux, et admettant un comportement analogue au cours des temps géologiques, on peut déduire les conditions du fond de la mer et la profondeur de celle-ci aux époques passées. Ainsi, par exemple, le genre *Nassa* caractérise un fond marin fangeux, les genres *Natica* et *Turritella* un fond sableux, et *Patella* des fonds rocheux; alors que les genres *Patella*, *Fissurella*, *Haliotis* indiquent un milieu littoral, *Helix*, lui, indique un milieu aérien. De très utiles renseignements sur les conditions anciennes nous sont également fournis si l'on considère ces organismes comme des indicateurs climatiques. Dans la nature actuelle, en effet, on peut observer l'existence de mollusques caractéristiques de mers chaudes et de mers froides avec des particularités bien distinctes. Ainsi, la présence de ces mollusques nous dira si, à l'époque correspondante, le climat était chaud ou froid.

#### SOUS-CLASSE DES PROSOBRANCHES

Revenant à la systématique des gastéropodes, c'est à la première sous-classe des PROSOBRANCHES que sont attribués la plupart des genres fossiles répartis entre trois ordres distincts, les *Archaeogastropoda*, les *Mesogastropoda* et les *Neogastropoda*, tous caractérisés par des branchies placées devant le cœur.

Le premier de ces ordres comprend les gastéropodes les plus primitifs, privés de siphon, et dont la coquille présente une fissure pleurotomarienne. La forme de cette coquille est très variée; en effet certains organismes se présentent avec un enroulement planispiral, comme le genre *Bellerophon*, qui vécut de l'Ordovicien au Permien, et qui est très abondant dans certaines formations paléozoïques alpines. D'autres ont une coquille régulièrement hélicoïdale, d'autres de forme patelloïde, comme le genre *Fissurella*, dans laquelle la fissure pleurotomarienne est réduite à un trou situé au sommet, d'autres encore présentent enfin la forme d'une oreille; parmi ceux-ci le genre *Haliotis*, apparu au Crétacé et encore vivant, dans

*Fusinus clavatus*.  
Pliocène, Val Andona  
(Asti, Italie). (x 2).





culière, qui est mise en évidence dans les exemplaires sectionnés.

Enfin l'ordre des *Neogastropoda* comprend des gastéropodes apparus à l'Ordovicien inférieur et pourvus d'un canal siphonal. Parmi eux, de nombreux types encore vivants, comme les murex, les buccins, les volutes et les cônes, qui étaient déjà très répandus à l'ère tertiaire, et qui aujourd'hui se rencontrent à l'état fossile dans de nombreux sédiments marins mais privés de leurs colorations exceptionnelles.

#### SOUS-CLASSE DES OPISTHOBANCHES

La seconde sous-classe, celle des OPISTHOBANCHES, comprend quelques gastéropodes marins à la coquille généralement petite et d'architecture simple, et possédant la caractéristique commune d'avoir des branches en position postérieure par rapport au cœur. Ils sont connus à l'état fossile à partir du Car-



lequel une série d'ouvertures alignées montre le parcours de la suture non complètement obturée.

L'ordre des *Mesogastropoda*, apparu un peu plus tard à l'Ordovicien supérieur, comprend quelques genres très connus des collectionneurs parce que leurs représentants actuels se rencontrent avec de très belles colorations, qui, malheureusement, ne se conservent pas à l'état fossile. Ce sont des gastéropodes marins, d'eau douce et terrestres, à coquille le plus souvent hélicoïdale, plus rarement en forme de capuchon ou de disque, aussi privés de siphon et qui sont groupés d'après des particularités complexes de l'anatomie interne de leur corps. Parmi ceux-ci figurent les nérinées, exclusivement fossiles, qui ont vécu au Jurassique et au Crétacé dans un milieu récifal et dont la coquille présente une ornementation interne parti-

Ci-dessus: *Xenophora crispa*. Pliocène. Apennin de Modène, Italie. Hauteur de l'original: 3,6 cm.

A droite: *Vermetus* sp., un gastéropode à coquille irrégulière, incrustant la valve d'une hultre Pliocène. Val Adona (Asti, Italie). Grandeur naturelle.



Section de *Nerinea* sp., dans laquelle on peut observer les plis caractéristiques de l'ornementation intérieure. Crétacé supérieur. Autriche. Hauteur de l'original: 10 cm.



A droite: Quelques sections d'*Acteonella* sp. Crétacé supérieur. Brandenberg (Autriche).

Ci-dessous: Coquilles coniques de *Tentaculites* sp., genre rattaché aux gastéropodes opisthobanches. Dévonien inférieur. Schiefjorgebirge (Allemagne). Très agrandi.





◀ Coupe d'un *Cenoceras striatus* montrant le phragmocône de la coquille, et au centre la petite chambre embryonnaire. Jurassique inférieur, Lyme Regis (Angleterre). Longueur: 8 cm.

En bas à gauche: *Eutrephoceras dekayi*, un nautiloïde du Crétacé supérieur. Black Hills (Dakota, États-Unis). Hauteur: 9 cm.

En bas, à droite: *Cyrtoceras lineatum*, nautiloïde à coquille cyrtocône du Dévonien moyen. Gerolstein (Eifel, Allemagne). Hauteur: 5 cm. On observe la division très nette en chambres, due aux cloisons et à la surface de la cloison supérieure, le trou de passage du siphon.

bonifère; seuls les PTÉROPODES, mollusques pélagiques pourvus d'une coquille conique et chez lesquels le pied forme deux lobes ou ailes extrêmement utiles pour la nage, semblent être apparus en des temps beaucoup plus anciens, au Cambrien inférieur.

Comme autrefois, il se forme aujourd'hui encore sur des fonds marins ouverts et à des profondeurs comprises entre 1000 et 2500 m, des sédiments

Section polie d'un calcaire à *Orthoceras*. Cette coquille droite et subdivisée en chambres est typique des nautiloïdes primitifs. Silurien de Fluminimaggiore (Sardaigne), (x9).



composés par l'accumulation des coquilles de ces organismes, dont la découverte à l'état fossile dans une roche indique que cette roche a pris naissance en mer profonde.

Il semble que certains organismes étranges, aujourd'hui complètement éteints et dont on ne connaît que la coquille conique, à section elliptique ou triangulaire, étaient très semblables aux ptéropodes; on les groupe dans les genres *Tentaculites* de l'Ordovicien et du Dévonien, et *Hyolithes* du Cambrien et du Permien.

Le genre le plus connu, appartenant à cette sous-classe, est toutefois l'actéonelle à coquille en forme de globe, caractéristique des milieux récifaux de la période du Crétacé, dont elle est le fossile-directeur. On rapporte également aux opisthobranches les NUDBRANCHES, à petites coquilles internes ou absolument privées de celles-ci et, partant, presque inconnus à l'état fossile. Une seule famille est connue depuis l'Eocène.

#### SOUS-CLASSE DES PULMONÉS

Les gastéropodes groupés dans la sous-classe des PULMONÉS sont caractérisés par l'absence de branchies et la présence d'un pseudopoumon, ou sac respiratoire, formé par la soudure du manteau au sac viscéral. C'est le second groupe des gastéropodes par son importance: il comprend plus de 7000 espèces, dont 6300 vivantes et 700 fossiles. Aux pulmonés

appartiennent des gastéropodes terrestres privés ou pourvus de coquille externe, comme les limaces et les escargots et de nombreux gastéropodes d'eau douce.

Les premiers pulmonés apparurent au Paléozoïque, mais ce n'est qu'au Crétacé supérieur qu'ils atteignirent le degré de diffusion et d'importance qui est encore le leur aujourd'hui. Ils sont classés en deux ordres: les BASOMMATOPHORES, dont les représentants ont les yeux placés à la base des tentacules de la tête, et les STYLOMMATOPHORES, qui ont les yeux placés au contraire au sommet de ces tentacules. Parmi les premiers, qui habitent tous des eaux douces continentales, rappelons le genre *Planorbis*, apparu au Jurassique et très répandu dans les sédiments tertiaires et dans les eaux douces actuelles. Parmi les stylommatophores, rappelons le genre *Helix*, qui comprend le très commun escargot et qui, apparu au Crétacé, est fréquent dans les sédiments subaériens comme, par exemple, dans les dunes fossiles du Tertiaire et du Quaternaire.

#### Classe des céphalopodes

Les CÉPHALOPODES constituent un groupe ancien de mollusques hautement spécialisés qui ont désormais dépassé depuis longtemps la période de leur plus grande expansion. Les 400 espèces aujourd'hui vivantes ne sont en effet qu'une petite fraction de celles qui vécurent dès le Cambrien supérieur pendant plus de

500 millions d'années. Le petit nombre d'espèces actuelles pourvues d'une coquille externe, et que l'on peut réduire au genre *Nautilus*, sont par exemple ce qui reste d'un groupe extrêmement vaste qui peupla les mers pendant des millions d'années. Les céphalopodes furent toujours des animaux marins. Ce sont les mollusques les plus évolués du point de vue morphologique et anatomique. Ils se rencontrent aujourd'hui dans toutes les mers, tandis que leurs restes fossiles, largement répandus dans les roches sédimentaires de tout âge, sont utilisés comme fossiles-directeurs pour la corrélation à distance des formations géologiques.

Le nom de «céphalopode» a pour origine le fait que leur pied, que nous avons déjà vu prendre des formes et des fonctions variées dans les différentes classes de mollusques, est, chez ces animaux, en partie transformé en une série de tentacules qui entourent la bouche, tentacules qui sont utilisées pour la locomotion et pour la capture des proies. Une autre partie du pied forme le siphon, organe que l'animal emploie pour se déplacer «par réaction» en lançant de puissants jets d'eau. Contrairement aux groupes précédents, chez les céphalopodes la tête est bien distincte et porte deux grands yeux latéraux, alors que dans la bouche se trouvent des mâchoires cornées qui peuvent parfois se fossiliser. La caractéristique majeure de cette classe est la présence chez tous ses

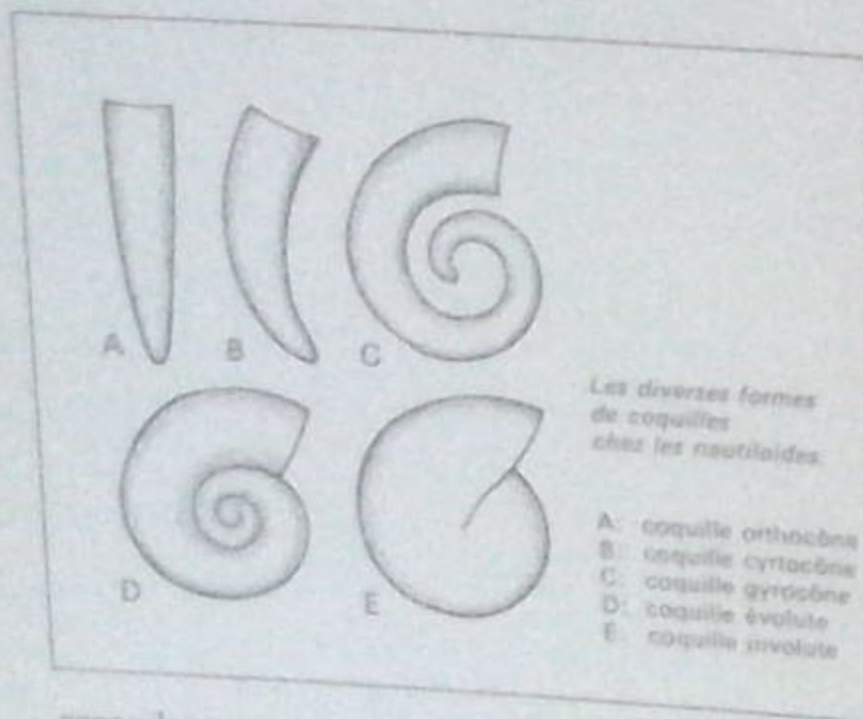


représentants d'une coquille extérieure ou intérieure au corps, coquille qui se fossilise très facilement. Cette coquille, comme nous le verrons, se différencie des coquilles observées jusqu'à maintenant par la présence de nombreuses cloisons qui la divisent intérieurement en chambres. C'est en tenant compte de cette caractéristique que l'on a attribué aux céphalopodes quelques formes fossiles aujourd'hui éteintes, dont les ammonites, formes qu'il aurait été impossible de déterminer autrement vu l'absence de parties molles.

La classe des céphalopodes est divisée par les paléontologistes en trois sous-classes: celle des nautiloïdes (*Nautiloidea*), dont les représentants furent très importants pendant le Paléozoïque et dont le genre *Nautilus* est le seul encore vivant, celle des ammonoïdes (*Ammonoidea*) qui ne compte que des représentants fossiles ayant vécu du Dévonien au Crétacé supérieur, et celle des dibranchiaux (*Dibranchiata*) auxquels se rattache, avec des formes exclusivement fossiles, la plus grande partie des céphalopodes actuels, comme les seiches, les calmars et les poulpes.

#### SOUS-CLASSE DES NAUTILOÏDES

Les NAUTILOÏDES sont les céphalopodes les plus anciens; ils apparurent brusquement au Cambrien supérieur sans que l'on connaisse leurs relations avec les autres groupes d'invertébrés. Si leurs origines restent pour cette raison obscures, ils constituent



cependant un groupe d'une extrême importance en paléontologie, car ils ont donné naissance selon toute probabilité, au cours des périodes suivantes, aux sous-classes des ammonoïdes et des dibranchiaux. En outre, contrairement à d'autres groupes complètement éteints, ils sont parvenus jusqu'à nos jours, bien qu'avec un très petit nombre de représentants, après une durée d'existence de 500 millions d'années. En effet, dans les mers actuelles vivent encore quelques espèces du genre *Nautilus*, espèces surtout répandues dans la partie occidentale de l'océan Pacifique. Toutefois, en observant les plus anciens nautiloïdes, on peut se rendre compte qu'ils ont varié dans le temps et que les espèces actuelles ne sont pas



Une ammonite parfaite du Jurassique anglais avec les lignes de suture bien visibles le long de tout le développement de la spire. Diamètre: 13 cm.

*Aturia aturi*, un nautiloïde du Miocène avec sa ligne de suture caractéristique en zigzag. Ovula (Alexandria, Italie). Diamètre de la coquille: 4 cm.

identiques à leurs représentants les plus anciens. Au cours de leur évolution, il y eut des changements considérables affectant la forme de la coquille, une partie de l'anatomie interne et leur mode de vie.

Les premiers nautiloïdes cambriens étaient donc des types encore très primitifs à coquille droite ou légèrement arquée. Pendant les périodes suivantes de l'ère paléozoïque, il se produisit une évolution explosive, avec une multiplication exceptionnelle de formes

*Cenoceras striatus*, un nautiloïde du Jurassique inférieur, déjà très semblable aux représentants modernes du groupe. Alpe Turati (Côme, Italie). Diamètre de la coquille: 10,5 cm.





et une tendance à l'enroulement planispiral de la coquille. Cet enroulement se réalise déjà complètement au début du Silurien, période où les nautiloïdes parvinrent à leur apogée, après être passés par des stades intermédiaires à coquille cyrtocône, c'est-à-dire légèrement arquée, à coquille gyrocône, c'est-à-dire enroulée sans suture entre les spires successives, à coquille évoluée, avec spires se touchant à peine, et à coquille contournée dans laquelle le dernier tour

embrasse plus ou moins complètement les précédents. On peut constater le résultat final de cette évolution avec le *Nautilus* vivant chez qui précisément le dernier tour embrasse tous les précédents. A la fin du Paléozoïque commence la régression des nautiloïdes en concomitance peut-être avec la concurrence impitoyable des ammonites, issues elles-mêmes des nautiloïdes et qui à ce moment commencèrent à prendre un puissant développement. Ainsi au Jurassique, soit à la

Ci-dessus: Section d'ammonite dans le «marbre» rouge de Vérone. On remarque la subdivision en chambres du phragmocône. Jurassique supérieur. Diamètre de l'original: 11,4 cm.



Ci-dessus à gauche: ammonite carbonifère *Agathiceras frechi*, Hess Canyon (Texas, Etats-Unis). Diamètre: 1,5 cm.

Ci-dessus à droite: *Discoceratites* sp., ammonite triasique à lignes de suture formées de selles lisses et de lobes en dents de scie. Allemagne. Longueur: 10 cm.

À gauche: chambre du phragmocône d'une ammonite (genre *Stephanoceras*), isolée par deux cloisons. La cloison antérieure est ondulée au centre et découpée sur les bords où elle rencontre la partie externe de la coquille, en y laissant la trace de la ligne de suture. Jura de Souabe (Allemagne). Hauteur: 11 cm. À dr. opercule d'ammonite, *Lamellaptychus meneghini*, un opercule du Jurassique inférieur. Alpe Turati (Côme, Italie). (x 2).

période de la plus grande expansion des ammonites, les nautilés se réduisent au seul genre *Nautilus*, qui vit encore aujourd'hui inchangé depuis 150 millions d'années.

Ce qui intéresse le plus le paléontologiste, c'est donc la présence d'une coquille calcaire extérieure dont nous avons déjà dit qu'elle était de forme variable et qui, d'une façon générale peut être divisée en deux parties principales: le phragmocône et la chambre d'habitation. Le phragmocône, qui est la partie la plus développée de la coquille, est divisé à l'intérieur en chambres par des sections perpendiculaires à l'axe longitudinal de la coquille, sections qui sont concaves vers l'ouverture. Ces cloisons laissent sur la surface de l'enveloppe, au-dessous des premières couches dont elle est formée, des lignes caractéristiques d'insertion, ou lignes de suture, simples et sinueuses. Chaque cloison est traversée par une ouverture à travers laquelle passe le siphon, organe mou qui part du corps de l'animal et relie les différentes chambres jusqu'à la loge initiale et embryonnaire placée au centre de la spirale. Les chambres sont appelées «chambres à air» et contiennent un mélange gazeux semblable à l'air atmosphérique mais plus riche en azote qui, raréfié ou rendu plus dense par l'animal, allégera ou alourdira la coquille pour en permettre les mouvements verticaux au sein de la masse liquide.

La chambre d'habitation est la partie habitée de la coquille. Elle est limitée postérieurement par la dernière cloison et ouverte vers l'extérieur d'une façon très différente selon les groupes. Des formations latérales du péristome, qui est le bord de l'ouverture, peuvent en effet resserrer cette dernière en donnant parfois de curieuses ouvertures, comme celles en forme de T de quelques genres du Silurien et du Carbonifère. Sur la surface extérieure de la coquille se trouve parfois une ornementation d'intensité variée, formée par de simples raies de croissance, par des côtes et des sillons parallèles ou longitudinaux à l'axe de la coquille, souvent avec une allure en zigzag. Dans certains échantillons rares, et dans des conditions de conservation particulière, on a en outre pu observer la coloration extérieure constituée le plus souvent par des bandes et des lignes longitudinales ou transversales grises plus ou moins claires et foncées. Les nautiloïdes se répandirent donc en peuplant les mers pendant 500 millions d'années et eurent pendant l'ère paléozoïque un énorme développement, avec production d'innombrables espèces différentes ayant une vaste expansion géographique et une vie très brève. Ces espèces ont ainsi pu être utilisées comme fossiles-directeurs pour les formations paléozoïques et elles prirent pour ces dernières l'importance qui sera précisément celle des ammonites à l'ère suivante.

La sous-classe des *Nautiloïdes* est divisée par les



◀ Un groupe d'ammonites du Jurassique inférieur des cornes de Canzo (Côme, Italie). Grandeur naturelle.

Ci-dessous, à gauche: *Lytoceras cornucopiae* avec sa coquille originale minéralisée. Jurassique inférieur du Monte Domato (Brescia, Italie). Diamètre: 7,5 cm. Ci-dessous, à droite: *Calliphylloceras nissoni*. Jurassique inférieur. Entratico (Bergame, Italie) (x 1,5). Sur cet exemplaire, on a dessiné en noir la ligne de suture qui est très compliquée.

paléontologistes en 14 ordres distincts dont les représentants vécurent surtout au Paléozoïque. Parmi les groupes les plus anciens et les plus faciles à trouver, citons les ORTHOCÉRATIDÉS avec leur coquille droite et leur chambre d'habitation pouvant atteindre deux mètres de longueur dans les formes géantes, la coquille étant ornée de côtes longitudinales et transversales. Les représentants de ce genre vécurent de l'Ordovicien au Trias et se rencontrent fréquemment dans les roches paléozoïques de Sardaigne et des Alpes carniques. La famille des *Nautiloïdés* apparut au Trias supérieur; elle regroupe les représentants les plus «modernes», parmi lesquels le genre *Nautilus* dont les premiers restes fossiles se rencontrent dans les dépôts jurassiques.

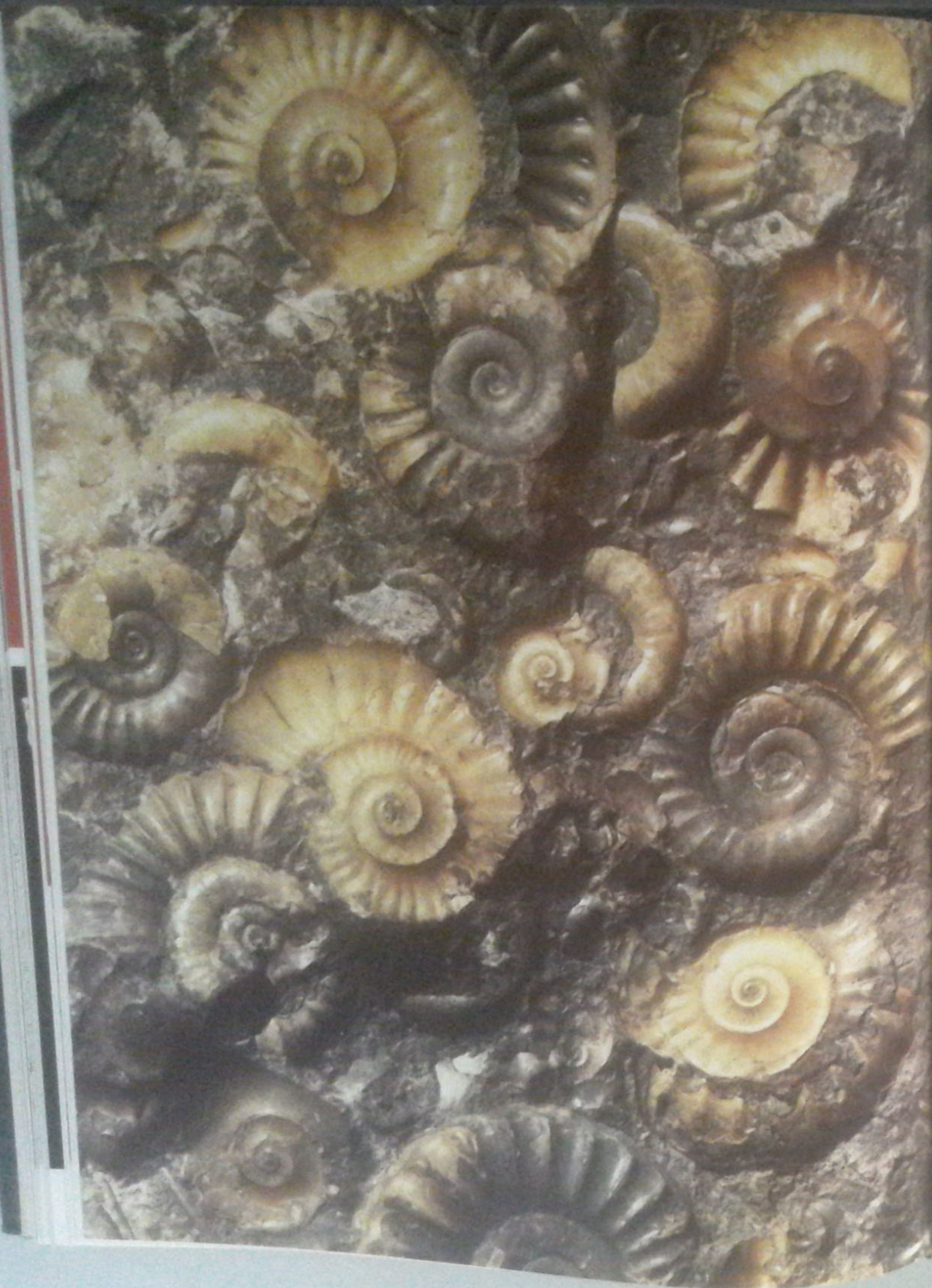
On a de très bonnes indications sur le mode de vie des nautiloïdes fossiles grâce à l'étude de l'unique genre actuellement vivant. Le *Nautilus* vit en effet dans des mers chaudes et il semble que son habitat soit très lié à la température et à la salinité de l'eau. Il stationne d'habitude vers 500 m de profondeur mais émigre à la surface chaque nuit en suivant probablement les déplacements du plancton dont il se nourrit. C'est un très bon nageur et sa coquille vide flotte et est transportée par les courants dans des zones parfois très éloignées, ce qui explique la grande diffusion des nautiloïdes dans les roches de tous les milieux, et leur validité comme fossiles-directeurs.

SOUS-CLASSE DES AMMONOÏDÉS

LES AMMONITES sont des céphalopodes qui, par l'abondance de leurs représentants et la variété de leurs formes, posent une des plus grandes énigmes de la paléontologie; celles-ci avaient une coquille externe semblable à celles des nautiloïdes. Elles forment un groupe immense qui, après avoir peuplé les mers au Mésozoïque, s'éteignit complètement à la fin du Crétacé sans que, jusqu'à ce jour, il ait été possible de comprendre les causes de cette disparition inattendue. Leur coquille qui, du fait de sa solide structure calcaire, se fossilise parfaitement, est la seule partie de ces organismes que nous connaissons. Les organes mous du corps, autrefois considérés comme semblables à ceux du *Nautilus* actuel, nous sont complètement inconnus, très probablement parce qu'ils se détachaient de l'enveloppe au moment de la mort. La coquille d'une ammonite est constituée par une valve unique, généralement planispirale, que l'on peut considérer comme le résultat de l'enroulement d'un cône étroit et allongé autour d'un axe. Elle est divisée en trois parties: la protoconque ou chambre initiale, qui s'est formée au début de la vie de l'animal et représente le stade embryonnaire de la vie de l'ammonite; le phragmocône, longue partie divisée en de nombreuses chambres par des cloisons convexes vers l'ouverture et remplies probablement comme chez le *Nautilus* d'un mélange gazeux; et enfin la







◀ Quelques exemplaires d'*Amioceras* sp. dans une roche du Jurassique inférieur. Lyme Regis (Angleterre), (x 3).

À droite: *Psiloceras pylonotum*. Jurassique inférieur. Allemagne. Diamètre: 6,2 cm.

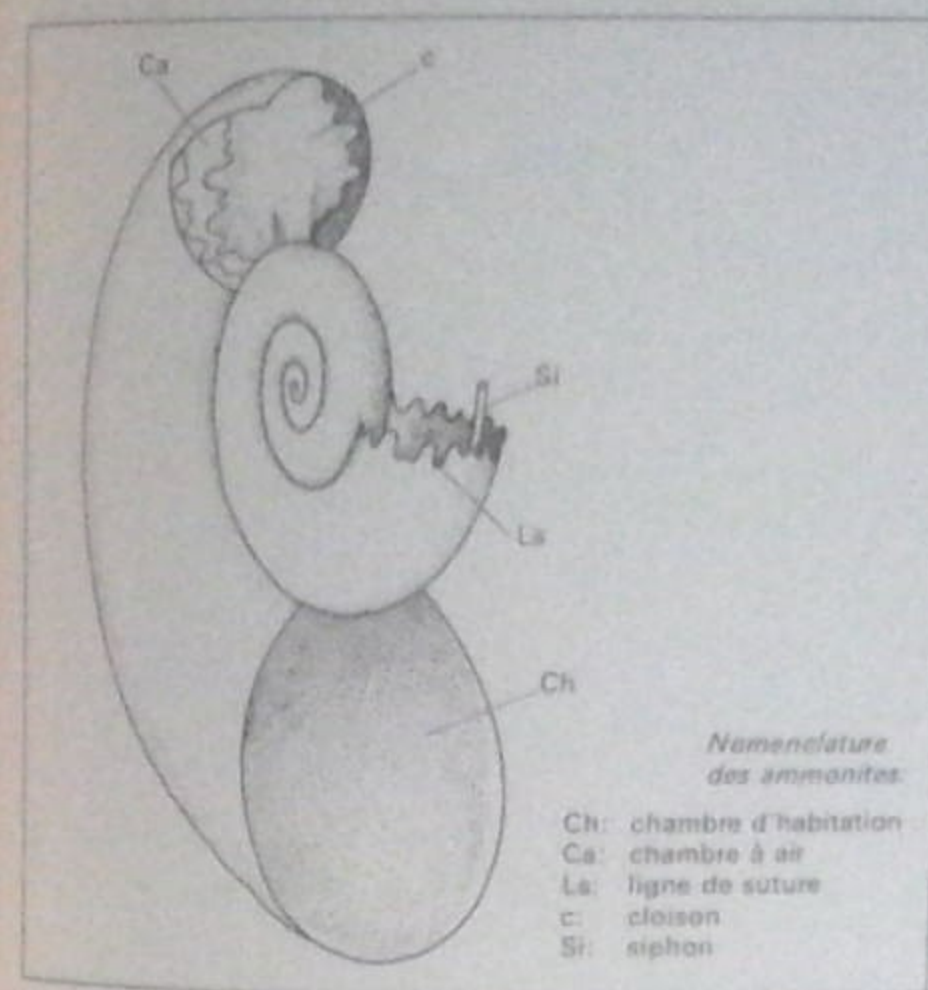
Ci-dessous, à droite: *Microderoceras* sp. Jurassique inférieur. Nürtingen (Allemagne). Diamètre: 6 cm.

Ci-dessous à gauche: *Pteroceras salebrosum*. Jurassique inférieur. Eisingen (Allemagne). Diamètre: 5,4 cm.

chambre d'habitation, ouverte vers l'extérieur, où était logé l'animal qui avait la possibilité de se retirer complètement en elle, en fermant l'ouverture avec un opercule calcaire (*Aptychus*) porté par la partie ventrale du manteau. L'animal était lié à la coquille par un organe membraneux imprégné de phosphate de calcium (le siphon) qui, partant de la partie postérieure du corps, traversait les différentes chambres, en passant par des ouvertures percées dans les cloisons, et pénétrait dans la protoconque par un renflement (*caecum*) relié au fond de celle-ci par un cordon calcaire, le prosiphon.

Le phragmocône, qui est la partie se conservant le plus facilement à l'état fossile, constituait la portion la plus développée de la coquille et était divisé en chambres par des cloisons de formes très complexes, qui laissaient à la surface de l'enveloppe, au-dessous de la première couche, une ligne caractéristique d'insertion, dite ligne de suture ou ligne lobale, à l'allure très variée. La partie terminale de la coquille était enfin constituée par une grande chambre qui occupait un tour à un tour et demi de spire et dont le bord extérieur (péristome) avait une forme variée. En effet celui-ci pouvait se terminer soit par un bec, soit par deux oreillettes, soit encore et au contraire être complètement lisse. Les coquilles des ammonites se présentent la plupart du temps recouvertes d'une ornementation très accentuée, formée de côtes radiales, droites, courbes, sinueuses, de tubercules de formes et de dimensions diverses, et d'épines qui





Page ci-contre:  
Dactyloceras  
commune, Jurassique  
inférieur, Whitby  
(Angleterre). Diamètre:  
5,9 cm.

pouvaient atteindre des dimensions considérables. C'est sur cette ornementation en particulier que sont établies les subdivisions au niveau des genres et des espèces. Pour la division en groupes plus vastes, comme les sous-ordres et les familles, c'est la ligne de suture qui revêt une grande importance. Cette ligne est donc ce qui reste de l'insertion des différentes cloisons du phragmocône sur l'enveloppe extérieure de l'ammonite; et, les cloisons n'ayant pas une allure linéaire, la ligne de suture est souvent découpée par des anses appelées lobes et des protubérances tournées vers la partie antérieure appelées selles, les uns et les autres étant à leur tour découpés. La ligne de suture a subi au cours du développement phylogénétique une complication progressive, passant de formes simples ou presque linéaires à des formes extrêmement complexes. Cette complication progressive s'observe également dans le développement de chaque individu, de sorte que dans les premiers stades de sa vie la ligne est très simple et tend ensuite à se compliquer sans cesse pendant la croissance. On croit, bien que cela ne soit pas encore prouvé, que cette allure compliquée des cloisons avait pour fonction de rendre plus robuste l'enveloppe très mince et de la rendre ainsi plus résistante aux heurts et aux pressions des grandes profondeurs.

Un autre caractère utilisé pour la classification de ces fossiles est la forme générale de la coquille qui, comme dans le cas des nautiloïdes, pouvait se présenter sous des allures très variées. Il semble que les premières ammonites, apparues au Paléozoïque moyen, étaient complètement droites et qu'elles commencèrent à s'enrouler plus tard au Dévonien inférieur et jusqu'au début du Crétacé; on se trouve ainsi en présence de coquilles planispiralées à tours plus ou moins enroulés.

Avec la période du Crétacé commence le déclin de cette sous-classe; les ammonites prennent alors des formes aberrantes enroulées de manière irrégulière:

Nodicoeloceras  
verticosum, Jurassique  
inférieur, La Verpillière  
(France). Diamètre:  
5 cm.



droites, crochues, en partie enroulées et en partie droites, turriculées ou arrondies sans direction précise. C'est ainsi que se préparait la disparition de tout ce groupe qui, après une vie de 250 millions d'années du Dévonien inférieur à la fin du Crétacé, devait s'éteindre complètement il y a 60 millions d'années.

On ne sait encore que bien peu de choses sur la vie des ammonites. Deux obstacles surtout s'opposent à nos recherches: le manque absolu de parties molles et le transport probable *post mortem* des coquilles. Ce dernier obstacle, en particulier, rend très difficiles les tentatives faites pour établir un lien entre le fossile et le milieu où il s'est déposé. Ce transport devait être en effet, et selon toute probabilité, assez commun, car les coquilles des ammonites, comme celles des nautiloïdes, étant très légères et remplies d'air dans les chambres, devaient, après le détachement du corps, flotter et être transportées par les courants sur de longues distances.

Les nombreux types de formes et d'ornementations diverses nous font cependant penser à une grande adaptabilité des ammonites, qui pouvaient ainsi être liées à des milieux particuliers. Des études statistiques entreprises à ce sujet semblent démontrer que les coquilles discoïdales et aplaties étaient mieux adaptées que d'autres à la natation et qu'elles se sont pour cette raison fossilisées le plus fréquemment dans des argiles ou des marnes, roches qui indiquent le plus



A gauche: *Parapelto-ceras annulare*.  
Jurassique moyen.  
Allemagne. Diamètre: 4,8 cm.



A droite: *Rusenia uralensis*.  
Jurassique supérieur.  
Angleterre. Diamètre: 2,6 cm.

souvent une mer profonde. Les coquilles très ornées se rencontrent, au contraire, d'habitude, dans des roches calcaires qui indiquent un dépôt plus proche du littoral. D'appréciables résultats ont été également obtenus par l'étude de la nage. On est ainsi arrivé à établir, après diverses expériences effectuées sur des modèles, que les ammonites se déplaçaient la coquille se présentant avec le plan d'enroulement vertical et l'ouverture tournée vers le bas. Cela paraît prouvé par la découverte, dans le gisement jurassique de Solnhofen, de coquilles d'ammonites fossilisées, près de l'empreinte du dos qu'elles avaient laissée en tombant sur le fond marin. D'autres indications sur le mode de vie de ces animaux nous sont fournies par l'étude d'autres animaux de la même époque. On a pu en effet constater qu'elles constituaient, malgré la dureté de leur coquille, une nourriture recherchée et très abondante pour les reptiles marins de l'époque. De nombreux exemplaires ont en effet été trouvés dans l'estomac de ces animaux fossilisés, tandis qu'une grosse et désormais célèbre ammonite portait les signes de morsure d'un méso-saure, reptile marin géant du Crétacé supérieur.

Les ammonites apparurent donc au Dévonien inférieur, avec des formes droites que l'on fait dériver des *Orthoceras* paléozoïques. Au Dévonien supérieur commence leur grand développement évolutif qui supplantera les nautiloïdes et amènera, au Mésozoï-

que, les ammonites que nous connaissons aujourd'hui. La sous-classe des *Ammonoïdés* ne comprend que l'ordre des *Ammonitida* divisé en nombreux sous-ordres: ceux des *Anarcestina*, *Goniatitina*, *Ceratitina*, *Phylloceratina*, *Lytocerotina* et des *Ammonitina*; chacun de ces sous-ordres comprend à son tour de nombreuses superfamilles, familles et genres. L'importance que les ammonites revêtent en paléontologie tient surtout au fait qu'elles sont utilisées d'une façon spéciale comme fossiles-directeurs. Chaque espèce est en effet caractérisée par une grande extension dans l'espace et par une diffusion assez brève dans le temps. D'après les formes d'ammonites, il a été possible de diviser chaque étage de l'ère mésozoïque en de nombreuses «zones paléontologiques» correspondant, chacune, à un intervalle de temps durant lequel sont présentes une ou plusieurs espèces caractéristiques; ces zones peuvent être corrélées à distance avec une précision désormais surprenante.

Nous ajouterons encore quelques mots sur les *APTICYUS*, opercules calcaires des ammonites que l'on trouve le plus souvent isolés dans les sédiments. De rares exemples d'ammonites avec leurs *aptycus* en position originelle, ont permis de définir ces pièces calcaires ou cornées fossilisées étranges dont la fonction semblait au début très obscure.

Les *aptycus* peuvent être divisés en deux grandes catégories: les *ANAPTYCUS*, répandus dans les sédi-

ments déposés du Dévonien supérieur au Crétacé et formés d'une seule «valve» ornée de côtes concentriques et radiales, et les *APTICYUS* proprement dits, limités aux terrains jurassiques et crétacés, formés de deux «valves» fortement ornées.

Par le fait que précisément on ne les rencontre qu'isolés, ce n'est que dans de rares cas qu'il a été possible de déterminer à quel genre d'ammonites appartiennent les différents types d'*aptycus* auxquels on a donné des noms de genres et d'espèces.

#### SOUS-CLASSE DES DIBRANCHIAUX

La sous-classe des *DIBRANCHIAUX* groupe en majeure partie des céphalopodes aujourd'hui encore vivants. Au cours des ères géologiques passées, elle fut bien représentée, sans toutefois atteindre la diffusion qu'eurent les nautilites et les ammonites, les uns au Paléozoïque et les autres au Mésozoïque.

Comme leur nom l'indique, les *dibranchiaux* ne possèdent que deux branchies, deux de moins que les nautilites et, probablement, que les ammonites. Ce sont des animaux bien connus de tout le monde: en effet, c'est à ce groupe que l'on rattache, entre autres, les poulpes, les seiches et les calmars, très communs en Méditerranée.

Négligeant l'anatomie des parties molles, nous noterons que ces animaux sont caractérisés, dans la plupart des cas, par la présence d'une coquille interne (nageoire du calmar, os de seiche) ou, beaucoup plus

rarement, d'une coquille externe (femelle de l'argonaute) qui constituait, sauf dans des cas tout à fait exceptionnels, la seule partie conservée à l'état fossile. En effet, très rares sont les restes fossiles des *dibranchiaux* ne possédant aucune coquille, comme c'est le cas pour l'*Octopus* ou le poulpe.

Cette coquille, bien qu'interne et très différente de celle des autres céphalopodes, présente toutefois la même structure générale et peut être divisée en trois parties, correspondant à peu près à celles qui ont déjà été décrites dans les autres sous-classes.

Les *dibranchiaux* comprennent deux ordres: celui des *décapodes* (*Decapoda*), avec 10 tentacules autour de la bouche, à son tour divisé en *bélemnoidés* (*Belemnoidea*), sous-ordre éteint, *sépioïdés* (*Sepioidea*) et *teuthoidés* (*Teuthoidea*), encore vivants, et celui des *octopodes* (*Octopoda*), avec 8 tentacules, auquel appartiennent le sous-ordre éteint des *paléooctopodes* (*Palaeocephala*) et les sous-ordres des *cirroteuthoidés* (*Cirroteuthoidea*), inconnus à l'état fossile, et les *polypodoïdés* (*Polypodoidea*), avec de nombreux représentants fossiles et vivants.

Dans les sédiments mésozoïques d'origine marine, il n'est pas rare de trouver d'étranges restes fossiles allongés, en forme de cigares, extrêmement résistants et complètement calcifiés, qui autrefois ont constitué un vrai dilemme pour les paléontologistes. Des études approfondies sur leur structure interne et d'heureuses trouvailles d'empreintes des parties mol-



A gauche: *Harpoceras exaratum*.  
Jurassique inférieur.  
Alpe Turati (Côme, Italie).  
Diamètre: 6,1 cm.



A droite: *Leioceras opalinum*.  
Jurassique moyen.  
Allemagne.  
Diamètre: 4,2 cm.



*Olcostephanus asterianus*. Crétacé inférieur. Allemagne. Diamètre: 3,2 cm.

*Epihoplites denarius*. Crétacé inférieur. Folkestone (Angleterre). Diamètre: 3,5 cm.

les des animaux auxquels ils appartenaient, ont permis enfin d'établir que les «cigares» résistants étaient ce qui restait de la coquille interne de certains céphalopodes éteints, qui furent appelés bélemnites et regroupés dans le sous-ordre des bélemnoidés. Contrairement aux ammonites dont les parties molles nous sont inconnues, on a eu, dans le cas des bélemnites, la chance, comme nous l'avons dit, de retrouver quelques empreintes de corps, laissées par l'animal lors de sa chute, après sa mort, sur la couche de limon très fin qui recouvrait le fond de certains bassins marins particulièrement calmes. Les reconstitutions effectuées d'après ces trouvailles ont abouti à retrouver un animal assez semblable au calmar: celui-ci présentait une poche à encre, un nombre de tentacules variant de 6 à 8 selon les empreintes, tentacules placées dans la partie céphalique autour de la bouche, qui possédait de petites mâchoires. Dans le corps de l'animal se logeait une coquille composée de trois parties distinctes: le rostre, le phragmocône et le proostracum. Le rostre est la partie la plus résistante, celle qui se conserve le mieux à l'état fossile. Il est constitué de petits prismes de calcite disposés radialement par rapport à l'axe longitudinal; il a une forme généralement conique allongée mais peut se présenter aussi aplati dans certaines espèces. Il se termine postérieurement tantôt par une pointe aiguë, tantôt par une protubérance appelée mucron, qui est alors



plus ou moins arrondie. La surface externe est souvent couverte de granulations et peut présenter des sillons; ces derniers, développés surtout dans les parties ventrale et dorsale, sont utilisés comme caractère générique et spécifique dans la classification, car ils sont considérés comme des insertions musculaires. Dans sa partie antérieure, le rostre montre une cavité conique dans laquelle se loge le phragmocône. C'est la partie cloisonnée de la coquille qui correspond à la partie divisée en chambres de la coquille des nautilus et des ammonites. Du fait de son extrême fragilité, le phragmocône n'est que beaucoup plus rarement conservé. Il comporte un certain nombre de cloisons horizontales traversées, près du bord ventral, par un siphon. Dans les exemplaires les mieux conservés, il est possible d'observer la paroi externe, très délicate, du phragmocône (conothèque).

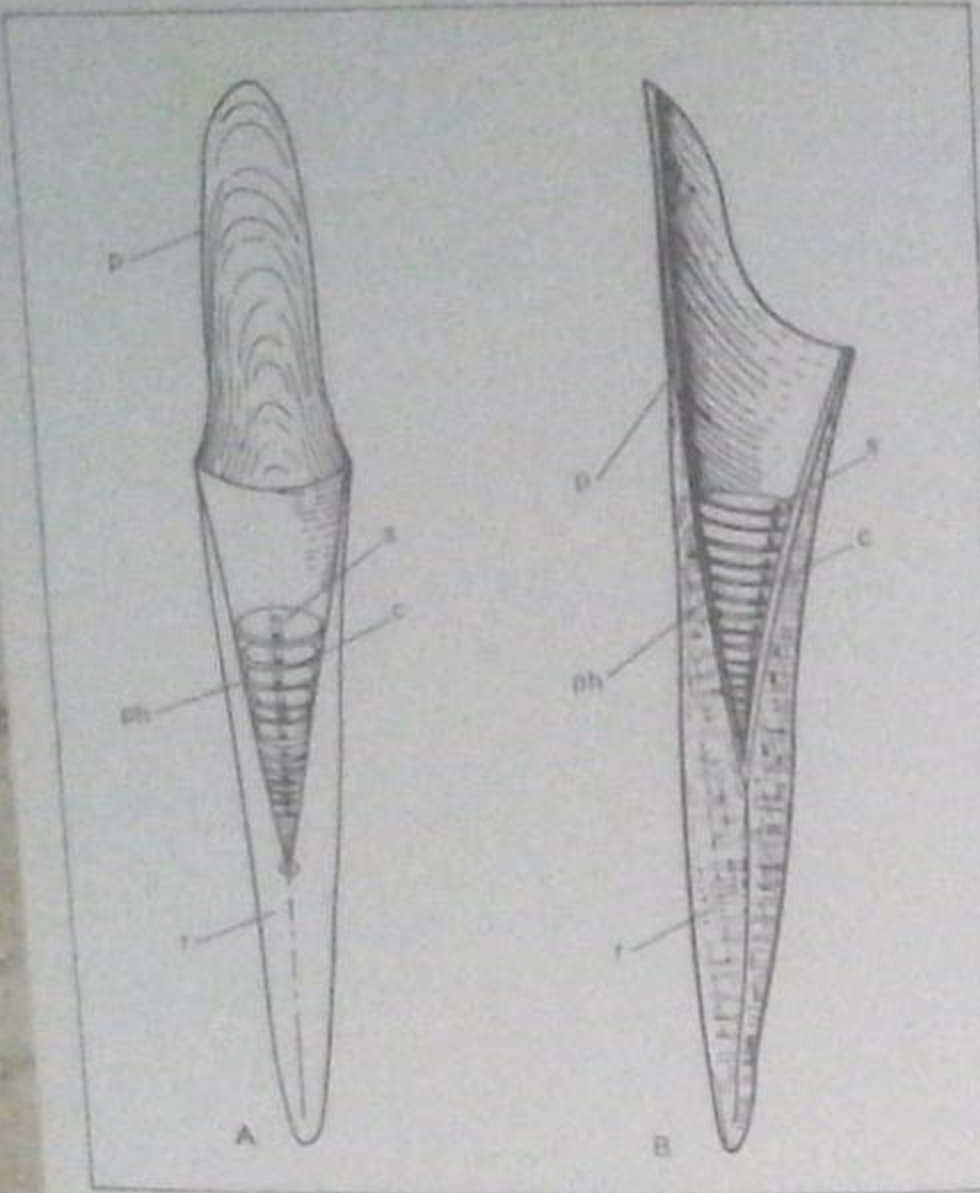
Le proostracum est plus délicat et de conservation plus difficile encore. Il provient d'un allongement de la conothèque vers la partie antérieure. Les premières bélemnites apparurent au début de l'ère mésozoïque, au Trias inférieur. Elles avaient une coquille à phragmocône extrêmement développé par rapport au rostre, plus réduit, et étaient privées de proostracum. Au cours des ères géologiques suivantes, on assiste à une réduction progressive du phragmocône en faveur du rostre d'abord, puis du rostre en faveur du proostracum. Ainsi, chez les AULACOCÉRATIDÉS, qui sont les bélemnites triasiques et jurassiques les plus



*Crioceratites emerici*, une ammonite du Crétacé inférieur. Castellane (France). Diamètre: 9,2 cm.

primitives, le phragmocône est beaucoup plus développé que le rostre et le proostracum manque; chez les ATRACTITIDÉS, dont le phragmocône se rencontre souvent dans les terrains liasiques italiens, il semble qu'un soupçon de proostracum soit présent. Chez les bélemnites jurassiques, le phragmocône se réduit considérablement tandis que le rostre est extrêmement développé; c'est ce qui se produit chez les représentants de la famille des BÉLEMNITIDÉS, si abondante dans les sédiments jurassiques et crétacés, au point d'avoir fourni de nombreuses espèces-

directrices. Chez les BÉLEMNITIDÉS, déjà présents au Jurassique et au Crétacé, le proostracum commence à se développer, tandis qu'on observe en même temps une courbure du phragmocône. Dans les NÉOBÉLEMNITIDÉS, enfin, on groupe les formes ayant vécu du Crétacé au Tertiaire marquant une transition vers les représentants du sous-ordre des sépioïdés et montrant une tendance encore plus nette du phragmocône à se recourber. Au début du Tertiaire, à la période Eocène, le sous-ordre des bélemnoidés s'éteint complètement, faisant place aux sépioïdés et aux



A gauche: coupe d'une bélemnite dans une roche du Jurassique moyen, Feuchtingen (Franconie, Allemagne). On voit parfaitement le rostre allongé, formé de prismes de calcite et, dans la partie supérieure, un à cetui-ci, le phragmocône subdivisé en chambres. Longueur de l'original: 7,5 cm.

Nomenclature des bélemnites:  
 (A, coupe frontale;  
 B, coupe latérale);  
 ph) phragmocône;  
 p) proostracum;  
 r) rostre;  
 s) siphon;  
 c) cloison.

teuthoïdes qui dérivent de ce sous-ordre et qui sont encore en grande partie vivants.

C'est au sous-ordre des sépioïdes qu'appartiennent les seiches actuelles et quelques formes fossiles qui leur sont très semblables. Parmi celles-ci, les *Spirulirostridae* qui vécurent de l'Éocène au Miocène et qui montrent une forte tendance à l'enroulement du phragmocône, et les *Spirulidae* avec un phragmocône spiralé. Ces dernières formes, privées de siphon, n'ont été retrouvées à l'état fossile que dans les terrains du Miocène italien; leurs uniques représentants aujourd'hui vivants sont confinés dans les eaux océaniques à une profondeur de 1000 à 2000 m. Les *Seplidae*, auxquelles appartient la seiche commune, apparaissent à l'Éocène; leur coquille est composée d'un rostre très petit, à peine visible, d'un phragmocône assez développé, qui forme la partie centrale spongieuse, et d'un grand proostracum.

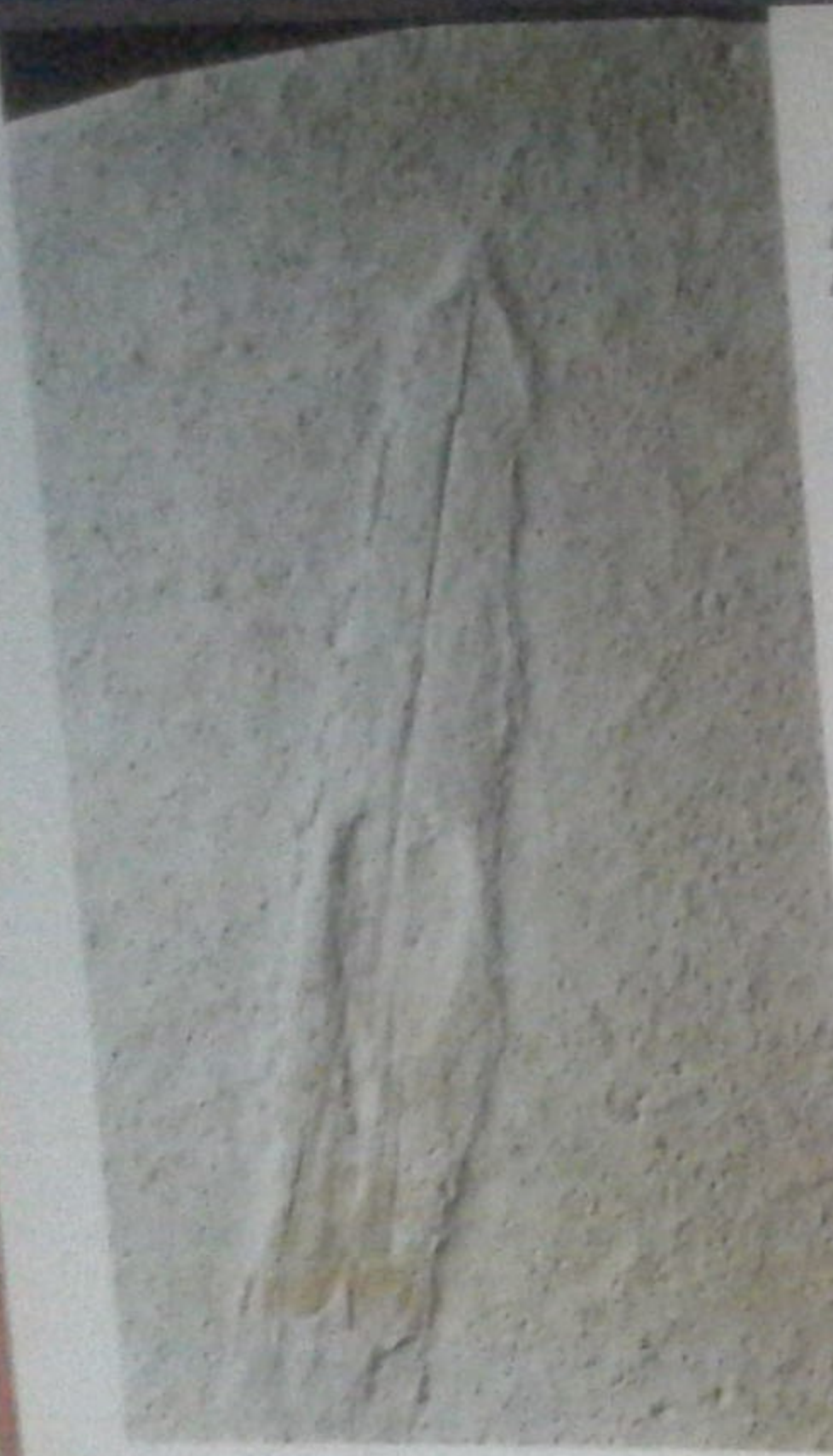
Au sous-ordre des teuthoïdes se rattachent au contraire les calmars dont la coquille, la fameuse plume de Calmar, très réduite, est constituée par un proostracum très développé par rapport au rostre et au phragmocône. Les calmars apparaissent au Lias et sont demeurés presque inchangés jusqu'à nos jours.

Pour achever ce chapitre sur les mollusques, signalons les octopodes, ordre de céphalopodes auquel appartient le genre *Octopus*, le poulpe. Ces animaux apparaissent au Crétacé supérieur avec le genre *Palaeoctopus*, découvert en un seul exemplaire pour lequel on a créé un sous-ordre séparé. Au sous-ordre des **POLYPODOÏDES** (*Polypodoidea*) appartient le genre argonaute, dont la femelle est pourvue d'une coquille planispiralée, sans cloisons intérieures; les premières traces fossiles de l'argonaute remontent à l'ère cénozoïque.

A gauche: coupe de *Megateuthis giganteus*, bélemnite du Jurassique moyen, Goslar (Allemagne). Longueur de l'original: 12,5 cm. On remarque le rostre très développé et, à la partie supérieure, le phragmocône subdivisé en chambres, de forme conique et ayant encore gardé une partie de la conothèque.

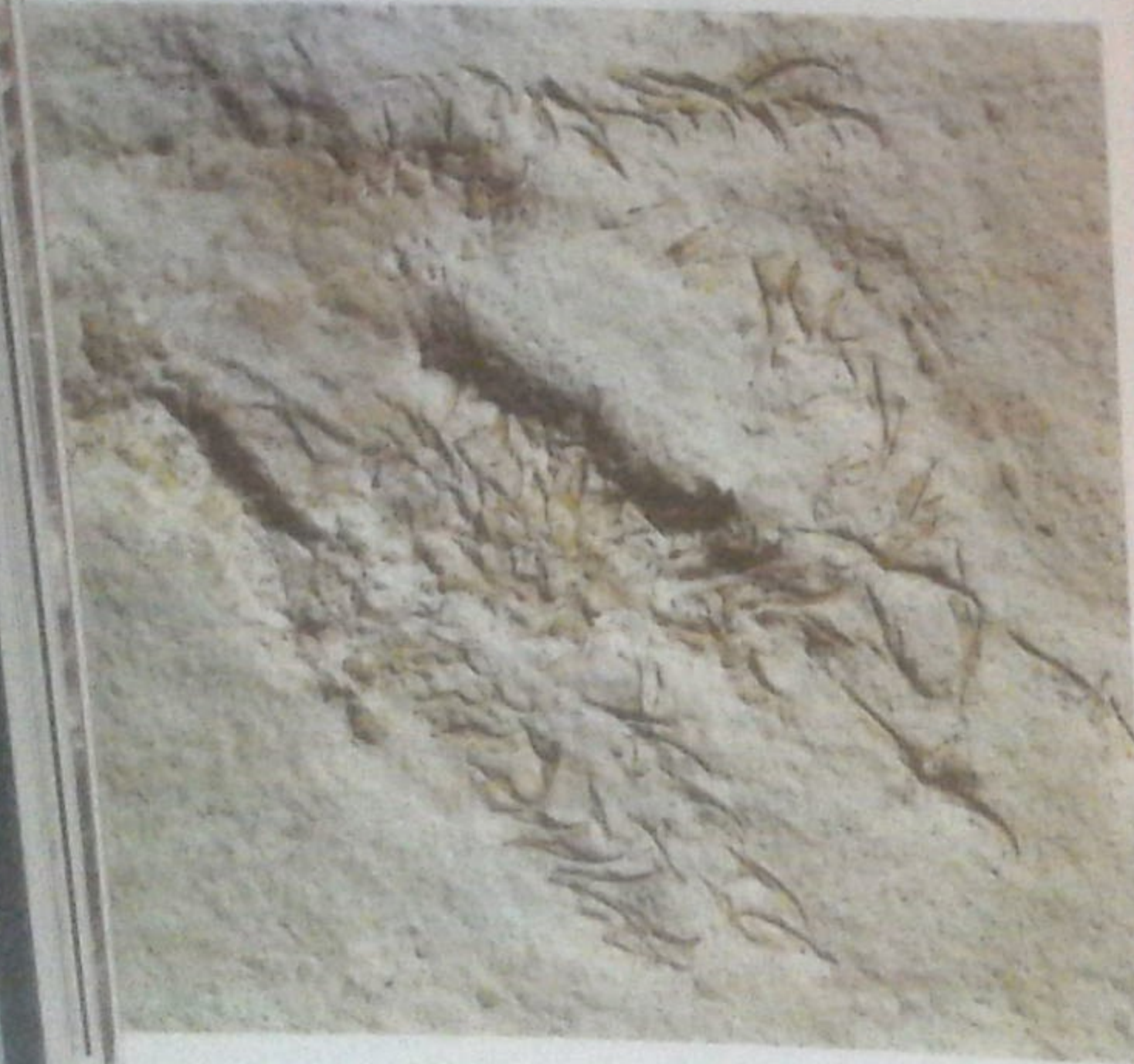
A droite: *Atractites indunensis*, phragmocône très agrandi d'un atractitide du Jurassique inférieur, Col du Furlù (Pesaro, Italie). Sur cet exemplaire, on remarque très nettement les séparations entre les différentes chambres.





A gauche: coquille interne d'un teuthoïde primitif: *Plesiotheuthis prisca*, Jurassique supérieur, Eichstätt (Allemagne). Longueur de l'original: 20 cm. La dépression visible au centre est l'empreinte de la poche à encre.

A droite: le rostre classique d'une bélemnite: *Belemnites sulcatus*, Jurassique moyen, Erice (Sicile, Italie), ( $\times 2$ ).



Au-dessous: empreinte très rare de bras crochus d'une bélemnite: *Acanthoteuthis speciosa*, Jurassique supérieur, Eichstätt (Allemagne), (environ  $\times 2$ ).



## Les échinodermes

Les ÉCHINODERMES (*Echinodermata*) constituent un groupe d'animaux exclusivement marins aux caractéristiques très bien définies. On les divise en différentes classes, dont certaines apparaissent sur la Terre dès le Cambrien inférieur et s'éteignent avant la fin de l'ère paléozoïque, tandis que d'autres, un peu plus jeunes, comptent un grand nombre de représentants encore vivants. Parmi les échinodermes peuplant encore en grande abondance nos mers, les plus communs sont les crinoïdes, les stellérides, les échinides et les holothurides, bien connus sous les noms très peu scientifiques de lys de mer, d'étoiles de mer, de hérissons de mer ou même de concombres de mer.

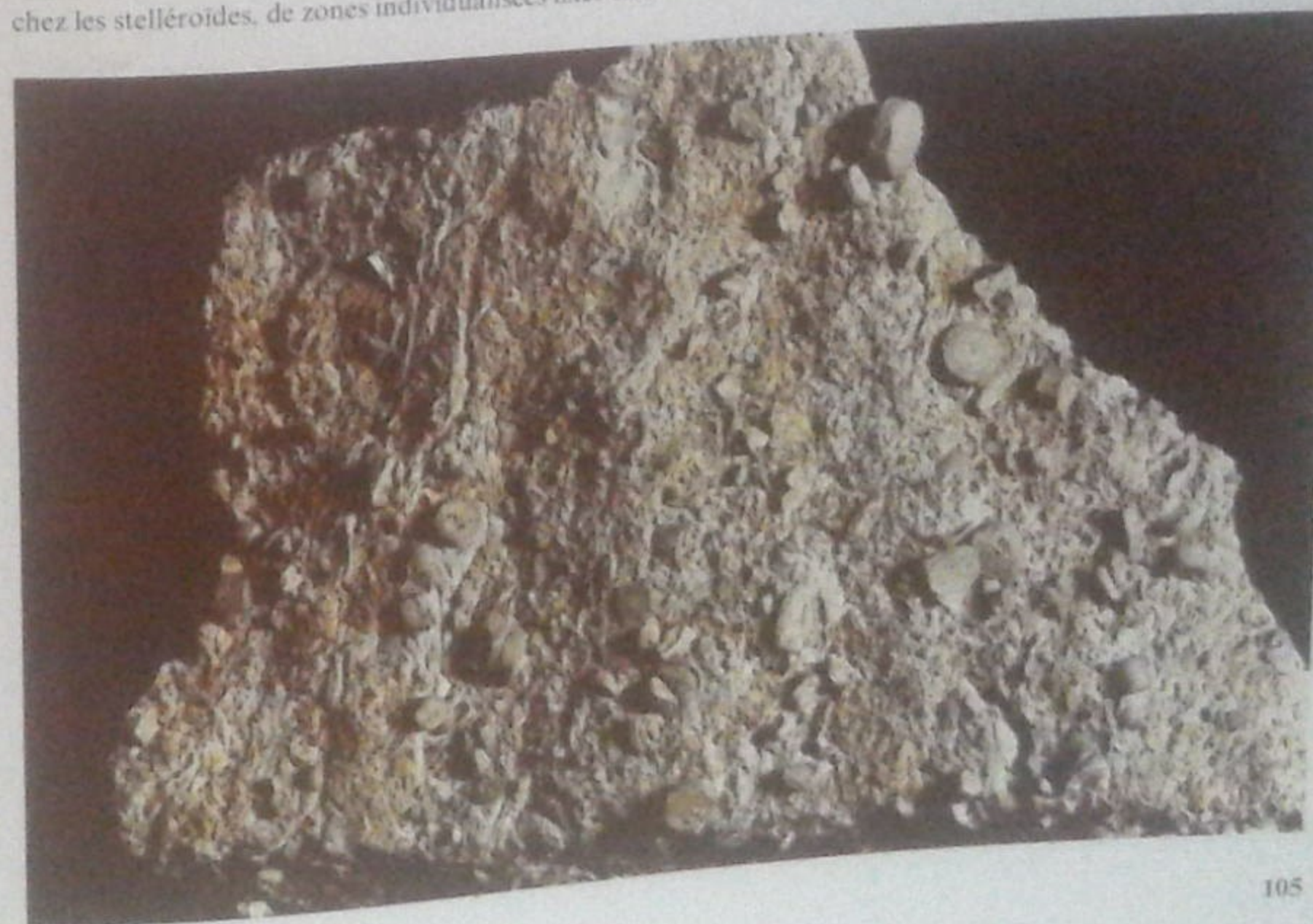
Les échinodermes se distinguent par la présence d'un squelette dermique composé de plaques de carbonate de calcium, par une symétrie étoilée à cinq branches et par un système aquifère intense permettant une circulation d'eau à travers leurs corps au moyen de 5 canaux radiaux. Ils sont pourvus d'une ouverture buccale et d'une ouverture anale placées tantôt dans une position diamétralement opposée, aux deux pôles de l'animal, tantôt au contraire sur la même partie du corps. Dans le second cas, une symétrie bilatérale se développe et est très visible surtout sur les échinodermes les plus mobiles.

Chez beaucoup d'échinodermes, le corps est subdivisé en 5 extensions radiales prenant l'aspect de bras chez les stelléroïdes, de zones individualisées fixes chez

Phylum	Classe	Age
Echinodermes	Hétérostélés	Cambrien-Dévonien
	Cystidés	Ordovicien-Dévonien
	Blastoïdes	Ordovicien-Permien
	Edrio-asteroïdes	Cambrien-Carbonifère
	Crinoïdes	Cambrien-Carbonifère
	Stelléroïdes	Ordovicien-Actuel
	Ophio-cistoïdes	Ordovicien-Dévonien-Ordovicien-Actuel
	Echinides	Ordovicien-Actuel
	Holothurides	Cambrien-Actuel

les échinides et de compartiments internes chez les holothurides. Ces extensions, appelées aires ambulacraires, suivent l'allure des canaux aquifères et sont mises en évidence sur le squelette par 5 sillons radiaux, formés de plaques poreuses, le long desquels un courant d'eau chargée de parcelles de nourriture se déplace vers la bouche. Les aires ambulacraires sont séparées par des groupes de plaques privées de pores (apores) qui constituent les zones interambulacraires.

Ce qui intéresse le plus le chercheur de fossiles, c'est le squelette dermique qui renferme les organes internes et qui est formé, comme nous l'avons dit, de plaques calcaires, souvent ornées d'épines et de tubercules, et qui sont articulées entre elles ou étroitement unies de manière à former dans la plupart des cas un ensemble très résistant. Ces plaques sont



Calcaire à crinoïdes typique: articles de la tige d'*Echinus* sp. dans une roche du Trias moyen d'Allemagne. Lagermann oggandi.

constituées chez les animaux vivant actuellement par un réseau de spicules soudés entre eux et dont les vides sont remplis de matière organique. Chez les fossiles, l'aragonite originelle des spicules se transforme en calcite, beaucoup plus résistante, tandis que les vides sont remplis par le même minéral qui, en se cristallisant, donne naissance à un squelette robuste qui se conserve parfaitement.

L'importance des échinodermes en paléontologie est très grande. En effet, à côté de certains d'entre eux, comme les échinides et les crinoïdes, dont les représentants sont souvent utilisés comme fossiles-directeurs, il en existe d'autres dont la valeur réside dans les indications écologiques sûres que l'on peut déduire de leur découverte. Les échinodermes sont en effet des animaux strictement marins, sauf dans de très rares cas où ils se sont adaptés à la vie dans des eaux saumâtres. Il est donc logique que la découverte, même d'une seule plaque, soit un indice sûr d'un milieu marin. Beaucoup d'entre eux sont en outre particulièrement adaptés aux fonds rocheux, fangeux ou sableux, et beaucoup encore fournissent d'utiles indications bathymétriques.

Le phylum des échinodermes, souvent divisé en PELMATOZOAIRES (*Pelmatozoa*), ou échinodermes fixés, et en ÉLEUTHÉROZOAIRES (*Eleutherozoa*), ou échinodermes libres, apparaît d'une façon imprévue au Cambrien, période où de nombreux représentants

A la page ci-contre : association de divers exemplaires de *Pentacrinus fasciculosus*, un crinoïde de la sous-classe des *Articulata* du Jurassique inférieur. Holzmaden (Allemagne). Grandeur naturelle.

Calice de *Pentremites godoni*, blastoïde du Carbonifère. Huntsville (Alabama, États-Unis). Hauteur de l'original : 1,2 cm. L'illustration montre très nettement la structure complexe des aires ambulacraires.



vivaient sous des formes déjà très spécialisées. Il s'agit de quelques classes, dont les CYSTIDÉS (*Cystoidea*) et ÉDRIOASTÉROÏDES (*Edrioasteroidea*), éteintes bien avant la fin de l'ère paléozoïque, et de la classe des HOLOTHURIDES (*Holothuroidea*), la seule aussi ancienne à s'être conservée jusqu'à nos jours. C'est pour cette raison que l'on fait remonter l'origine très peu claire des échinodermes aux temps précambriens, au cours desquels, selon des études embryologiques sur des formes vivantes, ils semblent avoir dérivé de vers segmentés à travers un stade intermédiaire à structure très simple et à symétrie bilatérale.

A la période suivante, l'Ordovicien, environ 70 millions d'années plus tard, apparurent tous les autres groupes, dont certains comme les BLASTOÏDES (*Blastoidea*), et les OPHIOCISTOÏDES (*Ophiocistoidea*), s'éteignaient au Paléozoïque, tandis que d'autres, comme les CRINOÏDES (*Crinoidea*), les STELLÉROÏDES (*Stelleroidea*) et les ÉCHINIDES (*Echinoidea*) sont parvenus jusqu'à nos jours en pleine expansion, après une histoire évolutive d'une durée de 430 millions d'années.

Parmi les différentes classes, citées dans le petit tableau schématisé, nous ne traiterons que de celles qui peuvent intéresser le chercheur soit par l'abondance avec laquelle on trouve leurs représentants, soit parce que certaines sont plus répandues que d'autres dans les formations sédimentaires de la région européenne.

#### Classe des édrioastéroïdes

Les ÉDRIOASTÉROÏDES, qui vécurent du Cambrien au Carbonifère, étaient des échinodermes au corps globulaire ou aplati et qui vivaient fixés sur les fonds marins par une partie basale, sans l'aide d'un pédoncule. La thèque flexible était formée de plaques irrégulières et portait, à sa partie supérieure, cinq «aires ambulacraires» sinuées formées par des plaques plus petites et régulières au centre desquelles s'ouvrait la bouche. L'ouverture anale, placée dans la zone située entre deux aires ambulacraires, était recouverte par une pyramide de petites plaques.

#### Classe des cystidés

Les CYSTIDÉS sont des échinodermes actuellement éteints qui vécurent de l'Ordovicien moyen au Dévonien, et qui, jusqu'à maintenant, n'ont pas été découverts dans les gisements italiens. Les cystidés vivaient fixés sur les fonds marins par un pédoncule, formé de plaques superposées et qui se terminait à sa partie inférieure par des ramifications semblables à des racines. A son extrémité supérieure, le pédoncule soutenait une thèque sphérique, faiblement allongée ou aplatie, qui pouvait atteindre au maximum 40 cm de hauteur. Cette thèque était formée d'une association de petites plaques hexagonales, pentagonales ou à contour irrégulier, disposées en cercles alternés. Sur les plaques existaient des pores isolés ou accouplés et





groupés dans le fond de petites dépressions, ou encore des pores rhomboïdaux disposés symétriquement de chaque côté de la ligne de suture de deux plaques et réunis par de petits canaux horizontaux qui, mis à découvert, donnent à l'ensemble un aspect d'allure rhomboïdale. C'est sur la forme et la position de ces pores que se fonde la classification des cystidés. C'est sur la partie supérieure de la thèque qu'étaient situées les ouvertures buccale et anale. Autour de la bouche, dans les formes les plus évoluées, rayonnaient les aires ambulacraires simples ou bifurquées, formées de petites plaques couvertes d'autres plaques de manière à constituer un vrai canal. Sur les bords de chaque canal ambulacraire s'articulaient de minces appendices, appelés brachioles, qui donnaient à l'ensemble l'aspect d'une fleur, aspect peu différent de celui des crinoïdes les plus modernes.

#### Classe des blastoïdes

Les BLASTOÏDES constituent une classe d'échinodermes pédonculés apparue à l'Ordovicien et éteinte avant la fin de la période permienne, après une vie de 250 millions d'années.

Ils vivaient fixés au fond marin par un pédoncule souple, formé par une série de plaques superposées et qui se terminait vers le bas par des ramifications semblables à des racines. A l'extrémité supérieure du pédoncule s'insérait une thèque ovoïdale, ou calice, composée de trois cycles annulaires, de cinq grosses plaques chacun, et fermée à sa partie supérieure par un disque aplati au centre duquel s'ouvrait la bouche. A partir de cette dernière rayonnaient cinq zones ambulacraires semblables à des pétales de fleur, formées chacune par 4 séries de petites plaques régulières. Ces zones étaient en communication avec un appareil interne très complexe, ayant probablement une fonction respiratoire et reproductrice. Autour de la bouche, on constate 5 trous dont l'un était l'ouverture anale. Sur les plaques des bords de chaque aire s'articulaient les brachioles qui, par leur mouvement, produisaient un courant d'eau et procuraient de cette façon l'alimentation nécessaire à l'animal.

#### Classe des holothurides

Les HOLOTHURIDES, bien connues de tous parce qu'elles sont répandues dans nos mers, constituent parmi les échinodermes vivants, la classe dont les origines sont les plus anciennes, ses premiers représentants étant déjà assez répandus dans les mers du Cambrien. Les holothurides se différencient des autres échinodermes par l'absence d'un squelette continu. Leur corps est en effet couvert par une enveloppe résistante dans laquelle se trouvent disséminés de nombreux spicules, appelés sclérites, de forme très variée, qui sont les seuls éléments à pouvoir se conserver à l'état fossile du fait de leur nature calcaire. Vu leurs dimensions microscopiques,

*Cyathocrinus goniodactylus*, crinoïde de la sous-classe des Inadunata, Silurien, Dudley (Angleterre). Hauteur de l'original: 5,3 cm.



Exemplaire complet d'*Encrinurus illiiformis*, crinoïde excellent fossile-directeur pour les terrains marins du Trias moyen, Wurtemberg (Allemagne). Longueur de l'original: 15,7 cm.





Tiges articulées d'un crinoïde (*Enocrinus* sp.) du Trias moyen. Allemagne, (environ x 2).

Deux autres exemplaires d'*Enocrinus liliiformis* du Trias moyen d'Allemagne. Grandeur naturelle.

Ci-dessous: Calcaire à crinoïdes: fragments de tige d'*Enocrinus* sp. dans une roche du Trias moyen, Meride (canton du Tessin, Suisse).



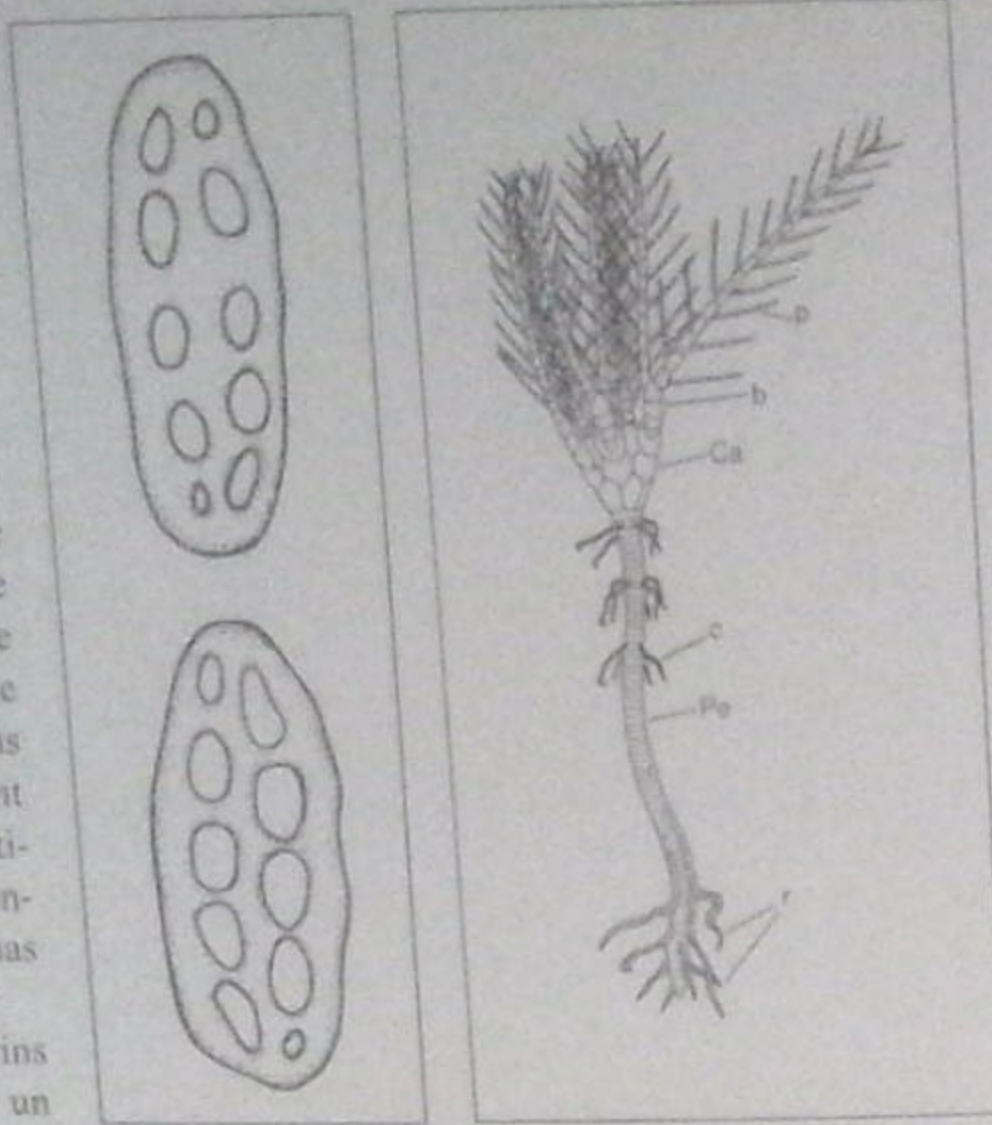
ils sont récoltés et étudiés par les méthodes utilisées pour les microfossiles.

Par contre, les empreintes laissées par l'animal entier sont très rares: elles n'ont été trouvées qu'exceptionnellement et dans les seuls terrains particulièrement aptes à conserver les substances délicates.

#### Classe des crinoïdes

Les crinoïdes sont, parmi les échinodermes, l'un des groupes les plus intéressants, soit par la grande variété des espèces auxquelles ils ont donné naissance au cours des ères géologiques, soit par l'abondance des exemplaires trouvés. Les crinoïdes sont en outre beaucoup plus importants que les groupes que nous avons vus précédemment parce que leurs restes sont très répandus dans les roches mésozoïques du continent européen, parfois même avec une telle abondance qu'ils ont donné naissance à de véritables amas rocheux, d'où le terme de «calcaires à crinoïdes».

Les crinoïdes sont des animaux strictement marins qui vivent pour la plupart fixés sur le fond par un



A gauche: deux exemplaires de sclérites d'holothuries, très agrandis.

A droite: nomenclature des crinoïdes: b) bras; c) cirres; Ca) calice; p) pinnule; Pe) pédoncule ou tige; r) racines.



*Saccocoma pectinata*, crinoïde privé de tige, considéré par certains auteurs comme une forme larvaire. Jurassique supérieur. Solnhofen (Allemagne). Largeur de l'original: 3,1 cm.

long pédoncule; toutefois il n'est pas rare que des formes fixées aux stades jeunes deviennent ensuite libres à l'âge adulte. Ces dernières formes sont privées de pédoncule et portent à la partie inférieure du calice de nombreux cirrhes par lesquels ils peuvent adhérer momentanément au substratum solide.

Un crinoïde complet est constitué de trois parties distinctes: le calice qui renferme les organes vitaux, les bras qui sont utilisés pour convoier les parcelles d'aliment vers la bouche, et le pédoncule ou les cirrhes qui servent pour fixer l'animal au fond marin. Le pédoncule est formé de nombreux articles ou plaques columnales, superposés, qu'on retrouve souvent isolés dans les sédiments et qui indiquent avec certitude au paléontologiste l'origine marine de la roche dans laquelle ils se trouvent. Leur forme varie considérablement d'une espèce à l'autre; il en existe en effet de circulaires, carrés, elliptiques, pentagonaux et étoilés. Certains articles présentent une surface lisse, d'autres montrent une surface striée de cannelures rayonnantes et d'autres encore des

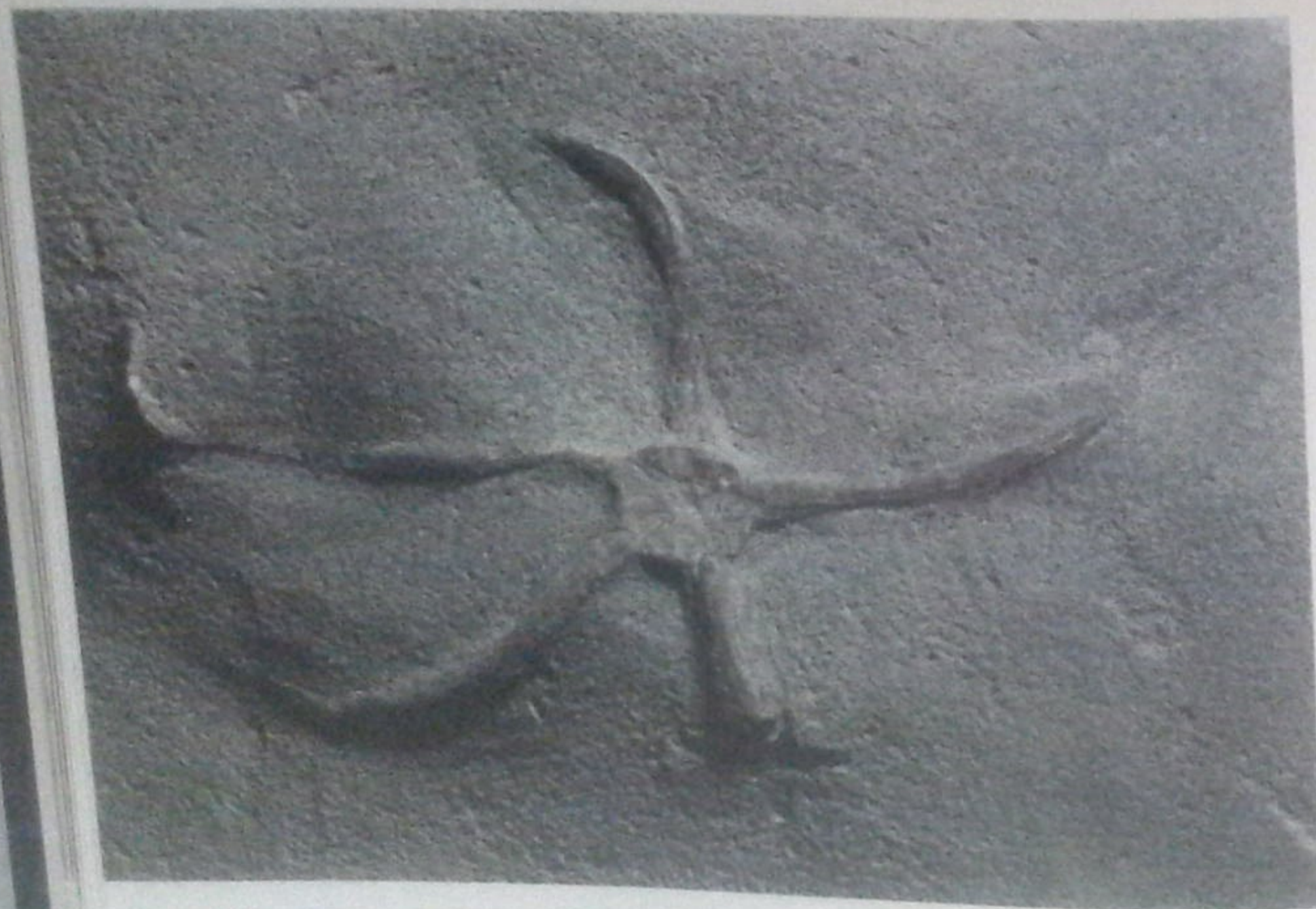
dessins en forme de pétales. Au centre de chaque article se trouve un trou correspondant à un canal qui parcourt le pédoncule sur toute sa longueur. A son extrémité inférieure se trouvent des appendices en forme de racines ou, plus rarement, en forme d'ancres qui facilitent la fixation au terrain. A l'extrémité supérieure du pédoncule s'insère le calice composé d'un cycle de plaques pentagonales soudées en un ensemble rigide, ou articulées entre elles. Le calice est généralement en forme de coupe, entièrement creux, et il contient les organes vitaux protégés vers le haut par une couverture circulaire constituant la surface orale au centre de laquelle s'ouvre la bouche. Autour de celle-ci se développent cinq canaux ambulacraires qui arrivent aux bras, lesquels sont formés de plaques brachiales disposées en séries simples ou doubles, rarement simples, plus souvent très ramifiées afin d'augmenter l'aire de recherche de la nourriture. Chaque plaque brachiale porte sur le côté ventral un appendice (pinnule) sur lequel se poursuivent les canaux ambulacraires.

*Eucrinurus sp.*, crinoïde du Dévonien inférieur. Bundenbach (Allemagne). (x 2,2).





Trois exemplaires de *Furcaster paleozoicus*, oursin régulier du Dévonien, Bundenbach (Allemagne). Légèrement agrandis. La position des bras indique que les animaux se sont déposés sur un fond marin avec un fort courant venant de gauche.



*Ophioderma egertoni*, ophiuroïde du Jurassique inférieur, Lyme Regis (Angleterre). Largeur de l'exemplaire: 3,1 cm.

*Hemicidaris crenularis*, oursin régulier du Jurassique moyen, Angleterre. Vue latérale. Largeur: 3 cm.



Les crinoïdes apparaissent déjà si bien développés pendant l'Ordovicien inférieur qu'on peut penser que leur origine, encore obscure, doit être très ancienne. On les groupe en quatre sous-classes. Parmi celles-ci, pendant l'Ordovicien moyen, se différencièrent les sous-classes des *Camerata*, des *Inadunata* et des *Flexibilia*, qui s'éteignirent avant la fin de la période triasique lorsqu'apparurent les *Articulata* qui groupent presque tous les genres postpaléozoïques et récents.

On groupe dans la sous-classe des *Camerata*, les crinoïdes dont les plaques, étroitement soudées entre elles, forment un calice rigide tandis que la bouche et les canaux ambulacraires sont recouverts d'une voûte formée d'une ou de deux séries de plaques portant des pinnules bien développées. Ces formes, qui ont vécu de l'Ordovicien moyen au Permien, sont pratiquement absentes des gisements italiens et constituent un groupe très bien défini mais dont les représentants ont peu de valeur stratigraphique.

La sous-classe des *Inadunata* groupe quelques genres ayant vécu de l'Ordovicien inférieur jusqu'à la période du Trias; c'est parmi eux que l'on compte les crinoïdes les plus anciens et les plus primitifs. Leur calice est formé également de plaques fortement soudées et la bouche et les canaux ambulacraires sont couverts de grosses plaques. L'unique groupe mésozoïque attribué à cette sous-classe est la

famille des *Encrinidae*, dont certains genres ont joué un rôle de première importance dans la formation de certains sédiments triasiques alpins. Parmi les plus communs, l'*Encrinus*, dont l'espèce *Encrinus liliformis* est typique du Trias moyen où il se rencontre sous forme de calices complets ou d'articles isolés. L'*Encrinus* a un calice déprimé, soutenu par un long pédoncule formé d'articles circulaires tous égaux, ornés de cannelures rayonnantes avec de longs bras constitués par une double série de plaques.

Dans la sous-classe des *Flexibilia*, on réunit les crinoïdes dont le calice est formé de plaques mobiles les unes par rapport aux autres. Il s'agit d'un petit nombre de genres qui ont vécu de l'Ordovicien moyen au Permien.

Dans la sous-classe des *Articulata*, on groupe enfin la plupart des crinoïdes postpaléozoïques et actuels à calice formé de plaques nettement articulées entre elles, avec une bouche et des canaux ambulacraires à découvert et avec des bras formés de plaques d'une seule série. Nombreux sont les genres et les espèces utilisés comme fossiles-directeurs surtout pour les terrains mésozoïques. Parmi ceux-ci le genre *Pentacrinus* est très connu. Les articles de sa tige, pentagonaux, se rencontrent en effet en abondance dans les terrains triasiques et jurassiques. Des exemplaires complets de ce genre, présentant un calice très réduit et des bras très ramifiés, proviennent du Lias



Ci-dessus: *Stenonia tuberculata*, oursin irrégulier. Crétacé supérieur. Monte Lessini (Vérone, Italie). Largeur: 4,3 cm.  
En bas: nomenclature des échinides

- (A, coupe transversale; B, vue orale)
- Za) zone ambulacraire;
- a) ouverture anale;
- p) piquants ou radioles;
- b) bouche;
- Ca) canal ambulacraire;
- Ch) canal hydrophore;
- g) gonades; t) test;
- Zi) zone interambulacraire; Pa) pieds ambulacraires;
- Pm) plaque madréporique; Td) tube digestif.

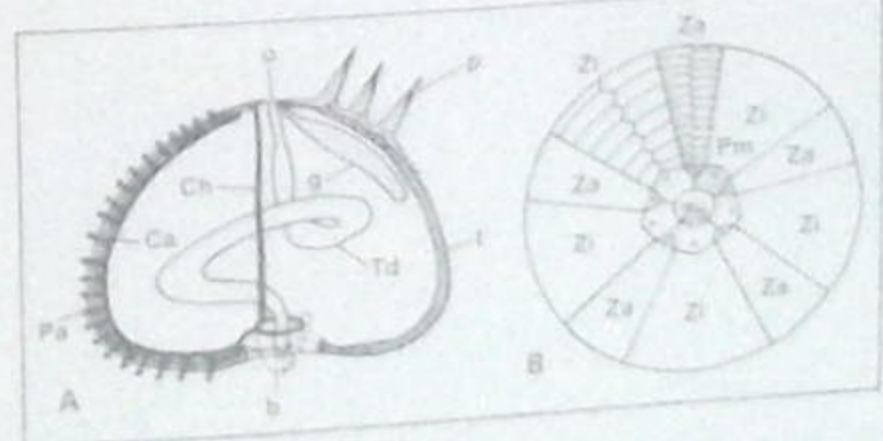
En haut: *Cyphosoma koenigi*, oursin régulier du Crétacé supérieur. Rügen (Allemagne). Vue orale. Diamètre: 4,3 cm.  
En bas: autre *Cyphosoma koenigi*. Dover (Angleterre), (environ x4).



supérieur de Holzmaden (Wurtemberg) et atteignent des dimensions de plusieurs mètres.  
Rappelons enfin la famille des *Comatulidae* apparue au Lias et encore actuelle, avec des formes fixées par un pédoncule au stade jeune, et libres et pourvues de cirrhes à l'âge adulte.

**Classe des stelléroïdes**

Les STELLÉROÏDES, auxquels appartiennent les étoiles de mer et les ophiures qui abondent encore aujourd'hui dans toutes les mers, sont des échinodermes libres à corps formé d'un disque central d'où se ramifient cinq bras, ce nombre pouvant augmenter dans certains cas au point d'arriver exceptionnellement à 40. A l'intérieur du disque central sont placés tous les organes de l'animal qui se continuent le long des bras, permettant ainsi la régénération d'un individu entier à partir d'un simple fragment. Dans la



partie inférieure du disque se trouvent l'ouverture anale et la bouche d'où partent cinq canaux ambulacraires parcourant toute la longueur des bras. Le squelette, que l'on peut considérer comme ventral et dorsal, est formé de nombreuses plaques non soudées entre elles mais libres et reliées entre elles par un tégument. Cette structure fait qu'il est rare de trouver ces échinodermes entiers à l'état fossile car leur corps, en se décomposant après leur mort, libère les plaques qui, dans la plupart des cas, se retrouvent isolées dans les sédiments.

Les stelléroïdes vivent actuellement, comme dans le passé, à toutes les profondeurs et sous toutes les latitudes; c'est pourquoi ce sont des fossiles sans grande signification paléocécologique.

Les stelléroïdes apparurent à l'Ordovicien inférieur avec la sous-classe des *sostastéroïdes* (*Somasteroïdes*), qui comprend des représentants des plus primitifs dont le corps est à peu près pentagonal. A l'Ordovicien supérieur apparurent la sous-classe des *omphuroïdes* (*Ophuroïdes*), avec des organismes très mobiles, et celle des *astéroïdes* (*Astéroïdes*), à laquelle sont rattachées les classiques étoiles de mer.

**Classe des échinides**

Les ÉCHINIDES, connus sous le nom de «hérissons de mer», sont des échinodermes dont le corps est contenu dans une enveloppe privée de bras et de



*Micraster coranguinum*, oursin irrégulier à symétrie bilatérale, avec aires ambulacraires presque pétales. Crétacé supérieur. Bassin de Paris (France). Largeur de l'original: 5,5 cm.



*Holoctypus depressus*, oursin irrégulier du Jurassique supérieur. Peterborough (Angleterre). Diamètre de l'original: 3 cm.



*Clypeus ploti*, oursin irrégulier à aires ambulacraires pétales et à symétrie bilatérale. Jurassique moyen. Liesberg (Suisse). Largeur de l'original: 8,5 cm.

pédoncules, et composée de nombreuses plaques régulières. Cette enveloppe est de forme très variée: sphérique, hémisphérique, conique ou discoidale. Chez l'animal vivant, elle renferme les organes mous, dont le sac viscéral tordu communique avec l'extérieur vers le haut par l'ouverture anale et vers le bas par la bouche. La position de ces deux ouvertures détermine la symétrie des échinides qui sont, de ce fait, divisés en deux groupes: les ÉCHINIDES RÉGULIERS à symétrie pentarayonnée, avec les deux ouvertures

situées aux pôles opposés du test, et les ÉCHINIDES IRRÉGULIERS à symétrie bilatérale due à la migration plus ou moins accentuée de l'ouverture anale le long d'une aire interambulacraire.

Toujours à l'intérieur du test, on trouve le système aquifère formé d'un tube vertical partant du sommet à proximité de l'ouverture anale et débouchant, en bas, dans un tube annulaire qui entoure la bouche. À partir de ce tube rayonnent 5 canaux ambulacraires qui parcourent les parois du test en correspondance

avec les plaques des aires ambulacraires en émettant, à travers les pores dont celles-ci sont pourvues, des ventouses utilisées pour la déambulation et la respiration. Comme dans tout groupe animal, l'unique partie qui se fossilise chez les échinides est le test calcaire, sur la structure et la forme duquel se fonde une bonne partie de la classification paléontologique. Ce test est formé, comme nous l'avons dit, d'un grand nombre de plaques calcaires étroitement unies entre elles. Elles sont disposées en diverses séries verticales et forment dix zones, ou aires, composées chacune de deux séries de plaques. Il existe ainsi en alternance régulière 5 zones ambulacraires formées de plaques perforées et 5 zones interambulacraires composées de plaques non perforées.

Au pôle inférieur se situe la bouche munie de diverses pièces calcaires constituant la complexe «lanterne d'Aristote», qui est l'appareil masticateur. Considérant l'existence de cet appareil, son absence, ou encore l'aspect de ses bords, il a été établi certaines divisions systématiques importantes. A la partie supérieure, l'ouverture anale peut se déplacer vers le bord latéral du test pour parvenir parfois, dans les cas extrêmes, jusqu'à la face inférieure. Les plaques interambulacraires des échinides réguliers portent surtout, bien en vue, un long piquant de formes et de dimensions très variées, qui s'insère sur un tubercule entouré par une zone annulaire déprimée et par une couronne de tubercules plus petits. Dans la zone déprimée s'insèrent les muscles qui font mouvoir le piquant et qui sont à leur tour protégés par des piquants plus petits et plats, articulés sur les tuber-

cules de la couronne. Il existe peu d'exemples d'échinides fossiles complets avec leurs piquants; on trouve plus fréquemment les tests entiers ou les piquants séparés.

Les premiers échinides apparurent dans les mers pendant l'Ordovicien. On croit qu'ils dérivèrent des cystidés. Il s'agit des PALÉOÉCHINIDES, échinides réguliers très primitifs qui vécurent pendant toute l'ère paléozoïque et s'éteignirent au Permien. Au cours de cette période apparurent les échinides réguliers du type «moderne». Toutefois leur grande diffusion ne commença qu'au Trias avec les CIDADRIDÉS, un groupe très semblable aux hérissons de mer actuels, dont les espèces sont utilisées comme fossiles-directeurs pour quelques étages du Mésozoïque. Les échinides irréguliers apparurent plus tard, au Lias, et parvinrent au Crétacé à une telle extension qu'ils fournissent de nombreuses espèces-directrices pour cette période. Au début de l'ère cénozoïque, l'importance des échinides réguliers diminue, tandis que les irréguliers acquièrent une valeur stratigraphique toujours plus grande.

Ces animaux offrent au paléontologiste de précieuses indications également au point de vue écologique, soit sur l'aspect des fonds marins du passé. Les échinides réguliers sont en effet des organismes adaptés pour la plupart à la vie sur les fonds rocheux à des profondeurs variables tandis que les irréguliers vivent généralement sur des fonds marins sableux ou fangeux à faible profondeur. Leur découverte indique donc, au moins dans ses grandes lignes, l'aspect du fond marin sur lequel ils vivaient.

## Les graptolites

LES GRAPTOLITES sont des animaux vivant en colonies qui existèrent dans les mers du Cambrien au Carbonifère inférieur et qui disparurent complètement à cette dernière période en laissant comme traces de leur existence leurs corps carbonisés semblables à de petits caractères d'écriture.

Bien connus de tous les collectionneurs, les graptolites ont représenté pendant des années un difficile problème pour les paléontologistes qui ne réussissaient pas à en établir une classification satisfaisante. On manque d'animaux vivants présentant une structure analogue et qui permettraient d'utiles comparaisons.

Considérés au début comme étant de nature végétale ou inorganique, ils furent ensuite rapprochés, sans grande conviction, des céphalopodes ou des coelentérés, ou bien considérés purement et simplement comme un groupe isolé à l'intérieur du règne animal. Seule la découverte d'exemplaires conservés dans des conditions particulièrement bonnes, a permis une analyse plus détaillée de leur structure et a

permis d'établir les affinités de ces animaux autrefois mystérieux avec les STOMOCORDÉS.

Ces derniers sont des organismes qui occupent dans le règne animal une position intermédiaire entre les invertébrés et les cordés (dont font partie les verté-

Phylum	Subphylum	Classe	Ordre	Age
Cordés	Stomocordés	Entéro-pneustes		Actuel
		Ptéro-branches	Rhabdopleuridés Cephalodiscidés	Crétacé-Actuel Ordovicien-Actuel
		Graptolites	Dendroidés Tuboidés Camaroidés Stolonoidés Graptoloidés	Cambrien-Carbonifère Ordovicien-Silurien Ordovicien Cambrien-Silurien



*Dictyonema flabelliforme*, graptolite dendroïde, Ordovicien, Allemagne, ( $\times 2,5$ ).



*Monograptus colonus*, graptolite du Silurien, Gattura (Sardaigne), ( $\times 12$ ).



A gauche: Mono-graptus chimaera, Silurien, Allemagne. Très agrandi.

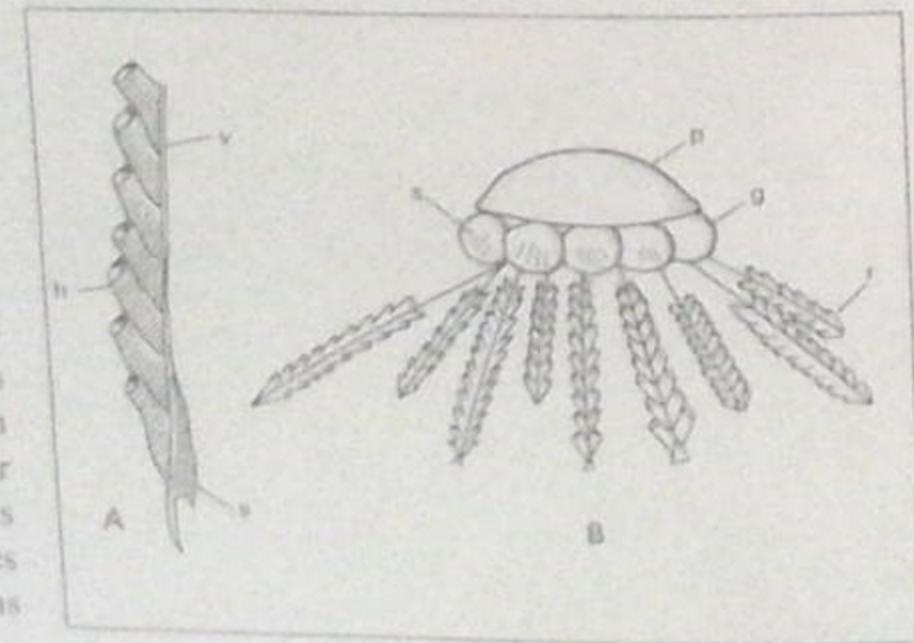
A droite: quelques exemplaires de Mono-graptus sp. vus en coupe mince, Silurien, Flaminimaggiore (Sardaigne, Italie) (x 11). On voit très bien dans le plus grand exemplaire la structure des hydrothèques.

brés) et ce n'est que récemment qu'ils ont été découverts à l'état fossile. Les stomocordés possèdent des caractéristiques communes aux invertébrés et aux cordés; comme ces derniers, ils ont une série de fentes branchiales dans la région pharyngienne et un système nerveux en position dorsale; mais ils sont dépourvus de corde dorsale, remplacée par une «stomocorde» qui n'a avec la première que des ressemblances apparentes.

Les stomocordés comprennent 3 groupes d'organismes auxquels on attribue la valeur de classes: ce sont les ENTÉROPNÉUSTES, les PTÉROBRANCHES et nos GRAPTOLITES.

Aux deux premières classes appartiennent des organismes comme le *Balanoglossus* et le *Rhabdopleura*, assez répandus dans les mers actuelles. C'est précisément avec ce dernier genre, fossile connu de la période crétacée, que les graptolites montrent le plus d'affinité. Les rhabdopleures sont en effet des animaux qui vivent fixés sur le fond marin et qui construisent des colonies revêtues d'un squelette chitineux. Les colonies sont formées de tubes principaux horizontaux et de tubes verticaux secondaires ouverts à leur extrémité supérieure et dans chacun desquels vit un individu. Ces tubes sont constitués par des bandes chitineuses semi-circulaires alternées dans les tubes principaux et dans la partie la plus vieille des tubes secondaires, et par des anneaux complets dans

la partie terminale de ces derniers tubes. Cette structure squelettique est assez proche de celle des graptolites. Ces derniers sont aussi des animaux vivant en colonies, formant de petites colonies renfermées dans un exosquelette chitineux. La colonie (rhabdosome) est en effet formée de petits segments semi-annulaires superposés. Elle prend son origine dans une chambre conique (*sicula*), vide à l'intérieur, qui s'accroît par bourgeonnement; l'extrémité de la sicula se prolonge en formant l'axe du graptolite (*virgula*), tige rigide, ramifiée ou simple, droite ou courbe, qui porte latéralement une série de petites loges (hydrothèques) communiquant entre elles au moyen d'un canal, et dont chacune est habitée par un individu de la colonie.



Nomenclature des graptolites: (A, détail d'un rhabdosome; B, une colonie flottante): g) gomothèque; h) hydrothèque; p) pneumatophore; r) rhabdosomes; s) sicula; v) virgula.

Tous les graptolites sont construits sur cette base générale. Ils présentent une grande variété d'espèces. Cette abondance de formes découvertes dans les roches du Paléozoïque ancien a rendu ce groupe extrêmement complexe, même s'il est, par ailleurs, très utile au paléontologiste. Ce dernier pourra, précisément à cause de cette variété, utiliser les graptolites comme fossiles-directeurs pour déterminer l'âge des différentes couches sédimentaires.

La classe des graptolites est divisée en 5 ordres, chacun ayant des caractéristiques bien distinctes.

Certains sont en effet des organismes sessiles, benthoniques ou épiplanctoniques. Parmi ces derniers, les graptolites dendroïdes étaient des formes irrégulièrement ramifiées et pourvues d'un pédoncule avec lequel le rhabdosome adhérait au fond marin. Ce sont les graptolites les plus anciens mais aussi ceux dont l'existence a été la plus longue puisqu'ils ont apparu avant tous les autres au Cambrien moyen et

ont vécu jusqu'à l'époque du Carbonifère inférieur. Chez les graptolites planctoniques, le rhabdosome est au contraire beaucoup plus simple, tantôt formé d'un seul axe droit ou recourbé, tantôt un peu ramifié. Chez ceux-ci, beaucoup de rhabdosomes peuvent s'associer en se fixant au moyen d'un prolongement de la virgula sur un disque (pneumatophore) en forme de coupole, qui devait servir d'organe de flottaison.

A la base du pneumatophore, on a pu observer sur des exemplaires particulièrement bien conservés la présence de quelques petites sphères contenant un certain nombre de sicula, ces petites chambres embryonnaires où prend origine le rhabdosome entier; ces sphères étaient donc de véritables organes de reproduction. Les graptolites planctoniques vécurent surtout pendant l'Ordovicien et le Silurien, périodes qui sont pour cette raison connues sous le nom d'«ère des graptolites».



## LES EMPREINTES ET LES TRACES DE VIE

Avant de terminer cet ouvrage sur les fossiles les plus communs, nous ne pouvons négliger entièrement les traces de vie laissées par les animaux du passé, qu'ils soient vertébrés ou invertébrés.

On considère comme «traces de vie» les œufs, les empreintes, les pistes, les excréments, les embryons, les restes d'aliments et d'habitations. Ces traces dont l'étude présente des aspects du plus haut intérêt sont

considérées comme de véritables fossiles et nous fournissent parfois de très utiles indications sur les habitudes et sur le mode de vie de nombreux animaux désormais disparus.

Les traces qui se rencontrent le plus communément dans les roches sédimentaires sont celles qui sont considérées généralement comme des pistes de déplacement d'invertébrés: du fait de leur forme ramifiée

*A gauche: empreinte de tétrapode dans un grès rouge continental du Permien inférieur. Nierstein (Allemagne), ( $\times 1,5$ ).*



*Ci-dessus: Arthropycus sp., traces fossiles considérées comme des pistes de déplacement d'arthropodes ou de vers. Sibérien supérieur. Koufra (Libye). Grandeur naturelle.*

*Chondrites (petites traces) et Fucoides (grandes traces) dans une roche crétacée des Préalpes lombardes (Italie), ( $\times 1,5$ ).*

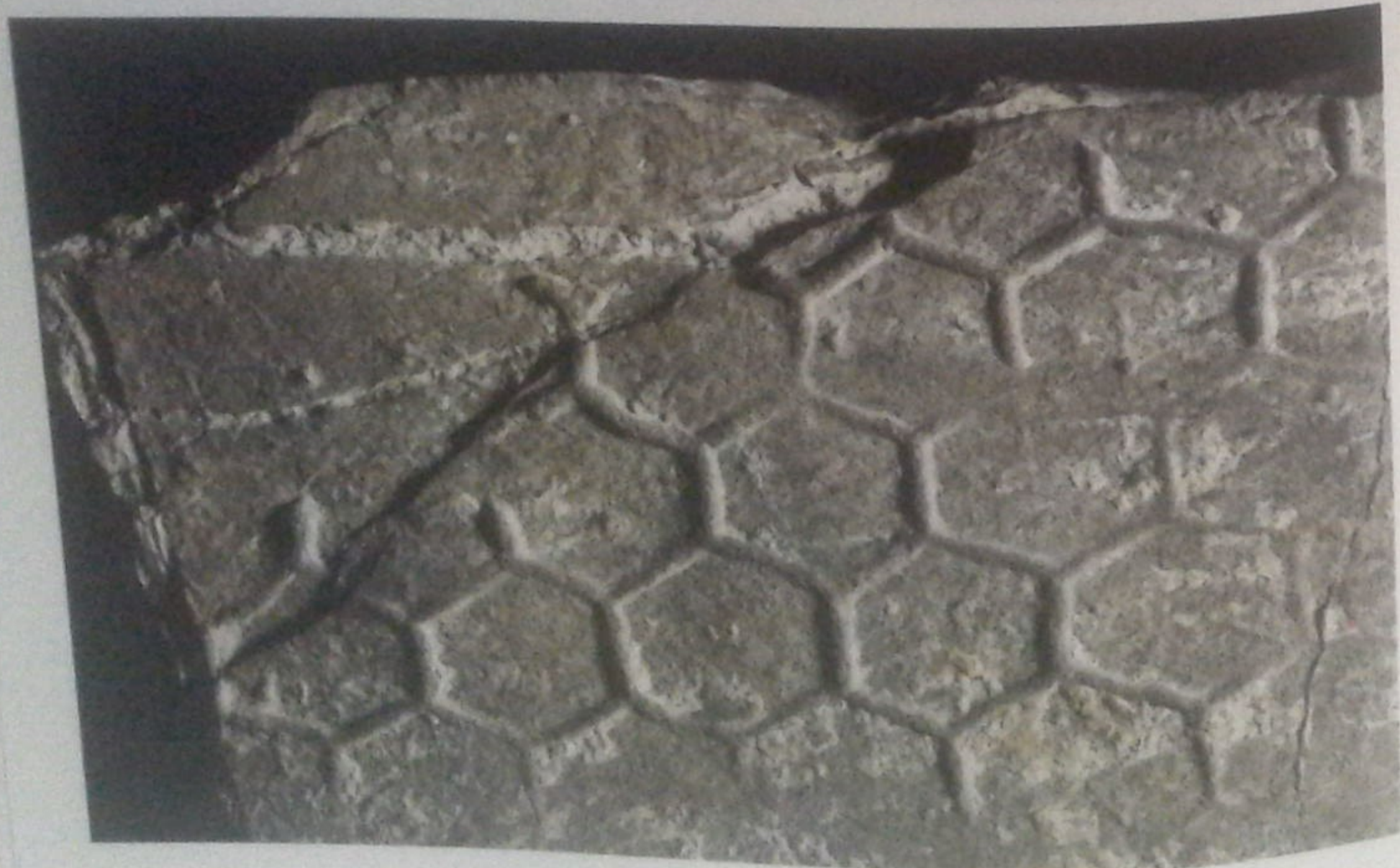
*← Coprolithe de hyène retrouvée dans des dépôts quaternaires de Sicile. L'analyse des coprolithes (excréments fossiles) permet de retrouver le type d'alimentation des animaux disparus et, souvent, de dire de quels parasites internes ils étaient infestés.*







*Helminthoida labirintica*, dans une roche tertiaire. Localité indéterminée, ( $\times 2$ ).



*Paleodictyon sp.*  
Crétacé, Ténouassi  
(Maroc), ( $\times 2$ ).

caractéristique, on y a vu parfois, par erreur, des empreintes de végétaux. Certaines de ces empreintes se rencontrent en Europe dans des formations rocheuses, composées par une alternance rythmique de couches calcaires et argileuses, appelées par les géologues du nom de Flysch, répandues par exemple dans diverses parties des Alpes, de l'Apennin et du Bergamasque, où elles sont d'âge crétacé et éocène.

Les *Chondrites* sont des empreintes laissées probablement par des vers limivores marins et qui apparaissent sous forme de ramifications irrégulières représentant le remplissage de petits canaux creusés par l'animal dans la boue. Outre celles qui se trouvent dans le Flysch, on connaît aussi des chondrites dans les très anciens terrains cambriens. Les *Fucoides* sont au contraire des structures de remplissage de petits tubes ramifiés en forme de plante très semblables aux précédents et dus, eux aussi, à l'action des vers. Les

*Helminthoides* sont constituées par de nombreux sillons équidistants d'environ 2 mm d'épaisseur, parfois disposés concentriquement. Selon certains auteurs, elles sont dues à des vers limivores, selon d'autres ce sont des pistes de gastéropodes privés de coquille et par conséquent non conservés à l'état fossile. Tout à fait différentes des précédentes sont les *Paleodictyon* trouvées dans les terrains de l'Ordovicien au Tertiaire. Celles-ci ont la forme d'un filet régulier à mailles pentagonales, octogonales et surtout hexagonales. On n'en connaît pas la véritable nature et elles sont considérées par beaucoup d'auteurs comme étant d'origine inorganique. On estime aussi d'origine inorganique les *Zoophycos*, que l'on trouve souvent dans les Flyschs et qui présentent une forme de feuille bizarre. Récemment on a découvert cependant qu'elles sont dues à des annélides sédentaires de la famille des *Sabellidae*.

## Recherche et préparation des fossiles

Au chapitre consacré aux protozoaires fossiles, nous avons parlé de la micropaléontologie et des méthodes qu'elle utilise pour la récolte et l'étude des fossiles microscopiques. Nous dirons ici quelques mots sur la récolte et sur la préparation des macrofossiles.

Les invertébrés fossiles se trouvent plus ou moins fréquemment dans toutes les roches sédimentaires compactes ou friables, d'origine marine ou continentale. Les fossiles conservés dans les roches les plus dures, comme les calcaires compacts, les dolomies, etc., sont très difficiles à extraire. C'est pourquoi il faut examiner les surfaces de la roche exposées à l'air car les agents atmosphériques tendent à faire ressortir les fossiles et à les isoler, ou bien encore les niveaux entre deux couches, c'est-à-dire les surfaces de contact de deux couches différentes, beaucoup plus faciles à attaquer. Pour l'extraction d'une roche compacte, on se sert d'un marteau et de ciseaux de dimensions diverses. Pour trouver des fossiles isolés, il faut au contraire chercher attentivement dans les débris et les éboulis à la base des parois rocheuses ou le long des cours d'eau asséchés. Toutefois la valeur des exemplaires ainsi recueillis est moins intéressante car on ne connaît pas exactement le niveau de leur provenance.

Pour les fossiles situés dans des roches friables comme les argiles, le travail d'extraction est moins ardu: il suffira de gratter avec un marteau approprié pour les récolter.

Préparer un fossile signifie le libérer complètement de la gangue rocheuse dans laquelle il se trouve. Cela

s'effectue par des méthodes mécaniques ou, beaucoup plus rarement, par des méthodes chimiques.

Les méthodes mécaniques consistent à enlever avec beaucoup de soin les fragments de gangue rocheuse attachés au fossile avec de petits ciseaux, des pointes d'acier, des trépan de dentiste, en s'aidant parfois de quelques gouttes d'acide chlorhydrique dilué, s'il s'agit de roches calcaires.

Les méthodes chimiques consistent à faire dissoudre par des réactifs chimiques la gangue rocheuse, si celle-ci est d'une nature différente de celle du fossile qu'elle contient. Pour les roches calcaires contenant des fossiles siliceux, on emploie de l'acide chlorhydrique (HCl) dilué à 25%; celui-ci dissout le calcaire et laisse intacte la silice du fossile. Pour récupérer des fossiles calcaires dans des roches non calcaires, on se sert avec beaucoup de précaution d'acide fluorhydrique (HF).

Les fossiles calcaires dans des roches également calcaires peuvent enfin être séparés en chauffant la roche et en la plongeant ensuite dans de l'eau froide.

Il ne faut pas oublier enfin que certains fossiles, surtout ceux d'âge récent, sont très fragiles. C'est pourquoi, avant de les étudier, il convient de les consolider immédiatement, à l'aide d'un mélange de glycérine et de gomme arabique, d'une solution de gomme laque, de vinavyl, ou de vernis au salpêtre. Pour les fossiles encore plus délicats, il est conseillé de les conserver dans de petits tubes de verre sur le fond desquels on mettra un peu de ouate.

## Bibliographie

La classification des invertébrés fossiles est souvent très complexe. Si, en effet, il est assez facile d'arriver au niveau de la classe, de l'ordre et parfois de la famille, il est souvent beaucoup plus difficile d'arriver à donner le genre auquel appartient le fossile. Il existe toutefois quelques ouvrages importants qui traitent de la question. En les consultant on pourra tenter la classification générique. Citons parmi les principaux:

- G. CHARRIER: *Lezioni di paleontologia*. Libreria Editrice Universitaria Levrotto e Bella, Turin, 1955. (Cours polycopié).
- M. B. CITA: *Guida allo studio della micropaleontologia*. La Goliardica, Milan, 1956. (Cours polycopié).
- G. DAL PIAZ: *Lezioni di paleontologia*. Vol. I. Cedam, Padoue, 1956. (Cours polycopié).
- R. C. MOORE: *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America and University of Kansas Press. (Nombreux volumes en cours de publication).
- L. MORET: *Manuel de Paléontologie animale*. Masson et Cie éditeurs, Paris, 1958.
- J. PIVETEAU: *Traité de Paléontologie*. Vol. I, II, III. Masson et Cie éditeurs, Paris, 1952-1953.
- R. R. SHROCK, W. H. TWENHOFEL: *Principles of Invertebrate Paleontology*. McGraw-Hill, New York, 1953.
- Pour parvenir enfin à une détermination spécifique, les traités ne sont plus suffisants et il faut recourir aux périodiques paléontologiques où les spécialistes publient des études particulières ou monographiques. Chaque pays édite un certain nombre de revues, parfois très coûteuses, et souvent difficiles à trouver dans les bibliothèques. Parmi les principaux périodiques paléontologiques européens citons:
- Annales de Paléontologie — Invertébrés et Vertébrés*. Masson et Cie éditeurs, Paris.
- Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. Edité à Modène.
- Géobios, Paléontologie, Stratigraphie, Paléocologie*. Edité par le Département de Géologie, Faculté des Sciences, Université de Lyon.
- Mémoires suisses de Paléontologie*. Edités par une commission de la Société helvétique des sciences naturelles, Bâle.
- Palaeontographia Italica*. Editée à Pise.
- Palaeontographica* et ses suppléments. Edités à Bonn/Stuttgart.
- Palaeontographical Society Monographs*. Editées par The Palaeontographical Society, Londres.
- Palaeontologia Polonica*. Editée par l'Académie polonaise des Sciences, Varsovie.
- Palaeontology*. Edité par The Palaeontological Association, Londres.
- Revue de Micropaléontologie*. Editée à l'Université de Paris.
- Revista española de Micropaléontología*. Empresa Nacional «Adaro», Madrid.
- Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. Editée à Milan.

Les périodiques suivants ont un caractère plus général:

*Bulletin, Compte rendu et Mémoires de la Société géologique de France*. Edités par la Société géologique de France, Paris.

*Ecologiae geologicae Helveticae*. Publiées par la Société géologique suisse, Birkhäuser éditeur, Bâle.

Les volumes suivants ont un intérêt géologique et paléontologique général:

PAUL FOURMARIER: *Principes de Géologie*. Tomes I et II, Liège.

MAURICE GIGNOUX: *Géologie stratigraphique*. Masson et Cie éditeurs, Paris.

LÉON MORET: *Précis de Géologie*. Masson et Cie éditeurs, Paris.

Pour qui voudrait enfin plus de renseignements sur les techniques utilisées dans la préparation et dans l'étude des fossiles, on peut conseiller le volume suivant:

B. KUMMEL et D. RAUP: *Handbook of Paleontological Techniques*. Freeman and Company, San Francisco, Londres, 1965.



