

E. CASIER



**LES
IGUANODONS
DE
BERNISSART**

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE

1978

LES IGUANODONS
DE BERNISSART



Reconstitution d'*Iguanodon bernis-*
sartensis BLG. par P. PEETERS,
sculpteur, sous la direction de l'au-
teur. (Photographie L. NUYTS.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE

Edgard CASIER †

Docteur en Sciences.
Directeur du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés
à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

LES IGUANODONS
DE BERNISSART

A la mémoire de
Louis DOLLO (1857-1931)

Tous droits réservés

EDITIONS DU PATRIMOINE
DE L'INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE
31, rue Vautier
1040 Bruxelles

2^e édition
1978

PREFACE

Lorsque, au seuil du siècle dernier, Georges CUVIER publiait son mémorable ouvrage sur les « *Ossements fossiles* », la Paléontologie prenait naissance en tant que science digne de ce nom. Jusque là empirique, elle entraînait, avec l'Anatomie comparée qui fut également création du génial naturaliste, dans une phase nouvelle de sa montée : celle de l'étude rationnelle. Quoique au sens le plus élevé, il ne s'agissait pourtant encore que de pure Morphologie. Plus tard seulement, vint s'imposer l'idée d'Evolution, amenant des paléontologistes à rechercher les filiations entre des formes qu'ils décrivaient, en un mot à faire de la Phylogénie. La Systématique devait s'en trouver considérablement enrichie et, en bien des points, précisée. C'est un des titres de gloire de la Paléontologie d'avoir ouvert la voie à ce progrès.

Ensuite, et tandis que progressait de son côté la Paléontologie stratigraphique qui devait jouer un si grand rôle dans l'établissement des corrélations géologiques, de nouvelles disciplines biologiques, en étroite relation avec la Paléontologie, prenaient place parmi les préoccupations des chercheurs et achevaient ainsi de donner à cette branche des études de la Vie sa valeur de science majeure. Ainsi naquit notamment, grâce à des esprits tels que MOSELEY, L. DOLLO, et d'autres, la Paléontologie éthologique ou Paléoéthologie, avec laquelle les formes éteintes reprenaient en quelque sorte vie, puisqu'il s'agissait, cette fois, d'interroger leur morphologie pour en déduire leur comportement. En sorte que, depuis, le « Monde perdu », pour employer l'expression rendue célèbre par Conan DOYLE, est loin de l'être absolument.

Au cours des lignes qui vont suivre, l'occasion nous sera donnée d'en voir un des plus beaux exemples car, entre autres vertébrés fossiles, les Iguanodons de Bernissart devaient fournir à Louis DOLLO l'un des meilleurs champs d'application de cette féconde méthode. L'art qu'il déploya en cette occurrence eut même pour résultat une connaissance de ces vertébrés éteints telle qu'il est permis d'affirmer, sans crainte d'exagération, que peu d'organismes actuels sont mieux connus, ni même aussi bien connus, qu'eux, et cela à plus d'un égard.

Venus s'ajouter à ceux déjà acquis à cette date, d'autres progrès dans l'étude même des fossiles ont permis depuis de pousser plus avant l'investigation sur des bases rationnelles. Pour n'en prendre qu'un exemple, disons que c'est à l'expression mathématique de la morphologie des formes éteintes et

de ses variations, un des aspects de la Paléontologie moderne procédant du plus pur cartésianisme, que l'on doit un accroissement appréciable de la rigueur des observations et une interprétation plus exacte de faits en étroite relation avec l'Évolution dans ce qu'elle a de mécanique. Méthode de travail condamnant l'interprétation par trop subjective dont sont empreints certains travaux anciens et mettant souvent en lumière la précarité de leurs déductions.

Les phénomènes qui président aux variations de taille et de proportions, dans les rameaux phylétiques, n'ont pas manqué de faire couler de l'encre, car ils sont de ceux qui s'imposent peut-être le plus à l'observation. S'ils n'ont pas reçu jusqu'ici d'explication définitive au point de vue de leurs causes, du moins quelque lumière a-t-elle été jetée sur leur processus possible. La *Loi de COPE* de l'accroissement différentiel de taille dans les diverses lignées a trouvé ainsi, dans cette forme de l'analyse, son application à l'étude des corrélations anatomiques.

Entre-temps, les connaissances sur les conditions de vie des organismes, du dépôt et de la conservation de leurs restes dans les sédiments ont été accrues par l'avancement non moins remarquable de la Sédimentologie, de la Biostratigraphie, etc. Naguère à peine entrevue, l'étroite interaction des phénomènes étudiés dans les diverses disciplines a conduit à envisager dans leur ensemble les divers éléments d'observation, et c'est avec l'application des notions ainsi acquises que se font aujourd'hui les études de faunes fossiles.

Enfin, notons que, en retour, l'étude des Vertébrés fossiles, aussi bien que celle des Invertébrés, ouvre bien des horizons et a contribué dans nombre de cas à jeter la lumière sur des faits relevant de la Paléoclimatologie, de la Paléocéanographie, etc. (1).

Sous peine d'outrepasser les limites qu'il faut bien s'assigner ici, il ne pourra être donné plus qu'un bref aperçu des principaux résultats acquis grâce à certaines de ces méthodes appliquées à l'étude des « Dinosauriens » en général et, singulièrement, à celle des Iguanodons.

* * *

C'est peu après la période qui, en plein XIX^e siècle, avait vu la mise en lumière des premières lois de l'Évolution, et à l'époque où, sous l'impulsion de paléontologistes célèbres tels que GAUDRY, COPE, MARSH, la Paléontologie

(1) Pour se faire une idée plus complète des progrès de la Paléontologie en général et spécialement de celle des Vertébrés, on ne pourrait assez recommander la lecture de la leçon d'introduction par J.-P. LEHMAN à son cours de Paléontologie au Muséum de Paris (1957 b).

La Paléontologie des Vertébrés occupe une grande place dans le *Traité de Paléontologie* publié sous la direction de J. PIVETEAU. En langue anglaise, il convient de citer comme particulièrement recommandable la *Vertebrate Paleontology* de A. S. ROMER (voir les références complètes à l'index bibliographique de la p. 159).

trouva un essor considérable, que Bernissart fait son apparition dans les annales de la découverte.

Retentissante par son ampleur, elle l'est aussi par l'importance presque inégalable de ce qu'elle représente comme acquis scientifique. Elle l'est encore par la saisissante évocation de la Vie d'autrefois qu'elle constitue. Celui qui, parcourant les salles d'exposition de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, y découvre, sans en être prévenu, la beauté du palier du Crétacé inférieur ne peut qu'en ressentir une impression profonde; de celles qui marquent dans la vie affective. Car peu de vestiges paléontologiques sont aussi évocateurs de ce lointain passé. Il n'est même pas d'exemple, dans le Monde, d'un ensemble pouvant supporter la comparaison avec celui des Iguanodons de Bernissart, alors même que bien d'autres découvertes remarquables ont été faites depuis.

Comme E. DUPONT l'écrivait dans une notice datant de 1905, il s'agissait de « fouilles grandioses, qui ne furent jamais dépassées même dans le Far-West américain ». Il n'est nullement audacieux de prétendre qu'il en est toujours ainsi.

A eux seuls, les Iguanodons justifient une telle appréciation, mais l'existence, avec eux, de nombreux autres vertébrés des plus intéressants et de plantes venait encore accroître l'intérêt de la découverte.

Aujourd'hui encore, malgré le recul du temps, la collection de Bernissart apparaît comme une des plus belles illustrations de la découverte du Passé et comme un message de la vie d'autrefois aux êtres pensants d'aujourd'hui. Il n'est pas interdit de croire qu'elle conservera ce caractère ni que, grâce à la possession de cette collection et aux brillantes études qui en furent faites à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, celui-ci reste à tout jamais un des hauts lieux de la recherche paléontologique.

De telles découvertes n'étant plus guère à escompter on ne pourrait assez se féliciter de l'esprit qui présida à la décision du Conseil d'Administration des Charbonnages de Bernissart, en 1878, d'en faire don à l'Etat. Les conditions de travail actuelles (tout est mécanisé) et, d'autre part, le souci majeur de ne tolérer aucun retard dans l'exécution d'un programme de travaux, telles sont les raisons du pessimisme qui prévaut en cette matière.

En revanche, l'exploration s'est vue intensifiée particulièrement dans le sens de la recherche, par des moyens adéquats, des formes passées jusqu'ici inaperçues en raison de leur petitesse et qui, pour être beaucoup moins spectaculaires que les grands Reptiles secondaires et les majestueux Mammifères tertiaires, ont du moins un rôle non négligeable à jouer dans l'avancement de l'inventaire des richesses de notre sous-sol et, par voie de conséquence, dans la connaissance plus approfondie de sa constitution.

L'utilité est ainsi apparue de faire une rétrospective de la découverte faite à Bernissart et de ses suites, en mettant du même coup à la disposition du visiteur un guide relatif à celle des collections qui a peut-être le plus acquis

la faveur du public et contribué, sans conteste, à assurer de bonne heure à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique son grand renom international.

Mais là ne s'arrête pas le but de cet ouvrage. Il comporte aussi le désir de fournir un aperçu des divers aspects que peut revêtir la recherche paléontologique qui, science indépendante de la Géologie d'une part, et de la Zoologie de l'autre, bien qu'y étant étroitement associée — avec la première par les conditions de gisement, avec la seconde par les filiations des formes éteintes avec les vivantes et la constance des lois biologiques (2) —, compte ainsi ses propres disciplines et méthodes.

Œuvre de vulgarisation, un tel travail est forcément limité aux faits saillants. Il reproduit d'abord, et surtout, l'essentiel des données établies et ayant fait l'objet de publications s'adressant, elles, aux spécialistes.

Dans certains cas, même, il m'a paru indiqué, vu l'incomparable clarté et la précision des notices de L. DOLLO faisant partie de l'exposition au palier du Wealdien, de m'en remettre à celles-ci en en reproduisant textuellement les passages les plus éloquentes. Je ne doute pas que, de cette façon, je ne rejoigne les désirs du lecteur, tout en rendant un hommage bien mérité à leur auteur. Et puis, ne constituent-elles pas elles-mêmes de belles leçons de raisonnement ?

Un autre but encore est de donner au non-spécialiste une idée des multiples problèmes qui peuvent se poser en présence de vestiges fossiles. Problèmes non pas exclusivement d'ordre scientifique, mais aussi souvent techniques, en raison, spécialement dans le cas de Bernissart, de la taille des éléments et des conditions de gisement des plus défavorables à leur extraction.

Enfin, l'ouvrage est destiné à souligner la part que la Paléontologie a prise et est encore susceptible de prendre dans les discussions relatives aux problèmes de l'Evolution, les plus grands qui puissent se poser à l'esprit humain. Mais là, les faits devront céder complètement la place aux hypothèses.

Tels sont les buts que je me suis assignés. Ils s'inscrivent dans la ligne des mesures à prendre en présence de la carence, encore tout récemment dénoncée (3), de relations d'ordre culturel entre chercheurs et grand public, ou entre chercheurs de disciplines non connexes entre elles. Ils ont, d'autre part, reçu l'approbation de M. le Prof. Dr A. CAPART, Directeur de l'Institut, à qui j'exprime toute ma reconnaissance pour l'intérêt qu'il y a porté.

A la vérité, cet ouvrage n'est pas le premier du genre sur les fouilles de Bernissart. Il a été précédé par celui publié, un demi-siècle auparavant, par

(2) C'est le lieu de rappeler la très judicieuse remarque du grand biologiste Paul BRIEN suivant laquelle Paléobiologie et Biologie ne font qu'un. Il y a continuité des principes de la vie en dépit de la diversification des formes et de la complexité croissante des fonctions.

(3) Intervention de M. P. HOUZEAU DE LEHAYE au cours de la 11^e journée d'étude d'*Universitas Belgica* (Communication 25, pp. 63-64).

feu E. DUPONT, alors Directeur du « Musée d'Histoire naturelle » (sans parler des diverses publications plus réduites et d'un caractère moins général sur le sujet). Mais cet ouvrage est depuis longtemps déjà épuisé et il est possible de présenter aujourd'hui un guide plus complètement documenté et surtout mieux illustré, l'accroissement des connaissances sur l'ensemble de la Paléontologie des Vertébrés permettant aussi de faire davantage qu'un bref inventaire de ce qui fut découvert.

Au cours de la préparation du texte et de l'iconographie, j'ai bénéficié du concours dévoué de plus d'un de mes collègues et collaborateurs : le Dr et M^{me} STOCKMANS, qui ont bien voulu attacher leur attention à la partie relative à la végétation wealdienne de Bernissart; le Dr DEMOULIN, qui a réexaminé la question des Insectes; M. C. JACOB, de qui la compétence en ce qui regarde la constitution des sols, en particulier ceux du Hainaut, m'a été très utile au paragraphe consacré à la question du Wealdien. Je les en remercie tous très vivement.

A la documentation iconographique de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique sont venus s'ajouter quelques documents que je dois à l'amabilité du Dr WHITE, du Dr SWINTON et à celle de Mrs M. OWEN, tous trois du British Museum (Natural History), ainsi que du Dr COLBERT et de Mrs NICHOLS, de l'American Museum (New-York).

Le Dr SWINTON, l'un des plus éminents spécialistes des Reptiles fossiles, m'a en outre conseillé et encouragé dans cette entreprise.

Je remercie enfin M. A. ENGELEN pour le soin qu'il a mis à l'exécution des dessins et de l'aquarelle.

LABORATOIRE DE PALÉONTOLOGIE DES VERTÉBRÉS.
INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

I.

LE GITE WEALDIEN DE BERNISSART ET LA DECOUVERTE DES IGUANODONS.

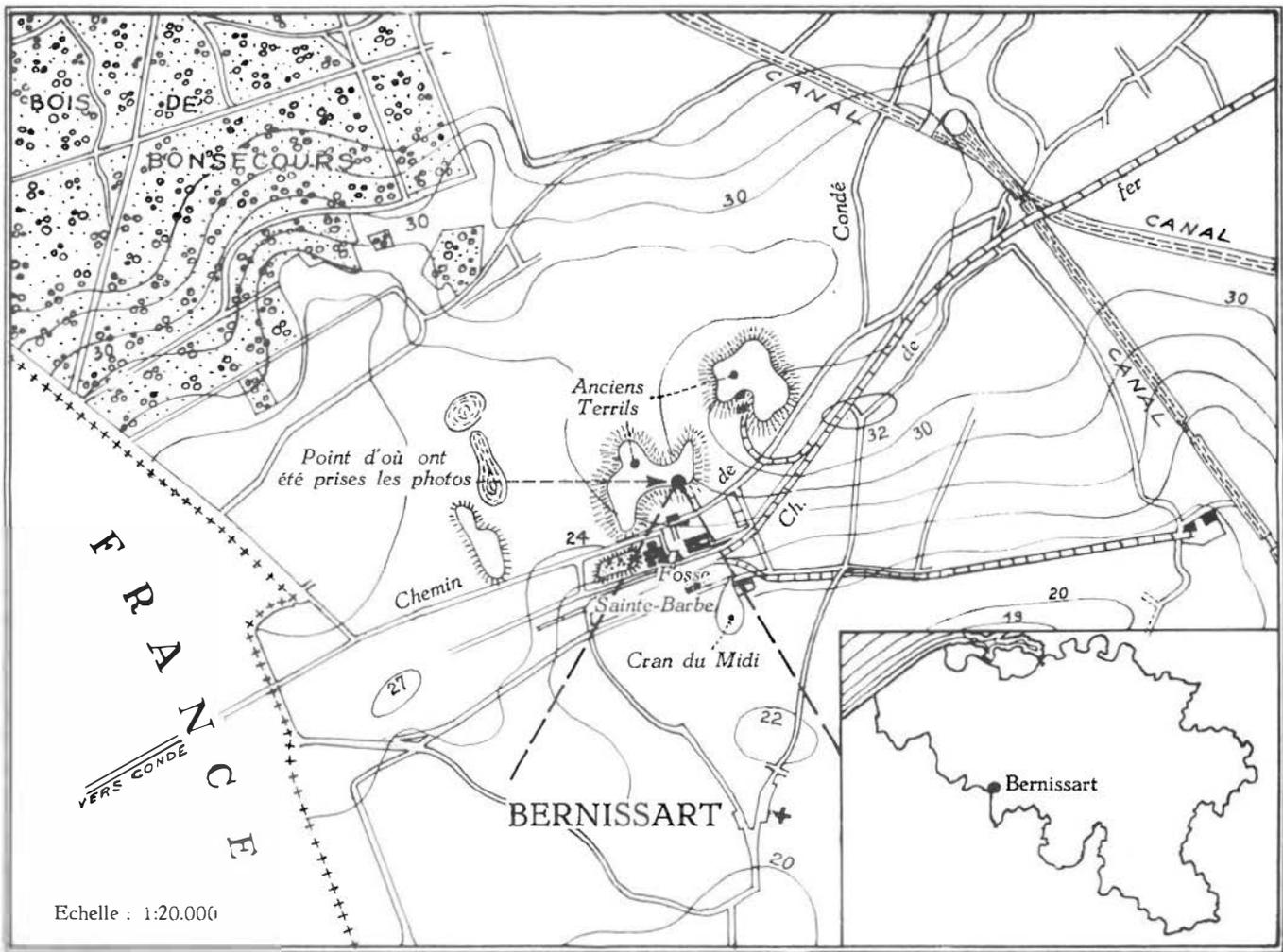
Si après avoir suivi d'Est en Ouest le canal de Nimy à Blaton et qu'arrivé à proximité de cette dernière localité on oblique vers le Sud, on a bientôt la vue attirée par une série d'élévations de terrain tranchant sur l'aspect peu accidenté du paysage environnant (1) : relief résultant d'une défiguration de la topographie naturelle par l'exploitation minière qui, naguère, y fut active (Pl. I, fig. 1).

Aujourd'hui, bien peu de choses rappellent en ce lieu l'aspect qui fut le sien de nombreuses années durant : celui, classique, des localités jalonnant la longue bande du bassin houiller qui, prolongeant sous les formations plus récentes le bassin du Nord de la France, s'étend à l'Est jusqu'à Charleroi et au delà. Plus de bruit de molettes, plus de roulement de wagonnets. Du haut des terrils abandonnés à la végétation qui concourt, avec leur nature schisteuse (et pour cause !), à donner à l'endroit un petit air pseudo-ardennais, l'on n'entend plus que le bruissement du vent dans les bouleaux et les robiniers, s'alliant au chant des alouettes.

Au pied de ces anciens terrils, quelques ruines : celles du siège de la Fosse Sainte-Barbe et d'autres installations du Charbonnage de Bernissart. Immédiatement au Sud et jusqu'à la frontière française toute proche, un paisible village, largement étalé et riant comme le sont les prés qui, parsemés de bosquets, composent les alentours.

Les rares faits historiques qui se rapportent à la région — le seul événement quelque peu saillant fut, au XVII^e siècle, le siège que Louis XIV imposa à la place — et les quelques découvertes d'objets néolithiques ou plus récents, n'auraient suffi à lui assurer quelque célébrité. Un événement survenu à la fin du XIX^e siècle vint lui en conférer une : la découverte de l'un des plus remarquables gîtes de vertébrés fossiles du monde.

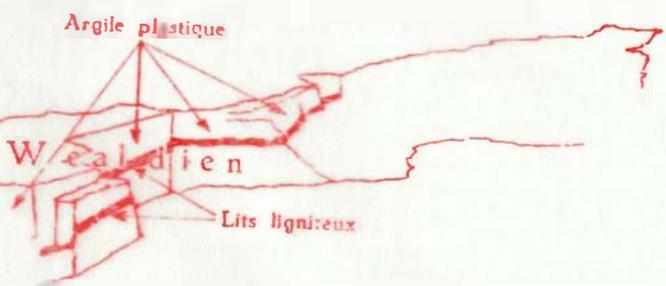
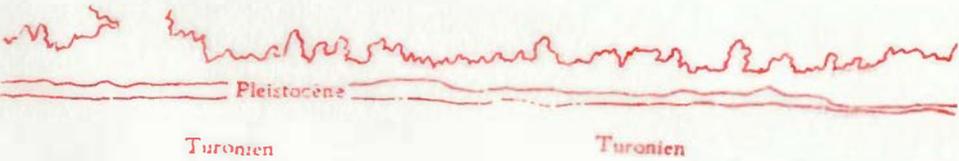
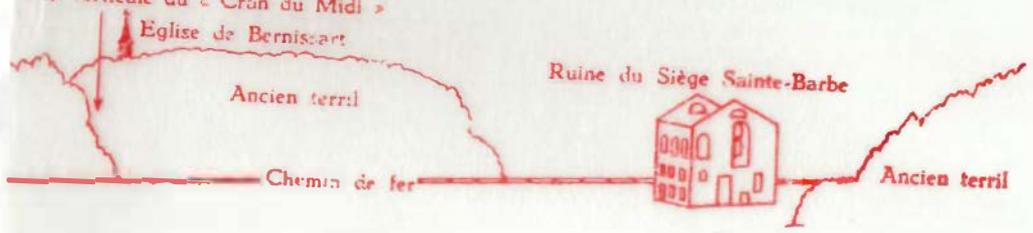
(1) Altitude au seuil de l'église : 21 m; maximum : 32 m. Voir aussi fig. 1.

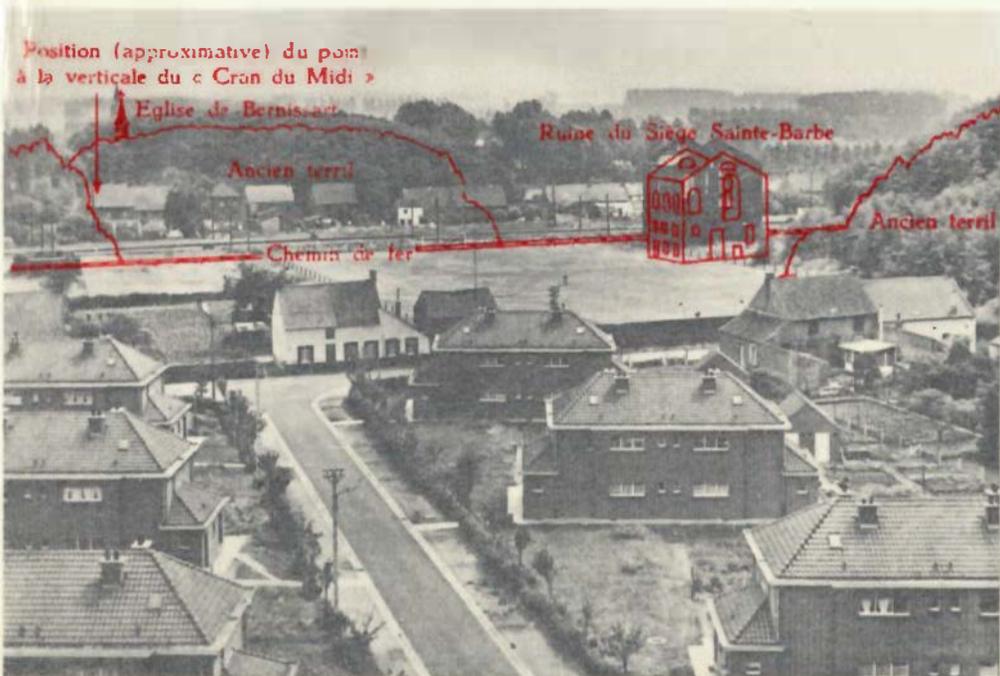


Echelle : 1:20.000

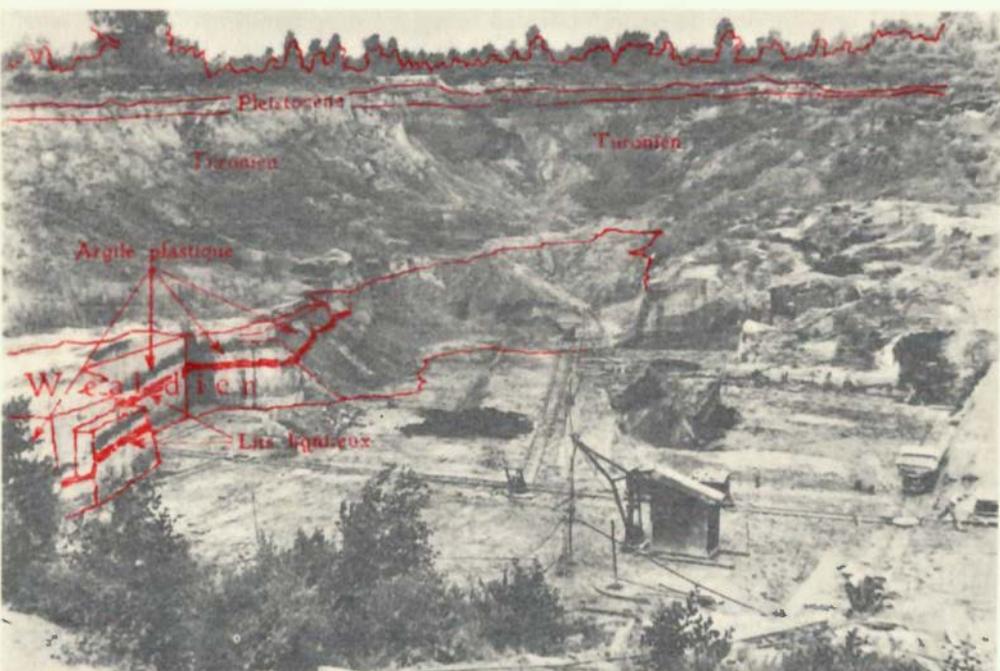
Fig. 1. — Carte de Bernissart, pour situer le point de découverte des fossiles wealdiens : le « Cran du Midi ». (d'après la Carte topographique de Belgique au 1 : 20.000).

Position (approximative) du point
à la verticale du « Cran du Midi »





Le site de Bernissart. Vue prise du haut de l'un des anciens terrils (point et angle de prise de vue indiqués sur la carte de la figure I dans le texte).



Exploitation de l'argile plastique wealdienne à Baudour (Hainaut). Carrière DUTALIS. Cette argile plastique est utilisée pour la fabrication de produits réfractaires et céramiques. Remarquer la présence de lits ligniteux.



Le site de Bernissart. Vue prise du haut de l'un des anciens terrils (point et angle de prise de vue indiqués sur la carte de la figure I dans le texte).



Exploitation de l'argile plastique wealdienne à Baudour (Hainaut). Carrière DUTALIS. Cette argile plastique est utilisée pour la fabrication de produits réfractaires et céramiques. Remarquer la présence de lits ligniteux.

1878, UNE DATE DANS L'HISTOIRE DE LA DECOUVERTE PALEONTOLOGIQUE.

C'est là, en effet, qu'en avril 1878 le percement d'une galerie de recherche à partir de la fosse n° 3, dite Fosse Sainte-Barbe (2), de la S. A. des Charbonnages de Bernissart, fit rencontrer fortuitement une accumulation d'ossements fossiles, les premiers d'une série qui devait, par la suite, s'avérer imposante.

Les péripéties de la découverte proprement dite et la succession des interventions qui y firent suite, — depuis la découverte des premiers indices par l'ingénieur LATINIS et le porion MOTUELLE jusqu'à l'examen des ossements par P.-J. VAN BENEDEN — ayant été relatées à maintes reprises (3), il est superflu de les reprendre en détail ici. Rappelons seulement que le Conseil d'administration du charbonnage eut le geste louable d'assurer au patrimoine scientifique national la propriété du matériel découvert, ce que perpétue d'ailleurs l'existence dans la nomenclature paléontologique d'une série de formes dont le nom spécifique est dédié à l'un ou l'autre des membres de ce conseil.

Le caractère fortuit de la découverte et aussi, faut-il le dire, les conditions médiocres d'éclairage eurent pour conséquence qu'on ne s'aperçut de la présence de fossiles qu'après avoir traversé de part en part l'un des squelettes d'Iguanodon. Cet exemplaire, qui était probablement complet, fut ainsi en grande partie détruit. Il semble, d'ailleurs, que divers débris aient été rencontrés dès 1877 sans qu'on y fasse autrement attention, car cette date a été à diverses reprises citée comme étant celle de la découverte (c'est le cas dans une notice de E. DUPONT, datant de 1897).

L'intervention rapide des services de l'Institut (alors Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique), alertés par C. ARNOULD, ingénieur principal des mines du Hainaut, fit que les recherches des ossements furent rapidement entreprises et menées méthodiquement et sans désespérer, jusqu'au jour où une secousse tellurique, ayant provoqué des affaissements de terrain et une inondation, vint en interrompre temporairement le cours (août 1878).

LES CONDITIONS DE GISEMENT. LES « CRANS ».

C'est en traversant une poche de terrain étranger au Houiller que les mineurs se sont trouvés en présence des fameux fossiles. Ces solutions de continuité du Houiller ne leur étaient nullement inconnues et avaient d'ailleurs, de longue date, reçu l'appellation toute locale de « crans » ou « failles circulaires ».

(2) Surface à la cote 24 m; galerie de recherche en question à 322 m de profondeur.

(3) Une relation très documentée de ces faits a été publiée il n'y a guère par M. G. SOHIER, le fils de l'ingénieur A. SOHIER qui a joué un rôle dans ces circonstances lorsqu'il eût succédé à l'ingénieur LATINIS (« Journal de Mons et du Borinage », 26 mars 1954).

Coupe générale Nord-Ouest Sud-Est (Bernissart).

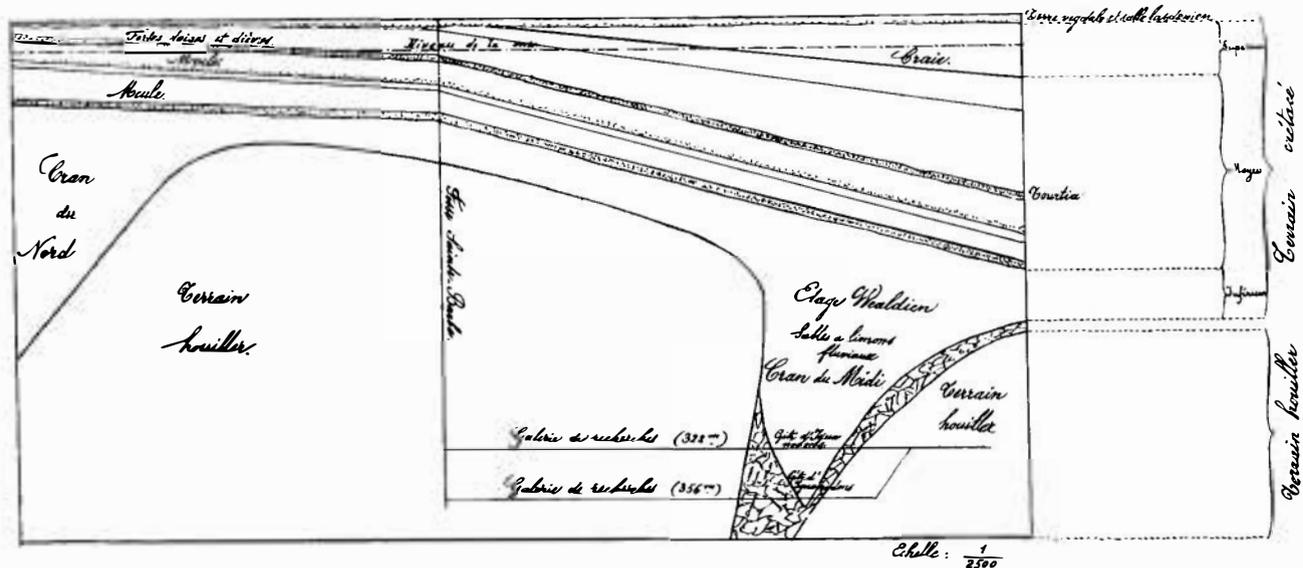


Fig. 2. — Coupe schématique des formations rencontrées, à Bernissart, par la Fosse Sainte-Barbe et les galeries atteignant et traversant le « Cran du Midi » (d'après un document datant de l'époque de la découverte). Termes de mineurs : Fortes-toises = marnes crayeuses à concrétion siliceuse; Dièves = marnes; Tourtia = poudingue à ciment marneux. Les « fortes-toises », les « dièves » et le « tourtia » indiqués sur cette coupe appartiennent en réalité au Turonien (Crétacé supérieur marin); la meule (Meule de Bernissart au Cénomaniens (également Crétacé supérieur marin)).

Ce ne sont, en réalité, pas autre chose que des puits naturels et il en est de nombreux dans le Hainaut (à l'ouest de Charleroi) (fig. 4). Il en existe même, bien qu'ils y soient plus rares, dans l'extrême nord de la France.

C'est à F. L. CORNET et A. BRIART (1870) que l'on doit la première étude importante des « crans ». Ils nous les montrent de section curviligne, arrondie ou elliptique, et disposés verticalement ou obliquement, à inclinaison variable d'ailleurs dans un même cran et pouvant aller de 90 à 66° (4).

En 1923, et cela est sans doute encore vrai aujourd'hui, on n'avait connaissance d'aucun puits naturel du Houiller à terminaison inférieure et l'un d'eux a pu être repéré sur une hauteur, verticale, de 200 m (A. RENIER) (fig. 4).

Quant au « cran du Midi », celui qui nous intéresse plus particulièrement ici, il a donné lieu, dès après la découverte du gisement fossilifère qu'il renfermait, à des levés stratigraphiques et à sa description (Fig. 2). Selon F. L. CORNET, le remplissage est fait d'argile ligniteuse à laquelle la pression paraît avoir donné une compacité et une stratification remarquable. Mais il renferme aussi des débris de houille, de schistes et des grès houillers.

Les restes d'iguanodons et d'autres organismes ont été rencontrés en premier lieu à la profondeur de 322 m (5), dans une argile en bancs nettement stratifiés, mais avec, par ci, par là, des inclinaisons pouvant aller jusqu'au redressement.

Les observations faites à la faveur du percement d'une deuxième galerie devaient bientôt permettre de constater que le gisement s'étendait en profondeur au moins jusqu'à un niveau de 356 m sous la surface du sol. Ce dernier niveau correspond à une profondeur de 206 m à partir de la surface du Houiller (6).

En tout, et selon E. DUPONT (1897), les restes d'iguanodons ont été trouvés dans quatre niveaux ossifères répartis dans une épaisseur totale de terrain de trente-quatre mètres (entre les profondeurs de 322 et 356 m).

Un « travers bancs » a permis de constater ultérieurement (1918) que le cran y renfermait en profondeur une brèche constituée de roches houillères. Ainsi, le cran du Midi se montrait analogue en tous points aux puits naturels du Houiller déjà connus et, dans son cas aussi, la terminaison du remplissage wealdien n'impliquait pas celle du puits lui-même.

Quant à l'origine de tels accidents de terrain, elle a donné lieu, de son côté, à des interprétations diverses.

Tandis que D'OMALIUS D'HALLOY, le « Père de la Géologie belge », crut à leur origine geysérienne et que G.-A. LEBOUR (1875) y voyait pour sa part des vestiges de cheminées volcaniques, les « crans » firent plus tard l'objet d'une étude approfondie de la part de J. CORNET et R.-G. SCHMITZ, parue

(4) On trouvera aussi une étude détaillée et plus récente des puits naturels dans une note de A. RENIER (1923).

(5) Le « cran » avait toutefois déjà été atteint auparavant par une galerie à la profondeur de 260 m.

(6) F. L. CORNET place le niveau de — 322 m à 172 m sous la surface du terrain Houiller.

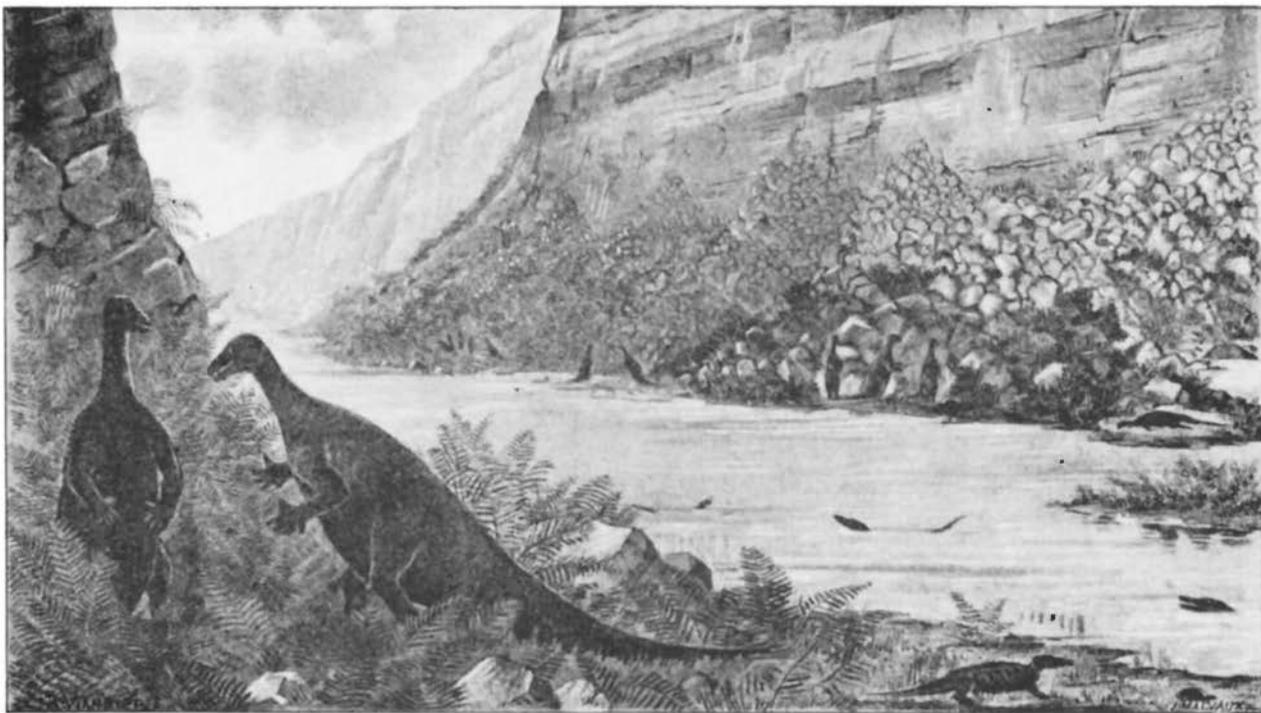


Fig. 3. — La prétendue « Vallée bernissartienne » de E. DUPONT.

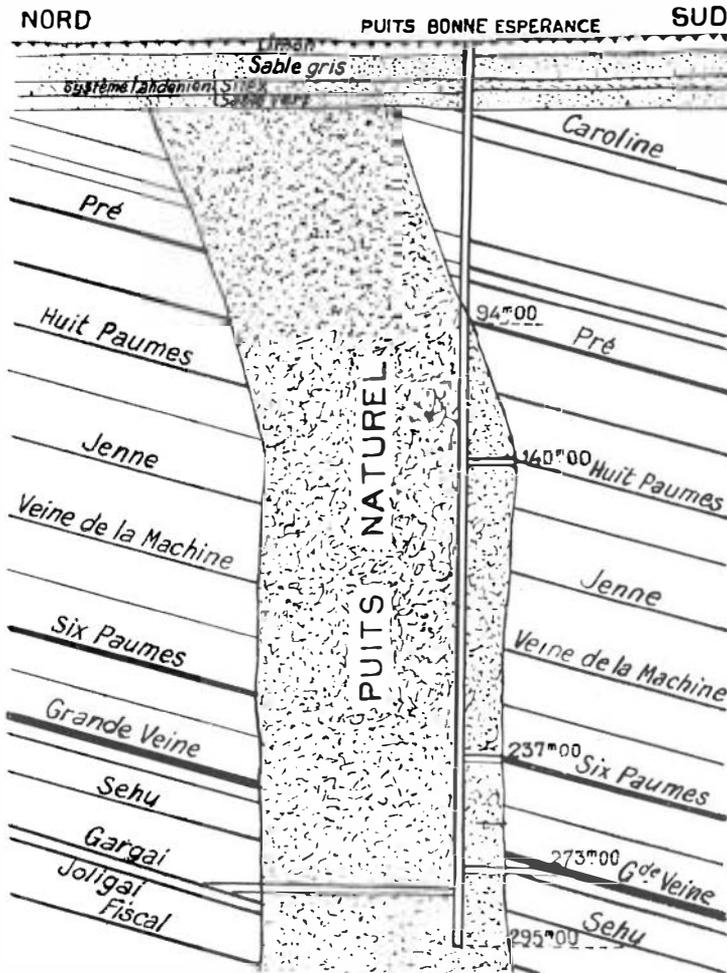


Fig. 4. — Section schématique d'un puits naturel du Houiller au siège Bonne-Espérance du Charbonnage de Sars-Longchamps, à La Louvière (Hainaut) (d'après F. L. CORNET et A. BRIART).

en 1899 et dont les conclusions réduisaient à néant non seulement ces deux hypothèses, mais aussi celle avancée entre-temps, mais spécialement pour le cas de Bernissart, par E. DUPONT, et selon laquelle l'origine de l'accident, dans ce cas, était à mettre sur le compte de l'existence en ce lieu d'une vallée, au cours du Wealdien (fig. 3) (7).

(7) D'après DUPONT, le gisement devait être situé dans une vallée dont le fond était un marais traversé par un cours d'eau.

CORNET et SCHMITZ, de leur côté, expliquaient la genèse de ces accidents à partir de cavités formées par les eaux courantes (rivières souterraines) au sein du calcaire sous-jacent, en l'occurrence le Calcaire dinantien qui appartient comme le Houiller au Carbonifère mais est d'origine marine. L'effondrement progressif du Houiller dans ces cavités aurait donné ainsi naissance à ces sortes de cheminées. Ce qui écarte *a priori* toute identification (sauf peut-être celle du processus même de dissolution du carbonate de calcium) avec les poches de dissolution attribuables à une telle action de décalcification par les eaux météoriques mais, dans ce cas, à partir de la surface, et dont les phases de la formation sont parfaitement connues (Pl. II, fig. 2).

Il existe actuellement des cavités du calcaire susceptibles de constituer plus tard de tels puits naturels : les avens, dont le plus bel exemple est le Puits de Padirac (département du Lot, en France). Quant aux effondrements auxquels ils donnent lieu, il s'en produit encore de nos jours : c'est à un tel phénomène, « la rupture du plafond de cavités produites, dans le calcaire carbonifère sous-jacent, par l'action dissolvante des eaux chargées d'acide carbonique », que M. LERICHE a attribué un effondrement important du sol qui s'est produit, en 1928, aux environs de Tournai (8).

Que la progression des « crans » se soit faite de bas en haut, la preuve en est donnée par l'existence de puits qui se terminent en cul-de-sac vers le haut, sans atteindre même la surface du Houiller, puits naturels auxquels a été donné, pour cette raison, le nom de « puits aveugles » (9).

L'âge de ces puits naturels a aussi été discuté. Dans leur étude de 1870, F. L. CORNET et A. BRIART ont exprimé l'avis que l'absence de roches tertiaires dans la masse de remplissage et la constitution de celle-ci par des débris de houille, de schistes et grès houillers, ainsi que de roches crétaciques, indiqueraient un remplissage postérieur au Crétacé, mais antérieur, toutefois, au Landénien et qui daterait, par conséquent, du début du Tertiaire. Pour A. RENIER, qui a repris le problème beaucoup plus récemment (1923), bien que cet âge ne soit pas bien établi, il faut le considérer comme très ancien, mais cependant post-hercynien. Tout mouvement aurait cessé depuis le Tertiaire.

AGE DU GISEMENT DE BERNISSART ET PARTICULARITES DU TERRAIN WEALDIEN.

Nous avons vu plus haut que le sédiment — une argile gris-clair — qui, aux profondeurs de 322 et 350 m, participait au remplissage du « cran du Midi », appartient au Crétacé inférieur et, plus précisément, au Wealdien. Comment a-t-on pu l'établir ?

(8) M. LERICHE, 1928 (note comportant une photographie de l'excavation formée à Templeuve, près Tournai).

(9) Des « puits aveugles » sont connus au Charbonnage de Sacré-Madame (d'après HARDY, 1919) et à celui de Courcelles-Nord (RENIER).



Poche de débris ligniteux dans l'argile plastique wealdienne.
à Baudour, Hainaut (Carrière DUTALIS).



Une poche de dissolution dans le Tuffeau de Maestricht
(Crétacé supérieur), à Eben-Emael (Limbourg).

Cet âge a été déduit des caractères paléontologiques, la méthode de la succession des couches s'étant montrée défailante par suite d'importantes lacunes. On sait que, bien souvent, c'est à la comparaison des faunes et des flores que l'on doit les données les plus précieuses sur les corrélations stratigraphiques à courtes, et parfois à grandes distances. Dans le cas présent, la faune et la flore étant continentales, il n'eût pas été possible de faire appel à des données comparatives lointaines, ainsi que la chose peut se faire lorsqu'il s'agit de faunes marines (les Sélaciens jouent un grand rôle en cette matière), mais, heureusement, il ne fallait pas aller chercher bien loin : la flore (d'après SEWARD), la faune ichthyologique, les Iguanodons eux-mêmes, connus du Wealdien (Crétacé inférieur) d'Angleterre, tout courrait à indiquer ce même âge, démontrant du même coup l'inexactitude des conclusions de E. VAN DEN BROECK (1899) qu'un examen sommaire de la faune avait conduit à considérer le dépôt en question comme d'âge portlandien (Jurassique tout à fait supérieur).

Le tableau ci-après permet de se rendre compte de la position occupée par l'étage Wealdien dans la succession des terrains géologiques en général et de ceux de Belgique en particulier. On y verra que cet étage, qui tire son nom d'une région du Sud-Est de l'Angleterre, le Weald, est le premier terme de la série éocénétique (ou Crétacé inférieur) et l'équivalent continental du Néocomien de l'échelle des formations marines. Le Wealdien de Bernissart n'en serait que la partie inférieure, à laquelle a été donné autrefois le nom de Valanginien (10).

L'origine de l'argile wealdienne de Bernissart, à laquelle on a parfois donné le nom de « Bernissartien », a été attribuée à des dépôts lacustres et marécageux, et peut-être aussi d'eaux courantes encore que ce soit moins probable.

Si, à Bernissart, cette argile ne peut être atteinte qu'à grande profondeur, il n'en est pas de même en d'autres points du Hainaut. A Baudour, par exemple, elle n'est recouverte que de quelques mètres de sédiments turoniens (Crétacé supérieur) et pléistocènes, et elle y est exploitée à ciel ouvert pour la fabrication de produits réfractaires et de céramiques (autrefois, aussi, de poteries grossières) (Pl. I, fig. 2).

On peut y voir une forte inclinaison des couches d'argile, mise en évidence par celle de plusieurs niveaux ligniteux restés toutefois non plissés. On peut y voir aussi quelques poches de lignites (Pl. II, fig. 1).

(10) La légende de la Carte géologique de la Belgique (Ed. 1929, p. 57) définit comme suit l'ensemble des formations wealdiennes de Belgique :

Etage Wealdien (W).

Graviers, conglomérats et cailloutis de roches primaires (W).

Sables et grès blancs, sable ferrugineux ou ligniteux (Ws).

Argiles blanches, grises ou noires, réfractaires (Ww).

Argiles rouges (« Bolus ») (Wb). Ligniteux (WI). Limonite (Wfe).

En somme, il conviendrait plutôt de désigner l'étage par le terme de Néocomien, qui est celui du cycle sédimentaire marin correspondant, et de ne parler que d'un *facies* fluvio-lacustre du Néocomien, ou *facies* wealdien du Néocomien.

En général, cependant, le facies wealdien, qui a dû se déposer dans une grande partie du Hainaut, ne subsiste plus qu'en certains points où sa position dans des dépressions du terrain houiller l'a mis à l'abri de l'érosion marine au cours des transgressions du Crétacé supérieur.

D'après les estimations récentes des durées respectives des périodes géologiques, le Crétacé aurait débuté il y a entre cent vingt et cent quarante millions d'années. C'est donc de cet ordre que doit être l'âge de la faune et de la flore de Bernissart (11).

(11) Faut-il rappeler, à la suite de A. RENIER (1923, p. 967, en première note) que « c'est dans cette argile typiquement wealdienne qu'ont été rencontrés exclusivement les Iguanodons et nullement dans les roches houillères, ainsi que paraît l'avoir compris M. LEMIERE (cf. STEVENSON, 191-, p. 110) qui en a conclu à la faillite de la Paléontologie stratigraphique, les Iguanodons étant classiquement des formes d'âge jurassique ». LEMIERE se trompait même doublement puisque les Iguanodons sont en réalité crétaciques.

II.

EXTRACTION, MONTAGE ET MISE EN VALEUR DES MATERIAUX DECOUVERTS.

La découverte faite à Bernissart est de celles qui sont dues au hasard. Rares sont d'ailleurs les découvertes d'une telle ampleur qui furent le fruit de recherches préalables : c'est aussi à l'exploitation ou à des grands travaux de terrassement que l'on doit la remarquable collection des Mosasauriens du Hainaut (carrières BERNARD), celle non moins remarquable des Cétacés du Tertiaire d'Anvers (grands travaux des forts), et il est bien regrettable que, par suite de la mécanisation du travail d'extraction, de telles découvertes ne sont plus guère à espérer.

Mais, pour n'avoir pas été le résultat de laborieuses recherches préliminaires, la découverte de Bernissart n'en posa pas moins un grave problème lorsqu'il s'agit de la mettre à profit.

DEGAGEMENT ET PREPARATION.

Ce que furent les péripéties du dégagement, ce que furent les difficultés rencontrées et les moyens mis en œuvre pour y remédier, L. DE PAUW, chargé d'en diriger l'exécution en collaboration avec des membres du personnel du charbonnage (1), le relate dans sa note de 1902.

Les conditions du gisement — bien différentes, nous l'avons vu, de celles d'un simple affleurement ou d'une coupe à ciel ouvert —, les dimensions exceptionnelles des ossements et leur consistance molle, autant de circonstances qui rendirent cette extraction des plus laborieuse et obligèrent à y consacrer un long laps de temps et le concours d'un nombreux personnel.

Tandis que l'ensemble des opérations de préparation, de montage et d'étude portèrent sur un quart de siècle, le dégagement à lui seul exigea trois

(1) Les ingénieurs du Charbonnage de Bernissart qui se sont succédé depuis 1878 jusqu'à la fin du XIX^e siècle, furent, d'après VAN DEN BROECK : MM. LATINIS, SOHIER et CREMONT. Une équipe d'ouvriers mineurs fut mise à la disposition du Musée par le charbonnage.

années de labeur opiniâtre. Il se fit par isolement de blocs comprenant à la fois les ossements et leur gangue d'argile, mis en plâtre avec renforcement au moyen de cercles métalliques, certains de ces blocs, plâtre compris, allant jusqu'à peser plus d'une tonne et leur ensemble au-delà de cent tonnes.

Le soin avec lequel des levés de la position exacte des blocs furent exécutés permit, par la suite, une reconstitution exacte des séries d'éléments, ceux-ci rétablis dans leurs relations primitives les uns par rapport aux autres (Pl. III et IV).

Les diverses phases de ces opérations ont été consignées comme suit dans la note de L. DE PAUW : « Chaque plan, écrit-il, fut levé avec le plus grand » soin, à la planchette. Une planchette était établie à proximité de l'endroit où » un ossement avait été découvert. Au milieu de la planchette était fixée une » pointe à laquelle on attachait un décamètre, qu'on déroulait à même et dont » l'extrémité était conduite jusqu'à l'os ».

En même temps, les plus grandes précautions étaient prises pour le repérage des pièces, ainsi que pour la consolidation préalable.

Mais laissons, cette fois, E. DUPONT exposer certaines phases de l'extraction des Iguanodons : « ...chaque iguanodon rencontré était désigné au fur » et à mesure des découvertes, par une lettre de l'alphabet : A, B, C, D... » Et chaque bloc recevait, en outre, un numéro : A1, A2, A3, etc., qui per- » mettait de le repérer aussitôt sur un plan d'extraction qui devait devenir un » plan d'assemblage et assurer l'homogénéité des squelettes montés et des » spécimens en gisement. Ces plans sont conservés, avec le plus grand soin, » dans les archives du Musée, comme pièces justificatives, tant pour les » montages que pour les assemblages en gisement ».

Comme le notait aussi l'auteur de ces lignes, l'assurance a pu être ainsi acquise que les ossements assemblés appartiennent respectivement au même individu.

Quant à la consolidation, elle était obtenue par l'immersion des ossements dans de la colle forte de menuisier, la reconstitution des parties manquantes étant assurée par un recours au carton-pierre.

Les efforts déployés en l'occurrence furent couronnés de succès. Il n'est que de voir la beauté des squelettes reconstitués dans la Salle des Vertébrés de Belgique de l'Institut royal pour se rendre compte de la façon remarquable, surtout pour l'époque, avec laquelle cette vaste et délicate entreprise fut menée à bien.

MONTAGE ET EXPOSITION.

Le montage, lui-même, représente une somme de travail et d'énergie qui force l'admiration. Le premier essai en fut ébauché en 1880 et parfait en 1883 sur les données découlant d'études faites, entre-temps, par L. DOLLO.

Un individu fut ainsi reconstitué, suivi de huit autres. Mais voyons d'un peu plus près de quelle façon il fut procédé à ces reconstitutions des squelettes .

Explication de la Pl. III :

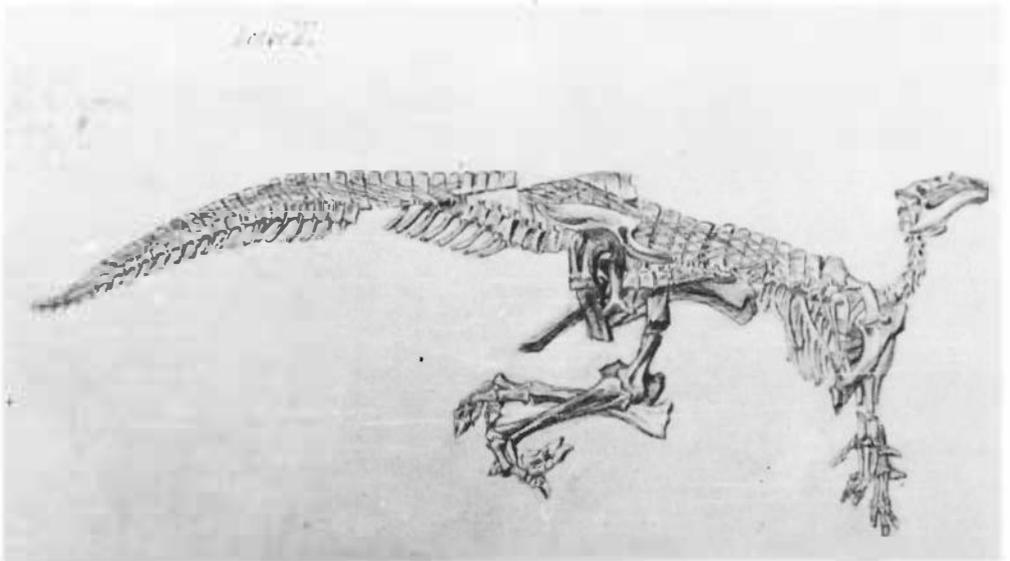
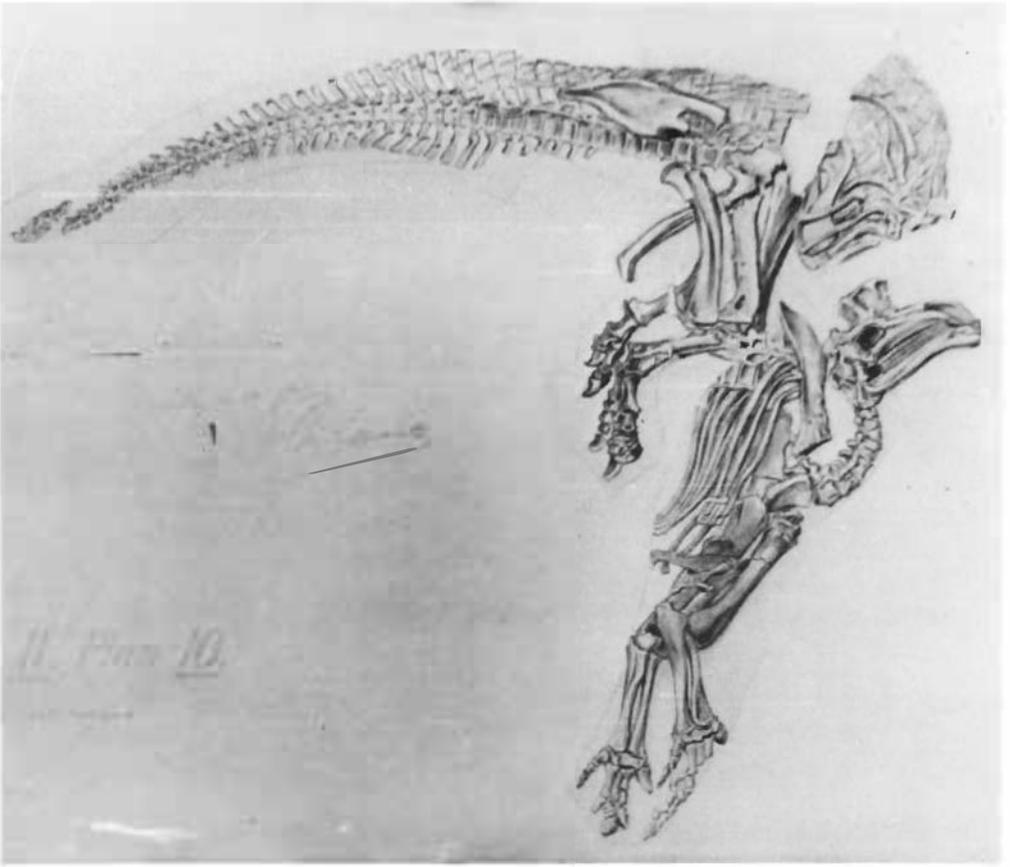
Mise en plâtre et dégagement des Iguanodons de Bernissart.

A-B : Documents iconographiques relatifs au repérage et à la reconstitution des exemplaires d'*Iguanodon bernissartensis* BLG n^{os} 1535 (N) et 1722 (M). On y voit aussi la tête du « petit crocodile » (*Bernissartia fagesi* DOLLO) (1); C : Aspect actuel des mêmes exemplaires, dans la fosse des Iguanodons en position de gisement (Plan, n^{os} 8 et 9). Le petit crocodile est aujourd'hui monté et exposé (Pl. XXV, fig. du dessous).

(1) Le document de la fig. B était accompagné de la notice suivante :

» « On voit, ici, les blocs, avec leurs repères, tels qu'ils ont été dessinés, dans la mine, vers 350 m de profondeur, pendant l'extraction.

» Ce plan, dont l'original est conservé dans les Archives du Musée, établit que les Iguanodons en gisement sont bien exposés dans l'état même où ils se trouvaient à l'intérieur des couches wealdiennes. Il montre, aussi, que les Iguanodons montés sont reconstitués, chacun, avec les ossements d'un seul individu, puisque nous avons de pareils documents pour tous les Dinosauriens de Bernissart. »



Deux des dessins exécutés, en 1882, par G. LAVALETTE, d'après deux exemplaires d'Iguanodons tels qu'ils se trouvaient en place dans le gisement :

Au-dessus : *Iguanodon bernissartensis* BLG. (ex. n° 5 du plan);
En dessous : *I. mantelli* v. MEYER (n° 29 du plan).

A cette époque, les moyens utilisés pour le dégagement et le montage des squelettes fossiles étaient encore peu perfectionnés, voire rudimentaires, et c'est à l'aide de cordages fixés à des madriers assemblés en échafaudages qu'était assurée la sustentation des ossements, les montures métalliques ne venant s'ajouter qu'après achèvement complet de l'assemblage, dans la position supposée être celle de la vie.

Ces premiers essais furent exécutés dans la Chapelle Saint-Georges (2), qui, à la fin du XIX^e siècle, servait d'atelier de l'ancien Musée d'Histoire naturelle et c'est ainsi que l'on peut voir sur l'un des documents photographiques de l'époque reproduits ici (Pl. V), le crâne d'un premier exemplaire dressé à près de cinq mètres, au voisinage des délicates nervures ornant la voûte de l'ancien sanctuaire. C'est là aussi — plus exactement dans la cour — que fut exposé, en 1883, le même exemplaire complètement monté, protégé par une vitrine (Pl. VI) et soumis à une surveillance attentive, destinée à dépister les atteintes éventuelles à sa bonne conservation (fig. 5).

Samedi 29 Septembre 1883. La pyrite continue à se décomposer sur Goniophol (non monté) et sur Iguanodon (2). On l'enlève à on met du carton-pierre où il en faut.
Pas de danger pour le moment.
T = 19°.
H = 90.
L'aid. Naturaliste,
Gouvy.

Fig. 5. — Reproduction d'une annotation autographe de L. DOLLO au cahier d'inspection des ossements exposés au Musée d'Histoire naturelle (1888).

(2) Ancien oratoire du Palais des Princes de Nassau, édifié au XV^e siècle, mais rebâti en 1516 (HYMANS, *Bruxelles à travers les âges*). Récemment encore, cet ancien oratoire servait de salle de lecture des Archives générales du Royaume et il est à espérer qu'il pourra être conservé dans l'ensemble de la Bibliothèque Albertine.

A la fin du siècle, cinq exemplaires se trouvèrent ainsi montés et exposés au public, mais, cette fois, dans une des salles du bâtiment aujourd'hui en voie de désaffectation au Parc Léopold.

Depuis la date (1902) où les exemplaires reconstitués furent transférés dans la « Galerie Nationale », qui venait d'être construite dans ce même parc et qui les abrite actuellement, ceux-ci, au nombre de dix, se présentent au visiteur en un groupe imposant, disposé sur un vaste socle occupant tout l'emplacement utile de l'une des deux moitiés du palier consacré aux Vertébrés du Crétacé inférieur (Pl. VII).

Depuis une vingtaine d'années, grâce à l'active campagne menée par le Directeur V. VAN STRAELEN en faveur d'une protection plus efficace de ce précieux matériel, l'ensemble est entouré d'une vitrine aux vastes proportions, destinée à assurer aux pièces exposées le maintien de conditions atmosphériques aussi stables qu'il se peut, tant au point de vue thermique qu'au point de vue hygrométrique, cette stabilité étant surveillée au moyen d'appareils enregistreurs.

Les Iguanodons y sont accompagnés de notices explicatives (de E. DUPONT ou de L. DOLLO), avec illustrations (3).

Les exemplaires moins complets furent disposés, tels qu'ils se présentèrent individuellement dans le terrain, en un groupe placé sur un massif en ciment, au fond d'une fosse occupant l'autre moitié du palier du Crétacé inférieur. La disposition des individus les uns par rapport aux autres n'ayant pas pu être respectée, l'ensemble présenté là ne correspond plus à celle-ci (Pl. IX).

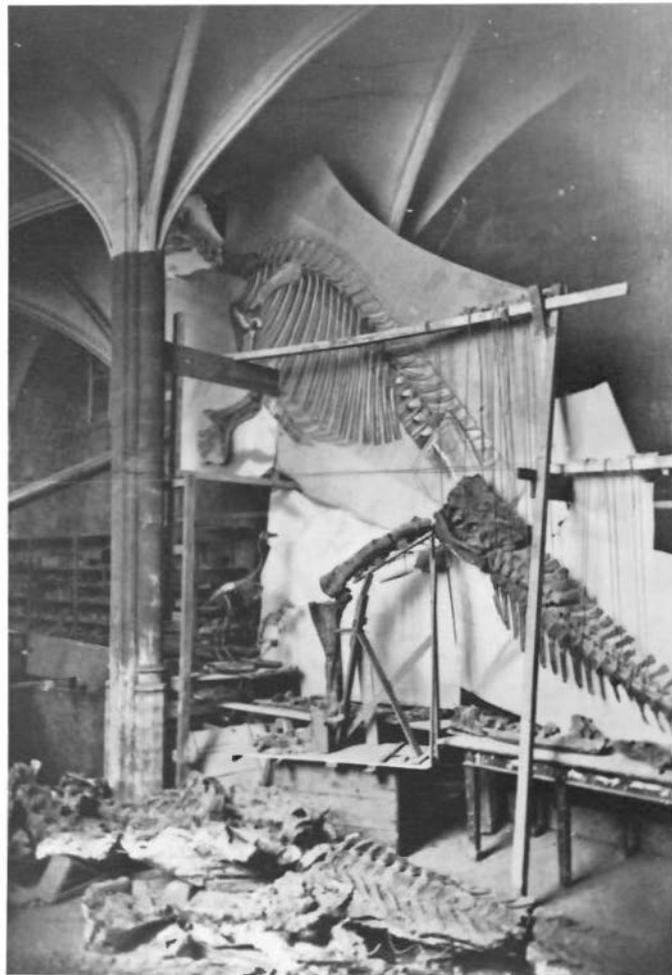
Quoi qu'il en soit, et bien que d'un aspect essentiellement différent, ce deuxième groupe ne le cède en rien au premier, au point de vue spectaculaire. On peut y voir les attitudes les plus étranges : cous tordus, jambes étirées... qui ont fait dire à L. DOLLO, dans une notice où il croyait devoir attribuer leur mort à l'action violente d'une crue, qu'elles témoignaient des « convulsions des bêtes mourantes ».

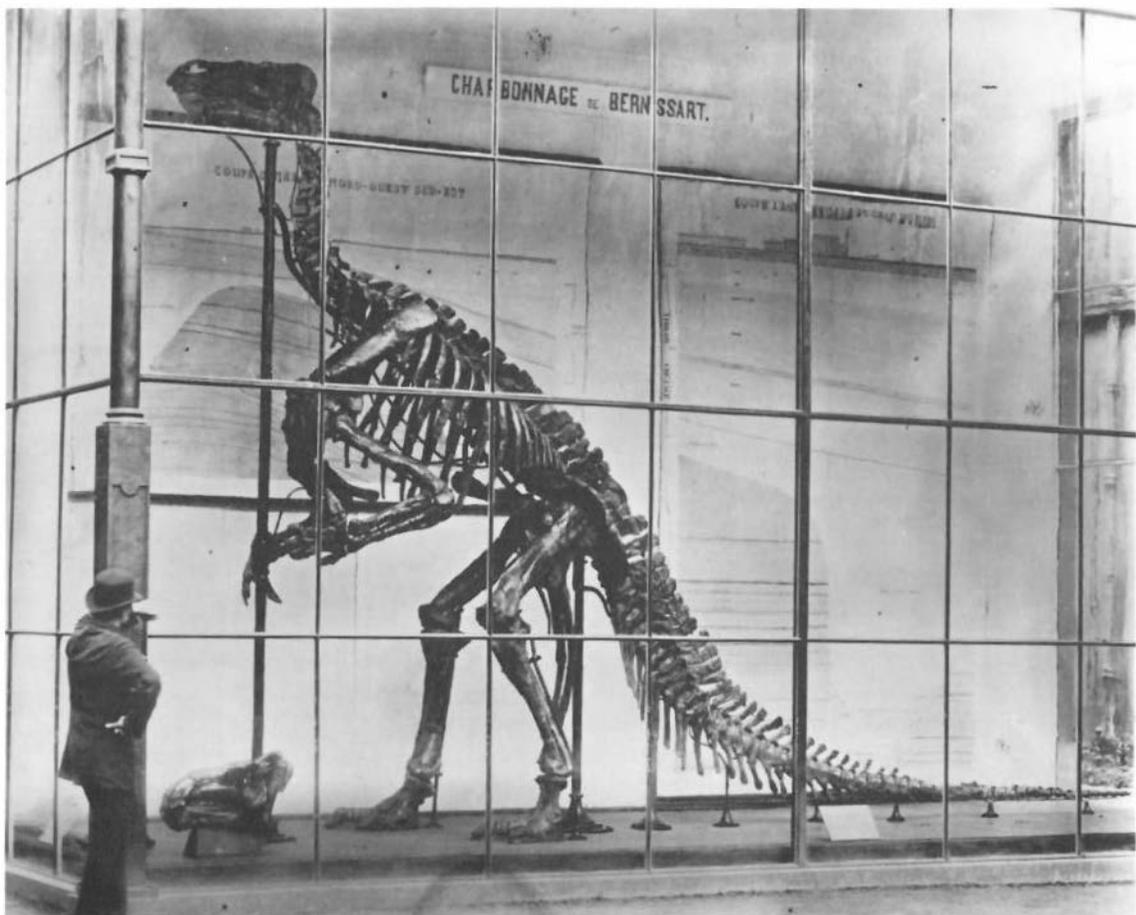
Aujourd'hui, la fosse est entourée d'une vitrine de proportions analogues à celles de la vitrine qui protège le groupe des Iguanodons montés, le tout constituant un ensemble imposant, unique en son genre (Pl. VIII, fig. de dessus).

Ce n'est pas inutilement que de telles précautions furent prises, si l'on songe à la précarité de la conservation de tels ossements chargés de pyrite dont l'instabilité se traduit souvent par une véritable désintégration, bien connue et à laquelle a été donné le nom très suggestif de « mal de la pyrite » (*pyrite disease*) (4).

(3) On trouvera, à la fin du présent ouvrage, un plan de ce palier accompagné de la copie de quelques-unes des notices.

(4) Il s'agit d'une altération de la pyrite, ou sulfure de fer, qui, sous sa forme instable, subit par l'action de l'air une décomposition avec fixation d'oxygène et libération de sulfates de fer jaunes et blancs.





Le premier exemplaire monté d'*Iguanodon bernissartensis* BLG. On le voit ici exposé dans une vitrine, à l'ancien Musée d'Histoire naturelle (vers 1883). Il s'agit de l'holotype de l'espèce, représenté aussi Pl. XI.

Explication de la Pl. V :

Photographies représentant deux stades d'avancement du montage d'un premier exemplaire d'*Iguanodon bernissartensis* BLG. (l'exemplaire-holotype, n° 26 du plan).

Ces photographies ont été prises vers 1880, dans la Chapelle St-Georges, ou Chapelle de Nassau, située près de la Place Royale, à Bruxelles, et qui servait alors d'atelier de montage du « Musée d'Histoire naturelle ». On y aperçoit aussi deux petits squelettes actuels qui ont servi de guide au montage.

Avant leur mise en vitrine, les Iguanodons furent d'ailleurs complètement soumis à un examen minutieux à ce point de vue et à un traitement à la solution alcoolique de shellac (gomme-laque artificielle), opération qui nécessita un matériel à l'échelle des pièces, cuves d'imprégnation en cuivre, séchoir thermostatique, etc. (Pl. VIII, fig. 2).

Comme de nombreux restes fossiles provenant d'autres gisements, ceux de Bernissart nécessitent, outre les précautions rappelées ci-dessus, une constante surveillance et de fréquentes interventions rendues particulièrement impérieuses durant le dernier conflit mondial, du fait des dégâts occasionnés aux verrières par la chute d'éclats d'obus.

La teinte des ossements, très sombre et contrastant dès lors avec celle, gris-clair, de l'argile encaissante, n'a pas été sans intriguer quelque peu les premiers observateurs. Elle fut, en définitive attribuée à des phénomènes chimiques dus, selon toute vraisemblance, à la décomposition des parties molles dans des conditions de dépôt — un envasement — défavorables à l'oxydation normale des produits de dégradation. Notons qu'il en est de même des ossements d'autres vertébrés recueillis avec les Iguanodons dans le gîte de Bernissart, ce qui excluait l'idée que le fait pouvait leur être particulier (5). Ajoutons encore que le traitement à la shellac a légèrement dénaturé leur teinte pour la rendre plus brunâtre qu'à l'origine.

Le gîte n'a pas été épuisé et, sans doute, renferme-t-il encore, avec d'autres squelettes d'Iguanodons, de nombreux autres reptiles, ainsi que d'innombrables poissons et plantes. Faut-il rappeler que, à la fin de la guerre de 1914-1918, l'occupant prit l'initiative de faire entreprendre de nouveaux travaux de percement du gîte, cette fois spécialement en vue de son exploration paléontologique ? La lenteur avec laquelle furent menés les travaux d'approche entraîna leur inachèvement à l'armistice et, en fin de compte, leur abandon.

Telles furent les difficultés budgétaires de l'après-guerre qu'elles empêchèrent, d'autre part, l'Etat belge de réaliser le vœu d'un promoteur de la reprise des recherches, Jules DESTRÉE, auquel il ne convient pas moins de rendre hommage car, défenseur averti des biens culturels, il fut un des rares hommes politiques qui ne méconnurent pas la valeur du trésor scientifique que constitue la collection de Bernissart.

ETUDES FAITES SUR LE MATERIEL.

Les premiers parmi les fossiles de Bernissart à avoir été étudiés furent, bien entendu, les Iguanodons, qu'un premier examen par P.-J. VAN BENEDEN (1878) permit à celui-ci d'attribuer à des « Dinosauriens ». Observation suivie de près par celle de G. A. BOULENGER qui, en 1881, y reconnut deux

(5) On aurait pu croire, éventuellement, à une coloration naturelle des os *in vivo*, comme c'est le cas chez les Orphies.

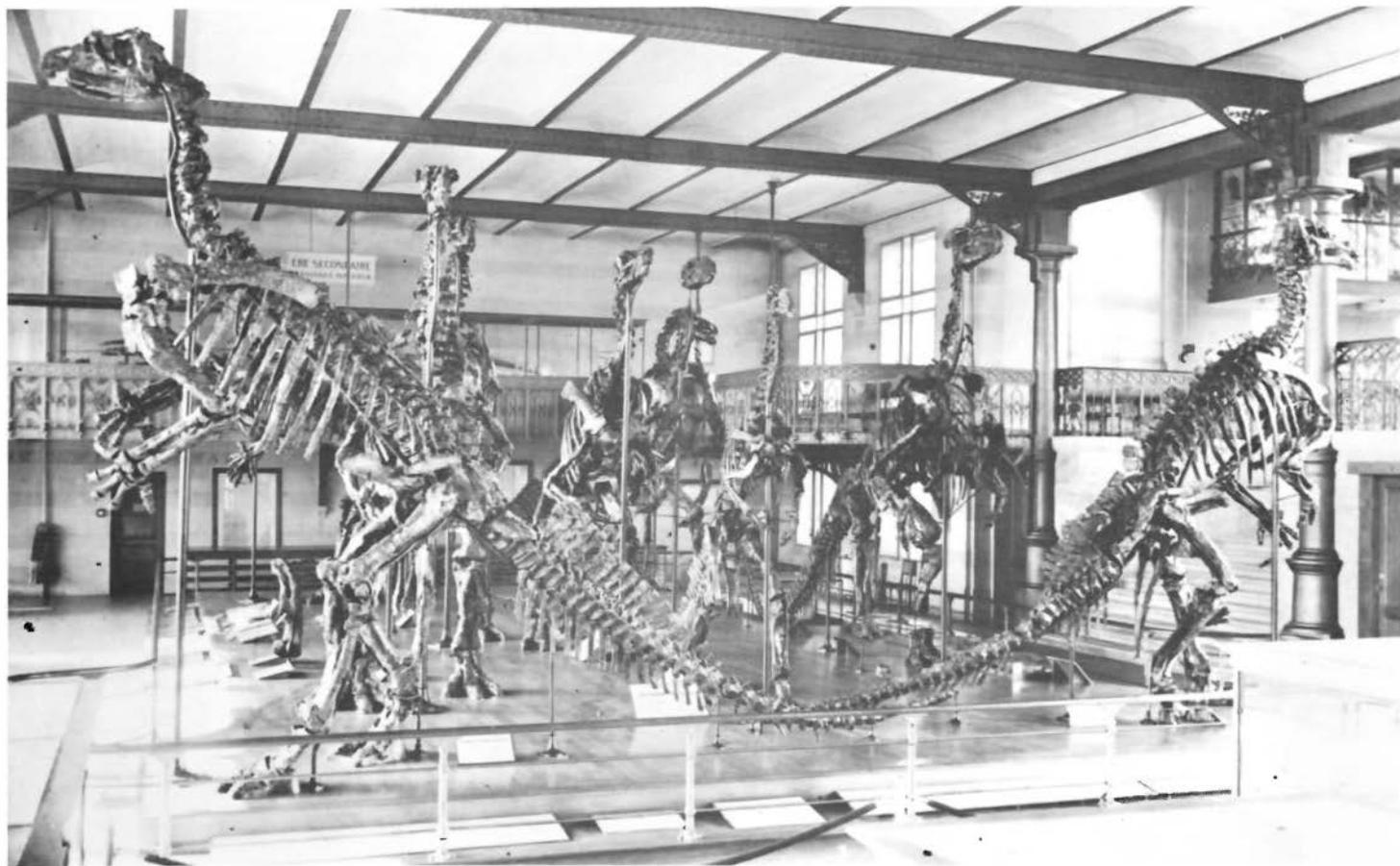
espèces du genre *Iguanodon* : *Iguanodon mantelli* VON MEYER, espèce déjà partiellement connue d'Angleterre, et une espèce nouvelle qu'il dénomma *Iguanodon bernissartensis* (6).

Mais les principales études sur les Iguanodons et sur les autres reptiles de Bernissart sont dues à Louis DOLLO qui les mit magistralement en valeur par la publication d'une série de notes (1882-1906) toutes plus remarquables les unes que les autres et dans lesquelles les points de vue tant morphologique qu'éthologique furent envisagés. Le détail en sera vu plus loin.

Vers la même époque, parurent les résultats d'études sur les Plantes de Bernissart (A. C. SEWARD, 1901), sur les coprolithes (C. E. BERTRAND, 1903) et, enfin, sur les Poissons (R. H. TRAQUAIR, 1911), les quelques débris d'Insectes ayant été, dès 1897, examinés par A. LAMEERE et G. SEVERIN.

C'est à un examen, forcément assez bref, de ces résultats que seront consacrés les paragraphes qui vont suivre.

(6) Le travail de BOULENGER n'ayant pas été publié (il fut refusé par P.-J. VAN BENEDEN qui contesta sa valeur et combattit notamment la distinction des formes en tant qu'espèces), il convient apparemment, en application des règles de nomenclature, de désigner l'espèce propre à Bernissart sous le nom de *Iguanodon bernissartensis* (BOULENGER) DOLLO.



Groupe des Iguanodons montés dans l'attitude de la vie
(aspect antérieur à l'installation de la vitrine).



Les vitrines des Iguanodons au palier du Crétacé inférieur de la Salle des Vertébrés de Belgique à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.



Installations pour le traitement des ossements fossiles au Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

1 : cuve d'imprégnation à la shellac; 2 : hotte pour l'application au « pistolet » des couches de revêtement à la shellac; 3 : séchoir électrique à thermostat. On y voit aussi les empilements de plateaux-caisses destinés à la conservation des fossiles.

III.

LES IGUANODONS.

Les représentants les plus remarquables de la Faune de Bernissart sont, sans contredit, ceux appartenant à la classe des Reptiles et, parmi eux, au premier rang, les Iguanodons, en raison de leur appartenance à un groupe totalement éteint, particulièrement représentatif du « Règne des Reptiles ». Ils ne jouent cependant pas un bien grand rôle dans la recherche des grandes lignes de la Phylogénie, car ce sont des formes hautement spécialisées : de ces formes qu'on pourrait appeler des « fins de séries ».

PLACE DES IGUANODONS DANS LA PHYLOGENIE DES VERTEBRES INFERIEURS.

Avant de passer en revue les principaux caractères morphologiques et autres de ces reptiles géants, il nous paraît indiqué de préciser la place qu'on leur attribue dans la Systématique, ce qui implique la nécessité de rappeler aussi les idées actuelles sur la Phylogénie des Reptiles considérée dans ses grandes lignes.

Dans l'état actuel des connaissances sur les vertébrés inférieurs, on s'accorde généralement à considérer que, à partir d'un groupe de tétrapodes paléozoïques encore peu différenciés, ostéologiquement parlant, des Amphibiens stégocéphales dont ils étaient issus, se sont développés parallèlement plusieurs rameaux phylétiques dont trois principaux caractérisés respectivement par l'absence de fosse temporale (Anapsidiens), par l'existence d'une telle fosse (Synapsidiens) et par celle de deux fosses temporales (Diapsidiens).

À ces trois groupes principaux il faut ajouter ceux formés par les Sauroptérygiens et les Ichthyosauriens, dont aucun n'a laissé de descendance.

Des Anapsidiens, seuls les Chéloniens (Tortues) sont encore représentés aujourd'hui.

Les Synapsidiens n'ont plus de descendants reptiliens actuels, mais on leur attribue l'origine des Mammifères.

Quant aux Diapsidiens, les plus variés et les mieux représentés encore dans la nature actuelle, ils se sont trouvés partagés de bonne heure en

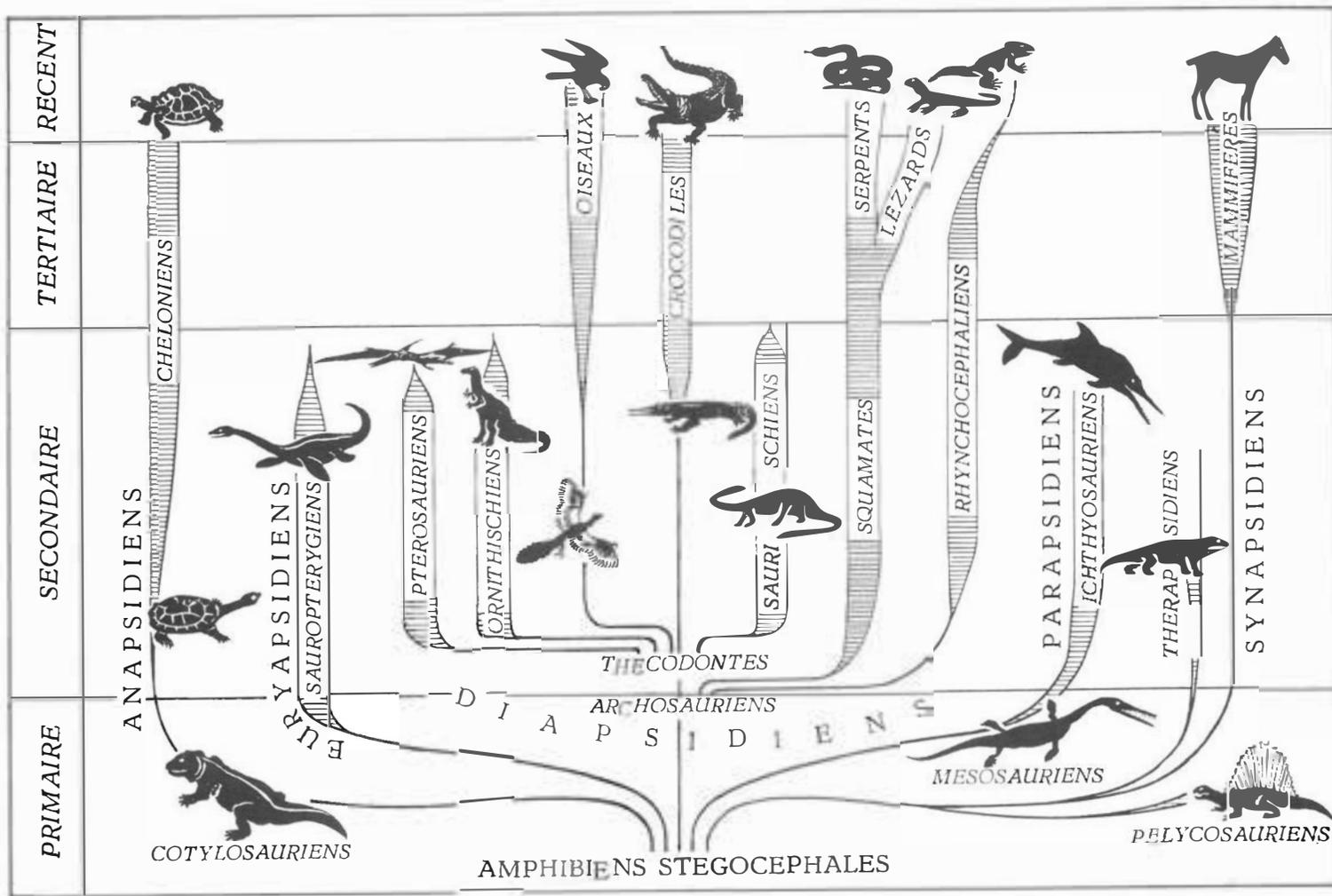


Fig. 6 - Tableau de la Phylogénie des Reptiles

deux groupes constitués au début respectivement par les Thécodontes et les Lépidosauriens. Les premiers de ceux-ci comporteraient les ancêtres des Saurischiens, des Crocodiliens (les seuls encore vivants de nos jours), des Ornitischiens, des Phytosaures et, enfin, des Ptérosauriens ou Reptiles volants. On leur attribue aussi l'origine des Oiseaux.

Ces données peuvent se représenter par le schéma de la figure 6 dont les lignes n'ont d'autre signification que celles d'affinités plus ou moins marquées.

Deux des groupes de reptiles ainsi issus polyphylétiquement des Archosauriens primitifs, les Saurischiens (ou Sauripelviens), d'une part, et les Ornitischiens (ou Avipelviens), d'autre part, ont été longtemps confondus sous un même nom, celui de Dinosauriens, nom inspiré à la fois par l'aspect étrange et les proportions gigantesques des premiers d'entre eux à avoir été rencontrés, mais reconnu depuis comme dépourvu de valeur systématique et d'ailleurs partiellement impropre, le prétendu groupe comprenant de nombreuses formes de petite taille (par exemple : *Compsognathus*, du Jurassique d'Europe, qui mesure moins d'un mètre de long).

Rappelons encore que les principaux caractères qui servaient à les grouper sous ce vocable étaient, selon R. OWEN : la hauteur importante des apophyses épineuses, le grand développement des diapophyses, la double articulation des côtes, la longueur importante des coracoïdes et la constitution au contraire grêle des « clavicules ».

Les deux ordres des Saurischiens et des Ornitischiens, dont les relations de parenté probables sont représentées fig. 7, sont constitués comme suit :

O. SAURISCHIA (= Sauripelviens)	}	THÉROPODES, bipèdes, carnivores, terrestres (ex. : <i>Tyrannosaurus</i>).
	}	SAUROPODES, quadrupèdes, herbivores, amphibiens (ex. : <i>Diplodocus</i>).
O. ORNITISCHIA (= Avipelviens)	}	ORNITHOPODES, bipèdes, herbivores, plus ou moins amphibies (ex. : <i>Iguanodon</i>).
	}	STÉGOSAURIENS } quadrupèdes, herbivores, terrestres (ex. : <i>Stegosaurus</i> et <i>Triceratops</i>).
	}	CÉRATOPSIENS }

Ces deux ordres de « Dinosauriens », celui des Saurischiens et celui des Ornitischiens, sont rangés avec les Thécodontes, les Crocodiliens et les Ptérosauriens dans la sous-classe des Archosauriens (*lato sensu*). Ainsi qu'on peut le voir, l'un et l'autre comportent des formes amphibies et d'autres terrestres, ce dernier mode de vie étant secondaire par rapport à l'autre et apparu indépendamment dans les deux lignées. L'un et l'autre, également, comportent des bipèdes (Théropodes et Ornithopodes) et des quadrupèdes (Sauropodes, d'une part; Stégosauriens et Cératopsiens, de l'autre). Mais, tandis que les

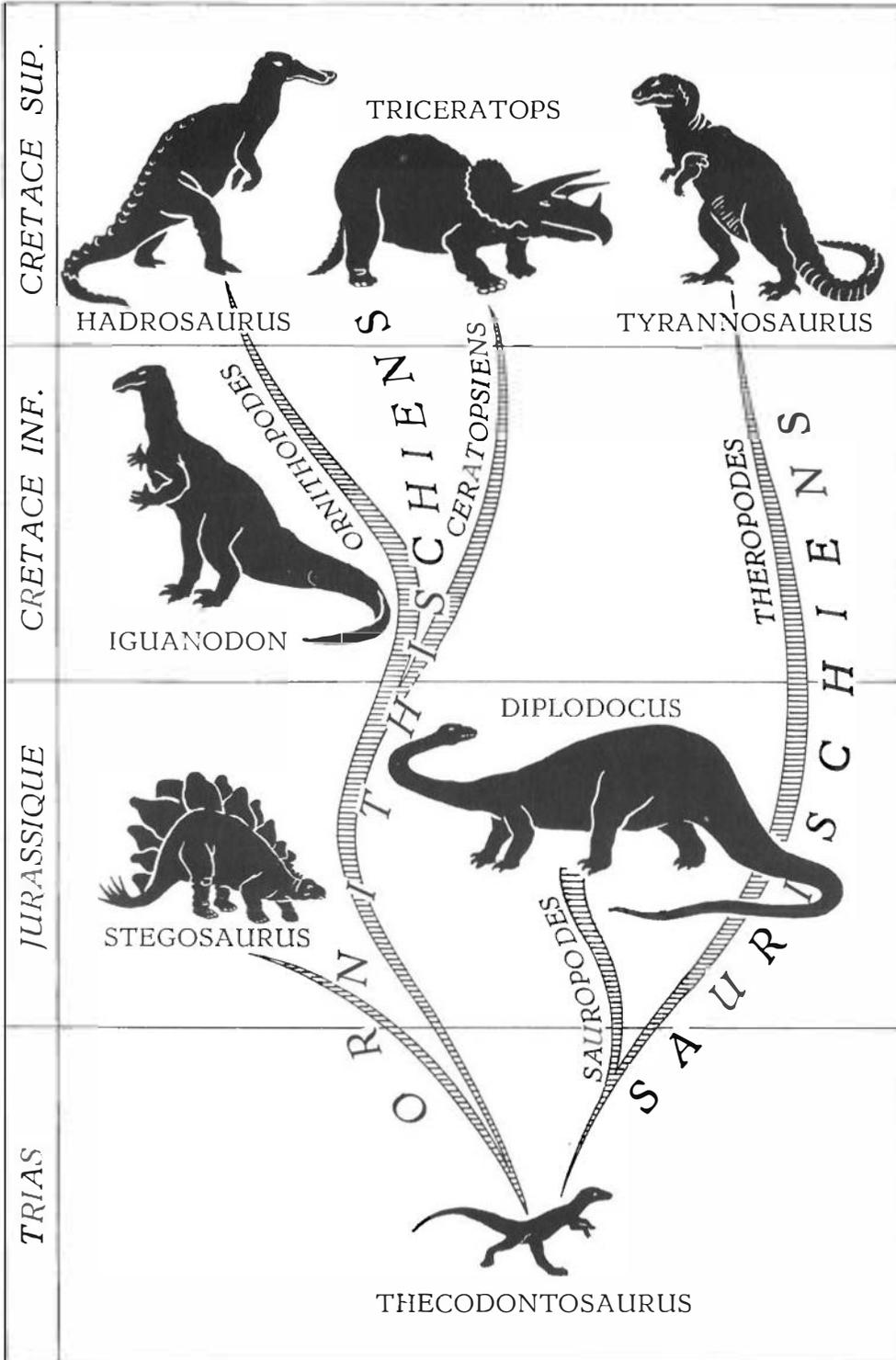


Fig. 7. — Tableau de la phylogénie des Dinosauriens (Imité de COLBERT).

Saurischiens étaient, les uns herbivores (les Sauropodes), les autres carnivores (les Théropodes, à dents tranchantes et pourvus de griffes), les Ornitischiens étaient, eux, exclusivement herbivores, pour autant qu'on puisse en juger d'après ceux que l'on connaît à ce jour. C'est parmi ces derniers, et plus exactement dans leurs formes bipèdes (sous-ordre des Ornithopodes), que se placent les *Iguanodontidae* :

S/o ORNITHOPODA	}	IGUANODONTIDAE (<i>Iguanodon</i>); HYPHILOPHODONTIDAE (<i>Hypsilophodon</i>); HADROSAURIDAE (<i>Hadrosaurus</i> , <i>Trachodon</i>).
-----------------	---	--

Les Iguanodons sont donc des reptiles tout à la fois diapsidiens (à deux fosses temporales), ornitischiens (à bassin présentant des similitudes avec celui des Oiseaux), ornithopodes (à pieds d'oiseaux), bipèdes, herbivores et, selon toute vraisemblance, plus ou moins amphibiens. Avec les autres ornithopodes, ils avaient en commun cette particularité d'être dépourvus de dents fonctionnelles à la partie antérieure des mâchoires (1), un bec, probablement à revêtement corné, s'y étant substitué, formé, au-dessus par le prémaxillaire édenté et, en dessous, par un élément impair additionnel : le prédentaire.

Outre deux autres ornithopodes (*Craspedodon*, du Sénonien inférieur de Loncée, et *Orthomerus*, du Maestrichtien), on a trouvé en Belgique des restes, de deux époques du Crétacé, rapportés à un dinosaurien saurischien : *Megalosaurus* (avec *Iguanodon* dans le Wealdien de Bernissart et, d'autre part, avec *Craspedodon* dans le Sénonien de Loncée) (2).

HISTORIQUE DES CONNAISSANCES SUR LES IGUANODONS.

Dès 1822, des restes d'iguanodons — des dents et quelques ossements — ont été rencontrés dans le Crétacé inférieur du Sussex (Angleterre) (fig. 8), mais ces restes étaient encore bien peu de choses comparativement à ce que l'on possède aujourd'hui de ce genre et cette circonstance rend en somme assez compréhensible l'erreur commise dans la détermination première de leur nature.

Seule la morphologie dentaire avait servi à les classer et, vu la grande ressemblance de leurs dents avec celles des Iguanes, lacertiliens actuels des Antilles et d'Amérique du Sud (fig. 9), les animaux inconnus auxquels elles avaient appartenu furent considérés comme proches parents de ces reptiles (MANTELL, 1825), ce que leur nom rappelle d'ailleurs. G. MANTELL se les représentait quadrupèdes, mais nous en reparlerons plus loin à propos des reconstitutions.

(1) Pas tout à fait car, ainsi que nous le verrons plus loin, il en subsiste des vestiges, tout au moins au prédentaire.

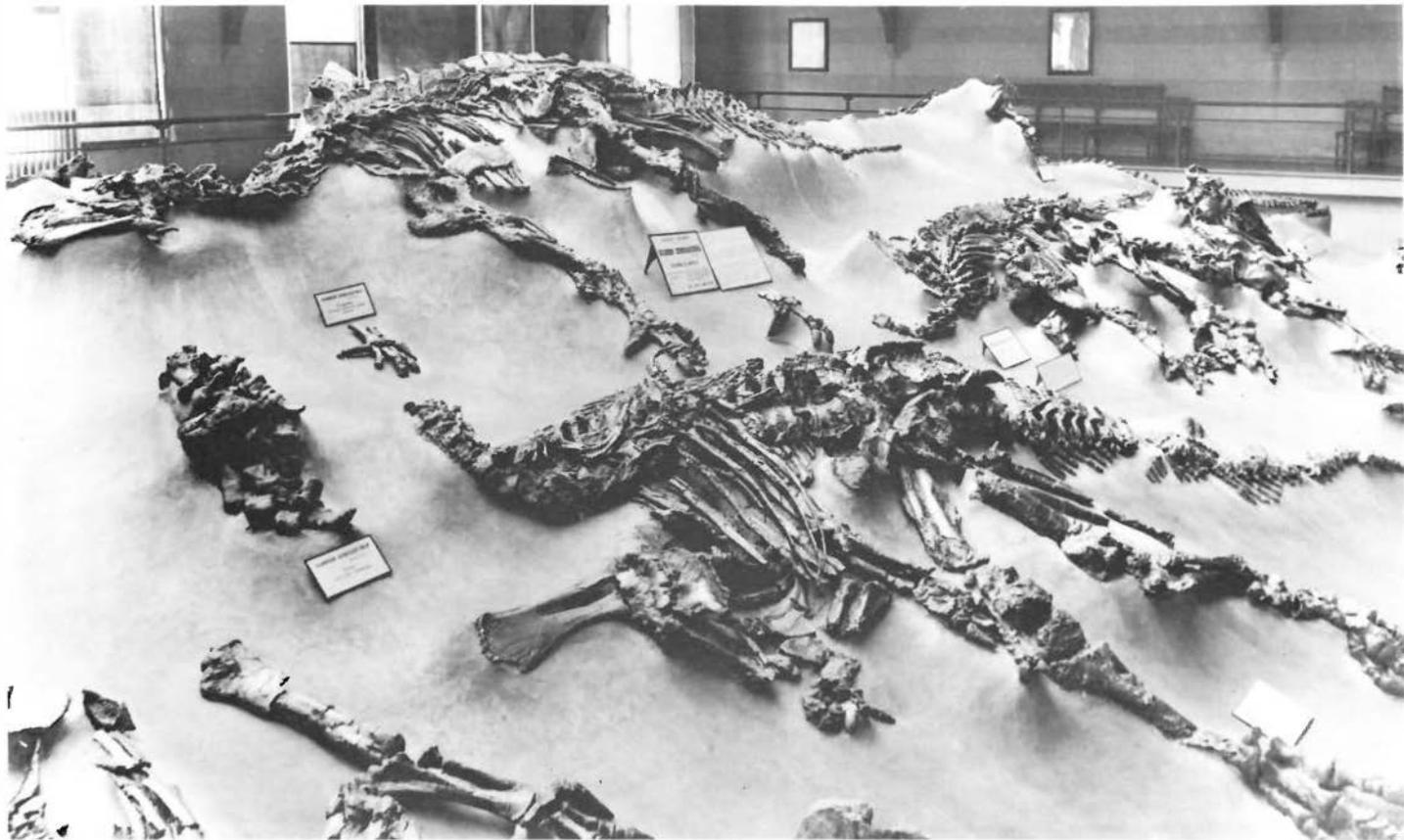
(2) Voir p. 97, pl. XIV, fig. 4 (*Megalosaurus*) et pl. XIV, fig. 5 (*Craspedodon*).



Fig. 8. — La carrière de MANTELL près de Cuckfield (Sussex).
(D'après un document appartenant au Dr W. E. SWINTON, du British Museum.)

Parmi les opinions recueillies entre-temps par MANTELL, il faut citer celle que G. CUVIER lui exprima. A titre historique et aussi comme exemple de raisonnement du grand naturaliste, elle vaut d'être reproduite :

« Ces dents me sont certainement inconnues; elles ne sont point d'un
 » animal carnassier, et cependant, je crois qu'elles appartiennent, vu leur peu
 » de complication, leur dentelure sur les bords de la couche mince d'émail
 » qui les revêt, à l'ordre des Reptiles. A l'apparence extérieure on pourrait
 » aussi les prendre pour des dents de Poissons analogues aux Tétrodons ou
 » aux Diodons; mais leur structure intérieure est fort différente de celles-là.
 » N'aurions-nous pas ici un animal nouveau, un Reptile herbivore? Et, de
 » même qu'actuellement, chez les Mammifères terrestres, c'est parmi les herbi-
 » vores que l'on trouve les espèces à plus grande taille, de même aussi chez
 » les Reptiles d'autrefois, alors qu'ils étaient les seuls animaux terrestres, les
 » plus grands d'entre eux ne se seraient-ils point nourris de végétaux? Une



Massif des Iguanodons en position de gisement
(vue prise de l'angle N.-O., avant l'installation de la vitrine).

» partie des grands os que vous possédez appartiendrait à cet animal, unique
 » jusqu'à présent dans son genre. Le temps confirmera ou infirmera cette idée,
 » puisqu'il est impossible qu'on ne trouve pas un jour une partie de squelette
 » réunie à des portions de mâchoire portant des dents. C'est ce dernier objet
 » surtout qu'il s'agit de rechercher avec le plus de persévérance. »

On verra plus loin combien ce vœu s'est trouvé réalisé et à quel point les idées de CUVIER, à ce sujet, se sont vues confirmées.

Cette première période de l'Histoire des connaissances sur les Iguanodons, celle que L. DOLLO appelait « mantélienne », fut suivie de la « période owénienne », du nom d'un autre paléontologiste célèbre, Richard OWEN, période au



Fig. 9. — L'Iguane : lézard de l'Amérique tropicale dont les dents ressemblent, en petit, à celles de l'Iguanodon. Longueur : 1 m 50. Herbivore (L. DOLLO 1905).
 (D'après une aquarelle.)

cours de laquelle l'in vraisemblance du rapprochement des Iguanodons et de l'Iguane fut démontrée par celui-ci, qui mit en évidence les différences essentielles existant entre les deux formes reptiliennes en ce qui concerne les vertèbres cervicales (opisthocoèles chez les Iguanodons), l'articulation des côtes (à deux têtes chez ceux-ci), le sacrum (cinq ou six vertèbres chez les mêmes), ainsi que la différence de structure histologique des dents. Et c'est ainsi que fut créé, pour ces fossiles nouveaux, le groupe des « Dinosauriens » (OWEN, 1842).

Malgré de tels progrès, les Iguanodons étaient toujours considérés comme quadrupèdes et leur éperon regardé comme une corne ornant le dessus du museau (voir p. 89, fig. 30).

C'est à T. H. HUXLEY (« période huxleyenne ») que l'on doit la reconnaissance, en 1868-1870; de caractères « aviens » des Iguanodons (3), de leur position dans un rameau voisin à la fois de celui des Crocodiliens et de celui des Oiseaux, ainsi que de leur station bipède. Et c'est plus particulièrement par l'étude comparative des bassins que l'illustre naturaliste parvint à ces déductions.

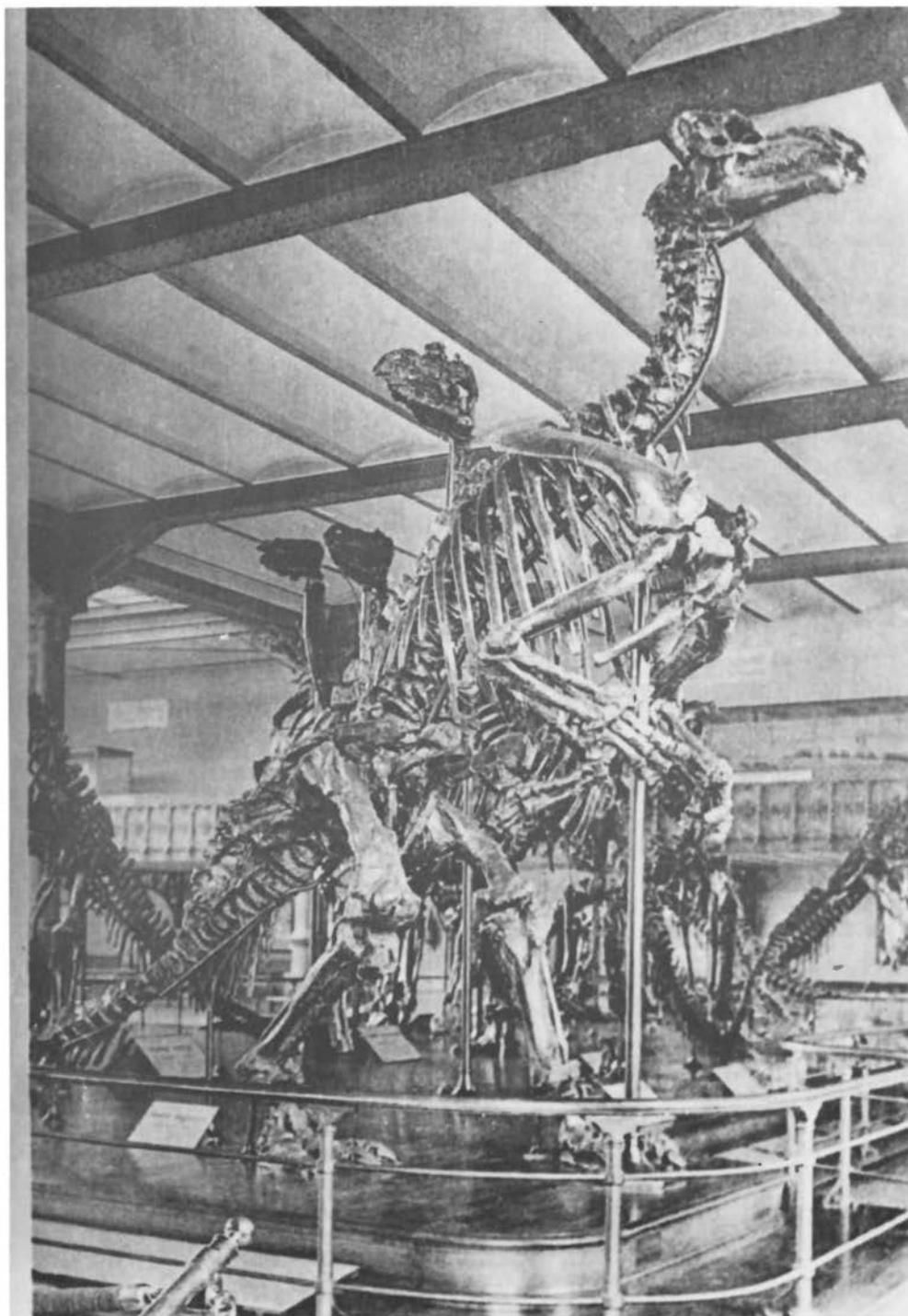
Il serait toutefois injuste de ne pas rappeler que, vers la même époque, des détails sur le crâne et le tarse avaient déjà attiré l'attention de J. W. HULKE, qui apporta ainsi sa contribution à la recherche des affinités de ces reptiles.

DONNEES MORPHOLOGIQUES FOURNIES PAR L'ENSEMBLE DU MATERIEL CONNU A CE JOUR.

Telles étaient les connaissances sur les Iguanodons au moment de la découverte de restes autrement importants, faite à Bernissart plus d'un demi-siècle après celle des premiers documents paléontologiques relatifs à cette intéressante forme reptilienne. Découverte qui venait ouvrir une nouvelle ère dans la recherche de ses caractères morphologiques et autres : l'époque « bernissartienne », pour emprunter une fois de plus la terminologie si originale de L. DOLLO, mais qu'il conviendrait plutôt d'appeler « dolloienne », car c'est à celui-ci principalement que sont dues les connaissances, tant morphologiques qu'éthologiques, sur ces reptiles. S'il n'a pas été publié de monographie d'ensemble sur le sujet, on trouve dans la série des écrits de DOLLO une somme de données qui compense cette carence.

C'est ainsi qu'après avoir fait connaître divers aspects des problèmes relatifs à la découverte, ce qu'il publia dans quatre notes (1882-1883; 1885), L. DOLLO traita successivement du « troisième trochanter » (1883), de l'appareil sternal (1886), du prédentaire (1886), du proatlas (1886 et 1888), des ligaments ossifiés (1886), du sus-maxillaire (1887), du sternum (1888) et des empreintes de pas (1906). Les données en seront reprises brièvement plus loin.

(3) L'ilion avait été pris, antérieurement, pour un coracoïde !



Iguanodon bernissartensis BLG.
Exemplaire monté, vu de trois quarts (n° 32 du plan).
(Photographie prise avant l'installation de la vitrine).



Iguanodon bernissartensis BLG.
Holotype, vu de profil (n° 26 du plan, p. 125) (Cliché DOHMEN).

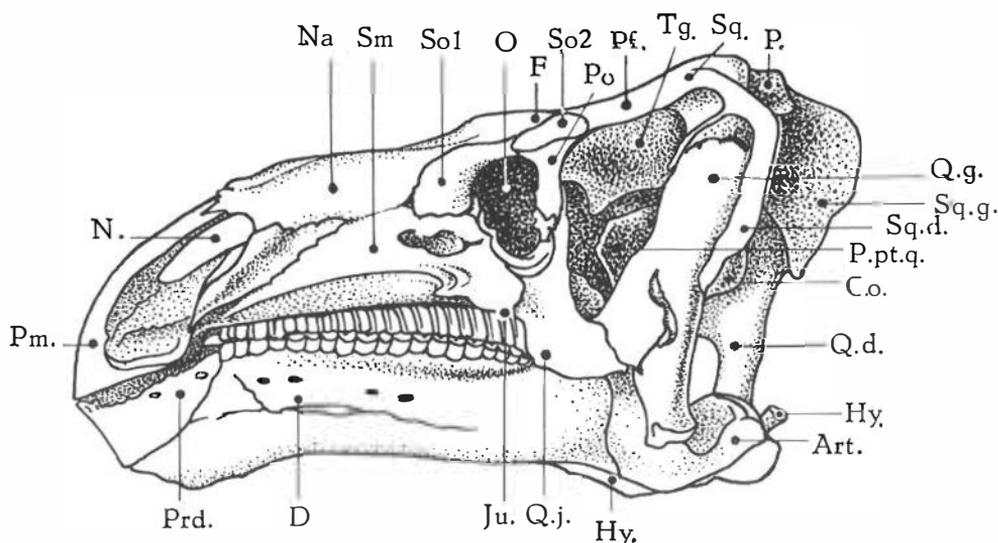


Fig. 10. — *Iguanodon bernissartensis* BOULENGER, squelette céphalique vu de profil ($\times \frac{1}{8}$ env.). (D'après L. DOLLO, adapté.)

Art.	Articulaire.	Po.	Postorbitaire.
C.o.	Condyle occipital.	P. pt. q.	Processus ptérygo-quadratique.
D.	Dentaire.	Prd.	Prémaxillaire.
F.	Frontal.	Q.d.	Quadratum droit.
Hy.	Hyoïde.	Q.g.	Quadratum gauche.
Ju.	Jugal.	Q.j.	Quadrato-jugal.
N.	Orifice nasal.	Sm.	Supramaxillaire.
Na.	Nasal.	SO 1.	Supraorbitaire antérieur.
O.	Orbite.	SO 2.	Supraorbitaire postérieur.
P.	Pariétal.	Sq.	Squamosal. (Sq.d : Squamosal droit;
Pf.	Postfrontal.	Sq.g.	Sq.g. squamosal gauche.)
Pm.	Prémaxillaire.	Tg.	Fosse temporale gauche.

Les deux espèces du genre *Iguanodon* reconnues parmi les divers squelettes exhumés à Bernissart s'y trouvent très inégalement représentées : si un seul individu complet d'*Iguanodon mantelli* VON MEYER, espèce déjà connue d'Angleterre, figure dans le matériel, c'est à neuf que s'élève le nombre des individus de l'autre espèce, *Iguanodon bernissartensis* BOULENGER (4), assez complets pour avoir pu être montés, et à douze celui des autres exemplaires du même. Sans compter de nombreux restes isolés (membres plus ou moins incomplets, fragments de queues, etc.).

(4) La dénomination spécifique est de BOULENGER (1881); voir toutefois remarque p. 35, note 6. Le type (holotype) est l'exemplaire représenté pl. XI (n° 26 du plan annexé p. 157). Un autre bel exemplaire est représenté pl. X (n° 32).

C'est tout d'abord par la taille que les deux espèces diffèrent, *Iguanodon bernissartensis* étant sensiblement plus grand que *I. mantelli* et pouvant atteindre une longueur totale de dix mètres, de l'extrémité de la tête à celle de la queue en suivant les courbures de la colonne vertébrale, le sommet du crâne s'élevant, en position de repos, à cinq mètres environ au-dessus du sol.

La différenciation des deux formes est affirmée par d'autres particularités, mais nous ne les verrons que plus loin, car il importe tout d'abord de passer en revue les principaux traits morphologiques du genre tels qu'ils ont pu être mis en lumière par l'étude de ce matériel de choix.

Par sa forme générale, la tête (fig. 10 et 11; pl. XII et pl. XIII, fig. 1) n'est pas sans rappeler quelque peu celle du Cheval, sa région préorbitaire surtout y faisant penser en raison de sa compression bilatérale. Cette partie de l'animal est placée de telle façon que son axe forme un angle presque droit avec le cou et elle est relativement grande, beaucoup plus que ne l'est celle de sauropodes pourtant gigantesques, tels que *Diplodocus* et *Brontosaurus*, mais moindre toutefois que celle de certains autres dinosauriens comme, par exemple, *Tyrannosaurus* (Pl. XIII, fig. 2), chez lequel elle paraît ainsi disproportionnée. Et ceci nous

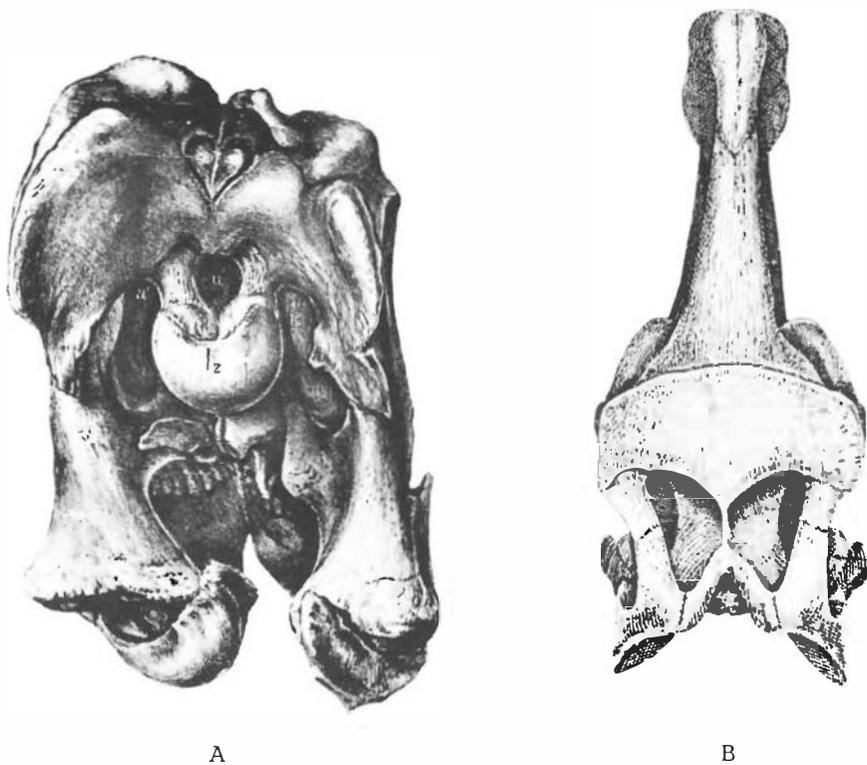
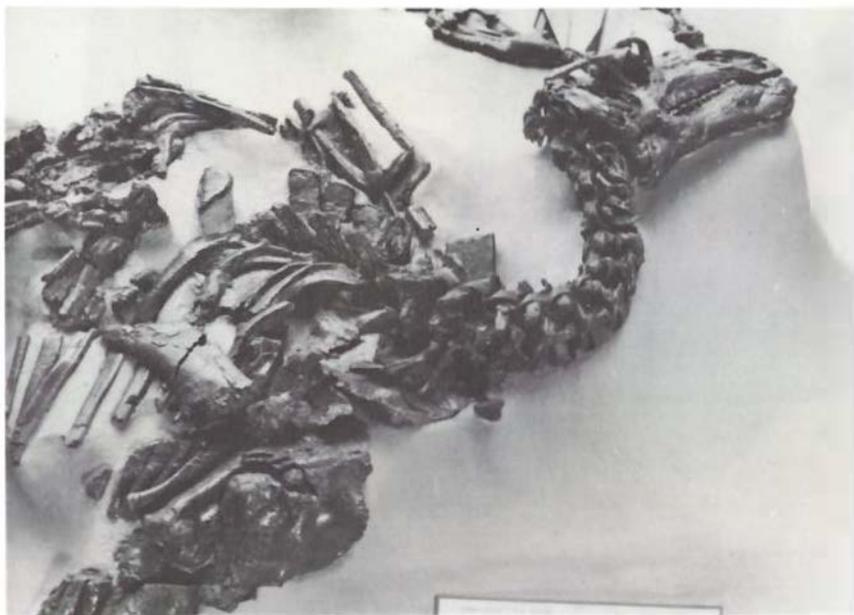


Fig. 11. — *Iguanodon bernissartensis* BOULENGER. Crâne vu en A par la face postérieure ($\times 1/5$) et, en B, de dessus ($\times 1/10$). (D'après L. DOLLO.)

PLANCHE XII.



Tête et partie du cou d'un exemplaire d'*Iguanodon bernissartensis* BLG.
(n° 9 du plan) et partie antérieure d'un autre (n° 4).

montre des exemples de l'inégalité dans le développement d'une partie comparée à celui du reste de l'animal (accroissement différentiel).

Le squelette céphalique se caractérise encore par les dimensions très vastes des narines, qui paraissent cloisonnées dans leur région antérieure. Comme chez les Rhynchocéphaliens — et c'est notamment le cas pour le genre *Sphenodon* encore vivant —, les fosses temporales sont limitées, au-dessus comme en dessous, par une arcade osseuse.

Un état très avancé de l'unification de la voûte cranienne, par suture de ses éléments constitutifs, indique un âge adulte de tous les exemplaires rencontrés à Bernissart. Il n'a y pas trace de foramen pinéal, ou trou pariétal, alors que ce caractère, apparu chez les Poissons du Paléozoïque, ou que ceux-ci avaient hérité de chordés plus primitifs et encore inconnus, a persisté jusque chez certains reptiles (Rhynchocéphales, Lézards) (5), encore que l'organe correspondant, l'« œil pinéal » ou « troisième œil », réduit à l'état de glande pinéale à la surface de l'encéphale, n'y joue apparemment plus aucun rôle.

Ce caractère, disparu déjà chez les premiers des Dinosauriens, n'a plus reparu dans le groupe, ni dans aucun de ceux qui l'avaient perdu, suivant en cela la loi d'irréversibilité de L. DOLLO, dont nous aurons l'occasion de reparler bientôt.

Dans l'ignorance de l'état fonctionnel ou non de l'organe pinéal, il n'est pas aisé de se baser sur la présence ou l'absence du foramen pour en chercher la signification, mais, comme ce caractère, encore fonctionnel chez les Crossoptérygiens, disparaît progressivement peu après le passage à la tétrapodie, on peut croire qu'il était lié à la vie aquatique. On peut même penser à une utilité d'un troisième œil situé au sommet de la voûte cranienne, pour réaliser, mais d'une autre façon, ce qui se voit chez certains poissons actuels, les *Anableps*, à savoir la double vue, sous l'eau et au-dessus de sa surface, ou, de même, pour permettre un enfouissement partiel, dans le cas de formes benthiques. Par contre, l'hypothèse d'un organe capable de capter d'autres radiations que les rayons ordinaires (ultra-violet ?) ne pourrait que difficilement trouver une explication basée sur une éventuelle relation de la fonction de l'organe avec le mode de vie aquatique à proprement parler.

Dans aucun cas non plus, il n'a été observé de trace d'une éventuelle ossification sclérotique; on peut en déduire avec une quasi-certitude qu'il n'y en avait pas chez les Iguanodons, ce qui constitue une différence, mineure peut-être, mais apparemment non dépourvue de signification éthologique, avec les Hadrosauridés.

Il est assez difficile de croire, avec T. EDINGER, qu'il s'agit là d'un caractère morphologique primitif, non pas tant parce que les premiers sont plus anciens que les seconds, mais parce que ceux-ci sont plus spécialisés, et aussi parce que ce même caractère apparaît chez les Poissons à un stade relativement élevé de leur évolution (Holostéens), pour se développer encore

(5) Exceptionnellement aussi chez une tortue de l'Eocène de Belgique

par la suite, particulièrement dans les lignées les plus récentes et les plus perfectionnées de téléostéens.

Ne faut-il pas croire plutôt à un perfectionnement lié à une vie aquatique comportant la nage rapide (c'est le cas des Scombridés, et surtout des Xiphii-dés, ainsi que d'autres poissons eunectiques) ou la plongée (cas des Ichthyosauriens), conditions nécessitant une protection de l'œil contre de brusques changements de pression ? En fait, on admet généralement que les Hadrosauridés devaient être plongeurs, car c'est la meilleure explication que l'on croit pouvoir donner à l'existence chez eux de cavités au sommet de la tête regardées comme ayant pu constituer une réserve d'air.

En différenciant morphologiquement les Iguanodons des Hadrosauridés, l'absence de sclérotique ossifiée chez les premiers accentuerait donc encore l'impression de formes éthologiquement distinctes.

On est peu renseigné sur la constitution des organes de l'ouïe chez les Dinosauriens, et seulement de façon un peu précise chez les Hadrosauridés qui sont heureusement aussi des Ornithopodes : chez ceux-ci le tympan aurait été placé derrière la partie proximale du carré, entre celui-ci et l'apophyse paroccipitale (R. S. LULL). Il est vraisemblable, et ceci vaudrait pour les Iguanodons aussi bien que pour tous les dinosauriens, que, ceux-ci n'ayant pas de relations aussi étroites avec les Thérapsides et les Mammifères qu'ils en ont avec les autres reptiles et les Oiseaux, leur dispositif auditif est, comme chez ces derniers, caractérisé par une liaison de la membrane du tympan à la fenêtre ovale par la columelle (par conséquent sans connexion avec le carré alors qu'il y en a une chez les reptiles thérapsides lesquels présentent ainsi une ébauche de la constitution que l'on trouve chez les Mammifères).

L'os carré, cet élément qui, chez les Reptiles, se trouve interposé, seul, entre la mandibule et le crâne, est fixe dans le genre *Iguanodon*.

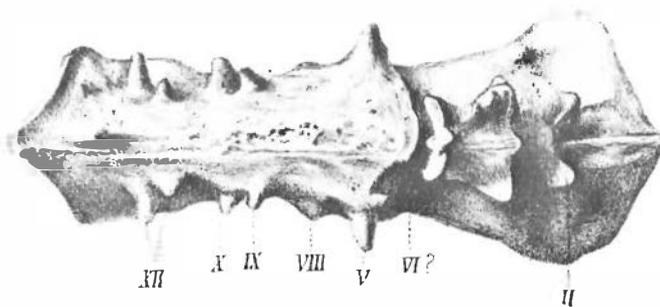
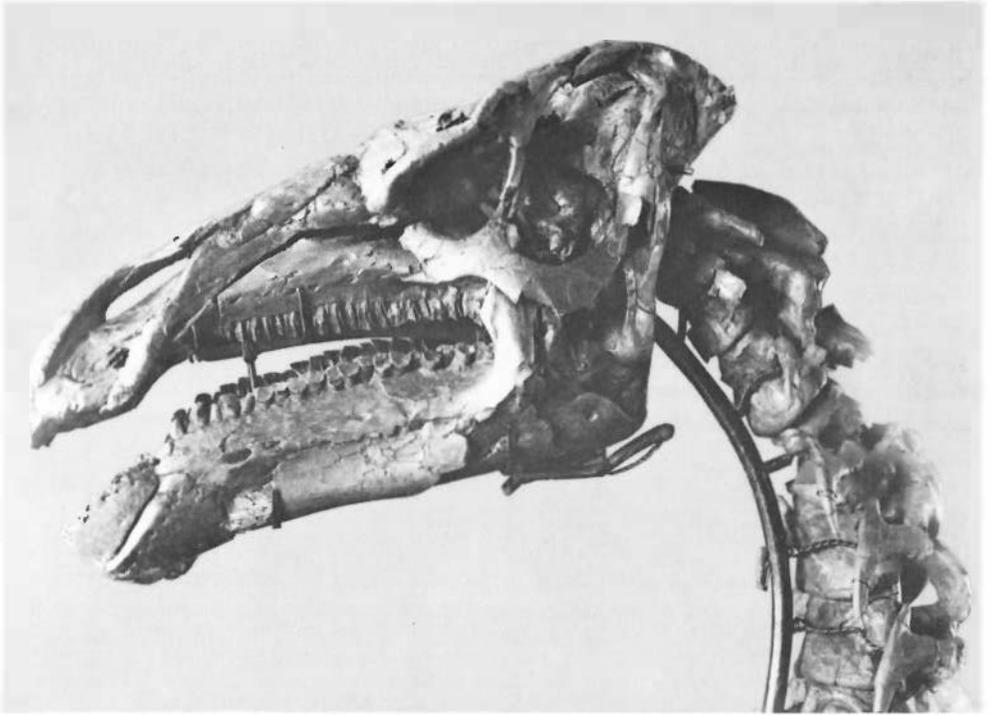
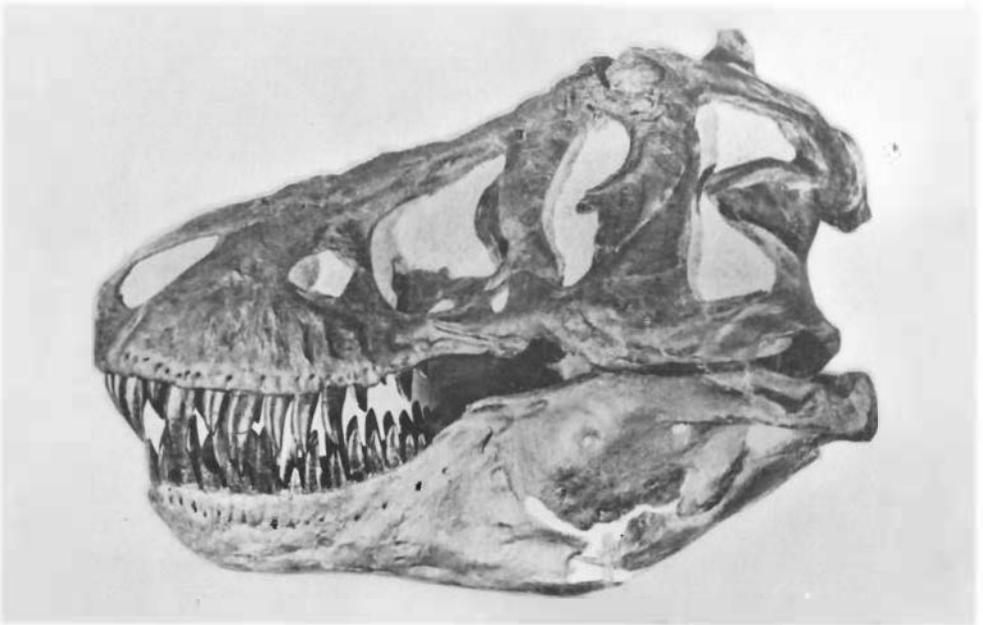


Fig. 12. — Moulage endocranien d'Iguanodon, vu de dessous ($\times \frac{2}{3}$).
(D'après ANDREWS.)

c.	Hémisphères cérébraux.	op. c.	Chiasma optique.
Car.	Passage de la carotide.	pit.	Glande pituitaire.
med.	Medulla.	II, V, VI...	Nerfs craniens.



1



2

Squelettes céphaliques, vus de profil: 1: d'*Iguanodon bernissartensis* BLG (n° 22 du plan) ($\times 1/10$), et 2: de *Tyrannosaurus rex* OSBORN, du Crétacé supérieur de Montana (U. S. A.) ($\times 1/12$). La figure 2 d'après un moulage à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (original à l'American Museum of Natural History).

Ainsi qu'il a été fait pour de nombreux vertébrés fossiles, on a pu obtenir un bon moulage endocranien d'iguanodon (fig. 12) et ANDREWS, qui en a fait l'étude, a pu y reconnaître les points de départ des nerfs craniens. D'après cet auteur aussi, le cerveau présente un remarquable développement relatif du cervelet, lequel s'étendrait au-dessus des hémisphères. Toutefois, comparé à la taille de l'animal, l'ensemble de l'encéphale devait être très petit et c'est un fait constaté chez les Dinosauriens en général (chez *Anatosaurus*, le volume du cerveau est estimé à 1/20.000 du volume total de l'animal!).

Rappelons à ce propos que, chez certains dinosauriens (cas de *Stegosaurus*), on a décelé dans la région sacrée un renflement considérable de la moelle épinière (« cerveau sacré »), renflement pouvant dépasser en développement le cerveau proprement dit, ou encéphale, ce qui indiquerait une prépondérance de la fonction réflexe (fig. 29, p. 88). On croit d'ailleurs ce caractère en relation avec le développement extraordinaire des membres postérieurs et de la queue, et de l'importante musculature que cela suppose.

Les mâchoires d'*Iguanodon* (fig. 14, au-dessus) se signalent à l'attention, tant par la présence à la mandibule d'une pièce osseuse antérieure, le prédentaire (6), que par la conformation spéciale de la dentition, qui est polyphydonte. Il faut entendre par là qu'elle est formée d'éléments nombreux (nonante-

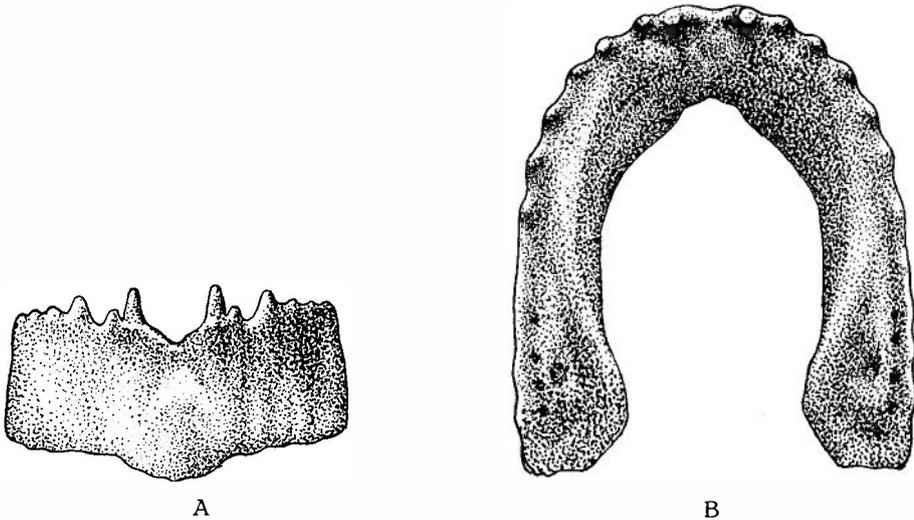


Fig. 13. — *Iguanodon bernissartensis* BOULENGER. Prédentaire vu de face (A) et de dessus (B) ($\times \frac{1}{2}$). (Reconstitution d'après l'exemplaire n° 9 du plan.)

(6) Ou « présymphysaire » comme l'avait dénommé tout d'abord L. DOLLO. Celui-ci n'a adopté le terme « prédentaire », plus récent, que parce qu'il le reconnut comme plus expressif.

deux dents chez le premier exemplaire monté) et disposés en files plus ou moins alternantes, comme chez les Requins, mais avec cette différence que, chez ceux-ci, les éléments de remplacement sont rabattus du côté interne et doivent opérer, pour prendre la position fonctionnelle, un mouvement de redressement qui peut approcher des 180° (cas des Scymnorhinidés). Un seul rang toutefois est fonctionnel chez *Iguanodon*, ce qui n'est pas le cas chez d'autres ornithopodes.

Les dents (Pl. XIV, fig. 1) ont déjà fait l'objet d'une remarque ci-dessus; nous devons toutefois en reparler. Spatuliformes et à bord oral plus ou moins crénelé, elles nous montrent une parfaite adaptation à broyer des végétaux, même coriaces comme les Equisétées (7). Leur face interne est plane mais présente cependant quelques plis verticaux (8). Par pure convergence, ces dents ressemblent ainsi à celles de l'Iguane, ce qui fut d'ailleurs la raison du rapprochement initial de l'*Iguanodon* avec ce reptile (9).

La dentition est plus spécialisée encore chez les Hadrosauridés, le nombre des éléments y étant plus élevé (jusqu'à deux mille dents chez *Anatosaurus*, selon LULL) et comprenant plusieurs rangs simultanément fonctionnels, mais le type de succession dentaire est le même (fig. 14, en dessous).

Vu l'intérêt tout particulier qu'il présente, il faut dire aussi quelques mots du prédentaire (fig. 13 et pl. XIV, fig. 3). Cet élément osseux qui, trouvé d'abord isolément, fut pris pour un élément de la mâchoire supérieure (J. W. HULKE), n'est pas totalement dépourvu de dents. Non seulement d'importantes aspérités osseuses en ornent le bord oral, mais on y trouve latéralement des rudiments de vraies dents laissant apparaître vaguement leur bord crénelé, comme s'il s'agissait de dents incomplètement émergées du tissu osseux. Voilà qui n'est pas sans faire penser à ce qui se présente chez des poissons d'un groupe très spécialisé à plus d'un égard, mais qui le sont tout particulièrement au point de vue dentaire : les Plectognathes. Chez ces poissons, auxquels on attribue généralement un régime coralliphage (« brouteurs de coraux »), les éléments marginaux de la dentition sont plus ou moins enrobés dans un tissu ostéoïde et n'apparaissent guère au bord oral, lequel constitue ainsi une sorte de bec (parfois même, les dents n'y apparaissent plus du tout, comme chez *Tetrodon*, et peuvent d'ailleurs avoir totalement disparu, ce qui est le cas chez *Orthogoriscus*, le Môle ou « Poisson-lune » (10).

L'ensemble de la dentition est d'ailleurs assez comparable déjà à celle de Plectognathes, comme les Triodontidés (sauf que, chez ces derniers, les dents apparaissent à la face externe ou labiale des mâchoires), et il y a jusqu'à une

(7) Il n'en était pas de même, par exemple, de *Brontosaurus* dont les dents lui permettaient seulement une nourriture constituée de végétaux aquatiques tendres (cf. SIMPSON, *l'Evolution et sa signification*).

(8) Chez *Craspedodon*, du Crétacé supérieur de Belgique (pl. XIV, fig. 5), les crêtes de la face interne s'ornent elles-mêmes de crénelures.

(9) Voir p.43.

(10) Le prédentaire des *Iguanodons* lui-même présente une certaine similitude avec une mâchoire de Poisson-lune.

PLANCHE XIV.



1



2



3



4



5

1 : Groupe de dents mandibulaires d'*Iguanodon bernissartensis* BLG., face interne ($\times 1$).
 2 : Griffes de *Megalosaurus lonzeensis* DOLLO ($\times 1$), du S enonien inf erieur de Lonz ee. 3 : Pr edentaire d'*Iguanodon bernissartensis*, profil gauche ($\times \frac{1}{2}$). 4 : Phalange de *Megalosaurus dunckeri* KOKEN ($\times \frac{3}{4}$), du Wealdien de Bernissart. 5 : Dent de *Craspedodon lonzeensis* DOLLO, face interne ($\times 2$), du S enonien inf erieur de Lonz ee.

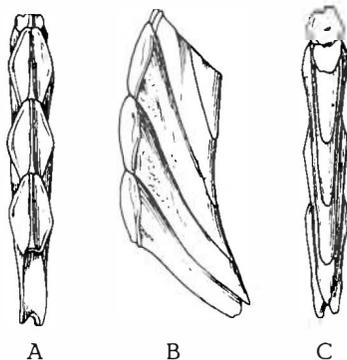
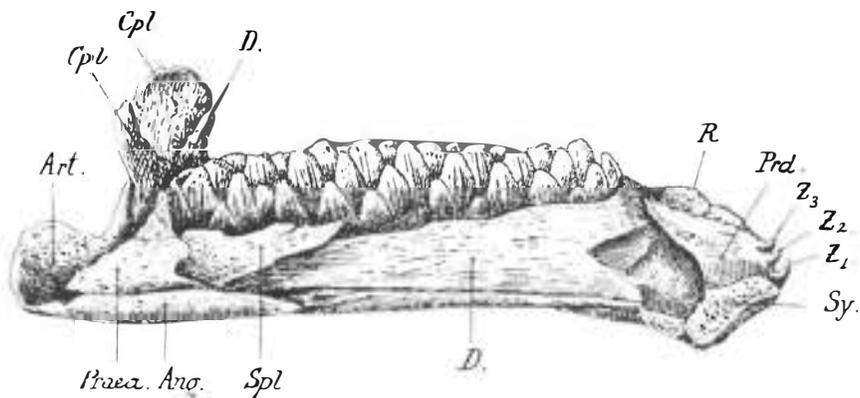


Fig. 14. — Dentition des Ornithopodes. Au-dessus : *Iguanodon bernissartensis* BLG., moitié gauche de la mâchoire inférieure vue par la face interne ($\times 1/6$ env.). (D'après L. DOLLO.)

En dessous : succession des éléments d'une même file dentaire chez *Anatosaurus*; A. face interne, B. profil, C. face externe ($\times 1/2$). (D'après MARSH.).

- | | |
|--------|----------------------------|
| Ang. | Angulaire. |
| Art. | Articulaire. |
| Cpl. | Coronoïde. |
| D. | Dentaire. |
| Præa. | Préarticulaire. |
| Prd. | Prédentaire. |
| Spl. | Splénial. |
| Sy. | Symphyse. |
| Z 1-3. | Dentelures du prédentaire. |

similitude d'aspect des dents elles-mêmes, analogie qui avait frappé CUVIER, puisqu'il écrivit, au sujet des dents que lui avait soumises MANTELL : « À l'apparence extérieure, on pourrait aussi les prendre pour des dents de poissons » analogues aux Tétrodons ou aux Diodons... ». Analogie aussi, mais plus grossière, avec les Mammifères ruminants où l'on voit les incisives former, grâce à leur constitution hypsodonte et à la continuité des bords oraux successifs, l'équivalent fonctionnel d'un bec.

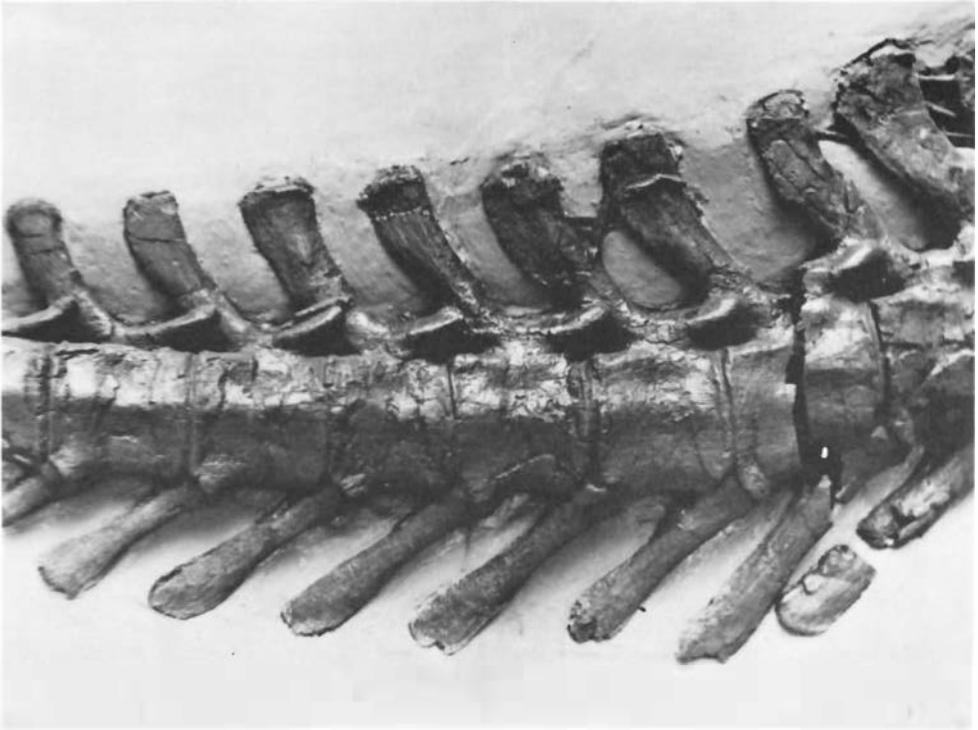
Entre le crâne et la première des vertèbres qui, au nombre d'une dizaine, participent à la constitution du cou, on a constaté l'existence d'un autre élément particulièrement intéressant : le proatlas (Pl. XV, fig. 2).

Cet élément, qui se trouve plus précisément placé entre l'occipital et l'arc neural de l'atlas, est regardé comme le vestige d'une ancienne vertèbre préatlasique, réduite à son arc neural. Une telle position suggère qu'il pourrait jouer un rôle dans la protection de la partie antérieure de la moelle épinière, nécessitée par la disposition de la tête par rapport au cou. Certes, cet élément existe aussi chez d'autres reptiles comme les Crocodiles, dont la position de la tête n'est pas du tout la même, mais non seulement l'homologie n'est pas certaine (11), mais on pourrait croire aussi que, dans ces cas, la disparition de l'élément serait en voie de se réaliser, tandis que, dans le cas des Iguanodons, la régression aurait été arrêtée en raison de l'utilité nouvelle que l'élément, arrivé à ce stade de sa régression, pouvait présenter. Pour cette même raison, on pourrait concevoir que cette régression n'a jamais fait marche arrière, non pas par suite de l'irréversibilité de l'évolution, mais en application du principe d'utilité : utilité à la fois de l'arrêt et de la non-réversibilité de la régression de l'élément en cause (12). D'ailleurs, il faudrait peut-être dire plus modestement irréversibilité de la régression ou, mieux, impossibilité de récurrence, sous une forme strictement homologue, d'un caractère morphologique disparu et, apparemment, impossibilité même d'un recul d'une régression interrompue, car, pour le reste, l'irréversibilité généralisée est sujette à caution, encore qu'il soit établi que, dans certains cas tout au moins (notamment celui des modifications du bassin des Stégosauridés, dont il sera question p. 79), des développements diffé-

(11) On n'est pas absolument fixé sur les équivalences des parties vertébrales en cause. Il n'y a, en tout cas, pas analogie parfaite puisque chez les Crocodiles, comme chez les Rhynchocéphaliens, il subsiste deux éléments.

(12) Ceci n'implique que l'irréversibilité de la régression *en cours*, qui d'ailleurs ne pourrait sans doute pas être expliquée de même façon dans tous les cas (nombreux). Il ne tend nullement à mettre en doute l'impossibilité pour un élément totalement perdu de réapparaître (en tant qu'homologue). Cela oblige cependant à se pencher sur la question du caractère inéluctable de cette régression quel que soit le stade où elle en serait arrivée et à examiner de près les « exceptions » constatées au principe d'irréversibilité.

De même, pour le principe de limitation énoncé par DOLLO. Il s'agit apparemment de cas bien différents selon que la limitation est due à la disparition — c'est évidemment fatal dans ce cas — ou à une nouvelle utilité, comme dans le cas ci-dessus. Autre chose encore sera la limitation d'un accroissement total ou différentiel. Comme l'a très bien fait remarquer OSTOYA (*Les lois de l'Évolution*), DOLLO n'a pas été suffisamment explicite dans son affirmation. On pourrait ajouter : les cas sont trop divers, la notion de limitation elle-même trop relative, pour enfermer le tout dans une formule lapidaire à la DOLLO.



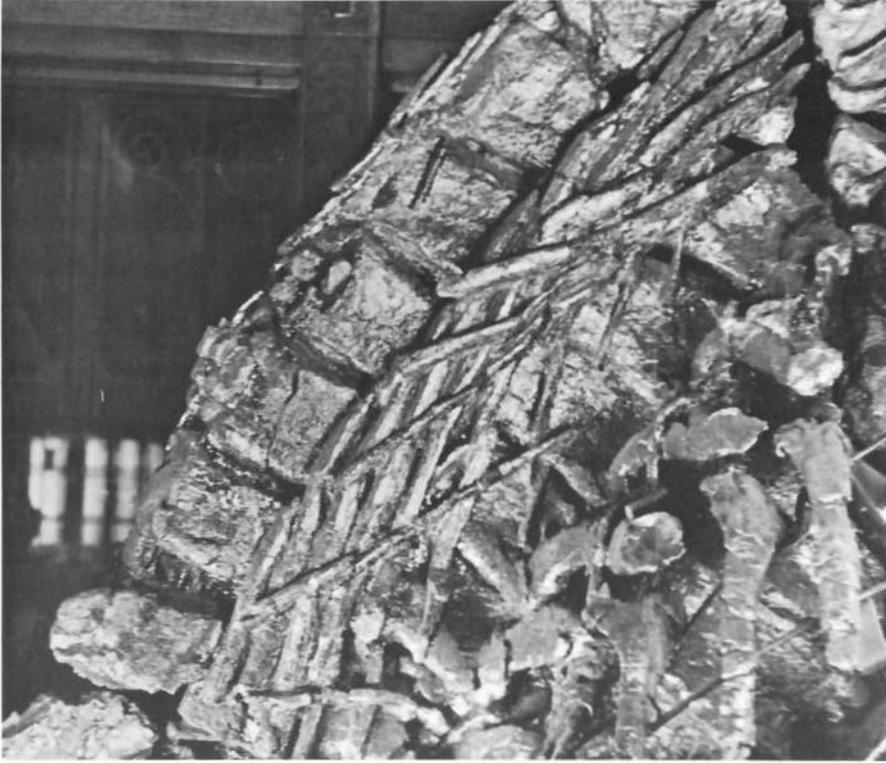
2



3

1 : Groupe de vertèbres caudales d'*Iguanodon bernissartensis* BLG. (exemplaire n° 10 du plan), profil droit ($\times 1/7$). 2 : Atlas et proatlas (le petit élément en haut et à droite), d'*I. mantelli* v. MEYER, profil droit (9/10). 3 : Vertèbre dorsale d'*I. bernissartensis*, vue du côté antérieur ($\times 1/6$).

PLANCHE XVI.



1



2

Deux aspects des ligaments ossifiés : 1 : chez *Iguanodon mantelli* v. MEYER (ex. n° 29 du plan) et 2 : chez *I. bernissartensis* BLG. (n° 22).

rentiels de parties d'un même élément squelettique s'y conforment et que, d'autre part, les exceptions auxquelles il a parfois été fait allusion ne sont peut-être dues qu'à la méconnaissance des places exactes occupées par les formes en cause dans les rameaux phylétiques. Les parallélismes, les possibilités de régression dans un rameau et non dans un autre peuvent créer la confusion en cette matière.

Les vertèbres cervicales sont opisthocœles, c'est-à-dire à corps vertébral ou centrum concave du côté postérieur. Leurs apophyses épineuses (neurapophyses) sont remarquablement développées, ce qui est aussi le cas pour celles des vertèbres caudales et pour les hémaphyses de ces dernières.

Une autre particularité est le renforcement de l'ensemble des apophyses neurales de toute la colonne par des ligaments ossifiés, parfaitement conservés à l'état fossile et dont la disposition entrecroisée montre à quel point la consolidation du squelette axial a pu être assurée (Pl. XVI). C'est un des faits qui retiennent tout particulièrement l'attention de L. DOLLO : « On remarque, » tout le long de l'épine dorsale des Iguanodons, sur les apophyses tournées » vers le dos, depuis la base du cou jusque très loin dans la queue, des corde- » lettes osseuses entrecroisées formant treillis : ce sont les ligaments ossifiés » des Iguanodons. Quelle est la signification de ces ligaments ? Ils sont là, » évidemment, dans un but de consolidation, afin de limiter les mouvements » des diverses pièces de la colonne vertébrale, particulièrement dans le sens » transversal. On les retrouve, paraît-il, chez tous les Dinosauriens bipèdes. » Cette structure est, d'ailleurs, parfaitement compréhensible, surtout pour la » région dorso-lombaire, car il était nécessaire que le thorax de ces animaux » adaptés à la station droite représentât un ensemble solide fortement fixé sur » le bassin. Pour le même motif, une disposition analogue n'était pas moins » indispensable chez les Oiseaux, mais elle a été réalisée, chez eux, par une » autre adaptation.

» D'où viennent, maintenant, ces ligaments ossifiés ? Leur comparaison » avec les parties correspondantes du curieux Oiseau sans ailes de la Nouvelle- » Zélande (Aptéryx) a permis de démontrer (L. DOLLO, Archives de Biologie, » 1886) que ce sont des muscles dégénérés en ligaments, puis ossifiés. Et quels » muscles ? Ceux qui servaient, notamment, à fléchir la colonne vertébrale laté- » ralement ».

Ces ligaments devaient donc participer à la consolidation du rachis et l'on s'est demandé s'ils ne remplissaient pas ce rôle au point de rendre celui-ci rigide et, par le fait même, impropre à la nage (13).

Si le montage du squelette-type d'*Iguanodon bernissartensis* (Pl. XI) est correct, et tout permet de le croire, la colonne vertébrale devait présenter, en position de repos, une inclinaison moyenne de 30° par rapport au plan horizontal et en tenant compte de la queue. Sans celle-ci, on peut évaluer cette inclinaison moyenne à 45°.

(13) Pour certains, ces ligaments auraient eu, toutefois, une terminaison distale souple.

Les courbures sont au nombre de quatre, convexités dorsales alternant avec des convexités ventrales : une première convexité dorsale affecte les premières vertèbres du cou, les autres vertèbres cervicales étant au contraire incluses dans une portion de la colonne à convexité dans le sens ventral; la partie de la colonne comprise entre les deux ceintures est de nouveau à convexité dorsale accusée surtout au niveau de ces ceintures; enfin, une grande courbure dans le sens ventral se présente au tiers antérieur de la queue, l'axe de la colonne vertébrale y devenant assez brusquement parallèle au plan horizontal. Dans le cas du squelette de *I. mantelli*, et en supposant exact le montage, cette dernière courbure est, toutefois, beaucoup moins marquée.

Chez *Iguanodon bernissartensis*, d'après le premier exemplaire monté, le nombre des vertèbres est de trente-quatre pour le tronc et le cou réunis, y compris celles du sacrum, lequel est formé par la soudure de six de ces éléments (cinq seulement chez *I. mantelli*). nombre élevé par rapport à celui existant chez les Reptiles actuels.

Toutes les vertèbres sont remarquables par leurs zygapophysés très développées (Pl. XV, fig. 3).

La ceinture scapulaire (fig. 15 et pl. XVII), composée des deux omoplates accompagnées chacune d'un coracoïde, est dépourvue de clavicules. Ainsi que nous le verrons plus loin, l'ischion, puis le sternum, furent pris pour telles.

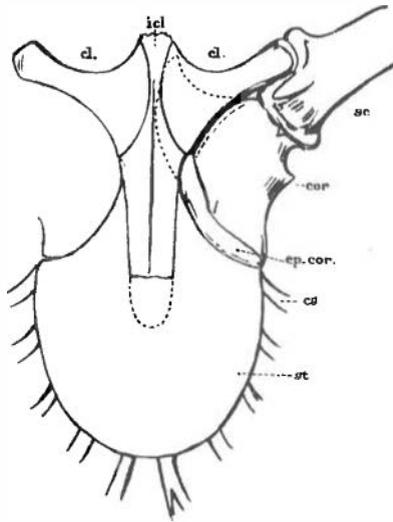
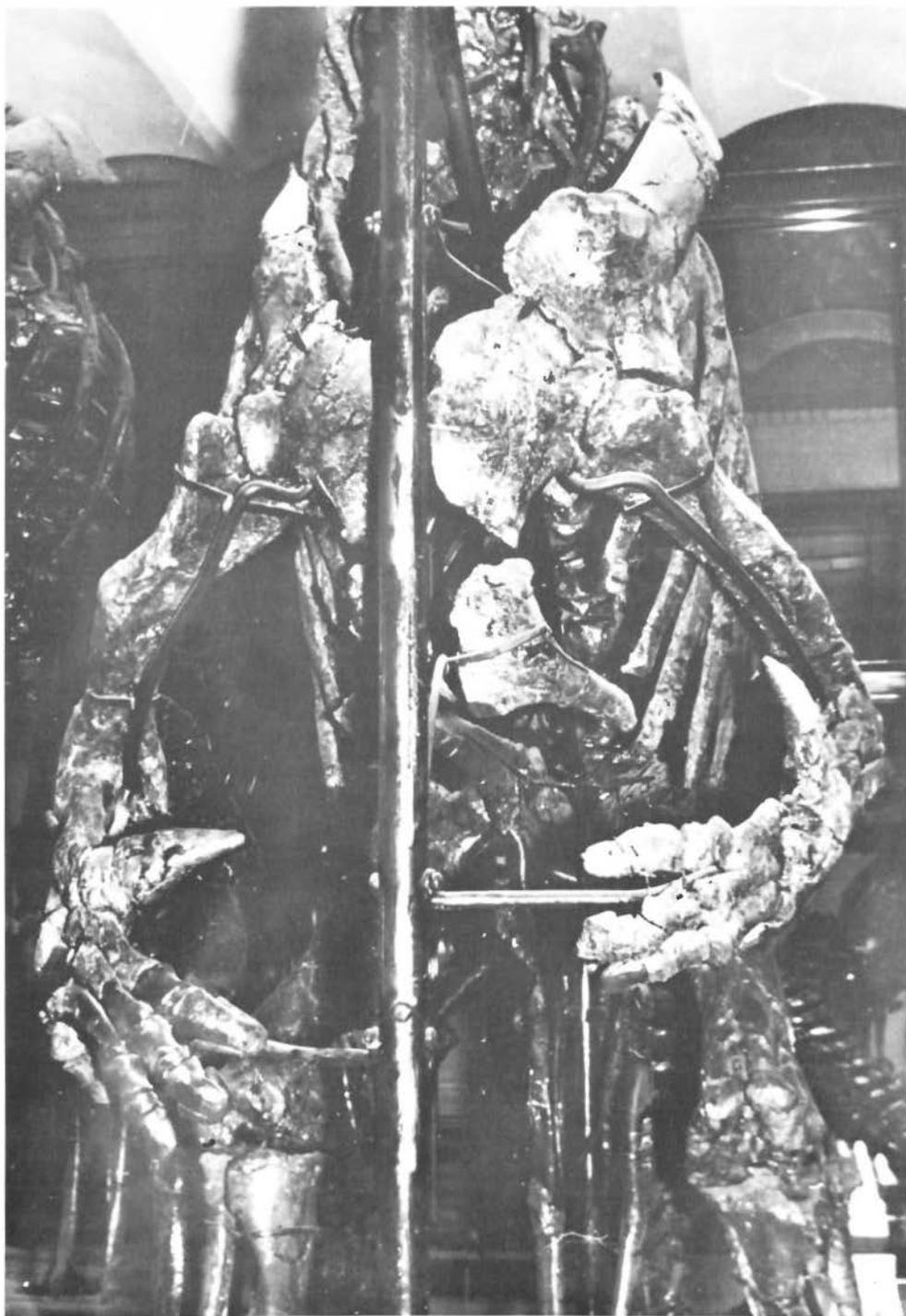


Fig. 15. — Schéma de l'appareil sternal d'*Iguanodon* (d'après HULKE).
Le sternum vrai y est pris pour un complexe formé de prétendues clavicules et interclavicules.

Cl.	« Clavicule ».	icl.	« interclaviculaire ».
Cor.	Coracoïde.	sc.	scapula (omoplate).
Cs.	Côtes.	st.	sternum (cartilagineux ?).
ep. cor.	épicoracoïde.		



Iguanodon bernissartensis BLG.
Ceinture scapulaire et membres antérieurs, vus à peu près de face
(exemplaire-holotype, n° 26 du plan).

Quant à la ceinture pelvienne, elle est particulièrement intéressante dans le groupe des Iguanodontidés, comme d'ailleurs chez tous les Ornithopodes, en raison de sa ressemblance avec celle des Oiseaux et, plus spécialement, celle des Oiseaux marcheurs et coureurs (Ratites : par exemple l'Autruche). Cette analogie des bassins a d'ailleurs valu au groupe le nom d'Ornitischiens et celui, parfois utilisé aussi, d'Avipelviens. Mais il s'avéra plus tard que l'identité n'était pas aussi parfaite qu'on l'avait pensé tout d'abord.

Le bassin d'*Iguanodon* est quadriradié, c'est-à-dire qu'il présente quatre expansions entourant l'acétabulum : au-dessus, l'ilion; vers le bas et l'avant, une expansion; vers l'arrière et le bas, l'ischion auquel est accolé, en avant, une autre expansion très allongée, formant avec la première un angle très ouvert. Cette conformation diffère donc assez sensiblement de celle du bassin classique des Reptiles, lequel est triradié, le « post-pubis » n'y existant pas, ou n'y étant représenté que par une apophyse insignifiante.

De tous ces éléments du bassin, les ischions parurent, de prime abord, les plus énigmatiques et ils furent pris pour des clavicules. C'est dans les termes suivants que L. DOLLO rapporte le fait (1905) : « ...il faut signaler une erreur » de détermination que lui (il s'agissait de MANTELL) inspira G. CUVIER et « qu'on ne saurait lui reprocher, car elle fut longtemps partagée par Sir » R. OWEN lui-même : ce fut de considérer comme clavicule un os singulier, qu'il « crut d'abord spécial à l'Iguanodon et auquel il donna un moment le nom » d'« Os Cuvieri »... Cette erreur retarda, pour longtemps, la juste appréciation « des affinités véritables de l'Iguanodon ».

Inversement, nous l'avons vu, les pièces sternales furent prises, à un moment donné, pour des éléments du bassin.

Mais ce sont surtout les autres éléments, inférieurs à l'acetabulum, qui ont donné lieu à controverse.

Pour certains auteurs, l'expansion antérieure (« prépubis ») serait le « vrai pubis ». Pour d'autres, et c'est à cette opinion que se rallient DE LAPPARENT

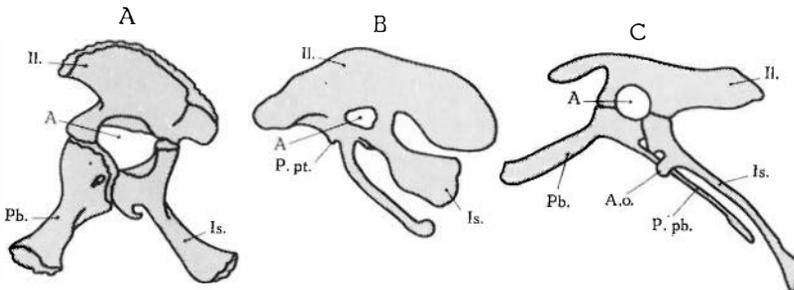


Fig. 16. — Comparaison des bassins de Saurischiens (A), d'embryon de Poulet (B) et d'Ornitischien (*Iguanodon*). (Respectivement d'après ROMER, LEBEDINSKY et DOLLO.)

A.	Acetabulum.	P. pb.	Apophyse post-pubienne ou « post-pubis ».
Il.	Ilion.	P. pt.	Processus pectinealis.
Is.	Ischion.	A. o.	Apophyse obturatrice.
Pb.	Apophyse prépubienne ou « prépubis ».		

Chez les Oiseaux (fig. 16 B), on observe un développement de la partie postérieure seule, donc l'inverse de ce qui se présente chez les Saurischiens. La partie antérieure (apophyse prépubienne) est absente, à moins qu'il faille quand même la regarder comme représentée par le *processus pectinealis*, ce qui a été donné comme inexact. C'est pour cela que certains, comme MATTHEW, désignent ce processus du nom de *processus pseudopectinealis*.

Ainsi, il n'y aurait pas eu basculement vers l'arrière du pubis chez les Ornithischiens. Si l'on ne peut que difficilement se représenter un déplacement d'attaches musculaires, rien ne prouve qu'il n'y a pas eu double attache et réduction d'un faisceau de fibres musculaires antérieur au profit d'un autre postérieur, et inversement dans l'autre cas. Dans cette hypothèse, l'homologie d'attache ne serait qu'apparente et l'argument basé sur celle-ci, caduc.

En ce qui regarde spécialement le *pubo-ischio-femoralis externus*, son attache se répartirait d'ailleurs sur l'ensemble du pubis, ainsi que le représente ROMER, chez *Stegosaurus* et *Camptosaurus* (fig. 17).

D'autre part, le développement parfois important pris par l'apophyse prépubienne, chez des Ornithischiens, serait corrélatif d'un besoin de résistance plus grande des muscles abdominaux pour la plongée (résistance à l'éventration).

Le nombre des vertèbres du cou, du tronc et du sacrum réunis, s'élève, nous l'avons vu, à trente-quatre (*Iguanodon bernissartensis*). A ce nombre déjà assez élevé doit s'ajouter celui des vertèbres de la queue, nombre qui peut être important (cinquante et une vertèbres chez le premier Iguanodon monté), en sorte que le nombre total des éléments de la colonne dépasse les quatre-vingts, ce qui n'est toutefois pas exceptionnel pour un reptile et est même largement dépassé chez les Serpents. Néanmoins, le nombre relativement important de vertèbres de la queue et le grand développement de leurs apophyses hémales (hémapophyses) et neurales (neurapophyses) (Pl. XV, fig. 1) contribuent à rendre cette partie de l'animal imposante et vraisemblablement puissamment actionnée par des muscles coccygio-fémoraux, à en juger d'après le développement également remarquable du point d'insertion (« quatrième trochanter ») observable sur les fémurs et dont la signification a été mise en lumière par l'étude comparative avec la conformation de l'arrière-train du Canard.

Représentant un peu plus de la moitié de la longueur totale de l'individu suivant les courbures de la colonne (5 m sur 9,50 m), la queue des Iguanodons devait pouvoir remplir plusieurs rôles : la nage, l'équilibre et la défense. Nous y reviendrons d'ailleurs plus loin à propos des mœurs attribuables à ces animaux.

Cet aperçu, forcément sommaire, des principaux caractères morphologiques du squelette des Iguanodons est à compléter par quelques considérations au sujet de leurs membres :

Les bras, relativement courts, comportent un humérus caractérisé par une courbure sigmoïdale très nette (comme chez tous les Ornithopodes). Ils se terminent par une main à cinq doigts dont le premier a quatre phalanges et est opposable, tandis que la phalange terminale du cinquième, le pouce, qui est le plus petit, est transformée en un éperon (Pl. XVIII, fig. 1-2).

et LAVOCAT (1955), c'est au contraire à l'expansion postérieure (« post-pubis ») que reviendrait cette homologie. Ces derniers auteurs estiment que le « pré-pubis » ne serait qu'un élément de néoformation correspondant à la nécessité de trouver, à la place du vrai pubis « basculé à l'arrière », des surfaces d'insertion importantes pour les muscles abdominaux, évidemment d'autant plus puissants que la cavité abdominale se trouvait agrandie grâce au recul de cet os (14).

A cette interprétation s'oppose celle résultant de l'examen des pubis des divers reptiles (fig. 16), notamment des Sauropodes, examen qui suggère plutôt que le post-pubis (« vrai pubis » des auteurs précités) n'est que le produit de l'allongement d'une petite expansion postéro-supérieure du pubis classique. L'impression qui s'en dégage est que le « vrai pubis », c'est tout simplement l'ensemble des deux parties considérées ici et qui sont inégalement développées suivant les cas :

1) développement important de la partie antérieure seule, la partie postérieure n'existant qu'à l'état d'apophyse discrète et qui pourrait être appelée *apophyse post-pubienne* cas des Saurischiens;

2) développement à peu près égal des deux parties (« pré- et post-pubis »), de sorte que l'ensemble du pubis est bifide, avec divergence parfois extrême, comme chez *Trachodon* cas des Ornithischiens.

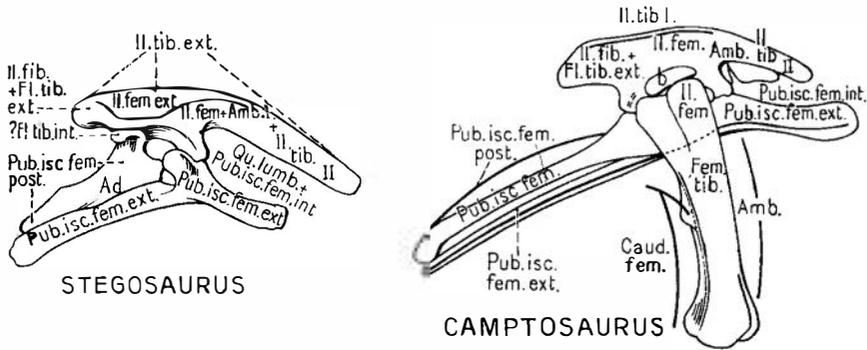


Fig. 17. — Schéma des insertions musculaires de bassins de Dinosaouriens (d'après ROMER).

Ad.	Adductores.	Il. fib.	Ilio-fibularis.
Amb.	Ambiens.	Il. tib. (I-II)	Ilio-tibialis (I-II).
Caud. fem.	Caudi-femoralis.	Il. tib. ext.	Ilio-tibialis externus.
Fem. tib.	Femoro-tibialis.	Pub. isc. fem.	Pubo-ischio-femoralis.
Fl. tib. ext.	Flexor tibialis externus.	Pub. isc. fem. ext.	Pubo-ischio-femoralis externus.
Fl. tib. int.	Flexor tibialis internus.	Pub. isc. fem. int.	Pubo-ischio-femoralis internus.
Il. fem.	Ilio-femoralis.	Pub. isc. fem. post.	Pubo-ischio-femoralis posteriorus.
Il. fem. ext.	Ilio-femoralis externus.	Qu. lumb.	Quadratus lumborum.

(14) Ce qui est un fait et doit avoir permis un agrandissement de la capacité respiratoire pour la vie aquatique et, surtout, la plongée (de LAPPARENT et LAVOCAT). Peut-être aussi en relation avec le régime herbivore (NOPCSA).

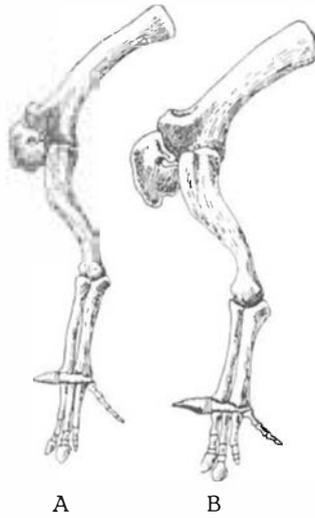


Fig. 18. — Membres antérieurs d'Iguanodons, vue externe ($\times 1/25$):
 A. *I. mantelli*; B. *I. bernissartensis* (d'après L. DOLLO).

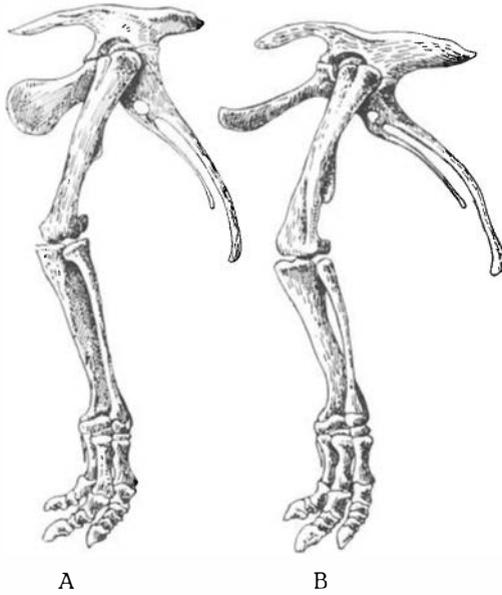


Fig. 19. — Membres postérieurs d'Iguanodons, vue externe ($\times 1/25$):
 A. *I. mantelli*; B. *I. bernissartensis* (d'après L. DOLLO).



1



2



3



4

Membres et extrémités de membres d'*Iguanodon bernissartensis* BLG.

1 : Avant-bras et main de l'exemplaire n° 18 du plan ($\times 1/15$); 2 : Bras droit et main du même ($\times 1/10$); 3 : Jambe et pied droit de l'holotype (n° 26) (on y voit en outre les ischions) ($\times 1/15$); 4 : Pied droit du même ($\times 1/10$).

Après avoir fait remarquer que, par la conformation générale, c'est là une « vraie main » (15), L. DOLLO ajoute :

- « Le pouce y est transformé en un énorme éperon, arme défensive.
- » L'index, le majeur et l'annulaire, sensiblement égaux et dirigés dans le prolongement de l'avant-bras, portent, chacun, trois phalanges.
- » Le petit doigt, qui est, ici, le plus long doigt de la main, a une position tout à fait latérale; de plus, il possède quatre phalanges, et la dernière, qui a la forme d'un petit nodule osseux, était dépourvue d'ongle.
- » Quelle est, à présent, la signification de cette dernière structure ?
- » La position latérale du petit doigt et la régression de son angle sont des caractères d'opposabilité, comme le montre la comparaison avec les animaux actuels qui ont une main préhensile.

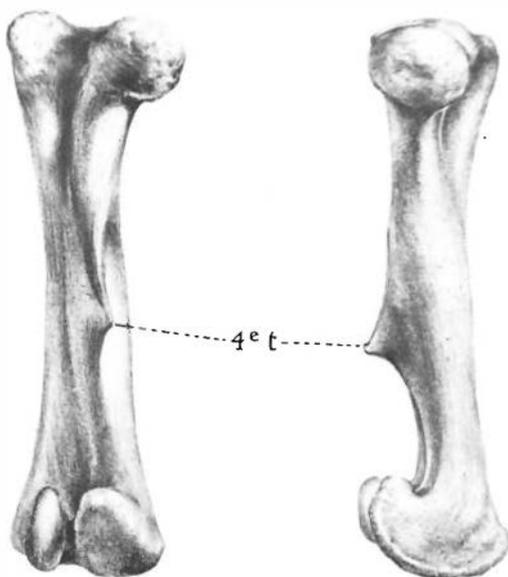


Fig 20. — Fémur d'*Iguanodon bernissartensis* BLG. ($\times 1/15$): Pour montrer (en 4^e t), la crête saillante, interne, ou « quatrième trochanter » (d'après L. DOLLO).

« Crête saillante (4^e trochanter) à la face interne du fémur de l'Iguanodon. Elle a dû servir à l'insertion d'un fort muscle caudo-fémoral prenant son origine sous la queue pour faire mouvoir celle-ci latéralement comme chez les canards pendant la marche » (L. DOLLO, 1883).

(15) A remarquer que cette conformation se voit dès les Ichthyostégides, qui furent, il y a environ un demi-milliard d'années, les premiers Tétrapodes, alors même que, à divers égards, ceux-ci ont été rapprochés des Poissons crossoptérygiens.

» L'Iguanodon pouvait donc rentrer son petit doigt dans la paume de la
 » main pour saisir les objets. C'est-à-dire qu'il pouvait faire avec ce petit doigt
 » ce que nous faisons avec notre pouce.

» Ceci ne doit pas nous surprendre. Car le pouce de l'Iguanodon, étant
 » transformé en un gros éperon rigide, ne pouvait être doué d'opposabilité. »

Rappelons que cet éperon, pris d'abord pour une corne placée sur le museau, comme chez les Rhinocéros, fut interprété ensuite (OWEN) comme un élément comparable à l'ergot du Coq.

Au rôle défensif que lui a reconnu L. DOLLO, il faut vraisemblablement ajouter celui de moyen permettant à l'Iguanodon de s'agripper solidement aux troncs des arbres dont il broutait les feuilles. Peut-être servait-il aussi à l'arrachage des feuillages, ainsi que le suggèrent DE LAPPARENT et LAVOCAT.

Plus longs que les membres antérieurs, les postérieurs ont un fémur à « trochanter » supplémentaire assez développé et dont nous avons déjà fait mention à propos du rôle qu'il devait jouer dans la fixation de la musculature coccygio-fémorale (fig. 20).

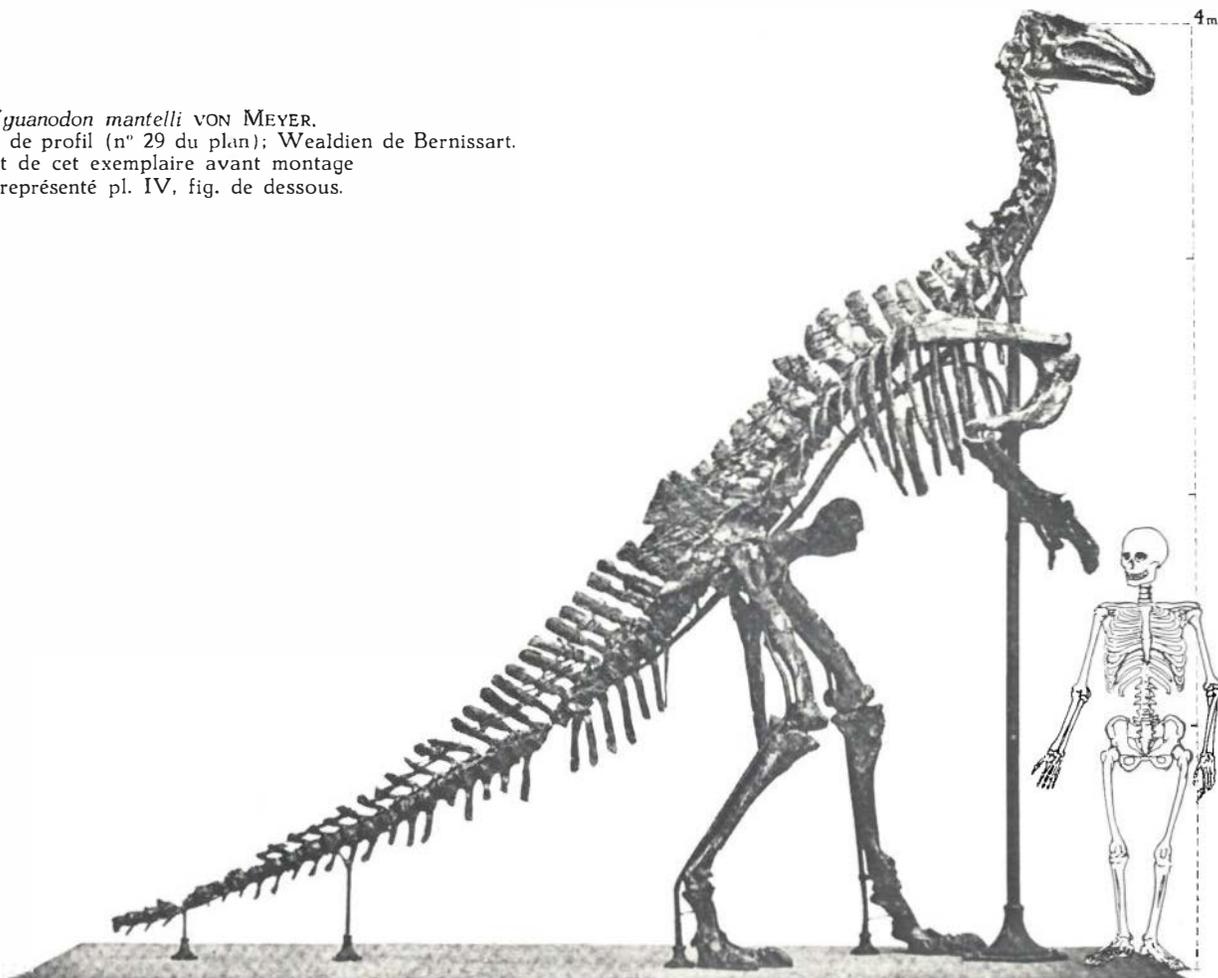
A la différence des mains, les pieds (Pl. XVIII, fig. 3-4) ne comportent que quatre doigts, dont trois fonctionnels, constitués d'un nombre élevé de phalanges (jusqu'à cinq). Celles des empreintes retrouvées sur le sol qu'ils foulaient et qui peuvent à coup sûr leur être attribuées permettent de croire que ces pieds n'étaient pas palmés comme devaient l'être ceux d'autres ornithischiens, les Hadrosauridés, si l'on s'en réfère aux restes importants de téguments trouvés dans un état exceptionnel de conservation et dont nous aurons également l'occasion de reparler.

Par la réduction du nombre des doigts fonctionnels aux membres postérieurs, on voit déjà une première adaptation de vertébrés à la course, thème qui sera poussé à l'extrême dans le cas des Périssodactyles (monodactylie des Chevaux).

Dotés d'une telle constitution, remarquables tant en ce qui concerne le squelette axial qu'en ce qui regarde celui des ceintures et des membres, les Iguanodons apparaissent comme ayant dû être des animaux solidement bâtis et, *a priori*, bien armés pour la défense. D'autre part, la connaissance de toutes leurs particularités ostéologiques a permis de tenter des reconstitutions, assez diverses il est vrai suivant leurs auteurs, parfois un tant soit peu fantaisistes, mais toujours bien différentes de celle que l'on s'était imaginée du temps de MANTELL (fig. 30 et pl. XXII). Nous y reviendrons.

On a tenté aussi de se représenter la musculature générale de ces reptiles. Celle de la région pelvienne (bassin) surtout a été étudiée et discutée. Nous avons eu l'occasion d'y faire allusion à propos de la constitution ostéologique de celui-ci. Ajoutons-y que le prolongement antérieur de l'ilion est supposé avoir été le point d'insertion de muscles homologues du couturier des Oiseaux (ROMER). Quant à l'ischion, il présente une extrémité élargie pour les ischio-caudaux dont le développement devait permettre de puissants mouvements laté-

Iguanodon mantelli VON MEYER.
Squelette complet vu de profil (n° 29 du plan); Wealdien de Bernissart.
L'état de cet exemplaire avant montage
est représenté pl. IV, fig. de dessous.



raux de la queue en vue de la nage. D'autre part, nous avons déjà parlé du rôle analogue du « quatrième trochanter ».

Les fémurs devaient être inclinés et non verticaux comme on l'a parfois prétendu, ce qui n'aurait pu assurer l'équilibre, vu la position du centre de gravité.

IGUANODON BERNISSARTENSIS ET *I. MANTELLI*.

Ainsi que nous l'avons vu, deux types ont été reconnus parmi les restes d'Iguanodons exhumés à Bernissart. Toutefois, on a parfois avancé l'opinion que ces deux types ne constituaient qu'une seule et même espèce, et que les différences observées pouvaient être mises sur le compte soit d'un dimorphisme sexuel, soit d'une différence d'âge des individus, soit encore de la simple variation intraspécifique. Mais quelques caractères qui pourraient faire croire à l'exactitude de l'une ou l'autre de ces dernières hypothèses et, parmi eux, la moindre taille d'*Iguanodon mantelli* (*I. bernissartensis* mesure 9 m 50 de long et 5 m env. de haut; l'individu rapporté à *I. mantelli* et représenté Pl. XIX, respectivement 6 m et 4 m env.), ne sont rien comparés à l'ensemble des caractères différentiels qui plaident en faveur d'une distinction en tant qu'espèces. Voyons brièvement les principaux de ces caractères :

1) Les bassins présentent des différences notables et il convient de souligner tout particulièrement la forme plus brève et plus étalée de l'apophyse prépubienne chez *I. mantelli*, ce qui ne peut guère s'expliquer par le dimorphisme sexuel, non plus que par une différence d'âge. On peut en dire autant de la différence du nombre des vertèbres constituant le sacrum (cinq chez *I. mantelli*, six chez *I. bernissartensis*);

2) Les crânes ne diffèrent pas moins dans leurs proportions (trois fois moins long que large chez *I. mantelli* et deux fois seulement chez l'autre iguanodon) et les narines sont relativement plus grandes chez le second;

3) Les membres antérieurs de celui-ci sont moins réduits par rapport aux postérieurs que chez *I. mantelli* et ils se terminent par des mains plus massives et à éperon plus développé (fig. 18).

4) Les membres postérieurs eux-mêmes diffèrent également quelque peu (quatrième trochanter situé au milieu du fémur chez *I. mantelli*; vers le tiers inférieur chez *I. bernissartensis*) (fig. 19).

Ce qui est de nature à renforcer cette présomption, c'est le fait noté par L. DOLLO que l'exemplaire attribué à *I. mantelli* aurait été trouvé dans une couche distincte de celle qui a livré les restes d'*I. bernissartensis*.

STRUCTURE OSSEUSE.

L'étude de la microstructure osseuse des Ornithopodes a conduit à son rapprochement avec celle des Sauropodes. Il semble donc qu'il s'agisse d'une constitution à structure secondaire prédominante, c'est-à-dire à disposition circulaire se développant autour des canaux de HAVERS. Seuls subsistent quelques traces de la structure primaire (structure fibreuse, provenant du périoste) (16).

En ce qui regarde encore l'ossature, rappelons que, chez les Ornithischiens, on a pu en étudier la constitution et en déduire qu'elle pouvait être « pneumatisée » à la façon des os d'oiseaux. Ce caractère s'est toutefois observé également chez des sauripélviens.

ATTITUDES ET MODE DE VIE DES IGUANODONS.

De l'observation des caractères morphologiques des iguanodons trouvés à Bernissart il fut possible de déduire nombre de données nouvelles quant aux attitudes et au mode de vie de ces grands reptiles éteints.

Les empreintes de pas — ce qu'on appelle des ichnolithes —, conservées dans certains cas (fig. 21 et 22), ont révélé qu'ils se tenaient toujours en station bipède, car on n'y trouve aucune trace des mains, et cette déduction s'accorde

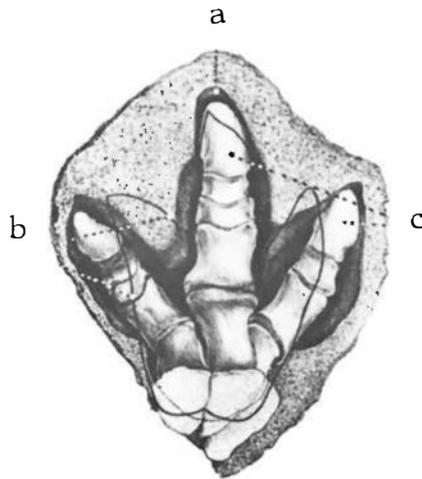


Fig. 21. — Superposition d'une empreinte du Wealdien du Hanovre attribuée à *Iguanodon* (a), d'une autre de *Brontozoum* du Trias (b) et d'un pied d'*Iguanodon mantelli* de Bernissart (c) (d'après L. DOLLÓ).

(16) Cf. A. F. de LAPPARENT et R. LAVOCAT, 1955, p. 903.



Fig. 22. — L'Iguanodon en marche.

« Série de pas figurant des pistes d'Iguanodons et découvertes dans le terrain wealdien de Hastings en Angleterre (S. H. BECKLES. Quart. Journ. Geol. Soc. London, 1854). Elles démontrent que l'Iguanodon était bipède, ces empreintes étant toutes à trois doigts; qu'il marchait les pieds en dedans; qu'il n'appuyait pas sur la queue, celle-ci n'ayant pas laissé de trace; que le terrain où il avait marché était de consistance molle. Ces pistes, annonçant des individus de tailles différentes assemblées sur un petit espace, semblent indiquer aussi que les Iguanodons vivaient par troupes. » (L. DOLLO, sept. 1905.)

d'ailleurs parfaitement avec ce que l'on sait de la constitution du bassin et des membres postérieurs. Un examen comparatif des diverses empreintes entre elles permit en outre de croire que, au repos, la queue reposait sur le sol et formait alors trépied avec les membres postérieurs. Elle devait d'ailleurs jouer un rôle dans la réalisation de la bipédie même : vu son important développement, elle devait faire contrepoids à la partie antérieure du corps, des muscles puissants lui permettant, en outre, d'assurer le redressement du corps en prenant appui sur les fémurs. Il devait en être ainsi aussi bien au repos qu'à la marche et à la course.

Les marques des deux dernières de ces attitudes sont caractérisées par une alternance des empreintes des pieds, excluant d'autre part l'idée qu'ils se déplaçaient parfois par sauts. La course se distinguait de la marche par le fait que l'animal tenait la queue levée car, dans le cas d'empreintes de pas correspondant à cette attitude, cette partie de l'animal n'a laissé aucune trace de son passage.

La bipédie est indiquée en outre par le nombre des doigts : (trois plus un, non fonctionnel) observés dans toutes les empreintes, lesquelles permettent de supposer que les Iguanodons marchaient sur toutes les phalanges et sur les extrémités inférieures des métatarsiens qui formaient talons (fig. 23).

La bipédie des Iguanodons devait être assurée notamment par le contrepoids que devait constituer la longue queue de l'animal. Pour achever de placer le centre de gravité très en arrière, on peut croire que cette queue avait également un très grand développement en épaisseur. Au contraire, bien que développé pour une respiration importante, le thorax ne devait pas être trop lourd. Dans les essais de reconstitution, on ne semble pas y avoir toujours pensé, par exemple dans celle qui aboutit à une représentation de l'animal tel un tatou (fig. 32, p. 91).

L'attitude bipède, qui devait constituer une adaptation à la course, ainsi que la forme générale elle-même des Iguanodons suggèrent immédiatement une

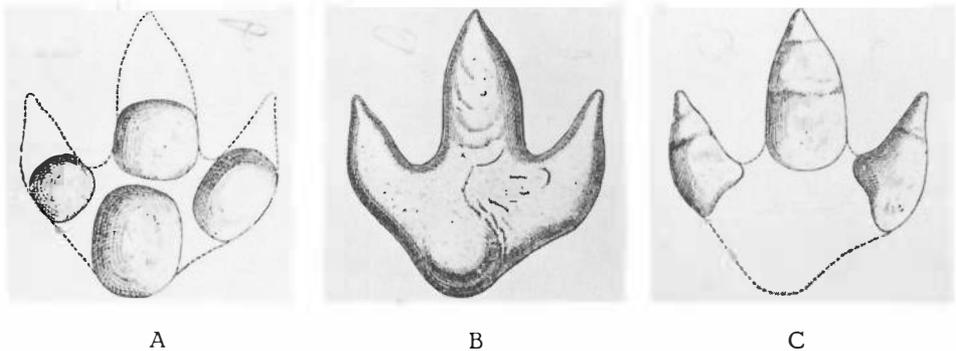
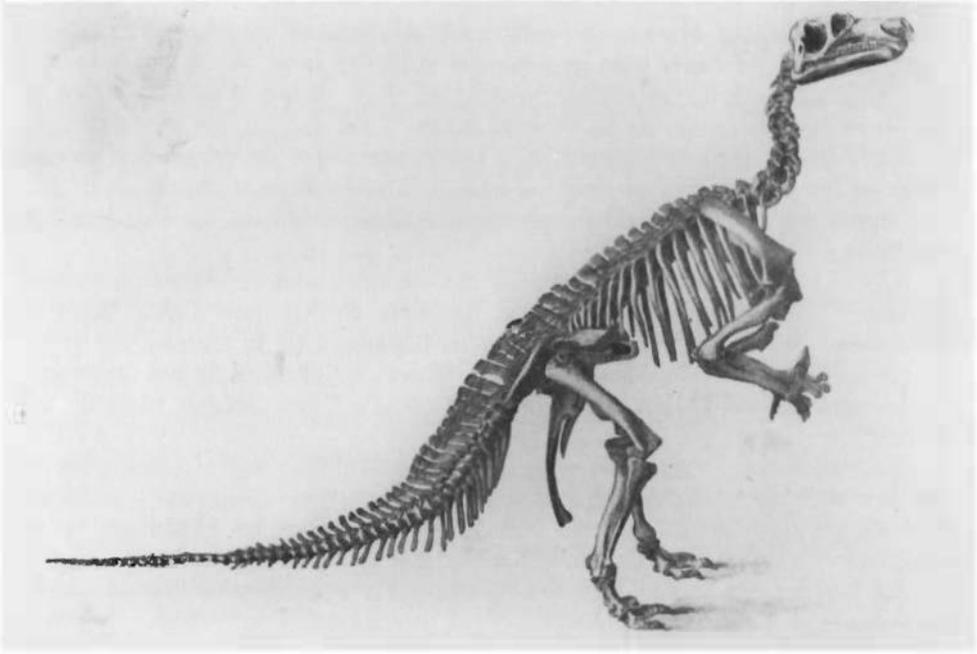


Fig. 23. — Aspects divers des empreintes de pas d'Iguanodons, mis en rapport avec les diverses attitudes de ces animaux. A : Repos; B : Marche; C : Course (respectivement d'après M. C. DAWSON, S. H. BECKLES et A. TYLOR).



A



B

Fig. 24. — Comparaison du squelette d'un Iguanodon (*I. bernissartensis* BLG.) (A) avec celui d'un Kangourou (Wallaby) (B); (le Wallaby d'après T. J. PARKER et W. A. HASWELL).
Remarquer les grandes différences entre les bassins, les vertèbres caudales, etc.

certaine ressemblance avec les Kangourous, mais c'est là pure convergence. Laissons d'ailleurs de nouveau DOLLO exposer la chose :

« L'Iguanodon est un Reptile; le Kangourou est un Mammifère. Au point » de vue de la Parenté, ils ne sont donc pas voisins, malgré la ressemblance » générale de leur squelette. Mais, d'autre part, l'Iguanodon est un Bipède » marcheur; le Kangourou, un Bipède sauteur. Par conséquent, au point de vue » de l'Adaptation, leurs relations ne sont pas beaucoup plus intimes. C'est » ce que le pied et la queue montrent très bien. Le Kangourou (marsupial) — » comme la Gerboise (rongeur) — a un fort talon saillant et une queue dont » les os sont atrophiés et aplatis. L'Iguanodon manque de ce talon et possède » une queue dont les os chevrons sont très développés. En résumé, l'Iguanodon » et le Kangourou n'ont en commun que la station bipède, avec des membres » antérieurs courts et une longue queue » (fig. 24).

Selon L. DOLLO, il y aurait eu, chez les Stégosauridés, retour à la vie quadrupède (vie quadrupède secondaire). La marque du passage de leur lignée ancestrale par un stade bipède, comme celui des Iguanodontidés, résiderait dans la conformation « ornithischienne » de leur bassin et c'est par suite de l'irréversibilité de l'évolution qu'il n'y aurait pas eu retour à la conformation ordinaire de celui-ci.

Ainsi, les Iguanodons devaient être des animaux marcheurs et coureurs et on se les représente volontiers comme ayant été terrestres (fig. 25) (17). Cependant, à un moment donné, l'hypothèse d'une vie franchement aquatique de ces reptiles a été avancée et c'est ainsi qu'ils ont été représentés marchant sur le fond de l'eau d'un lac (fig. 26).

Faut-il dire combien ceci est purement conjectural ? En fait, on est mal fixé sur ce point, alors qu'on sait que leurs proches parents du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord, les Hadrosauridés, devaient être principalement sinon exclusivement aquatiques. Outre celle fournie par la palmure des mains d'*Anatosaurus*, on a des preuves de ce que la peau de *Trachodon*, appartenant à ce groupe, était nettement plus pigmentée sur le dos et les flancs que sur le ventre, ainsi qu'il arrive plus souvent et d'une façon plus marquée dans le cas d'organismes aquatiques. Ces ornithopodes possèdent, en outre, un caractère qui n'a pas été observé chez les Iguanodontidés : la présence de cavités des os naseaux au sommet de la tête dont on suppose qu'elles servaient à constituer une réserve d'air pour la plongée.

En ce qui concerne les Iguanodons, il n'y a donc guère de raisons de croire qu'ils n'étaient pas terrestres par préférence, ce que croyait d'ailleurs L. DOLLO : « En somme, la structure des extrémités témoigne des habitudes terrestres de » ces animaux ».

(17) Le groupement de Bernissart et le fait que des empreintes retrouvées à l'étranger correspondent à des individus de tailles différentes indiquent en outre qu'ils vivaient en bandes.

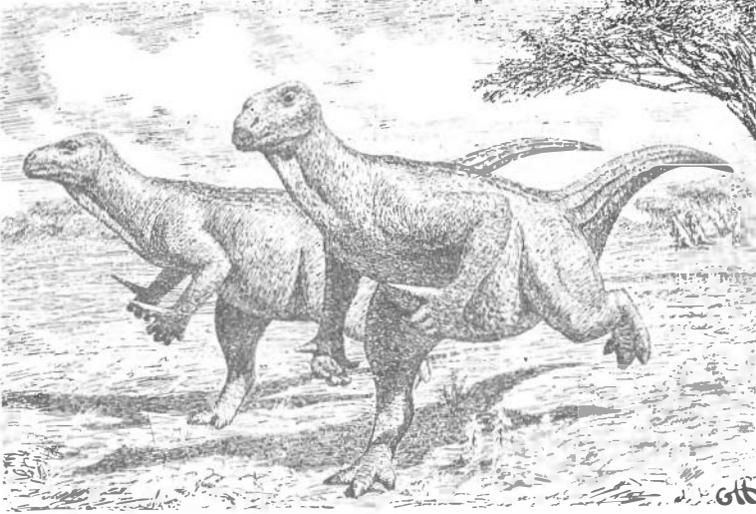


Fig. 25. — Iguanodons à la course. Reconstitution d'après G. HEILMANN.

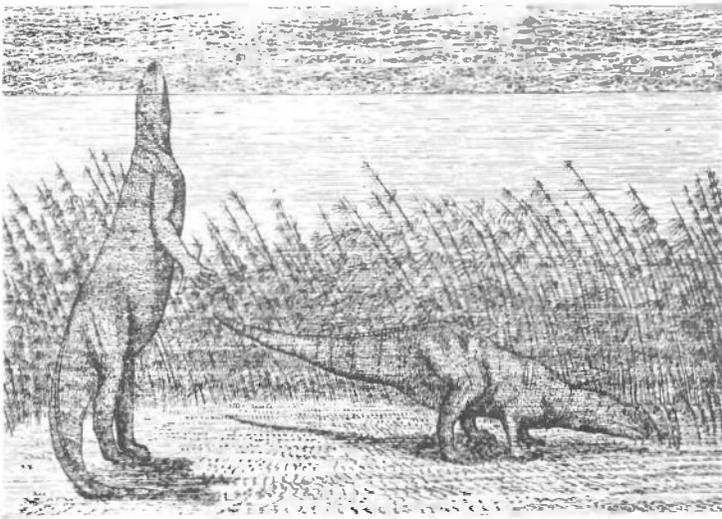


Fig. 26. — Iguanodons au fond de l'eau (d'après WILFARTH).

On peut cependant croire, d'après la présence de leurs restes dans des formations de marécages, qu'ils fréquentaient des lieux humides et pouvaient trouver, s'il le fallait, refuge dans les eaux et s'y déplacer, même avec aisance, grâce notamment à la conformation de leur queue qui peut être rapprochée à ce point de vue de celle des Crocodiles (18). Ce que L. DOLLO a lui-même suggéré lorsqu'il rédigea la notice suivante : « Beaucoup de Reptiles (l'Iguane, » par exemple), sans être, à proprement parler, aquatiques, sont bons nageurs. » De plus, les conditions du gisement nous montrent que l'Iguanodon vivait au » voisinage de l'eau. Il est donc probable que, lui aussi, nageait assez fréquem-



Fig. 27. — *Hypsilophodon*. Reconstitution d'après W. E. SWINTON.
(By permission of the Trustees of the British Museum [Natural History]).

(18) Suivant le tableau de répartition écologique des Dinosauriens dressé par de LAPPARENT et LAVOCAT (1955), les Iguanodontidés seraient à la fois de marécages et de hautes terres.

» ment, et, dans ce mode de locomotion, les mouvements de latéralité de la queue devaient le servir au premier chef ».

Le mode de vie des Ornithopodes a pu être encore différent de ceux auxquels il vient d'être fait allusion : citons le cas d'*Hypsilophodon* (fig. 27) qui est supposé avoir mené une vie arboricole, mais qui était aussi beaucoup plus petit (1 m 20 de long seulement) que *Iguanodon* (19).

TEGUMENTS EXTERNES.

On est assez peu renseigné sur l'aspect et la constitution des téguments externes des Iguanodons. Des débris en ont pourtant été découverts parmi les restes recueillis à Bernissart et l'on connaît aussi des restes étrangers étudiés par R. W. HOOLEY (1917). Il apparaît que leur peau était finement tuberculée, sans éléments ossifiés, de façon comparable à ce qui se voit sur la peau, bien connue, de *Trachodon* (Pl. XXIII) chez lequel, toutefois, apparaissent, outre de fins tubercules disposés en mosaïque, quelques-uns plus fortement développés. Les renseignements que l'on possède ainsi sur la constitution de la peau des Trachodons sont dus à la conservation exceptionnelle de certains individus trouvés, à l'état de momies, dans le Crétacé supérieur de l'Amérique du Nord. Quoi qu'il en soit, on peut affirmer que les Iguanodons ne possédaient pas d'exosquelette tel qu'il en existe chez d'autres dinosauriens (des ornithopodes), qui sont défendus par une véritable armure dermique, pouvant comporter de fortes épines, ou des plaques. Par contre, on ne sait pas au juste quelle devait être leur teinte, si ce n'est que, dans le cas d'Hadrosauridés, elle était plus claire ventralement. S'il est probable qu'ils étaient verdâtres (20), rien ne prouve qu'ils n'étaient pas, comme les Caméléons, capables de changer de teinte suivant le milieu.

MOYENS DE DEFENSE.

Quant aux moyens de défense des Iguanodons, il paraît que, outre la fuite dans les eaux, ils pouvaient opposer à leurs adversaires — certains de taille approchant la leur et puissamment armés pour l'attaque — une résistance appréciable. Nous avons eu l'occasion de les souligner au passage dans les paragraphes précédents, mais il convient de les récapituler ici. C'était, comme l'écrivait DOLLO : en tout premier lieu leur masse; ensuite le prédentaire constituant un bec redoutable, et c'est à juste titre qu'il faisait un rapprochement

(19) *Hypsilophodon* était contemporain d'*Iguanodon*. Il en différait non seulement par la taille mais aussi par le nombre de dents (une seule rangée) et celui des doigts : quatre, fonctionnels, aux pieds.

(20) C'est ainsi qu'un iguanodon a été représenté par HOOLEY (1917).

entre cette constitution de la partie antérieure de la bouche avec celle d'une tortue du Mississipi dont les baigneurs craignent autant les morsures que celles des Alligators, à cause de la puissance de son bec; ensuite encore, les éperons armant le pouce et, enfin, la queue qui, puissamment actionnée par de forts muscles caudo-fémoraux et renforcée comme le reste du rachis par de solides ligaments ossifiés, devait, outre son rôle locomoteur dans le milieu aquatique, leur permettre, par des mouvements latéraux, de soutenir la lutte contre les prédateurs. « Il n'est pas douteux, écrivait DOLLO, qu'un appendice caudal » comme celui de l'Iguanodon, surtout lorsqu'il était garni des volumineuses » masses charnues qui le revêtaient, devait constituer une arme défensive de » tout premier ordre ».

NUTRITION.

La constitution spéciale de la dentition et la forme des dents (spatuliformes) des Iguanodons les éloignent directement des Saurischiens théropodes chez lesquels le type des dents (coniques et pointues) et leur disposition sont ceux des Reptiles en général. Le bec, formé par le prémaxillaire et le prédentaire, achève de différencier cette constitution des Iguanodons de celle des autres et ces particularités indiquent à suffisance qu'ils étaient herbivores. Ce que les membres, à extrémités dépourvues de griffes, s'accordent à faire croire.

Il semble d'ailleurs en être ainsi pour tout le groupe des Ornithischiens, alors que, nous l'avons vu, les Saurischiens (les autres « Dinosauriens »), eux, étaient ou bien carnivores (les Théropodes), ou bien herbivores (les Sauro-podes).

Il vient directement à l'esprit que les Iguanodons devaient trouver une abondante nourriture dans les fougères et gymnospermes diverses qui constituaient l'essentiel de la Flore de Bernissart à leur époque et dont il sera question un peu plus loin. Ainsi, et comme le disait judicieusement L. DOLLO : « ils » jouèrent, au commencement de l'époque Crétacée, dans l'Europe occidentale, » le rôle dévolu aujourd'hui aux grands Mammifères herbivores ».

Les conclusions d'un examen approfondi de la question nous offrent un nouvel exemple des remarquables déductions faites par l'illustre Paléontologiste : c'est sa vérification, par un examen attentif de la conformation de la gueule de l'Iguanodon, de l'idée émise, trois quarts de siècle auparavant, par MANTELL et selon laquelle ce reptile devait posséder une langue préhensile. DOLLO constate, en effet, que l'ouverture de la bouche se prolonge par un canal « qui n'a pu servir qu'au passage d'une longue langue cylindrique et préhensile ». Ce qui, s'ajoutant aux caractères de la dentition et d'autre part à ceux du squelette, indique un type adaptatif analogue à celui que réalise aujourd'hui, dans la Classe des Mammifères, la Girafe, c'est-à-dire celui d'un phyllophage terrestre à langue préhensile. Mais analogue seulement, pas identique, car, à la différence de ces mammifères, « bipède et à cou modéré ».



Groupe d'œufs de *Protoceratops*, du Crétacé de Mongolie.
(D'après un document de l'American Museum of Natural History.)

Et l'auteur de cette affirmation d'y ajouter cette petite anecdote qui vaut d'être reproduite :

« J'eus, un jour, l'honneur d'être reçu par notre grand Roi, Léopold II.
 » Vu les circonstances, comme il désirait être particulièrement aimable, il me dit,
 » en me parlant des *Iguanodons* :

« Vous avez beaucoup étudié ces grands animaux. Je vais vous dire ce
 » que j'en pense. Si c'est une sottise, vous l'oublierez. Car ce n'est pas mon
 » métier de m'occuper de ces sortes de questions. Et j'estime que chacun doit
 » se confiner dans le domaine de sa spécialité. Je crois que les *Iguanodons*
 » étaient des sortes de Girafes. »

« Je lui répondis :

« Oui, Sire, mais des *Girafes reptiliennes*, car c'étaient des animaux écail-
 » leux, comme le sont habituellement les Reptiles, — et non pas des animaux
 » velus, comme le sont ordinairement les Mammifères. D'ailleurs, cherchant,
 » comme les Girafes, leur nourriture dans le feuillage des arbres, — quoique
 » par d'autres moyens.

« Il avait donc vu juste sur ce point important de l'*Ethologie des Iguano-*
dons! » (21)

Les *Iguanodons* devaient donc, comme les Girafes, prendre leur nourriture sur les arbres, le bec, constitué par le dentaire opposé aux prémaxillaires, leur servant à couper le feuillage que broyaient ensuite les dents des maxillaires et des dentaires, ceux-ci opérant par rapport à ceux-là un mouvement antéro-postérieur à la façon des mâchoires de rongeurs. L'opération devait leur être rendue aisée par leur bipédie, ainsi que par l'usage de l'éperon de leur pouce.

DIMORPHISME SEXUEL ET REPRODUCTION.

En dépit du nombre important des squelettes que l'on possède aujourd'hui, les sexes n'ont pu être distingués, et nous avons vu les raisons qui obligent à regarder le petit *iguanodon* de Bernissart comme représentant bien une espèce distincte. Rien d'ailleurs n'a été découvert en faveur de l'une ou l'autre hypothèse, depuis l'époque où L. DOLLO écrivit ces mots :

« Il a été demandé, fréquemment, s'il était possible de distinguer des
 » *Iguanodons* mâles et des *Iguanodons* femelles. Jusqu'à présent on n'y a
 » pas réussi. D'après ce qui se passe dans la nature actuelle, on aurait pu
 » penser que la taille aurait permis de reconnaître les mâles et les femelles.
 » Il y a, en effet, beaucoup d'animaux chez lesquels le mâle est considérable-

(21) L. DOLLO. 1923, p. 76.

» ment plus grand que la femelle, ou inversement. Mais ce caractère n'a pas
 » trouvé son application à Bernissart, puisque le petit Iguanodon appartient
 » à une autre espèce. Comme aujourd'hui, le mâle est souvent armé, alors
 » que la femelle est plus faible, on aurait pu s'attendre à ce qu'il y eût des
 » Iguanodons avec un gros éperon à la main et d'autres avec un petit. Mais
 » il n'a pas été trouvé de différences sensibles sous ce rapport. Enfin, on
 » aurait pu croire aussi que, chez certains iguanodons, on aurait rencontré les
 » longs os du Bassin fortement arqués vers le dehors, ceci en rapport avec la
 » reproduction de l'animal. Mais ici encore, on n'a rien observé de pareil.
 » La question des sexes chez les Iguanodons reste donc une question ouverte »
 (DOLLO, sept. 1905).

Il ne semble pas que, depuis, des progrès aient pu être faits dans cette voie (22).

On ne possède d'ailleurs pas davantage de renseignement direct, et qui autrement serait décisif, sur le mode de reproduction mais, l'oviparisme étant celui qui se montre de beaucoup le plus fréquent chez les Reptiles, il y a de fortes raisons de croire qu'il en était ainsi pour les Iguanodons. D'autre part, si l'on n'a jamais rencontré d'œufs d'Iguanodon reconnus du moins pour tels, on n'a jamais non plus trouvé de squelettes de fœtus *in situ* comme ce fut le cas pour un Ichthyosaure (fig. 28) dont on sait ainsi que ce genre devait être ovovivipare comme le sont les Lézards et les Serpents (23). Comme argument, enfin, en faveur de l'hypothèse de l'oviparisme des Iguanodons, il y a d'ailleurs la découverte relativement récente d'œufs d'ornithischiens très voisins (Pl. XX

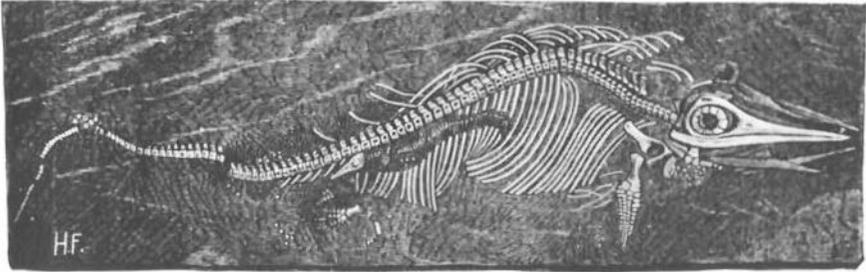


Fig. 28. — Squelette d'*Ichthyosaurus* femelle, du Jurassique d'Allemagne, avec squelette d'embryon en place. (D'après A. GAUDRY).

(22) NOPCSA (1929) croit que l'ergot est l'attribut de la femelle, et d'en conclure qu'il n'y aurait qu'un seul mâle dans la collection.

(23) Si nous nous en référons à SWINTON, nous voyons que les Ichthyosauriens devaient être ovovivipares. Cette interprétation est parfois contestée. C. DECHASEAUX (1959) croit à l'existence de deux cas chez les Ichthyosauriens : celui de squelettes d'embryons et celui de restes de proies en voie de digestion. Entre autres caractères, la viviparité des Ichthyosauriens serait en relation d'une part avec leur appartenance à une lignée apparentée de près aux Thérapside et, d'autre part, à leur vie marine. Or, ces deux conditions ne sont nullement celles des Iguanodons, ni d'ailleurs des autres dinosauriens.



Eclosion de jeunes *Protoceratops* (reconstitution).
(D'après un document de l'American Museum of Natural History.)

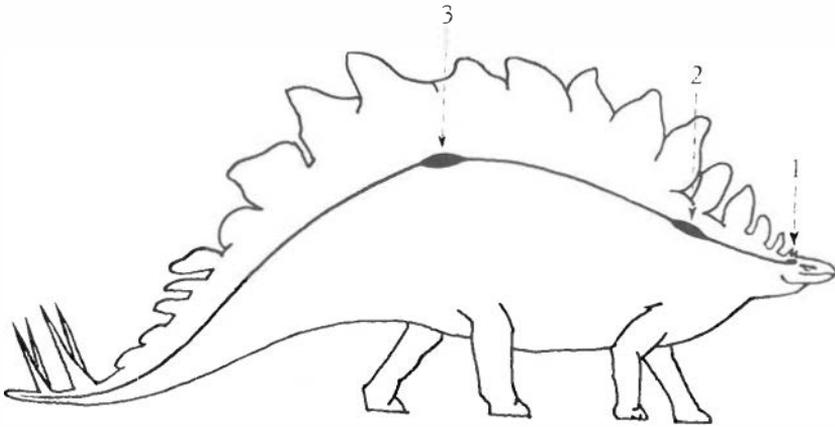


Fig. 29. — Schéma de la moelle épinière de *Stegosaurus* (d'après COLBERT). 1. Cerveau; 2. Elargissement brachial; 3. Elargissement sacral (« cerveau sacré »).

et XXI) et, dans ces œufs, on a même pu déceler parfois des restes d'embryons (24).

Une autre question relative à la physiologie des Iguanodons et restée forcément non résolue est celle du comportement de ces animaux face aux variations thermiques. On en est réduit à supposer pour eux, comme on l'a fait pour les grands Dinosauriens en général, une « pseudohoméothermie », c'est-à-dire que, grâce à leur masse énorme, ils devaient être relativement peu sensibles à de telles variations. Toutefois, il devait être nécessaire pour eux de pouvoir trouver dans la baignade les moyens de modérer les effets d'une élévation anormale de la température (25). Nous ferons d'ailleurs appel à cette hypothèse, d'une part dans la recherche des causes d'extinction, et, d'autre part, dans l'essai d'explication des circonstances qui ont dû amener la mort des Iguanodons à Bernissart.

Ce qui a pu faire l'objet d'une constatation directe sur les fossiles, c'est la faculté qu'avaient les os brisés accidentellement, ou, comme l'a supposé L. DOLLO, au cours de combats, de se réparer : cet auteur a cité l'existence notamment d'un avant-bras brisé au cours de la vie et qui avait pu se consolider.

ESSAIS DE RECONSTITUTION.

Voilà donc, condensés, les caractères morphologiques essentiels des Iguanodons, ainsi que quelques-unes des particularités biologiques qu'il est vraisemblablement permis de leur attribuer.

(24) La microstructure de la coquille de ces œufs a été étudiée par V. VAN STRAELEN et M. DENAYER (1924).

(25) Cf A. F. de LAPPARENT et R. LAVOCAT (1955, p. 936).

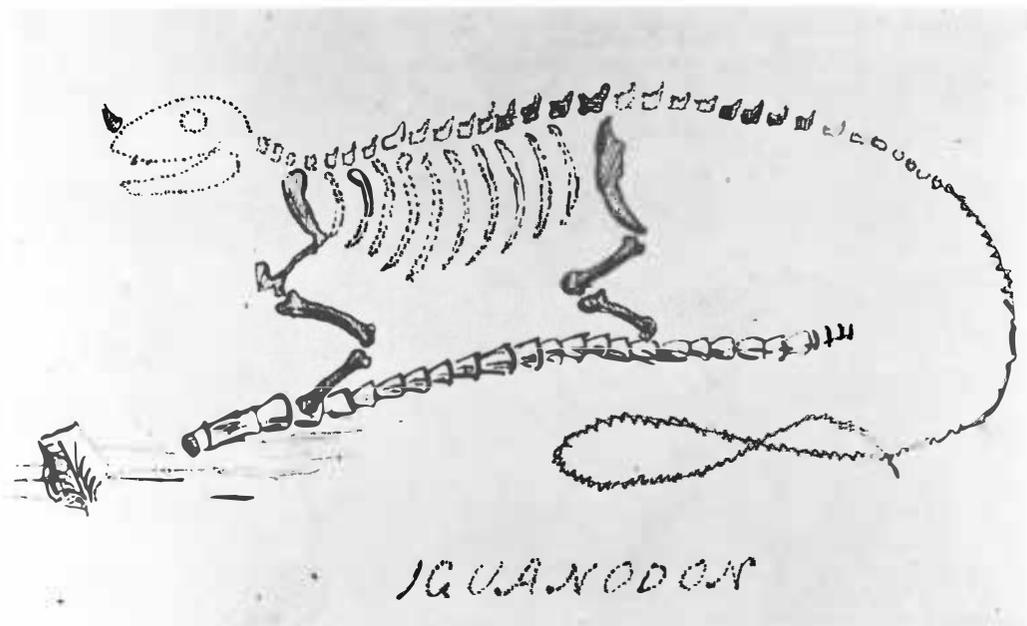


Fig. 30. — Première reconstitution d'*Iguanodon* par G. MANTELL.
Reproduction d'un dessin original de MANTELL, conservé au British Museum.
(By permission of the Trustees of the British Museum.)

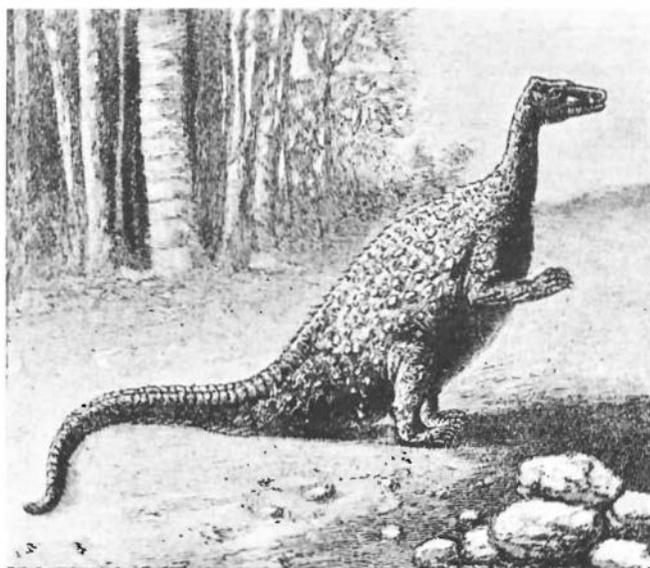
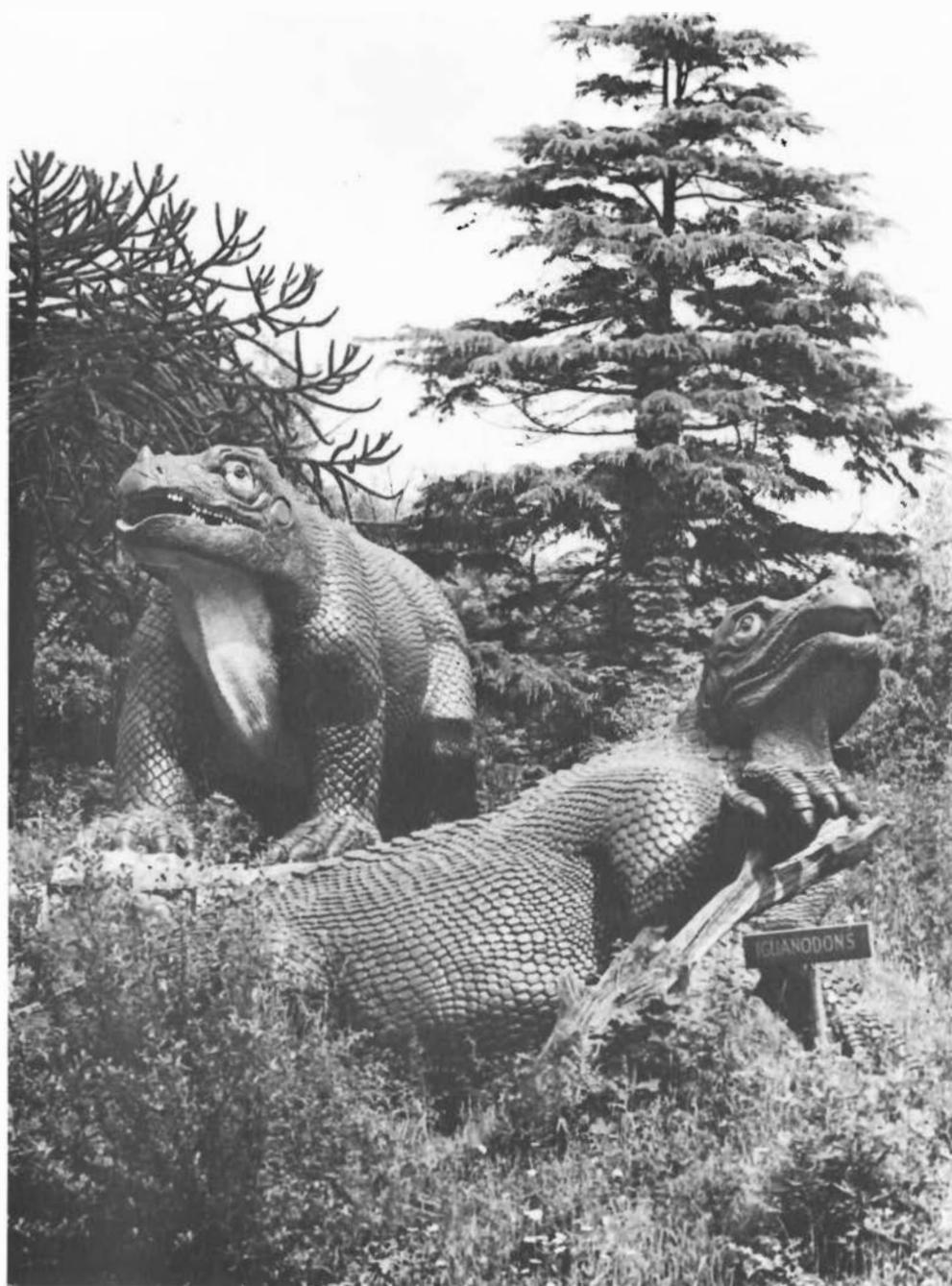


Fig. 31. — *Iguanodon bernissartensis* BLG.
(Reconstitution par P. MATSCHIE, 1910.)



Les Iguanodons du Parc de Sydenham (Londres).
(Document photographique du Dr E. W. SWINTON.)



Fig. 32. — Iguanodon reconstitué par J. SMIT
(d'après H. N. HUTCHINSON, 1910).



Fig. 33. — *Iguanodon bernissartensis* BLG. (Reconstitution
par F. ROUBAL sous la direction de O. ABEL, 1924).

Partant de ces données, diverses tentatives de reconstitution en ont été faites, dont quelques-unes sont reproduites ici (fig. 31 à 33), reconstitutions qui nous les montrent sous des aspects divers, mais toujours bien différents de l'idée que l'on se faisait de ces reptiles avant la découverte de Bernissart, c'est-à-dire, suivant la conception de G. MANTELL, d'animaux quadrupèdes et ornés d'une corne à la partie antérieure de la tête (fig. 30 et Pl. XXII).

On en trouvera également une reconstitution originale dans la planche en dépliant qui comporte également un essai de représentation du biotope, ainsi qu'un modèle tout récemment créé et représenté en frontispice.

REMARQUES SUR LES RELATIONS PHYLOGENIQUES DES IGUANODONS.

Le groupe des Ornithopodes, auquel appartiennent les Iguanodons, constitue une lignée non seulement éteinte depuis la fin du Crétacé mais aussi sans descendance connue. Il n'existe, en effet, aucune forme animale actuelle, ni même tertiaire, qui puisse être regardée comme ayant pu avoir de tels reptiles parmi ses ancêtres, alors que les Crocodiliens, eux, vivent toujours, bien que transformés, et qu'il en est de même pour quelques-uns des autres reptiles déjà représentés au Secondaire.

Les Ornithopodes représentent le stade ultime de l'évolution de l'un des rameaux phylétiques de reptiles diapsidiens, tandis que d'autres lignées, issues du même stock de reptiles primitifs, donnaient naissance à des formes existant encore de nos jours (comme les Crocodiliens et les Tortues) et l'une d'elles aux premiers mammifères.

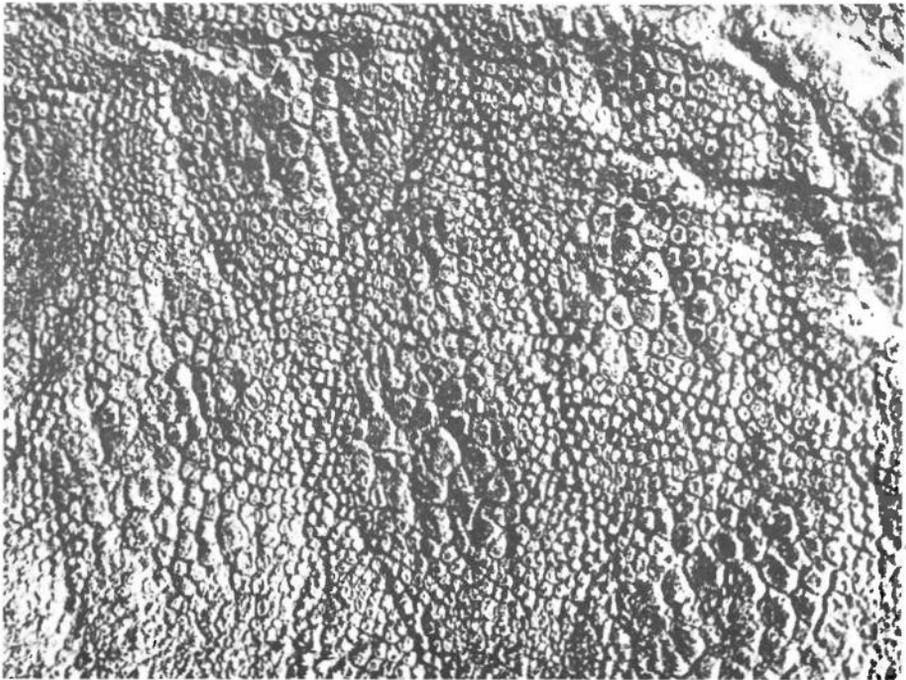
Les caractères pseudoaviens des Iguanodons, dont il a été fait mention plus haut à propos du bassin, avaient conduit à leur attribuer, dans la phylogénie des Vertébrés, une place très proche des formes ancestrales des Oiseaux, ce qui reste vrai dans une certaine mesure mais a dû subir une retouche.

DOLLO ne voyait-il pas déjà qu'il fallait comprendre la chose autrement que par une filiation directe des Oiseaux aux Ornithischiens ? Il semble cependant n'avoir pas refusé absolument ce rôle de formes ancestrales des Oiseaux aux petites formes de « Dinosauriens », puisqu'il écrivit ces mots : « Et parce que » la souche commune de ces petites espèces et de l'Iguanodon avait déjà » évolué dans le sens Oiseau, l'Iguanodon a hérité d'elle un certain nombre » de caractères d'Oiseaux ».

Les connaissances actuelles sur la phylogénie des Tétrapodes permettent de considérer la lignée des Oiseaux comme déjà écartée elle-même de celle des Ornithischiens, « petites formes » comprises, les ancêtres communs aux Oiseaux et aux Ornithischiens étant à rechercher parmi les Archosauriens de la fin du Paléozoïque ou du Trias (fig. 6, p. 40). Ainsi qu'il arrive souvent au cours des transformations morphologiques des lignées, certains caractères affectent plusieurs rameaux issus d'une même souche et c'est le cas pour diverses branches de l'arbre phylogénique des Reptiles diapsidiens, les Ornithischiens



Hadrosaurus. Reconstitution (d'après un modèle de l'American Museum of Natural History).



Détail de la peau de la région ventrale de *Trachodon* ($\times 1$), d'après OSBORN.

ayant, comme les Oiseaux, reçu en héritage des potentialités analogues de leurs ancêtres communs, les Archosauriens (26).

Il eût d'ailleurs été quelque peu surprenant de voir les Oiseaux descendre en ligne directe de ces Ornitischien et, surtout, de formes aussi spécialisées et d'aussi grande taille que le sont les Iguanodons, puisqu'on sait aujourd'hui que les origines des grands groupes nouveaux sont à rechercher dans les formes de taille plus modeste et non spécialisées.

Mais, quoi qu'il en soit, et vu l'apparement, tout de même assez étroit, des Ornitischien avec les Oiseaux (ils appartiennent les uns et les autres à la même grande lignée des Sauropsides [27]), l'analogie de caractères entre eux peut avoir une autre signification que celle d'une convergence et être plutôt regardée comme le résultat d'une évolution parallèle.

Cependant, à côté de ces caractères de formes spécialisées, d'autres plus généraux, qu'ils ont gardés de leur ascendance, firent que les Iguanodons furent dès le début reconnus comme étant des reptiles. Plusieurs de ces caractères sont très significatifs à cet égard et surtout la présence d'un os carré, la multiplicité des éléments osseux entrant dans la constitution de la mandibule, le renouvellement continu des dents, le nombre élevé des phalanges, tous caractères qui ont disparu chez les Vertébrés supérieurs. Quant à leur ressemblance avec les Kangourous, ainsi que nous l'avons dit déjà, elle se réduit à une simple convergence d'aspect général due à la même station bipède.

Ceci nous amène à dire quelques mots au sujet des « convergences ».

L'un des caractères qui rapprochent les Ornitischien des Oiseaux, la bipédie (28), existe aussi chez d'autres formes animales éteintes ou non et nous venons de voir le cas des Kangourous. C'est le cas aussi pour nous-mêmes. Mais il faut distinguer le cas de bipédie telle qu'elle se trouve chez des formes phylétiquement voisines, comme dans le cas des Dinosauriens bipèdes et des Oiseaux, et pour lesquelles il s'agit moins de convergence que d'une manifestation d'un patrimoine héréditaire commun — ce qu'il convient d'appeler plutôt résultante « d'une évolution parallèle » —, et d'autre part celui des Kangourous qui est apparemment le résultat de la pure convergence. « Apparemment », car l'appartenance des Kangourous aux Marsupiaux, c'est-à-dire à un groupe mammalien très primitif, oblige à plus de réserve que s'il s'agissait d'en faire un rapprochement avec la bipédie des Hominiens.

(26) C'est aussi ce qui se présente dans la phylogénie des Hominiens et l'on sait que les caractères qui nous rapprochent des Singes anthropomorphes s'expliquent aujourd'hui, non par une descendance directe, mais en raison des relations de parenté assez étroites dues à l'existence, dans le passé, d'une souche commune relativement peu éloignée de nous (probablement à l'Oligocène). Les Anthropomorphes doivent cette ressemblance relative au fait qu'ils ont hérité une part, moins grande toutefois que celle déparée aux Hominiens, de la tendance à la cérébration et à la conformation pour la station debout.

(27) Tous les reptiles à l'exception des Thérapsides (Dicynodontia, Theriodontia) dont certains furent à l'origine des Mammifères.

(28) Voir pp. 75-79, ce qui concerne la bipédie des Iguanodons.

Remarquons toutefois qu'il s'agit là seulement de convergence de station. L'homologie des moyens utilisés dans les divers cas n'est pas elle-même en cause, comme il en est pour les convergences anatomiques.

Bien qu'ils ne soient guère de nature à expliquer l'une ou l'autre énigme relative à l'origine des formes plus élevées dans l'évolution générale des Vertébrés, les Iguanodons sont intéressants en eux-mêmes parce qu'ils nous montrent ce que la Nature a pu réaliser peut-être de mieux au stade où en était arrivée cette évolution au Secondaire. Chez eux, en effet, s'est trouvée réalisée une parfaite corrélation des caractères morphologiques entre eux et de ceux-ci avec les fonctions, en particulier une adaptation dentaire pour le régime herbivore, remarquable pour des reptiles; des moyens de défense appréciables, etc. (29) et, en ce qui concerne l'ensemble du comportement, une préfiguration de ce que serait le monde vivant ultérieur, avec les Mammifères comme élément dominant.

Si les faunes de dinosauriens ne suggèrent pas d'impressions telles que celles qui frappèrent Albert GAUDRY lorsqu'il se trouva en présence des restes des faunes mammalogiques qui peuplèrent l'Attique à la fin des temps tertiaires, et qu'il exprima en des lignes empreintes du plus vif enthousiasme, ils évoquent cependant, pour le moins, une impression de grandeur et de force, témoignage de l'exubérance de la classe des Reptiles arrivée à son apogée. La majesté des Iguanodons ne le cédant en rien à celle des Dinotheriums du Pliocène, il est permis aussi de s'extasier devant les réalisations de l'évolution à ce stade de l'Histoire de la Vie.

(29) Voir schéma des adaptations d'*Iguanodon*, fig. 47, p.138.

IV.

ÉCOLOGIE DES IGUANODONS DE BERNISSART. CAUSES POSSIBLES DE LEUR MORT COLLECTIVE.

Avec les Iguanodons qui, souvenons-nous en, représentent dans le Wealdien de Bernissart un groupe de reptiles complètement éteint dès la fin du Mésozoïque, bien d'autres vestiges de la vie de cette époque nous ont été livrés : des restes d'autres reptiles, un batracien, d'innombrables poissons, des plantes et même quelques restes d'insectes.

REPTILES.

Parmi ceux-ci, il faut citer tout d'abord une phalange de *Megalosaurus* (Pl. XIV, fig. 4), genre de l'ordre des Saurischiens, sous-ordre des Théropodes, c'est-à-dire un genre bipède, comme *Iguanodon*, mais carnivore (fig. 34).

Comme le genre *Iguanodon*, il est connu depuis longtemps grâce à la découverte, dès 1824, de restes dans le Jurassique moyen d'Angleterre. On peut supposer, avec DOLLO, que cet animal, dont les mœurs carnassières ne peuvent faire de doute, était le plus redoutable ennemi du genre précité.

Les autres reptiles de Bernissart se classent dans deux ordres encore représentés actuellement, quoique considérablement réduits : des chéloniens (Tortues), d'une part, et des crocodiliens, d'autre part.

Les restes de chéloniens se rapportent à deux genres bien distincts : deux des exemplaires découverts sont du genre *Chitracephalus* (1), appartenant au groupe des Tortues pleurodires, c'est-à-dire à tête non vraiment rétractile, le cou seul s'abritant par un déplacement latéral. Dans ce même genre de tortues, comme chez tous les Chélyidés, la région temporale est partiellement fermée et les palatins séparés par le vomer. Ajoutons à cela que le crâne de *Chitracephalus*

(1) Comme le notait E. DUPONT, dans son *Guide des Collections...* : « le nom de *Chitracephalus* signifie Tortue dont la tête ressemble à celle de la Tortue *Chitra* qui habite l'Hindoustan ».

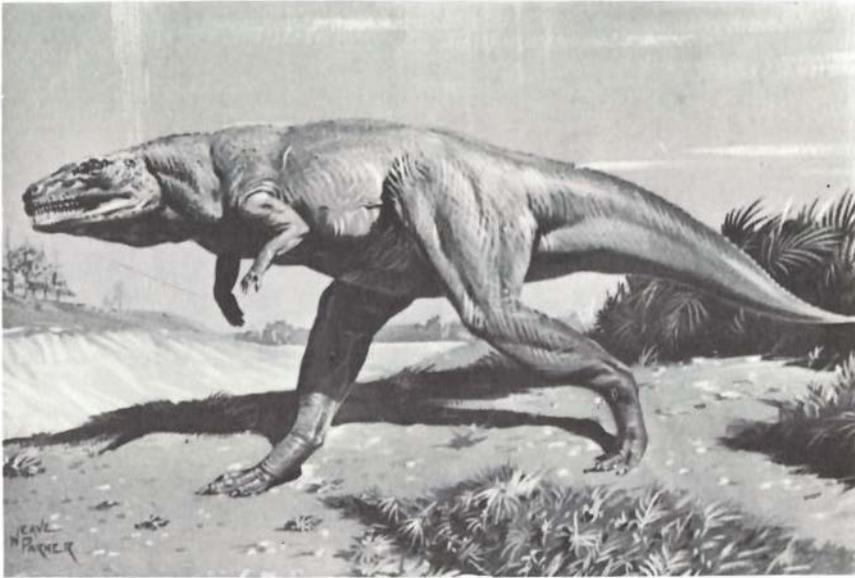


Fig. 34. — *Megalosaurus*. Reconstitution par W. E. SWINTON.
(By permission of the Trustees of the British Museum [Natural History].)

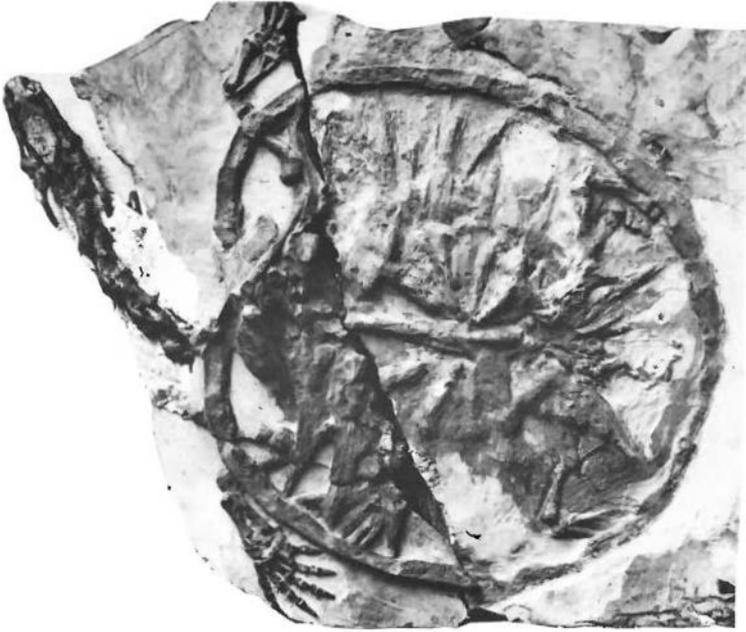
dumoni DOLLO (2) est allongé et déprimé, que les plaques costales de sa carapace sont rétrécies dans leur partie externe, y ménageant de larges ouvertures, et que le plastron est formé de neuf plaques. Les extrémités des membres, aux doigts courts, devaient être palmées (Pl. XXIV, fig. 1).

Quatre autres tortues ont été trouvées qui se rangent toutes dans une même espèce : *Peltochelys duchasteli* DOLLO (3), appartenant à un autre sous-ordre de chéloniens : celui des Cryptodires (Pl. XXIV, fig. 2). Il s'agit donc, cette fois, d'une tortue à tête complètement rétractile. *Peltochelys* se remarque aussi à l'échancrure de la région temporale, ainsi qu'à la soudure du plastron à la carapace, caractère qu'il partage d'ailleurs avec d'autres tortues groupées taxonomiquement avec lui sous le nom de Dermatémydés.

Caractérisés d'une façon générale par la présence de côtes abdominales et un revêtement de plaques osseuses, les Crocodiliens sont, au même titre

(2) Espèce dédiée par L. DOLLO à feu A. DUMON, président du Conseil d'Administration du Charbonnage de Bernissart à l'époque de la découverte.

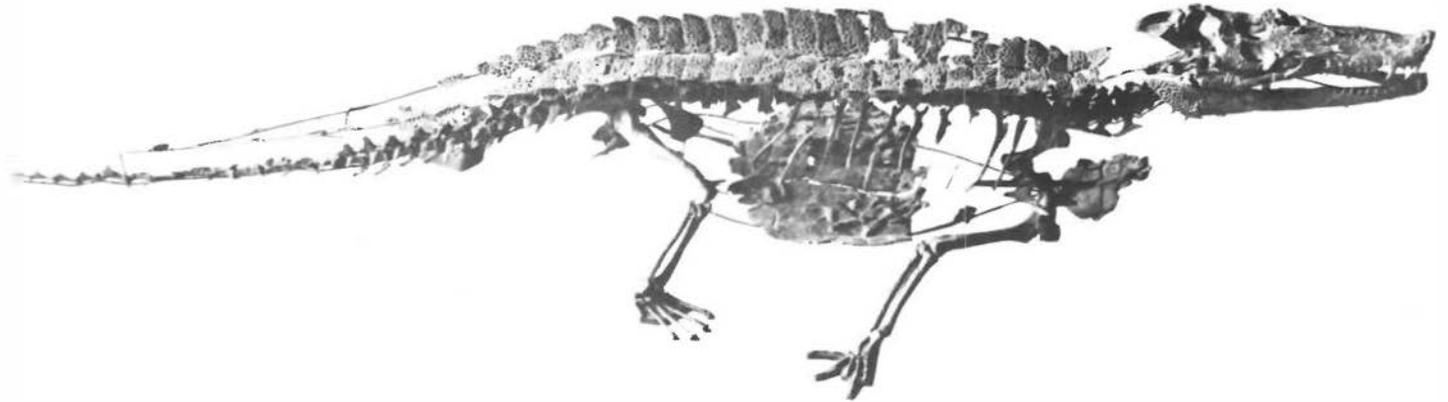
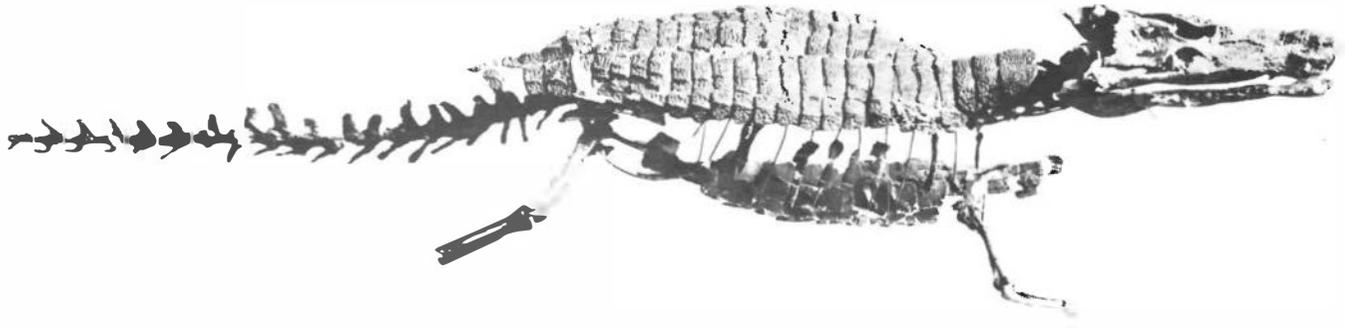
(3) *Peltochelys*, par suite d'affinités avec *Peltocephalus*, genre actuel de l'Amérique du Sud (cf. E. DUPONT). L'espèce a été dédiée par L. DOLLO aux comtes du CHASTEL DE LA HOWARDERIE, administrateurs du Charbonnage de Bernissart, à l'époque de la découverte.



Chitracephalus dumoni DOLLO.
Tortue pleurodire du Wealdien de Bernissart, face ventrale (env. $\frac{1}{2}$).



Peltochelys duchasteli DOLLO.
Tortue cryptodire du Wealdien de Bernissart. Carapace vue par la face dorsale
(longueur : 0 m 17).



Crocodiles du Wealdien de Bernissart.

Au-dessus : Squelette de *Bernissartia fagesi* DOLLO (longueur : 0,66 m).

En dessous : Squelette de *Goniopholis simus* OWEN, le « crocodile camus » (longueur : env. 2 m).

que les Iguanodons, des descendants d'archosauriens mais, à leur différence, ils ne sont pas éteints, n'ayant subi qu'une réduction, considérable il est vrai, de leur répartition géographique.

Deux types ont été trouvés à Bernissart : *Goniopholis* (Pl. XXV, fig. 2) et *Bernissartia* (Pl. XXV, fig. 1). Ils n'ont en commun que leur taille très modeste (respectivement 2 m et 0,66 m de long). Des deux genres, le second est de beaucoup le plus intéressant, non seulement parce qu'il est particulier au Wealdien de Bernissart alors que l'autre est apparu avant (Jurassique supérieur) et est aussi connu d'Angleterre, d'Allemagne et des Amériques, mais aussi parce que, contrairement à celui-ci qui est encore nettement mésosuchien, *Bernissartia* est déjà très nettement engagé dans l'étape ultime de l'évolution des Crocodiliens qui a conduit au mode eusuchien. Ce dernier est caractérisé, rappelons-le, par un plus grand développement de la voûte palatine secondaire avec, comme corollaire, un recul des narines internes, ainsi que par la forme procoelique des vertèbres (à face articulaire antérieure du centrum concave). La constitution des boucliers dorsaux et ventraux est aussi différente : tandis que chez *Goniopholis* il n'y a que deux rangées de plaques dorsales, chez *Bernissartia* c'est à quatre que s'élève le nombre de ces rangées (deux de chaque côté). Ajoutons à cela que *Bernissartia* se distingue encore par la présence à chaque mâchoire de trois ou quatre dents molariformes, ce qui n'est toutefois qu'un caractère de spécialisation en relation évidemment avec le régime.

AMPHIBIEN.

Le seul amphibien rencontré à Bernissart, baptisé *Hylaeobatrachus croyi* par L. DOLLO (4) est un urodèle, fait remarquable car, jusque là, aucun urodèle aussi ancien n'était connu. Et, ce qui mérite aussi d'être souligné, on y a reconnu l'existence d'arcs branchiaux ossifiés (Pl. XXVI, fig. C). Il serait à rapprocher des Protéidés (Pl. XXVI, fig. A-B) (5).

POISSONS.

Rien d'étonnant à ce que les eaux marécageuses de Bernissart aient été peuplées de toute une faune de reptiles car elles étaient aussi poissonneuses : les restes de près de trois mille poissons (6), appartenant à seize espèces, y ont été trouvés, mêlés à ceux d'iguanodons dans les quatre niveaux ossifères signalés par DUPONT. Si tous les genres présents dans cette faune étaient déjà

(4) *Hylaeobatrachus*, c'est-à-dire le Batracien des forêts; *croyi*, en hommage au prince de CROY, l'un des membres du Conseil d'administration du Charbonnage de Bernissart, à l'époque de la découverte.

(5) Cf. C. DECHASEAUX (1955, in *Traité de Paléontologie* de J. PIVETEAU).

(6) TRAUQUAIR a cité le chiffre de 2.927 spécimens.

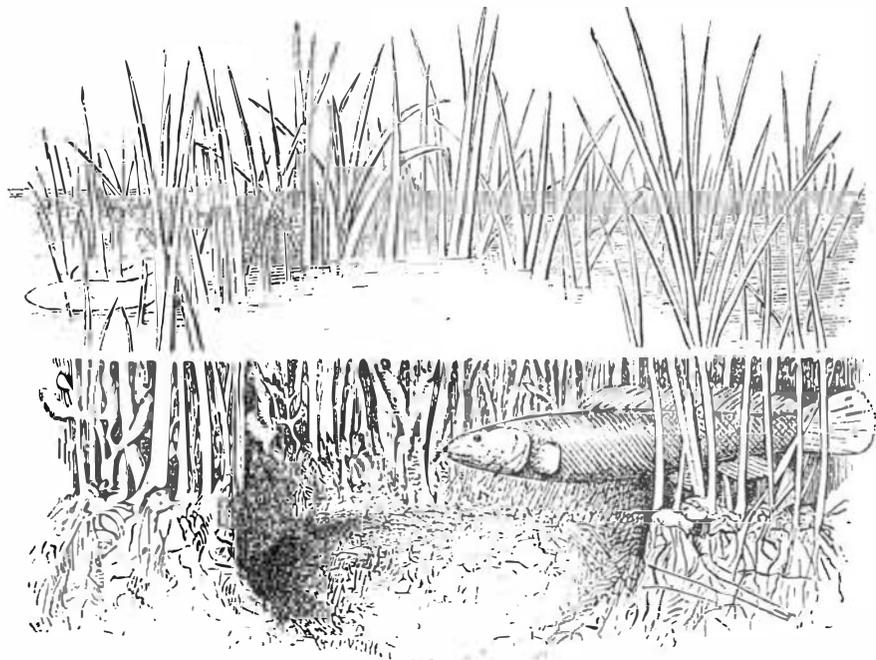


Fig. 35. — *Amia calva* L. Poisson holostéen actuel des fleuves et lacs d'Amérique du Nord.
La figure représente un mâle gardant le nid (d'après DEAN).

connus avant la découverte de Bernissart (7), il n'en est pas de même des espèces qui, toutes, à l'exception d'une — *Pachythrissops vectensis* (A. S. WOODWARD) — étaient encore inconnues.

Cette faune ichthyologique est constituée uniquement d'actinoptérygiens et nous verrons un peu plus loin qu'il n'y a pas lieu de s'en étonner.

Quelques-uns des types dont il va être question sont représentés, reconstitués, dans la Pl. XXVIII.

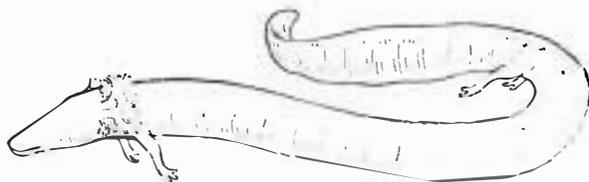
Avec un seul représentant attardé du groupe des Paléoniscides, qui fut si important au Primaire (surtout au Carbonifère), le genre *Coccolepis* on y trouve une série relativement importante d'holostéens, poissons plus caractéristiques du secondaire, dont : un sémionotoïde, *Lepidotus*, aux écailles typiquement ganoïdes (fig. 36); des amioïdes des trois genres *Callopterus* (8), *Notagogus* et *Amiopsis*, ce dernier voisin, comme son nom l'indique, du genre américain actuel *Amia* (fig. 35), lequel exista lui-même en Europe au début

(7) Le terme *Anaethalion* a toutefois remplacé, depuis, celui de *Aethalion*.

(8) Un des exemplaires de *Callopterus insignis* est resté en place dans un bloc d'argile avec les ossements de l'un des iguanodons exposés en position de gisement (voir plan, p. 154, n° 20).



A



B

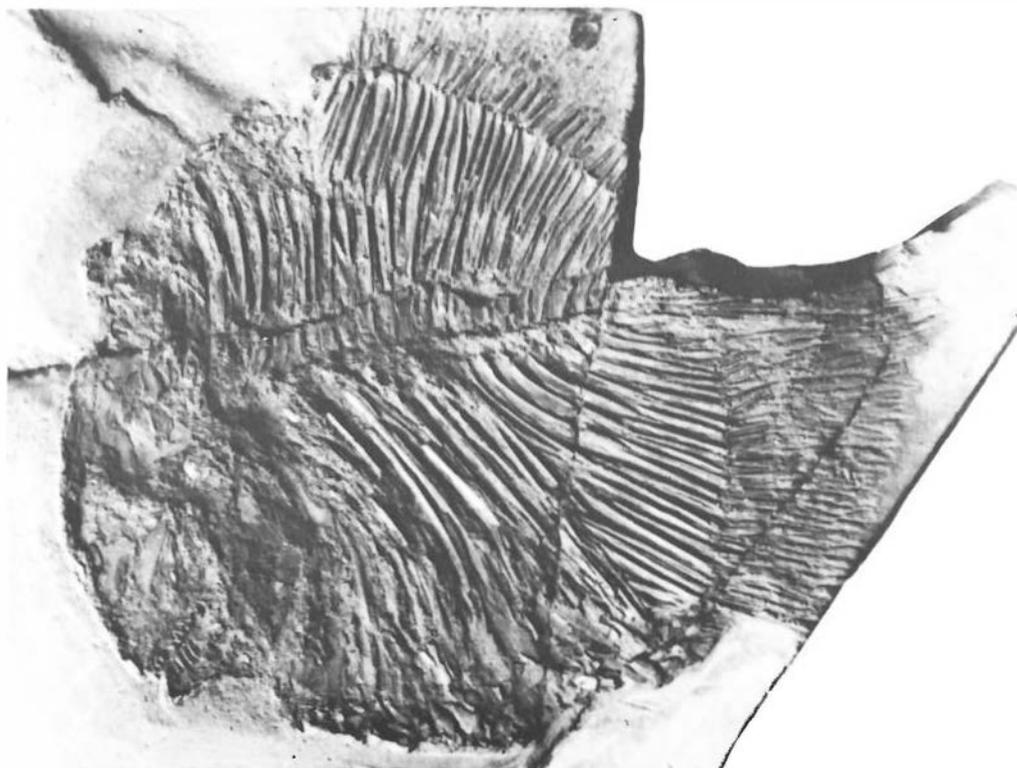
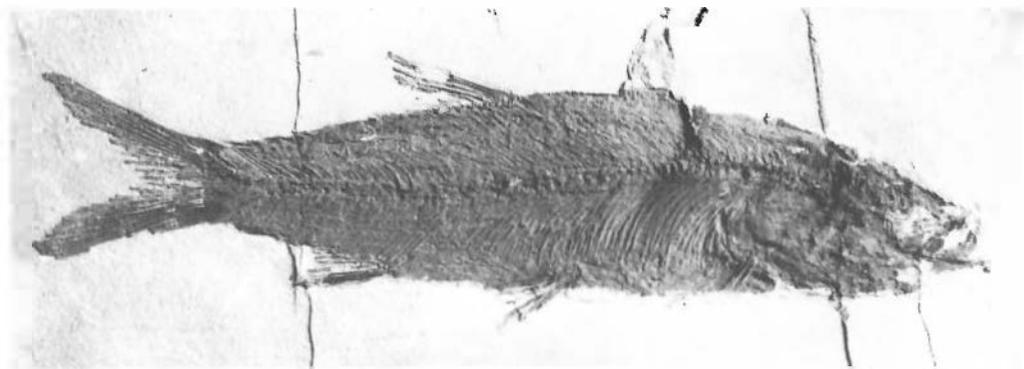


C



Au-dessus : Protéidés actuels : A : *Necturus maculosus* (L.) (Amérique); B : *Proteus anguineus* (L.) (Europe). En dessous : C : *Hylaobatrachus croyi* DOLLO. Batracien du Wealdien de Bernissart. A gauche : empreinte. A droite : contre-empreinte (longueur : 79 mm).

PLANCHE XXVII.



Poissons du Wealdien de Bernissart.
Au-dessus : *Anaethalio robustus* (TRAQUAIR) ($\times 1$ env.).
En dessous : *Mesodon bernissartensis* TRAQUAIR ($\times 1$ env.).



Fig. 36. — Partie de l'écaillure (région antéro-supérieure gauche du tronc) de *Lepidotus bernissartensis* TRAQUAIR ($\times \frac{2}{3}$). Wealdien de Bernissart.

du Tertiaire et jusqu'à l'Oligocène; un Pycnodonte : *Mesodon* (Pl. XXVII, fig. 2), d'une famille (Pycnodontidés) dont les représentants font généralement partie de faunes marines et sont remarquables par leurs adaptations dentaires, leur dentition étant hétérodonte et tout spécialement à rapprocher de celle de sparidés, poissons plus modernes; deux genres de Pholidophoroïdes : *Pholidophorus* et *Pleuropholis*.

Enfin, trois genres, *Pachythrissops*, *Leptolepis* et *Anaethalion* (Pl. XXVII), relativement très avancés dans l'évolution des Ostéoptérygiens, y représentent le groupe des Halécostomes, formes alors *up to date*, annonciatrices des Poissons modernes, les Téléostéens, dans lesquels on les range parfois et qui étaient destinés à prendre un essor prodigieux à un moment donné, pour se développer, avec une extraordinaire diversification, au cours des quelque soixante millions d'années que durèrent les temps tertiaires.

Les Leptolépidés, que les systématiciens ne s'accordent pas tous à ranger dans les Téléostéens — certains voient en eux des formes encore holostéennes —, devaient être aptes à vivre dans des conditions très diverses, parfois même très spéciales, comme celles qui ont donné lieu à la formation des schistes bitumineux ou des pétroles.

Par sa composition, la faune ichthyologique du Wealdien de Bernissart apparaît comme très typique du début du Crétacé. En témoignent : l'importante représentation du groupe des Holostéens et l'absence encore de téléostéens proprement dits, et c'est plus encore une faune jurassique qu'une faune crétacique accomplie.

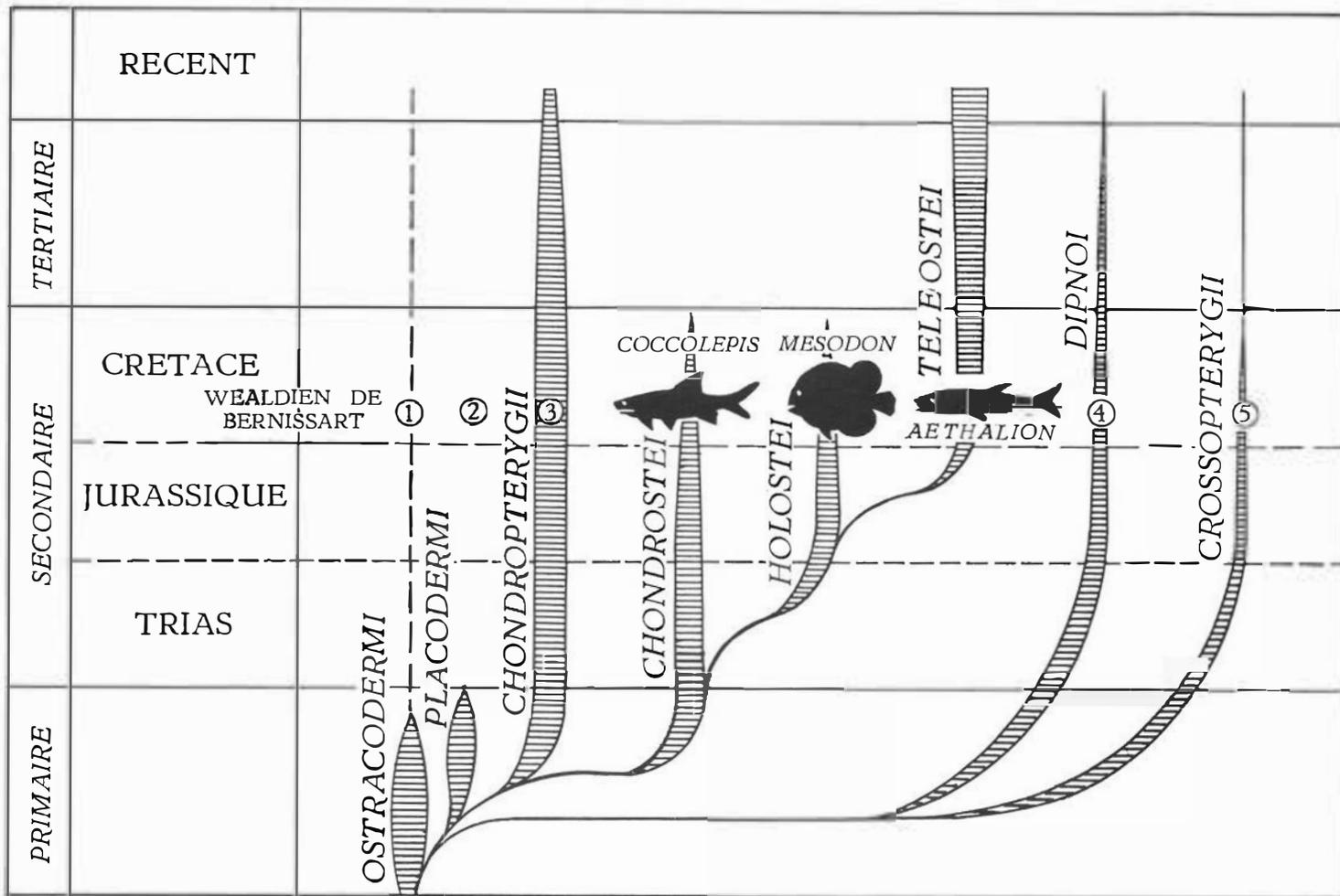
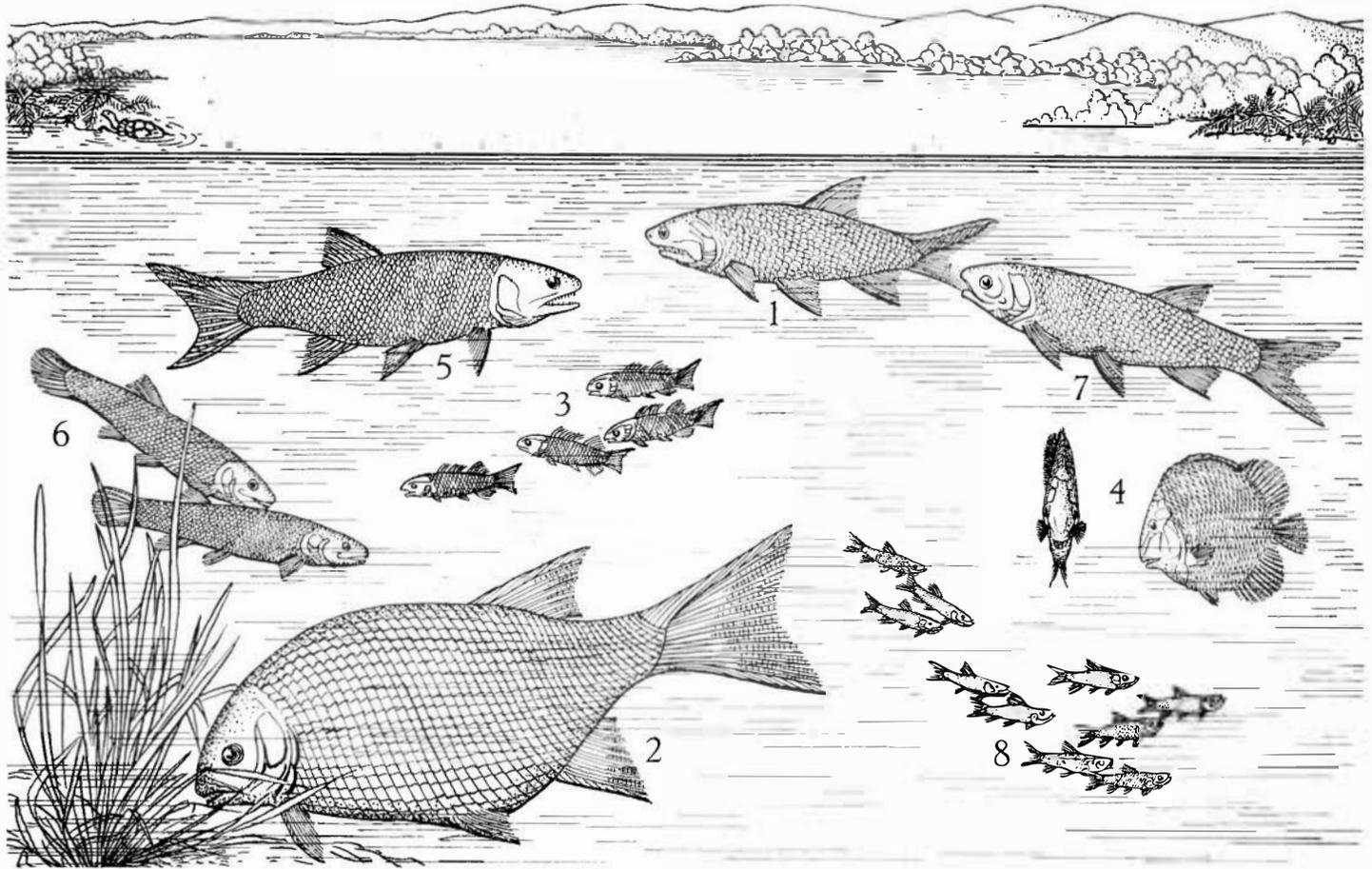


Fig. 37. — Phylogénie des Poissons, avec mise en évidence des groupes représentés dans le matériel de Bernissart.
 1, 2, 3, ... : voir p. 108 les remarques respectives au sujet de l'absence de ces autres groupes.



Poissons wealdiens de Bernissart reconstitués d'après les données de TRAQUIAIR, et représentés comme s'ils vivaient dans les eaux marécageuses de l'endroit, à cette époque.

1 : *Coccolepis macropterus* TRAQUIAIR (long. env. 0,25 m); 2 : *Lepidotus bernissartensis* TR. (env. 0,60 m); 3 : *Notagogus parvus* TR (env. 0,07 m); 4 : *Mesodon bernissartensis* TR. (env. 0,12 m); 5 : *Callopterus insignis* TR. (env. 0,35 m); 6 : *Amiopsis dolloi* TR. (env. 0,25 m); 7 : *Anaethalion robustus* (TR.) (env. 0,35 m); 8 : *Leptolepis formosus* TR. (env. 0,08 m).

Pour la position systématique de ces poissons, voir pp.102-105.

Les autres groupes de poissons que ceux d'actinoptérygiens ne se sont pas montrés à Bernissart. Ces groupes, que l'on ne verra mentionnés que pour mémoire au tableau de la figure 37, sont absents pour des raisons diverses :

les Agnathostomes, probablement parce que déjà réduits à quelques formes telles que les actuelles Myxines et Lamproies, peu propres à la conservation à l'état fossile;

les Placodermes, parce qu'éteints depuis longtemps;

les Chondroptérygiens (Squales, Raies, Chimères), parce que la formation n'est pas marine (9);

les Crossoptérygiens, parce que déjà très réduits d'une façon générale et spécialement dans nos régions;

les Dipneustes, apparemment déjà disparus de nos régions.

Finalement, remarquons que l'association faunique doit être une association non fortuite. Aucune raison n'existe, en effet, de croire à des causes d'association secondaire (*post-mortem*), comme il ne s'en présente que trop souvent au gré des stratigraphes, associations dont les causes sont à rechercher dans les remaniements, les concentrations d'éléments de provenances diverses par des courants, le transport des restes organiques par des nécrophages, etc. Ici, rien de pareil : il s'agit, à coup sûr, de formes ayant vécu en ce lieu, à l'exception, peut-être, de *Mesodon* auquel il a déjà été fait allusion plus haut. Comme ce poisson est, en outre, doté d'une dentition de conchyphage et qu'on n'a pas rencontré de mollusques, ni de crustacés, dans le gîte de Bernissart, on est en droit de se demander s'il n'y était pas de façon anormale et à la suite d'une incursion marine dans la région (10). Il est d'autre part à remarquer que *Mesodon* n'y est pas le seul à poser ce problème du régime : il y a aussi le genre *Lepidotus*, qui, lui, est connu aussi bien de formations d'eaux douces ou saumâtres que de dépôts marins. Il reste que sa nourriture devait consister en mollusques et crustacés. Quant aux formes du genre *Leptolepis*, peut-être s'agit-il plutôt de clupavidés (11).

L'incursion marine n'est nullement à rejeter *a priori*, car de tels faits sont fréquents dans les régions deltaïques dont le sol est instable. Mais il faudrait

(9) Dans le Wealdien d'Angleterre, on a trouvé un mélange bien plus important de formes marines aux dulcaquicoles : on y voit figurer des Hybodontoides, c'est-à-dire des Sélaciens du groupe prédominant à cette époque. Même remarque d'ailleurs pour le Wealdien d'Allemagne. Les influences marines s'y sont réellement fait sentir.

(10) A ce propos, il est regrettable que les niveaux d'origine des divers restes de poissons n'ont pas été méthodiquement relevés; on aurait peut-être constaté que *Mesodon* et *Lepidotus* sont particuliers à l'un ou l'autre des quatre niveaux ossifères reconnus lors des fouilles.

À remarquer toutefois que l'absence totale d'élastranches n'est pas pour faire croire à une telle incursion, du moins assez prolongée.

(11) Formes du début du Crétacé, caractérisées par un état plus avancé d'évolution du système sensoriel céphalique et annonçant, à ce point de vue, la constitution de ce système telle qu'elle se présentera chez les Téléostéens typiques (malheureusement, l'état des crânes de Bernissart ne permet aucune observation précise à ce sujet).

En ce qui concerne l'évolution de la partie terminale du squelette axial, C. ARAMBOURG a déjà noté, chez *Leptolepis formosus*, des caractères qui le font conclure à une position intermédiaire de ce poisson dans l'évolution des Leptolépiformes.

plutôt penser à des extensions du « delta wealdien » entraînant des variations de la salinité et du pH qu'à de véritables passages au régime marin.

Cependant, en ce qui concerne spécialement le cas de *Mesodon*, il convient de dire tout d'abord que l'espèce de Bernissart présente des caractères de la dentition qui nous le font regarder comme plus proche, à ce point de vue, d'un autre genre : *Gyrodus*. Ensuite, rien n'interdit de croire à des adaptations à un milieu tout au moins saumâtre. L'espèce se serait, dans ce cas, comportée comme le font aujourd'hui les Daurades (*Sparus*) qui, occasionnellement, passent une partie de leur vie dans des étangs littoraux. Toutefois, on peut se demander encore de quoi ces poissons s'y seraient nourris. On a bien supposé pour les Pycnodontes en général un régime coralliphage et ceci en raison de l'extrême petitesse de leur bouche, analogue à celle des Gymnodontes, mais il n'y a pas davantage de coralliaires que de mollusques dans le Wealdien de Bernissart, et d'ailleurs, des coquilles n'auraient pu s'accommoder de conditions saumâtres.

Un examen fait tout récemment du sédiment (d'après les gangues des nombreux poissons), n'a pas révélé non plus de microfossiles, en sorte que, de ce côté-là aussi, on est privé de données concernant les conditions exactes de dépôt.

INSECTES.

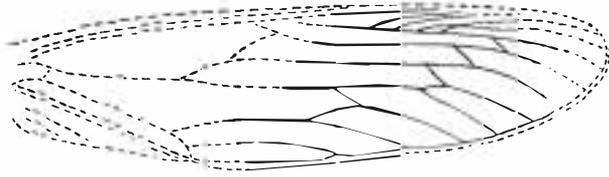
Avant de considérer ce que l'on sait de la végétation wealdienne de Bernissart, il faut rappeler que la faune comporte de plus un insecte, *Hylaeoneura lignei* LAMEERE et SEVERIN, mais il n'est représenté dans le matériel que par un fragment d'aile (fig. 38 A). LAMEERE et SEVERIN ont cru tout d'abord (1897) y reconnaître un névroptère voisin des Sialides (fig. 39 A), c'est-à-dire un insecte de régions marécageuses, opinion à laquelle ne tarda pas à s'opposer A. HANDLIRSCH qui l'attribua pour sa part à la famille des Cicadides (Cigales) (fig. 38 B et 39 B), avis d'ailleurs partagé par le Dr G. DEMOULIN.

Au lieu d'un névroptère, nous aurions donc affaire ici à un homoptère (hémiptère) et il n'y a, dès lors, pas lieu de retenir la remarque des auteurs précités quant aux conditions de milieu indiquées par l'animal, bien que la conclusion ne soit pas, en elle-même, inexacte.

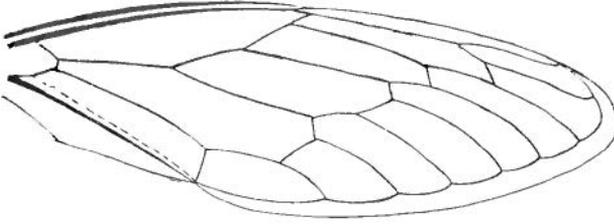
LAMEERE et SÉVERIN doivent s'être ralliés eux-mêmes à cette façon de voir car, dans une notice explicative datée de 1905, ils font un rapprochement d'*Hylaeoneura* avec les *Cicadidae* dont ils disent : « Les *Cicadidae*, ou Cigales, dont aucune espèce ne vit plus à notre époque en Belgique (12), et qui sont des Hémiptères habitant principalement les régions chaudes du globe, existaient déjà au Jurassique ».

Des fragments de larves d'insectes ont également été recueillis à Bernissart, mais ils ne peuvent être déterminés (avis de M. DEMOULIN).

(12) Actuellement, on en connaît quelques exemplaires qui ont été capturés dans la Gaume, ou Lorraine belge (selon M. MAYNE).



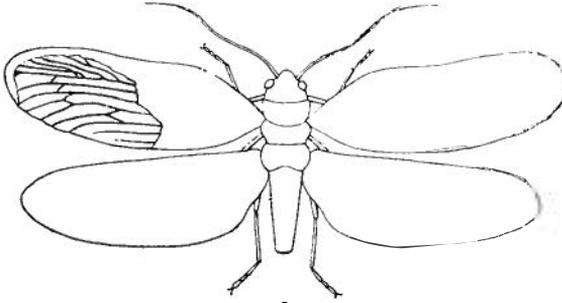
A



B

Fig. 38. — *Hylaeoneura lignei* LAMEERE et SÉVERIN.

A. Reconstitution de l'aile par HANDLIRSCH;
B. Aile de cigale actuelle.



A

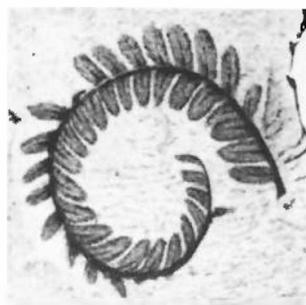


B

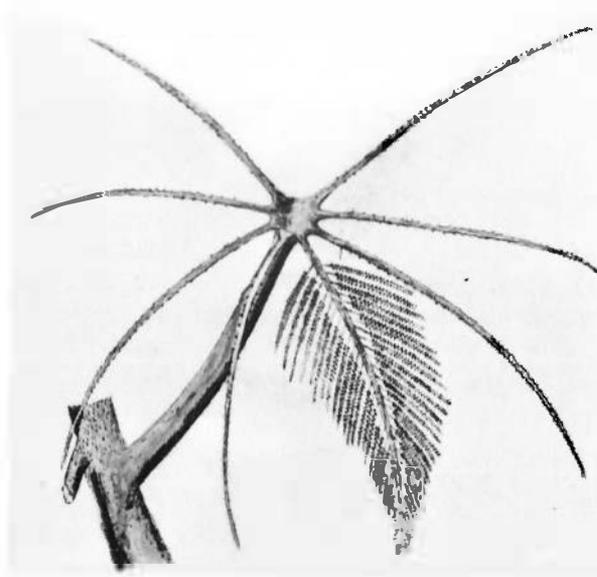
Fig. 39. — Reconstitution de *Hylaeoneura lignei* LAMEERE et SÉVERIN, suivant LAMEERE et SÉVERIN, et aspect d'ensemble d'une cigale actuelle (*Cicada taغالica*).



A



B



C

Fig. 40. — Fragments de fougères du Wealdien de Bernissart (d'après A. C. SEWARD).

A. *Ruffordia goepperti* (DUNKER);

B. *Weichselia mantelli* (BRONGNIART);

C. Reconstitution d'une fronde de *Weichselia* (d'après C. BOMMER).

VEGETAUX.

L'étude des restes de plantes — seulement des « empreintes partielles charbonneuses » — a largement contribué à préciser l'âge du terrain (Wealdien), ainsi qu'à se représenter le biotope.

A cette période du Mésozoïque, les Angiospermes étaient encore inexistantes, mais elles ne devaient plus tarder à apparaître (à l'Aptien). A Bernissart, l'abondance et la variété des Fougères (principalement *Weichselia* qui, de l'avis de BOMMER, a sans doute été une liane [fig. 40 b-c], et *Laccopteris*), et, d'autre part, la rareté des Conifères sont tout spécialement à souligner car elles confèrent à cette végétation un caractère de flore de régions marécageuses, s'opposant par suite nettement à celle, relativement riche en conifères, des formations de régions situées un peu au Nord (des restes d'abiétinées récoltés à 1 km seulement au N.-O. de Bernissart, des taxodinées, etc.) (13).

Dans l'ensemble et d'après les conclusions de A. C. SEWARD, il s'agit d'une flore offrant des affinités certaines avec celle du Wealdien de l'Allemagne septentrionale, de l'Angleterre et du Portugal.

Des zones de croissance observées sur des bois wealdiens indiquent, semble-t-il, des modifications climatiques périodiques assez sensibles. Or, comme le climat devait être tropical, sans périodes froides hivernales bien marquées, ces modifications devaient plutôt consister en variations hygrométriques.

COPROLITHES.

Il n'est pas sans intérêt non plus de rappeler que de nombreux coprolithes, ou excréments fossilisés, ont été trouvés avec tous les restes de la faune et de la flore de Bernissart (fig. 41). Leur étude, remarquablement approfondie, est l'œuvre de C. E. BERTRAND (1903), qui nous les montre de formats et formes divers (coprolithes lacrymorphes, tortillons...) et renfermant des matières organiques (fragments de fibres musculaires, fragments végétaux, organismes bactériens, etc.), mêlés aux produits de la fossilisation (limonite, pyrite de fer, cristaux de quartz...) (14).

(13) L'étude de restes végétaux provenant du Wealdien en des points non éloignés de Bernissart a conduit C. BOMMER à penser qu'il existait là, à cette époque, de véritables forêts, très denses, de conifères. Pour la même raison, sans doute, les Cycadées, formes végétales abondantes à cette époque, mais xérophiles, sont absentes à Bernissart.

Selon BOMMER (note inédite in F. STOCKMANS), cette absence de cycadées se remarque aussi à Houdeng, c'est-à-dire à 35 km environ à l'Est de Bernissart. Ces plantes xérophiles sont connues seulement du gisement de la Baume.

(14) L'analyse chimique des coprolithes, dont le compte rendu a été publié dans ce travail de BERTRAND (1903), est due à E. LUDWIG.

De ces observations, l'auteur déduit que les éléments dominants parmi eux n'appartiendraient pas aux Iguanodons, comme on aurait été tenté de le croire, mais bien à des carnivores de taille plus réduite que ceux-ci et qu'il regarde cependant comme des dinosauriens. Ses conclusions à ce sujet sont d'ailleurs résumées dans les lignes suivantes : « Les coprolithes de Bernissart » proviennent d'un reptile dinosaurien, carnassier, se dressant, à col mobile » et long, à région dentaire antérieure préhensile, à région dentaire postérieure mâchante serrée. Consommant exclusivement de grandes masses musculaires, il s'alimentait bien plutôt de cadavres de reptiles à peau nue » que de proies vivantes ».

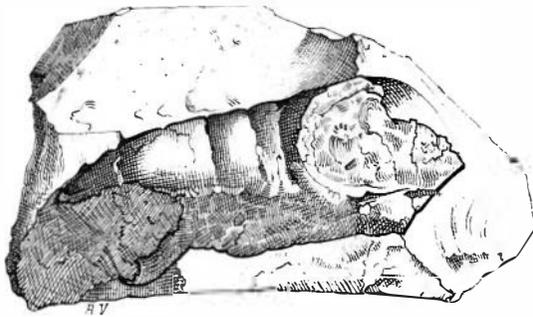


Fig. 41. — Extrémité terminale d'un gros coprolithe du Wealdien de Bernissart, montrant ses sillons ($\times \frac{1}{2}$ env.).

Sans doute s'agit-il de *Megalosaurus* dont nous avons vu qu'il a laissé des traces certaines de sa présence en ces lieux, au Wealdien (15), mais celui-ci ne répond pas absolument à la description que BERTRAND croit pouvoir faire de l'animal inconnu, car il ne possède pas de polymorphisme dentaire (supposition d'ailleurs assez étrange !). D'autre part, l'auteur parle de dinosaurien, mais a-t-il écarté délibérément les Ptérosauroiens ou bien n'y a-t-il pas pensé ? Ces reptiles volants ont existé à cette époque, notamment dans des régions peu éloignées (Angleterre, Allemagne, etc.), et il est hautement probable qu'ils devaient hanter le site de Bernissart (fig. 43).

(15) Voir p. 97, pl. XIV, fig. 4.

TABLEAU SYSTEMATIQUE
DE LA FLORE ET DE LA FAUNE DU WEALDIEN
DE LA FOSSE SAINTE-BARBE A BERNISSART (16).

A. — FLORE (17).

?ALGAE :

Algites sp.

LYCOPODIALES :

Lycopodites sp.

EQUISETALES :

Equisetites sp.

FILICALES :

Matonidium goepperti (ETTINGSH.)

Lacopteris dunkeri SCHENK.

Onychiopsis mantelli (BRONGN.).

Protorhipis roemeri (SCHENK).

Ruffordia goepperti (DUNK.).

Weichselia mantelli (BRONGNIART).

Conites minuta SEWARD.

Sphenopteris fittoni SEWARD.

» *delicatissima* SCHENK.

Cladophlebis dunkeri (SCHIMPER) et *Leckenbya valdensis* SEWARD.

Gleichenites sp.

Adiantites sp.

?CAYTONIALES :

Sagenopteris mantelli (DUNK.).

CONIFERALES :

? *Pinites solmsi* SEWARD.

Pinites sp. (cf. *P. solmsi*).

Graines de familles indéterminées (cf. *Taeniopteris* sp., etc.).

(16) Les noms précédés d'un astérisque sont ceux d'espèces établies d'après des matériaux trouvés à Bernissart.

(17) D'après A.-C. SEWARD, 1900 (classification révisée par F. STOCKMANS).

B. — FAUNE.

INSECTA :

HEMIPTERA :

+ *Hylaeoneura lignei* LAMEERE et SÉVERIN.

OSTEICHTHYES (= PISCES s. str.) (18) :

CHONDROSTEI :

+ *Coccolepis macropterus* TRAQUAIR.

HOLOSTEI :

Semionotoidea :

+ *Lepidotus bernissartensis* TRAQUAIR.

+ » *brevifulcratus* TR.

+ » *arcuatus* TR.

Pycnodontoidea :

+ *Mesodon bernissartensis* TRAQUAIR.

Amioidea :

+ *Callopterus insignis* TRAQUAIR.

+ *Amiopsis dolloi* TR.

+ » *lata* TR.

+ *Notagogus parvus* TR.

Pholidophoroidea :

+ *Pholidophorus obesus* TRAQUAIR.

Pleuropholis sp. ind.

HALECOSTOMI (19) :

Pachythrissops vectensis (A. S. WOODWARD) (20).

+ *Leptolepis formosus* TRAQUAIR.)

+ » *attenuatus* TR.) (21).

+ » *brevis* TR.)

+ *Anaethalion robustus* (TR).

AMPHIBIA :

URODELA (?) :

+ *Hylaeobatrachus croyi* DOLLO.

(18) D'après R. H. TRAQUAIR, 1911 (mis à jour).

(19) Holostéens, pour certains auteurs; Téléostéens, pour d'autres.

(20) Espèce attribuée autrefois au genre *Oligopleurus* THIOLLIÈRE.

(21) Voir remarque p.108.

REPTILIA :

CHELONIA :

Pleurodira :

+ *Chitracephalus dumoni* DOLLO.

Cryptodira :

+ *Peltochelys duchasteli* DOLLO.

CROCODILIA :

Mesosuchia :

+ *Goniopholis simus* OWEN.

Eusuchia :

+ *Bernissartia fagesi* DOLLO.

SAURISCHIA :

Theropoda :

Megalosaurus dunkeri KOKEN.

ORNITISCHIA :

Ornithopoda :

Iguanodon mantelli VON MEYER.+ » *bernissartensis* (BOULENGER) DOLLO.

LE BIOTOPE WEALDIEN DE BERNISSART.

Dans les paragraphes qui précèdent, nous avons eu l'occasion de voir comment se composaient la faune et la flore wealdiennes de Bernissart. En possession de tels renseignements sur les associations animale et végétale, c'est-à-dire sur l'écologie des Iguanodons de Bernissart, il est, dans une certaine mesure, possible de nous représenter le biotope, autrement dit l'ensemble des conditions physiques et biologiques dans lesquelles ces organismes ont pu vivre et se reproduire. Il nous restera alors à passer en revue les diverses explications qui ont été proposées des causes d'une mort apparemment collective des Iguanodons.

Rappelons au préalable que le Wealdien, période géologique durant laquelle s'est déposée l'argile de Bernissart (22), se situe au passage du Jurassique au Crétacé, c'est-à-dire en plein Mésozoïque (ou Secondaire). A cette époque reculée de l'histoire des Vertébrés, la classe des Reptiles était à son apogée. C'était l'époque de la domination du monde marin par des sauriens tels que les Ichthyosaures, les Plésiosaures. Sur terre également, les formes prépondérantes étaient des reptiles et, abstraction faite de quelques premiers oiseaux,

(22) C'est à la suite d'une confusion que cet âge des fossiles de Bernissart a été mis en doute (voir p. 24, note 11).

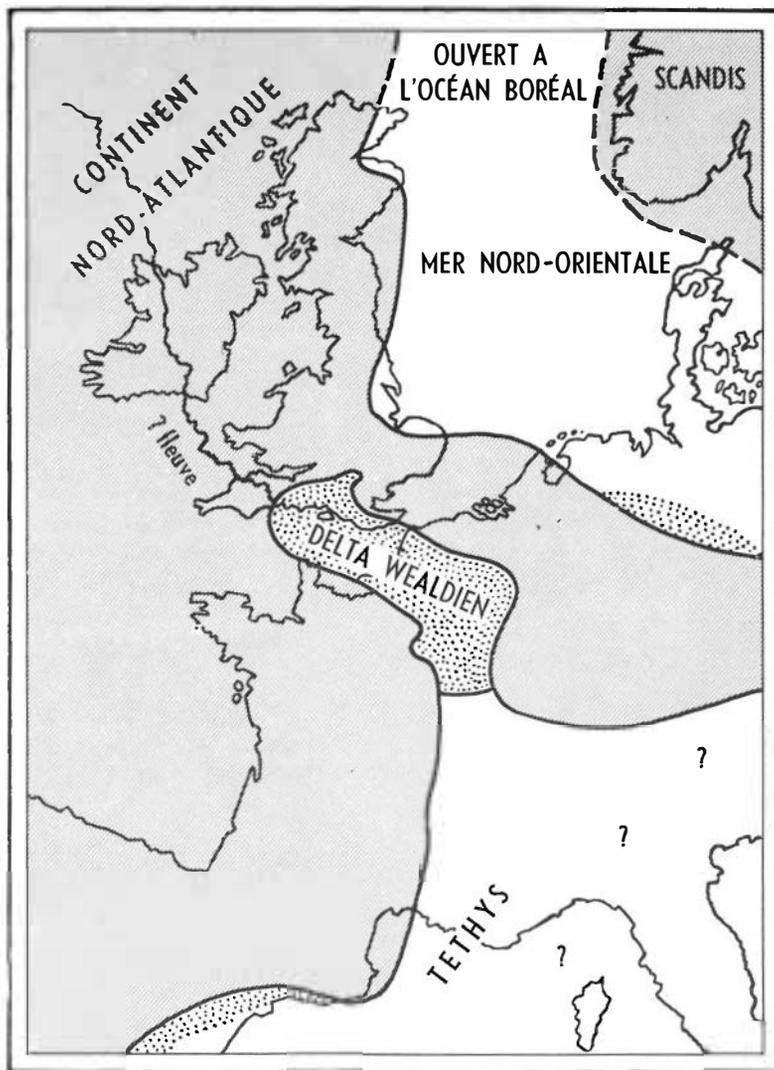


Fig. 42. — Carte paléogéographique d'une partie de l'Europe occidentale, à l'époque wealdienne (Crétacé inférieur) (d'après L. J. WILLS, 1951, adapté).
Les parties en pointillé représentent les aires lacustres et deltaïques.

d'ailleurs encore très reptiliens dans leur structure, c'étaient aussi de vrais reptiles, les Ptérosauriens, qui évoluaient dans les airs. Les Mammifères, eux, n'étaient représentés que par quelques formes de taille médiocre, ne jouant encore qu'un rôle très effacé sur la scène de la vie animale.

Il convient aussi de jeter un coup d'œil sur le contexte paléogéographique du site wealdien de Bernissart. La presque totalité du territoire correspondant

à la Belgique se trouvait alors émergée, faisant partie, tout comme aujourd'hui, d'une terre reliée au Continent asiatique (fig. 42). Mais elle était également en communication directe avec le Continent nord-atlantique, par l'intermédiaire d'une étendue de terre correspondant à l'Angleterre et l'Ecosse. Au Sud de la région de Bernissart et s'étendant vers l'Ouest jusqu'à la partie méridionale de l'Angleterre, se trouvait, en revanche, une aire couverte d'eaux de salinité variable, le « Delta wealdien », occupant une bonne partie de la France septentrionale et orientale, en relation croit-on, d'une part avec un fleuve venant du N.-O. et, d'autre part, avec un golfe formé par la Mer mésogéenne — la Téthys — dans les régions correspondant au bassin du Rhône, au Nord de l'Italie et à la Suisse.

Marécageux à Bernissart même, comme l'a montré l'étude écologique (23) et ainsi que l'a confirmé l'examen sédimentologique, le sol devait cependant être d'une autre nature en certains points peu éloignés, au Nord et à l'Est, et qui devaient être sensiblement plus élevés. Comme l'écrivit J. CORNET : « L'examen des cailloux roulés dans les dépôts d'eau courante du Wealdien » de la région a montré que les cours d'eau devaient être rapides et venir « du Nord » (24), ce qui diffère sensiblement, comme on le voit, avec les faibles transports de végétaux indiqués par les conditions de gisement de Bernissart. Par ailleurs, mais cette fois à l'échelle planétaire, le Crétacé passe pour avoir été une période relativement sèche. Mais peut-on déjà parler des conditions du Crétacé ?

A l'emplacement de l'actuelle vallée de la Haine, BOMMER pense qu'il existait des fonds marécageux, mais aussi des forêts très denses de conifères, sur les versants de collines, et, enfin, une sorte de savane sur les grands plateaux houillers (25).

Sans doute, les parties basses étaient-elles exposées à des incursions marines et, de fluvio-lacustre, le régime pouvait-il y devenir lagunaire, voire franchement marin. On sait que les régions deltaïques sont sujettes à des « pulsations » de leur sol, comme le sont en général les bassins paraliques.

Considérée dans le cadre des conditions géographiques de l'époque, la région de Bernissart devait donc offrir des caractères assez particuliers, ce qu'elle devait essentiellement à sa proximité immédiate du « delta wealdien », et il est permis de se représenter comme suit le coup d'œil que l'on aurait eu si l'on s'était arrêté un moment en quelque point de sa partie septentrionale, il y a plus d'un million de siècles :

(23) G. DE SAPORTA notait déjà au sujet des végétaux qu'il avait étudiés : « La station où ils vivaient constituait un marécage dont le fond était occupé par une boue ou limon tourbeux, dans lequel venaient s'enfouir les débris de fougères, amies de l'humidité, qui croissaient au bord de ces marécages. C'est ce que dénotent toutes les analogies actuelles »

De son côté C. BOMMER (*in* F. STOCKMANS) notait un faible transport, sans doute, limité même à la végétation des bords.

(24) A Houdeng, il dut y avoir ainsi transport des débris végétaux par des eaux torrentielles.

(25) C. BOMMER, notes inédites (à paraître *in* STOCKMANS, F., *Guide de la salle des végétaux fossiles...*).

Sur la faible élévation de terrain où nous nous trouvons et qui s'avance en un petit promontoire vers le Sud, quelques résineux nous entourent, apparemment identiques à ceux qui forment un épais manteau de verdure à une série de collines auxquelles nous tournons le dos.

Portant le regard vers l'Est, sur un territoire qui sera, beaucoup plus tard, le bassin de la Haine, nous pouvons apercevoir d'autres collines, également couvertes de conifères et des plateaux de savane, puis, très loin, au-delà de replis de terrain et de plus en plus estompées par la brume, un alignement de montagnes, les premières du massif ardennais, laissant deviner quelques sommets relativement élevés, car la pénéplanation n'en a pas encore profondément modifié l'aspect originel (26).

Devant nous, c'est-à-dire au Sud, et s'étendant à perte de vue, notre regard découvre un paysage d'Amazonie : d'immenses étendues de végétation herbacée et de nappes d'eau passent à une vaste lagune qui se confond à l'horizon avec d'autres en une mer miroitant sous un soleil de feu, pareille à un mirage.

Si, la curiosité l'emportant sur la répulsion qu'inspire un tel paysage, dans une atmosphère torride, nous quittons notre point de vue pour nous aventurer au plus près des eaux, nous y arrivons après nous être frayé à grand-peine un passage à travers une végétation luxuriante, faite principalement de hautes fougères. Survolant celles-ci, quelques gros insectes aux allures de cigales nous frôlent au passage. Un moment, nous avons pu suivre une piste qui paraît bien être la trace du passage récent de quelque très grande bête. Mais ne nous y attardons pas : il convient maintenant d'ouvrir l'œil et ne point se fier aux apparences. Dans une crique miniature, ce quelque chose qui fait figure de rocher invitant à un passage à gué, n'est-ce pas quelque crocodile troublé dans sa quiète somnolence ? Effectivement, le quelque chose a bougé et se hisse lentement sur une partie moins profonde ; à présent nous le reconnaissons : c'est un *Goniopholis*.

Mais voici qu'un autre spectacle s'offre à nos yeux pour nous étonner encore davantage. Trop loin pour que nous puissions les observer comme nous le voudrions, sur une langue de terre basse, une troupe d'animaux bien plus grands et que la distance pourrait nous faire prendre pour des kangourous, se sont mis brusquement en branle, interrompant pour un moment leur occupation favorite : le broutage des fougères. Que voilà du gibier d'importance ! Assurément, il s'agit d'iguanodons que l'approche d'un danger — un mégalosaure que nous n'apercevons pas ? — a mis aux abois. *Dente lupus, cornu taurus petit...* Apparemment, ces grandes bêtes sont de taille à empêcher toute velléité d'attaque, mais la fuite est aussi moyen de défense et c'est celui qu'elles ont choisi. Toujours est-il que le groupe, tel une famille d'oies aux têtes, rigoureusement parallèles, se hâte vers un même but : l'eau la plus proche, et y plonge.

(26) L'orogénèse ardennaise date du Gothlandien (Silurien supérieur), donc une époque dont l'âge est plus du double de la période écoulée depuis le Crétacé inférieur. Mais y a eu, entre-temps (Carboniféro-Permien, donc fin Primaire), les mouvements hercyniens.

Cette eau est, sans aucun doute, sensiblement plus profonde que celle que nous avons à nos pieds. Assez longtemps, son agitation ne permet plus de rien voir. Un calme relatif y ayant succédé, nous réapercevons nos iguanodons, le dos aux trois quarts immergé, pareils cette fois à d'immenses carpes.

En nous attardant quelque peu en ce point, mais la touffeur nous en empêche, nous aurions peut-être la chance d'y voir l'un ou l'autre ptérodactyle jaillir des frondaisons voisines, s'élançant d'un vol de papillon géant vers les eaux marécageuses et y plonger le bec pour se saisir d'un paisible mésodon.

Vision ? Certes, mais non point tout-à-fait fiction, car cela repose sur bien des données concrètes; le lecteur aura pu s'en convaincre par ce qui précède. En tout cas, dépaysement complet, plus complet que celui que con-



Fig. 43. — Ptérodactyles, d'après W. E. SWINTON.
(By permission of the Trustees of the British Museum [Natural History]).

naissent nos explorateurs et plutôt de l'ordre de celui que ressentiront les premiers humains à mettre pied sur d'autres planètes...

Les importantes émergences du début du Crétacé contribuent dans une large mesure à nous expliquer la vaste distribution géographique qu'ont pu s'assurer les Ornithopodes.

La liaison continentale existant alors entre la région qui nous occupe et le continent asiatique aura permis le passage de ces dinosauriens, lesquels semblent être originaires de ce continent. On y a trouvé, assez récemment, parmi des éléments (ossements et œufs) de divers dinosauriens, des restes de petits iguanodontidés (*Protiguanodon*) (27). Il existe aussi de bonnes raisons de croire que c'est grâce à une ancienne liaison continentale américano-asiatique qu'il fut permis à ces reptiles d'atteindre l'Amérique du Sud où ils ont également laissé des traces de leur existence.

La propagation des Dinosauriens suggère aussi des relations terrestres entre l'Eurasie et l'Amérique par le Continent nord-atlantique dont on s'accorde à penser qu'il exista, mais déjà bien réduit, au début du Crétacé. L'explication par cette liaison terrestre rend mieux compte (distance plus grande !) de ce fait que l'hypothèse d'une coalescence de l'Europe et de l'Amérique du Nord (dans le cadre de la théorie de Wegener), car, dans cette dernière hypothèse, il devrait y avoir plus grande analogie entre les deux parties. Or, pour ne prendre que les Ornithopodes, ceux d'Europe ne sont pas les mêmes que ceux d'Amérique.

Mais revenons au Hainaut et aux régions voisines pour rappeler que les dépôts wealdiens y furent importants puisque, dans leur état actuel, ils atteignent et dépassent même 140 m d'épaisseur.

Des dépôts analogues se sont formés en bien d'autres points du « delta wealdien » et notamment dans le S.-E. de l'Angleterre. Le gîte des premiers restes d'iguanodons connus, Tilgate Forest, dans le Sussex, est d'ailleurs, comme celui de Bernissart, une formation apparemment d'eaux douces. Toutefois, le bloc dit de Maidstone est d'origine marine (Lower Greensand), ce qui montre que les Iguanodons fréquentaient aussi le bord de la mer.

Plus tard, la région de Bernissart fut recouverte par celle-ci au cours de ses transgressions du Crétacé supérieur, ce qui fait qu'on y trouve aujourd'hui, reposant sur les dépôts d'eau douce et continentaux du Wealdien, diverses assises d'origine marine (voir p. 17). Une partie du Wealdien lui-même a dû être démantelée par la grande transgression téthysienne du Cénomanién, ce qui explique qu'on ne le trouve plus guère que dans les dépressions du Houiller et dans ses « puits naturels ».

(27) Voir C. C. YOUNG, 1935, p. 67.

Mais tout cela n'est pas bien certain, du moins en ce qui concerne l'origine des premiers Ornithopodes, car on connaît des formes du Jurassique qu'on attribue à ce groupe et qui sont tantôt d'Europe, tantôt d'Amérique. Souvenons-nous d'ailleurs de l'histoire paléontologique des Chevaux qui nous montre que les choses ne sont pas toujours aussi simples !

Au cours de la longue série de termes géologiques qui nous séparent du Wealdien, de grandes modifications se firent également sentir à diverses reprises dans les conditions climatiques, modifications mises en évidence par l'étude comparative des faunes et des flores successives, et qui se firent dans des sens divers, tantôt refroidissement, tantôt au contraire réchauffement, et souvent, semble-t-il, à l'échelle planétaire. La recherche des causes de ces grandes modifications du climat a donné naissance à diverses hypothèses telles que celle de LE DANOIS sur laquelle nous aurons l'occasion de revenir.

A présent, il nous tarde de savoir comment peut s'expliquer ce qui nous apparaît comme une hécatombe d'iguanodons dans le milieu même qui, à tous égards, semble bien avoir été pourtant leur milieu de prédilection.

CAUSES POSSIBLES DE LA MORT DES IGUANODONS A BERNISSART.

Parmi les êtres dont les restes ont été recueillis à Bernissart, les Iguanodons au moins paraissent avoir péri d'une façon brusque et collective (28).

Dès après leur découverte, les causes possibles en furent recherchées et diverses hypothèses ont ainsi vu le jour. Mais, avant de les passer en revue, il nous faut au préalable revenir un moment sur les conditions de gisement.

L'explication de l'accident géologique local (« cran ») par un rapprochement avec des phénomènes connus sous le nom de « phénomènes karstiques » exclut celle de la « vallée bernissartienne » qui eut son défenseur en la personne de feu E. DUPONT, Directeur du Musée d'Histoire naturelle à l'époque de la découverte. Cette hypothèse d'une vallée ouverte à travers le Houiller avait comme corollaire celle de l'entraînement des Iguanodons par les eaux au cours d'une crue subite, comme la chose se présente de nos jours dans les oueds sahariens brusquement gonflés par les pluies d'orages.

En se substituant à cette explication, l'hypothèse d'une simple dépression marécageuse dont les dépôts se seraient progressivement effondrés au cours du creusement de l'excavation sous-jacente n'excluait pas, pour autant, l'idée d'une crue comme cause immédiate de la mort des Iguanodons, mais nous allons voir que, dans la recherche de la relation de cause à effet entre l'existence de cette dépression et la mort des animaux, il y a place pour d'autres suppositions.

Il y a lieu, tout d'abord, de rappeler l'exceptionnelle richesse en fossiles du Wealdien en ce point et, cela, sur une épaisseur assez importante, alors que le même terrain n'en a pas livré en d'autres points, même pas aux environs (29).

(28) C'est l'idée qui a prévalu jusqu'ici et qui était notamment celle de L. DOLLO. C'est aussi l'opinion du Dr. E. W. SWINTON.

(29) On ne connaît pas d'autres restes de vertébrés du Wealdien de Belgique que ceux de Bernissart et les autres fossiles de cette formation sont peu nombreux.

L'accumulation des Iguanodons est accompagnée de celle des Poissons, mais celle-ci n'est toutefois pas telle qu'il y ait un rapprochement à faire avec certains dépôts où ils se présentent à profusion et où leur décomposition a donné naissance d'abord à des sapropèles, ensuite à des hydrocarbures, dépôts dont l'exemple le plus typique est celui des schistes bitumineux. S'il s'est agi, à Bernissart, de conditions marécageuses, elles ne devaient toutefois pas être identiques à celles qui existent actuellement au Tchad ou au Gran Chaco (30). Mais, quoi qu'il en soit, il apparaît comme évident que l'accumulation de fossiles au « Cran du Midi » doit bien être en relation avec l'existence d'une dépression déjà du temps où les Iguanodons y ont été ensevelis, dépression due, sans doute, elle-même à un état déjà avancé de l'effondrement progressif auquel il a été fait allusion plus haut.

Dès lors, une première hypothèse pour expliquer la mort des Iguanodons consiste à supposer que, mis en fuite par des prédateurs ou par un sinistre (incendie de forêt ? séisme ?) (31), ils auraient, selon l'habitude qui devait être la leur, cherché refuge dans les eaux marécageuses les plus proches. Il n'est pas interdit non plus de croire que la dépression était trop accentuée et qu'une fois engagés dans celle-ci, ils n'ont pu en ressortir par suite de la nature plus ou moins mouvante du sol et de leur poids énorme (32).

Qu'ils aient été entraînés vivants dans un brusque effondrement des couches est peu probable car il semble que l'affaissement de celles-ci ait été toujours progressif et plutôt lent. On peut toutefois se demander si le « Cran aux Iguanodons » n'a pas été longtemps, et jusqu'au Wealdien, un « puits aveugle » (33), et si un effondrement causé par le poids des eaux et surtout leur action érosive ne s'est pas produit au Wealdien pour rendre ce puits naturel complet. Il est à noter à ce propos que des affaissements superficiels à l'aplomb du « cran » auraient été observés (RENIER, *vide* DEPAUW).

L'enlèvement peut d'ailleurs avoir trouvé sa cause dans un afflux subit d'alluvions lui-même. Ce qui nous conduit à une autre hypothèse, pas invraisemblable non plus : celle d'un assèchement partiel, au contraire, de la dépression marécageuse et qui peut très bien avoir été cause d'un enlèvement des Iguanodons à la recherche de l'eau.

(30) P. DE SAINT-SEINE attribue la formation des schistes de l'« Etage de Stanleyville » à de telles conditions.

(31) Le Secondaire a été une époque de calme relatif, sans grands phénomènes orogéniques, mais il est permis de croire que des mouvements mineurs se sont encore produits dans les régions voisines des zones où se firent sentir les manifestations varisques de la fin du Primaire.

(32) Il ne semble, toutefois, pas pouvoir s'agir, comme on l'a supposé pour le célèbre gîte de Mammifères miocènes de Pikermi (Grèce), d'une précipitation en masse des animaux du haut d'une falaise.

(33) Voir p. 21 ce qui a été dit des « puits aveugles ». L'arrêt de l'effondrement, dans le cas de ces puits aveugles, est explicable par la présence sur le tracé de leur progression de bancs épais et résistants (RENIER), mais on peut facilement concevoir que, à la longue, cette résistance vienne à céder.

Cette dernière hypothèse, qui nous a été suggérée par le R. P. VAN DEN HEUVEL (34), s'inspire de ce qui s'est passé il n'y a guère au Lac Rukwa (lac situé à l'Ouest du Tanganika), où un abaissement des eaux consécutif à une période prolongée de sécheresse a causé la mort d'hippopotames qui, au cours de leurs déplacements des rives où ils se nourrissent à l'eau constituant leur habitat, ont en grand nombre péri enlisés.

Ce qui tend à faire croire à la possibilité de périodes de sécheresse en ce lieu (périodes ayant dû parfois se prolonger anormalement), c'est d'abord l'alternance de saisons sèches et de saisons de pluies indiquée par la périodicité de croissance observée par BOMMER (*in* STOCKMANS) sur des troncs de conifères trouvés à Houdeng. C'est, ensuite, l'absence de restes de conifères avec les Iguanodons, absence qui pourrait très bien être due au fait qu'il n'y aurait plus eu, de longue date, apport de ceux-ci par les eaux courantes. Selon BERTRAND, d'autre part, les coprolithes ont été déposés sur le sol sec, seulement ils doivent avoir été repris par les eaux, mais pour une courte durée.

Peut-être y a-t-il eu coïncidence d'un retrait des eaux du « Delta wealdien », par suite d'une des oscillations du sol auxquelles il vient d'être fait allusion, avec une période de sécheresse, circonstance qui aurait de son côté été cause à la fois d'une réduction de l'apport en eaux de ruissellement et d'une intense évaporation comme il s'en opère fréquemment dans les lagunes.

Remarquons tout de suite que deux des hypothèses exprimées ci-dessus ne s'excluent pas totalement et peuvent même, dans une certaine mesure se compléter : la fuite, supposée plus haut comme cause d'une précipitation dans la dépression, ayant pu coïncider avec ce phénomène d'assèchement partiel. Mais nous croyons à la vraisemblance d'une autre explication des faits consécutifs à un assèchement : la période de sécheresse devant avoir été accompagnée (et sans doute conditionnée) par une chaleur anormalement élevée, il est permis de croire que la pseudohoméothermie dont il a été question plus haut s'est trouvée en défaillance et que la nécessité pour les Iguanodons de rechercher l'eau pour y suppléer en aura été la conséquence directe.

A titre purement rétrospectif, il convient aussi de ne pas passer sous silence celle que L. DOLLO avait cru pouvoir tirer de cette constatation que les individus étaient tous « très adultes » : « On sait que l'animal malade se cache pour mourir. Les Iguanodons de Bernissart sont peut-être de vieilles bêtes qui se sont retirées là, pour crever, et qui ont été bientôt recouvertes par les eaux des inondations, probablement fréquentes ». Mais DOLLO faisait lui-même remarquer aussitôt qu'il pouvait y avoir eu entraînement de ces animaux par une crue : « Toutefois, DARWIN a observé de grandes noyades dans l'Amérique du Sud. Et nous avons dit que la région était marécageuse et sujette à des crues répétées. On peut donc, également, se demander si, dans ces crues, les Iguanodons les plus agiles ne se sont pas échappés, et si ce

(34) C'est dans une lettre datée de 1950 que le R. P. VAN DEN HEUVEL, missionnaire de Scheut, à Léopoldville, nous a fait part de cette idée.

» n'est pas, pour cela, qu'ils manquent dans le gisement. Dans ce cas, les vieux » individus n'auraient pas réussi à s'éloigner rapidement, et ils auraient été » noyés et recouverts immédiatement par la vase ».

Cette idée d'une crue, bien que s'accordant beaucoup mieux avec l'hypothèse, abandonnée aujourd'hui, de la « vallée bernissartienne », peut à la rigueur s'accorder aussi avec celle de la simple dépression marécageuse, mais elle s'oppose évidemment, même dans ce cas, à l'idée d'un assèchement qui, est, à tout prendre, aussi défendable, et qui peut aussi rendre compte du fait, observé par DOLLO, que seuls les sujets adultes semblent avoir péri (35). La noyade par suite d'une crue nous paraît d'ailleurs assez peu conciliable avec les caractères amphibies des Iguanodons regardés aujourd'hui comme hautement probables.

Quelle qu'ait été la cause de la mort des Iguanodons de Bernissart, un fait est certain : c'est l'envasement rapide des cadavres. Et ceci explique l'état remarquable des restes, alors que, dans le cas de leurs congénères du Wealdien d'Angleterre, la dispersion des ossements serait due à cette circonstance toute différente que, déposées au bord de la mer, les dépouilles ont subi une dispersion par les courants et le balancement des marées. Et, à Bernissart, les conditions favorables à la conservation furent, de façon évidente, les mêmes pour les restes des autres vertébrés.

Des mouvements du terrain se sont toutefois produits plus tard et il faut notamment leur attribuer au moins une partie des dislocations et des cassures. Comme cas de positions secondaires, on peut citer celle d'un individu trouvé en position verticale, la tête en bas, à un endroit où la stratification était précisément très redressée (A. RENIER), ainsi que les cassures observées par DOLLO sur un autre squelette (36). Ces déplacements, et peut-être aussi les mouvements faits par les animaux pour se dégager de la vase, suffisent, pensons-nous, à expliquer les étranges attitudes de certains exemplaires. Il est dès lors fort improbable qu'il faille faire crédit à l'allusion faite par L. DOLLO, dans une de ses notices, à des « combats entre mâles pour la possession des femelles » pour expliquer la position, sur le dos, de l'un des exemplaires (37).

Une accumulation de sédiments plus haute que l'Empire State Building repose aujourd'hui sur ce qui fut le site wealdien que nous avons essayé de nous représenter et, n'eût été le hasard d'une exploitation minière, un tel linceul l'aurait apparemment à tout jamais tenu dans l'oubli.

(35) E. DUPONT a toutefois signalé qu'on a trouvé à Bernissart une phalange unguéale indiquant un individu beaucoup plus petit (d'environ 2,25 m de haut).

(36) Voir p. 155, n° 12.

(37) Voir p. 156, n° 20.

V.

L'EXTINCTION DES DINOSAURIENS ET LES PROBLEMES DE L'EVOLUTION BIOLOGIQUE

Pour enviable que soit la place occupée dans les activités intellectuelles de l'Humanité actuelle par les spéculations sur les faits du passé, il reste que pour beaucoup encore de nos contemporains, la connaissance en cette matière se borne à un ensemble confus de notions plus ou moins bien assimilées. En fait, bien peu réalisent l'immensité des temps qui ont précédé l'apparition de l'Homme sur le globe en ne confondant pas le tout dans une même « période préhistorique » où le Mammouth tient compagnie au Diplodocus.

LES IGUANODONS ET L'EVOLUTION DES VERTEBRES.

Bien plus longue que ne le fut la période allant du début du Quaternaire à nos jours, l'époque des Iguanodons de Bernissart, le Wealdien, ne représente encore elle-même qu'un épisode relativement court dans la longue suite des temps géologiques. Mieux encore que l'échelle stratigraphique sommaire donnée plus haut (1), la représentation sous forme de spirale de cette succession chronologique permettra d'en juger parce qu'elle donne à la vue synoptique de ces temps un aspect que l'on pourrait qualifier de « stéréochronique » (fig. 44) : outre l'avantage qu'elle procure de nécessiter moins de place que toute autre, une telle représentation est plus expressive, car elle suggère immédiatement et de la façon la plus frappante le départ d'une sorte de néant (en réalité, sans doute, de virus et, en remontant plus loin dans le temps, de l'inorganique) et la progressivité du peuplement de la biosphère.

Malgré le million de siècles ou plus qui nous en sépare, cette époque de Bernissart est loin de représenter les débuts de la Vie sur notre planète, puisqu'on sait aujourd'hui qu'ils datent d'il y a environ trois milliards d'années.

(1) Voir p. 24

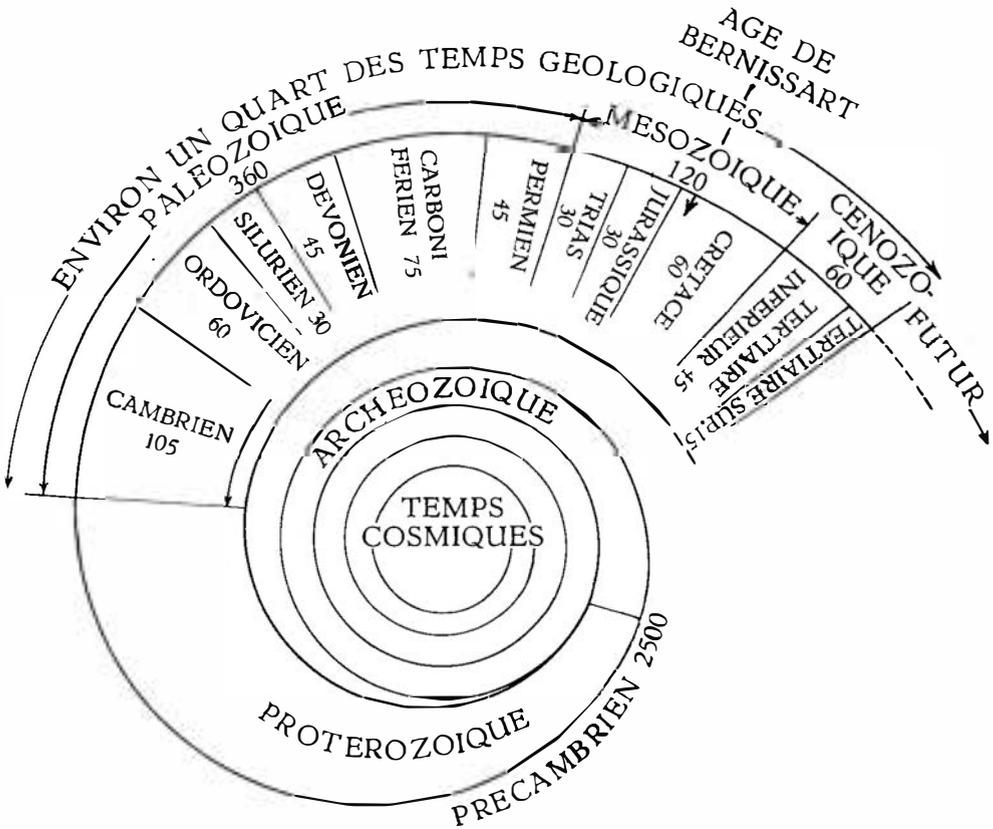


Fig. 44. — Schéma des temps géologiques (inspiré de L. B. KELLUM, 1947).
Les nombres indiquent les durées en millions d'années.

Ainsi, le Wealdien se trouve être relativement récent et sa faune déjà assez évoluée. Bien que précédés par des invertébrés, les Poissons avaient déjà derrière eux une histoire riche en modifications structurales et autres. Il en était de même pour d'autres vertébrés inférieurs. Seuls, les Vertébrés supérieurs avaient encore à accomplir une grande partie de leur évolution. En bref, on peut dire que le gros de l'évolution s'était déjà effectué et que, de longue date déjà, l'élaboration des grands types de Vertébrés était un fait accompli.

À voir les choses de plus près, bien des traits distinguent cependant les faunes du début du Crétacé de celles que nous montre la Nature actuelle. Et ce n'est pas seulement au nombre et à l'exceptionnelle conservation des fossiles, non plus qu'au simple caractère spectaculaire du groupe des Iguanodons que la découverte de Bernissart doit son intérêt, elle le doit aussi au fait qu'il s'agit, en ce qui concerne ceux-ci, de formes éteintes dont aucun reptile

actuel ne peut être rapproché, ce qui achève de faire de cette découverte une remarquable évocation du passé.

Alors que les Poissons ont continué à évoluer — certains d'entre eux du moins, car d'autres, tels les « Ganoïdes », ont au contraire disparu ou presque —, tandis que les Chéloniens et les Crocodiliens, bien qu'amoindris et représentés par de nouveaux genres, continuent de figurer dans les faunes actuelles, les Iguanodons, eux, sont complètement éteints sans avoir laissé de descendance. On peut d'ailleurs en dire autant de tous les « Dinosauriens ». Et ils partagèrent aussi ce sort avec les Reptiles volants — les Ptérosauriens — qui ont vu leur rôle terminé avec le développement pris par la classe des Oiseaux. Car aucun reste de reptile de ces groupes n'a jamais été rencontré ni dans le Tertiaire, ni dans le Quaternaire, et il faut ranger dans le domaine de la fantaisie les histoires de brontosaures rencontrés vivants au cœur de l'Afrique, comme aussi celles qui se rapportent à la prétendue survivance de certains grands reptiles marins du Secondaire, encore que, le domaine marin étant beaucoup plus vaste que le domaine continental, il convient d'être plus réservé en ce qui concerne les formes qui le peuplent (2).

EXTINCTION DES DINOSAURIENS. SES CAUSES PROBABLES.

Comme beaucoup de dinosauriens (fig. 45), les Iguanodons ont eu une grande aire de répartition géographique (fig. 46) (3). Sans doute le doivent-ils aux grandes migrations terrestres rendues possibles par les importantes émer-sions de la première partie du Crétacé. Ce qui n'a pas empêché tous ces reptiles de disparaître à la fin de celui-ci, après un long règne, il est vrai (4).

La recherche des causes de cette disparition des Dinosauriens avait déjà été abordée peu de temps après leur découverte et nous aurons l'occasion d'en dire quelques mots. Auparavant, voyons quelles sont les idées avancées jus-qu'ici quant au problème plus général de l'extinction des groupes zoologiques.

Plusieurs biologistes ont entrepris de résoudre ce problème et, s'il n'est pas encore possible d'en dégager de façon absolue les causes déterminantes, de nombreuses idées, parfois judicieuses, ont été soumises au feu de la critique. Celles d'entre elles qui ont été retenues comme vraisemblables peuvent en effet être regardées comme ayant joué un rôle, tout au moins dans certains cas et, sans doute, en combinaisons diverses selon les formes auxquelles elles

(2) La découverte des Cœlacanthes (*Latimeria*) est un exemple des surprises que peut nous réserver, sous ce rapport, l'exploration de la mer.

(3) Mais surtout en Europe occidentale. En Belgique, le genre *Craspedodon* représente encore les Iguanodontidés au Crétacé supérieur (voir p. 43 et pl. XIV, fig. 5).

LULL (1910) croyait à l'origine nord-américaine des Orthopodes et à leur passage en Europe par le Continent nord-atlantique.

(4) Le règne des Dinosauriens a été d'une durée approximative de cent quarante millions d'années. Apparus au Dogger (milieu du Jurassique) les Iguanodontidés ont, pour leur part, vécu un peu plus de la moitié de ce laps de temps.

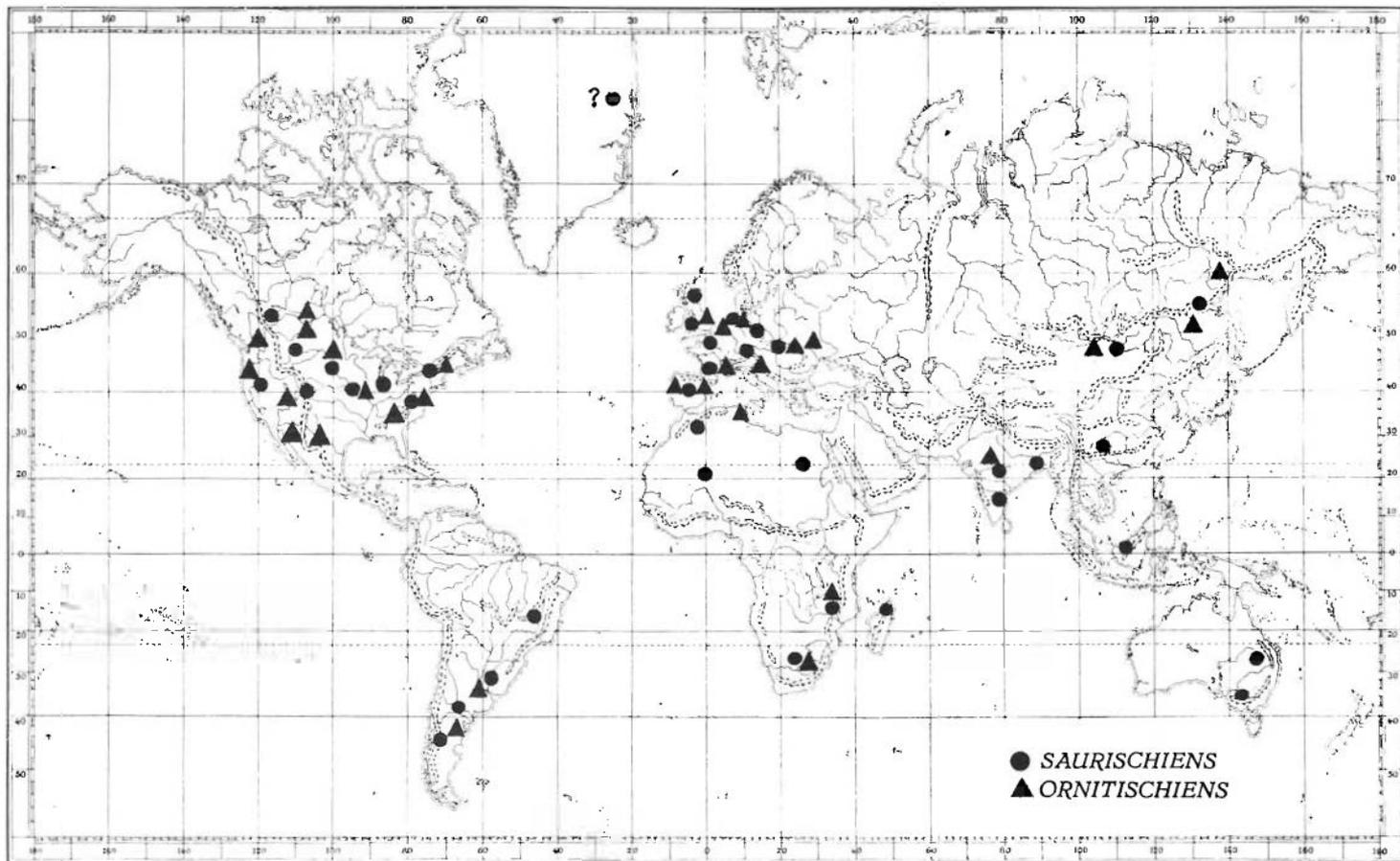


Fig. 45. — Carte de la répartition géographique des Dinosauriens.

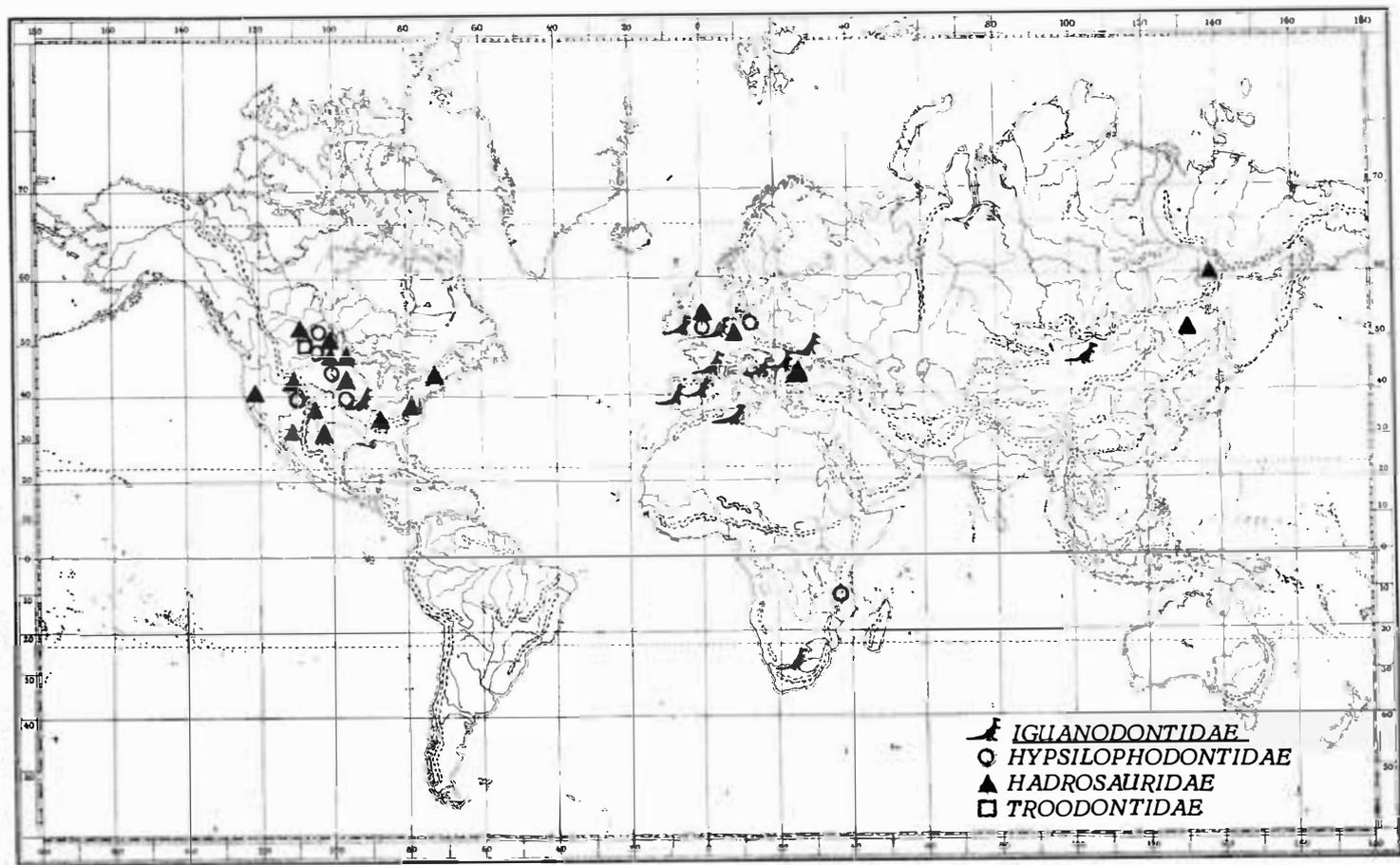


Fig. 46. — Carte de la répartition géographique des Dinosauriens ornithopodes d'après les connaissances paléontologiques actuelles.

se sont trouvées appliquées et les circonstances dans lesquelles leur action devait s'effectuer.

Ces causes, il n'est en tout cas plus question de les rechercher dans la théorie, depuis longtemps reconnue totalement erronée, des « cataclysmes » (G. CUVIER). Si, d'autre part, les disparitions récentes sont en grande partie imputables à l'action destructrice de l'Homme, qui, à l'encontre de toute logique, agit en ennemi des équilibres biologiques et voue à l'extinction de nombreuses formes animales et végétales, cette action n'explique évidemment que les extinctions du Quaternaire, toute l'histoire de l'Humanité s'inscrivant dans cette période.

D'autres explications sont, elles, parfaitement compatibles avec les données actuellement bien établies en ce qui concerne les grandes modifications de la biosphère, bien que l'importance de leur rôle soit souvent elle-même discutable et que les arguments avancés pour sa défense aient été, en fait, pour la plupart battus en brèche.

Les causes envisagées jusqu'ici sont de deux ordres : les unes ayant été recherchées dans des influences internes, les autres dans une série de facteurs externes. Les unes et les autres ont fait l'objet, récemment, d'un brillant exposé suivi de discussion, au cours d'un colloque (5). Elles ne peuvent être que brièvement résumées ici.

La sénescence (hypothèse due à HYATT, COPE, *et al.*), une sorte de vieillissement, inévitable et fatal, des espèces, comme il en est pour les individus, a été supposée, mais rien jusqu'ici n'est venu étayer cette idée. Comme on l'a d'ailleurs très bien fait remarquer, l'existence des formes panchroniques semble exclure le caractère inéluctable de l'extinction.

Des modifications du métabolisme (LARGER, JOLEAUD) ont été soupçonnées, elles, d'avoir produit un développement excessif des individus, et, par voie de conséquence, des dysharmonies fonctionnelles.

Si cela peut, à la rigueur, se concevoir en ce qui concerne certaines formes affectées de gigantisme, il n'explique en rien le cas des autres. Les Sélaciens, qui sont parmi les poissons les plus anciens, n'ont pas disparu et beaucoup de genres archaïques subsistent de nos jours. Certes, on peut suivre, dans certaines séries phylétiques, un accroissement de la taille, mais si certaines ont effectivement disparu, il n'en subsiste pas moins des formes plus petites très voisines, alors même que tout le groupe s'est vu handicapé, depuis le début du Tertiaire, par l'importance prise par les Téléostéens. Si le plus grand des requins, *Carcharodon megalodon*, du Néogène, a disparu (6), il subsiste des carcharodons de moindre taille et bien d'autres lamnides. L'explication ne vaut, semble-t-il, que pour des cas d'espèces.

(5) ARAMBOURG, C. *et al.*, 1950.

(6) Dans le cas de *Carcharodon megalodon*, l'idée d'extinction par suite du gigantisme peut toutefois s'admettre car, en raison du polyphylétisme évident des « Carcharodon », il y a aujourd'hui de fortes raisons de croire qu'il a été le dernier représentant d'une lignée de lamnides aujourd'hui éteinte.

Dans la dysharmonie également, mais plus spécialement relative au cerveau, toutes proportions gardées très petit chez les « Dinosauriens » et tout particulièrement chez les Stégosaures (7), on a cru voir un facteur d'extinction en considérant les formes affectées d'un tel handicap comme ayant été vouées à la disparition par inadaptabilité. Mais c'est là encore un cas particulier qui ne saurait être regardé comme pouvant être généralisé. Pour les Iguanodons, nous verrons toutefois que c'est une des explications qui a retenu l'attention de L. DOLLO.

Comme autre cause d'origine interne, on a songé à une diminution possible de la fécondité par réduction de la sécrétion hormonale (BEURLEN). Encore faudrait-il expliquer cette réduction elle-même. Il est vrai que des carences alimentaires ont été soupçonnées d'avoir engendré de tels phénomènes physiologiques (cf. C. ARAMBOURG), ce qui, en soi, n'a rien d'in vraisemblable.

Dans le même ordre d'idées, une explication qui ne manque pas non plus d'originalité, ni de pertinence, est celle de PRENANT qui suggère que l'accroissement de taille a pu avoir pour effet direct un prolongement des processus de reproduction, avec, pour conséquence secondaire, une diminution de la variabilité et, du même coup, du pouvoir d'adaptation aux modifications du milieu. Cette hypothèse, certes séduisante, présuppose, pour être applicable à l'ensemble du règne animal, un accroissement progressif de taille dans toutes les lignées. C'est du moins, encore une fois, une explication à retenir pour l'examen du cas des Iguanodons.

Les causes externes auxquelles il a, d'autre part, été fait appel pour expliquer l'extinction sont : la concurrence vitale, à laquelle il faut, sans aucun doute, reconnaître une part importante, sinon prépondérante, dans son déterminisme, car il est évident que celle-ci a pu avoir pour effet de réduire les chances d'expansion d'espèces défavorisées et même de concourir à leur perte; les changements de climat (COLBERT), qui ont certainement dû jouer un rôle et nous allons y revenir spécialement au sujet des Dinosauriens; la coexistence de formes analogues dans un même biotope, ce qui se ramène à la question de concurrence vitale; enfin les épidémies (QUENSTEDT et NEUMAYER).

En ce qui regarde maintenant le cas particulier des Dinosauriens et, plus spécialement, celui des Iguanodons, diverses hypothèses ont été avancées dont certaines se ramènent, en fait, à des idées d'application plus générale considérées ci-dessus.

Pour L. DOLLO, les causes de la disparition des Iguanodons devaient être l'exiguïté de leur cerveau et la limitation de leur possibilité d'évoluer : « Comment, maintenant, écrivait DOLLO, ce géant si bien armé a-t-il disparu ? Bien des causes ont pu concourir à son extinction. Parmi elles, signalons l'exiguïté de son cerveau, dont nous pouvons nous faire une idée par le moule intérieur de la cavité crânienne, et nous savons (O. C. MARSCH, *Dinocerata*,

(7) Voir p. 56 et fig. 29 (p. 88).

» Washington, 1886) que les animaux à petit cerveau, donc stupides, sont
 » éliminés, de préférence, à chaque époque géologique. N'oublions pas, non
 » plus, qu'il y a une limite, pour tous les êtres, à la faculté d'évoluer (L. DOLLO,
 » Bull. Soc. Belge de Géologie, 1893) et que l'Iguanodon avait déjà subi
 » bien des transformations » (8).

A propos de l'exiguïté du cerveau, on pourrait opposer ainsi le cas des Dinosauriens à celui des Hominiens (le « phénomène humain » de TEILHARD DE CHARDIN) et, peut-être, parler d'un « phénomène dinosaurien ».

Les causes invoquées plus récemment (voir surtout J. PIVETEAU, 1951, pp. 89-92) se laissent ranger en deux catégories : 1° des causes géographiques (l'extinction, sans qu'il soit possible d'en expliquer le processus, semble liée à la disjonction géographique); 2° des causes biologiques diverses, dont nous allons brièvement examiner le principe et esquisser la critique.

Ainsi que nous l'avons vu plus haut, l'influence de la concurrence vitale, hypothèse d'inspiration darwinienne s'il en fût, a sans aucun doute été pour quelque chose dans l'extinction. Si l'on a pu, avec quelque raison, nier la valeur de la sélection naturelle en tant que facteur prépondérant de l'évolution, et cela en raison de son effet seulement négatif et par conséquent non générateur de progrès, il reste que la concurrence a dû jouer dans le sens d'une limitation du nombre des individus des formes les moins bien adaptées et, parfois, de leur disparition de la scène de la vie, favorisant ainsi directement l'essor d'autres formes.

La destruction des œufs des Dinosauriens par les petits Mammifères a été écartée par BOULE et PIVETEAU comme cause possible de destruction progressive de ces reptiles, ces auteurs soulignant que les Mammifères existaient déjà depuis longtemps, ce qui n'avait pas empêché les Dinosauriens de subsister. On pourrait toutefois rétorquer que les Mammifères ont beaucoup évolué entre-temps et sont devenus plus nombreux; que, d'autre part, leurs mœurs ont pu varier avec l'apparition de nouvelles adaptations nutritives comme il en est apparu dans bien des groupes au cours de leur évolution. Il n'est pas interdit d'ailleurs de penser à d'autres prédateurs (les Ptérosauriens, ou les premiers Oiseaux, etc.), ou encore à un parasitisme s'attaquant plus spécialement aux embryons.

Les modifications du climat, dont nous avons vu qu'elles ont été envisagées dans la recherche des causes de l'extinction en général, ont-elles pu entrer en ligne de compte dans le cas des Dinosauriens ? On n'a pas manqué de faire remarquer que la disparition de ces reptiles coïncida avec de grands changements climatiques et l'apparition du cycle saisonnier, et que ces phénomènes ont dû être favorables aux Mammifères, défavorables aux Reptiles. Ceux-ci étant à sang froid et, comme tels, ne pouvant vivre avec tous leurs moyens que dans un climat chaud (COLBERT), n'auraient pu s'accommoder du nouvel état de choses, tandis que les Mammifères, physiologiquement mieux armés.

(8) Limitation du potentiel évolutif.

auraient pu en profiter pour prendre leur essor. Mais pourquoi auraient-ils disparu en même temps de régions du globe qui ont conservé un climat chaud durant tout le Tertiaire et le Quaternaire, comme l'Amérique du Sud, et où, en fait, beaucoup d'autres reptiles se sont maintenus ? En Afrique, par exemple, le climat n'a pas changé de façon sensible et il ne semble pas y avoir eu de discontinuité de ces conditions entre le Secondaire et le Tertiaire (9). Cette intervention du facteur climatologique ne doit probablement être retenue que comme cause de réduction de la répartition géographique des Dinosauriens et notamment de leur disparition de la région de Bernissart où ils n'auraient certainement pu subsister même si les transgressions marines et autres faits n'étaient venus, au cours même du Crétacé, y changer radicalement les conditions de vie. Mais une diminution de la zone d'habitabilité, au point de vue climatologique, peut déjà préparer le terrain à l'extinction. D'autre part, s'il a été fait appel au cas des autres reptiles, certains auteurs (DE LAPPARENT et LAVOCAT) croient à un rapprochement possible de leur comportement vis-à-vis d'une telle conjoncture avec leurs mœurs plus aquatiques (10). Il semble d'ailleurs qu'on puisse envisager la conservation de certaines formes reptiliennes comme réellement liée à des particularités de leurs adaptations et, notamment à la vie marine : l'adaptation parfaite des Crocodiliens à la vie aquatique secondaire; la protection remarquable de ceux-ci (ce qui est aussi le cas des Tortues) et, d'autre part, la possibilité pour d'autres (Lézards, Serpents) de se dissimuler dans des terriers. Le caractère mixte de certains groupes, les Crocodiliens et les Chéloniens, qui comportent des formes marines aussi bien que des formes continentales, aura aussi joué un rôle dans cette conservation.

On a songé aussi à des modifications du degré hygrométrique : l'assèchement des « swamps », habitat de prédilection des Dinosauriens en général (et nous avons vu que ce dut être occasionnellement le cas à Bernissart) aurait joué en cette matière un rôle déterminant, soit directement, au point de vue de la « pseudohoméothermie » à laquelle il a été fait allusion plus haut, soit indirectement, par l'incidence que l'événement a pu avoir sur la végétation. Si l'hypothèse de l'assèchement comme cause de la mort des Iguanodons à Bernissart, vue au chapitre précédent, se vérifiait, elle pourrait même nous montrer un exemple des situations désastreuses dans lesquelles de tels animaux ont pu se trouver de par le monde à la suite d'une généralisation du phénomène et de son incidence sur les adaptations de plus en plus grandes au milieu aquatique prises, entre-temps, par certains dinosauriens. Dans cette hypothèse, toutefois, il devient évidemment impossible d'attribuer l'exception que constituent les Crocodiliens et autres reptiles à leurs mœurs plus aquatiques.

(9) Les faunes paléichthyologiques du Bas-Congo, aussi bien que celles d'Afrique du Nord, montrent de façon évidente une telle continuité. Il est vrai qu'il s'agit là d'indications sur le climat marin, qui peut avoir bénéficié de l'effet de courants chauds.

(10) En ce qui concerne les Dinosauriens, on n'en connaît aucun qui ait été strictement aquatique. La vie aquatique des Reptiles est d'ailleurs toujours relative.

D'autre part, cela n'expliquerait pas la disparition de dinosauriens tels que les Cératopsides, qui devaient être terrestres.

A retenir, aussi, la remarque faite par DE LAPPARENT et LAVOCAT que les Dinosauriens, trop spécialisés, devaient avoir épuisé ou presque leurs possibilités de variation, de sorte que la relève, par des formes semblables susceptibles d'avoir des adaptations adéquates aux nouvelles conditions, n'aurait même pu se réaliser.

L'épuisement des possibilités de variation serait notamment dû, s'il faut en croire PRENANT, à l'allongement des processus de reproduction, conséquence lui-même de l'accroissement de la taille (voir p. 133).

D'autre part, nous savons déjà que ce dernier aurait une part de responsabilité dans les faits envisagés ici. L'incidence du gigantisme sur le comportement et ses conséquences d'ordre structural, les dysharmonies, ont déjà été considérées dans le cadre plus général du déterminisme des extinctions.

En gros, on peut observer que les Dinosauriens ont effectivement augmenté de taille dans chacun des phylums, obéissant en cela à la loi d'accroissement dans les rameaux phylétiques (loi de COPE). Dans chacun de ces rameaux, cet accroissement donne même l'impression d'être « orthogénétique », tout comme l'est souvent, dans l'évolution d'un genre, le développement ou la transformation de tel ou tel organe (11). Or, comme on le sait, l'accroissement de volume total est nécessairement limité en raison du fait que le poids augmente alors selon le cube, tandis que la résistance des membres à la pression exercée sur eux par ce poids ne croît que selon le carré (12). L'harmonie qui, en l'occurrence, apparaît comme condition *sine qua non* de la possibilité pour les individus de subsister — car il faut pouvoir se déplacer — est, faut-il le dire, chose essentielle dans le devenir de la lignée (13).

Voilà qui paraît indiscutable si l'on ne considère que le caractère limité de l'accroissement de taille. Mais, de là à dire que ce phénomène ait pu entraîner la disparition complète de groupes par ailleurs aussi importants, aussi répandus et pourvus d'aussi remarquables caractères adaptatifs que le sont les Dinosauriens, il y a de la marge. L'hypothèse ne pourrait être reconnue comme suffisante, et encore d'une façon toute relative, que dans la mesure où on pourrait admettre que, dans la lutte entre carnivores et herbivores, ces derniers, ne pouvant plus augmenter de taille pour se rendre invulnérables, ont perdu la partie et entraîné par leur disparition, celle de leurs prédateurs qui en étaient essentiellement tributaires.

(11) Cet accroissement serait d'ailleurs une conséquence d'un développement progressif de la glande hypophysaire.

(12) Chez certains Dinosauriens, il y a toutefois un allègement du crâne par formation de cavités. Il y a, de même, parfois allègement des vertèbres. Ces allègements devaient aider à la station bipède, mais ils existent aussi chez des formes quadrupèdes.

(13) A moins d'emploi de matériaux plus résistants que les constituants du squelette des Vertébrés terrestres, on pourrait s'attendre à ce que des êtres vivant sur de grandes planètes (Jupiter, par exemple) seraient encore plus limités dans leur accroissement et inversement pour des planètes plus petites que la Terre (Mars, par exemple), la limite assignée par la pesanteur devant évidemment varier avec elle.

Un autre inconvénient de l'accroissement de taille est aussi à considérer : celui des besoins alimentaires ayant pu entraîner, à des périodes défavorables à la végétation (on peut de nouveau songer à l'assèchement!), des disettes et, par voie de conséquence, des hécatombes (14), sans compter la réduction possible de la fécondité envisagée plus haut.

Comme on le voit, les tentatives pour expliquer l'extinction de groupes zoologiques tels que ceux de « Dinosauriens » n'ont pas fait défaut. Il apparaît clairement que certaines des causes invoquées ne peuvent être raisonnablement écartées, ayant dû jouer, au moins dans certains cas, un rôle en tant que causes concurrentes, sinon comme causes déterminantes au premier chef.

A ces explications, on pourrait d'ailleurs en ajouter d'autres et, par exemple, se demander si le développement de formes parasitaires, soit des Dinosauriens eux-mêmes, soit de leurs œufs, n'a pas été aussi pour quelque chose dans la réduction du nombre des individus, pour ouvrir ainsi la voie à l'extinction. Ou bien, s'il n'y a pas eu progressivement adaptation défensive de la flore par l'apparition d'une prépondérance de végétaux vénéneux, ou vivant en symbiose avec des espèces vénéneuses (des épiphytes par exemple) et cela, à la faveur même de la destruction par les Dinosauriens herbivores eux-mêmes, des essences non protégées de la sorte.

Quoi qu'il en soit, dans la plupart des cas, sinon tous, c'est, selon toute vraisemblance, à un concours de facteurs et de circonstances qu'il faut imputer les grandes modifications des faunes au cours des temps et notamment l'extinction des Dinosauriens qui n'en est qu'un aspect particulier. Mis à part ceux d'origine interne qui auraient, selon ARAMBOURG, préparé en quelque sorte l'extinction, tous les facteurs entrés en jeu s'inscrivent dans la notion de « lutte pour la vie » entendue au sens le plus large.

C'est donc aussi, et même surtout, affaire d'adaptation, en sorte que, pour bien fixer les idées sur la somme des facteurs en jeu, il convient de souligner la complexité des adaptations et de leurs coordinations, autant que celle des vicissitudes qui ont marqué l'existence de ces êtres et, pour certaines, déterminé leur déclin et leur extinction.

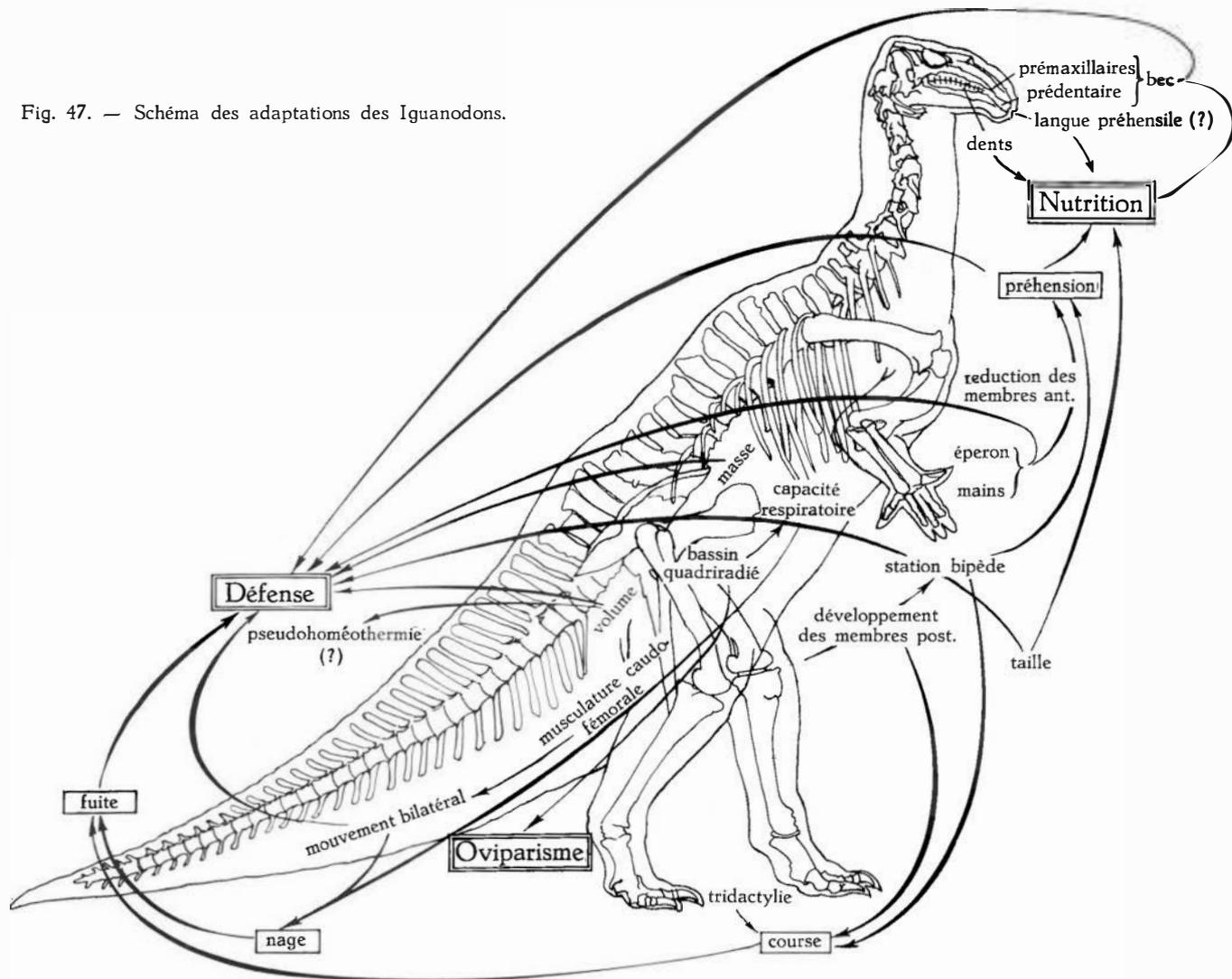
L'exemple est tout indiqué : il s'agira des Iguanodons.

LES IGUANODONS ET L'ADAPTATION.

Nous avons eu l'occasion, à diverses reprises, de souligner l'un ou l'autre des caractères morphologiques des Iguanodons et de rappeler leurs utilités respectives. La figure 47 permettra un coup d'œil d'ensemble de ces adaptations, dont les unes peuvent être regardées comme quasi certaines, tandis

(14) On sait que cet accroissement conduit à un point critique à cet égard. On sait aussi que deux « hiérarchies » commandent le comportement des organismes dans la lutte pour la vie : celle de la nutrition (SHMALGAUSEN) et celle de la reproduction (STEBLIN).

Fig. 47. — Schéma des adaptations des Iguanodons.



que d'autres restent hypothétiques, bien qu'elles soient le plus souvent déduites de la comparaison avec des faits de la Nature actuelle.

On constatera que certains caractères peuvent concourir à une même fonction, mais aussi que d'autres remplissent, au contraire, plusieurs rôles. A la nutrition, fonction de premier ordre, et qui, dans le cas des Iguanodons, devait être à base de végétation arbustive et arborescente, concourent directement les caractères spéciaux de la dentition et, indirectement, le développement de la queue puisqu'elle assure l'équilibre dans la station bipède, facilitant ainsi ce mode de nutrition.

Non moins remarquable que l'exemple qui vient d'être envisagé, celui de la défense nous montre la complexité des coordinations. On peut voir ainsi à quel point les fonctions sont interdépendantes, avec des adaptations en chaîne se conditionnant les unes les autres, et comment elles se combinent.

Les Hadrosauridés, ornithopodes plus récents puisqu'ils vécurent au Crétacé supérieur, présentèrent des adaptations plus spéciales à la vie aquatique : extrémités de membres palmées; « bec de canard » formé par les prémaxillaires et le prédentaire, qui devait être pourvu d'un revêtement corné, et servait sans doute à la préhension de plantes aquatiques; narines s'ouvrant souvent à la partie supérieure de la tête.

Non seulement, les Iguanodons n'offrent rien de pareil, mais ils sont également dépourvus d'un caractère qui se voit chez les Hadrosauridés et qui semble bien leur avoir servi dans la plongée : la protubérance du dessus de la tête ayant pu servir de réservoir d'air. A quoi il faut sans doute ajouter, comme ayant une signification éthologique analogue, la présence chez les mêmes d'une sclérotique ossifiée et l'important développement de l'apophyse prépubienne (« prépubis ») assurant la fixation d'une puissante musculature abdominale (voir p. 68).

A côté des caractères adaptatifs pris isolément et dont les degrés respectifs d'importance varient en raison d'une hiérarchie des fonctions, et, d'autre part, des corrélations qui les lient de façon plus ou moins étroite, il y a la complexité aussi des épreuves auxquelles toutes ces adaptations peuvent se trouver soumises par suite de la diversité et du caractère changeant des conditions du milieu.

Nous avons vu un certain nombre de ces contingences possibles. De l'ensemble se dégage une notion de relativité de l'adaptation et, comme corollaire, celle d'une relativité de l'efficience de la sélection naturelle.

A lui seul déjà, un caractère adaptatif de premier ordre et assurant un avantage réel face à cette sélection, pourra se trouver, du fait de la variabilité des conditions, réduit à un caractère inutile. C'est ainsi que certains caractères défensifs ont pu paraître à d'aucuns inutiles, de façon absolue, et de nature à permettre une mise en doute de la réalité même d'une efficience de la sélection naturelle en tant que facteur d'évolution. C'est apparemment le cas pour les épines des Acacias des régions sahariennes. Ces plantes xérophiles, sans doute vestiges de la flore pléistocène bien plus abondante et plus diverse que la flore actuelle de ces régions, ont conservé l'avantage d'une

adaptation défensive et sont restées relativement protégées jusqu'au jour (à l'époque romaine) où l'Homme y introduisit le Dromadaire, lequel est capable de s'en nourrir en dépit de cette protection. Ce qui fait que, s'il est exact de dire qu'une telle constitution n'est pas suffisante pour assurer *en toutes circonstances et d'une manière non limitative* la protection de la plante (ni, par conséquent, celle de toute l'espèce) contre les prédateurs, il est cependant exagéré d'en faire état pour affirmer, de façon trop absolue, l'inutilité de cette protection (15). Car il y a eu un fait nouveau qui ne devait pas nécessairement se produire et il reste parfaitement vrai que, sans ce fait affectant son écologie, l'espèce était parfaitement protégée. Autrement dit : suffisamment adaptée à son biotope et effectivement défendue dans le cadre normal de son écologie, l'espèce a cessé de l'être du fait d'une introduction, artificielle dans l'exemple choisi, mais qui aurait pu aussi bien être naturelle et a certainement dû souvent se produire au cours des longues périodes géologiques.

On ne peut nier aussi facilement l'utilité de tels moyens défensifs sous prétexte que l'on en voit aujourd'hui l'efficacité réduite ou annihilée, et c'est considérer d'une façon trop statique les relations des caractères dits d'adaptation avec le milieu.

Et puis, le caractère en question est resté relativement utile aux acacias, puisque la protection vaut encore contre bien d'autres prédateurs.

Rien que dans le cadre de l'adaptation défensive, on pourrait multiplier les exemples de telles interprétations erronées. Il s'en trouverait de même en ce qui regarde les autres caractères adaptatifs et ce principe de relativité peut se généraliser : si des modifications de leur écologie ou seulement de leur biotope (16), ou encore leur propre déplacement ont pu favoriser l'essor de formes jusque là seulement préadaptées, ces avatars ont pu être nuisibles ou même fatals à d'autres qui, au contraire, ont perdu, du fait de ceux-ci, l'utilisation de leurs avantages et cela, surtout, si elles avaient, en outre, épuisé leurs potentialités évolutives. En sorte que, à l'inverse de la *préadaptation* — notion développée par CUENOT —, on peut parler d'une *post-adaptation* ou, mieux, d'une *inadaptation secondaire*. En raison de la complexité même de l'arsenal adaptatif d'une forme donnée, ou bien du degré essentiellement variable des facteurs externes en jeu, ou encore des deux, la modification de l'adaptation d'ensemble de cette forme pourra n'être que partielle (sous-adaptation secondaire) et, par le fait même, éventuellement non fatale à celle-ci. Il en sera tout autrement si, par un concours de circonstances malencon-

(15) C'est cependant un des exemples auxquels CUENOT (« L'Adaptation, p. 334) fait appel pour mettre en vedette la vanité des moyens de protection. Il est vrai que, plus loin (*loc. cit.*, p. 336), il dit lui-même, à propos de la tendance qui se fait jour, à nier toute signification aux moyens dits de défense, que la « vérité est entre les deux manières de voir ». Mais, si l'on connaissait mieux ce qui s'est passé au cours de l'histoire des espèces, bien des exemples viendraient renforcer la thèse des défenseurs de la valeur effective des moyens en question au lieu de la combattre.

(16) Isolements par formation de barrières ou, au contraire, ouvertures de passages à des formes concurrentes ou prédatrices.

treuses, cette adaptation se trouve mise complètement en défaut (inadaptation secondaire à proprement parler).

Les cas de formes survivantes privées d'un caractère existant chez d'autres ont pu faire croire à son inutilité, mais, si elles n'ont pas disparu, c'est parce que, localement, elles ont pu n'être pas en compétition, surtout s'il y avait des avantages compensateurs. Rien ne permet d'ailleurs de dire, pour certaines, comme les Sélaciens, qu'elles ne sont pas en voie de disparaître.

Dire que cette relativité de l'adaptation aurait échappé à tous les biologistes serait inexact (17), mais elle a généralement servi, avec l'imperfection de l'adaptation qui n'en est qu'un aspect, à combattre l'idée même d'adaptation et, à travers elle, l'efficience de la sélection naturelle. A cette optique faussée s'oppose celle qui tient compte précisément de cette relativité pour expliquer le semblant d'exception, la relativité de l'adaptation et, par conséquent, de la sélection naturelle n'étant nullement équivalente de leur inexistence.

En revanche, il faut bien reconnaître que certains faits soulignés par d'autres, et que CUENOT a si bien exposés dans une synthèse sur l'Adaptation (CUENOT, 1950), n'ont pas été sans embarrasser les esprits les plus « mécanistes », non plus que les simples tenants du néo-darwinisme mutationniste et, si ces faits ne peuvent pour autant être prétexte à nier le rôle de la sélection dans l'ensemble des cas, ils ont pu mettre en doute sa propre généralisation, laissant ainsi la voie ouverte à d'autres hypothèses, en particulier celle qui consiste à ne pas voir dans la sélection naturelle l'unique facteur d'évolution à intervenir *post-mutationem*. Telles sont les adaptations « insuffisantes », les hypertélies et les coaptations. Si notre propos est de considérer la valeur des adaptations dont sont dotés les Ornithopodes — adaptations qui sont, nous l'avons vu, non négligeables et qui leur ont tout de même permis d'exister longtemps (18) — et de les opposer à ce qui pourrait avoir été cause de leur extinction, on ne peut, sous peine de ne donner qu'une idée incomplète de la question, passer tout à fait sous silence ces objections.

Pour ce qui est des mutations insuffisantes, elles peuvent avoir été entraînées en quelque sorte par des caractères favorables préexistants. Une orthosélection a pu créer les conditions à l'association de tels avantages, par élimination progressive, dans une lignée, des gènes défavorables à une association harmonieuse des caractères héréditaires. D'autre part, les mutations ont probablement été parfois de beaucoup plus grande amplitude que celles que révèle l'étude du comportement de populations actuelles. Il est bien vrai que l'on connaît des séries évolutives continues, mais, en ce qui concerne la dentition des Sélaciens étudiés sur de grandes séries et dans l'ensemble des niveaux et

(17) CUENOT lui-même l'a implicitement exprimée en parlant du caractère précaire d'un état adaptif. SIMPSON, de son côté, écrit ceci (L'Evolution..., p. 133) : « Dans d'autres cas aussi le changement inadaptif d'un caractère donné peut être simplement le résultat secondaire d'une tendance qui est en réalité adaptive ».

(18) En tout, les Dinosauriens ont existé durant environ 140 millions d'années. Les Ornithopodes ont vécu durant la seconde moitié de cette longue période.

faciès de chaque assise, il semble bien qu'il n'y ait eu, au contraire, que des modifications assez marquées pour donner des formes très distinctes (sauf variations mineures, en sens divers, et accroissement de taille qu'il faut d'ailleurs peut-être attribuer, dans ce cas, à une augmentation de la longévité).

Dans le même ordre d'idées, mais à l'opposé en quelque sorte de l'insuffisance de développement d'un caractère, il y a les hypertélies. Comme on le sait, ce sont des cas de développement exagéré de certains caractères morphologiques dépassant ainsi, apparemment du moins, les limites de l'utile.

Les Iguanodons ne nous paraissent pas en présenter et, d'ailleurs, dans l'ensemble des Dinosauriens, il ne semble pas en exister à proprement parler, sauf, peut-être, l'armure des Cératopsidés. Mais dans d'autres groupes, certaines formes actuelles (on a souvent cité les Lucanes), ou récemment disparues (*Megaceros*, ou grand Cerf d'Irlande), nous en fournissent des exemples d'eux-mêmes bien connus.

Cette inutilité des caractères incriminés n'est pas bien certaine, tout au moins dans certains cas de caractères généralement regardés comme défensifs : on peut y voir en effet une utilité non plus tant comme arme, mais comme moyen d'intimidation à rapprocher des attitudes menaçantes que prennent certains animaux (les Mantres religieuses, notamment) en présence d'un ennemi (19). Sans doute constituent-ils aussi, parfois, un obstacle à la préhension par les prédateurs (un serpent qui peut engloutir une antilope aurait eu bien du mal à en faire autant d'un mégacéros !) Mais c'est à d'autres raisons que SIMPSON fait appel dans sa défense de l'utilité — antérieure à des modifications de biocoenose — des grandes canines des Smilodons, lorsqu'il écrit (à propos des bois de cerfs) : « Si les bois ont été un facteur d'extinction, » ce fut très vraisemblablement parce que, comme cela arriva en fin de compte » avec les canines des Machairodontinés, les changements de conditions de milieu les ont rendus inadaptifs après qu'ils eurent atteint leur taille » maximum ».

La question des hypertélies se trouverait ainsi liée aussi, dans certains cas tout au moins, à la relativité de l'adaptation, celle-ci pouvant alors expliquer celle-là. Peut-être est-il donc superflu de chercher à expliquer ces caractères de façon favorable à la thèse de la sélection naturelle en supposant, comme on l'a fait, une corrélation génétique de ces hypertélies avec le développement d'autres caractères.

Nous avons vu la complexité que peut prendre l'ensemble de l'adaptation rien que dans une espèce. On objectera, sans doute, que cette complexité rend d'autant plus difficile la compréhension de son comportement face à la sélection naturelle. L'implication de certaines fonctions par d'autres crée en somme une situation, à ce point de vue, qui n'est pas sans rappeler les coaptations (20)

(19) Les armes nucléaires sont de plus en plus appelées, semble-t-il, à jouer ce rôle dans l'humanité actuelle (l'hyperthélie de l'armement !)

(20) Il s'agit de caractères morphologiques se complétant et dont les fonctions se conditionnent mutuellement, par exemple : « le bouton-pression » des élytres de coléoptères.

dont on sait combien elles ont donné lieu à controverse (21); comme celles-ci, les corrélations de caractères adaptatifs laissent une impression de finalisme. Mais, d'abord, l'analogie n'est pas absolue, car ces caractères pris isolément ont le plus souvent une utilité propre. Par exemple : la respiration aérienne qu'ont dû avoir déjà les Crossoptérygiens rhipidistiens du Dévonien, ancêtres présumés des Tétrapodes, respiration aérienne qui paraît bien indiquée par leur étroite parenté avec les Dipneustes, pouvait évidemment leur être déjà utile pour une vie encore temporaire hors de l'eau (c'est d'ailleurs le cas des Dipneustes pendant leur vie latente en saison sèche). Bien que coordonnées entre elles, les adaptations des Iguanodons ont, de même, une utilité propre. Au contraire, dans les coaptations, il faut évidemment considérer une simultanéité nécessaire de l'apparition de caractères complémentaires dont la possession de l'un implique celle de l'autre, exactement comme dans le cas de segments d'un même appendice ou d'un même membre. Or, si la mise en doute de l'effet sélectif sur de tels caractères ne peut se fonder sur une négation de leur utilité — que personne ne songe d'ailleurs à nier —, en revanche elle a paru pouvoir trouver appui sur le fait qu'on imagine mal comment ces caractères, qui correspondent à des ébauches embryologiques distinctes, ont pu apparaître simultanément ou, dans le cas contraire, avoir individuellement apporté un avantage à la mutation qui en était dotée. Mais PRENANT (1950) croit à un « ...rôle partiel du moulage des organes » coaptés et d'un rôle bien plus important de la sélection dans le cas des » coaptations utiles, qui sont aussi les seules constantes ».

La multiplicité et la variabilité des conditions d'existence, la diversité des caractères apparemment faits pour y répondre, entraînant la précarité de l'adaptation, avec, comme corollaire, la relativité de l'effet de sélection, nous montrent combien est complexe le jeu des facteurs entrant en ligne de compte dans l'évolution, combien il est illusoire de vouloir tirer parti de l'un ou l'autre fait pris isolément pour en tirer des conclusions qu'on voudrait décisives pour ou contre l'importance du rôle qu'y a joué la sélection naturelle.

Certes, on est loin aujourd'hui des controverses, parfois passionnées, qui entourèrent la question de ce rôle. L'argument de son caractère négatif — il vaudrait mieux dire non-progressif — ne tient plus maintenant que l'on admet presque généralement, comme au moins hautement probable, l'explication de la spéciation par un mutationisme assorti d'orthosélection (22). Car celle-ci présuppose, il va sans dire, la reconnaissance d'une intervention réelle de la

(21) Voir notamment ce qu'en a dit L. CUENOT dans « l'Adaptation ».

(22) « Orthogénèses » résultant d'un parallélisme d'évolution dû à la fois à une communauté de patrimoine et à des possibilités analogues d'utilisation de caractères. La sélection ne peut dès lors agir que dans un même sens et, par conséquent, canaliser en quelque sorte l'évolution subséquente du groupe. L'orthosélection est ainsi une explication mécaniciste de ce comportement, mais il faut retenir cependant l'incertitude subsistant, pour certains biologistes, d'une possibilité d'explication de tous les cas par le seul effet de la sélection naturelle. D'où tendance, même s'ils font quelque crédit à celle-ci, à ne pas croire à son intervention exclusive, mais à un faisceau de facteurs (ortho-sélection accommodée d'un facteur interne, mais, qui, soit dit en passant, fait bien penser au vitalisme !).

sélection naturelle et, par conséquent du principe d'utilité. Elle rend compte, d'autre part, des phénomènes dits « orthogénétiques » que l'on ne peut décidément plus rejeter comme simples vues de l'esprit.

Il ne reste en tout cas rien des arguments avancés, soit dans l'esprit de nier tout sauf le hasard, comme le fit RABAUD (23), soit à peine plus raisonnablement, pour refuser dans certains cas, contre toute vraisemblance, de reconnaître l'utilité même de tel ou tel caractère morphologique dans le but, exprimé ou non, mais suspect d'avoir été tendancieux (sous la magie du Finalisme ?), de réduire tout au moins la valeur de la sélection naturelle en tant que facteur déterminant. C'était d'ailleurs à la fois combattre celle-ci et nuire à la doctrine même d'un finalisme, puisque ce dernier postule lui-même l'utilité et il serait bien malaisé de dire si c'est en raison de cela que CUENOT, qui faisait profession de croire à un finalisme, adopta une opinion sensiblement plus nuancée, ou si c'est au contraire l'interprétation même des faits en question qui l'a conduit à une telle attitude de l'esprit.

RAPPROCHEMENT DE LA DISPARITION DES DINOSAURIENS AVEC DES FAITS PHYSIOGRAPHIQUES DE LA BIOSPHERE.

Revenons à nos... Iguanodons et aux vicissitudes qui peuvent avoir été à l'origine de leur disparition du globe. Si leurs adaptations ont été remarquables, tout en ne dépassant pas les limites de l'utile, il reste qu'ils ont cédé la place sur la scène de la vie animale à d'autres dinosauriens et, notamment, à de nouveaux ornithopodes, et que ceux-ci ont à leur tour disparu, cette fois sans laisser place à d'autres reptiles du même groupe.

L'extinction des groupes semble, nous l'avons vu plus haut, n'être pas inéluctable. D'autre part, les « relais » ne sont bien souvent pas des remplacements intégraux, du moins d'emblée. C'est ainsi qu'au Crétacé supérieur, les Iguanodons ont été relayés par les Hadrosauridés, mais pas tout à fait car il subsista des iguanodontidés (*Orthomerus*, jusqu'au Maestrichtien), et, en outre, les Hadrosauridés devaient être plus aquatiques. Dans l'état actuel des connaissances, aucun dinosaurien ne semble toutefois avoir dépassé la fin des temps secondaires. On ne voit pourtant pas ce qui les aurait relayés, sinon, beaucoup plus tard, vers la fin du Tertiaire, certains grands mammifères. En sorte que la concurrence de vertébrés nouveaux n'apparaît pas bien comme fait auquel on pourrait attribuer un rôle important dans la disparition de ces dinosauriens. Pourtant, en tant qu'herbivores, les Iguanodontidés — et on peut en penser de même des autres dinosauriens herbivores — doivent avoir subi une certaine concurrence des Mammifères, en plein essor au moment où disparaissent ces reptiles.

(23) Plus exactement, modifications au hasard sous l'influence du milieu.

La question se pose alors de savoir s'il n'y a pas eu vraiment un fait particulier dans l'histoire de la biosphère, à ce moment, et quelle pourrait être la relation entre ce fait et l'événement auquel nous cherchons ici à donner une explication.

Que des modifications importantes des faunes et, notamment, leur diversification se soient produites à des moments de transgressions marines, au passage d'un étage au suivant, ne semble pas faire de doute (24). Il s'en déduit qu'une relation de cause à effet doit avoir existé entre les deux groupes de faits :

En même temps que ces transgressions amenaient des conditions favorables à l'expansion et à la diversification des faunes marines, elle ont dû créer, par des isolements, des conditions également favorables à la diversification des formes continentales (25). Telles sont apparemment les causes d'ordre paléogéographique de l'essor pris simultanément par certains groupes et, par voie de conséquence, du déclin et de l'extinction d'autres.

A côté de cela, il est permis de croire à des faits relevant de la physiographie même et qui auraient joué, de façon concomitante, un rôle en cette occurrence. Ainsi en aura-t-il été de l'élévation de température qui, selon LE DANOIS, a généralement accompagné aussi ces transgressions, ce que cet auteur croit pouvoir expliquer par un apport d'eaux marines d'origine équatoriale, mises en branle par un soulèvement de fonds océaniques sous l'effet de marées internes.

Ne faut-il pas croire aussi à la coïncidence, parfois, avec les dites transgressions, d'un accroissement du rayonnement solaire, accroissement qui, indépendamment des conditions déjà favorables à certaines formes, rendrait compte d'une augmentation du taux de mutations.

Il existe, en effet, d'assez bonnes raisons de croire que l'activité solaire a eu des moments d'exaspération. C'est ce que suggère LE DANOIS, et, s'il n'y fait appel que pour supposer que c'est la cause d'une périodicité des grandes transgressions océaniques, de telles circonstances, si elles se sont réellement présentées, peuvent tout aussi bien avoir eu de grandes répercussions sur le comportement physico-chimique des organismes et, en particulier, sur celui

(24) La thèse opposée, suivant laquelle le taux de diversification des faunes et flores n'aurait pas été plus élevé au moment des transgressions ou régressions marines (KELIAS), est basée sur l'hypothèse qu'il n'y aurait qu'apparence d'un tel accroissement, apparence due au fait que l'on connaît surtout les fossiles des dépôts de transgressions. On constate cependant que des formes nouvelles venues se retrouvent durant tout un cycle sédimentaire. Dans chaque assise, la continuité paraît assurée. D'autre part, à certains moments au moins, par exemple au passage du Crétacé au Tertiaire, on constate de grandes modifications comportant, avec des disparitions, de nombreuses apparitions. Il est constant que des groupes se sont trouvés alors, subitement, en plein essor (ordres modernes de mammifères, de téléostéens, etc.).

(25) G. TERMIER et H. TERMIER (1952, p. 65) notent que « au cours des vastes transgressions, les faunes se sont uniformisées dans les mers et différenciées sur les continents », mais l'uniformisation des faunes marines n'est vraisemblablement qu'un phénomène secondaire : une stabilisation succédant à une intense diversification, au contraire, durant la transgression proprement dite, c'est-à-dire pendant la période relativement longue comprise entre le moment de sa mise en marche et celui où elle a atteint le maximum de son extension.

de leurs constituants géniques. Il faut se souvenir, pour cela, de ce que l'hypothèse de DAUVILLIER-DESGUIN fait précisément appel à l'intervention des rayons ultra-violet, à une époque extrêmement reculée de l'histoire de la Planète où ces rayons n'avaient pas encore provoqué la formation de l'écran d'ozone qui devait s'opposer par la suite à leur propre pénétration jusqu'à sa surface, pour expliquer à la fois les causes des premières synthèses organiques (acides aminés) et le fait que de telles synthèses ne se sont plus produites plus tard.

Pourquoi le fait qui, dans cette hypothèse, aurait été à l'origine des premières synthèses de la matière organique ne pourrait-il pas être soupçonné d'avoir été, par la suite, à des moments de récurrence des conditions propices, cause de modifications au niveau des constituants ? Voire cause, en même temps, de la destruction de certains d'entre eux et, partant, facteur stérilisant auquel on pourrait attribuer, d'autre part, la préparation à l'extinction ? La coïncidence qui, pour certains, ne fait pas de doute, des grandes modifications de la faune et de la flore terrestres avec les grandes crises géodynamiques pourrait s'expliquer alors par le fait que celles-ci tiennent en partie leur origine de la même cause initiale et non pas seulement du fait que ces perturbations de la biosphère ont engendré un remaniement de la distribution des êtres vivants.

S'il s'avérait qu'une élévation du taux de mutations par un actinisme accru a pu jouer un rôle concurremment avec l'effet des transgressions (effet d'ordre géographique et climatologique), il n'y aurait plus à s'étonner de l'ampleur des transformations subies par la biosphère à ces moments. Transformations qui, si l'on ne peut plus parler de révolutions comme le disait CUVIER, laissent cependant une impression de renouvellement de faunes.

Il reste cependant à savoir si un rapprochement peut raisonnablement être fait entre les deux phénomènes : d'une part les marées internes, responsables, pour LE DANOIS, des transgressions marines, et, d'autre part, l'accroissement du rayonnement solaire qui, soit dit en passant, pourrait aussi être cause de l'élévation de température imputées aux dites transgressions. Il appartiendrait aux géophysiciens de l'établir.

Mais il faut bien dire que, dans le cas de la disparition des Dinosauriens, on se heurte à un fait : si les apports de formes nouvelles et, d'autre part, les assèchements des « swamps » qu'on peut croire en relation avec l'élévation de température, ont pu être nuisibles à ces animaux, l'accroissement de température elle-même ne pouvait l'être. On a d'ailleurs vu plus haut que c'était au contraire au refroidissement et à l'avantage qu'avaient dès lors des formes homéothermes qu'on tendait à attribuer cette disparition, refroidissement qui semble d'ailleurs bien s'être produit à ce passage du Secondaire au Tertiaire (26). Alors, la thèse défendue ci-dessus, à supposer qu'elle soit juste,

(26) Si le climat (tout au moins marin) n'a pas changé dans des régions comme celles de l'Afrique, en tout cas, il n'en est pas de même pour d'autres régions. Le climat de l'extrême fin du Crétacé et du début du Tertiaire a certainement été marqué, dans nos régions et ailleurs, par un recul sensible des influences téthysiennes.

est-elle applicable au cas qui nous occupe ici ? On pourrait peut-être penser à une succession des deux faits : assèchement d'abord, refroidissement ensuite.

* * *

Quoi qu'il en soit, c'est, semble-t-il, à la fois à la relativité de l'adaptation et à un concours de circonstances qu'il faut attribuer l'extinction des Dinosauriens et, parmi les faits déjà pris en considération plus haut, il semble qu'il faille surtout retenir, avec l'épuisement de leur potentiel évolutif, préparant de cette façon l'extinction, et la haute spécialisation, « arme à double tranchant » (27), la réduction importante des zones chaudes à la fin du Crétacé et celle des « swamps » par l'assèchement. Sans doute, faut-il y ajouter, comme fait également non négligeable, ayant accentué l'événement comme le vent venu du large amplifie la marée, un accroissement de l'apparition, de formes nouvelles par intensification du phénomène de mutation, avec, comme conséquence, une multiplication des formes prédatrices ou simplement concurrentes. Plus indirectement, et plus hypothétiquement, les faits seraient liés à des phénomènes relevant de la géophysique.

Ajoutons à cela que, si la répartition géographique d'ensemble des Dinosauriens en général et des Ornithopodes en particulier a été vaste, il faut bien se dire qu'elle n'a pas été, pour autant, telle à une période donnée de leur longue existence : à aucun moment ils n'ont dû vivre simultanément en tous les points de cette répartition. Et ceci fait qu'il y a beaucoup moins lieu de s'étonner de leur disparition à la suite des diverses modifications de conditions auxquelles il a été fait allusion ci-dessus.

LA PALEONTOLOGIE ET LES PROBLEMES QUE POSE ENCORE L'EVOLUTION.

Il est bien vrai que, selon toutes apparences, la Paléontologie n'est plus appelée à jouer un grand rôle dans la résolution des problèmes encore pendants en matière d'évolution. Les faibles possibilités de conservation à l'état fossile des formes les plus anciennes, ainsi que le métamorphisme auquel leurs restes n'auraient d'ailleurs pas manqué d'être soumis, en sont les causes.

Et pourtant, bien des énigmes subsistent, notamment celle qui a trait à l'origine des « grands types d'organisation » et surtout au déterminisme de leur individualisation, déterminisme que l'on tend de plus en plus à croire différent de celui de la « spéciation ».

Cette question nous amène bien loin de ce qui touche directement à l'origine de formes animales aussi évoluées dans leur groupe que le sont les

(27) Avec, pour conséquence, des risques d'inadaptation secondaire. Des risques, mais non une condamnation pure et simple : d'autres reptiles, qui ont subsisté, n'étaient pas moins spécialisés (Cf. SIMPSON).

Dinosauriens, mais si, au moment de la disparition de ceux-ci, les grands types étaient déjà depuis longtemps réalisés, il convient cependant de s'arrêter un moment sur ce sujet en raison de sa relation avec le problème des origines des formes nouvelles, lui-même lié à celui des extinctions par concurrence, ce qui a d'ailleurs été déjà envisagé plus haut. Et puis, de même que rien de ce qui est humain ne nous est étranger, rien de ce qui touche à l'évolution ne doit laisser le paléontologiste indifférent.

L'essentiel a été donné des relations de parenté que l'on croit pouvoir reconnaître aux Dinosauriens. Ces êtres, bien différents des autres reptiles, dont les ordres diffèrent d'ailleurs aussi beaucoup entre eux (comparer une tortue à un serpent !), se laissent cependant rattacher de façon de plus en plus évidente, avec ceux-ci, à des formes reptiliennes de la fin du Paléozoïque dont il est, d'autre part, difficile de nier les origines à partir des amphibiens de cette même période.

De même, en ce qui concerne les diverses classes de vertébrés, les limites se sont petit à petit estompées et tendent à disparaître, au fur et à mesure des progrès accomplis par la Paléontologie, aidée par l'Anatomie comparée. Si la Paléontologie ne nous révèle guère que l'évolution des parties fossilisables (test des Invertébrés, exo- et endo-squelettes des Vertébrés, dents, etc.), et très exceptionnellement des renseignements sur des parties molles ou moins dures dont ne subsiste généralement que l'empreinte, il n'y a aucune raison spéciale de penser que l'évolution de ces dernières et de leurs moyens de coordination n'ait pas été soumise aux mêmes facteurs que ceux qui président à la spéciation : les écarts entre les rameaux phylétiques qui les renferment n'ont pas dû être en eux-mêmes plus radicaux, plus révolutionnaires, au début, mais simplement destinés à le devenir par une évolution propre divergente.

Mais, pour ce qui est des embranchements, c'est bien autre chose !

Le paléontologiste est cependant porté à croire qu'il n'en a pas été autrement pour eux, en dépit de l'apparente irréductibilité des uns et des autres à ce qu'on pourrait appeler un « dénominateur commun ». Il y est porté d'abord par extrapolation de ce qu'il observe comme continuité au long de l'évolution d'une partie des caractères anatomiques dans l'ensemble de l'évolution biologique. Peut-être aussi par quelque intuition ? Aucune donnée concrète, bien sûr, si ce n'est, d'une part ce que la Paléontologie lui montre comme perfectionnement des types apparemment d'emblée fondamentalement distincts et, d'autre part, une constante conscience de la durée énorme des temps géologiques et une vision assez nette de l'extrême ancienneté de la vie.

Que, dès le Cambrien (il y a plus d'un demi-milliard d'années !), des organismes aussi compliqués déjà que des brachiopodes, des arthropodes, des échinodermes, aient existé, suggère une origine encore bien plus reculée de ces groupes et une grande ancienneté même de l'apparition des premiers chordés. Il est, dès lors, permis de croire à l'existence, entre-temps, de nombreuses formes déjà plus ou moins engagées dans l'élaboration des « grands types », mais cependant beaucoup plus primitives que celles que nous con-

naissons vivantes ou fossiles, formes qui nous resteront sans doute à jamais inconnues, en raison des contingences déjà mentionnées.

L'écart important que présentent, dans leur aspect actuel, les divers groupes considérés et l'ignorance dans laquelle on reste des formes par lesquelles ils ont débuté sont peut-être les seuls responsables de ce qui ne serait qu'une illusion : celle de leur indépendance à ce point de vue. Le processus de leur élaboration n'a peut-être pas été plus différent de celui de la spéciation, que ne le sont, par rapport aux pas que, arrivés à une bifurcation, nous faisons pour nous engager dans une voie, ceux que nous aurions fait dans l'autre, alors même que celle-ci nous conduirait en un tout autre lieu.

Certes, l'Embryologie n'engage guère à penser de la sorte et c'est d'ailleurs à l'un des plus éminents embryologistes de notre siècle, A. DALCQ, que l'on doit l'hypothèse des ontomutations, mutations de grande amplitude qui auraient comporté d'emblée une refonte de germes. Ceci excluerait l'analogie parfaite avec le cas des lentes transformations ultérieures d'un type donné, transformations que l'on croit devoir attribuer à une succession de mutations de relativement faible amplitude, sous le contrôle de l'orthosélection. Mais peut-on se passer de celle-ci pour expliquer une orientation vers des types accomplis, vraiment fonctionnels ? Sous peine de retomber dans l'idée d'une évolution dirigée, il faudrait alors croire plutôt qu'un buissonnement intense, en tous sens, en quelque sorte anarchique, se serait produit à l'époque des formes ayant à peine dépassé un stade qui correspondrait, disons, à celui de la gastrula de l'embryogénèse. Buissonnement de formes viables en dépit de cette anarchie mais en raison même de l'extrême simplicité de ces êtres hypothétiques et de l'inexistence encore d'une compétition entre eux. Cela, jusqu'au jour où une élimination se serait faite de la plupart des types pour ne conserver que les quelques-uns que le hasard de mutations heureuses aurait favorisés. Et, d'emblée, tous les types possibles sous leur forme encore rudimentaire quoique déjà engagée, ce qui serait dans la ligne de la limitation des modifications des organisateurs envisagée par SIMPSON.

Bref, nous restons entièrement dans le domaine des hypothèses qu'il serait même bien difficile de classer par ordre de probabilité. Finalement, c'est peut-être de l'Embryologie chimique que dépendra la résolution de ce problème, par la lumière qu'elle est susceptible de jeter sur l'origine et l'évolution des phénomènes d'induction.

* * *

De types structuraux essentiellement différents, encore que peut-être moins étrangers qu'on est tenté de le croire, des formes animales aussi dissemblables qu'un insecte, d'une part, un iguanodon, de l'autre, n'en sont pas moins en commun un degré comparable de perfectionnement.

Comme la minuscule Fourmi surprend par la complexité et la coordination de ses caractères morphologiques et la non moins remarquable organisation de sa « société », l'Iguanodon nous étonne par les multiples marques de son adaptation, autant que par sa majestueuse grandeur. Même impression d'une

volonté de perfection dans les limites accordées par son potentiel évolutif à une lignée donnée. Impression qui s'accroît encore si l'on considère les progrès en apparence continus et dirigés (« orthogénèses ») dans l'ensemble des lignées de dinosauriens. Mais la science moderne nous fait apparaître ce tableau sous un tout autre jour et comme la résultante d'un jeu de facteurs dont on ne pourrait raisonnablement affirmer qu'il est voulu, du moins dans son déroulement.

Mutations au hasard, mais peut-être provoquées ou « catalysées » par des phénomènes physiques externes; ségrégations; sélection parfois différée (préadaptation), ou plutôt orthosélection canalisant les adaptations et donnant lieu à l'illusion des phénomènes orthogénétiques qui seraient, s'ils existaient réellement, d'origine interne absolument, mais pas nécessairement preuve d'un finalisme; limitation du nombre des directions de l'évolution par limitation des modifications des « organisateurs », au cours de l'ontogénèse; « essais » seulement en apparence parce que liés en réalité à la relativité de l'adaptation; d'autre part, mais en relation avec ces faits, apparition, extension avec diversification, « explosions » même, dispersion plus ou moins favorisées par les circonstances, et, par retour des choses, raréfaction pour des raisons analogues mais cette fois défavorables, et pouvant conduire à l'extinction; sous-adaptation ou inadaptation secondaire résultant de modifications du milieu physique ou biologique, ou des deux, et mise à profit de celles-ci par d'autres formes en mal de relais... tout cela et les interférences qu'il suppose nous montrent un comportement bien mécanique du monde vivant, analogue, à ce point de vue, à celui du monde physique et ne laissant certes pas de place à une impression de finalisme au sens strict du terme. Il n'en subsistera sans doute pas davantage lorsque aura été résolu le problème des « grands types d'organisation ».

Et pourtant, si à la notion de finalisme pur s'est substituée ainsi celle d'un finalisme de fait (une sorte d'opportunisme de la Nature, suivant l'expression de SIMPSON), encore faut-il dire que la nuance est parfois bien difficile à saisir, tant est relatif aussi ce concept de finalisme. N'est-ce pas ce qu'a si bien exprimé OSTOYA, le biologiste qui a peut-être le mieux exposé l'ensemble des problèmes relatifs à l'Evolution et procédé à la critique la plus objective ? Mais, en tout état de cause, on n'a abouti qu'à faire reculer cette notion aux limites de l'accessible à l'observation, où plutôt à celles atteintes par la Biologie dans son état actuel d'avancement.

Chercher à aller plus loin, ne serait-ce d'ailleurs pas entreprendre la recherche des « causes des causes », démarche de l'esprit outrepassant les limites de la Science et à laisser aux spéculations philosophiques ?

CONCLUSION.

Loin déjà de la préface, la page du Livre de la Vie que nous avons ouverte fut suivie de bien d'autres, à cette époque de l'Infracrétacé, que l'on pourrait appeler le Moyen Age de l'Evolution, ayant fait suite la longue série des périodes néocrétaciques, puis cénozoïques, plus d'un million de siècles au cours desquels les Reptiles devaient se voir progressivement supplantés dans la suprématie du monde vivant par les Mammifères, les Oiseaux, cousins de ceux-ci, prenant de leur côté possession du domaine aérien, y rejoignant les Insectes.

Car si, arrivée au début des temps crétaciques, l'évolution des Vertébrés avait de longue date déjà franchi son point crucial : le passage de la vie aquatique à celle sur terre, par l'acquisition de la tétrapodie et de la respiration aérienne, un long chemin restait cependant encore à parcourir.

Toutes les classes de vertébrés existaient, mais dans chacune des deux plus jeunes d'entre elles s'élaborèrent alors des spécialisations les plus diverses et bien des formes géantes s'y montrèrent aussi qui, toutefois, n'atteignirent des dimensions comparables à celles des grands Reptiles mésozoïques que dans les adaptations à la vie marine (Cétacés).

Ainsi, au silence (relatif !) du monde vivant du Primaire et du Trias, avaient succédé les premiers chants d'oiseaux, les premiers cris de mammifères. Comme dans l'œuvre symphonique de BEETHOVEN, le stade ultime devait être réservé à la voix de l'Homme, reflet de son intelligence et expression de sa joie de vivre, qui est aussi, parfois, celle de découvrir et de connaître.

Le stade ultime ? L'anthropocentrisme a toujours poussé à le croire et, plus récemment, le fait que les grands types structuraux, réalisés depuis longtemps, ne pourraient apparemment plus s'accroître en nombre. Mais l'Homme représente-t-il le terme de l'évolution de sa lignée ? Et puis — chose paradoxale — n'est-ce pas encore le fait d'un esprit trop étroitement planétaire, que de le penser en donnant à sa destinée une valeur universelle ?

Même s'il s'avérait que l'évolution biologique est arrivée à son terme, ou presque, sur notre planète, il nous paraîtrait encore comme hautement probable, pour ne pas dire presque évident, qu'il n'en serait pas de même ailleurs. Peut-être, même, et cela sans faire nécessairement crédit à l'hypothèse d'un emencement, mais en songeant au contraire à des apparitions indépendantes (ce que suggère l'universalité des principes de la physico-chimie), peut-on

croire que la vie aura apparu à divers moments dans d'autres mondes de ce vaste Univers et, qui sait ? poursuivi la même ascension vers la conscience.

C'est aux générations futures de chercheurs et de penseurs qu'il appartiendra de lever le voile qui pèse encore sur ce grand problème. En attendant, sans quitter notre globe, et simplement par ce que son exploration nous a livré, il y a déjà bien de quoi s'enthousiasmer, car, les formes étranges du passé de la vie sur la Terre témoignent à souhait de son surprenant pouvoir.

Par l'immensité des temps qu'ils représentent et leur signification quant à notre propre existence, ce prodigieux passé que nous révèle la Paléontologie et l'ensemble des faits biologiques qu'il comporte méritent autre chose que l'indifférence et bien plus même qu'un instant d'attention. Aussi, est-il à souhaiter que ces quelques pages contribuent à éveiller en ceux qui n'en soupçonnaient ni l'intérêt, ni le charme, le désir d'interrompre un moment leur course au bonheur matériel pour s'élever jusqu'à ce retour, par la pensée, sur le chemin parcouru jusqu'ici par la Vie dans son ascension et, par là-même, apprendre à en respecter les principes autant qu'à en découvrir la grandeur.

À en respecter les principes : aux interventions inopportunes des « pilleurs de la Planète » viendront s'opposer victorieusement, il faut en formuler le souhait, les efforts multipliés de ceux — ils sont rares encore — qui en ont saisi le prix.

À en découvrir la grandeur : la Paléontologie, venant s'ajouter à la Zoologie et à la Botanique, sciences de la Vie actuelle, accroît encore, aux yeux de ceux qui voient dans les fossiles autre chose que de simples vestiges d'un « monde perdu » ou des repères stratigraphiques, la prodigieuse ingéniosité de la Nature et sa beauté. Sa beauté qui s'impose à nos yeux sous sa forme actuelle, comme s'impose à notre esprit cette marche de l'évolution et la merveilleuse harmonie qui, à toute époque et jusque dans ses manifestations à première vue les plus extravagantes, apparaît comme son immuable ligne de conduite.

PLAN DU PALIER DU CRETACE INFERIEUR DE BELGIQUE ET NOTICES DE L. DOLLO

I. — *Iguanodon bernissartensis* BOULENGER.

Exemplaires en position de gisement, dans la fosse (fig. 48).

N° du plan	Nature de la pièce et remarques	N° de catal.
1	Fragment de queue	1711
2	Queue disloquée	J2/1734
3	Squelette incomplet	... F2/1730
4	Squelette incomplet	F/1731/E.F.R.54
	<p>« Ce spécimen, couché sur le flanc gauche, avec les membres antérieurs et postérieurs étalés et joints, montre un cou remarquablement contracté en arrière qui indique un animal peut-être mort moins paisiblement que celui de la crête, peut-être enfoui beaucoup plus vite après sa mort.</p> <p>La particularité de cet <i>Iguanodon</i>, c'est le développement du quatrième trochanter, énorme pointe osseuse, placée au milieu de l'os de la cuisse, ou fémur. Aussi cet individu a-t-il servi de type dans la démonstration de l'usage de l'apophyse en question, laquelle, comme on sait, était le point d'attache d'un muscle très volumineux servant à faire mouvoir la queue latéralement (L. DOLLO, Bull. Mus. roy. hist. nat. Belg., 1883, Pl. I.).</p> <p style="text-align: right;">L. DOLLO, août 1905. »</p>	
	Tête et cou représentés pl. XII, fig. de dessous.	
5	Squelette incomplet	M2/1729
	<p>« Ce spécimen, couché sur le flanc droit, avec les membres antérieurs étalés ou joints, est remarquable par la forte contraction de son cou qui a rabattu l'arrière du crâne sur la naissance du dos, et par la forte contraction de son membre postérieur droit, qui a replié la jambe sur la cuisse et le pied sur la jambe, au point que le talon atteint les os de la hanche. Particularité qui s'accorde bien avec l'idée d'une mort violente.</p> <p style="text-align: right;">L. DOLLO, Août 1905. »</p>	
6	Pied droit vu par dessous	1710
7	Avant-bras et main gauches, dans leur gangue naturelle et dans l'enveloppe d'extraction en plâtre ...	1709
8	Squelette presque complet ...	M/1722
	<p>« Voici un animal presque complet, auquel il ne manque guère que la tête, dont l'extraction ne fut pas possible. Ses membres antérieurs et ses membres postérieurs sont étalés, et placés sensiblement l'un contre l'autre. Le cou est contracté en arrière. Mais la particularité la plus intéressante de cet <i>Iguanodon</i>, c'est qu'il est placé au-dessous de son voisin, qui en était pourtant séparé par une couche de sédiments, indiquant une crue entre la mort des deux animaux.</p> <p style="text-align: right;">L. DOLLO, juillet 1907. »</p>	

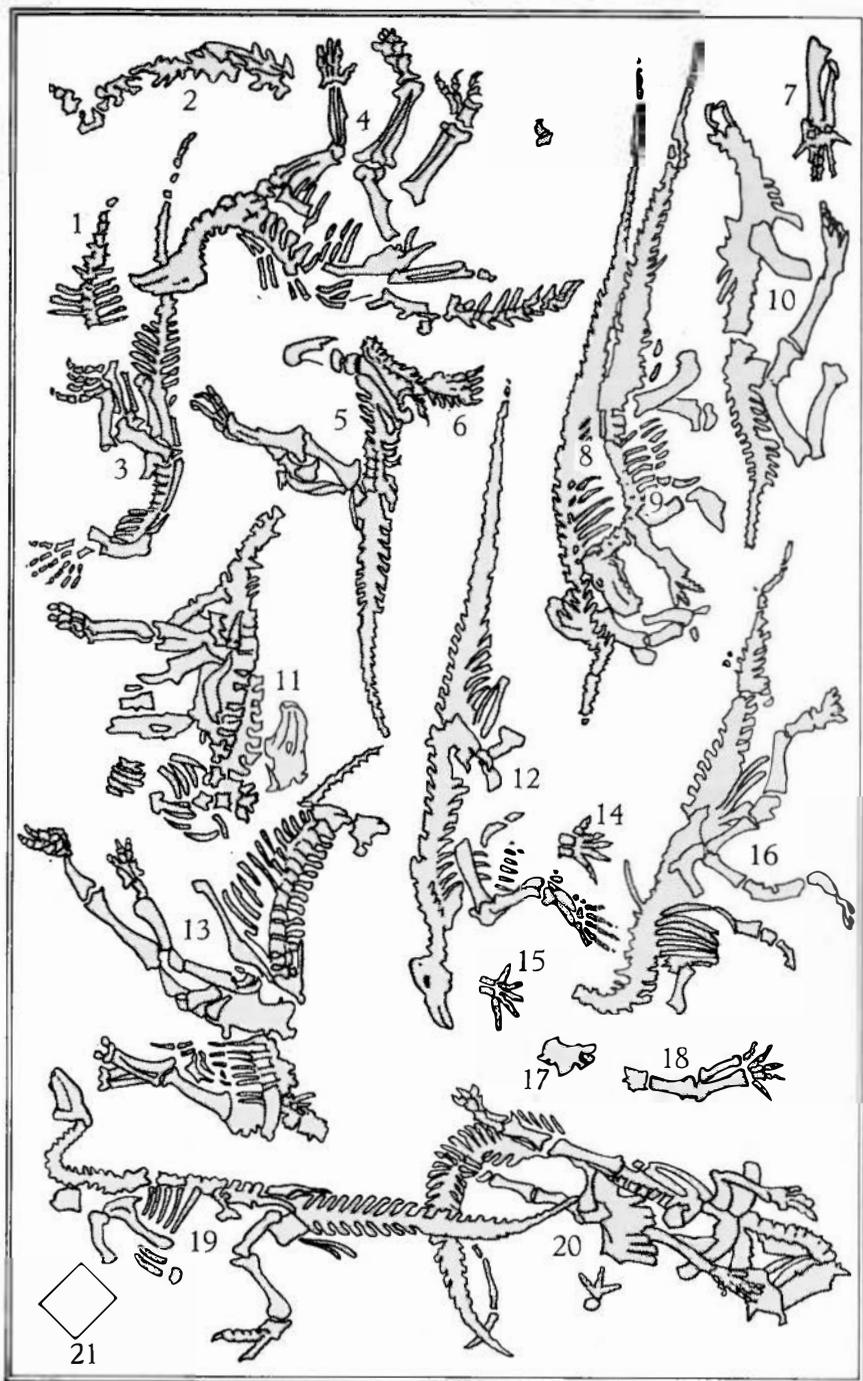


Fig. 48. — Plan de la fosse aux iguanodons en position de gisement (1).

Les exemplaires sont exposés tels qu'ils se présentaient, respectivement, dans le gîte mais leur position les uns par rapport aux autres n'est pas celle qu'ils avaient *in situ*.

(1) Les numéros renvoient aux notices reproduites pp. 153 et 155-156.

N° du plan	Nature de la pièce et remarques	N° de catal.
9	Squelette incomplet ... N/1535/E.F.R.55 « Egalement couché sur le flanc droit, avec cou et membres moins étalés que dans le spécimen de la crête, mais, cependant non fortement contractés, c'est l'Iguanodon qui possède le plus beau crâne de toute la collection. Aussi est-ce celui qui a servi à la description détaillée de la tête (L. DOLLO, Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., 1883, pl. IX). On y voit bien que l'Iguanodon avait un bec sur le devant de la bouche, et, derrière, un grand nombre de dents qui rappellent les molaires de nos Ruminants et dont la surface d'usure, comme la forme, indiquent, d'une manière indiscutable, le régime herbivore du gigantesque Dinosaurien de Bernissart. L. DOLLO, août 1905. » Crâne représenté pl. XII, fig de dessus.	
10	Squelette incomplet ... V/1723	
11	Squelette incomplet ... B2/1728 « Spécimen dont le thorax s'est effondré et qui, d'après ce caractère spécial, est, peut-être, resté exposé plus longtemps que les autres avant l'enfouissement. L. DOLLO, 1905. »	
12	Squelette incomplet ... J/1680 « Cet Iguanodon est couché sur le flanc droit, les membres antérieurs étalés l'un contre l'autre, les membres postérieurs peu écartés (autant qu'on peut en juger par ce qui en reste), le cou et la queue étendus : tous caractères indiquant une mort paisible et lente. On aperçoit, en divers points du squelette, des cassures rectilignes ou des rejets, qui marquent les mouvements qui se sont produits sur le terrain longtemps après l'enfouissement. Ces petites failles sont très nettes dans le crâne, dans les côtes et dans la queue. Aux membres antérieurs, l'animal fait bien voir que le gros éperon, encore dans sa place naturelle, n'est pas une corne nasale, ni un éperon comme celui du coq, mais le pouce transformé. Sous les os de la hanche et sous les membres postérieurs apparaissent les ossements d'un second Iguanodon, sur lequel celui que nous décrivons est venu s'étaler, séparé de lui par une couche de sédiments de moins de vingt centimètres d'épaisseur. L. DOLLO, août 1905. »	
13	Squelette incomplet ... B3/1727/E.F.R.53 « Cet animal, dont il n'a pas été possible d'extraire la tête, est couché sur le flanc gauche, avec les membres antérieurs et postérieurs étalés et joints, le cou peu contracté. On y voit, entre les membres antérieurs, les plaques sternales, dans leur position naturelle, qui démontrent, ainsi, que l'Iguanodon n'avait pas de clavicules, et que les os désignés, par erreur, sous ce nom, représentent bien le sternum, comme cela a été indiqué dès 1882 (L. DOLLO, Bull. Mus. roy. hist. nat. Belg., 1882, pl. XII). L. DOLLO, août 1905. »	
14	Main gauche ... 1558a	
15	Fragment d'avant-bras et main droite ... 1733	
16	Squelette incomplet ... Y/1724	
17	Pied en vue dorsale ... 1712	
18	Bras et main droits ... 1558b (Voir Pl. XVIII, fig. 1-2.)	

- | N°
du
plan | Nature de la pièce et remarques | N° de
catal. |
|------------------|---|-----------------|
| 19 | Squelette incomplet
« Encore un spécimen couché sur le flanc droit avec le cou fortement contracté en arrière, et les membres postérieurs, dont un a le pied tordu, séparés comme dans la course. Cet animal a, en outre, été fortement aplati dans le gisement, et une petite faille a séparé la queue en deux tronçons.
On voit bien dans cet Iguanodon, les cordelettes que forment les ligaments ossifiés tout le long du dos et de la queue. Ces ligaments, muscles dégénérés (L. DOLLO, Archives de Biologie, 1887), étaient destinés à donner une grande rigidité à la partie de l'épine dorsale qu'ils recouvraient, notamment à la queue, dont ils contribuaient à faire une arme défensive terrible, phénomène dont nous avons des exemples dans les Lézards actuels (<i>Uromastix</i>) et, aussi, dans les Dinosauriens (<i>Stegosaurus</i>).
L'Iguanodon dont il s'agit dans cette notice était, en partie, couché par sa région caudale sur la queue du spécimen renversé sur le dos, une trentaine de centimètres plus haut seulement. | U/1726 |
| | L. DOLLO, août 1905. » | |
| 20 | Squelette incomplet
« Ce spécimen, très remarquable par sa position absolument exceptionnelle, est renversé sur le dos, la queue retroussée, les membres postérieurs étalés, les membres antérieurs repliés (l'avant-bras rabattu sur le bras et la paume de la main ouverte en avant), le cou recourbé en arrière.
Tout, dans cet animal, indique un Iguanodon qui a péri de mort violente, probablement dans un combat où il a été renversé en arrière par un coup reçu vers le milieu du corps.
Comme on n'a point trouvé dans le gisement de Bernissart de traces importantes des grands sauriens carnassiers contre lesquels les Iguanodons avaient à se défendre, il est bien possible que l'individu dont il s'agit dans cette explication a péri dans une lutte entre mâles, pour la possession des femelles, phénomène dont il y a encore de nombreux exemples dans la nature actuelle.
Au dessous du bras gauche, on remarque une empreinte de poisson caractéristique du gisement de Bernissart : <i>Callopterus insignis</i> (R. H. TRAQUAIR. Mém. Mus. roy. hist. Belg., 1905.). | Q/1725 |
| | L. DOLLO, août 1905. » | |
| 21 | Echantillon de terrain (Argile wealdienne). | |

II. — Iguanodons montés et autres reptiles de Bernissart (fig. 49).

- | N°
du
plan | Nature de la pièce et remarques | N° de
catal. |
|------------------|---|-----------------------------|
| 22 | Squelette d' <i>Iguanodon bernissartensis</i> BOULENGER ...
Les vertèbres lombaires ont été figurées par L. DOLLO (1887a, p. 249, pl. IX, fig. 1). Une partie des ligaments ossifiés est représentée dans le présent ouvrage (Pl. XVI, fig. 2); la tête, pl. XIII, fig. 1. | L./1561/E.F.R.56 |
| 23 à 25 | Trois squelettes d' <i>Iguanodon bernissartensis</i> BLGR | D2/1657
A/1716
G/1714 |

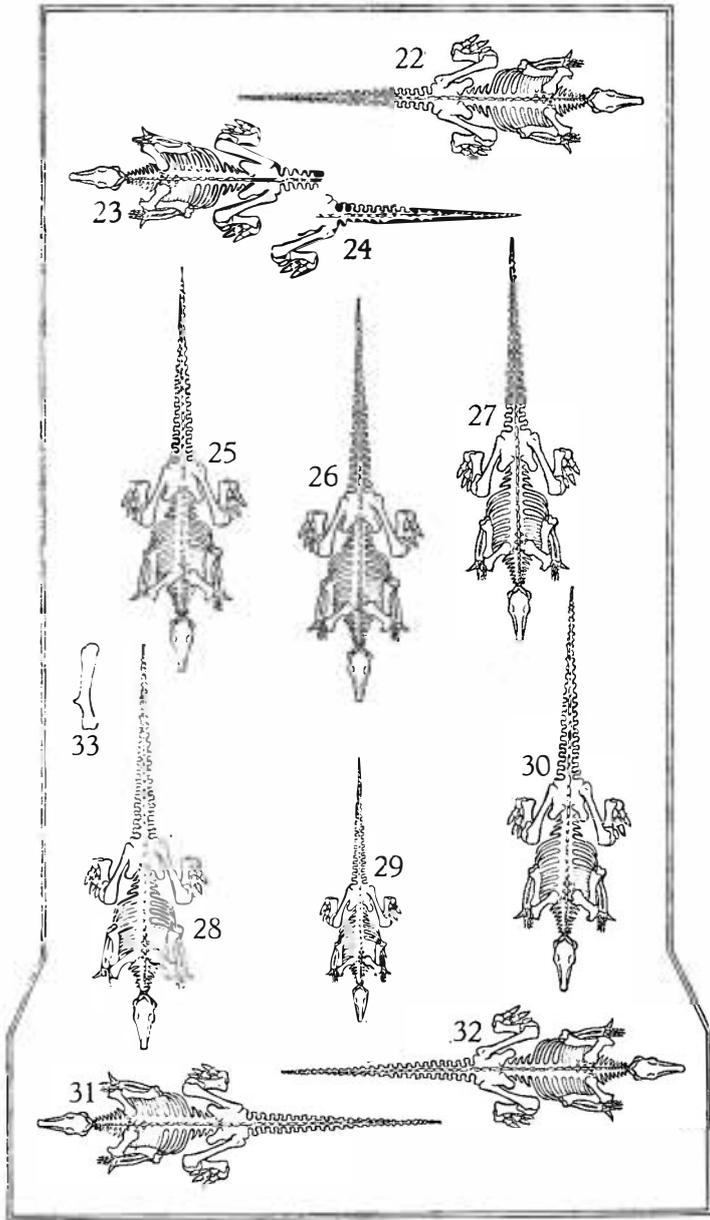


Fig. 49. — Plan de la vitrine des iguanodons montés, au palier du Crétacé inférieur (1).

(1) Les numéros renvoient aux notices reproduites pp. 156 et 158.

N° du plan	Nature de la pièce et remarques	N° de catal.
26	Squelette type de cette même espèce ... Q/1534/HT.R51 Bibl. : L. DOLLO, 1883a, p. 85. Le squelette est représenté dans le présent ouvrage, pl. XI; sa ceinture scapulaire pl. XVII.	
27 et 28	Deux squelettes d' <i>Iguanodon bernissartensis</i> BLGR ...	Z/1713 R/1639
29	Squelette complet d' <i>Iguanodon mantelli</i> V. MEYER ... T/1551/Pt. R57 Bibl. : L. DOLLO, 1882, p. 213, Pl. IX, fig. 1-2 (membre postérieur gauche, ceinture pelvienne, ceinture scapulaire et membre antérieur gauche). Nous avons représenté une partie des ligaments ossifiés de cet individu (Pl. XVI, fig. 1) et le squelette complet (Pl. XIX).	
30 et 31	Deux squelettes incomplets d' <i>Iguanodon bernissartensis</i> BLGR ...	G2/1715 E2/1562
32	Squelette de la même espèce ... 3A3/1536/E.F.R52 Cet exemplaire a servi à l'étude de la ceinture scapulaire (DOLLO, L., 1882b, p. 205, Pl. XII, fig. 1-3) et de la mandibule (L. DOLLO, 1883b, p. 223, Pl. IX, fig. 3-4).	
33	Crête saillante (4 ^e trochanter) à la face interne du fémur de l' <i>Iguanodon</i> (moulage). Bibl. : L. DOLLO, 1883c, pl. I, fig. 5.	

BIBLIOGRAPHIE

1. Ouvrages généraux et divers.

- ABEL, O., 1927. — *Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit* (Iena).
- ARAMBOURG, C. et al., 1950. — *Paléontologie et Transformisme* (Sciences d'aujourd'hui, Paris).
- CUENOT, L., 1950. — *L'adaptation* (Encyclopédie scientifique, Paris).
- DECHASEAUX, C., 1959. — *L'adaptation des Vertébrés marins et le mystère de leur origine*. (La Nature, Paris, n° 3294, p. 433; n° 3295, p. 493).
- DOLLO, L., 1922. — *Les Vertébrés vivants et fossiles du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* (Congrès géologique international, Livret-guide pour la 13^e session, Belgique 1922, Exc. DI, 53 pp., 5 fig. dans le texte).
- GREGORY, W. K., 1951. — *Evolution emerging* (New-York, Macmillan Cy).
- HANDLIRSCH, A., 1906-1908. — *Die fossilen Insekten* (Leipzig).
- LEHMAN, J.-P., 1957a. — *Un problème non résolu : l'origine des Vertébrés*. (La Nature, Paris, n° 3265, mai 1957, pp. 174 à 177).
- , 1957b. — *L'Evolution de la Paléontologie. Leçon d'ouverture du Cours de Paléontologie prononcée au Muséum le 14 décembre 1956*. (Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris, ann. 1957, n° 5, pp. 363 à 376).
- , 1959. — *L'Evolution des Vertébrés inférieurs*. (Monographies DUNOD, Paris).
- PIVETEAU, J., 1951. — *Images des Mondes disparus* (Paris, Masson).
- ROMER, A. S., 1933. — *Vertebrate Paleontology* (University Chicago Press).
- SIMPSON, G. G., 1951. — *L'Evolution et sa signification. Une étude de l'histoire de la vie et de sa signification humaine* (Payot, Paris).
- STOCKMANS, F. — *Guide de la salle des Végétaux fossiles. Initiation à la Paléobotanique stratigraphique* (ouvrage du Patrimoine de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique). (En préparation.)
- TERMIER, G. et TERMIER, H., 1952. — *Histoire géologique de la Biosphère* (Paris, Masson).
- VLEMINCQ, A., 1950. — *La Genèse de l'idée d'Evolution* (Bruxelles, Lippens).
- WATSON, D. M. S., 1928. — *Reptiles* (in *Encyclopedia Britannica*, 14th ed., vol. XIX, pp. 180-200).
- WILLS, L. J., 1951. — *A Palaeontographical Atlas of the British Isles and adjacent parts of Europe* (London & Glasgow, Blackie & Son Ltd).
- ZITTEL, K. A., 1932. — *Text-book of Palaeontology*, 2^e partie révisée par A. S. WOODWARD (London, Macmillan & C°).

2. Quelques ouvrages sur les Dinosauriens.

- ANDREWS, C. W., 1897. — *Note on the cast of the brain cavity of Iguanodon* (Ann. Mag. Nat. Hist., London, 6, XIX, pp. 585-591, pl. XVI).
- ANDREWS, R. C. et al., 1932. — *The new conquest of Central Asia. Natural History of Central Asia*, vol. I (Central Asiatic Expeditions. Amer. Museum Nat. Hist., New-York).

- COLBERT, E. H., 1945. — *The Dinosaur Book. The ruling Reptiles and their relatives* (Amer. Mus. Nat. Hist., Man & Nature publications, Handbook n° 14, New-York).
- COPE, E. C., 1877. — *The dentition of the herbivorous Dinosauria* (Amer. Naturalist).
- DOLLO, L., 1883. — *Note sur les restes de Dinosauriens rencontrés dans le Crétacé supérieur de la Belgique* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. II, pp. 205-221).
- , 1903. — *Les Dinosauriens de Belgique* (C. R. Acad. Sci., Paris, t. 136, pp. 565-567).
- , 1905. — *Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire* (Bull. Soc. belge Géol., Pal. et Hydrol., t. XIX, Mém., pp. 441-448, pl. XI-XII).
- , 1906. — *Les allures des Iguanodons, d'après les empreintes des pieds et de la queue* (Bull. Sc. France-Belgique, t. XL, 5^e sér., vol. IX, Paris, pp. 1-12, 1 pl., 4 fig. dans le texte; tiré-à-part en 1905).
- , 1923. — *Le Centenaire des Iguanodons (1822-1922)* (Phil. Trans., R. Soc. London, ser. B, vol. 212, pp. 67-78, pl. IV).
- HOOLEY, R. W., 1917. — *On the integument of Iguanodon bernissartensis BOULENGER and of Morosaurus becklesii MANTELL* (Geol. Mag., London, dec. 6, IV, pp. 148-150, pl. X).
- HUTCHINSON, H. N., 1910. — *Extinct monsters and creatures of other days* (London, Chapman & Hall).
- LAPPARENT (DE), A. F. et LAVOCAT, R., 1955. — *Dinosauriens in Traité de Paléontologie*, publié sous la direction de J. PIVETEAU (Paris, Masson, t. V, pp. 785-962).
- LEIDY, J., 1870. — *On Hadrosaurus and its allies* (Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 1870, p. 67).
- MANTELL, G. A., 1825. — *Notice on the Iguanodon, a newly discovered reptile from the sandstone of Tilgate forest, in Sussex* (Philosophical Transaction Royal Soc. London, année 1825, part I, pp. 179-186).
- , 1827. — *Illustrations of the Geology of Sussex; the fossils of Tilgate Forest* (Illustrations to the Geology of South-East England, London).
- MARSH, O. C., 1884. — *The classification and affinities of the Dinosaurian Reptiles* (Nature, vol. XXXI).
- MATTHEW, W. D., 1915. — *Dinosaurs* (Amer. Mus. Nat. Hist., handb. ser. n° 5, New-York).
- OSBORN, H. F., 1909. — *The epidermis of an Iguanodontid Dinosaur* (Science, vol. XXIX).
- , 1911. — *A Dinosaur Mummy* (Amer. Mus. Journ., vol. XI, n° 1, pp. 7-11).
- , 1912. — *Integument of the Iguanodont Dinosaur Trachodon* (Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., new ser., 1, 2^e part., pp. 33-54, pl. V-X).
- OWEN, R., 1857. — *Monograph of fossil Reptiles of Wealden and Purbeck. II. Dinosauria (Iguanodon)* (Palaeontol. Soc., London).
- , 1858. — *Id. III. Dinosauria (Megalosaurus)* (Ibid.).
- STRAELEN (VAN), V., 1925. — *The microstructure of the Dinosaurian eggshells from the Cretaceous beds of Mongolia* (Amer. Mus. Novitates, New-York, p. 173).
- , 1928. — *Les œufs de Reptiles fossiles* (Palaeobiol., 1, pp. 295-312, 3 pl.).
- STRAELEN (VAN), V. et DENAYER, M., 1924. — *Sur les œufs fossiles du Crétacé supérieur de Rognac en Provence* (Bull. Acad. Roy. Belg., Cl. Sc., 5^e série, t. IX [1923], pp. 14-26).
- SWINTON, W. E., 1933. — *A new exhibit of Iguanodon* (Nat. Hist. Mag., 4).
- , 1934. — *The Dinosaurs* (London, Murby & C°).
- VALLOIS, H., 1921. — *Reconstruction de quelques muscles de Dinosauriens ornithopodes* (C. R. S. Biol., Paris, vol. LXXXV, pp. 971-973).
- WILFARTH, M., 1949. — *Die Lebensweise der Dinosaurier* (Stuttgart).
- WOODWARD, H., 1885. — *Iguanodon Mantelli* (Geol. Mag., London [3] II, pp. 10-15, pl. I).
- , 1895. — *Reconstruction of Iguanodon* (Id. [4] II, pp. 289-292, pl. X).
- YOUNG, C. C., 1935. — *On the Reptilian remains of the Tzelinching Formation near Chungking, Szechuan* (Bull. Geol. Soc. China, vol. XIV, p. 67).

3. Ouvrages spécialement consacrés au gîte de Bernissart et à la découverte des Iguanodons, ou qui s'y rapportent en partie.

- ARNOULD, G., 1878. — *Mémoire historique et descriptif du bassin houiller du Couchant de Mons* (Mons; in-4° de 210 pp., cartes, planches et coupes).
- BENEDEN (VAN), P.-J., 1878. — *Découverte de Reptiles fossiles gigantesques dans le charbonnage de Bernissart, près de Péruwelz* (Bull. Acad. Roy. Belg., 2^e sér., t. XLV, p. 578).
- BROECK (VAN DEN), E., 1898. — *Les coupes du gisement de Bernissart. Caractères et dispositions sédimentaires de l'argile ossifère du Cran aux Iguanodons.* (Bull. Soc. belge de Géol., Pal. et Hydrol., vol. XII, P.-V. pp. 216-243).
- , 1900. — *Les dépôts à Iguanodons de Bernissart et leur transfert dans l'étage Purbeckien ou Aquilonien du Jurassique supérieur* (Bruxelles, Hayez).
- , 1902. — *Nouvelles observations relatives au gisement des Iguanodons de Bernissart. 1^{re} partie : Etude critique sur les coupes et figures du gisement de Bernissart dressées et publiées par M. Ed. DUPONT* (Bull. Soc. belge de Géol., Pal. et Hydr., t. XIII [1899], P.-V., pp. 6-11 [extraits parus en 1902]).
- CORNET, L. F., 1878. — *Sur la rencontre d'ossements d'Iguanodon dans un accident du terrain houiller de Bernissart* (Ann. Soc. Géol. Belg., t. V [1877-1878], Bull., pp. CV-CVIII).
- , 1880. — *Sur les dépôts dits aachéniens du Hainaut et le gisement de Bernissart* (Bull. Soc. Géol. de France, 3^e sér., t. VIII, pp. 514-519).
- CORNET, J. et BRIART, A., 1867. — *Description minéralogique et stratigraphique de l'étage inférieur du terrain Crétacé du Hainaut* (Système Aachénien de DUMONT) (Mém. couronnés et des Savants étrangers, de l'Académie royale des Sc. de Belg., t. XXXIII, 46 pp., 2 pl.).
- , 1870. — *Notice sur les puits naturels du terrain houiller* (Bull. Acad. roy. Belg., 2^e sér., t. XXIX, n° 5).
- CORNET, J. et SCHMITZ, R.-G., 1899. — *Note sur les puits naturels du terrain houiller du Hainaut et sur le gisement des Iguanodons de Bernissart* (Bull. Soc. belge Géol., Pal. et Hydrol., t. XII [1898], Mém., pp. 301-318, pl. III-IV, et P.-V., pp. 196-253).
- DUPONT, E., 1878. — *Sur la découverte d'ossements d'Iguanodon, de poissons et de végétaux dans la fosse Sainte-Barbe du Charbonnage de Bernissart* (Bull. Acad. roy. Belg., 2^e sér., t. XLVI, pp. 387-408).
- , 1892. — *Le gisement des Iguanodons de Bernissart* (Bull. Soc. belge de Géol., Pal. et Hydrol., t. VI, P.-V., pp. 86-92).
- , 1897. — *Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique. Guide dans les collections, Bernissart et les Iguanodons* (Bruxelles, Polleunis & Ceuterick).
- PAUW (DE), F. L., 1902. — *Notes sur les fouilles du Charbonnage de Bernissart. Découverte, solidification et montage des Iguanodons* (Bruxelles).
- , 1898. — *Observations sur le gisement de Bernissart* (Bull. Soc. belge de Géol., Pal. et Hydrol., t. XII, P.-V., pp. 206-216).
- RENIER, A., 1923. — *Les gisements houillers de la Belgique. 10^e suite : Puits naturels* (Annales des Mines de Belgique, t. XXIV, pp. 959-978).
- Anonyme, 1899. — *Observations nouvelles sur le gisement et sur l'âge des Iguanodons de Bernissart. Communication préliminaire. (C. R. sommaire de diverses communications faites à la séance du 27 déc. 1898 de la Soc. belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie)* (Chronique scientifique, Bruxelles).

4. Travaux sur le matériel découvert à Bernissart.

- BERTRAND, C. E., 1903. — *Les Coprolithes de Bernissart. I. Les coprolithes attribués aux Iguanodons* (Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., n° 4).
- BOULENGER, G. A., 1881. — *Sur l'arc pelvien chez les Dinosauriens de Bernissart* (Bull. Acad. roy. Belg., 3^e sér., vol. I).

- BROECK (VAN DEN), E., 1901. — *Intéressantes découvertes pour la flore du gisement de Bernissart* (Bull. Soc. belge de Géol., Pal. et Hydrol., t. XV, P.-V., pp. 624-627).
- DOLLO, L., 1882a. — *Première note sur les Dinosauriens de Bernissart* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. I, pp. 161-178, pl. IX).
- , 1882b. — *Deuxième note sur les Dinosauriens de Bernissart* (Ibid., pp. 205-211, pl. XII).
- , 1883a. — *Troisième note sur les Dinosauriens de Bernissart* (Ibid., t. II, pp. 85-126, pl. III-V).
- , 1883b. — *Quatrième note sur les Dinosauriens de Bernissart* (Ibid., pp. 223-252, pl. IX-X).
- , 1883c. — *Note sur la présence chez les Oiseaux du « Troisième trochanter » de Dinosauriens et sur la fonction de celui-ci* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. II, pp. 13-18, 1 pl., et Bull. Sci. départ. Nord et pays voisins, t. XV, 2^e sér., 6^e ann., Paris, pp. 47-54).
- , 1883d. — *Première note sur les Crocodiliens de Bernissart* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. II, pp. 309-340, pl. XII).
- , 1883e. — *Les Iguanodons de Bernissart* (Bull. Scient. et Pédag. de Bruxelles, 3^e ann., n^o 2, pp. 25-34, 1 pl.).
- , 1884. — *Les découvertes de Bernissart* (Ann. Sc. géol., Paris, t. XVI, art. 6, pp. 1-14, pl. X).
- , 1885a. — *Première note sur les Chéloniens de Bernissart* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., t. III, 1884-1885, pp. 63-84, pl. I-II).
- , 1885b. — *Note sur le Batracien de Bernissart* (Ibid., pp. 85-96, p. III).
- , 1885c. — *Cinquième note sur les Dinosauriens de Bernissart* (Ibid., pp. 129-150, pl. VI-VII, et fig. dans le texte).
- , 1885d. — *Les Iguanodons de Bernissart* (Rev. Quest. Scient., Bruxelles, vol. XVIII, pp. 5-55).
- , 1885e. — *Conférence sur les Iguanodons et les Mosasaurus, au Musée royal d'Histoire naturelle de Bruxelles. Résumé* (Ann. Soc. scient. Bruxelles, 9^e ann., pp. 92-93; Extraits des P.-V.).
- , 1886a. — *L'appareil sternal de l'Iguanodon* (Ibid., pp. 664-673).
- , 1886b. — *L'appareil sternal des Dinosauriens* (Ibid., pp. 333-334).
- , 1886c. — *Sur un os particulier trouvé dans la mandibule de l'Iguanodon* (Ibid., 10^e ann., p. 66; Extraits des P.-V.).
- , 1886d. — *Le proatlas* (Rev. Quest. Scient., Bruxelles, vol. XX, pp. 334-335).
- , 1887a. — *Note sur les ligaments ossifiés des Dinosauriens de Bernissart* (Arch. Biol., t. VII, Gand, Leipzig et Paris, pp. 249-264, pl. VIII et IX; tiré-à-part 1886).
- , 1887b. — *Sur la signification du « trochanter pendant » des Dinosauriens* (Bull. Soc. belge de Géol., Pal. et Hydr., t. I, pp. 10-11 des P.-V. et Bull. Sc. France-Belgique, t. XIX, 3^e sér., 1^{er} vol., Paris 1888, pp. 215-224, 6 fig. dans le texte).
- , 1887c. — *Les ligaments ossifiés des Iguanodons* (Rev. Quest. Scient., Bruxelles, vol. XXI, pp. 305-307).
- , 1887d. — *Le sus-maxillaire de l'Iguanodon* (Ibid., p. 315).
- , 1888a. — *Sur les ressemblances entre les Dinosauriens et les Oiseaux* (Ann. Soc. sci. Bruxelles, 12^e ann., p. 78, extraits des P.-V.).
- , 1888b. — *Un nouvel Iguanodon* (Rev. Quest. Scient., Bruxelles, vol. XXIII, p. 647).
- , 1888c. — *Sur le Proatlas* (Bull. Soc. belge de Géol., Pal. et Hydr., t. II, p. 145 des P.-V., et Zool. Jahrb., Abt. Anat., u. Ontog. der Thiere, Bd. III, Iena, pp. 433-446).
- , 1888d. — *Le Sternum des Iguanodons* (Rev. Quest. Scient., vol. XXIII, pp. 327-328).
- , 1888e. — *Sur le centre du Proatlas* (Bull. Soc. Anthr. Bruxelles, t. VII [1888-1889], pp. 241-251, 3 fig. dans le texte).
- , 1892. — *Sur un nouveau type de Dinosaurien* (Bull. Soc. belge de Géol., Pal. et Hydr., t. VI, P.-V., pp. 10-13).
- ERTBORN (VAN), O., 1902. — *Le Musée de Bruxelles et les Iguanodons de Bernissart* (Anvers, 8 pages).

- HEILMANN, G., 1928. — *A restoration of Iguanodon bernissartensis* (*Palaeobiologica*, Bd. I, DOLLO-Festschrift, pp. 101-102, pl. IX).
- LAMEERE, A. et SEVERIN, G., 1897. — *Les Insectes de Bernissart* (*Ann. Soc. entomol. de Belg.*, t. XLI, p. 35).
- SEWARD, A. C., 1901. — *La Flore wealdienne de Bernissart* (*Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg.*, t. I, n° 1).
- TRAQUAIR, R. H., 1911. — *Les Poissons wealdiens de Bernissart* (*Id.*, t. VI).

TABLE DES MATIERES

	Page
PREFACE	7
I. — LE GITE WEALDIEN DE BERNISSART ET LA DECOUVERTE DES IGUANODONS	13
1878, une date dans l'histoire de la découverte paléontologique ...	16
Les conditions de gisement. Les « crans » ...	16
Age du gisement de Bernissart et particularités du terrain Wealdien ...	21
II. — EXTRACTION, MONTAGE ET MISE EN ŒUVRE DES MATERIAUX DECOUVERTS	25
Dégagement et préparation	25
Montage et exposition ...	26
Etudes faites sur le matériel	34
III. — LES IGUANODONS	39
Place des Iguanodons dans la phylogénie des Vertébrés inférieurs ...	39
Historique des connaissances sur les Iguanodons ...	43
Données morphologiques fournies par l'ensemble du matériel connu à ce jour ...	47
<i>Iguanodon bernissartensis</i> et <i>I. mantelli</i> ...	74
Structure osseuse ...	75
Attitudes et mode de vie des Iguanodons ...	75
Téguments externes	82
Moyens de défense .	82
Nutrition	83
Dimorphisme sexuel et reproduction	85
Essais de reconstitution .	88
Remarques sur les relations phylogéniques des Iguanodons	92
IV. — ECOLOGIE DES IGUANODONS DE BERNISSART, CAUSES POSSIBLES DE LEUR MORT COLLECTIVE	97
Reptiles ...	97
Amphibiens	101
Poissons ...	101
Insectes	109
Végétaux .	112
Coprolithes	112

	Page
Tableau systématique de la Flore et de la Faune du Wealdien de la Fosse Sainte-Barbe, à Bernissart ...	114
Le biotope wealdien de Bernissart ...	116
Causes possibles de la mort des Iguanodons à Bernissart ...	122
 V. — L'EXTINCTION DES DINOSAURIENS ET LES PROBLEMES DE L'EVO- LUTION BIOLOGIQUE ...	 127
Les Iguanodons et l'évolution des Vertébrés ...	127
Extinction des Dinosauriens. Ses causes probables ...	129
Les Iguanodons et l'adaptation ...	137
Rapprochement de la disparition des Dinosauriens avec des faits physiographi- ques de la biosphère ...	144
La Paléontologie et les problèmes que pose encore l'Evolution ...	147
 CONCLUSION ...	 151
 PLAN DU PALIER DU CRETACE INFERIEUR DE BELGIQUE ET NOTICES DE L. DOLLO ...	 153
 BIBLIOGRAPHIE ...	 159

