

# SUR L'ÉVOLUTION DISCONTINUE CHEZ LES *BRACHIOPODES* ET LES *ÉCHINODERMES* ET L'IRRÉVERSIBILITÉ DE L'ÉVOLUTION CHEZ LES PREMIERS.

Par

**N. YAKOVLEV**

(Leningrad).

(Eingelangt am 10. Mai 1927.)

## I. Quelques observations sur l'évolution des brachiopodes.

Lorsqu'il y a une vingtaine d'années, l'étude de la faune permo-carbonifère du Donetz, en particulier du genre *Meekella*, dirigea mon attention vers les questions générales de la morphogénèse de la coquille des brachiopodes, je n'ai trouvé dans la littérature aucune indication sur la signification physiologique ou biologique de toute une série de particularités que présente la coquille des brachiopodes, avant tout des particularités extérieures, telles que l'*area*, le *pseudodeltidium* etc. L'étude de *Meekella*, *Strophalosia*, *Aulosteges* etc. me conduisit à la conclusion que le développement d'une *area* élevée se trouve en relation avec la fixation de la coquille et la nécessité d'un accroissement de la valve en profondeur (longueur), dans les cas d'une accumulation rapide de la vase au fond de la mer et la possibilité de sa pénétration dans l'intérieur de la coquille ou de l'ensevelissement de l'animal, de son vivant, sous la vase. On le constate d'une façon particulièrement nette chez les *Meekella* du bassin du Donetz. Nous rencontrons, d'une part, des *Meekella* de type commun, à *area* élevée de la valve ventrale asymétrique, dans les calcaires du Carbonifère supérieur et du Permo-carbonifère. Ces *Meekella* sont incontestablement fixées et, comme j'ai pu l'observer, pour la première fois, cette fixation se fait par groupes de 3—4 individus, divergeant d'un point commun par leur sommets<sup>1)</sup>; dans les groupes, les individus sont fortement serrés les uns contre les autres, en sorte que leur contact et la pression qu'ils exercent les uns sur les autres déterminent la forme de la valve ventrale. D'autre part, nous trouvons, dans le bassin du Donetz, dans une intercalation fortement argileuse, des *Meekella* d'âge intermédiaire, qui, à première vue, ne présentent aucune différence tant soit peu marquée et se

<sup>1)</sup> Y a k o v l e v, N., Sur la fixation des coquilles de quelques *Strophomenacea*. Bull. du Comité Géologique. T. XXVI., 1907, pp. 181—201.

distinguent par une entière symétrie de la forme de la coquille. Je fus naturellement amené à l'idée que les *Meekella* sont fixées ou non et cela, suivant le caractère du fond marin, c'est à dire des dépôts qui s'y formaient. En cas de dépôts organogènes, calcaires, s'accumulant rapidement et permettant, en même temps, la fixation des coquilles, celles-ci s'allongent et varient fortement. En cas de fond meuble, vaseux et argileux, les *Meekella* sont privées de la possibilité de se fixer, par suite de l'absence d'un substratum solide, et reposent librement sur le fond marin; c'est pourquoi elles varient peu en forme et en dimensions. Ainsi, la fixation explique le développement d'une *area* de la valve ventrale élevée et de forme variable. Passant au genre *Spirifer*<sup>1)</sup>, nous pouvons y noter des modifications analogues de la hauteur de l'*area* et, quoique rarement, l'apparition de son asymétrie. Le *Spirifer* à *delthyrium* ouvert est obligé, lorsque la profondeur de la valve ventrale augmente, de compenser les désavantages qui résultent de l'accroissement progressif du *delthyrium*, le diamètre du pied restant plus ou moins le même. Cette compensation s'obtient par la réduction de l'angle du sommet du *delthyrium* et, par suite, de ce dernier, ce qui fait que, chez les exemplaires à *area* plus élevée, la fente delthyriale devient relativement plus étroite (*Sp. Verneuli*), d'autre part, l'augmentation de la fente delthyriale est compensée par la formation et le développement d'un *pseudodeltidium*, ce qui, dans certains cas, doit avoir un caractère individuel car, dans un seul et même endroit, nous trouvons parfois des exemplaires privées de *pseudodeltidium* — *Sp. plicatella*, et des exemplaires à *area* développée et à *pseudodeltidium* — *Cyrtia exporrecta*; la hauteur de l'*area* peut alors s'accroître, finalement, jusqu'à tel point, que l'animal soit obligé de renoncer à la fixation et de fermer l'ouverture par laquelle sort le pied qui, chez *Cyrtia exporrecta*, est d'abord marginale et, plus tard, se trouve dans la partie moyenne du *pseudodeltidium*. Les différences individuelles sont fort importantes, ce qui se conçoit car un individu peut se fixer, par exemple, dans un creux du fond marin et être rapidement envasé, tandis qu'un autre se fixera sur un point élevé et ne sera pas recouvert par la vase.

Les variations individuelles peuvent parfois s'affermir et devenir génériques et héréditaires (série *Spirifer* — *Cyrtina*). Nous avons un cas analogue dans la série *Chonetes* — *Productella* — *Productus* — *Strophalosia*<sup>2)</sup>. Le *Chonetes* non fixé donne, en se fixant par cimentation, *Productella*, à coquille quelque peu asymétrique, chez qui l'*area* a tendance à se développer

<sup>1)</sup> Yakovlev, N., Die Anheftung der Brachiopoden als Grundlage der Gattungen und Arten. Mémoires du Comité Géologique. Nouv. série. Livr. 48, 1908.

<sup>2)</sup> Yakovlev, N., Sur la transformation des *Chonetes* en *Productus*. Bull. de l'Acad. des Sciences de Russie. 1920, pp. 213—266. Résumé en anglais dans l'Annuaire de la Société Paléontol. de Russie, T. IV, 1926, p. 21.

sur la valve ventrale et à s'atrophier sur la valve dorsale concave. Cette cavité, qui s'accroît de plus en plus, rend impossible le remplacement latéral d'une valve par l'autre et inutile l'existence des dents, ce qui mène à leur atrophie chez les *Productidae* (*Productus*, *Strophalosia*, *Aulosteges*).

Entre *Chonetes*, qui repose librement sur le fond marin, et *Productella*, qui est fixé, il n'y a pas et il ne peut y avoir de passage graduel, comme l'exige le darwinisme. Biologiquement non plus, il n'est pas possible, car entre la fixation et la non-fixation il n'existe pas d'état intermédiaire de demi-fixation. Morphologiquement aussi, il n'y a pas de transition entre *Chonetes*, à coquille symétrique et sans trace de fixation, et *Productella*, qui présente une cicatrice de fixation et dont la coquille est asymétrique. Nous avons ici un cas d'évolution saltatoire ou, comme l'a nommé DOLLO, d'évolution discontinue.

Les dents, une fois atrophiées (*Productus*), ne se développent plus dans la suite, même lorsque la valve dorsale redevient plus ou moins plate (*Aulosteges*, *Scacchinella*), — fait qui confirme la loi de l'irréversibilité de l'évolution de DOLLO.

## II. L'évolution discontinue des *Cystoidea* en *Crinoidea*.

La question de la relation existant entre les classes des échinodermes reste toujours obscure, malgré l'abondance des formes fossiles. Cette liaison se laisse deviner depuis longtemps, mais elle n'est pas établie, par suite de l'absence de transitions graduelles. En ce qui concerne la liaison entre les cystoïdes et les crinoïdes, les indices les plus nets sont fournis par les anomalies, qui représentent des arrêts dans le développement individuel et, par suite, reproduisent les particularités des ancêtres. Chez les cystoïdes (*Rhombifera Regularia*) proches des crinoïdes la surface latérale du corps ou, à proprement parler, du calice, se compose de quatre couronnes de tablettes; des plis à pores, enfoncements en forme de poches à parois minces, pénétrant assez profondément à l'intérieur du calice, leur servent d'organe respiratoire; leur existence est décelée par les pores à l'aspect de fentes sur la surface du calice. Chez les crinoïdes, le calice primaire consiste en trois couronnes de tablettes; les plis à pores font défaut; leur rôle d'organe respiratoire est rempli par les mains fortement développées.

Le *Cryptocrinus* du Silurien est rapporté tantôt aux crinoïdes, tantôt aux cystoïdes. Les trois couronnes du calice (fig. 1) et l'absence de pores nous obligent à le ranger dans les crinoïdes<sup>1</sup>). Chez certains exemplaires anormaux de *Cryptocrinus*, assez rares, le calice comprend, outre les trois

<sup>1</sup>) Yakovlev, N., Some new data on *Cryptocrinus* and the connection between the *Crinoidea* and *Cystoidea*. Annuaire de la Soc. Paléontol. de Russie. Vol. II, 1918.

couronnes normales de tablettes, encore de petites tablettes en nombre variable (1, 5 ou 11, fig. 2). On ne peut expliquer leur présence autrement que comme une particularité ancestrale, reparaisant sous forme de stade temporaire du développement de l'individu et qui, rarement, par suite d'un arrêt dans le développement se maintient chez les exemplaires adultes anormaux. Ces tablettes sont celles des couronnes disparues du calice des *Cystoïdea*, à savoir de deux couronnes, dont l'une doit être la troisième ou couronne supérieure des lateralialia et l'autre est, certainement, la couronne des tablettes de base disparues, tandis que la couronne des tablettes basales présentes de *Cryptocrinus* doit être considérée comme nouvellement formée<sup>1)</sup>.

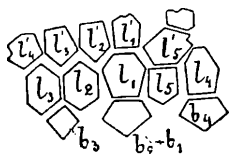


Fig. 1

Fig. 1. Diagramme de la structure de la surface latérale du calice d'un exemplaire normal de *Cryptocrinus*;  $b_1$ — $b_4$ , tablettes basales,  $l_1$ — $l_5$ ,  $l'_1$ — $l'_5$ , tablettes latérales.

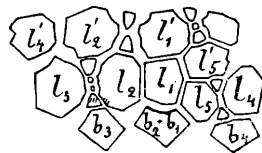


Fig. 2

Fig. 2. Diagramme de la structure d'un exemplaire anormal de *Cryptocrinus*. Village Archanghelskoi, sur le Volkhov. Grossi.

Ce qui montre que l'une des deux couronnes de tablettes en voie d'atrophie est bien la couronne de base des cystoïdes, c'est la présence, constatée sur l'une des tablettes de cette couronne, de restes d'un groupe (rhombe) de pores. Chez les cystoïdes qui se rapprochent de plus près des crinoïdes par le nombre des couronnes de tablettes, l'atrophie affecte celles des couronnes qui sont en relation avec les derniers rhombes de pores, dont le nombre diminue systématiquement chez les représentants de ce groupe au cours de leur développement géologique. L'atrophie des couronnes n'a pu se faire que tout d'un coup d'une génération à l'autre; il ne peut en être autrement dans le cas particulier, car il est inadmissible, au point de vue de la corrélation entre la structure du calice et les conditions mécaniques de stabilité, que les différentes couronnes aient disparu par voie de diminution progressive des tablettes qui les composaient et que, de plus, ces tablettes soient restées en place, lorsque les tablettes des couronnes supérieure et inférieure gardaient leurs dimensions. Au contraire, si les couronnes ont disparu tout d'un coup, il est naturel que les formes de transition entre *Cystoïdea* et *Crinoïdea* fassent défaut. Seuls les exemplaires présentant des

<sup>1)</sup> Jaekel, O., Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung, Jena, 1902) admet un fait analogue pour les crinoïdes, chez *Perittocrinus*; de plus, la formation de plusieurs nouvelles couronnes à la base du calice est très nettement visible chez *Acrocrinus*.

anomalies expliquent la transformation des *Cystoidea* en *Crinoidea* et permettent de prouver cette transformation. Celle-ci s'est faite par bond, au cours d'une seule génération, dans le premiers stades de l'existence de l'individu, lorsque l'organisme est le plus plastique et le plus capable d'être modifié. Les tablettes disparues réapparaissent dans le développement embryonnaire des individus des générations suivantes, comme formation passagère, qui disparaît normalement vers l'âge adulte. Par suite d'un arrêt dans le développement de certains individus dans leur jeunesse, ou peut-être à l'état embryonnaire, ces tablettes se sont maintenues.

*Cryptocrinus* se trouve dans les mêmes couches que *Cystoidea*, dont il est issu, et chez lui, les exemplaires anormaux avec arrêts dans le développement, qui décèlent son origine, sont assez fréquents; chez les crinoïdes dévoniens ou carbonifériens, ils sont plus rares, mais se rencontrent tout de même. Tels sont les cas des tablettes supplémentaires chez *Sphaerocrinus* et *Cupressocrinus* dans le Dévonien, chez *Hydriocrinus* dans le Carbonifère, chez les crinoïdes de la faune permienne de Timor, décrits par WANNER. Il est tout naturel, que, chez les crinoïdes plus récents, ces cas soient rares et les tablettes supplémentaires moins nombreuses, car la tendance à reproduire, les particularités des ancêtres éloignés s'affaiblit au cours des générations, même chez les individus anormaux.

JAEKEL, le premier, a signalé le développement saltatoire chez les *Pelmatozoa*, mais c'est sans nécessité véritable, semble-t-il, qu'il lui a donné le nom particulier de métakinèse. De plus, il fait provenir les *Pentacrinoidea* des *Cladocrinoidea*, tandis qu'à mon avis, ces groupes sont tout deux issus de *Cystoidea Rhombifera*. Je considère le *Perittocrinus* de JAEKEL non comme une forme de transition, mais comme des exemplaires anormaux de crinoïdes, qui présentent des indices témoignant qu'ils proviennent des *Cystoidea*.

Ainsi donc, le passage des crinoïdes aux cystoïdes s'est effectué par évolution saltatoire, — par exclusion des couronnes portant les derniers rhombes de pores. Il ne pouvait en être autrement. OSBORN<sup>1)</sup>, qui n'accorde pas beaucoup d'importance à l'évolution saltatoire, l'admet et même la tient pour seule possible dans le cas des particularités numériques ou quantitatives. C'est là justement notre cas. L'évolution saltatoire joue un rôle beaucoup plus important qu'on ne l'admet ordinairement. Par sa nature même, elle est difficilement démontrable et dans les cas qui nous occupent elle est seulement évidente à priori, chez les brachiopodes; un autre mode d'évolution est à priori inadmissible; mais les exemplaires anormaux de *Pelmatozoa* seuls nous permettent de la constater. Il convient d'observer, cependant,

<sup>1)</sup> Osborn, H. F., Origin of Single Characters as Observed in Fossil and Living Animals and Plants. „The American Naturalist“, Vol. XLIX., April, 1915.

que les cas où l'évolution continue est dûment établie sont loins d'être nombreux, eux-aussi, comme l'a déjà remarqué JAEKEL: les exemples des séries de mutations, données par WAAGEN, laissent beaucoup à désirer quant à la continuité.

Ce qui précède réfute en tout cas l'opinion de D. SCOTT<sup>2)</sup>, d'après laquelle „The only justification for the theory of violent saltations is to explain apparent breaks in the continuity of evolution — such gaps are frequent enough, as all must acknowledge. But really the assumption of sudden saltations is no explanation for there is no evidence for such violent changes except the existence of gaps in the record.“ S'il existe, comme dit SCOTT, des lacunes dans l'évolution qui ne peuvent être comblées par aucune saltation imaginable, cela ne prouve pas encore qu'il n'y a pas eu saltation et qu'on ne puisse jamais se la figurer.

Ainsi, *l'évolution saltatoire ou discontinue a probablement joué un rôle non moins important que l'évolution continue.* On ne peut invoquer, comme unique explication des lacunes, le caractère incomplet des matériaux paléontologiques, car il est des groupes qui sont toujours abondamment conservés à l'état fossile et pour lesquels la paléontologie a réuni une quantité énorme de matériaux.

---

<sup>2)</sup> Extinct Plants and Problems of Evolution. 1924, pp. 220, 221.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Yakovlev N.

Artikel/Article: [Sur l'âvolution discontinue chez les brachiopodes et les échinodermes et l'âirréversibilité de l'âévolution chez les premiers. 371-376](#)