

Systématique, phylogénie

APPORTS MUTUELS ET COMPLEMENTARITE DE LA ZOOLOGIE ET DE LA PALEOZOOLOGIE : QUELQUES EXEMPLES CHEZ LES INVERTEBRES

par

Jean-Loup d'HONDT

À partir d'exemples choisis essentiellement chez les Bryozoaires et les Brachiopodes, et d'arguments morphologiques, anatomiques, histologiques, embryologiques, morphogénétiques, physiologiques, systématiques, taxinomiques, phylogénétiques, écologiques et écophysiologicals, l'auteur confirme la complémentarité et les apports mutuels des études zoologiques et paléozoologiques. Le zoologiste fournit des informations plus nombreuses et plus diversifiées que le paléontologue ; mais ce dernier apporte au zoologiste un élément fondamental et indispensable, la dimension historique liée au facteur temps.

Mutual and complementarity contributions of Zoology and Paleozoology ; some examples among invertebrates

Zoology and Paleozoology are two complementary approaches to the study the animals as global entities. Respective contributions of both fields bring to each other mutual profits, even if the zoology supplies more information, in various topics using essentially as material the soft parts of the organisms (morphology, anatomy, histology, embryology, morphogenesis, physiology, systematics, taxonomy, phylogeny, genetics, biochemistry). Paleozoology, having priority on hard and fossilized parts of the organisms, supplies fundamental and necessary documentation on the historical dimension of the evolution in correlation with time, and reinforces the evolutive theory. Arguments and limits of the respective contributions of zoology and paleozoology are illustrated by some examples, selected principally from two phyla of invertebrates, the Bryozoa and the Brachiopoda, principally the genera *Pseudothyracella*, *Electra*, *Arachnidium*, *Alcyonidium*, *Terebratulina* and *Neocrania* ; but other interesting topics of discussion have been chosen in other phyla (Mollusca, Echinodermata, Arthropoda). Unfortunately, many phyla with great phylogenetic interest are not fossilized ; consequently much fundamental information is (and always will be) lacking.

Introduction

Zoologie et Paléozoologie sont deux approches complémentaires, abordant l'une et l'autre l'animal en tant qu'entité et organisme et non seulement, d'un point de vue restrictif, comme un modèle expérimental pour l'étude d'une fonction biologique, ou comme un simple outil biostratigraphique. Ces deux disciplines, qu'il n'est pas dans notre propos d'opposer ici (cette étude n'est en rien un « match »), et que nous avons voulu considérer avec impartialité, s'intéressent respectivement à l'animal, la première en le concevant comme un plan d'organisation intégré, considéré dans le temps à un moment donné, la seconde en le suivant dans la durée et tout au long de son histoire. Breton (1997) a rappelé à propos du genre une conception extrapolable à d'autres niveaux taxinomiques : le paléontologiste décrit un taxon dans sa diversité temporelle d'un point de vue historique, alors que le néontologiste cherche à l'expliquer selon un mécanisme ou comme un phénomène ; « le néontologue essaye d'expliquer pourquoi, le paléontologue peut au moins décrire comment ».

Les apports respectifs de ces deux disciplines sont à bénéfices réciproques, bien que la Zoologie apporte en général davantage à la Paléozoologie que l'inverse. La Zoologie a besoin de l'échelle du temps pour comprendre l'acquisition et l'évolution d'une morpho-anatomie ou d'une anatomie fonctionnelle, celle d'une adaptation, une phylogénie ou la conquête d'un milieu ; la Paléozoologie nécessite la connaissance fine des êtres pour en comprendre le fonctionnement des différents éléments - parfois dissociés -, reconstituer leur apparence physique, comprendre leurs exigences écologiques, suivre leur mode de développement et les différents aspects qu'il prendront au cours de leur croissance. Les phénomènes étudiés sont tributaires de la connaissance anatomique et ultrastructurale des « parties molles » des organismes. Les fossiles prouvent l'ancienneté d'un taxon et peuvent révéler l'existence de formes de transition entre des groupes qui semblent à l'époque actuelle isolés les uns des autres ; ils révèlent aussi, jusqu'à la découverte de spécimens plus anciens, l'âge présumé d'un taxon.

La Paléozoologie conforte de façon déterminante, sans doute plus que la Zoologie, la théorie de l'évolution. En effet, par exemple chez les Vertébrés, les taxons semblent successivement apparus, au sein d'un groupe donné et au cours des temps géologiques, dans l'ordre où les classe le zoologiste par degrés d'évolution et de perfectionnement ; ils se rencontrent dans les strates géologiques selon l'ordre où il était logique de les attendre. En revanche, l'étude même de la spéciation relève essentiellement de la Zoologie, bien que la cladistique ait d'abord été fructueusement appliquée aux invertébrés : « Beaucoup de paléontologistes ont parfaitement reconnu que les données de leur science ne permettaient pas d'étudier le détail de la spéciation » (DELSOL, 1991), puisqu'il s'agit de modifications génétiques portant parfois sur un très faible nombre d'individus au départ, et souvent impossibles à discerner en examen externe. Dans la pratique, le zoologiste et le paléontologiste utilisent des méthodes propres et ne s'attachent pas toujours à l'étude d'un même niveau de caractères : le paléontologiste n'a normalement pas accès au gène, abordé par le biologiste et sur lequel reposent les mécanismes de l'évolution.

Avant d'aborder de façon synthétique les apports mutuels de la Zoologie et de la Paléozoologie, il convient d'abord de délimiter les champs respectifs couverts par ces

Zoologie et paléozoologie

deux termes. Celui de la Paléozoologie est d'étudier l'organisme animal disparu sous ses aspects biologiques et structuraux. La définition actuelle de l'animal excluant de considérer comme tel un organisme unicellulaire (à l'exception pour certains auteurs des Choanoflagellés, interprétés comme groupe-frère de l'ensemble des organismes pluricellulaires), et de ne réserver le substantif d'« animal » qu'aux êtres à structure cellulaire cloisonnés ou non (Myxozoaires compris), la Zoologie, science dynamique de l'organisme animal, ne se consacre plus qu'aux Métazoaires. Remarquons à ce propos qu'il est hors de doute que les Protistes non chlorophylliens continueront très vraisemblablement à être étudiés par des zoologistes, en dépit des conceptions plus restrictives des phylogénistes modernes. L'animal est caractérisé par une nutrition hétérotrophe à partir de proies capturées dans le milieu extérieur, des cellules nucléées, l'absence de cellulose ou de chlorophylle, l'existence de types complexes de jonctions cellulaires (GAP, septées, etc.) et celle de gènes de régulation modulant un phénotype initial. Le collagène se rencontre quant à lui à la fois chez les Animaux et les Mycètes (CELERIN *et al.*, 1996). À une époque où la notion de règne animal est elle-même remise en question (GÉNERMONT, 1997), la Paléozoologie, qui offre une succession de données instantanées, ne peut définir aussi complètement l'animal que ne le fait la Zoologie, qui permet de le suivre tout au long de sa vie à travers ses transformations *in vivo*, et permet l'expérimentation. Les arguments cytologiques sont inaccessibles au paléontologue, même s'il peut prendre en compte, dans certains cas privilégiés, des éléments moléculaires extraits de spécimens fossiles (fragments de brins d'acides nucléiques).

Comme nous l'avons rappelé ci-dessus, la Paléontologie apporte à la Zoologie des arguments en faveur de la théorie de l'évolution, les sédiments procurant des formes intermédiaires considérées comme assurant la transition entre des taxons en apparence dissemblables. Le nombre de ces preuves varie cependant selon les taxons, très peu de restes, par exemple, ayant été découverts dans de nombreux groupes d'invertébrés. En revanche, si l'on excepte certains groupes privilégiés (Trilobites), la Paléontologie ne peut pas montrer l'existence d'un phénomène de spéciation dès lors que celui-ci peut procéder d'une néoténie, ni permettre de différencier des espèces éventuellement formées par épigénèse (action du milieu extérieur modifiant l'expression normale du gène), ni de révéler qu'un type d'organismes a pu prendre naissance lors d'un accident génétique tel qu'une délétion ou un *crossing-over*.

Les hétérochronies consistent en des modifications de la chronologie du développement de telle ou telle lignée cellulaire comparativement aux autres, et procèdent donc de mutations. Elle ne peuvent être interprétées par le paléontologue que s'il dispose de vastes séries de spécimens et d'informations sur les paléo-environnements ; il peut ainsi tester ses théories par comparaison sur du matériel actuel, en laboratoire. Ainsi, chez des Ostracodes fossiles, BERTHOLON et CARBONNEL (1995) ont-ils noté qu'au cours de l'ontogénèse l'ornementation de la coquille (costulation et réticulation) variait selon différents paramètres de l'environnement (facteurs biotiques et abiotiques, équilibre des carbonates, précipitation de la matière organique). L'ontogénèse est donc modulée par des hétérochronies dans le développement, s'exprimant phénotypiquement par des différences morphologiques intra-spécifiques – parfois très ténues, parfois au contraire de vaste ampleur et jusqu'au niveau du plan d'organisation –, sous la dépendance de modifications génotypiques infimes. Isolés de leur environnement, les spécimens différemment ornentés peuvent

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (4)

être interprétés de façon très différente si l'on ignore la plasticité phénotypique de l'espèce. Ceci ne doit pas faire oublier qu'il convient de faire preuve de prudence lorsqu'on travaille sur des séries présentes sur de longues distances dans une aire géographique disjointe, un diachronisme d'apparition au sein d'un taxon donné pouvant se manifester çà et là sous l'influence de facteurs biotiques ou abiotiques favorables ou défavorables (BRICE *et al.*, 1994).

Dans certains cas, une hétérochronie peut modifier des stratégies adaptatives, chez le juvénile ou chez l'adulte, et intervenir par exemple sur ses capacités de dispersion. La compréhension préalable de ces micro-phénomènes évolutifs à partir d'une comparaison avec les espèces actuelles est nécessaire pour reconnaître la monospécificité de populations, ou pour identifier les réponses de l'espèce, au cours du temps et avec la distance géographique.

Les rapports entre la Zoologie et la Paléozoologie se situent à plusieurs niveaux : architectural, structural ou d'intégration, de degré décroissant de l'étude morphologique et anatomique, domaines de la macro-évolution (supraspécifique), vers l'échelle moléculaire, le degré le plus infime de la micro-évolution (infra-spécifique). Pour la clarté de l'exposé ci-après, il nous a semblé préférable de suivre ici un plan hiérarchique en descendant progressivement du macroscopique vers le moléculaire. Notre propos n'a pas été d'être exhaustif ni de dresser un catalogue, et nous avons choisi de l'illustrer à partir d'exemples pris en priorité chez les Bryozoaires et les Brachiopodes.

1. Points de vue morphologiques

Certains documents paléontologiques ont bénéficié d'un état de conservation exceptionnel, comme par exemple différents représentants de groupes zoologiques à corps mou recueillis dans les schistes de Burgess. Mais une telle fossilisation privilégiée est rare : le pourcentage des individus fossilisés est faible, et la conservation ne porte habituellement que sur les parties dures des organismes, endo- (Vertébrés, Spongiaires, Octocoralliaires et autres Cnidaires) ou exosquelette (Mollusques, Echinodermes, Bryozoaires, Brachiopodes, Arthropodes, Foraminifères, Radiolaires) ; ces parties sont parfois dissociées en leurs différents éléments, qui sont plus ou moins dispersés, érodés, dissous, ou seulement connus par leurs moules internes. Dans certains cas, il est donc difficile au paléontologiste d'imaginer la forme de l'animal correspondant dans l'espace ; ainsi, c'est la découverte d'une espèce néocalédonienne actuelle du genre de Bryozoaires *Pseudothyracella*, *P. candelaber* d'HONDT et GORDON (1999), qui a permis de reconstituer la morphologie zoariale de ces organismes. Ils forment de hautes colonies (une dizaine de centimètres) candélabrifformes, aplaties dans un même plan et ramifiées dichotomiquement, qui n'étaient auparavant connues que par de petits éléments calcaires cylindriques qui constituent en fait les entre-nœuds multisériés, séparés par des joints chitineux auparavant inconnus, de la colonie. Le zoologiste peut ainsi reconstituer pour le paléontologiste le plan général d'organisation d'un taxon animal.

P. candelaber est un exemple typique de « fossile vivant », c'est-à-dire d'un taxon connu à l'état fossile avant d'avoir été rencontré à l'état vivant dans la nature actuelle. Cette notion diffère (CHAUDONNERET, 1983 ; de RICQLÈS, 1983a, b) de celle de « forme panchronique », expression désignant un organisme resté apparemment inchangé

Zoologie et paléozoologie

durant de longues périodes géologiques. Cette immuabilité est cependant toute relative ; il est impossible d'avoir la certitude absolue, puisque les conditions de conservation ne sont jamais totalement parfaites, qu'un organisme fossile et un organisme actuel morphologiquement identiques l'un à l'autre en apparence le sont par tous leurs caractères, y compris les plus intimes, embryologiques comme à l'échelle génétique (voir ci-après le cas des Bryozoaires du genre *Arachnidium*). La similitude est morphologique, dans les meilleurs cas anatomique, mais on ne peut être plus précis. ELDREDGE et STANLEY (1984), STANLEY (1984) et WINSTON et CHEETHAM (1984), dans trois articles publiés dans le même ouvrage collectif, ont complété la définition du « fossile vivant » ; c'est aussi pour eux une espèce ou un taxon de rang plus élevé, dont l'évolution s'est exceptionnellement interrompue, morphologiquement (et, si on peut le confirmer, anatomiquement) très semblable à une espèce ou à un taxon fossiles rencontrés dans les couches géologiques souvent très antérieurement dans l'histoire de la lignée correspondante, et dont elle (ou il) est généralement séparé(e) par une discontinuité dans le temps.

La théorie des corrélations, initialement édictée par Cuvier à partir d'études sur les Vertébrés, et selon laquelle tel et tel caractères morphologiques, soit sont nécessairement associés, soit s'excluent mutuellement, a été éprouvée tant sur des espèces actuelles que fossiles ; depuis lors, les reconstitutions ont évolué grâce aux interprétations de morphologie fonctionnelle. Cette théorie permet, à la suite de la découverte d'un vestige paléontologique donné, de reconstituer dans une certaine mesure les grandes lignes de la structure de l'organisme correspondant et de le situer avec une certaine précision dans la classification (dent, os d'un membre). Cette reconstitution demeure toutefois relative et limitée aux grandes lignes du plan d'organisation : car à la seule vue de son squelette, par exemple, il est impossible d'imaginer qu'un Camelidae peut présenter une ou deux volumineuses bosses dorsales. Chez les Invertébrés, il est plus difficile encore d'établir des corrélations de caractères : tel type de plaque calcaire est significatif d'une classe ou d'un ordre donnés d'Echinodermes, permet d'en exclure d'autres, mais il est impossible à partir d'un tel débris de reconstituer anatomiquement l'ensemble du test ou de l'exosquelette correspondants, ni leur morphologie spatiale.

Les fossiles renseignent les zoologistes sur l'existence de types d'organisation disparus, leur diversité, certains points de leur organisation. Ayant ainsi acquis une certaine connaissance des ancêtres des formes actuelles, et ils peuvent ainsi collaborer avec leurs collègues paléontologistes à l'établissement de phylogénies. À titre d'exemple, la Zoologie (SALVINI-PLAWEN, 1980) a pu confirmer, suite à des études morpho-anatomiques fines, que les Mollusques les plus archaïques étaient des animaux vermiformes métamérisés et dépourvus de coquille, ce qui a conduit à une meilleure perception de la phylogénie du groupe, d'en moduler la définition et d'en préciser la classification. Ce sont les connaissances anatomiques et biochimiques sur les Mollusques Aplacophores actuels, groupe vermiforme marin et dépourvu de coquille, ainsi que la reconnaissance d'analogies entre les Aplacophores Caudofoveata (actuels) et les Conodontes (fossiles), qui ont suggéré à TILLIER et CUIF (1986) que l'animal-conodonte pouvait appartenir à ce taxon de Mollusques ; depuis lors, d'autres interprétations ont incité à considérer plutôt l'animal-conodonte comme apparenté aux Chordés et aux Chétognathes, tout en constituant un phylum indépendant (BRIGGS *et al.*, 1983 ; KASATKINA et BURYI, 1999). Le paléontologiste, quant à lui, révèle au zoologiste que des espèces morphologiquement

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (4)

variables sous l'effet des contraintes de l'environnement peuvent subir des variations graduelles réversibles en cas de retour aux conditions de milieu préexistantes ; il lui apporte ainsi une information dans la durée dont il ne disposait pas (CHALINE et BRUNET-LECONTE, 1990).

Une complication dont le paléozoologiste ne prendra conscience que s'il possède une large série d'individus de stades différents, est formulée par la loi de Baer. Celle-ci postule que dans un groupe d'espèces affines, en particulier si le développement est long et protégé, il existe davantage de ressemblances entre leurs jeunes spécimens respectifs qu'entre leurs adultes. Ainsi, par exemple, si nous émettons l'hypothèse que les ophiopluteus de plusieurs espèces d'Ophiures, ou que les larves columniformes de plusieurs espèces de Bryozoaires, ou encore que des juvéniles de Brachiopodes auraient pu bénéficier d'extraordinaires conditions de fossilisation par immuration dans une même couche sédimentaire en même temps que les adultes correspondants, ces derniers pourront être différenciés les uns des autres, mais il n'en sera pas de même de leurs larves et de leurs juvéniles respectifs. Etant donné la variabilité anatomique intraspécifique du brachidium avec l'âge (MACKAY, MACKINNEY et WILLIAMS, 1994), il n'est même pas toujours aisé de différencier de jeunes Brachiopodes d'un genre donné des adultes d'un genre voisin moins évolué.

2. Points de vue anatomiques

Des fossiles sont parfois suffisamment bien conservés pour révéler des structures anatomiques. C'est en particulier le cas de ceux sauvegardés par bioimmuration (VOIGT, 1968) ; ainsi des Hydriaires (VOIGT, 1973) et des Bryozoaires à tégument chitineux, donc normalement non fossilisables (VOIGT, 1972, 1977a), issus des terrains sédimentaires du Jurassique et du Crétacé, nous sont-ils parvenus en bon état morphologique.

D'autres conditions exceptionnelles de préservation sont offertes par les grès détritiques d'Ediacara (Précambrien supérieur) et les « Burgess shales » (Cambrien) (CONWAY MORRIS, 1998c) ; sur le matériel paléontologique qui y a été découvert, il a par exemple été possible de discerner des détails de la cuticule ou du tube digestif de Priapulins. Mais sans la Zoologie, il serait bien difficile à un paléontologiste de décrire l'anatomie interne et la reproduction d'un Brachiopode Articulé ; la coquille de ces organismes ne présente plus que des empreintes musculaires et parfois – par chance – une faible partie du brachidium (plus ou moins bien conservé selon les groupes et les conditions de fossilisation). Pour un zoologiste, l'anatomie du tube digestif, le fait qu'il existe ou non un intestin aveugle, le nombre des paires de poches coelomiques, la morphologie larvaire, le fait que le développement soit direct ou indirect, constituent chez les Brachiopodes des caractères systématiques et phylogénétiques fondamentaux. Les perforations de la coquille des Térébratulides, visibles aussi bien sur le matériel fossile qu'actuel, sont aussi des critères diagnostiques. Mais comme les représentants actuels de cet embranchement ne constituent plus à présent que des fins de lignées, c'est la Paléontologie qui apporte à la Zoologie des informations fondamentales sur l'origine, la diversification et l'ancienneté de celles-ci.

Zoologie et paléozoologie

Le paléontologiste, à la vue d'une colonie fossilisée de Bryozoaires, même non érodée, ne pourra jamais imaginer les particularités fondamentales de ces organismes qui sont toujours aujourd'hui à l'origine de discussions sur leur position phylogénétique : l'anatomie très particulière du système nerveux ; la dégénérescence fréquente, périodique et cyclique de l'ensemble de la partie viscérale et sa régénération par un bourgeonnement épidermique interne évoquant une gastrulation ; le creusement de la cavité cœlomique, unique, seulement lors de la métamorphose, et par schizocœlie. C'est aussi le cas de la couronne tentaculaire rétractile des Bryozoaires, dont le paléontologue ne peut imaginer qu'il s'agit de suspensivores ; le détail du « filtre » lui échappant (N.B. BOARDMAN (1999) a pu, dans des cas tout à fait exceptionnels, observer des traces fossiles de polypides chez des Bryozoaires Trépostomes du Paléozoïque inférieur). Des structures inhabituelles décrites à partir de Bryozoaires du Dévonien (BIGEY, 1991) sont interprétées comme de possibles corps bruns, embryons et chambres incubatrices, suite à des comparaisons avec l'actuel. Chez des espèces bryozoologiques non calcifiées, comme celles du genre *Alcyonidium*, la détermination spécifique et la discrimination entre espèces cryptiques s'opère à partir de l'anatomie digestive (PRENANT et BOBIN, 1956), la morphologie et l'anatomie larvaires (CALVET, 1900 ; d'HONDT, 1977), des caractères électrophorétiques d'isoenzymologie (d'HONDT et GOYFFON, 1992 ; d'HONDT, GOYFFON et LE GALL, 1983 ; d'HONDT, GOYFFON et QUEINNEC, 1991) , la bathymétrie et le choix du substrat (d'HONDT, 1996). La plupart de ces critères qui définissent des espèces sont des caractères biologiques, non accessibles au paléontologiste qui dans de tels cas ne peut définir qu'un « groupe d'espèces » sans plus de précision, ou ne parvient à distinguer qu'une seule espèce.

L'étude morphologique de certaines colonies de Bryozoaires fossiles permet de déduire qu'il s'est exercé des contraintes mécaniques, dont l'intervention s'est traduite non seulement sur la morphologie générale des colonies ou des individus, mais aussi sur la distribution spatiale des lophophores (STARCHER et MCGHEE, 2000). L'étude de ces auteurs illustre la faveur croissante des paléontologistes pour les méthodes de modélisation, leur permettant d'expliquer par une voie détournée différents phénomènes.

3. Points de vue histologiques

Dans ce domaine, les apports sont déséquilibrés, puisque le zoologiste apporte considérablement plus d'informations au paléontologiste que l'inverse. Sauf exception (cf. les peaux d'Amphibiens fossiles, décrites par Voigt, 1937a et b), les fossiles ne fournissent aucune information sur les tissus mous des organismes, et à plus forte raison sur leur cytologie ; aussi le paléontologiste doit-il presque toujours la totalité des données anatomiques, et surtout histologiques et cytologiques, auxquelles il doit faire référence, au néontologiste. Les exemples en abondent ; la comparaison des spécimens actuels et fossiles à l'intérieur d'un même groupe permet de comprendre la signification de certaines structures squelettiques restées énigmatiques ; ainsi l'étude histologique des *caeca*, extensions épidermiques du manteau occupant la cavité des *punctae*, perforations de la coquille des Brachiopodes, caractère uniquement systématique et à la base de l'ancienne classification des Brachiopodes pour le paléontologiste qui distingue les taxons entre « à *punctae* » et « sans *punctae* », a permis au zoologiste de reconnaître à ces canalicules un

rôle physiologique (probablement, car on n'en a pas encore la certitude absolue, sécréteur ou respiratoire).

Une exception importante qu'il convient ici de rappeler est celle du squelette animal, véritable tissu fossilisable (de même que le tissu de soutien des végétaux supérieurs qui conduit le paléobotaniste spécialiste des Trachéophytes à être avant tout un paléohistologiste).

4. Points de vue embryologiques, morphogénétiques et physiologiques

À de rares exceptions près, les caractères embryologiques et larvaires ne sont pas fossilisables, sauf si les éléments préservés concernent ou contiennent des structures plus dures (pièces d'un squelette). Dans le cas de la plupart des phylums d'invertébrés marins, organismes généralement microscopiques, fragiles et sans éléments squelettiques, ces documents paléontologiques sont inexistantes et le recours aux informations tirées de l'étude des organismes actuels est indispensable pour toute tentative de reconstitution phylogénétique. Dans des circonstances exceptionnelles, toutefois (BRETON, 1996b), il a pu être observé la conservation de juvéniles de Rudistes dans la cavité paléale d'un adulte, peut-être en cours d'incubation.

Un stade de développement chez une espèce appartenant à une lignée donnée est parfois morphologiquement identique à la phase adulte d'une autre espèce dans la lignée voisine ; sans certitude préalable de la place d'un spécimen donné plutôt dans l'une que dans l'autre, il peut être difficile de savoir si l'on a affaire à un juvénile de la première ou un adulte de la seconde ; l'incertitude conditionne la fiabilité de la reconstitution phylogénétique correspondante (cas des Brachiopodes Terebratellidina).

Dans une lignée évolutive déterminée, il peut n'y avoir aucune corrélation entre la complexité d'un type larvaire, comme par exemple chez les Bryozoaires (le cyphonaute des Malacostèges et le Pseudocyphonaute des Flustrellidridae, présentant tous deux un haut degré d'organisation), et le niveau d'évolution de l'adulte. En effet, ces deux types larvaires conduisent respectivement le premier à des zoécies calcaires d'organisation primitive et à polypide tous fonctionnels, réunies en colonies sans hétérozoécies, le second à des zoécies chitineuses à polypide plus évolué coexistant avec des hétérozoécies ; le polymorphisme zoécial manifesté par ces derniers correspond à une structure zoariale plus évoluée avec répartition des tâches et attribution de nouvelles fonctions. La comparaison morpho-anatomique de leurs larves inciterait à rapprocher phylogénétiquement - mais à tort - ces groupes d'organismes, pourtant très différents à l'état adulte ; l'observation des seuls adultes amène à les situer respectivement à des niveaux évolutifs très différents, l'un primitif (Malacostèges), l'autre évolué (Flustrellidridae), et dans deux lignées bien distinctes. Dans cet exemple, la Zoologie ne permet pas plus que la Paléozoologie de déterminer les âges respectifs et les degrés d'évolution de ces deux taxons, mal fossilisables et qui ne sont d'ailleurs connus que de l'actuel et des couches stratigraphiques récentes. Par ailleurs, pour un systématicien, le seul caractère diagnostique indubitable des Malacostèges est leur type larvaire (cyphonautes) (d'HONDT, 1977, 1997) ; s'il n'est pas connu chez une espèce donnée et présumée y appartenir, le paléozoologiste comme le néozoologiste ne peuvent la considérer autrement que comme *incertae sedis*. Faute d'informations suffisantes, il n'est pas encore possible d'affirmer si,

Zoologie et paléozoologie

chez les Bryozoaires, un type larvaire complexe est ou non un caractère plésiomorphe ; en revanche, il est indéniable que l'évolution morpho-anatomique des larves est à découpler de l'évolution structurale à l'état adulte.

L'étude de gisements paléontologiques du Cambrien inférieur (530 millions d'années) chinois et sibérien a permis la découverte d'œufs et d'embryons dans un état de conservation relativement satisfaisant ; on a décelé une métamérisation chez ces embryons ; aussi a-t-on émis une hypothèse (CONWAY MORRIS, 1998b), qui demande encore confirmation, celle de l'appartenance de ces fossiles aux Annélides Polychètes (genre *Markuelia*). De telles informations, bien que beaucoup plus précises que la plupart de celles dont on disposait jusqu'à présent en Paléontologie des invertébrés, demeurent néanmoins insuffisantes pour statuer définitivement sur la position phylogénétique de tels organismes, ou pour distinguer des lignées holophylétiques de lignées paraphylétiques.

La pédomorphose, classiquement la reproduction d'individus à un stade correspondant morphologiquement et anatomiquement aux juvéniles d'une espèce ancestrale, est à présent définie comme une « juvénalisation » du descendant adulte, ressemblant alors à l'ancêtre juvénile ; il s'agit ici d'un cas d'hétérochronie du développement, accessible aux paléontologistes, et mieux étudiés actuellement par ceux-ci que par les néontologistes (BRETON, 1999). Elle peut provenir d'un phénomène de pédogenèse (accélération du développement de la lignée cellulaire germinale) ou de néoténie (ralentissement du développement de lignées cellulaires somatiques), est un mécanisme biologique plausible – bien qu'insuffisamment confirmé – de l'évolution, mais qui peut être mis en évidence à partir de données morphologiques, donc par le paléontologiste (évolution des Trilobites) autant que par le néontologiste.

Il ne semble pas exister chez les invertébrés de cas où le zoologiste ait pu apprendre au paléozoologiste que tel organisme, qui était pour lui *incertae sedis*, est en fait le juvénile un peu différent d'un autre animal déjà connu. En revanche, il peut lui suggérer, par exemple et par comparaison avec la faune actuelle, que des individus de très grande taille trouvés dans des thanatocoénoses ou des taphocénoses peuvent ne pas correspondre à des taxons particuliers ou à des écoformes, mais à des individus polyploïdes.

L'étude menée par le zoologiste apporte au paléozoologiste des informations sur la physiologie du groupe d'animaux sur lequel il travaille, sur le fonctionnement ou sur le rôle de tel ou tel organe ou structure. Il lui révèle l'existence de dispositifs indiscernables sur les fossiles, tels que les différents types d'asque, organe pneumatique facilitant la dévagination des tentacules chez les plus évolués des Bryozoaires calcifiés (Ascophores). La systématique phylogénétique des Mollusques, fondée à l'origine sur de simples comparaisons de squelettes (dont les charnières), est devenue une biosystématique, reposant de plus en plus sur les conséquences d'évènements morphogénétiques (le croisement des troncs nerveux, par exemple) difficilement étudiables par le paléontologue.

5. Points de vue systématiques et phylogénétiques

Une classification se fonde maintenant, quand cela est possible, sur la phylogénie supposée de la lignée correspondante. Lorsqu'il s'agit d'un groupe bien fossilisable, l'analyse des restes et notamment des parties dures qu'ils renferment est éminemment précieuse. C'est ainsi que se sont élaborées progressivement des classifications, comme par exemple celle des Echinodermes (SMITH, 1984), ou celle des Brachiopodes (WILLIAMS *et al.*, 1965). Mais en l'absence de caractères biologiques ou embryologiques suffisants, le zoologiste ne peut pas toujours aider le paléontologiste lorsque celui-ci analyse un groupe fossile difficile à situer dans la classification ou de limites incertaines. Or, de plus, une systématique se fonde à présent et lorsque cela est possible sur les caractères larvaires et morphogénétiques (d'HONDT, 1997a).

DELSOL (1995) a rappelé que si l'évolution et la transformation progressive des populations avaient d'abord été mises en évidence par des zoologistes, ce sont des paléontologistes qui ont été les premiers à en proposer des interprétations satisfaisantes. TINTANT (1980), entre autres, avait analysé des modifications graduelles et régulières d'espèces au cours du temps (anagenèse graduelle), dont notamment par le jeu des mutations. Il a ainsi apporté de nouveaux arguments confortant l'idée que la Paléontologie était la discipline qui permettait le mieux de révéler les modalités de cette évolution et de les analyser grâce à la génétique des populations, du moins jusqu'à une certaine limite (celle où les deux extrémités d'une même lignée n'ont pratiquement plus de caractères co-partagés). La Paléontologie apporte donc ici l'élément temporel, la durée, qui fait défaut tant sur le plan descriptif qu'expérimental à la Zoologie. L'anagenèse, qui ne contribue pas à l'augmentation du nombre des espèces, s'oppose à la cladogenèse, origine d'une ou de plusieurs espèces à partir d'une autre, pour laquelle le zoologiste et le paléontologiste sont aussi l'un et l'autre largement tributaires de leurs apports mutuels respectifs. Delsol a également insisté sur ce que la cladogenèse multiplie les anagénèses.

Pour le zoologiste qui ne dispose pas des étapes évolutives intermédiaires, les deux extrémités d'une lignée phylogénétique soumises à une anagénèse, surtout si elles sont éloignées dans le temps, appartiennent à des espèces, sinon à des genres, différents. Pour le paléontologiste, l'existence de formes intermédiaires se remplaçant très progressivement dans le temps, même si elles peuvent parfois cohabiter temporairement, conforte l'hypothèse de leur monospécificité. Les mutations se répandent peu à peu dans la population d'origine jusqu'à la complète disparition du génotype (et éventuellement, si c'est le cas, du phénotype qui le matérialise) préexistant, tout en étant parfois phénotypiquement indécélables.

La discrimination interspécifique repose, pour le zoologiste, sur le critère d'interfécondabilité, qui contribue à définir une « bio-espèce » ; pour le paléontologiste, l'espèce est une « chrono-espèce », c'est-à-dire un organisme morphologiquement et anatomiquement immuable à l'intérieur d'un intervalle donné de temps (et, pour « un cladiste orthodoxe, il n'y a d'espèce qu'entre deux cladogenèses, quelle que soit l'importance de la dérive génétique entre les deux - position logique, mais frustrante du point de vue du paléontologiste vis-à-vis de ce qu'on perçoit des dérives anagénétiques » G. BRETON, *in litt.*, 2000). Selon TINTANT (1980), l'espèce en Paléozoologie ne peut être appréciée qu'en relation avec le facteur espace-temps, avec intervention possible de

Zoologie et paléozoologie

causes externes et internes de variabilité *sensu lato*. L'espèce paléontologique est une espèce bio-chronologique et dynamique résultant d'une longue histoire, une lignée phylogénétique évoluant indépendamment de toute autre « avec son rôle et ses tendances évolutives distinctes ».

En Paléontologie, en l'absence de toute possibilité de vérification - dans les conditions naturelles ou expérimentales - du critère mixiologique, ce ne peut être que l'apparition d'une différence morphologique importante qui justifie pour un systématicien la création d'une nouvelle espèce (sur des caractères suffisamment bien étayés pour ne pas risquer de décrire comme espèce valide un simple écotype). De même une mutation homéotique, même si elle détermine le franchissement brutal d'un pas évolutif important (dans la mesure où il n'est pas létal) tributaire d'une modification sensible de l'expression génétique, échappera au paléozoologiste. L'étude statistique des populations, lorsqu'elles sont suffisamment importantes, permet de mieux cerner les problèmes de discrimination interspécifiques ou liés à l'étude de la croissance. LAURIN et GASPARD (1987) ont, par exemple, montré qu'il existait une périodicité dans la croissance des Brachiopodes, révélée par l'étude des stries de croissance de la coquille, apparemment sans relation nette avec le milieu.

Une difficulté fondamentale à laquelle se heurte le paléontologiste systématicien résulte de la difficulté qu'éprouve parfois le zoologiste lui-même à dresser une classification à partir des éléments de comparaison entre taxons, parfois pourtant très nombreux, dont il dispose ; beaucoup de classifications actuelles se voulant phylogénétiques comportent maintes incertitudes. Beaucoup de taxons majeurs sont encore très incomplètement connus du zoologiste, faute d'informations, notamment sur leur développement embryonnaire, leurs larves ou leur morphogenèse post-larvaire. Des taxons plus « mineurs » (Lobatocérébromorphes, Myzostomides) ne sont encore que partiellement étudiés d'un point de vue zoologique ; leur position systématique reste à plus forte raison incertaine. À l'intérieur même de certains phylums, des familles qui pourraient se situer au niveau de « carrefours » évolutifs importants, demeurent *incertae sedis*, par manque précisément de données sur leur reproduction (cas des Bryozoaires Cténostomes Arachnidiidae).

De plus en plus d'auteurs sont actuellement favorables à l'idée d'une origine monophylétique des Métazoaires (CONWAY MORRIS, 1998d), en se fondant sur un nombre croissant de données convergentes, notamment le fait que les gènes homéotiques de type *Hox* ne se rencontrent pas dans la nature en dehors de ces organismes. Certains des plans fondamentaux d'organisation reconnus dans le règne animal sont inchangés depuis longtemps ; les blattes du Carbonifère ne sont morphologiquement guère différentes des actuelles ; il en est de même pour les Lingules, Brachiopodes Inarticulés apparaissant à l'Ordovicien (EMIG, 1982).

Comme l'a réaffirmé BRETON (1996a), la diversité des facteurs externes et internes qui conditionnent les rythmes et les mécanismes de l'évolution, qu'ils soient considérés tant selon les approches ponctualistes que gradualistes, n'est qu'imparfaitement révélée lors d'une étude paléozoologique. Les phénomènes évolutifs sont imprédictibles, et une connaissance précise de la généalogie d'un taxon est nécessaire avant toute tentative d'interprétation des mécanismes intervenus sur les étapes de son évolution.

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (4)

Ce que l'on peut reconstituer de la phylogénie d'un taxon peut apporter des arguments en faveur des théories, soit gradualistes, soit ponctualistes ; un exemple en est fourni par l'étude de l'évolution des Bryozoaires du genre *Metrarabdotos*, réalisée par CHEETHAM (1968) qui y montrerait (JACKSON et CHEETHAM, 1994) comme dans le genre *Stylopoma*, une différenciation subite des espèces, confortant les idées ponctualistes.

a) Aux niveaux élevés de la classification

L'étude des fossiles informe le zoologiste sur l'ancienneté des groupes d'animaux, ou du moins sur la période à partir de laquelle on en connaît des documents paléontologiques, puisque l'on ne sait pas toujours quelle fut la période réelle d'émergence des lignées (celle-ci est d'ailleurs régulièrement remise en question dans un certain nombre de cas, comme celui de la lignée hominienne). Ainsi, les schistes de Burgess (Cambrien moyen, - 530 millions d'années) renferment-ils, outre la plupart des groupes actuels présentant un exosquelette, des taxons à tissus mous encore actuellement dans la nature et qu'il est ainsi possible de dater jusqu'à plus amples informations : Annélides, Priapulien, Crustacés, Chaetognathes, Céphalochordés (POINTU, 1997), tandis que les Cnidaires vrais remontent au Cambrien inférieur, et les Bryozoaires seulement à l'Ordovicien (TAYLOR et ROHZNOV, 1996).

C'est surtout dans les groupes zoologiques qui ont connu un buissonnement évolutif considérable au cours des temps géologiques, comme les Brachiopodes, que la Paléontologie permet de connaître les lignées qui ont été – pour des raisons qui ne nous sont pas toujours évidentes : écophysiologie, gigantisme, etc. – des échecs ou des impasses évolutives - dans la mesure évidemment où le destin de toute lignée monophylétique n'est pas de s'éteindre naturellement, quel que soit le déterminisme de cette extinction (externe, liée par exemple au froid, ou interne comme ayant épuisé toutes ses capacités adaptatives) -. Les Vendobiontes, types d'organisation connus du Précambrien (Vendien, 600-650 millions d'années, cf. CONWAY MORRIS, 1998d), rappelant les Cnidaires (mais dépourvus de cnidocystes, cf. SEILACHER, 1992 ; BUSS & SEILACHER, 1994) et aujourd'hui disparus, sont des essais évolutifs dont nous ne pourrions imaginer l'existence sans l'apport scientifique des paléontologistes ; on tend à considérer les Vendobiontes comme le groupe-frère des Métazoaires. Aussi la persistance à l'état fossile de formes supposées de transition, peu fossilisables et dont la durée d'existence a pu être brève, donc fugitive, peut-elle être aléatoire ; les taxons correspondants ont pu disparaître sans laisser de traces. Les fossiles permettent dans certains cas de déterminer le lieu d'apparition d'un taxon actuel et de suivre l'évolution de son aire géographique au cours du temps (JANVIER, 1982). La découverte, dans des sédiments de plus en plus anciens, de nouveaux fossiles dans certaines lignées recule progressivement dans le temps l'âge supposé de leur apparition, et peut permettre de déplacer leur origine géographique présumée. La zoogéographie historique fait appel à des modèles procédant de la connaissance des représentants actuels du groupe et de leur biologie.

Les faunes actuelles de Brachiopodes correspondent aux ultimes représentants de fins de lignées évolutives ayant connu une riche diversification au cours des temps géologiques, et c'est l'embryologie comparée qui a permis d'affiner les théories des paléontologistes. Les quatre grandes lignées actuelles de Brachiopodes présentent entre elles

Zoologie et paléozoologie

considérables différences embryologiques, morphologiques et parfois biochimiques : les Lingulida (connus depuis le Cambrien) à coquille inarticulée et à 1 paire de poches cœlomiques embryonnaires, les Disciniscidae (connues depuis l'Ordovicien) à coquille inarticulée et à deux paires de poches cœlomiques, les Craniidae (connues depuis le Carbonifère) à coquille inarticulée et à quatre paires de poches cœlomiques, les Articulés à nombre de paires de poches cœlomiques encore discuté (deux (?) chez les Terebratulida, groupe connu depuis le Dévonien). La modification de la forme du brachidium avec l'âge, et son passage par des étapes où elle affecte la morphologie rencontrée dans des genres voisins supposés plus primitifs, déjà citée plus haut, peut aussi être interprétée comme un exemple favorable à la théorie de la récapitulation de Haeckel.

Les données paléontologiques sur l'ancienneté de ces taxons sont en accord avec les degrés de complexification croissante des organismes révélés par les études des zoologistes. Mais lorsqu'un groupe n'est pas connu à l'état fossile (certaines lignées majeures de Plathelminthes, par exemple), il manquera toujours une part des informations indispensables à la reconstitution d'une phylogénie fiable.

b) Aux niveaux périspécifiques

Il n'est pas prouvé que la vitesse d'évolution soit identique dans toutes les lignées phylogénétiques de Brachiopodes ; les espèces du genre *Neocrania* (Inarticulata, Craniidae), connu à l'état fossile depuis le Tertiaire, ont théoriquement disposé au cours des temps géologiques d'une période d'évolution potentielle plus brève que les *Terebratulina retusa* (Articulata, Cancellothyridae) qui remontent au Jurassique. Il s'agit toutefois dans les deux cas d'espèces à longue vie larvaire, et donc *a priori* susceptibles de présenter de faibles différences génétiques intraspécifiques sur de longues distances. Aussi peut-être est-ce en raison de leur relative nouveauté que les *Neocrania* sont génétiquement assez différentes d'une population européenne à l'autre, alors que les *Terebratulina retusa* sont caractérisées par une variation clinale de la Méditerranée aux pays scandinaves sans grandes différences entre les localités extrêmes (d'HONDT, 1997b).

La Paléontologie ne peut permettre l'analyse des complexes d'espèces jumelles, celle-ci nécessitant le recours aux approches électrophorétiques fondées sur l'étude des « parties molles » et/ou le caractère mixiologique. Le paléontologiste ne verra qu'une espèce unique, susceptible de coloniser des milieux diversifiés, là où le zoologiste discernera plusieurs espèces aux exigences écologiques distinctes qu'il différenciera par un caractère morphologique ou anatomique de la larve ou de l'adulte. L'exemple des Bryozoaires Arachnidiidae illustre la difficulté théorique de savoir si l'on a affaire, au cours du temps et par delà une longue discontinuité de documents paléontologiques, à une ou à plusieurs espèces. L'espèce irlandaise actuelle *Arachnidium simplex* Hincks et l'espèce fossile *A. smithii* (Philips) du Jurassique du Yorkshire (Taylor, 1978) proviennent approximativement de la même région géographique (toutefois, à 150 millions d'années d'intervalle, période durant laquelle on a mis en évidence une importante variation du niveau de la mer et une dérive continentale, ce qui limite la portée de cette remarque !), et leurs dimensions et leur morphologie se correspondent en tous points.

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (4)

Le problème de leur identité spécifique ne peut être résolu de manière irréfutable, puisqu'on ne connaît pas l'anatomie polypidienne du fossile, pas plus que les larves d'aucune des deux espèces. Même si les deux taxons étaient morphologiquement et anatomiquement identiques par tous leurs caractères, tant à l'état larvaire qu'adulte, ceci ne signifierait pas pour autant que l'on aurait affaire à une seule et même espèce ; il est en effet logique de supposer que certains caractères génétiques aient évolué depuis le Jurassique, et dans ce cas que les deux taxons ne soient plus – si cela avait pu être le cas – potentiellement interféconds.

Faute de pouvoir recourir à l'observation de séries vivantes dans le milieu naturel et à l'expérimentation *in situ*, il sera plus difficile encore au paléontologiste qu'au zoologiste de différencier les espèces des écotypes dans le temps et l'espace. Ceci explique les longues discussions qui ont entouré les interprétations des résultats de WILLIAMSON (1981) qui paraissaient conforter la théorie dite des « équilibres ponctués » (ou « intermittents »). Cet auteur a étudié plusieurs milliers de spécimens de Gastéropodes lacustres fossiles du lac africain de Turkana, datant du Tertiaire et au début du Quaternaire. Il avait apparemment mis en évidence de longues périodes de stases, alternant avec de brèves périodes (environ 5000 ans) de modifications morphologiques rapides de la coquille. L'auteur avait révélé une corrélation entre les périodes d'évolution rapide et une fragmentation de l'habitat, et en avait conclu avoir affaire à des espèces distinctes se succédant dans le temps. Différents contradicteurs, dont il a tenté de réfuter les arguments (WILLIAMSON, 1985), ont ensuite mis en doute ses interprétations. Pour eux, les transformations observées n'étaient que des écophénotypes, procédant d'une plasticité phénotypique sous l'influence des facteurs du milieu, certains d'entre eux induisant un changement de forme. HALLAM (1985) et BERRY (1985), en particulier, ont respectivement postulé que la variabilité constatée par Williamson était d'origine génétique, et que le néodarwinisme pouvait parfaitement expliquer des périodes de stases évolutives. Une telle controverse ne peut se résoudre que par l'expérimentation directe et une analyse génétique plus précise.

c) Aux niveaux des catégories taxinomiques de la systématique évolutive

Ces catégories, récapitulées par BERNARDI (1980), ne sont définies que par différents degrés d'interfécondabilité. Les taxons correspondants ne peuvent être identifiés que par le zoologiste ; mais, grâce à ses observations sur les paléo-environnements où ils ont vécu, le paléontologiste peut lui apporter des informations essentielles.

6. Points de vue taxinomiques

La création d'un genre, niveau taxinomique redéfini par DUBOIS (1982, 1988) sur des caractères biologiques, repose sur le critère mixiologique ; deux espèces appartenant à un même genre sont interfécondes, mais le produit obtenu est stérile ; deux taxons interféconds et dont le produit est fertile appartiennent à une même espèce. Le paléozoologue n'a pas la possibilité de se livrer aux expérimentations correspondantes sur son matériel d'étude ; il ne pourra classer des taxons apparemment affines qu'en fonction de sa propre

Zoologie et paléozoologie

expérience du groupe d'organismes sur lequel il travaille, expérience qui pourra donc être différente de celle d'un autre de ses collègues travaillant sur même groupe - et dont les conceptions pourront être distinctes des siennes -. Le genre en Paléozoologie est aussi subjectif qu'il ne l'était en Zoologie avant l'introduction du critère mixiologique dans les quelques cas où celui-ci est applicable ; il l'est toujours dans les taxons actuels où l'hybridation n'est pas réalisable ou inconnue. Pour un paléontologue (BRETON, 1992), le genre est essentiellement une catégorie pratique, permettant de regrouper des espèces voisines ou supposées telles, et présumées constituer un ensemble phylogénétique le plus naturel possible, bâti sur des critères surtout morphologiques.

Quant aux groupes zoologiques présumés d'un niveau taxinomique de rang élevé (et qui, qui à l'exception de l'embranchement, relèvent plus ou moins de la subjectivité des auteurs), il est évident que la Paléozoologie est encore moins capable que la Zoologie de leur assigner un rang hiérarchique absolu dans la classification.

7. Points de vue génétiques et biochimiques

L'espèce se définit maintenant à partir de caractères biologiques sous le nom de « biospèce ». La population, elle même identifiée par des critères génétiques et biochimiques, en est devenue l'unité de base. Mais le spécimen fossile ne renferme généralement pas, ou très peu (et alors altérés), de restes de « parties molles », celles sur lesquelles reposent pour l'essentiel les critères biologiques de l'espèce ; ceci limite considérablement le travail du paléozoologiste.

La composition biochimique de la coquille des Brachiopodes est utilisée comme caractère systématique tant par les paléontologistes que par les néontologistes (d'HONDT, 1999). Le paléontologiste maîtrise habituellement mieux que le zoologiste l'emploi des appareils d'analyse nécessaires, dont les sondes ioniques ; le zoologiste est ici tributaire des connaissances et de l'expérience de son collègue paléontologiste.

L'électrophorèse des acides nucléiques a d'abord été entreprise sur des organismes actuels avant d'avoir été réalisée à partir de restes paléontologiques. Dans un certain nombre de cas privilégiés (Vertébrés, Brachiopodes), il a pu être procédé à des extractions d'ADN à partir de tissus squelettiques fossiles ; les fragments de chaînes de bases ainsi obtenus ont pu être comparés à ceux provenant du séquençage de représentants actuels des mêmes taxons (avec des succès mitigés) à des fins phylogénétiques. Les études faites à partir des insectes conservés dans l'ambre ont été plus décevantes ; DESALLE *et al.* (1992) et CANO *et al.* (1992) ont pu obtenir des séquences d'ADN à partir de termites (*Mastotermes*) de l'Oligo-Miocène d'Australie ainsi conservés, et ont montré que leurs séquences étaient proches de celles d'espèces actuelles. Mais DESALLE *et al.* (1993) et AUSTIN *et al.* (1997) ont constaté aussi dans les extraits analysés l'existence de séquences contaminantes, les incitant à faire preuve de plus de prudence que lors de l'interprétation de leurs premiers résultats. Pour POINAR (1994), il s'agit néanmoins d'une technique qui permettra dans l'avenir d'effectuer des comparaisons de diversités génétiques intra-populations passées et présentes dans un même taxon en une localité donnée.

Il faut toutefois reconnaître que les apports de la biologie moléculaire ne sont pas encore toujours bien corrélés avec les interprétations paléontologiques plus tradition-

nelles, ne serait-ce que parce que les rythmes de l'évolution, qui sont établis respectivement sur les archives stratigraphiques et les « horloges moléculaires » - chronologies établies sur les taux de variation dans une lignée évolutive donnée au cours du temps -, ne coïncident pas toujours (CONWAY MORRIS, 1998a). Par ailleurs, la vitesse d'évolution peut ne pas être uniforme tout au long de l'existence d'une même lignée phylogénétique, ni dans tous les grands groupes zoologiques, ni même dans les différentes lignées évolutives d'un même taxon. À l'intérieur d'un même groupe, les moments de divergence majeure sont datés différemment selon les auteurs ; ainsi l'origine du collagène, acquisition majeure au cours de l'évolution, varie-t-elle de 250 millions d'années selon deux études différentes publiées à quelques années d'intervalle, celles de RUNNEGAR (1985) et de WRAY *et al.* (1996).

L'approche des mécanismes moléculaires de l'évolution à partir d'une forme ancestrale est plus aisée pour le zoologiste, qui dispose d'extraits tissulaires non altérés et de longues chaînes moléculaires d'ADN, d'ARN et de protéines diverses prélevées sur le vivant, que pour le paléontologiste qui doit se limiter à des analyses minérales ou cristallographiques des tissus squelettiques, ou de fragments plus courts de chaînes d'ADN.

8. Points de vue écologiques et écophysologiques

Certains taxons sont plus ou moins strictement inféodés à un milieu physique donné ; ils peuvent avoir par exemple des exigences thermiques particulières, ou exiger un intervalle bathymétrique particulier ; les observations sur les conditions de récolte des représentants actuels de ces mêmes taxons permettent une meilleure compréhension des conditions écologiques présidant à la distribution des espèces fossiles d'un même groupe. On peut ainsi, par suite, déterminer tant des paléoclimats sur des grands espaces géographiques ou de temps, que l'évolution de microconditions locales à une période donnée ou que (SPJELDNAES, 1996) les conditions écologiques d'un fond marin. Toutefois, les données paléontologiques n'apportent pas des informations aussi précises et complètes sur la totalité des paramètres écophysologiques d'un milieu, notamment sur leurs limites de variation diurnes, saisonnières ou annuelles, mesurables *in situ* dans la nature actuelle, surtout au cours d'un suivi permanent.

Il faut toutefois se méfier de généralisations trop hâtives, telles que celles qui firent le succès du principe d'actualisme, principe selon lequel on pouvait aisément comprendre les phénomènes du passé en paléontologie en étudiant par comparaison la nature actuelle, les phénomènes étant identiques, les mêmes types d'organismes colonisant les mêmes milieux et les mêmes causes ayant les mêmes conséquences. Si ceci reste globalement vrai, on ne peut pas, par exemple, être certain que des espèces morphologiquement semblables ont exactement la même écologie dans la nature actuelle qu'au cours des temps géologiques aux diverses périodes ; c'est par exemple le cas des Crinoïdes pédonculés, circa-littoraux (selon un ensemble d'études convergentes), et dont la morphologie fonctionnelle est tout à fait comparable à celle des formes du bathyal actuel (G. BRETON, *in litt.*, 2000). D'autre part, même dans l'actuel, la bathymétrie de certaines espèces de Bryozoaires varie de façon importante en fonction de la latitude (d'HONDT et GORDON, 1996 et 1999).

Zoologie et paléozoologie

Le paléontologiste et le néontologiste ne seront parfois guère plus en mesure l'un que l'autre d'identifier les écotypes. Dans la faune actuelle, on a longtemps discuté de l'éventuelle mise en synonymie de deux Bryozoaires, *Electra pilosa* (Linné) et *Electra verticillata* (Ellis et Solander), jusqu'à ce que BOBIN et PRENANT (1960) ne démontrent par leurs travaux expérimentaux que ces deux espèces étaient bien distinctes. Pourtant chez *E. pilosa* il existe des formes de croissance rappelant morphologiquement *E. verticillata*. Dans un tel cas, même l'observation de spécimens actuels collectés sans précaution particulière sur le terrain est insuffisante pour distinguer les deux espèces, et seule l'expérimentation le permettra. Le paléontologiste ne disposant pas de cette approche les considérera, en fonction de ses propres conceptions, soit comme une seule et même espèce, soit comme deux espèces différentes. L'étude électrophorétique isoenzymatique est elle-même insuffisante pour résoudre le problème des affinités entre ces deux *Electra*, puisque les zymogrammes obtenus pour les deux taxons à partir d'une dizaine de systèmes enzymatiques sont identiques – ce qui témoignerait d'un isolement très récent entre les deux espèces (d'HONDT, inédit) –. Quand le critère mixiologique est inapplicable, et même en présence d'importantes séries d'échantillons et de nombreux résultats obtenus grâce à des techniques analytiques modernes, la Zoologie, et plus encore la Paléontologie, ne peuvent être capables de distinguer indiscutablement une variabilité intraspécifique d'une différence interspécifique.

Certaines espèces de Bryozoaires, notamment intertropicales, sont tributaires de conditions écophysologiques très précises. Mais la bathymétrie de plusieurs d'entre elles varie en fait avec la latitude, ces espèces se rencontrant à des profondeurs de plus en plus importantes en allant vers les pôles (d'HONDT et GORDON, 1996) ; ceci limite l'interprétation des paléomilieus en l'absence d'autres informations. Il faut aussi mentionner un autre problème inappréciable par le paléozoologiste est celui de la variabilité phénotypique réversible lié à la pression du milieu ; celle-ci peut être très discrète, comme par exemple la modulation de l'expression phénotypique, uniquement révélée par électrophorèse enzymatique, chez des micro-populations monospécifiques de Bryozoaires topographiquement adjacentes, mais soumises à des facteurs du milieu un peu différentes les unes des autres (MARCUS et d'HONDT, 1998).

Une interprétation paléocéologique et paléogéographique du seul récif oligocène connu du bassin aquitain (Landes) a été réalisée par BOULENGER *et al.* (1970) par comparaison avec les récifs actuels de l'océan Pacifique. Les auteurs en ont conclu que ce récif était frangeant à une structure anticlinale émergée, constituant elle-même une presqu'île dans une mer aux eaux chaudes et agitées : présence de nombreux madréporaires et d'organismes divers vivant dans les eaux superficielles, trouvés en position vitale en compagnie de quelques Bryozoaires d'eaux habituellement peu profondes. Dans un exemple tel que celui-ci, qui s'avère un véritable cas d'école, la connaissance de la biologie des formes actuelles permet de reconstituer, à partir des espèces fossiles recensées dans le gisement, le paléofaciès correspondant.

La découverte (d'HONDT & GORDON, 1999) dans la faune actuelle, dans les eaux tempérées de l'hémisphère sud, au large de la Nouvelle-Calédonie, des Bryozoaires du genre *Pseudothyraella*, mentionnée plus haut, laisse supposer que ces organismes, à l'époque où ils colonisaient les mers d'Europe (Eocène inférieur du Bassin d'Aquitaine, Paléogène de Belgique) (LABRACHERIE, 1975 ; VOIGT, 1987) devaient y vivre dans

des conditions écologiques voisines de celles où on le trouve actuellement dans l'hémisphère sud.

La Zoologie apporte une aide essentielle à l'interprétation de l'ensemble des processus et des phases de la fossilisation séparant la mort d'un individu de sa destruction, connus sous le nom de taphonomie, s'intéressant aux causes et au déroulement de la mort, à la putréfaction, à la décomposition, à la cassure, à la dissociation, au transport et à l'enfouissement des organismes. La définition générale actuelle de ces phénomènes est : « Etude de la transition d'entités biologiques de la biosphère à la lithosphère » (EMIG et RACHEBŒUF, 1990). L'étude de ces processus de fossilisation révèle deux étapes principales qui interviennent tant dans le tri des organismes que dans une dérive des caractères utilisables. La première conduit de la biocénose à la constitution de thanatocénoses, assemblages d'animaux morts ; lui fait suite le développement d'une taphocénose, formée d'une accumulation de débris plus ou moins désorganisés des organismes, subissant une altération physique, chimique ou autre. La taphocénose résulte de la destruction des organismes dans leur milieu, puis leur histoire sédimentaire et leur dégradation à l'intérieur des sédiments (altération biotique et abiotique).

Des traces trouvées sur certains fossiles, notamment sur leurs pièces squelettiques (fractures, morsures, traces de prédation) ont pu être interprétées par comparaison avec des observations faites dans la nature actuelle sur des animaux des mêmes lignées victimes d'accidents ou attaqués par des prédateurs, et qui présentent les mêmes types d'altérations ou d'attaques (ABEL, 1927 ; CADÉE, 1991 ; VOIGT, 1977b ; BRETON, 1992, qui a observé des traces d'attaque de Bryozoaires sur des débris d'Echinodermes). Les observations ont essentiellement porté chez les Vertébrés : des mortalités massives d'alligators, de tortues, d'oiseaux ou de poissons ont été expliquées lorsque les mêmes phénomènes ont pu être observés dans la nature actuelle à la suite de brusques changements de température. Les exemples sont moins nombreux et plus difficiles à interpréter chez des invertébrés tels que les Bryozoaires : SMITH et NELSON (1996) ont reconnu que les restes fossilisés n'étaient pas fidèlement représentatifs de la composition d'une faune ayant vécu à un lieu et un moment donnés ; en effet, sous l'effet des courants, des fragments de colonies provenant de régions adjacentes et écologiquement différentes peuvent se mélanger à ceux des spécimens autochtones, et entraîner ainsi des erreurs dans la reconstitution supposée de la biocénose d'alors (SMITH et NELSON, 1994 ; SMITH, 1995). VOIGT (1977) a interprété des images d'abrasion de colonies fossiles de Bryozoaires par comparaison avec celles résultant, dans la nature actuelle, des dégâts provoqués sur des zoariums par le frottement des radulas de Mollusques prédateurs. Le terme d'*Aktuo-Paläontologie* créé par SCHÄFER (1962) illustre bien l'implication, pour l'interprétation d'observations paléontologiques, des données issues de l'étude et de la comparaison des matériels et des environnements actuels.

Par ailleurs, SMITH (1995) et SMITH et NELSON (1996) ont montré que les facteurs écophysiques présents dans un milieu donné constituaient un ensemble très complexes de paramètres, qui pouvaient intervenir en synergie, mais aussi interférer les uns sur les autres. Ainsi la bathymétrie, le régime hydraulique, la vitesse de sédimentation, la nature du substrat, etc., conditionnent-ils la forme des colonies de Bryozoaires que l'on rencontre dans une localité donnée. Lorsque les colonies correspondantes sont dissociées après leur mort, elles se résoudront en fragments d'aspect et de dimensions

Zoologie et paléozoologie

différents en fonction à la fois du port colonial initial et de l'intensité des remaniements subis ; s'il n'y a pas eu trop de déplacements *post mortem*, le paléozoologiste peut donc reconstituer le paléomilieu avec une certaine fiabilité, par comparaison avec l'actuel.

Chez les Bryozoaires, tel ou tel type de morphologie coloniale prédomine en fonction du milieu. Ainsi, dans les régions abyssales où les substrats dur sont rares et où vivent surtout des espèces arborescentes très faiblement ou non calcifiées, aucun reste fossilisé ne persistera ; se fossiliseront en revanche les colonies encroûtantes, prépondérantes dans les milieux agités, de même que les espèces dressées (même monosériées), abondantes dans les milieux calmes et dont la colonne d'eau est riche en particules nutritives (d'HONDT, 1981). McKINNEY et JACKSON (1984) ont montré que les Bryozoaires Cheilostomes dressés et unisériés étaient peu abondants, parce que plus fragiles et parce qu'ils se conservaient plus mal que les Cyclostomes unisériés et les espèces encroûtantes tous taxons confondus. Aussi, les restes contenus dans les sédiments peuvent-ils fournir des informations inexactes sur les compositions des faunes en Bryozoaires et induire en erreur sur la structure d'une biocénose.

La RCP du CNRS « Etudes des populations de Brachiopodes actuels ; extension aux formes fossiles » a permis voici quelques années une collaboration fructueuse des zoologistes et des paléozoologistes. L'étude d'un modèle, *Gryphus vitreus*, avait notamment permis d'en reconstituer les paléofaciès. De telles études ne sont évidemment possibles que lorsque les organismes sont bien identifiés. Mais quand on ne dispose que de traces ou de tubes insuffisamment caractéristiques, toute conclusion ne peut être que spéculative.

Peuvent être extrapolées aux formes fossiles des observations faites sur les organismes actuels. Il peut s'agir, par exemple, de la corrélation entre certains spectres caractéristiques de luminescence et les conditions de milieu comme cela a été étudié sur coquilles de Brachiopodes (BARBIN et GASPARD, 1995). Chez les Echinodermes Crinoïdes (AMEZIANE *et al.*, 1997), il a aussi été montré une corrélation entre les rapports isotopiques du carbone global et la bathymétrie, et une autre entre la concentration en magnésium et la vitesse de croissance, données extrapolables en Paléozoologie.

En paléoparasitologie, les critères zoologiques peuvent permettre la détermination du parasite, ou du moins sa position systématique, à partir du seul examen de ses œufs fossilisés. C'est notamment le cas chez les Nématodes (BOUCHET *et al.*, 1996 et 1999), où les œufs se conservent mieux que les organismes-hôtes. Quant à leur datation, qui peut-être précise lorsqu'il s'agit de restes pas trop anciens, remontant par exemple à de précédents siècles de notre ère, elle nécessite une collaboration étroite avec à la fois des archéologues exploitant des vestiges matériels, patrimoniaux, archéologiques ou architecturaux, et des paléopalynologues pour l'identification des paramètres de l'environnement. La Paléozoologie apporte par ailleurs son concours à l'écologie humaine ; la découverte d'œufs bien conservés de Nématodes et de Plathelminthes a permis de localiser l'emplacement des latrines dans les cours intérieures du palais du Louvre, et de délimiter et de dater l'aire de colonisation par ces parasites par comparaison avec des prélèvements effectués dans d'autres localités (BOUCHET, 1995 ; BOUCHET et BENTRAD, 1997).

9. Points de vue éthologiques

Les Bryozoaires et les Brachiopodes ne constituent évidemment pas un matériel privilégié lorsqu'il s'agit de mettre en évidence les relations entre la Paléozoologie et l'éthologie. Mais, dans d'autres groupes zoologiques mieux adaptés à de telles observations, ce domaine a fait l'objet de contributions originales. Avec des méthodes purement paléontologiques, il a pu être mis en évidence des comportements de ponte chez les Dinosauriens (BRETON *et al.*, 1986) : les mêmes troupeaux venaient régulièrement pondre aux mêmes emplacements, et une femelle tournait sur elle-même en pondant successivement ses œufs.

Conclusion

La reconstitution phylogénétique et l'établissement d'une classification ne sont évidemment pas les seules vocations de la Zoologie, même si elles en sont des activités importantes, sinon l'aboutissement. Nous nous limiterons dans cette conclusion aux aspects évolutifs.

Cet exposé confirme que ni le zoologiste, même s'il a acquis des informations multiples et variés grâce aux différentes approches utilisables sur le matériel actuel, ni le paléozoologiste, qui possède de nombreuses données historiques, ne peuvent pas toujours expliquer, ni seuls, ni en association, les étapes et surtout les mécanismes de l'évolution d'une lignée évolutive. Bien que l'évolution soit prouvée plus que jamais par une accumulation de faits convergents, il n'est toujours pas possible cependant d'en apporter de preuve directe. Chacune des deux approches, zoologique et paléozoologique, fournit à l'autre des éléments qui lui font défaut ; mais, même dans les cas où l'on dispose d'un grand nombre d'informations, des lacunes importantes demeurent. La Paléozoologie révèle l'ordre d'apparition des plans d'organisation, des étapes dans l'évolution d'une lignée évolutive, des vitesses d'évolution ; mais les documents les plus fiables sur la microévolution reposent sur des facteurs non fossilisables qui lui sont encore inaccessibles.

Pas plus le zoologiste que le paléozoologiste ne peuvent expliquer précisément les mécanismes de l'apparition, présumée rapide, des grandes innovations morphogénétiques ou structurales découlant d'accidents survenus dans la structure même des gènes (ce qui ne correspond qu'à un élargissement de la théorie synthétique de l'évolution). Le zoologiste n'est pas seulement un observateur de l'organisme vivant figé puisque, contrairement au paléozoologiste, il peut aussi avoir recours à l'expérimentation, à l'étude de constituants de la matière vivante, de ses propriétés, à celle de mécanismes dynamiques. Le paléontologiste est essentiellement un observateur qui ne dispose que d'instantanés figés et discontinus bien que distribués sur une longue période. La Zoologie et la Paléozoologie apparaissent bien comme deux approches indissociables, aux apports mutuels complémentaires et étroitement tributaires l'une de l'autre, tout particulièrement pour la compréhension de l'évolution (KNOLL et CARROLL, 1999). Le zoologiste a une supériorité sur le paléontologiste, celle de pouvoir disposer de critères biologiques et / ou expérimentaux pour différencier fiablement deux espèces ou deux genres, pour confirmer une monospécificité ; mais contrairement à son collègue il ne

Zoologie et paléozoologie

travaille que sur le présent. Sa collaboration avec le paléozoologiste permet la réunion harmonieuse, encore insatisfaisante mais prometteuse, du présent et de l'histoire.

Remerciements

Nous témoignons notre sincère gratitude au Dr. Françoise BIGEY (Laboratoire de Micropaléontologie, Université de Paris VI) qui a bien voulu mettre à notre disposition un certain nombre de documents dont la consultation nous était nécessaire pour cette étude, et se livrer à une lecture critique de ce texte avant sa publication. Nous remercions aussi très vivement le Dr. Gérard BRETON (Muséum d'Histoire Naturelle du Havre) pour ses remarques très constructives et les différents compléments d'informations qu'il nous aimablement communiqués.

Muséum national d'Histoire naturelle,
Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie,
57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

RÉFÉRENCES

- ABEL, O. (1927).- *Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit* (2e ed.). G. Fischer, Jéna. (non consulté).
- AMEZIANE, N. *et al.* (1997).- Indicateurs chimiques des stratégies adaptatives dans le squelette des Crinoïdes pédonculés. *Géobios*, M.S., **21**, 329.
- AUSTIN, J.J. *et al.* (1997).- Problems of reproducibility - does geologically ancient DNA survive in amber-preserved insects ? *Proc. R. Soc. London*, A, **264**, 467-474.
- BARBIN, G. & GASPARD, D. (1995).- Catholuminescence of recent articulate Brachiopod shells. Implication for growth stages and diagenesis evolution. *Géobios*, M.S., **18**, 39-45.
- BERNARDI, G. (1980).- Les catégories taxinomiques de la systématique évolutive. *In* : Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, C. Bocquet, J. Générmont et M. Lamotte (eds.), III, Société zoologique de France : 375-425.
- BERRY, R.J. (1985).- *Natura non facit saltum*. *Biol. J. Linn. Soc.*, **26**, 301-305.
- BERTHOLON, L. & CARBONNEL, P. (1995).- Développement hétérochronique chez les Ostracodes : stratégie d'adaptation à des environnements variables ? *Géobios*, M.S., **18**, 47-56.
- BIGEY, F.P. (1991).- Peculiar structures different from typical skeleton material in Devonian Bryozoa : possible relations to the polypide life cycle. *In* : Bryozoaires actuels et fossiles : Bryozoa living and fossil, F.P. Bigey et J.-L. d'Hondt (eds.), *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.*, Nantes, Mém. H.S. **1**, 25-28.
- BOBIN, G. & PRENANT, M. (1960).- *Electra verticillata* (Ellis et Solander 1786) Lamouroux 1816 (Bryzoaire Chilostome). *Cah. Biol. Mar.*, **1**, 121-156.
- BOUCHET, F. (1995).- Recovery of Helminth Eggs from Archeological Excavations of the Grand Louvre (Paris, France). *J. Parasitol.*, **81** (5), 785-787.
- BOUCHET, F. & BENTRAD, S. (1997).- Recovery of equine helminth eggs in a medieval lacustrine settlement. *Veterinary Record*, **141**, 601-602.
- BOUCHET, F. *et al.* (1996).- Paléoparasitologie en contexte pleistocène : premières observations à la Grande Grotte d'Arcy-sur-Cure (Yonne), France. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Sc. Vie, **315**, 147-151.
- BOUCHET, F. *et al.* (1999).- First paleoparasitological Analysis of a Midden in the Aleutian Islands (Alaska) : Results and Limits. *J. Parasitol.*, **85** (2), 369-372.

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (4)

- BOULENGER, D. *et al.* (1970).- Le récif Oligocène du Tuc de Sournon (Aquitaine - France sud-ouest). *Bull. Centre Res. Pau-SNPA*, **4** (1), 9-37.
- BOARDMAN, R.S. (1999).- Indications of polypids in feeding zooids and polymorphs in lower paleozoic Trepostomata (Bryozoa). *J. Paleont.*, **73** (5), 803-815.
- BRETON, G. (1992).- Les Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) jurassiques et crétacés de France. Taphonomie, systématique Biostratigraphie, Paléobiogéographie, Evolution. *Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, H.S., 592 p.
- BRETON, G. (1996a).- Ponctualisme et gradualisme au sein d'une même lignée : Réflexions sur la complexité et l'imprédictibilité des phénomènes évolutifs. *Géobios*, **29** (1), 125-130.
- BRETON, G. (1996b).- Un groupe de juvéniles conservés dans la cavité palléale d'un rudiste Radiolithidae *Durania blayaci* (Toucas, 1909) du Cénomaniens du Havre (Seine-Maritime, France). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **322**, sér. IIA, 493-500.
- BRETON, G. (1997).- Deux étoiles de mer du Bajocien du Nord et du Bassin de Paris (France) : leurs alliés actuels sont des fossiles vivants. *Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, **84** (1), 23-34.
- BRETON, G. (1999).- *Guancha blanca* Miklucho-Maclay, 1868 (Porifera, Calcarea) dans l'infratidal de Tatihou (Cotentin, Normandie) : hétérochronies du développement dans le genre *Guancha*. *Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, **86** (2), 45-49.
- BRETON, G. *et al.* (1986).- Les lieux de ponte de dinosaures de Rennes-le-Château (Aude). *Ann. Mus. Havre*, **32**, 1-13.
- BRICE, D. *et al.* (1984).- Affinités nord-américaines de taxons dévoniens (Givétien, Frasnien) du Boulonnais, Nord de la France. Migration et diachronismes. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **165** (4), 291-306.
- BRIGGS, D.E.G. *et al.* (1983).- The Conodont Animal. *Lethaia*, **186** (16), 1, 1-14.
- BUSS, L.W. & SEILACHER, A. (1994).- The Phylum Vendobionta : a sister group of the Eumetazoa ? *Paleobiology*, **20** (1), 1-4.
- CADEE, G.C. (1991).- The History of Taphonomy. In : S.K. Donovan (ed.), *The Processes of Fossilization*, Belkaven Press, Londres, 3-21.
- CALVET, L. (1900).- Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires Ectoproctes marins. *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier et Stat. mar. Cette*, N.S., **8**, 1-488.
- CANO, R. *et al.* (1992).- Isolation and partial characterization of DNA from the bee *Proplebia dominicana* (Apidae : Hymenoptera) in 25-40 millions year old amber. *Med. Sci. Res.*, **20**, 249-251. (Non consulté).
- CELERIN, M. *et al.* (1996).- Fungal fimbriae are composed of collagene. *EMBO J.*, **15**, 4445-4453. (Non consulté).
- CHALINE, J. & BRUNET-LECOMTE, P. (1990).- Modélisation des modalités de l'évolution. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **311** (2), 1031-1036.
- CHAUDONNERET J. (1983).- « Evolution trop hâtive » et fossiles vivants. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **108** (4), 562-567.
- CHEETHAM, A. H. (1968).- Morphology and systematics of the bryozoan genus *Metrarabdotos*. *Smithson. Misc. Coll.*, **153** (1), 1-121 et 18 pl.
- CONWAY-MORRIS, S. (1998a).- Palaeontology : grasping the opportunities in the science of the twenty-first century. *Geobios*, **30** (7), 895-904.
- CONWAY-MORRIS, S. (1998b).- Eggs and embryos from the Cambrian. *BioEssays*, **20** (8), 676-682.
- CONWAY-MORRIS, S. (1998c).- Metazoan phylogenies : falling into place or falling to pieces ? A paleontological perspective. *Currents Opinion in Genetics and Development*, **8**, 662-667.
- CONWAY-MORRIS, S. (1998d).- The Question of Metazoan Monophyly and the Fossil Record. *Prog. Mol. Subcell. Biol.*, **21**, 1-19.
- DELSOL, M. (1991).- *L'évolution biologique en vingt propositions*. Librairie Vrin, 854 p.

Zoologie et paléozoologie

- DELSOL, M. (1995).- *L'origine des espèces aujourd'hui*. Éditions Boubée, Paris, 361 p.
- DeSALLE, R. *et al.* (1992).- DNA sequences from a fossil termite in Oligo-Miocène amber and their phylogenetic implications. *Science*, **257**, 1933-1936.
- DeSALLE, R. *et al.* (1993).- PCR Jumping in clones of 30 million year old DNA fragments from amber preserved termites *Mastodermes electrodominicus*. *Experientia*, **49**, 906-909.
- DUBOIS, A. (1982).- Les notions de genre, sous-genre et groupe d'espèces zoologiques à la lumière de la systématique évolutive. *Monit. zool. Ital.*, N.S., **16**, 9-65.
- DUBOIS, A. (1988).- Le genre en zoologie : essai de systématique théorique. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, A, **139**, 1-132.
- EMIG, C.G. (1983).- Taxonomie du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **4**, A (3-4), 337-367.
- EMIG, C.G. & P. RACHEBOEUF (1990).- Systèmes biologiques et Taphonomie : un point de vue biologique. In : Com. Reunion de Taphonomia y Fossilizacion, Madrid : 87-93.
- GÉNÈRMONT, J. (1997).- Sur la notion de règne en général et sur celle de règne animal en particulier. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **122** (4), 331-340.
- HALLAM, A. (1985).- *Comment. Biol. J. Linn. Soc.*, **26**, 341-343.
- HONDT, J.-L. d' (1977).- Valeur systématique de la structure larvaire et des particularités de la morphogénèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates. *Gegenb. morph. Jahrb.*, **123** (3), 463-483.
- HONDT, J.-L. d' (1981).- Les Bryozoaires Eurystomes abyssaux. *C. R. Soc. Biogéogr.*, **58** (1), 30-48.
- HONDT, J.-L. d' (1996).- Etude de deux « cas d'espèces » en taxinomie zoologique. Exemples chez les Bryozoaires. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **121** (4), 347-362.
- HONDT, J.-L. d' (1997a).- La classification actuelle des Bryozoaires Eurystomes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **122** (3), 289-301.
- HONDT, J.-L. d' (1997b).- Observations préliminaires sur la variabilité électrophorétique de quelques espèces de Brachiopodes étudiée sur gels de polyacrylamide à gradient. In : J. M. Exbrayat et J. Flatin (eds.), *L'évolution Biologique*, Librairie Vrin, Paris, 111-127.
- HONDT, J.-L. d' (1999).- *Les invertébrés marins méconnus*. Éditions de l'Institut Océanographique, Paris, 444 p.
- HONDT, J.-L. d' & GORDON, D.P. (1996).- Bryozoa : Cténostomes et Cheilostomes (Cellularines, Scrupariines et Malacostèges) des campagnes Musorstom autour de la Nouvelle-Calédonie. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 168, Rés. Campagnes Musorstom, **15**, 55-123.
- HONDT, J.-L. d' & GORDON, D.P. (1999).- Entoproctes et Bryozoaires Cheilostomida (Pseudomalacostegomorpha et Cryptocystidomorpha) des campagnes Musorstom autour de la Nouvelle-Calédonie. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 180, Rés. Campagnes Musorstom, **20**, 169-251.
- HONDT, J.-L. d' & GOYFFON, M. (1992).- Le complexe d'espèces « *Alcyonidium hirsutum* » (Fleming, 1828) ; comparaison avec *Flustrellidra hispida* (Fabricius, 1780) (Bryozoaires, Cténostomes). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **117** (1), 45-64.
- HONDT, J.-L. d', GOYFFON, M. & LE GALL, Ph. (1983).- Etude électrophorétique comparée d'*Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) et *Alcyonidium mytili* Dalyell, 1847 (Bryozoaires Cténostomes) sur gels de polyacrylamide à gradients. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 13e sér., **5**, 3-7.
- HONDT, J.-L. d', GOYFFON, M. & QUEINNEC, E. (1991).- Contributions des techniques électrophorétiques à la connaissance de la systématique des Bryozoaires. Bryozoaires actuels et fossiles : Bryozoa living and fossil. In : F.P. Bigey & J.-L. d'Hondt (eds), *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr.*, Nantes, Mém. HS **1**, 169-177.
- JACKSON, J.B.C. & CHEETHAM, A.H. (1994).- Phylogeny reconstruction and the tempo of speciation in cheilostome Bryozoa. *Paleobiology*, **20** (4), 407-423.

Bulletin de la Société zoologique de France 125 (4)

- JANVIER, Ph. (1982).- La biogéographie phylogénétique et la vicariance : historique et perspectives d'avenir. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **7**, XXIX (5-6), 917-925.
- KASATKINA, A.P. & BURYI, G.I. (1999).- The position of the phyla Chaetognatha and Euconodontophylea in the classification of Metazoa. *Zoosyst. Rossica*, **8** (1), 21-26.
- KNOLL, A.H. & CARROLL, S.B. (1999).- Early Animal Evolution : Emerging Views from Comparative Biology and Geology. *Science*, **284** (5423), 2129-2137.
- LABRACHERIE, M. (1975).- Sur quelques Bryozoaires de l'Éocène inférieur nord-aquitain. *Rev. Esp. Micropal.*, **7** (1), 127-164.
- LAURIN, B. & GASPARD, D. (1987).- Variations morphologiques et croissance du brachiopode abyssal *Macandrevia africana* Cooper. *Oceanologica Acta*, **10** (4), 445-454.
- MACKAY, S. MACKINNON, D.L. & WILLIAMS, A. (1994).- Ultrastructure of the loop of terebratulide brachiopods. *Lethaia*, **26**, 367-378.
- McKINNEY, F. K. & JACKSON, J.B.C. (1984).- *Bryozoan Evolution*. The University of Chicago Press, Chicago, 238 p.
- MARCUS, S. & HONDT, J.-L. d' (1998).- Expression des micro-facteurs du milieu sur les phéno-grammes d'un invertébré marin sessile : *Alcyonidium polyoum* (Hassall, 1841) (Bryozoaires, Cténostomes). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **123** (2), 125-139.
- POINAR, G. (1994).- The range of life in amber : significance and implications in DNA studies. *Experientia*, **50**, 536-542.
- POINTU, A. (1997).- *La faune de Burgess*. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), mémoire de maîtrise en Sciences Naturelles, 18 p. (ronéotypées).
- PRENANT, M. & BOBIN, G. (1956).- *Bryozoaires. Première partie : Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes*. Faune de France, Lechevalier, Paris, 398 p.
- RICQLES, A. de (1983a).- Introduction à la Table Ronde : Formes panchroniques et « fossiles vivants ». Introduction et essais de définitions. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **108** (4), 529-533.
- RICQLES, A. de (1983b).- Remarques pour conclure. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **108** (4), 664.
- RUNNEGAR, B. (1985).- Collagene construction and evolution. *J. Molec. Evol.*, **22**, 141-149.
- SALVINI-PLAWEN, L. von (1980).- A reconsideration of systematics in the Mollusca (phylogeny and higher classification). *Malacologia*, **19** (2), 249-278.
- SCHÄFER, W. (1962).- *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main, 667 p. (non consulté).
- SEILACHER, A. (1992).- Vendobionta and Psammocorallia : last constructions of Pre-Cambrian evolution. *J. Geol. Soc. London*, **149**, 607-613.
- SMITH, A.B. (1984).- Classification of the Echinodermata. *Palaeontology*, **27** (3), 431-459.
- SMITH, A.M. (1995).- Paleoenvironmental interpretations using bryozoans : a review. *In : Marine Paleoenvironmental Analysis from Fossils*, Geological Society, Londres, Spec. Publ., n°83, 231-243.
- SMITH, A.M. & NELSON, C.S. (1994).- Selectivities in sea floor processes : taphonomy of bryozoans. *In : Biology and Paleobiology of Bryozoans*, P.J. Hayward, J.S. Ryland et P.D. Taylor (eds.), Olsen et Olsen, Fredensborg, 177-180.
- SMITH, A.M. & NELSON, C.S. (1996).- Differential abrasion of bryozoan skeletons : taphonomic complications for paleoenvironmental interpretations. *In : Bryozoa in space and time*, D.P. Gordon, A.M. Smith et J.A. Grant-Mackie (eds.), NIWA, Wellington, 305-313.
- SPIELDNAES, N. (1996).- Bryozoan colonies as indicators of bottom conditions in the Lower Ordovician. *In : Bryozoans in Space and Time*, D.P. Gordon, A.M. Smith & J.A. Grant-Mackie, NIWA, Wellington, 315-319.
- STANLEY, S.M. (1984).- Does Bradylely exist ? *In : Living Fossils*, N. Eldredge et S.M. Stanley (eds.), Springer Verlag, New York, 278-280.

Zoologie et paléozoologie

- STANLEY, S.M. & ELDREDGE, N. (1984).- Living Fossils : Introduction to the Casebook. *In* : Living Fossils, N. Eldredge et S.M. Stanley (eds.), Springer Verlag, New York, 1-3.
- TAYLOR, P.D. (1978).- A Jurassic Ctenostome Bryozoan from Yorkshire. *Proc. Yorks. Geol. Soc.*, **42** (7), 211-216.
- TAYLOR, P.D. & ROZHNOV, S. (1996).- A new early cyclostome bryozoan from the Lower Ordovician (Volkhov Stage) of Russia. *Paläont. Z.*, **70** (1-2), 171-180.
- TILLIER, S. & CUIF, J.P. (1986).- L'animal-conodonte est-il un Mollusque Aplacophore ? *C.R. Acad. Sc. Paris*, **303**, II (7) : 627-632.
- TINTANT, M. (1980).- Problématique de l'espèce en paléontologie. *In* : C. Bocquet, J. Générmont et M. Lamotte (Eds.), Les Problèmes de l'Espèce dans le règne animal, *Mém. Soc. zool. France*, **40** (3), 321-366.
- VOIGT, E. (1937a).- Weichteile an Fischen, Amphibien und Reptilien aus der ozeänen Braunkohle des Geiseltales. *Leopoldina*, N.F., **5** (27), 115-142.
- VOIGT, E. (1937b).- Paläohistologische Untersuchungen an Bernsteinendenschlüssen. *Paläont. Z.*, **19** (1-2) : 35-46.
- VOIGT, E. (1968).- Über Immuration bei fossilen Bryozoen dargestellt an Funden aus der Oberen Kreide. *Nachr. Akad. Wissenschaft. Göttingen, II. Math.-physikal. Kl.*, **4**, 47-63.
- VOIGT, E. (1972).- *Amathia immurata* n. sp., ein durch Biomuration erhaltenes ctenostomes Bryozoon aus der Maastrichter Tuffkreide. *Paläont. Z.*, **46** (1-2), 87-92.
- VOIGT, E. (1973).- *Hydrallmania graptolithiformis* n. sp., ein durch Biomuration erhaltene Sertulariidae (Hydroz.) aus der Maastrichter Tuffkreide. *Paläont. Z.*, **47** (1-2), 25-31.
- VOIGT, E. (1977a).- *Arachnidium jurassicum* n. sp. (Bryoz. Ctenostomata) aus dem mittleren Dogger von Goslar am Harz. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **153** (2), 170-179.
- VOIGT, E. (1977b).- On grazing traces produced by the radula of Fossil and Recent gastropods and chitons. *In* : Trace fossils 2. *Geological Journal Spec. Iss.*, **9**, 335-346.
- VOIGT, E. (1987).- Die Bryozoen des Klassischen Dano Montiens von Mons (Belgien). *Mém. Expl. Cartes Géologiques et Minières de Belgique*, **17** (3), 1-161.
- WILLIAMS, A.J. *et al.* (1965).- *Bryozoa*. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda (1-2). Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, 521 p.
- WILLIAMSON, P.G. (1981).- Paleontological documentation of speciation in cenozoic molluscs from Turkana Basin. *Nature*, **293**, 437-443.
- WILLIAMSON, P.G. (1985).- In reply to Fryer, Greenwood and Peake. *Biol. J. Linn. Soc.*, **16**, 337-340.
- WINSTON, J.E. & CHEETHAM, A.H. (1984).- The Bryozoan *Nellia tenella* as a Living Fossil. *In* : Living fossils, N. Eldredge et S.M. Stanley (eds.), Springer Verlag, New York, 257-265.
- WRAY, G.A. *et al.* (1996).- Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla. *Science*, **274**, 563-573.

