



**HAL**  
open science

## **Problèmes actuels en paléontologie des Vertébrés paléozoïques**

Alain Blicck

► **To cite this version:**

Alain Blicck. Problèmes actuels en paléontologie des Vertébrés paléozoïques. Annales de la Société Géologique du Nord, 1988, Actualisation de quelques thèmes géologiques - Conférences, CVI (4), pp.343-358. <hal-01331733>

**HAL Id: hal-01331733**

**<https://hal.science/hal-01331733v1>**

Submitted on 14 Jun 2016

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

## Problèmes actuels en paléontologie des Vertébrés paléozoïques

### Extant problems in Palaeozoic vertebrate palaeontology

par Alain BLIECK (\*)

*Résumé.* — Après une présentation brève de quelques méthodes d'analyse introduites récemment en paléontologie des Vertébrés (en phylogénie, biostratigraphie et paléobiogéographie), quelques exemples concrets sont choisis au cours du Paléozoïque (origine des Vertébrés, faunes siluro-dévonienne, origine des Tétrapodes, faunes permocarbonifères).

*Abstract.* — A short review of some recent analytical methods is given, concerning phylogeny, biostratigraphy, and biogeography. Then a few examples are chosen, viz., the origin of vertebrates, the Siluro-Devonian faunas, the origin of tetrapods, and the Permian-Carboniferous faunas.

#### INTRODUCTION

Le but de cet exposé est de donner une idée de quelques-uns des résultats récents obtenus en paléontologie des Vertébrés, et non de survoler l'ensemble des acquis de cette discipline. Etant donné mon propre domaine de recherche, j'ai fait un choix d'exemples, orientés sur les Vertébrés inférieurs du Paléozoïque et les problèmes de paléobiogéographie.

Dans une première partie, je donnerai un aperçu de certaines des méthodes d'études nouvellement introduites, avant d'aborder, dans la deuxième partie, quelques exemples concrets. Certains de ces résultats ainsi que de nombreux autres peuvent être retrouvés dans des ouvrages de paléontologie à l'usage des enseignants et étudiants, en particulier ceux de Ginsburg (1979), Hublin (1981), et dans les fascicules spéciaux de certaines revues (Dossiers Histoire et Archéologie, n° 73, 1983 : *La Grande Enigme de l'Evolution*; n° 102, 1986 : *Sur les Pas des Dinosaurés*; Bibliothèque pour la Science, 1983 : *Les Animaux Disparus*). On y trouve de nombreuses illustrations. Quelques titres en anglais constituent aussi une approche moderne du sujet [Moy-Thomas et Miles, 1971; British Museum (Natural History), 1979; Cocks ed., 1981; Forey ed., 1981].

#### I. — NOUVELLES METHODES D'ANALYSE

Tous les domaines d'intervention des paléontologues vertébristes ont été, sinon bouleversés, du moins agités par l'arrivée de méthodes d'analyse différant

sensiblement de ce qui se faisait "traditionnellement", et ce depuis environ 15 ans. Le cas le plus débattu restera probablement dans les mémoires celui de la méthode d'analyse des caractères qualifiée de "cladistique".

Formalisée dans les années 40 par Willi Hennig, entomologiste allemand, oubliée après-guerre comme le fut l'hypothèse de Wegener sur la dérive des continents (Flügel, 1984), redécouverte outre-Atlantique par quelques scientifiques bilingues, cette méthode a été réintroduite en Europe en 1968, à Stockholm, au Symposium Nobel 4 (Brundin, 1968), puis enseignée en France dès 1973 par Robert Hoffstetter (voir l'excellent historique de Dupuis, 1979). Elle fut dès lors adoptée par nombre de vertébristes du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, en relations permanentes avec leurs collègues du British Museum (Natural History) de Londres, avant de faire tache d'huile. Plusieurs polémiques ont marqué cette période de vives discussions et elles ont parfois "dérapé" sur des domaines non scientifiques.

Cette analyse fut baptisée "cladistique" par un de ses adversaires les plus acharnés, Ernst Mayr, l'un des fondateurs de la théorie synthétique de l'évolution. Elle n'est cependant rien d'autre qu'une analyse des caractères, mais de tous les caractères débouchant sur des schémas de relations de parenté. Elle se veut *a priori* indépendante des données biostratigraphiques donc se démarque de l'analyse "stratophénétique". Enfin, ses partisans en ont développé un corollaire biogéographique. Pour ces raisons, les trois aspects phylogénique,

(\*) Université de Lille I, Sciences de la Terre, GRECO 7 du C.N.R.S., 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex.  
Conférence présentée le 7 Mai 1986.

biostratigraphique et biogéographique seront analysés successivement.

### 1) Analyse phylogénique.

En principe, l'analyse cladistique est applicable aux groupes *actuels* dont on connaît l'embryologie et le développement ontogénique (séquence d'apparition des

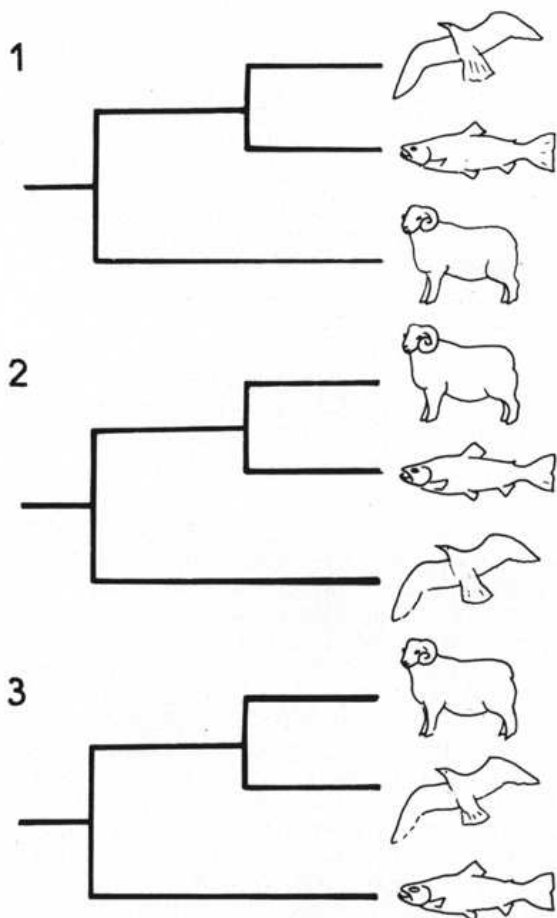


Fig. 1. — Le béliier, le goéland et le saumon. Deux de ces animaux doivent être plus étroitement apparentés entre eux qu'avec le troisième. Ils doivent donc être en relation selon l'un des trois schémas présentés. Le béliier et le goéland ont en commun au moins une homologie, l'organisation des os des membres, absente chez le saumon. Le béliier et le goéland sont donc plus proches parents. La solution 3 est la bonne. [D'après Brit. Mus. (Nat. Hist.) ed., 1979, p. 13].

Fig. 1. — The sheep, the herring gull and the salmon. Two of them must be more closely related to each other than either is to the third. So they must be related in one of the three ways here shown. The sheep and herring gull share at least one homology, the arrangement of bones in the forelimbs, not shared by the salmon. So the scheme 3 is correct [after Brit. Mus. (Nat. Hist.) ed., 1979, p. 13].

caractères du jeune à l'adulte). Dans cette démarche, la "loi de récapitulation embryologique" (formulée en 1824 par A. Serres; cf. Bourdier, 1959, p. 888) est considérée *a priori* comme valide sauf cas contraire avéré ("l'ontogénie récapitule la phylogénie").

L'analyse des caractères porte au moins sur trois taxons différents (espèces ou taxons supraspécifiques), l'un servant de témoin à la comparaison des deux autres. Dans un tel cas simple, il y a trois solutions de parenté possibles (fig. 1). Dans l'exemple choisi, le goéland et le béliier ont *au moins* un caractère en commun que le saumon n'a pas : la structure des membres. C'est donc la solution 3 qui doit être retenue.

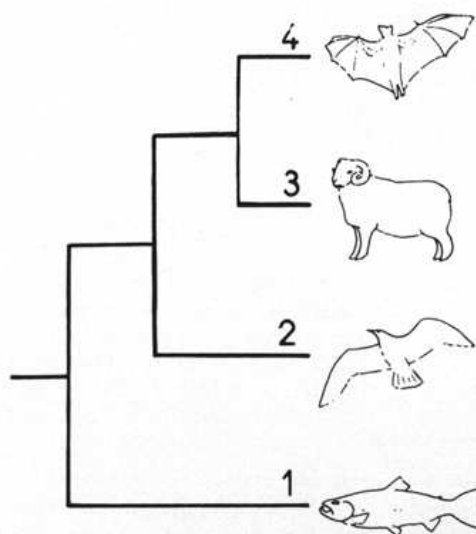


Fig. 2. — Considérons une espèce de plus que dans le cas précédent : la chauve-souris. Cet animal a des membres dont l'anatomie est très proche de celle des membres du béliier et du goéland. Il leur est donc plus étroitement apparenté. En outre, chauve-souris et béliier ont des poils que le goéland n'a pas. La chauve-souris et le béliier sont donc plus proches parents [d'après Brit. Mus. (Nat. Hist.) ed., 1979, p. 14]. Chacun des éléments suivants "4+3", "4+3+2", "4+3+2+1" est qualifié de monophylétique (issu d'une seule et même espèce ancestrale et comprenant tous ses descendants). Les sous-ensembles 4 et 3, "4+3" et 2, "4+3+2" et 1 sont qualifiés de groupes frères (issus d'une dichotomie).

Fig. 2. — Consider now one more animal, a bat. It has the same pattern of bones in its front limbs as the sheep and the herring gull. So they are more closely related. The bat and the sheep have hair, but the gull does not. So the sheep and bat are the two most closely related [after Brit. Mus. (Nat. Hist.) ed., 1979, p. 14]. Each of the following groups "4+3", "4+3+2", "4+3+2+1" is a monophyletic group (having evolved from a single ancestral species and comprising all its descendants). The subgroups 4 and 3, "4+3" and 2, "4+3+2" and 1 are sister-groups.

Si on élargit l'analyse à un quatrième taxon, la chauve-souris (fig. 2), qui présente une structure des membres homologue de celle du goéland et du béliet, on arrive à la conclusion que la chauve-souris appartient au même groupe que ces deux espèces. L'embryogenèse, la morphogenèse, l'anatomie montrent que la chauve-souris a plusieurs autres caractères partagés avec le béliet, mais pas avec le goéland (les poils, la lactation, etc.): la chauve-souris est donc plus proche parente du béliet ("elle présente plus d'affinités avec le béliet"). L'analyse peut être élargie de cette façon à autant de taxons que l'on veut.

Elle s'est révélée également applicable aux formes fossiles. Dans l'exemple choisi parmi les Hétérostracés (fig. 3), le Protoptéraspide (B) et le Ptéraspide (C) sont considérés comme plus proches parents parce qu'ils offrent un nombre et une disposition des plaques osseuses identiques. Cette morphologie se retrouve sur les individus jeunes (de petite taille) des Psammostéides

(A, fig. 3) qui sont donc apparentés aux précédents. Mais comme les Psammostéides adultes développent des éléments osseux surnuméraires, les "tessères" (te, fig. 3), qui n'existent ni sur les Protoptéraspides, ni sur les Ptéraspides, les Psammostéides peuvent être considérés comme plus "dérivés" (plus "évolués") que les autres. On peut remarquer que, dans ce type d'analyse des caractères, on n'utilise pas *a priori* la répartition stratigraphique des taxons fossiles. On peut par contre l'utiliser comme test *a posteriori*. Par exemple, l'analyse phylogénétique de la fig. 3 donne les Psammostéides comme plus dérivés que l'ensemble "Protoptéraspides + Ptéraspides" par rapport aux autres Hétérostracés (A, fig. 4). Or les Psammostéides sont plus récents stratigraphiquement (B, fig. 4): il n'y a donc pas d'incompatibilité entre les deux résultats. Par contre, à un niveau d'analyse plus large, deux autres taxons, les Cyathaspides et les Amphiaspides, ont été supposés plus "évolués" que les autres Hétérostracés (C, fig. 4, d'après Blicek, 1982b) bien qu'ils

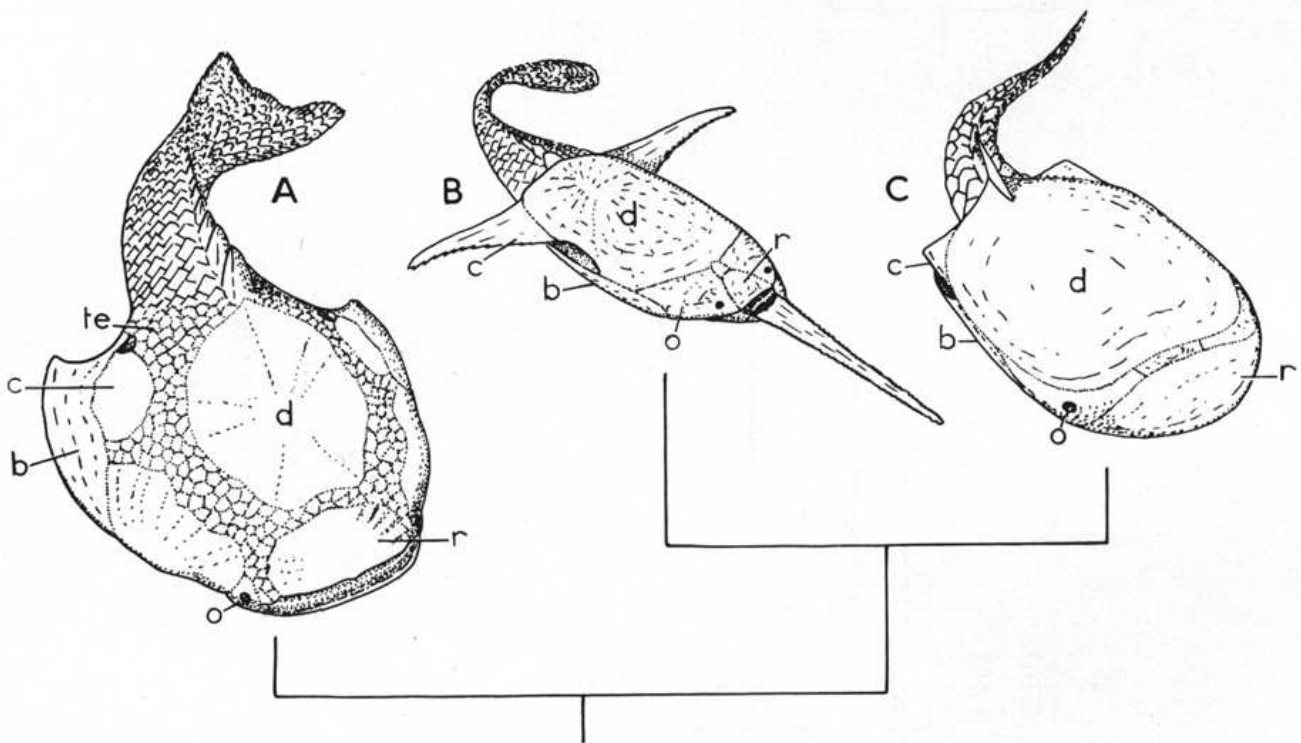


Fig. 3. — Reconstitution de trois Hétérostracés, un Psammostéide (A), un Protoptéraspide (B) et un Ptéraspide (C) des Vieux Grès Rouges (Dévonien): b, c, d, o, r correspondent aux plaques osseuses homologues sur les trois espèces. B et C présentent une disposition des plaques osseuses identique, sans "tessères" (te) entre elles. Ils sont donc plus étroitement apparentés. Par contre, les tessères (te) du Psammostéide, absentes sur les jeunes, existent sur les adultes: la carapace osseuse du Psammostéide montre donc un état plus "dérivé" que celle de B et C (extrait de Blicek, 1984).

Fig. 3. — Reconstruction of three heterostracans, a psammosteid (A), a protopteraspid (B) and a pteraspid (C) from the Devonian Old Red Sandstones: b, c, d, o, r represent homologous plates on the three species. B and C have similar pattern of bony plates, without tesserae (te) in between. They are thus more closely related. On the psammosteid (A), the tesserae, although absent on the young stages, are present on the adults: its carapace shows a more derived condition than that of B and C (after Blicek, 1984).

fussent plus anciens stratigraphiquement. C'est en fait la découverte d'un autre groupe, les Anchiptéraspides (Elliott, 1984), de morphologie et d'âge stratigraphique intermédiaires entre ceux des Cyathaspides et des Ptéraspides, qui a amené à reprendre l'analyse des caractères et à proposer le schéma de relations de parenté (" cladogramme ") de la fig. 4D. Dans ce schéma, qui

tient compte des découvertes récentes, la stratigraphie corrobore l'analyse phylogénétique.

L'analyse cladistique se démarque donc, entre autres, de l'analyse stratophénétique qui, elle, utilise la répartition stratigraphique des espèces comme point de départ de l'établissement des lignées et arbres phylé-

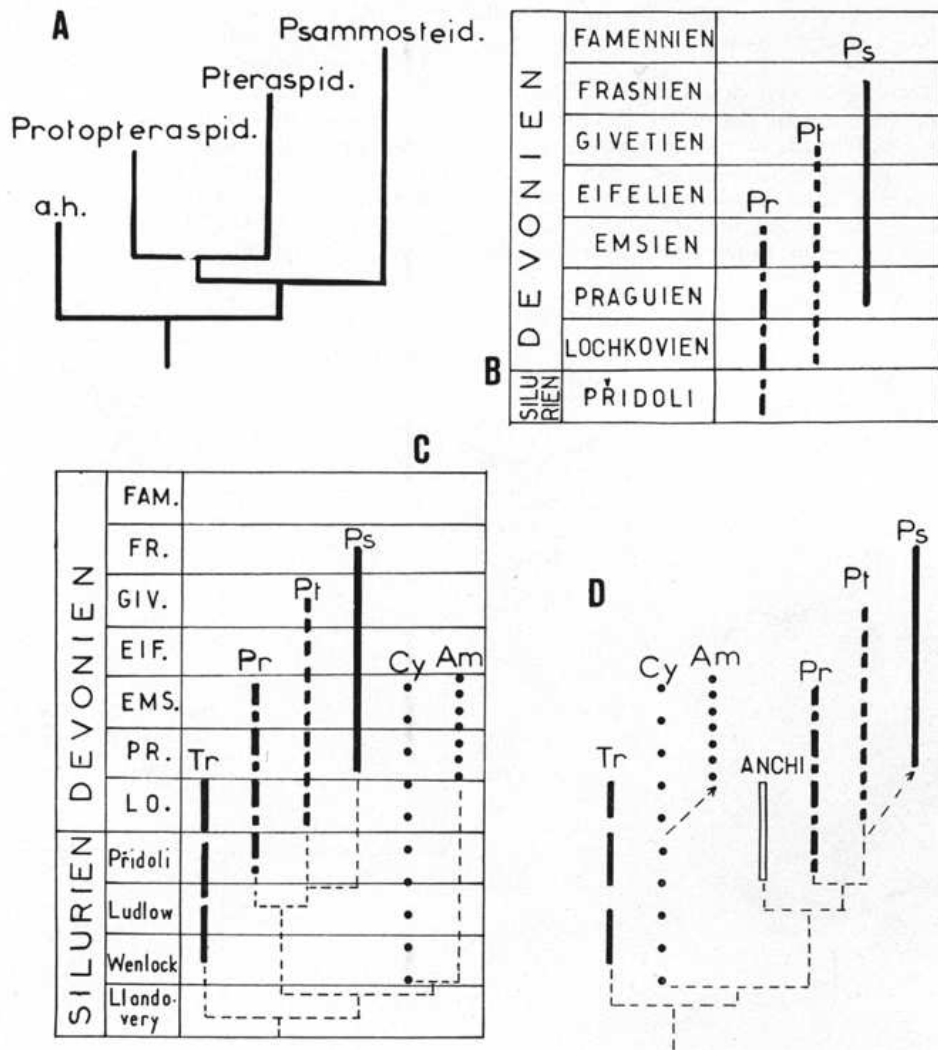


Fig. 4. — Le schéma de relations de parenté A (cladogramme) n'est pas en contradiction avec la répartition stratigraphique des taxons B puisque les Psammostéides (Ps), considérés comme plus dérivés, sont également les plus récents. Par contre, sur le cladogramme C, l'ensemble "Cyathaspides + Amphiaspides" (Cy + Am), considéré comme le plus dérivé, était paradoxalement le plus ancien stratigraphiquement. Le schéma D qui prend en compte les caractères d'un groupe intermédiaire découvert récemment, les Anchiptéraspides (ANCHI), met fin à cette contradiction.

Fig. 4. — The phylogenetic hypothesis or cladogram A is not in contradiction with the stratigraphic record B, as the most derived taxon, the psammosteids (Ps), is also the most recent. On the contrary, on cladogram C, the cyathaspids-amphiaspids (Cy + Am), although being considered more derived, are stratigraphically older. The cladogram D, which takes care of a newly discovered intermediate taxon, the anchipteraspids (ANCHI), does not show that contradiction.

tiques. Un exemple allant à l'encontre de cette méthode est donné sur la fig. 5, où le groupe de Cordés le plus primitif, les Céphalocordés, est pourtant celui qui "apparaît" le plus tard dans la documentation paléontologique (apparemment pour des raisons liées à la fossilisation). Les deux méthodes s'opposent donc par l'utilisation des données liées au temps : la stratophénétique procède "de bas en haut" (elle part des fossiles pour aboutir aux actuels), la cladistique "de haut en bas" (elle part des données actuelles). L'analyse cladistique semble plus opérationnelle au niveau supra-spécifique, l'analyse stratophénétique étant d'usage courant au niveau spécifique notamment de la part des invertébristes, micropaléontologistes et paléobotanistes (nombreux exemples *in* Chaline, ed., 1983 ; voir aussi Lazarus et Prothero, 1984).

## 2) Biostratigraphie.

Pendant le même temps mais indépendamment du débat sur le cladisme, plusieurs méthodes quantitatives de corrélations biostratigraphiques sont apparues. Citons celles de Guex (1977) et Blank (1979) [voir aussi Cubitt et Reyment (1982)]. Ces méthodes sont évidemment applicables *a priori* à tous les groupes, Vertébrés ou non. Je n'en ai essayé qu'une, celle de Guex, et seulement "à la main", c'est-à-dire sans moyen de

calcul, mais il s'agit là, à mon avis, d'outils à développer pour corrélérer efficacement des coupes comportant plusieurs centaines ou milliers d'espèces fossiles. Cet outil est plus précis que la méthode habituelle fondée sur l'établissement de biozones définies à partir de quelques espèces-index seulement (Hedberg, 1979).

J'ai donc appliqué la méthode d'analyse biochronologique de Guex aux séries sédimentaires à Vertébrés du Siluro-Dévonien (les Vieux Grès Rouges : fig. 6-7). La séquence de base est celle de Grande-Bretagne où une biozotation a été fondée sur les Hétérostracés. La série de Podolie, en Ukraine, offre l'avantage de renfermer à la fois des Vertébrés et des Invertébrés ; elle permet donc de caler l'échelle des Vieux Grès Rouges par rapport à l'échelle chronostratigraphique-standard fondée sur les Invertébrés (Bassin Barrandien, coupe de Klouk, pour la limite Silurien/Dévonien : fig. 6). Le principe consiste à ne conserver pour l'analyse que les taxons communs en tout ou en partie aux différentes séries, chacun d'eux étant représenté par un numéro différent (fig. 6). Partant de ces données, on établit la demi-matrice des spectres d'association de chaque espèce : chaque point de la demi-matrice correspond à la coexistence des deux espèces concernées dans au moins une des coupes sélectionnées (A, fig. 7). Puis on ré-arrange la demi-matrice en fonction de l'ordre d'apparition des espèces (B, fig. 7) : ainsi l'espèce 1 apparaît toujours la première dans nos coupes, les espèces 4 et 5 étant les plus tardives et toujours associées (fig. 6). Les sous-matrices carrées compactes (B, fig. 7) permettent alors de définir les associations unitaires (C, fig. 7) ordonnées en fonction du temps (D, fig. 7). Il n'y a plus qu'à comparer chacune des séquences stratigraphiques de départ à cette échelle synthétique pour établir leurs relations (D, fig. 7). On montre notamment par cette méthode que la limite Dowton/Ditton de Grande-Bretagne *ne correspond pas* à la limite Silurien/Dévonien, contrairement à ce qui est écrit dans les manuels.

Pourtant, cette méthode devient très difficile à mettre en œuvre manuellement avec plusieurs dizaines d'espèces ; elle requiert alors les moyens de calculs développés par Guex et Davaud (1982).

Signalons également qu'une orientation récente en biostratigraphie a focalisé l'attention des vertébristes sur l'usage d'un groupe particulier de microfossiles, les spores ; celles-ci sont en effet présentes à la fois dans les séries à Vertébrés et dans les séries à Invertébrés. Elles sont donc un outil puissant de corrélation pour mettre au point une échelle générale au moins au Paléozoïque moyen et supérieur (voir en particulier Richardson et McGregor, 1986 ; Steemans, 1986).

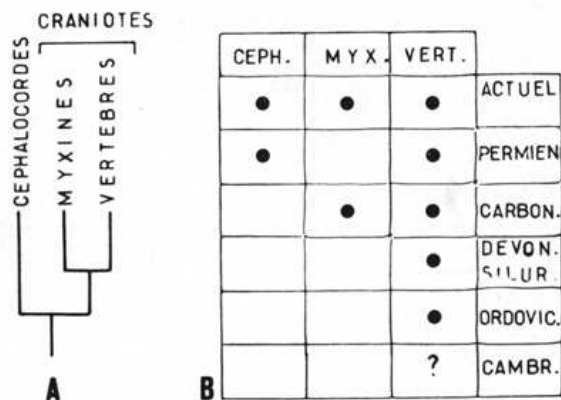


Fig. 5. — La quasi totalité des naturalistes s'accorde à reconnaître les Céphalocordés (*Amphioxus et alii*) comme le groupe d'Invertébrés le plus proche des Craniotes (Myxines + Vertébrés *s. s.*) (A). Et pourtant, l'ordre d'apparition de ces taxons (B) ne reflète pas cette phylogénie puisque les plus dérivés, les Vertébrés (Vert), sont connus en tant que fossiles bien avant les Céphalocordés (Ceph) et les Myxines (Myx). Ceci serait dû aux difficultés de fossilisation de ces derniers.

Fig. 5. — Among naturalists, the cephalochordates are generally considered as the invertebrates which are more closely related to Craniates (myxinoids or hagfishes, and vertebrates *s. s.*) (A). However the stratigraphical record (B) does not reflect this cladogram, as the most derived, the vertebrates (Vert), are the oldest fossilized ones.

## 3) Biogéographie.

La méthode traditionnelle fondée sur la répartition des associations fauniques liées aux faciès sédimentaires et sur l'ordre d'apparition des taxons dans des

aires géographiques données en fonction de l'ancienneté supposée des fossiles, est également contestée. En effet, la répartition des assemblages reflète en fait des conditions écologiques semblables ou voisines où il y a de fortes chances de récolter des taxons ayant évolué par convergence : cette répartition reflète souvent les conditions climatiques mais pas forcément les relations paléogéographiques. En outre, supposer un sens de migration entre deux aires (ou plus) à partir de l'ancienneté des fossiles récoltés n'a pas de sens : la migration elle-même est invérifiable, toute découverte fortuite peut venir inverser le schéma, les "centres d'origine" varient avec les auteurs (nombre de centres d'origine sont identifiés à la région où travaille le spécialiste, ou à celle où le plus grand nombre de travaux a été réalisé : Europe, U.S.A., U.R.S.S., Australie, etc.)!

Certains cladistes ont donc développé une méthode biogéographique originale : on travaille non pas sur des

assemblages mais sur des taxons (espèces, genres ou supra), on s'intéresse davantage aux répartitions disjointes qu'aux répartitions vastes, communes. Le "jeu" consiste alors à comparer la répartition de groupes divers, ayant peu ou pas de liens de parenté entre eux (voir un exposé succinct de la méthode in Goujet et Matile eds., 1978 ; Matile et Goujet, 1981 ; Janvier, 1982). On établit donc les cladogrammes de plusieurs groupes monophylétiques, composés d'espèces endémiques à plusieurs aires géographiques dont on veut analyser les relations (A, fig. 8). Si ces cladogrammes concordent dans leurs résultats, le "géocladogramme unitaire" ainsi défini permet de proposer une séquence de fragmentations des aires géographiques (D, fig. 8). Ce type d'analyse fait penser immédiatement aux fragmentations de la Gondwanie et aux relations trans-antarctiques. Il a été mis au point essentiellement à partir de l'étude de faunes actuelles et vaut surtout pour le Méso-Cénozoïque mais il pose des problèmes pour le Paléozoïque.

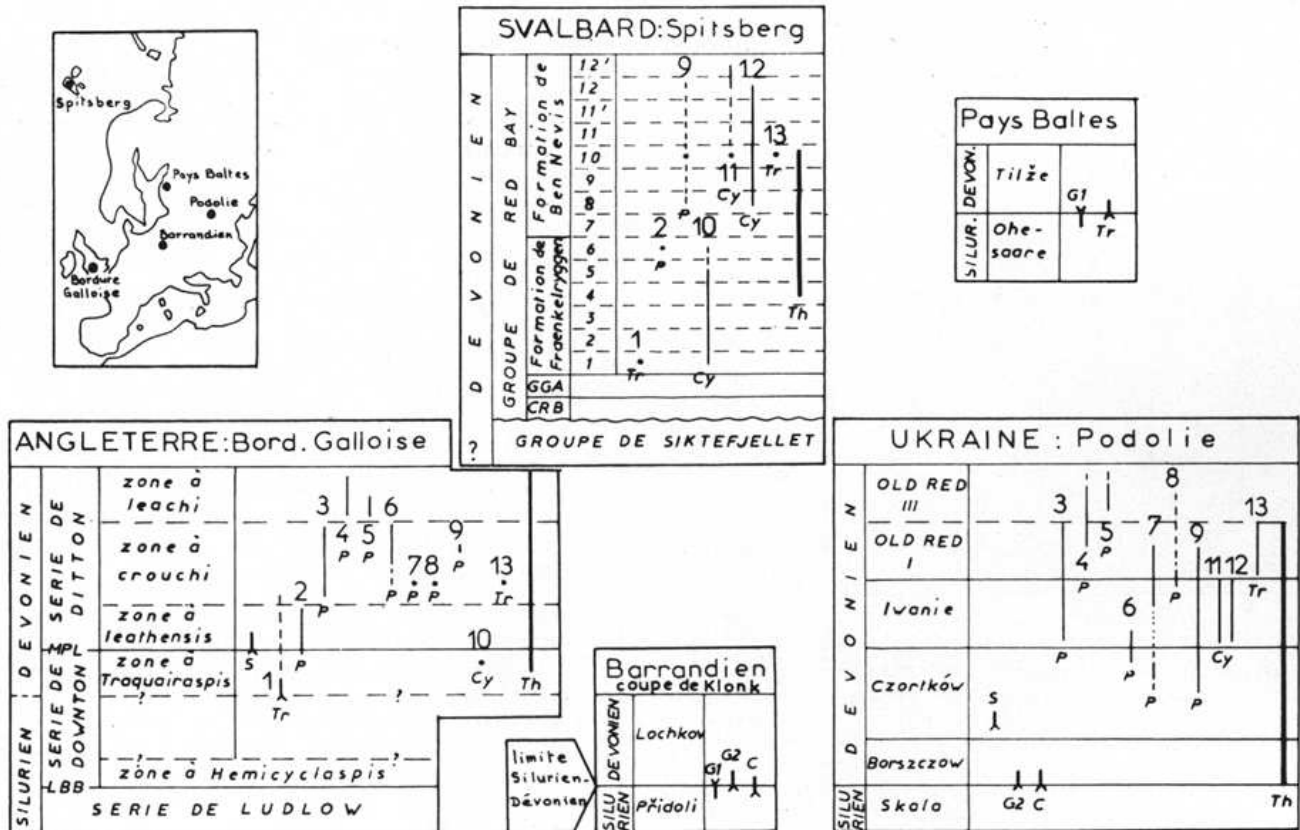


Fig. 6. — Répartition stratigraphique de quelques Vertébrés (1 à 13), Invertébrés (Graptolites G1 et G2; Conodontes C) et spores (S) dans cinq coupes du Siluro-Dévonien d'Europe (d'après Blicek, 1984, fig. 70).

Fig. 6. — Stratigraphical distribution of vertebrates (1-13), invertebrates (graptolites G1-G2; conodonts C) and spores (S) in five Siluro-Devonian synthetic sections from Europe (after Blicek, 1984, fig. 70).

Après ce bref aperçu des quelques méthodes les plus marquantes introduites ces dernières années, passons aux quelques exemples choisis pour les illustrer.

## II. — QUELQUES EXEMPLES

### 1) L'origine des Vertébrés.

En ce qui concerne l'origine des Vertébrés, on se heurte immédiatement à un problème de définition. Les restes les plus anciens récoltés dans le Paléozoïque

inférieur ne sont pas des animaux à vertèbres mais des fragments de tissu osseux hyperminéralisé en fluorophosphate de calcium (apatite), ayant une structure histologique particulière à trois couches dont une couche médiane "spongieuse". C'est l'association de ces deux traits qui différencie ces organismes de tous les "Invertébrés". La même structure osseuse existe sur les Hétérostracés du Silurien-Dévonien (fig. 3).

Les "Vertébrés" avérés les plus anciens étaient des animaux d'une quinzaine de centimètres de longueur avec une carapace céphalique constituée d'éléments

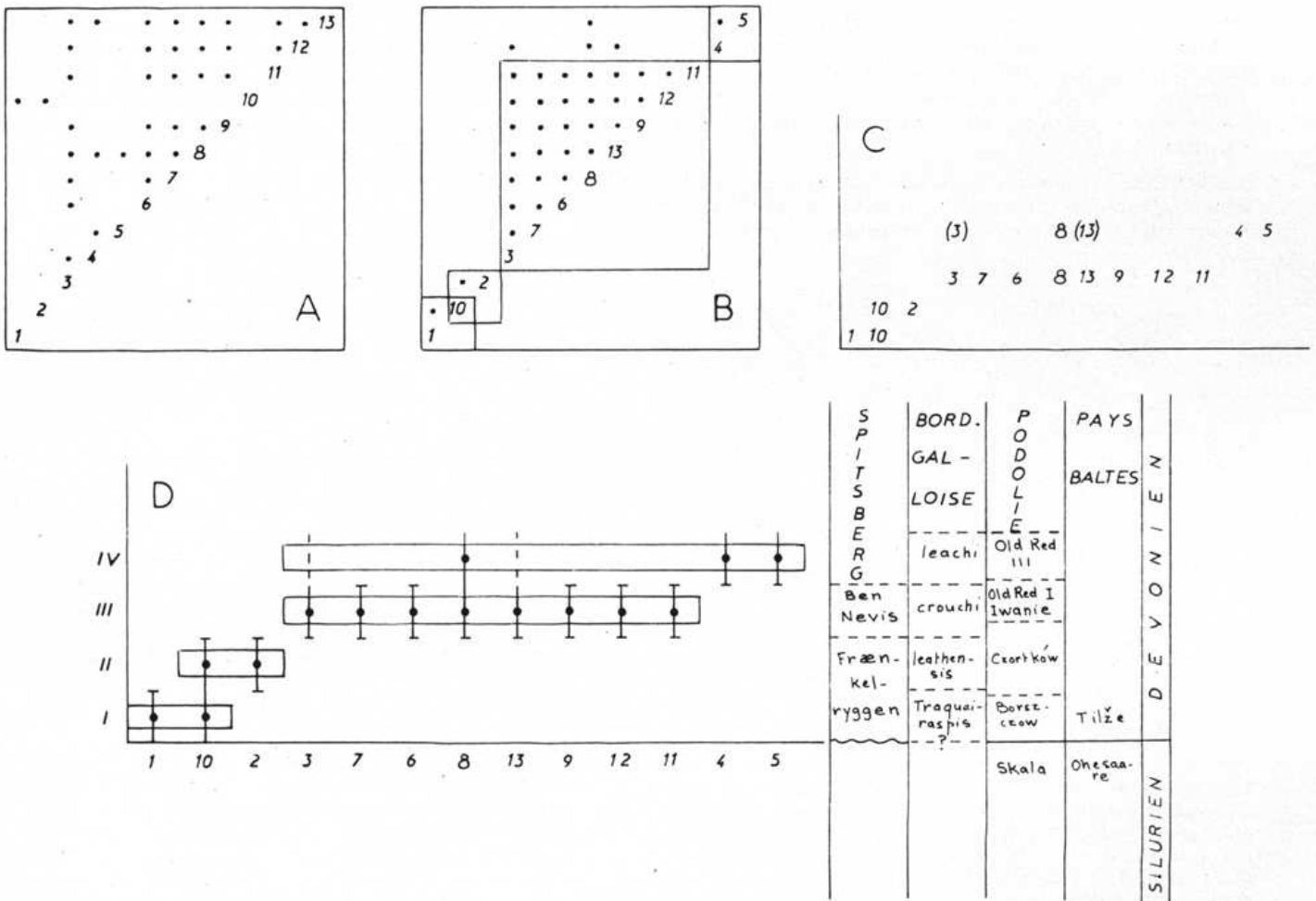


Fig. 7. — Analyse biochronologique de Guex appliquée aux Vertébrés du Siluro-Dévonien d'Europe (d'après Blicek, 1984, fig. 71). Les espèces 1 à 13 sont celles de la fig. 6. A, demi-matrice des spectres d'association. — B, demi-matrice ré-arrangée en fonction de l'ordre d'apparition des taxons. C, tableau des associations unitaires. — D, tableau synthétique des extensions verticales et corrélations stratigraphiques.

Fig. 7. — Guex' biochronological analysis, as applied to the European Siluro-Devonian vertebrates of fig. 6 (after Blicek, 1984, fig. 71).

A, half-matrix of assemblages. — B, half-matrix re-arranged according to the first stratigraphic occurrences. — C, table of unitary assemblages. — D, synthetic chart of stratigraphic distributions and correlations.

osseux jointifs, les "tessères". Sans nageoires paires, ils se déplaçaient près des fonds marins à l'aide de leur seule nageoire caudale. Il s'agit des exemples désormais classiques d'*Astraspis* et *Eriptychius* de l'Ordovicien moyen d'Amérique du Nord (Grès de Harding et équivalents), d'*Arandaspis* et *Porophoraspis* de l'Ordovicien moyen d'Australie (Grès de Stairway). Signalons également la découverte récente d'une autre forme, *Sacabambaspis*, dans l'Ordovicien supérieur de Bolivie (Gagnier *et al.*, 1986) (fig. 9).

On connaît également au Cambrien des microrestes phosphatés n'ayant pas la structure lamellaire, non spongieuse des Invertébrés. Leur structure histologique différenciée évoque celle des fragments de l'Ordovicien. Citons notamment *Lenargyriion* et *Hadimopanella* du Cambrien inférieur de Sibérie et du Cambrien moyen de Turquie (Gedik, 1977; Bengtson, 1977) mais aussi *Anatolepis*, récolté dans le Cambrien supérieur et l'Ordovicien inférieur (Bockelie et Fortey, 1976; Repetski, 1978).

Nombre de paléichtyologistes actuels se représentent donc les "formes ancestrales" de Vertébrés comme de petits animaux pisciformes, marins, avec

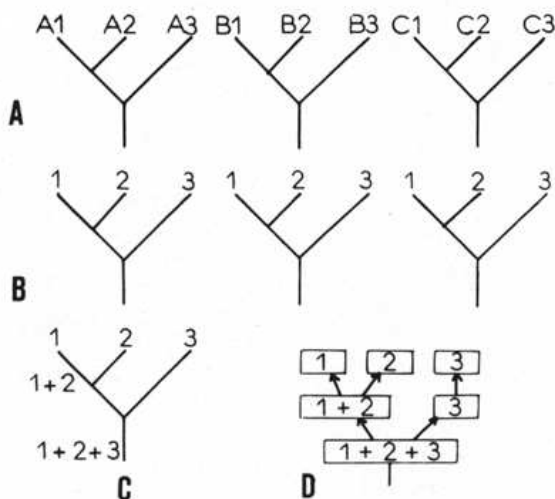


Fig. 8. — Soit trois groupes monophylétiques A, B, C, renfermant chacun des espèces endémiques aux aires géographiques 1, 2, 3. En A, ont été établis les cladogrammes des groupes A, B, C. En B, sont représentées les relations des aires 1, 2, 3 ("géocladogrammes") déduites des cladogrammes précédents. Les trois schémas étant concordants, on en déduit un "géocladogramme unitaire" C. Ce schéma permet de définir les étapes successives de fragmentation des aires géographiques D (d'après Janvier, 1982, p. 918).

Fig. 8. — Consider three monophyletic groups A, B, C, comprising species endemic to the geographical areas 1, 2, 3. From the "zoo-cladograms" (A), are deduced three "geo-cladograms" (B). These three schemes being in accordance, we can deduce a unified geo-cladogram (C). This leads to define the succeeding stages of splitting of the geographical areas (D) (after Janvier, 1982, p. 918).

une bouche terminale et une nageoire caudale, au corps couvert de petits éléments osseux dermiques phosphatés (tessères et/ou écailles). Ceci pourtant ne résout pas le problème de "l'origine" des Vertébrés puisque les organismes qui leur sont le plus étroitement apparentés (Myxines et Céphalocordés: A, fig. 5) ne sont pas connus à l'état fossile au Paléozoïque inférieur (B, fig. 5). Il faut cependant signaler une thèse "hérétique" enracinant les Cordés au niveau d'un groupe particulier d'Echinodermes du Paléozoïque, les Carpoïdes, à symétrie non radiaire (voir par exemple Jefferies, 1979). Cette thèse est réfutée par Ubaghs (1981) parce que, selon lui, l'aualcophore des Carpoïdes pouvait s'ouvrir et ne pouvait donc pas renfermer de structure homologue d'une corde.

Il faut également rattacher à ce problème l'énigme des Conodontes. La découverte dans un tiroir de musée d'un "animal-conodonte" provenant du Carbonifère d'Ecosse (Briggs *et al.*, 1983) et présentant quelques traits morphologiques analogues, soit à ceux des Myxines, soit à ceux des Chétognathes, a rallumé le débat (voir Janvier, 1983; Aldridge *et al.*, 1986). Dans l'hypothèse la plus récente cependant, les "Conodontophores" (animaux porteurs de conodontes) se voient de nouveau écartés de l'ascendance des Vertébrés puisque les assemblages de conodontes seraient homologues de la radula des Mollusques Aplacophores et que ce qui avait été pris pour l'empreinte de rayons de nageoire ne serait que la trace de spicules (Tillier et Cuif, 1986; Tillier et Janvier, 1986). Bref, la question est encore ouverte!

Notons enfin que la répartition géographique des Vertébrés ordoviciens pose problème. Ces petits animaux marins de plates-formes détritiques étant probablement incapables d'effectuer de grandes migrations transocéaniques, leur répartition implique une continuité entre les aires épicontinentales d'Australie, Bolivie et Amérique du Nord. Or, cette continuité n'est pratiquement jamais réalisée sur les reconstitutions paléogéographiques mondiales fondées sur les données paléomagnétiques (fig. 9).

## 2) L'ère des "Poissons".

On sait qu'au Silurien-Dévonien, soit entre — 450 et — 370 M.A., tous les grands groupes de Vertébrés aquatiques étaient présents. Depuis une vingtaine d'années on reconnaissait deux ensembles majeurs de Vertébrés, les "Agnathes" sans mâchoires, les Gnathostomes pourvus de mâchoires. Mais même ce schéma ne peut plus être retenu. L'analyse cladistique, pratiquée par plusieurs auteurs (voir notamment Janvier, 1981, 1986; Forey, 1984 a-b), a montré en particulier que le regroupement "Agnathes" était artificiel ("paraphylétique"): l'état agnathe des Vertébrés est un caractère "primitif", les "Agnathes" ne correspondant pas à un groupe naturel monophylétique (fig. 10). Au cours du Paléozoïque, deux extinctions majeures affectent l'histoire des Vertébrés: une à la fin de

l'Ordovicien (entre Caradoc et Llandovery), une à la fin du Dévonien. La première voit la disparition des premiers Vertébrés ossifiés (fig. 9) et serait liée à la glaciation fini-ordovicienne. La seconde concerne tous les "Agnathes" cuirassés (ex-"Ostracodermes"; limite Frasnien/Famennien) puis tous les Placodermes (limite Famennien/Tournaisien) et serait liée à la restriction des plates-formes carbonatées au cours de la régression famennienne (fig. 10).

La répartition géographique des Vertébrés du Paléozoïque moyen pose actuellement à un certain nombre

d'auteurs des problèmes difficiles à résoudre. Je choisis ici un exemple parmi les faunes dévoniennes. Considérons tout d'abord une des reconstitutions paléogéographiques les plus récentes pour le Dévonien, celle d'Heckel et Witzke (1979), fondée sur un ensemble de données paléontologiques, pétrographiques et paléomagnétiques (A, fig. 11). Comme il a été exposé fig. 8, un moyen de "tester" cette reconstitution est d'établir les "géocladogrammes" issus de l'analyse cladistique de plusieurs groupes d'organismes: quelques-uns sont représentés sur la fig. 11B. Les problèmes posés sont les suivants: d'une part, les géocladogrammes ne concor-

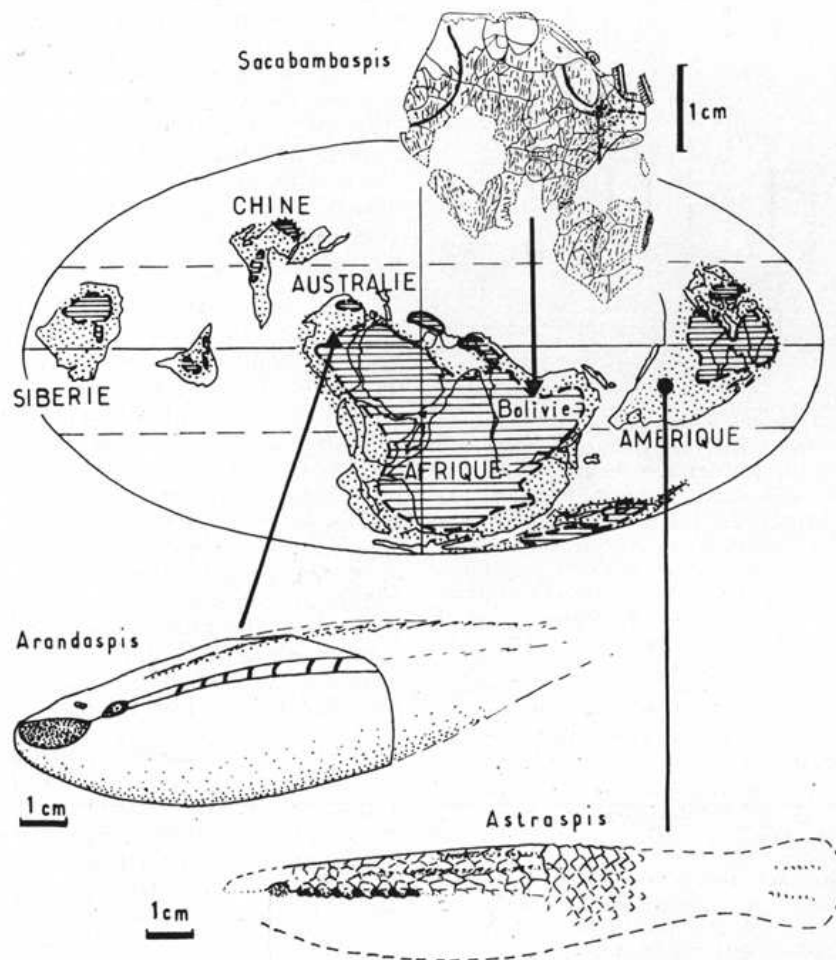


Fig. 9. — Répartition géographique des Vertébrés ordoviciens: *Sacabambaspis* (fragment de bouclier ventral, composé de "tessères"), *Arandaspis* (reconstitué en vue antérolatérale gauche), *Astraspis* (bouclier dorsal reconstitué, en vue latérale gauche). D'après Gagnier *et al.* (1986, fig. 1B), Ritchie et Gilbert-Tomlinson (1977, fig. 8A, modifié), Elliott in Janvier (1986, fig. 1F). Canevas paléogéographique d'après Scotese *et al.* (1979, fig. 10): aires émergées en tiré, aires marines épicontinentales en pointillé.

Fig. 9. — Geographical distribution of the Ordovician vertebrates: *Sacabambaspis* (a fragmentary tessellated ventral shield), *Arandaspis* (reconstructed in left antero-lateral view), *Astraspis* (dorsal shield in left lateral view). After Gagnier *et al.* (1986), Ritchie and Gilbert-Tomlinson (1977), Elliott in Janvier (1986). Palaeogeographical reconstruction of Scotese *et al.* (1979): emerged areas dashed, epicontinental marine platforms in pointillé.

dent pas entre eux, d'autre part, comme dans le cas de l'Ordovicien (fig. 9), ces schémas impliquent que les masses continentales étaient plus proches les unes des autres *avant* le Dévonien, ce qui n'est le cas sur aucun des modèles qui nous sont proposés (voir en particulier ceux de Livermore *et al.*, 1985 ; Scotese *et al.*, 1979, 1985 ; Tarling, 1985). C'est dans ce cadre que quelques auteurs proposent actuellement de reprendre en consi-

dération l'hypothèse de l'expansion du rayon terrestre dont un des corollaires est l'existence d'une Pangée compacte pendant au moins tout le Paléozoïque (Crawford, 1982). L'un de ces essais récents est illustré en C, fig. 11.

### 3) L'origine des Tétrapodes.

Depuis les travaux de l'école suédoise, dont ceux de Jarvik (voir sa synthèse de 1980), il était devenu classique de considérer un groupe de poissons osseux du Dévonien, les "Crossoptérygiens Rhipidistiens" (Porolépiformes + Ostéolépiformes, A, fig. 12) comme le plus proche parent des Tétrapodes, qui sont connus actuellement dès le Dévonien supérieur dans au moins trois gisements : *Ichthyostega* et *Acanthostega* dans l'Est du Groenland, des traces de pas et de caudale en Australie, et *Tulerpeton*, animal à six doigts d'URSS (Warren et Wakefield, 1972 ; Lebedev, 1984). Signalons aussi la mention de traces de pas au Brésil (Leonardi, 1983) dans un site malheureusement mal daté (Dévonien ?). Le ré-examen de l'environnement d'*Ichthyostega* montre qu'il vivait vraisemblablement au bord d'étendues marines (Spjeldnaes, 1982).

Cependant, certains auteurs ont relancé l'étude de ces groupes en remettant en évidence certains caractères des Dipneustes (comme l'existence d'une structure dichotome des nageoires à l'état embryonnaire) qui, de ce fait, ne sont pas aussi éloignés des Tétrapodes qu'on a bien voulu le dire : les Dipneustes actuels sont le groupe-frère des Tétrapodes actuels, les "Rhipidistiens" (tous fossiles) ne sont pas un groupe naturel et seuls les Ostéolépiformes seraient des choanates comme les Tétrapodes (A, fig. 12 ; cf. notamment les articles de Rosen *et al.*, 1981 ; Schultze, 1977, 1981 ; Janvier, 1986). Le schéma se complique néanmoins beaucoup si l'on inclut certains fossiles découverts récemment dans le Dévonien inférieur de Chine, et offrant des caractères de Dipneustes et de "Crossoptérygiens", tel *Diabolichthys* le bien nommé (Chang et Yu, 1984).

Bref, le problème et le débat sont encore loin d'être clos, sans compter que la répartition géographique des Tétrapodes du Dévonien supérieur est également un défi aux reconstitutions paléogéographiques. Présents au Groenland, en Russie, en Australie et au Brésil, ces quadrupèdes n'ont certainement pas pu traverser à la nage une "Paléotéthys" de 2.000 à 5.000 km de large (Scotese *et al.*, 1985, fig. 5) ! Il faut donc préférer une reconstitution où Laurasie et Gondwanie sont au contact (Livermore *et al.*, 1985, fig. 7 ; Rickard et Belbin, 1980, fig. 1 ; Scotese *et al.*, 1985, fig. 4) (B, fig. 12).

### 4) Les événements du Paléozoïque supérieur.

A partir du Dévonien supérieur, le visage des ichthyofaunes se modifie de façon notable. Cantonnés essentiellement aux eaux marines côtières dès l'Ordovicien et pendant tout le Silurien-Dévonien (Blicek, 1982a ;

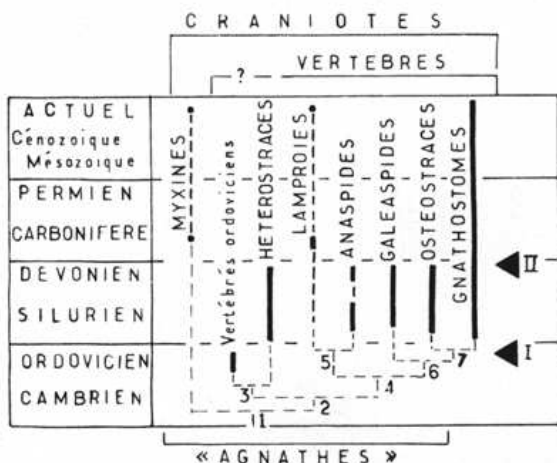


Fig. 10. — Schéma des relations de parenté entre Craniotes primitifs, inspiré de Janvier (1986, fig. 1) : les "Agnathes" sont un regroupement paraphylétique.

L'ordre d'apparition des principaux caractères dérivés est le suivant : 1, crâne, hypophyse, crête neurale, branchies endodermiques, etc. — 2, sillons ou canaux sensoriels (système latéral), deux canaux semi-circulaires. — 3, plaques dermiques constituées de trois couches de tissu osseux dont une médiane spongieuse acellulaire. — 4, nageoires paires avec rayons pourvus de muscles individuels, etc. — 5, orifices branchiaux externes alignés obliquement. — 6, os péri-chondral, os dermique cellulaire. — 7, caudale épicerque, ossification sclérotique, etc. Les Gnathostomes sont caractérisés par leurs mâchoires, la présence d'un troisième canal semi-circulaire, des branchies ectodermiques, etc.

Deux extinctions majeures sont intervenues au cours du Paléozoïque : I, à la fin de l'Ordovicien ; II, à la fin du Dévonien.

Fig. 10. — Phylogenetic relationships of primitive Craniates after Janvier (1986, fig. 1). "Agnathans" are a paraphyletic group. The main features are as follows: 1, skull, hypophysys, neural crest, endodermal gills, etc. — 2, lateral sensory grooves or canals, two semi-circular canals. — 3, dermal plates made of three bony layers with a spongy acellular median one. — 4, paired fins with individual muscularized rays. — 5, obliquely arranged external branchial openings. — 6, perichondral bone, cellular dermal bone. — 7, epicercal tail, sclerotic ossification, etc.; the Gnathostomes are characterized by jaws, the occurrence of a third horizontal semi-circular canal, ectodermal gills, etc.

Two main extinction events occurred during Palaeozoic times: I, at the end of Ordovician; II, at the end of Devonian.

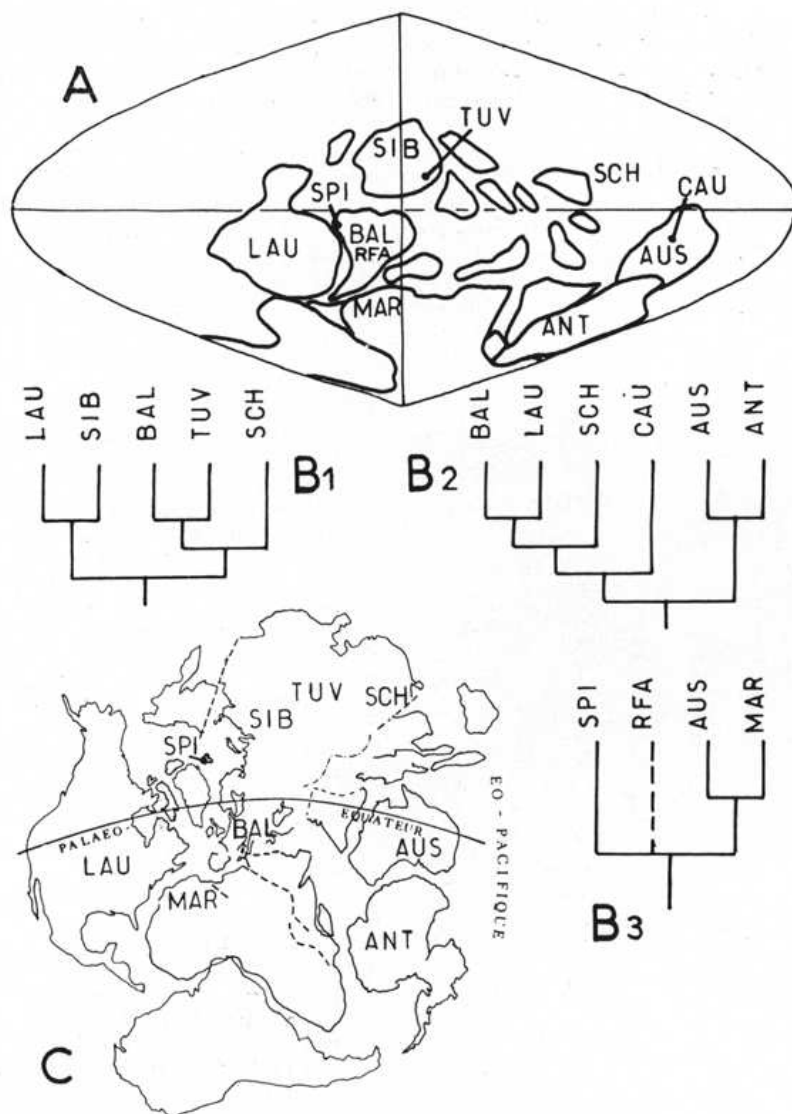


Fig. 11. — Problèmes de paléobiogéographie au Dévonien. La reconstitution A, extraite de Heckel et Witzke (1979), montre une constellation de petits blocs continentaux, notamment en Asie, séparés par des espaces (océaniques) relativement larges. Or les géocladogrammes B1-B3, issus de l'analyse des relations de parenté de divers groupes "d'Agnathes" et de Placodermes (B1-B2 d'après Young, 1981, fig. 3; B3 d'après Lelièvre, 1984, fig. 20) impliquent des relations continentales plus directes, notamment entre la Chine du Sud (SCH) et l'Europe (BAL = Baltica), ou entre l'Australie (AUS) et le Maroc (MAR). Ils nécessitent également un regroupement de ces masses continentales avant le Dévonien, hypothèse illustrée par la reconstitution C (extraite de Lelièvre, 1984, fig. 21; d'après Rickard et Belbin, 1980 et Carey, 1976).

Autres abréviations : ANT, Antarctique. — CAU, Australie centrale. — LAU, Laurentia. — RFA, Allemagne. — SIB, Sibérie. — SPI, Spitsberg. — TUV, Tuva.

Fig. 11. — Devonian palaeobiogeographical problems. Heckel and Witzke's (1979) reconstruction shows several small continental blocks, particularly in Asia, separated by rather wide (oceanic) spaces. But the geo-cladograms B1-B3, deduced from cladistic analyses of "agnathans" and placoderms (B1-B2 after Young, 1981; B3 after Lelièvre, 1984), imply closer continental relationships between South China (SCH) and Europe (BAL = Baltica), or between Australia (AUS) and Morocco (MAR). They also imply a pre-Devonian more compact reconstruction, as illustrated by reconstruction C (Lelièvre, 1984).

Other abbreviations : ANT, Antarctica. — CAU, Central Australia. — LAU, Laurentia. — R.F.A., F.R.G. — SIB, Siberia. — SPI, Spitsbergen. — TUV, Tuva.

Märss et Ejnasto, 1978 ; Spjeldnaes, 1979, 1982 ; Thomson, 1980), les Vertébrés aquatiques subissent une série d'extinctions au Frasnien/Famennien (disparition de tous les "Agnathes" cuirassés, fig. 10) et au Famennien/Tournaisien (disparition des Placodermes, Struniiformes, Porolépiformes, fig. 13), vraisemblablement liées à la raréfaction des plates-formes carbonatées et à une crise climatique (Janvier, 1978). Parallèlement, deux groupes de Gnathostomes, déjà présents au Silurien terminal, réalisent leurs radiations adaptatives au début du Carbonifère : les Chondrichthyens et les Actinoptérygiens deviennent les éléments domi-

nants des ichtyofaunes du Paléozoïque supérieur (fig. 13). Ces poissons colonisent alors franchement tant les milieux continentaux que les milieux marins profonds, les Chondrichthyens étant classiquement considérés comme des indicateurs de milieux marins. Après la diminution et la disparition des Ostéolépiformes et des Acanthodiens au cours du Permien, la limite Permien/Trias, pourtant la plus importante pour les Invertébrés marins (v. par ex. : Dickins, 1983 ; Jablonski, 1986) ne semble pas aussi bien marquée que la coupure Dévonien/Carbonifère pour les Vertébrés. On note une simple raréfaction des Chondrichthyens mais une nouvelle

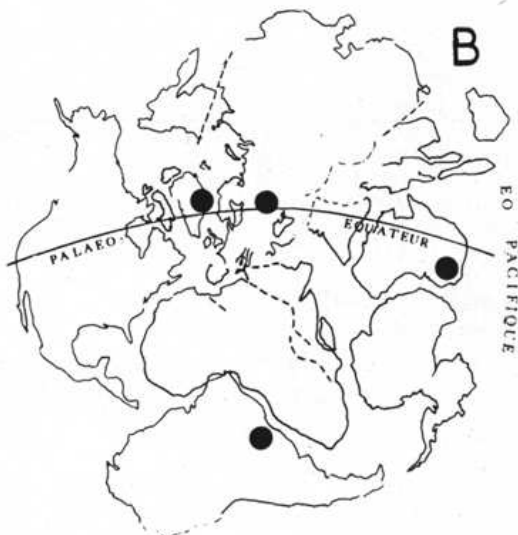
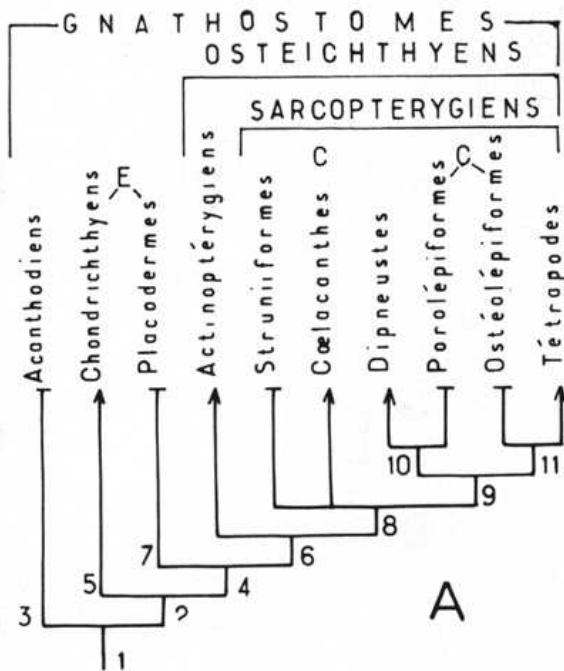


Fig. 12.

A : Schéma des relations de parenté entre Gnathostomes, inspiré de Janvier, 1981, fig. 17 ; 1986, fig. 2 J) et Lelièvre (1986, p. 147) - complément à la fig. 10.

Les taxons encore actuels sont figurés avec une flèche, les fossiles avec un tiré horizontal. L'analyse des caractères amène à la conclusion suivante : les regroupements "Elasmobranchiomorphes" (E) et "Crossoptérygiens" (C) ne sont pas des groupes monophylétiques. L'ordre d'apparition des principaux caractères dérivés est le suivant : 1, mâchoires, trois canaux semi-circulaires, etc. — 2, structure de l'endosquelette des nageoires paires. — 3, épine devant chaque nageoire. — 4, plaques dermiques avec recouvrements, parasphénoïde, etc. — 5, cartilage calcifié prismatique, etc. — 6, dentaire, prémaxillaire, maxillaire, lépidotriches, vessie natatoire ou poumons, etc. — 7, palatocarré en omega. — 8, endosquelette des nageoires paires articulé par un seul élément sur les ceintures. — 9, dents principales à structure plissée. — 10, narine postérieure très proche du bord buccal, etc. — 11, une seule narine externe, dents polyplacodontes, choanes.

B : La répartition géographique des premiers Tétrapodes au Dévonien supérieur implique une proximité géographique entre Laurasia et Gondwana, ce qui est réalisé sur le canevas paléogéographique de Lelièvre (1984) représenté ici.

Fig. 12.

A : Phylogenetic relationships of Gnathostomes, after Janvier (1981, 1986) and Lelièvre (1986). Still extant taxa are figured with arrows, fossil ones with a dash. The character-analysis leads to the following conclusions : the "Elasmobranchiomorphs" (E) and "Crossopterygiens" (C) are not monophyletic groups. The main derived characters are as follows : 1, jaws, three semi-circular canals, etc. — 2, paired fins endoskeletal structure. — 3, one spine in front of each fin. — 4, dermal plates with overlap areas, parasphenoid, etc. — 5, prismatic calcified cartilage, etc. — 6, dentary, premaxillary, maxillary, lepidotrichia, swimbladder or lungs, etc. — 7, omegashaped palatoquadrate. — 8, endoskeleton of paired fins, articulated with a single bone to the girdles. — 9, folded teeth. — 10, posterior nostril very near the oral cavity boundary, etc. — 11, one single external nostril, polyplacodont teeth, choana.

B : The Upper Devonian geographical distribution of the first tetrapods implies a geographical connexion between Laurasia and Gondwana. This is illustrated by the palaeogeographical scheme used by Lelièvre (1984).

radiation des Actinoptérygiens, due surtout à l'apparition de nouvelles familles de Chondrostéens à l'Éotrias (fig. 13).

Signalons enfin que, parmi les gisements à poissons du Paléozoïque supérieur, deux des plus célèbres par l'abondance, la diversité et l'état de conservation des fossiles sont d'âge carbonifère : Bear Gulch (Namurien du Montana ; Janvier et Lund, 1985) dont l'assemblage, dominé par les Chondrichthyens, renferme aussi des Coelacanthes, des Actinoptérygiens et *Hardistiella*, la plus ancienne lamproie ; Mazon Creek (Pennsylvanien de l'Illinois ; Nitecki, 1979) qui a livré, entre autres, deux lamproies, *Mayomyzon* et *Pipiscius*, ainsi qu'une possible myxine, *Gilpichthys*.

### CONCLUSIONS

Plusieurs des résultats qui avaient été acquis à la suite des expéditions paléontologiques d'entre les deux guerres (telles que les expéditions à la voile vers le Spitsberg) ont été remis en question ces dernières années. Il se confirme que les premiers Craniotes sont ordoviciens et peut-être cambriens. Leur répartition englobait au moins les deux Amériques et l'Australie.

Les "Agnathes" représentent un groupe plus varié qu'on ne le pensait, avec la découverte des Galéaspides de Chine. Au sein de ce regroupement paraphylétique, ce sont les Ostéostracés ("Céphalaspides") qui sont les plus proches parents des Gnathostomes. Parmi ceux-ci, les groupes "Elasmobranchiomorphes" et "Crossoptérygiens" éclatent alors que les Ostéolépiiformes semblent demeurer les meilleurs candidats à l'ascendance des Tétrapodes. Globalement, la répartition géographique de tous ces taxons pose des problèmes d'interprétation actuellement non résolus. Quelques auteurs contemporains favorisent des reconstitutions mondiales où la Pangée (Laurasie + Gondwanie) est beaucoup plus compacte que sur les modèles tirés des données paléomagnétiques. Les schémas de relations de parenté des Vertébrés entre eux sont censés vérifier les reconstitutions paléogéographiques mais il serait souhaitable que des analyses du même ordre proviennent des Invertébrés et des Plantes afin de confronter le maximum de tests paléontologiques.

*Remerciements.* — La rédaction de ce texte a bénéficié des remarques critiques de C. Comble-Despaquis, S. Crasquin (Villeneuve d'Ascq) et H. Lelièvre (Paris). La dactylographie du texte a été assurée par R. Netter (Villeneuve d'Ascq).

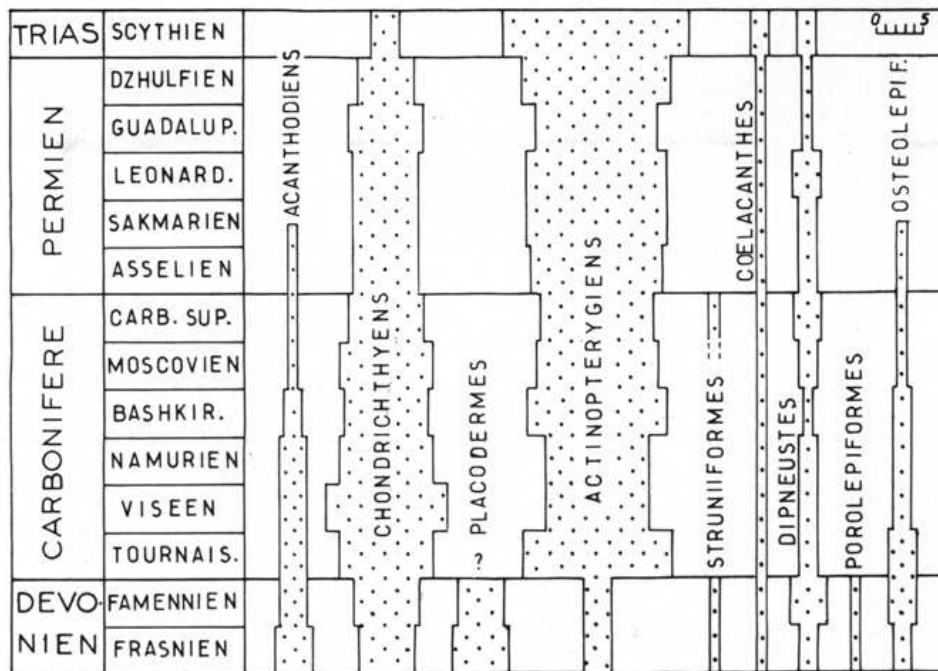


Fig. 13. — Abondance relative des principaux groupes de poissons au Paléozoïque supérieur d'après la répartition stratigraphique des taxons supragénériques (familles ou ordres) donnée in Andrews *et al.* (1967 ; légèrement modifié). On notera que la principale coupure est la limite Dévonien/Carbonifère.

Fig. 13. — Relative abundance of the main Upper Palaeozoic fish groups, deduced from the stratigraphical record of suprageneric taxa (families and orders), after Andrews *et al.* (1967). Note that the most important extinction event occurred at the Devonian/Carboniferous boundary.

BIBLIOGRAPHIE

- 1) ALDRIDGE R.J., BRIGGS D.E.G., CLARKSON E.N.K., SMITH M.P. (1986). — The affinities of conodonts - new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland. *Lethaia*, 19, (4), p. 279-291.
- 2) ANDREWS S.M., GARDINER B.G., MILES R.S. and PATTERSON C. (1967). — Pisces. In *The Fossil Record*, part. II. A Symposium with documentation... Geol. Soc. London Publ., chap. 26, p. 637-683.
- 3) BENGTON S. (1977). — Early Cambrian button-shaped phosphatic microfossils from the Siberian Platform. *Palaeontology*, 20, (4), p. 751-762.
- 4) BLANK R.G. (1979). — Applications of probabilistic biostratigraphy to chronostratigraphy. *Jl. Geol.*, 87, (6), p. 647-670.
- 5) BLIECK A. (1982a). — Les grandes lignes de la biogéographie des Hétérostracés du Silurien supérieur - Dévonien inférieur dans le domaine nord-atlantique. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 38, p. 283-316.
- 6) BLIECK A. (1982b). — Les Hétérostracés (Vertébrés, Agnathes) du Silurien-Dévonien du Continent nord-atlantique, d'après l'étude des faunes du Dévonien inférieur du Spitzberg et du Silurien supérieur - Dévonien inférieur d'Europe occidentale et de Podolie (Ukraine): Systématique - Répartition - Paléomilieu. Thèse Doct. Etat Univ. P. et M. Curie (Paris VI), 3 vol. (texte + fig.). (ronéotypé).
- 7) BLIECK A. (1984). — Les Hétérostracés Ptéraspidiformes, Agnathes du Silurien-Dévonien du Continent nord-atlantique et des blocs avoisinants: révision systématique, phylogénie, biostratigraphie, biogéographie. *Cah. Paléont.*, CNRS édit., 200 p., 31 fig., 1 dépl. h-t.
- 8) BOCKELIE T. and FORTEY R.A. (1976). — An early Ordovician vertebrate. *Nature*, 260, (5546), p. 36-38, 3 fig.
- 9) BOURDIER F. (1959). — Quelques aperçus sur la paléontologie évolutive en France avant Darwin. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, (1), p. 881-896.
- 10) BRIGGS D.E.G., CLARKSON E.N.K. and ALDRIDGE R.J. (1983). — The conodont animal. *Lethaia*, 16, p. 1-14.
- 11) BRITISH MUSEUM (NATURAL HISTORY) ed. (1979). — Dinosaurs and their living relatives. Brit. Mus. (Nat. Hist.) and Cambridge Univ. Press Publ., 72 p.
- 12) BRUNDIN L. (1968). — Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. In Ørving T. ed., *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*, Nobel Symposium, 4, p. 473-495.
- 13) CAREY S.W. (1976). — The expanding Earth. Developments in Geotectonics 10, Elsevier Publ., 488 p.
- 14) CHALINE J. ed. (1983). — Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique: gradualisme phylétique ou équilibre ponctués? Coll. Intern. CNRS n° 330 (Dijon, Mai 1982). CNRS édit., 337 p.
- 15) CHANG Mee-Mann and YU Xiaobo (1984). — Structure and phylogenetic significance of *Diabulichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of Eastern Yunnan, China. In Intern. Symp. Evol. Biogeogr. Early Vertebr., (Sydney-Canberra, Feb. 1983). *Pr. Linn. Soc. NSW*, 107, (3), p. 171-184.
- 16) COCKS L.R.M. ed. (1981). — The evolving earth (chance, change, challenge). Brit. Mus. (Nat. Hist.) and Cambridge Univ. Press, 264 p.
- 17) CRAWFORD A.R. (1982). — The Pangaeian paradox: where is it? *Jl. Petrol. Geol.*, 5 (2), p. 149-160.
- 18) CUBITT J.M. and REYMENT R.A. eds. (1982). — Quantitative Stratigraphic Correlation. J. Wiley and Sons Publ., 301 p.
- 19) DUPUIS C. (1979). — Permanence et actualité de la systématique: La "Systématique phylogénétique" de W. Hennig (historique, discussion, choix de références). *Cahiers des Naturalistes, Bull. Natural. Paris.*, N.S., 34, (1978), 1, 69 p.
- 20) ELLIOTT D.K. (1984). — A new subfamily of the Pteraspidae (Agnatha, Heterostraci) from the Upper Silurian and Lower Devonian of Arctic Canada. *Palaeontology*, 27, (1), p. 169-197.
- 21) FLÜGEL H.W. (1984). — A. Wegener - O. Ampferer - R. Schwinner: the first chapter of the "New Global Tectonic". *Earth Sci. History*, 3, (2), p. 178-186.
- 22) FOREY P.L. ed. (1981). — The evolving biosphere (chance, change, challenge). Brit. Mus. (Nat. Hist.) and Cambridge Univ. Press, 311 p.
- 23) FOREY P.L. (1984a). — L'origine des Tétrapodes. *La Recherche*, 154, p. 476-487.
- 24) FOREY P.L. (1984b). — Yet more reflections on agnathan-gnathostome relationships. In Forey P.L. and Thomson K., eds. *Essays presented to Dr Bobb Schaeffer. Jl. Vert. Paleont.*, 4, (3), p. 330-343.
- 25) GAGNIER P.Y., BLIECK A.R.M. and RODRIGO G. (1986). — First Ordovician vertebrate from South America. *Geobios*, 19 (5), p. 629-634.
- 26) GEDIK I. (1977). — Orta Toroslar'da Konodont biyostratigrafisi. (Conodont biostratigraphy in the Middle Taurus). *Türk Jeol. Kurumu Bül.*, 20 (1), p. 35-48. (En turc; résumé en anglais).
- 27) GINSBURG L. (1979). — Les Vertébrés, ces méconnus. 600 millions d'années d'évolution, des origines à l'homme. Hachette édit., 222 p.
- 28) GOUJET D. et MATILE L., eds (1978). — Systématique cladistique. Quelques textes fondamentaux. Glossaire. Entretiens du Muséum (Paris, Nov. 1978), Labor. Entom. Mus. nation. Hist. Nat. édit., 106 p.
- 29) GUÉX J. (1977). — Une nouvelle méthode d'analyse biochronologique. Note préliminaire. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 73 (351), p. 309-322.

- 30) GUEX J. et DAVAUD E. (1982). — Recherche automatique des associations unitaires en biochronologie. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, 76 (361), p. 53-69.
- 31) HECKEL P.H. and WITZKE B.J. (1979). — Devonian World palaeogeography determined from distribution of carbonates and related lithic palaeoclimatic indicators. In House M.R., Scrutton C.T. and Basset M.G. eds., *The Devonian System* (P.A.D.S., Bristol, 1978). *Spec. Pap. Palaeont.*, 23, p. 99-123.
- 32) HEDBERG H.D. ed. (1979). — Guide stratigraphique international. Classification, terminologie et règles de procédure. Doin édit., 233 p.
- 33) HUBLIN J.J. (1981). — L'évolution de la vie. Coll. Les Grands Sujets, Editions du Chat Perché - Flammarion, 318 p.
- 34) JANVIER P. (1978). — La fin des poissons cuirassés géants. *La Recherche*, 86, p. 175-177.
- 35) JANVIER P. (1981). — The phylogeny of the craniata, with particular reference to the significance of fossil "agnathans". *Jl. Vertebr. Paleont.*, 1 (2), p. 121-159.
- 36) JANVIER P. (1982). — La biogéographie phylogénétique et la vicariance : historique et perspectives d'avenir. In Biogéographie et Tectonique des plaques. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), 24, (5-6), p. 917-925.
- 37) JANVIER P. (1983). — "L'animal-conodont" enfin démasqué ? *La Recherche*, 145, p. 832-833.
- 38) JANVIER P. (1986). — Les nouvelles conceptions de la Phylogénie et de la Classification des "Agnathes" et des Sarcoptrygiens. In François Y. et Bauchot M.L. eds., *Les Poissons : classification et phylogénèse*, Table Ronde Soc. Zool. Fr. (Paris, Fév. 1986), 1<sup>re</sup> partie. *Océanis*, 12 (3), p. 123-138.
- 39) JANVIER P. et LUND R. (1985). — Ces étranges bêtes du Montana. *La Recherche*, 162, p. 98-100.
- 40) JARVIK E. (1980). — Basic structure and evolution of vertebrates. Academic Press, 2 vol. : 575 p. et 337 p.
- 41) JEFFERIES R.P.S. (1979). — The origin of Chordates - a methodological essay. In House M.R. ed., *The origin of major invertebrate groups*. System. Assoc. Spec. Vol., 12 (17), p. 443-477.
- 42) LAZARUS D.B. and PROTHERO D.R. (1984). — The role of stratigraphic and morphologic data in phylogeny. *Jl. Paleont.*, 58, p. 163-172.
- 43) LEBEDEV O.A. (1984). — Pervaja nachodka devonskogo četveronogogo pozvonočnogo v SSSR. (Première découverte d'un Vertébré Tétrapode dévonien en URSS). *Doklady Akad. Nauk. SSSR*, 278 (6), p. 1470-1473 (en russe).
- 44) LELIEVRE H. (1984). — *Antineosteus lehmani* n. gen., n. sp., nouveau Brachythoraci du Dévonien inférieur du Maroc présaharien. Remarques sur la paléobiogéographie des Homostéides de l'Emsien. *Ann. Paléont. (Vert.-Invert.)*, 70, (2), p. 115-158.
- 45) LELIEVRE H. (1986). — Les Placodermes et leurs relations phylétiques avec les autres Gnathostomes. In François Y. et Bauchot M.L. eds., *Les Poissons : classification et phylogénèse*. Table Ronde Soc. Zool. Fr., (Paris, Fév. 1986), 1<sup>re</sup> partie. *Océanis*, 12 (3), p. 139-149.
- 46) LEONARDI G. (1983). — *Notopus petri* nov. gen., nov. sp., une empreinte d'Amphibien du Dévonien du Paraná (Brésil). *Géobios*, 16 (2), p. 233-239.
- 47) LIVERMORE R.A., SMITH A.G. and BRIDEN J.C. (1985). — Palaeomagnetic constraints on the distribution of continents in the late Silurian and early Devonian. In Chaloner W.G. and Lawson J. D. eds., *Evolution and environment in the late Silurian and early Devonian* (Roy. Soc. Discussion Meeting, London, May 1984). *Phil. Tr. Roy. Soc. London*, B 309 (1138), p. 29-56.
- 48) MATILE L. et GOUJET D. (1981). — Biogéographie et cladisme : principes et méthodes illustrés par l'exemple des Diptères Keroplatidae. *Mém. Soc. Biogéogr.*, 3<sup>e</sup> sér., II, p. 63-82.
- 49) MARSS T. and EJNASTO R. (1978). — Raspredelenie vertebrat v raznofacial'nykh otloženijach silura severnoj pribaltiki. (Distribution of vertebrates in deposits of various facies in the North Baltic Silurian). *Eesti NSV Tead. Akad. Toimet.*, 27. *K. Geol.*, 1, p. 16-22 (en russe, résumé anglais).
- 50) MOY-THOMAS J.A. and MILES R.S. (1971). — Palaeozoic Fishes. Chapman and Hall Publ., 259 p.
- 51) NITECKI M.H. ed. (1979). — Mazon Creek Fossils. Academic Press, 581 p.
- 52) REPETSKI J.E. (1978). — A Fish from the Upper Cambrian of North America. *Science*, 200, p. 529-531.
- 53) RICHARDSON J.B. and MCGREGOR D.C. (1986). — Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone continent and adjacent regions. *Geol. Surv. Can., Bull.*, 364, 79 p., 7 fig. 21 pl.
- 54) RICKARD M.J. and BELBIN L. (1980). — A new continental assembly for Pangaea. In Banks M.R. and Green D.H. eds., *Orthodoxy and creativity at the frontiers of Earth Sciences* (Carey Symposium ; Hobart, Febr. 1977). *Tectonophysics*, 63, (1-4), p. 1-12.
- 55) RITCHIE A. and GILBERT-TOMLINSON J. (1977). — First Ordovician vertebrates from the Southern Hemisphere. *Alcheringa*, 1, p. 351-368.
- 56) ROSEN D.E., FOREY P.L., GARDINER B.G. and PATTERSON C. (1981). — Lungfishes, Tetrapods. Paleontology and Plesiomorphy. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 167 (4), p. 159-276.
- 57) SCHULTZE H.P. (1977). — The origin of the tetrapod limb within the Rhipidistian Fishes. In Hecht M.K., Goody P.C. and Hecht B.M. eds., *Major Patterns in Vertebrate Evolution*, p. 541-544.
- 58) SCHULTZE H.P. (1981). — Henning und der Ursprung der Tetrapoda. *Paläont. Z.*, 55 (1), p. 71-86.
- 59) SCOTESE C.R., BAMBACH R.K., BARTON C., VAN DER VOO R. and ZIEGLER A.M. (1979). — Paleozoic base maps. *Jl. Geol.*, 87 (3), p. 217-277.
- 60) SCOTESE C.R., VAN DER VOO R. and BARRETT S.F. (1985). — Silurian and Devonian base maps. In Chaloner W.G. and Lawson J.D. eds., *Evolution and Environment in the late Silurian and early Devonian* (Roy. Soc. Discussion Meeting, London, May 1984). *Phil. Tr. Roy. Soc. London*, B 309 (1138), p. 57-77.

- 61) SMITH A.G., HURLEY A.M. and BRIDEN J.C. (1981). — Phanerozoic paleocontinental world maps. Cambridge Earth Sci. Ser., Cambridge Univ. Press, 102 p., 88 cartes.
- 62) SPJELDNAES N. (1979). — The palaeoecology of the Ordovician Harding Sandstone (Colorado, USA). *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 26, p. 317-347.
- 63) SPJELDNAES N. (1982). — Palaeoecology of *Ichthyostega* and the origin of the terrestrial vertebrates. In Gallitelli E.M. ed., 1st Intern. Meeting Palaeontology. Essential of Historical Geology (Venice, 1981), Mucchi publ., p. 323-343.
- 64) STEEMANS Ph. (1986). — Palynostratigraphie de l'Eodévonien. Thèse Doct. Sci. (Sci. géol. minéral.), Univ. Liège, 2 vol. : 408 p. + 47 pl. (ronéotypé).
- 65) TARLING D.H. (1985). — Siluro-Devonian palaeogeographies based on palaeomagnetic observations. In Chaloner W.G. and Lawson J.D. eds., Evolution and Environment in the late Silurian and early Devonian (Roy. Soc. Discussion Meeting, London, May 1984). *Phil. Tr. Roy. Soc. London*, B 309 (1138), p. 81-83.
- 66) THOMSON K.S. (1980). — The ecology of Devonian lobe-finned fishes. In Panchen A.L. ed., The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. System. Assoc., Spec. Vol., 15, p. 187-222.
- 67) TILLIER S. et CUIF J.P. (1986). — L'animal-conodonte est-il un Mollusque Aplacophore? *C.R. Ac. Sc.*, 303, II, (7), p. 627-632.
- 68) TILLIER S. et JANVIER P. (1986). — Le retour de l'animal-conodonte. *La Recherche*, 183, p. 1574-1575.
- 69) UBAGHS G. (1981). — Réflexions sur la nature et la fonction de l'appendice articulé des Carpoïdes Stylophora (Echinodermata). *Ann. Paléont. (Invertébrés)*, 67, (1), p. 33-48.
- 70) WARREN J.W. and WAKEFIELD N.A. (1972). — Trackways of Tetrapod Vertebrates from the Upper Devonian of Victoria, Australia. *Nature*, 238, (5365), p. 469-470.
- 71) YOUNG G.C. (1981). — Biogeography of Devonian vertebrates. *Alcheringa*, 5, p. 225-243.