

Bull. Soc. belge de Géologie	T. 90	fasc. 3	pp. 175-189	Bruxelles 1981
Bull. Belg. Ver. voor Geologie	V. 90	deel 3	blz.175-189	Brussel 1981

PALEONTOLOGIE ET CLADOGENESE

par Edouard BONE (*)

Paléontologie et cladogenèse - ou, dans un vocabulaire plus banal et peut-être plus explicite, cette autre formulation du problème : comment la paléontologie permet-elle de comprendre l'apparition ou l'origine des grands groupes taxonomiques ?

1. Il faut dire d'emblée les limites dont souffre, et le privilège abusif dont jouit la discipline paléontologique à ce propos. Les limites d'une part : et elles sont considérables. Sauf accident ou exception, les paléontologistes ne disposent en effet que des caractères squelettiques des organismes concernés. C'est peu de chose. Même au biais des structures anatomiques, le squelette - quand il existe ! - ne constitue qu'un reste très pauvre : téguments, phanères, vaisseaux, muscles, viscères, cerveau, demeurent inconnus. Pour les êtres dépourvus de squelette interne ou externe, c'est donc habituellement le néant en matière de documentation paléontologique ... Par ailleurs, même appliqué au système osseux, le processus de fossilisation est rare et demeure hasardeux. Il n'affecte qu'une portion infinitésimale de la séquence biologique. Les lacunes de fossilisation sont énormes; mais les lacunes de sédimentation (résultat de l'érosion ...) vont appauvrir davantage encore le matériau par chance initialement disponible ! Sans compter que pour les périodes très anciennes - celles précisément qui concernent l'origine des grandes unités taxonomiques - l'intensité du métamorphisme aura souvent détruit (sous l'effet de la température, pression, cristallisation) le plus clair des documents fossilisés, les rendant du moins définitivement ininterprétables. "La terre a brûlé ses plus vieilles archives". La paléontologie n'aura donc que relativement peu à offrir en matière d'origine des grands groupes.

Par ailleurs - c'est le paradoxe et partiellement la conséquence des circonstances qu'on vient de dire - la paléontologie et plus largement les sciences morphologiques jouissent en ce domaine d'un privilège proprement abusif. D'abord, c'est un fait historique que les sciences morphologiques - la paléontologie, relayée ou complétée occasionnellement par l'anatomie comparée et l'embryologie - ont été pratiquées et donc développées bien longtemps avant

(*) Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie humaine, Université Catholique de Louvain, Bâtiment Mercator, Place Louis Pasteur 3 B-1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

l'accession des disciplines physiologique, biochimique, génétique, écologique et comportementale, toutes beaucoup plus jeunes. Si ces formes ont été étudiées depuis l'antiquité, les fonctions l'ont été nettement plus tard : pendant des siècles et de longues décennies, ces dernières ont donc peu ou prou contribué à l'interprétation et à l'analyse des êtres vivants. Il en résulte que nous disposons d'une masse encore beaucoup plus considérable de documents comparatifs dans le domaine de la morphologie, d'appréhension plus immédiate aussi bien et parfois exclusive, comme on l'a dit plus haut. Cette circonstance en cours de modification rapide, il est vrai, ne confère pas pour autant à la paléontologie ou à la morphologie une vocation spéciale en matière d'étude des origines des grands groupes. Tout au plus un privilège de fait, une sorte d'atout concret.

2. Origine des grands groupes : de quoi s'agit-il ?

Formulé en ces termes, la question vise habituellement la formation des embranchements, c.à.d. des phyla d'organisation fondamentaux du monde biologique, ou éventuellement, par extension, la genèse des classes et des ordres; par opposition au processus de spécialisation, qui s'attache à décrire la naissance des espèces et éventuellement, par extrapolation, des genres et des familles. Embranchements, classes, ordres, familles, genres, espèces : il s'agit de quelques catégories ou taxons plus importants de la hiérarchie taxinomique, emboîtés comme des poupées russes. Si l'on tombe assez aisément d'accord aujourd'hui sur la définition de l'unité inférieure, l'espèce, par exemple selon les termes proposés par MAYR (1942), c'est que l'espèce est, aux yeux de la biologie moderne et de la science de l'évolution, une réalité bien objective. Correspondant à la variabilité d'un ensemble de populations interfécondes, l'espèce est une entité réelle et objective. Encore faut-il observer que le critère de reproduction ou d'interfécondité est paléontologiquement inutilisable. Tandis que l'élément morphologique, si habituellement exploité, parce qu'il a la faveur des paléontologistes, n'est pas mentionné explicitement par MAYR. Dans des cas favorables, des populations de fossiles ont bien été analysées statistiquement comme le sont des populations vivantes, selon l'esprit et les méthodes de la nouvelle systématique. On pourrait citer ici les travaux de TINTANT (1966) sur l'ammonite jurassique *Kepplerites goverianus* ou sur le céphalopode *Kosmoceras* par exemple, dont il résulte que l'appellation d'espèce paléontologique ne devrait pas idéalement recouvrir un concept très différent de celui d'espèce biologique.

Au delà de cette entité objective, seule réalité évolutive, nos classifications ont nécessairement quelque chose d'arbitraire : les taxons qui sont proposés ont des limites plus ou moins floues. La taxinomie se fonde essentiellement sur la phylogenèse et elle a donné naissance à deux grands courants : cladistique et évolutif. L'expérience pourtant n'a que trop manifesté les incertitudes et les hésitations de la phylogenèse. Il a été dès lors suggéré de fonder plutôt la classification sur les ressemblances objectivement constatées entre organismes, et de développer ainsi une taxinomie phénétique, laquelle, bien qu'établie indépendamment de toute conception phylogénétique préalable, peut du moins fournir une information sur les phylogenèses et par là-même, favoriser une approche descriptive, voire interprétative des phénomènes évolutifs.

3.

Mais quoiqu'il en soit, de proche en proche, à travers le genre et la famille, nous allons remonter à des taxons supérieurs : l'ordre, la classe et l'embranchement. Et c'est à propos de leur validité, qu'on pose alors la question de la documentation paléontologique concernant leur origine. Il faut observer que face à la définition précise de l'espèce biologique, les concepts d'embranchements, de classe- voire d'ordre paraissent flous. Soit le taxon supérieur, embranchement. L'embranchement est plus décrit que défini :

plan d'organisation fondamental, sur la base duquel les biologistes parviennent à répartir le monde vivant, actuel et fossile, en une vingtaine ou une trentaine de types généraux. SIMPSON, GRASSE et RENSCH adoptent le même type de raisonnement : il existe dans la nature un nombre relativement restreint de thèmes fondamentaux. Ces embranchements ou phyla ou clades représentent des plans ou des niveaux distincts d'organisation anatomique, avec toutes les possibilités fonctionnelles qu'ils comportent. Ce sont les spongiaires, les coelentérés, les mollusques, les échinodermes, les arthropodes, les chordés ... Ainsi le phylum des chordés par exemple (qui rassemble les vertébrés et quelques autres types mineurs) groupe au sein des êtres triploblastiques, à symétrie bilatérale, les animaux chez lesquels se trouvent superposés, dans un plan sagittal, un axe nerveux tubulaire, une corde dorsale, un tube digestif percé antérieurement de fentes viscérales paires, qui le font communiquer avec l'extérieur. La présence simultanée de ces caractères définit un plan structural fondamental, différent de celui des arthropodes ou des mollusques. Plan si fondamental et si général qu'il décrit finalement des ensembles très hétérogènes. Il s'agit, nous dit-on, de groupes indépendants, correspondant à un type défini de structure au sein desquels se développe une évolution autonome et fermée.

Si il y a accord substantiel sur cette division grossière du règne vivant, il faut reconnaître que le type défini de structure est plus appréhendé que cerné avec précision. On reconnaît unanimement que l'origine de ces embranchements est paléontologiquement, dans l'état actuel de nos connaissances du moins, rigoureusement inobservable. En effet, dès l'Antécambrien, il y a 600 millions d'années en tous les cas, ces grands types structuraux se présentent déjà réalisés. Seuls Bryozoaires, Coraux et Cyclostomes ne seront repérés qu'à l'Ordovicien moyen, il y a tout de même 460 millions d'années. C'est ainsi que récemment GLAESSNER a pu décrire une faune assez riche dans le gisement australien précambrien tardif d'Ediacara : à côté de six genres de méduses, des coelentérés pennatulides, des vers annelés, des échinodermes (?) à symétrie spéciale, tous organismes suffisamment individualisés déjà. Sur les mécanismes et les circonstances de l'origine de l'embranchement, faute de documents paléontologiques, nous balbutions. Ces clades sont-ils reliés par la base, - la tige restant seulement inconnue ? Constituent-ils plutôt autant de processus évolutifs indépendants ? La documentation paléontologique était jusque tout récemment nulle ; on était livré à l'hypothèse. Les uns, d'orientation d'esprit plus critique et exigeante sans doute, se contentaient d'observer sans plus l'existence juxtaposée et autonome d'autant de clades sans lien apparent ; les autres, les plus nombreux, postulaient leur commune origine, justifiant l'"effacement des pédoncules évolutifs" par l'impossibilité pour des organismes aussi fragiles en leur début de se fossiliser, ou pour d'éventuels fossiles aussi anciens de résister au métamorphisme auquel ils auraient été soumis. Satisfaits d'avoir ainsi expliqué les "lacunes", ils risquaient alors des hypothèses d'origine, à partir de la considération de certaines larves et le jeu de certains processus de paedomorphose ou de néoténie ... Suppositions, hypothèses et opinions, ingénieuses et séduisantes sans doute, dont on n'a que rarement le moyen d'apprécier le degré de vraisemblance.

Depuis on signale pourtant quelques documents paléontologiques, énigmatiques encore et bien malaisément interprétables : dans la faune antécambrienne d'Ediacara, déjà signalée il y a *Paravancorina*, pré-arthropode à certains caractères très archaïques annéliens : larve géante ou véritable descendant d'une souche anélide ? On connaissait par ailleurs dans le Cambrien supérieur un monoplacophore, sorte de patelle à insertions paires, d'origine et de signification problématique. Mais voilà qu'à 3.700 m de profon-

deur, dans le Pacifique, au large des côtes du Mexique, on découvre maintenant *Neopilina*, toujours vivant, dont l'organisation segmentaire (muscles et néphridies disposés par paires) suggère une anatomie intermédiaire entre le mollusque et le ver annélide, qui permettrait d'interpréter le monoplacophore cambrien et de jeter ainsi un pont entre deux embranchements, jusque là bien autonomes ... Et encore, *Aysheaia*, découvert dans le Cambrien moyen de la Colombie britannique, qui propose une commune origine des annélides et des arthropodes ... Indications timides, encore que suggestives, mais c'est peu de chose, trop peu en tous les cas pour permettre de vraiment comprendre, sur base paléontologique, la cladogenèse au niveau des embranchements ou des phyla. Retenons seulement que dès le Précambrien, les types fondamentaux de structure sont tous présents, mais que nous n'en pouvons, provisoirement du moins, questionner la genèse.

4. Impuissants à s'exprimer sur l'origine des taxa à ce niveau tout à fait supérieur, le paléontologiste réduit alors ses prétentions et interroge le niveau de la classe. La classe est un groupement à définition encore très générale, marquée par l'addition de caractères plus précis au plan fondamental, sans pour autant tomber dans aucune spécialisation vraie. Au sein du phylum des Chordés par exemple, la classe incorpore en principe les caractères fondamentaux de l'embranchement mais y superpose un plan d'organisation plus concret. C'est à dire qu'à l'axe nerveux tubulaire, à la corde dorsale, au tube digestif à fentes pharyngiennes (définissant l'embranchement des Chordés), viennent s'ajouter des caractères structuraux ultérieurs, intéressant les arcs du squelette viscéral, les appendices pairs, la structure embryonnaire et le type d'articulation de la mâchoire. Sur cette base on distingue aujourd'hui 5, ou 10 ou 12 ou 17 classes. Poissons, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux, Mammifères : eût-on dit jusqu'en 1927, avant les études de STENSIÖ sur les cyclostomes; Céphalochoordés, Urochordés, Thalliactés, Appendicularia, Agnathes, Elasmobranchiomorphes, Acanthodiens, Actinoptérygiens, Dipneustes, Crossoptérygiens, Anoures, Urodèles, Sauropsidés, Reptiles, Reptiles mammaliens, Oiseaux et Mammifères, pour les puristes d'aujourd'hui. Pour simplifier l'exposé, limitons l'enquête au sous-phylum des vertébrés proprement dits : le corps est divisé en trois régions (la tête, le tronc et la queue); on y repère la présence d'un squelette interne cartilagineux ou osseux et un coeur ventral à quatre cavités embryonnaires. Adoptons la division, peut-être insatisfaisante mais classique en six classes : Agnathes, Poissons, Amphibiens, Reptiles, Mammifères et Oiseaux. Dans l'état actuel de nos connaissances, ces classes ont apparu en succession, à partir de l'Ordovicien, il y a 460 millions d'années, dans un ordre qu'on pourrait estimer "naturel", sur la base d'une complexité croissante : les Agnathes à l'Ordovicien moyen, les Poissons au Silurien, les Amphibiens au Dévonien, le stock ancestral des Reptiles au Pennsylvanien inférieur, les Mammifères au Trias supérieur (180 millions d'années) et les Oiseaux au Jurassique (130 millions d'années).

L'évolution se poursuit sans doute aujourd'hui, mais à l'intérieur des clades dont seul le sommet est encore bourgeonnant. Pour CUENOT (1940 et 1952), l'évolution cladique est même terminée, puisqu'aucun type de structure cladique véritablement nouveau (phylum) n'est même apparu depuis 600 MA, les embranchements remontant tous au Précambrien. A l'échelle de la classe, d'aucuns estiment qu'il faut du moins reconnaître un freinage de l'évolution : car c'est bien vrai que la cladogenèse est, à ce niveau, stationnaire sinon bloquée depuis le Jurassique, avec l'apparition des premiers oiseaux. Pour WOLTERECK (1940), il est inconcevable que de nouveaux plans de structure puissent encore se manifester sur le tronc dominant de la vie : la production de nouveaux types somatiques est de toute évidence révolue, estime-t-il. Il n'y a aucune indication que

des types différents de vie puissent apparaître dans l'avenir et tout parle contre pareille hypothèse. von HUENE (1940) de son côté estime que la phylogenèse ne peut se poursuivre indéfiniment. Elle a sans doute atteint son terme matériel, "puisque aujourd'hui il n'existe plus de groupe non spécialisé, phylétiquement en état de germination". Peu importe après tout ici qu'il ne faille peut-être plus attendre l'apparition d'une nouvelle classe parmi les Vertébrés. Du moins possédons-nous, avec les Amphibiens, les Reptiles, les Mammifères et les Oiseaux une abondante documentation paléontologique pour nous renseigner sur la manière dont la cladogenèse a fonctionné dans le passé au niveau des classes. On y viedra plus bas.

5. Mais auparavant, et pour compléter la reconnaissance de notre terrain d'analyse, il y a lieu de s'arrêter encore à un palier ultérieur de la cladogenèse : celui de la formation des ordres. A ce niveau, d'utilisation et de signification différente aussi bien dans les différentes classes, spécialisation et idiomorphon ou type morphologique se manifestent plus explicitement. Il est vain de proposer aucune définition, car elle nes'appliquerait sans doute qu'à un seul cas, de toute manière trop particulier. On suggérera plutôt un exemple, pris dans la classe des Mammifères. On compte dans la faune moderne actuelle une douzaine d'ordres différents de mammifères placentaires. Il faudrait y ajouter les marsupiaux, et quelques ordres supplémentaires aussi, représentés seulement par des formes fossiles : en tout, vingt-huit ordres pour certains zoologistes récents qui ont sans doute été le plus loin dans l'éclatement taxinomique de la classe des Mammifères.

Les carnivores Fissipèdes actuels et les Ongulés récents (Périssodactyles et Artiodactyles) constituent bien deux groupements majeurs, rigoureusement différenciés et aisément identifiables par un enfant dans la faune moderne, par une série de caractères non équivoques. Alimentation carnée, pied griffu, large canine et paire de carnassières d'un côté, chez le putois ou le lion par exemple; diète végétale, pied à sabot, molaires broyeuses de l'autre, chez le cheval ou l'hippopotame. Mais on possède aujourd'hui une documentation fossile abondante relative aux formes ancestrales de ces Fissipèdes et Ongulés modernes, à travers tout le Cénozoïque, depuis le Paléocène inférieur, soit sur une période de 60 à 70 MA. Or elle montre que les ancêtres des Carnivores, les Créodontes, et les Condylarthres, ancêtres des ongulés, du début du Tertiaire étaient beaucoup moins clairement distinguables : ils étaient relativement peu différenciés et à beaucoup de points de vue très proches les uns des autres, affectés souvent des mêmes caractères : même formule dentaire, type très voisin de denture adaptée, semble-t-il, à une diète omnivore; de part et d'autre membre pentadactyle, déterminant sûrement une marche analogue sinon identique. Carnivores et Ongulés, c.à.d. Créodontes et Condylarthres du Paléocène étaient sans doute plus proches l'un de l'autre que ne le sont aujourd'hui Mustélidés et Viverridés, deux familles à l'intérieur de l'ordre moderne des Fissipèdes. Tel genre paléocène, *Protogonodon* compte une espèce dont les spécialistes font volontiers un carnivore, et une autre espèce généralement reconnue comme une forme ongulée ! La famille des Arctocyoniidés est rangée par COLBERT (1955) parmi les Créodontes, tandis que ROMER (1966) la situe parmi les Condylarthres. Quelle est dès lors la signification de ces étiquettes modernes appliquées à des faunes anciennes ?

6. Deux questions se proposent à ce moment de la réflexion, étroitement liées l'une à l'autre :

a) Le première concerne l'objectivité des groupements concernés, ces taxa supérieurs de l'organisation systématique - ordres déjà

on vient de le suggérer, mais à fortiori classes et embranchements;

- b) au delà, le sens même de la question formulée à leur propos dès l'ouverture de cette note, relativement à l'apparition de ces grands groupes.

Et d'abord quant à la réalité objective des taxa supérieurs. Car il n'y a pas de sens à parler de l'apparition d'un quelque chose qui n'aurait pas consistance concrète dans le monde zoologique ou se réduirait finalement à une pure notion conceptuelle. On l'a dit plus haut : la première réalité objective impliquée dans l'évolution, c'est l'espèce à travers l'individu sans doute. Les catégories supérieures d'embranchement, de classe et d'ordre sont depuis un siècle à ce propos l'objet d'une interminable querelle. Avec MÖBIUS (1886) déjà (et on pourrait inscrire à son école, AGASSIZ, CLAUS, BESSEY, JEST, et plus récemment MARTIN et DIELS), seul l'individu est réel : tout le reste n'est que concept exprimant seulement certaines relations. Il serait donc vain d'essayer de conférer aucune réalité aux catégories taxinomiques. Vers la même époque pourtant NÄGELI (1865) au contraire, loin d'y voir des abstractions, considère genres et taxa supérieurs comme des entités concrètes, groupements de formes qui ont une commune origine. HÄCKEL (1866) estime que seul les divisions supérieures, phyla ou embranchements, peuvent bénéficier du statut de réalité objective. Progressivement pourtant la situation s'est largement retournée. La plupart des auteurs modernes n'accordent statut d'entité objective qu'à l'individu et à l'espèce, réduisant les catégories supérieures à de pures constructions subjectives et plus ou moins arbitraires. PLATE (1914), DELPINO, KERNER, BURMEISTER, RENSCH (1934), KINSEY, CLAUS-GROBEN-KÜHN, à quelques nuances près, s'expriment de la sorte. SIMPSON (1951) invite à s'abstenir des épithètes "réel", "naturel", "objectif" pour qualifier les catégories taxinomiques.

Si la discussion relative au caractère objectif ou réel de la catégorie supérieure a suscité des avis si diamétralement opposés, c'est qu'elle a débuté il y a plus d'un siècle, avant même que la documentation paléontologique d'une part, et son interprétation à la lumière des théories évolutives de l'autre ne soit disponible. Replacée aujourd'hui dans la flèche du temps, on voit la catégorie - embranchement, classe ou ordre - s'épuiser et se dissoudre au fur et à mesure qu'on remonte l'axe de la durée. On a suggéré plus haut combien les notions de fissipède et d'artiodactyle par exemple, très précises, consistantes et significatives dans leur application à la faune moderne, se confondaient au Paléocène. Les "réalités" qu'elles recouvrent aujourd'hui se diluent sous les yeux du paléontologiste qui interroge le monde des mammifères du début du Paléogène.

Quel est donc le sens de la question de celui qui s'interroge sur l'origine des grands groupes ? Ne suppose-t-il pas erronément que le groupe, tel qu'il le reconnaît et le définit dans le monde zoologique d'aujourd'hui, existait déjà il y a 50, 200 ou 600 millions d'années, et que dès lors il a commencé comme tel. Posée dans ces termes, la question est fautive. Elle n'a donc pas de réponse ...

Or c'est ici qu'en dépit de ses limitations, la documentation paléontologique qui balise l'histoire d'un groupe révèle du même coup que nos diagnoses sont toujours trop courtes : elles sont des sections artificiellement pratiquées le long de l'axe du temps et décrivent un moment plus ou moins épais peut-être, mais forcément ponctuel et isolé, au sein d'une coulée. Ces diagnoses sont donc nécessairement inutilisables avant comme après ce segment ar-

bitrairement choisi de la durée biologique. Comment s'étonner dès lors de ces innombrables gêneurs de la Paléontologie : Thérapside, Dicynodontes, ou autres reptiles mammaliens du Permo-Trias, *Cynognathus*, *Diarthrognathus*, Ictidosauriens - ni reptiles avoués, ni mammifères francs, définitifs inclassables ou *incertae sedis* par vocation ! Ou encore *Jamoytius* du Silurien d'Ecosse, Ichthyostégidés du Dévonien du Groenland, *Protobatrachus* du Trias inférieur de Madagascar, *Archaeopteryx* des calcaires jurassiques de Solenhofen ou de Eichtätt, et tant d'autres, car ils sont légion; or on ne s'arrête en général qu'aux plus fameux, à la jointure des embranchements ou des classes précisément.

7. L'apparition de structures nouvelles, c.à.d. de paliers ou niveaux d'intégration de plus en plus complexes, ne saurait être méconnue : typogénèse ou macroévolution, mégagénèse aussi, pour reprendre un concept utilisé par ZUCKERHANDL, HIERNAUX, RUFFIE et SCHINDEWOLF. Indubitablement distincts et discontinus à leur niveau d'achèvement, ces paliers ont-ils été atteints par bonds, ainsi que le suggère parfois le vocabulaire de "saut évolutif" ou d'"émergence" ? S'inspirant des mécanismes mutationnels mis en lumière depuis un demi-siècle surtout, dans le cadre de la théorie néodarwinienne de l'évolution, GOLDSCHMIDT (1944) avait imaginé des "mutations systématiques", transformant de fond en comble les plans d'organisation : elles seraient à l'origine des nouveaux embranchements, et, pourquoi pas, des classe voire des ordres. Or il faut se rendre à l'évidence : jamais nulle part, de pareilles mutations n'ont été observées.

L'impression de bond évolutif affectant le processus ana- ou clado-génétique, surtout lorsque ce dernier achemine vers un type structural nouveau, a été parfois suggérée par la paléontologie elle-même. Mais il y a sans doute là une illusion, parfaitement débusquée aujourd'hui.

Elle résulte d'une double circonstance :

- a) la discontinuité entre deux formes peut souvent n'être qu'apparente et purement subjective, c.à.d. dans le chef de l'observateur. C'est le cas lorsqu'elle découle de la façon dont le paléontologiste définit le type concerné : une approche typologique, à partir d'une base étroite, court nécessairement le danger d'enfermer les structures dans des cadres trop hermétiques. Chaque fois qu'une approche populationnelle peut lui être substituée, la lignée évolutive continue se rétablit spontanément.
- b) parfois pourtant, il y a discontinuité objective dans la série morphologique recueillie le long d'un même profil stratigraphique. Ce hiatus vrai a souvent été interprété comme l'indication d'un bond évolutif". On sait en réalité aujourd'hui que trois circonstances peuvent intervenir créant cette "impression" de discontinuité morphologique : lacune de sédimentation, absence de fossilisation, substitution aussi d'une forme à une autre, par jeu de la compétition ou d'une modification climatique.

En réalité on n'assiste sans doute jamais à l'apparition d'un nouveau type d'organisation (embranchement, ordre ou classe), mais seulement à l'apparition d'une espèce, à l'aube d'une longue série dont le taxinomiste, des millions d'années plus tard, reconnaîtra qu'elle est à l'origine d'un nouveau type d'organisation. C'est dans ce sens qu'il faut sans doute comprendre HEBERER (1958) qui estime que la distinction entre micro- et macroévolution correspond à une non-réalité", et NACHTESHEIM qui pense que les lois sont les mêmes qui commandent l'une et l'autre. "Etudier l'apparition et l'évolution d'une classe est un vocable abrégé, écrit DEVILLERS (1973). Le seul être évolutif est la population, et les

taxons superspécifiques n'ont d'existence qu'à partir des espèces qui les constituent. Néanmoins lorsque par évolution à partir d'un ensemble ancestral, se sont constituées des espèces assez nombreuses, dont chacune porte assez de caractères radicalement différents de ceux de l'ancêtre pour qu'un état structural nouveau puisse être reconnu, alors nous admettons qu'une classe apparaît". Mais cette classe (ou cet ordre) n'apparaît que rétrospectivement et toujours, semble-t-il, à travers l'espèce; car le mécanisme évolutif joue exclusivement à l'intérieur du cadre de l'espèce. Et dans certains cas particulièrement favorables, la paléontologie peut l'établir.

8. On prendra comme exemple de l'apparition d'une classe, le lent modelage de la forme mammalienne à partir des Reptiles Synapsides Pélycosauriens. Le processus s'est développé sans à-coups, presque insensiblement et s'étend sur quelque 80 à 100 millions d'années. Les premières manifestations de cette évolution sont repérées vers la fin du Carbonifère parmi les formes les plus archaïques et non spécialisées de Théromorphes Ophiacodontes. L'évolution peut être considérée comme définitivement engagée, au Permo-Trias, dans divers lignages parallèles et autonomes de Reptiles Synapsides. Elle va se poursuivre jusqu'au Rhétien ou Jurassique inférieur. Il est remarquable que la progressive acquisition des caractères mammaliens n'a pas été le privilège d'une lignée particulière, mais correspond à une tendance manifestée, à des degrés divers, dans tous les ordres des Thériodontes : tous ont participé à cette mammalisation, s'engageant parfois dans des spécialisations excessives et sans lendemain, bientôt terminées en cul de sac; mais parvenant à deux reprises du moins, et de manière indépendante, chez les Ictidosauriens et les Tritylodontes, à s'installer avec succès au palier mammifère.

Plusieurs phénomènes, en étroite corrélation, sont à la base de cette acquisition de la structure mammalienne. Sans vouloir ici entrer dans le détail de cette évolution, on citera du moins :

- (1) la diminution des os de la voûte crânienne, par disparition ou fusionnement des nombreux éléments constituant le crâne reptilien;
- (2) la modification corrélatrice des rapports topographiques entre les os;
- (3) le dédoublement du condyle occipital;
- (4) le cloisonnement de la cavité bucale dans le sens transversal par un palais secondaire;
- (5) la denture se différencie en incisives, canines et dents jugales, avec tendance à la pluriradiculativité des dents postcanines qui deviennent broyeuruses;
- (6) évolution de la mandibule par accroissement du dentaire et déplacement des insertions musculaires;
- (7) l'acquisition surtout d'un nouveau mode d'articulation de la mandibule avec le crâne: tandis que chez le reptile la suspension se fait par le carré et l'articulaire, c'est une articulation dentaire-squamosal qui assume cette fonction chez le mammifère;
- (8) la colonne vertébrale se différencie en deux régions nettement distinctes, dorsale et lombaire;

(9) modification des membres, qui changent d'orientation, s'allongent et deviennent progressivement porteurs.

Or depuis les premiers Synapsides et Thérapsidés, à travers les divers lignages de Thériodontes, on peut poursuivre la progressive apparition de ces attributs mammaliens, selon une allure tâtonnante d'évolution en mosaïque. Ce lent phénomène d'envahissement et de graduelle installation de la structure nouvelle a souvent été décrit avec un luxe de détails techniques qu'il serait fastidieux de reprendre ici.

Comme dans une ontogenèse, dans chaque lignage, les caractères les plus généraux sont les premiers à apparaître; puis viennent ceux qui manifestent les débuts de la spécialisation mammalienne. C'est précisément chez les Trytilodontes et les Ictidosauriens, les deux infra-ordres les plus tardifs (Trias supérieur et Infralias respectivement), que se trouvent réunis en plus grand nombre les caractères mammaliens en pression. KÜHNE (1956) en retient dix dès le Trias moyen et supérieur, apparus quelque part dans un des lignages; ils concernent l'olécrâne, le tuber calcis, l'épiptérygoïde, le palais secondaire, le double condyle occipital, la fermeture du trou pinéal, la perte de la barre postorbitaire, la fermeture du foramen ectocondyloïde, l'acromion et la formule phalangienne. On pourrait y ajouter l'extension du dentaire, la réduction des os postdentaires, la différenciation des côtes, l'apophyse odontoïde de l'axis, l'ilium préacétabulaire, l'échancrure cotyloïde. A aucun moment, même le plus tardif, de cette histoire des Reptiles synapsides, aucun thériodonte ne réunit en lui l'ensemble de ces caractères. *Dimetrodon*, *Cynognathus*, *Bienotherium*, *Oligokyphus*, *Tritylodon*, les mieux connus parmi ces Thériodontes du Permo-Trias, exhibent chacun un certain nombre de ces caractères. Avec *Diarthrognathus broomi*, un Ictidosaurien du Trias supérieur de l'Orange, on possède de une exceptionnelle forme de transition : la mandibule se trouve nantie de deux articulations avec le crâne : l'une reptilienne (carré-articulaire), l'autre mammalienne (dentaire-squamosal) ! D'où son nom : *Diarthrognathus*. S'il était jadis facile de séparer la classe des reptiles de celle des Mammifères sur la base de leur articulation au crâne, apparemment tout à fait caractéristique, la découverte de cette étrange forme de passage, rend la coupure difficile, mais confirme du même coup les racines reptiliennes de la classe des Mammifères.

La découverte de *Diarthrognathus*, le reptile à double articulation mandibulaire, mérite bien quelque commentaire, car elle est particulièrement significative pour notre propos. Il y a longtemps que l'on savait que l'articulation de la mandibule et du crâne était caractéristique des deux classes : chez les Reptiles, elle fonctionne entre le carré et l'articulaire; chez les Mammifères, entre le squamosal et le dentaire. On savait aussi par l'anatomie comparée et l'embryologie que certains os figurant dans l'articulation de la mâchoire des Reptiles se retrouvaient dans l'oreille moyenne des Mammifères, y constituant la chaîne des osselets (marteau, enclume et étrier), tandis que certains os du crâne et de la mâchoire inférieure, non concernés chez les Reptiles par la mécanique de l'articulation, se retrouvent chez les Mammifères, engagés dans cette fonction. Des homologues avaient ainsi été établies depuis le début du XIXe siècle entre le marteau de l'oreille moyenne du mammifère et l'articulaire des reptiles (MECKEL, 1820), entre l'enclume et l'os carré (CARRUS, 1818), entre l'étrier et la columelle, entre l'os tympanique et l'angulaire (VAN KAMPEN, 1905) : l'ensemble de ces "homologies" constituait le fondement de la théorie de REICHERT-GAUPP. Mais cette hypothèse n'était pas paléontologiquement documentée. Y avait-il vraiment eu "passage évolutif" ?

La théorie synthétique supposait une lente transformation, étendue sur des millions d'années, pour passer du modèle reptilien au modèle mammalien. D'aucuns objectaient pourtant que les formes de transition postulées n'auraient pas été réalisables. Certaines espèces n'auraient-elles pas perdu leur ancienne articulation mandibulaire reptilienne pour réaliser la nouvelle oreille moyenne du mammifère, sans que l'articulation n'ait eu le temps d'être suffisamment formée ? De manière caricaturale, ils demandaient : "Ces animaux intermédiaires, postulés mais inconnus, ne risquaient-ils pas de ne plus manger pour pouvoir entendre ?" (DEVILLERS, 1981). A la place de ces changements progressifs, d'autres envisageaient une "création", des "bonds évolutifs", des "mutations systématiques". Solutions tout aussi gratuites ...

Or la paléontologie nous démontre désormais, avec précision, que les changements progressifs ont réellement eu lieu chez les ancêtres des Mammifères. Nous connaissons aujourd'hui, au moins pour l'articulation mandibulaire, sinon encore pour l'oreille moyenne, presque le pas-à-pas de cette transformation de l'organisation reptilienne à l'organisation mammalienne. Une série exceptionnellement documentée établit en effet que les transformations structurales se sont effectivement réalisées, sans altérer la viabilité des acteurs de cette histoire. Les deux transferts ne se sont pas effectués simultanément, mais l'un après l'autre, celui de l'articulation mandibulaire d'abord, celui de l'oreille moyenne ensuite. L'ensemble du processus s'échelonne sur près de 120 MA.

Dimetrodon, *Thrinaxodon*, *Cynognathus* et *Diarthrognathus* sont autant d'étapes jalonnant l'itinéraire de la transformation. Chez *Dimetrodon*, l'os dentaire de la mandibule occupe déjà les deux-tiers de la structure au lieu de la moitié chez un Reptile ordinaire. Le carré est très grand encore et rencontre l'articulaire. Ce dernier os présente un prolongement incurvé vers le bas : le processus rétro-articulaire. L'angulaire présente une expansion latérale : la lame réfléchie. Toutes ces structures nouvelles se retrouveront ultérieurement dans l'oreille moyenne des Mammifères. Chez *Thrinaxodon*, le carré est tout petit. L'articulaire présente une cavité pour l'articulation avec le carré. Le dentaire occupe presque toute la mandibule. Chez *Cynognathus*, on observe la réduction du groupe des os post-dentaires à une baguette fixée sur le dentaire tout au long de la mandibule. Chez *Diarthrognathus*, le transfert d'articulation est en cours de réalisation : côte à côte fonctionnent l'articulation reptilienne et la nouvelle, mammalienne. Le processus articulaire du dentaire dessine un condyle rudimentaire, qui s'appuie dans une cavité de l'os squamosal. Les deux articulations fonctionnent sur un même axe transversal, seule solution mécaniquement possible. L'achèvement du transfert se produit au Jurassique : l'articulation mammalienne est désormais seule à subsister; c'est *Morganucodon*.

La documentation concernant l'oreille moyenne est moins complète à ce jour : la fragilité des os tympaniques en est sans doute partiellement responsable. Mais il n'est plus douteux que le processus de transfert a eu lieu et que les homologues suggérées jadis par l'anatomie comparée sont maintenant confirmées par le cheminement évolutif tel qu'il est balisé par la paléontologie. Les analyses d'ALLIN (1975), de CROMPTON et PARKER (1978), de DEVILLERS et MAHE (1980) sont décisives en la matière.

9. Comment faut-il finalement interpréter les unités systématiques supérieures dans la perspective d'en expliquer l'origine ? En faire des groupes phylétiques naturels, d'importance taxinomique considérable, risque de faire aborder le problème par le mauvais bout : car l'érection d'un taxon ne saurait que résulter d'une décision rétrospective, possible seulement lorsque le groupe est déjà

suffisamment constitué au terme d'une longue évolution. Prétendre le définir sur la base d'un certain nombre de caractères-clé n'est guère plus raisonnable : car il y a tout lieu de croire que ces caractères ne sont pas présents dès l'origine; qu'ils sont seulement inchoatifs et donc éventuellement indéchiffrables, avant que le groupe n'ait atteint une suffisante spécialisation et identité. Faut-il plutôt comprendre le taxon supérieur comme un état particulier d'adaptabilité à une large frange de paysages adaptatifs ? C'est la perspective de SIMPSON et WRIGHT qui font coïncider l'origine du groupe avec l'occupation de telle nouvelle zone adaptative : ce ne serait que plus tard, en raison du développement et de la prolifération du plan structural dans cette zone, que le type concerné deviendrait type fondamental, méritant l'inscription dans un taxon élevé, embranchement, classe ou ordre.

On voudrait reprendre ici la définition de l'évolution proposée par MAYR (1979) : "Evolution ist ein Vorgang oder eine Folge von Ereignissen, welcher bzw. welche eine starke Richtungskomponente aufweist". Cette composante directionnelle, essentielle au changement évolutif, s'exprime paléontologiquement dans les phylogénèses. Celles-ci combinent normalement deux processus : anagénèse d'une part, qui dit apparition et transformation de caractères; cladogénèse de l'autre (Stammverzweigung, dans le vocabulaire de RENSCH, 1954) c.à.d. la multiplication du nombre des lignées et des groupes. (HUXLEY, 1956, utilise de surcroît le concept de stasigénèse pour qualifier la situation particulière d'une lignée qui persiste seulement dans le temps, sans se modifier ni se ramifier). Anagénèse et cladogénèse peuvent jouer sans doute à des niveaux et selon des amplitudes très diverses. Selon le cas, la phylogénèse qui les combine traduira la micro- ou la macroévolution.

La microévolution est aujourd'hui, sur le plan des mécanismes, la mieux étudiée. Les processus en sont largement démontés. Ils se déroulent à l'intérieur de l'espèce biologique, entraînant la formation de races géographiques et écologiques et pouvant même aboutir, à la faveur d'un isolement, à la constitution d'espèces distinctes. Au delà de l'espèce biologique, on parle de macro- ou de mégaevolution, éventuellement de typogénèse (SCHINDEWOLF). Elle se traduit par l'apparition de nouveaux groupes systématiques supérieurs, leur développement et éventuellement leur extinction. Ainsi, lorsque la paléontologie propose l'apparition successive, de l'Ordovicien au Jurassique, des classes d'Agnathes, de Poissons, d'Amphibiens, de Reptiles, de Mammifères et d'Oiseaux, et leur développement respectif jusqu'aux représentants actuels, elle reconnaît au niveau de la mégaevolution un phénomène cladogénétique de bifurcation en même temps qu'un processus anagénétique de transformation morphologique. Pareille macroévolution se distingue donc nettement de la microévolution intra- ou subs spécifique : la transformation morphologique de l'anagénèse couvre un domaine plus vaste, franchement transspécifique; des paliers nouveaux sont reconnus à l'apparition de chaque nouveau type structural, avec les indéniables "progrès" qu'ils traduisent (si suspect, subjectif et malaisément mesurable le concept peut-il paraître !). D'aucuns ont pensé que la distinction entre micro- et macro-évolution entraînait de surcroît des mécanismes différents, propres à la mégagenèse, responsables du caractère transcategorial de l'anagénèse et de la cladogénèse décrite. Il n'en est rien !

10. La plupart des phyla font leur apparition avec un nombre relativement petit de types et n'arrivent que progressivement à une diversité appréciable. Pourtant il n'est pas rare qu'une phase de cladogénèse particulièrement intense se manifeste dès le début de l'histoire du groupe, suivie d'une période plus longue où

l'anagenèse devient le processus dominant de l'évolution. Le développement est alors plus régulier, favorisant quelques lignages plus réussis et des formes plus stables. L'hyperspécialisation toutefois peut s'instaurer, déterminant la dégénérescence et l'extinction du groupe. Pareil schéma évolutif avait été déjà suggéré par HAECKEL qui parlait d'epacmè, d'acmè et de paracmè de l'évolution. Plus récemment, dans un contexte renouvelé, il est repris par les paléontologistes, notamment par JAECKEL, PAVLOV, WETEKIND et ROMER lui-même. L'évolution adaptative - on l'a souvent fait remarquer - diversifie à l'extrême à partir d'un schéma commun. Elle est incapable de créer du vraiment neuf. Elle hypertrophie ou elle supprime, elle n'invente et n'innove pas. Sans doute est-elle expansive : mais c'est en réalité un processus de sénescence; c'est une évolution sans espoir, a-t-on dit. "La création suppose comme un retour en arrière, un véritable rajeunissement, qui désenclave et libère de la spécialisation". On parle de "dédifférenciation qui fait retrouver des potentialités et permet un nouveau bond évolutif vers un palier à partir duquel l'animal amorce une nouvelle phase d'expansion et de conquête" (RUFFIE, 1976).

Outre qu'il est chargé de résonances mythiques suspectes, pareil vocabulaire n'est pas adéquat. Il ne traduit pas la réalité paléontologique. Aucun individu animal, aucune espèce ne se "dédifférencie", ne se "libère" ou ne se "désenclave". DOLLO (1893) déjà avait formulé sa loi de l'irréversibilité de l'évolution, à laquelle fait écho la loi de COPE sur les formes non spécialisées. La paléontologie nous montre en réalité tout autre chose : c'est que parallèlement à la spécialisation de certains groupes différenciés, et de manière rigoureusement indépendante, une autre lignée, archaïque et non spécialisée, se charge à un moment donné du "rajeunissement", en orientant le groupe dans une aventure évolutive nouvelle. C'est le cas des Pélycosauriens du Permo-Carbonifère par exemple, face aux Reptiles diapsides. Mais il s'agit d'un autre lignage à l'intérieur de l'énorme complexe reptilien.

Peut-être y a-t-il un endroit pourtant où un certain rajeunissement pourrait intervenir au sein de la forme même, c.à.d. de l'individu ou de l'espèce concernée. C'est au niveau larvaire : de nombreux chercheurs y ont songé et, avec des nuances, cette hypothèse fonde la protogénèse de SCHINDEWOLF, la paedomorphose de GARSTANG, la diamétagenèse de MIJSBERG, la foetalisation de BOLK, ou la néomorphose de BEURLEN, selon laquelle l'évolution ne se limite pas à modifier les structures adultes, mais peut travailler à partir de modification intervenant aux stades embryonnaires ou larvaires. Dès 1884, KOLLMANN avait décrit des phénomènes de néoténie, soit l'apparition de facultés reproductrices chez un organisme qui a conservé des caractères embryonnaires. Il était tentant d'extrapoler à la macroévolution et de voir dans un phénomène analogue l'explication des "rajeunissements périodiques" du monde biologique dans son ensemble. GARSTANG l'a postulé pour l'apparition des Oursins, des Crustacés et des Vertébrés. PAVLOV a prétendu le réussir à propos de la succession des types parmi les Ammonites fossiles du Crétacé. Mais il faut reconnaître que les conditions de la fossilisation et des limites de la méthode paléontologique propre interdisent presque fatalement la conservation de ces larves de transition. La paléontologie proprement dite est donc fort discrète à cet endroit.

CONCLUSIONS.

Apparition des grands groupes, macroévolution ou mégagenèse dans le vocabulaire de VANDEL, typogénèse selon SCHINDEWOLF, cladogénèse pour CUENOT : il s'agit toujours de la graduelle manifestation des nouveaux types d'organisation qui jalonnent l'histoire

de la vie, - par opposition à l'évolution spécialisante portant sur des détails anatomiques ou physiologiques. Ces nouveaux types ou plans fondamentaux constituent des émergences : ils apportent des nouveautés qui, à leur tour, seront à l'origine de nouveaux cycles microévolutifs. Des "paliers" ou des "grades" sont atteints, correspondant aux subdivisions majeures de la systématique, à partir desquels la microévolution va susciter races et espèces et permettre la constitution de nouveaux genres.

Origine du métazoaire, origine du type eukaryote avec cellules et tissus différenciés, invention de la méiose et de la sexualité, inauguration de la structure triploblastique par invention du mésenchyme, origine du coelome, origine des phyla : la paléontologie n'apporte en aucun de ces domaines fondamentaux de la biologie d'informations fiables. Les relations entre les divers groupes d'invertébrés sont douteuses et l'arbre phylétique qui les exprime est toujours hautement conjectural. L'origine des chordés ne l'est pas moins. Les débuts de la classe des Agnathes nous échappe. Nous ignorons encore si les Amphibiens sont mono- ou diphyliques. L'apparition des Reptiles est discutée : sont-ils apparus par transformation des Stégocéphales ou indépendamment ? Les spécialistes sont divisés sur cette importante question. Pour les Mammifères, on en est encore à balbutier relativement aux affinités des placentaires avec les mammifères secondaires connus. L'origine de l'oeuf amniotique, de la respiration aérienne, de l'homéothermie n'est pas claire.

Pourtant certaines transitions entre classes et ordres sont suffisamment bien documentées pour ne pouvoir plus valablement être mises en doute. On en a proposé plus haut quelques exemples précis. Par extrapolation, le paléontologiste va étendre cette perspective de transformation à l'entièreté du monde animal, voire du règne vivant. Là où elles sont repérables, on l'a vu, ces transformations sont de l'ordre du "très petit pas" et n'ont pas du tout le caractère de "bond évolutif" auquel on pourrait s'attendre. Elles s'inscrivent dans le cadre de l'espèce et les mécanismes en sont suffisamment suggérés par les théories actuellement admises de l'évolution néodarwinienne.

Mais il n'en reste pas moins vrai que le problème fondamental de l'évolution subsiste, dans le sens où on n'explique pas le départ des lignes évolutives. On explique seulement leur aboutissement ! On explique l'espèce mutante sans doute, mais sur quels critères objectifs peut-on savoir si cette espèce a valeur cladogénétique plutôt qu'anagénétique. Pour SCHINDEWOLF, REMANE, ULRICH, LUDWIG, BUDDENBROCK, l'espèce cladogénétique contient déjà le genre, la famille et l'ordre : elle est potentiellement tout cela et diffère donc fondamentalement de l'espèce anagénétique. Quelle est finalement la raison pour laquelle une modification de structure en vient à constituer un événement plutôt qu'un simple changement ? Du qualitatif neuf, plutôt que du quantitativement plus développé ? Car il est difficile de réduire à notre pure subjectivité les inventions et les émergences qui jalonnent l'histoire des vivants. Si dangereuse et piégée soit la notion de "progrès", on n'y peut guère échapper : après s'être entouré de précautions oratoires et de bien des excuses, comme s'ils devaient confesser quelque péché qui leur fait monter le rouge au front, HUXLEY, SIMPSON, MAYR et les moins suspects des spécialistes de l'évolutionnisme scientifique moderne, reconnaissent les phénomènes émergents, les paliers, les progrès et les grades. On est frappé de constater que, parmi les biologistes, les paléontologistes sont en général plus sensibles que d'autres, biochimistes ou généticiens par exemple, à la réalité du phénomène émergentiel ; moins que ces derniers, ils sont prêts à se satisfaire des explications présentement disponibles pour le justifier.

Ne serait-ce pas l'influence de la considération du temps dans leur discipline ? En 1955, dans son dernier essai paléontologique intitulé Pour une défense de l'orthogénèse, Theilard de Chardin (dont nous célébrons cette année le centenaire) a prétendu que les enseignements de cette science montrent que les effets d'intensification orientée prédominent sur les effets de diversification et vont à l'encontre de l'affirmation que tout le mystère de la morphogénèse animale se réduit à un simple mécanisme de dispersion, qui implique que l'on passe aisément de la micro-évolution à la macro-évolution. "Si l'on veut exprimer toute la grandeur du phénomène vivant, écrit-il, il convient de réintégrer un certain préférentiel au coeur de l'aléatoire". La paléontologie doit faire place, dans ses constructions, à l'idée de direction. Certaines analyses paléontologiques ont pu parfois donner l'impression que les phylums se volatilisèrent. Le cas particulier de la fameuse orthogénèse des Equidés est dans toutes les mémoires ... "Mais qu'importe après tout, si la généalogie des Equidés, au lieu de se représenter comme jadis par deux ou trois lignes seulement, a pris la structure d'un faisceau de fibres plus ou moins courtes et discontinues ? Du moment que, par dessus ces fibres, le faisceau continue à exister, se prolongeant, en gros, du type *Hyra-cotherium* au type *Equus*, l'orthogénèse (qu'on la désigne sous les noms de trend ou d'orthosélection ou de téléonomie) continue à fonctionner. Elle n'est pas exorcisée". Que le phénomène de mammalisation et de nouvelle articulation mandibulaire ait emprunté 4 ou 5 chenaux depuis les Pélicosauriens du Carbonifère jusqu'aux Mammifères du Lias, ne change rien au fait de la nouveauté en pression d'advenir. "Une analogie physique éclaire le phénomène (écrit Jean PIVETEAU, 1957). La rivière établit son lit d'après la nature et la pente du terrain sur lequel elle s'écoule, et un même facteur, la gravité, agit toujours et partout sur l'eau en mouvement. Pour expliquer la formation de n'importe quel phylum, n'y a-t-il pas l'existence d'un même facteur de fond qui opère ?". On reconnaît volontiers que la science ne parvient pas à cerner adéquatement ce facteur. Elle a su identifier les mécanismes adéquats de l'évolution anagénétique et rend compte ainsi de la transformation et de l'aboutissement des lignées. Mais l'irritant problème de l'origine, du démarrage de ces lignées reste entier. Et ce n'est pas la Paléontologie qui semble pouvoir en fournir la clé.

Juin 1981.

BIBLIOGRAPHIE.

- ALLIN, E. F. - *J. Morphol.* 147 : 403, 1975.
- COLBERT, E. H. - *Evolution of the Vertebrates*. New York, Wiley, 1955.
- CROMPTON, A. W. & PARKER, P. - Evolution of the masticatory apparatus. *American Scientist*, 66 (192), 1978.
- CUENOT, L. - Essai d'arbre généalogique du règne animal, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 210 : 196-199, 1940.
- CUENOT, L. - La phylogénèse du règne animal. In : *Traité de Paléontologie*. J. Piveteau, pp. 74-86, 1952.
- DEVILLERS, Ch. - *Introduction à l'étude systématique des vertébrés*, Paris, Doin, 1973.
- DEVILLERS, Ch. & MAHE, J. - *Mécanismes de l'évolution animale*. Paris, Masson, 1980.
- DEVILLERS, Ch. - La Genèse des mammifères. *La Recherche*, 12 (122) : 580-589, 1981.

- DOLLO, L. - Les lois de l'évolution. *Bull. Soc. Belge Géol., Pal. Hydr.*,
7 : 164-166, 1893.
- GOLDSCHMIDT, R. - Cryptic bobbed alleles in *Drosophila melanogaster*. *Amer. Natur.*,
78 : 564-568, 1944.
- HAECKEL, E. - *Generelle Morphologie*, t. II, 1866.
- HEBERER, G. - Zum Problem der additiven Typogenese.
In : Hedberg, O. - *Systematics of today*, pp. 40-47, Uppsala, 1958.
- HUENE, F. von - Die stammesgeschichtliche Gestalt der Wirbeltiere - ein Lebensablauf. *Paläont. Z.*, 22 : 55-62, 1940.
- HUXLEY, J. - *L'évolution en action*. Paris, Payot, 1956.
- KÜHNE, W. G. - *The liassic Therapsid Oligokyphus*, London, British Museum, 1956.
- MAYR, E. - *Systematics and the origin of species*. New York, Columbia University Press, 1942.
- MAYR, E. - *Evolution und die Vielfalt des Lebens*. Berlin, Springer Verlag, 1979.
- MÖBIUS, K. - Die Bildung, Geltung und Bezeichnung der Artbegriffe. *Zool. Jb.*
1 : 1-36, 1886.
- NÄGELI, C. - *Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art.*, 1865.
- PIVETEAU, J. - Pierre Teilhard de Chardin (1881-1955). *Bull. Soc. Géol. Fr.*,
T. VII : 789-809, 1957.
- PLATE, L. - Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. *Kultur der Gegenwart*, Abt. 4,4 (3) : 92-164, 1914.
- RENSCH, B. - *Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien*. Leipzig, 1934.
- RENSCH, B. - *Neuere Problemen der Abstammungslehre*. Die Transspezifische Evolution. 1954.
- ROMER, A. S. - *Vertebrate Palaeontology*, Chicago, University of Chicago Press, 1966.
- RUFFIE, J. - *De la Biologie à la Culture*. Paris, Flammarion, 1976.
- SIMPSON, G. G. - *L'évolution et sa signification*. Paris, Payot, 1951.
- TEILHARD de CHARDIN, P. - Pour une défense de l'orthogenèse : à propos des figures de spéciation. *Coll. Intern. C. N. R. S., LX. Problèmes actuels de paléontologie*, 109, 113. Paris, 1955.
- TINTANT, H. - L'espèce paléontologique. In : *Mises à jour scientifiques*, n°3, 273-294. Paris, Gauthier-Villars, 1966.
- WOLTERECK, R. - *Grundzüge einer allgemeinen Biologie*. Stuttgart, 1940.

Ciments d'Obourg s.a.

Ciments Portland P 30, P 40, P 50.

Ciments de haut fourneau HL 30, HK 40.

Concassés calcaires secs et lavés de tous calibres.

Sables spéciaux pour constructions.

Sables de concassage et fillers pour routes.

Mélanges spéciaux pour fondations de routes (graves laitier
(graves chlorure

Chaux hydraulique artificielle.

Administration centrale et direction générale

7048 OBOURG