

de tourisme, les sociétés d'histoire naturelle fassent effort pour créer le grand courant indispensable.

Le Club Alpin Français que j'ai particulièrement en vue lorsque je

parle de l'alpinisme a dans ses armoiries une Montagne et une Gentiane. L'alpiniste a déjà beaucoup fait pour l'honneur du rocher, il est temps aujourd'hui qu'il s'occupe de la Gentiane...

---

## L'ÉVOLUTION PARALLÈLE ET SON MÉCANISME

par

JEAN PIVETEAU

*Chef des travaux à l'École des Mines.*

On constate souvent que des espèces auxquelles on attribue une souche commune, ou tout au moins une identité de structure originelle, évoluent parallèlement, conservant toujours quelque chose de comparable, « comme des camarades séparés depuis longtemps gardent les mêmes souvenirs d'enfance ».

Cette évolution parallèle est particulièrement nette, dans ses modalités comme dans son mécanisme, chez certains groupes de Vertébrés inférieurs : Poissons, Amphibiens, Reptiles.

Dans ce premier article, nous prendrons comme exemple les Amphibiens Stégocéphales. Mais, avant d'entrer dans notre sujet, il est nécessaire de présenter quelques remarques sur leur histoire et leur classification. Beaucoup de travaux ont été consacrés aux Amphibiens fossiles. Aucun n'atteint par la profondeur et la sûreté de l'analyse anatomique, comme par la force de synthèse, l'œuvre du professeur Watson. C'est elle que nous suivrons principalement dans notre exposé.

### I. LES GRANDES PHASES DE L'HISTOIRE DES AMPHIBIENS STÉGOCÉPHALES

Apparus au Dévonien supérieur, représentés au Carbonifère et au Permien par des types variés, au Trias par des formes de grande taille, les Amphibiens ne comprennent plus dans la nature actuelle que les deux ordres des Urodèles et des Anoures. Encore certains naturalistes estiment-ils, d'après des considérations tirées de la structure du crâne et de la morphologie des membres, que les Urodèles constituent un groupe indépendant se rattachant directement aux Poissons Dipneustes.

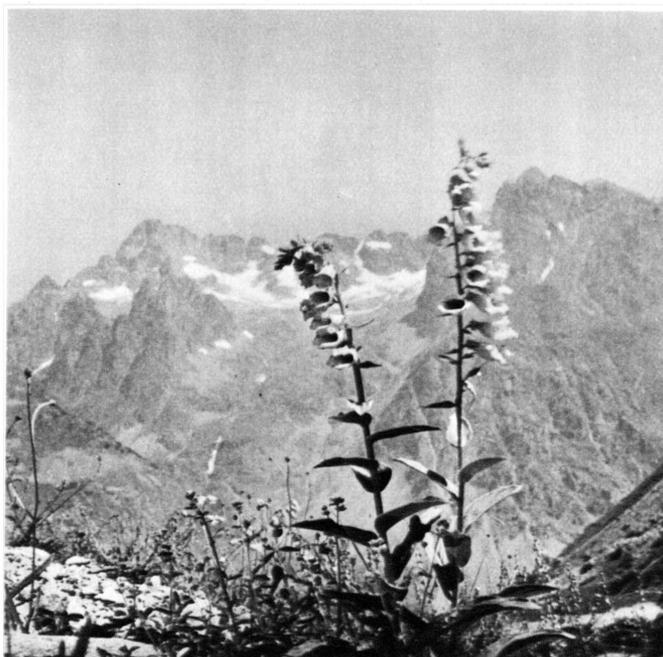
Les Amphibiens paléozoïques et triasiques sont remarquables par leur crâne à voûte sculptée, continue, percée seulement par les orbites, les narines et le trou pariétal, constituant comme un véritable toit, ce qui leur a valu le nom de Stégocéphales. Les uns très petits, aux allures de Salamandres, sont rangés sous le nom de *Phyllopondyles*, à cause de la faible épaisseur en feuilles, des parois de leurs vertèbres ;



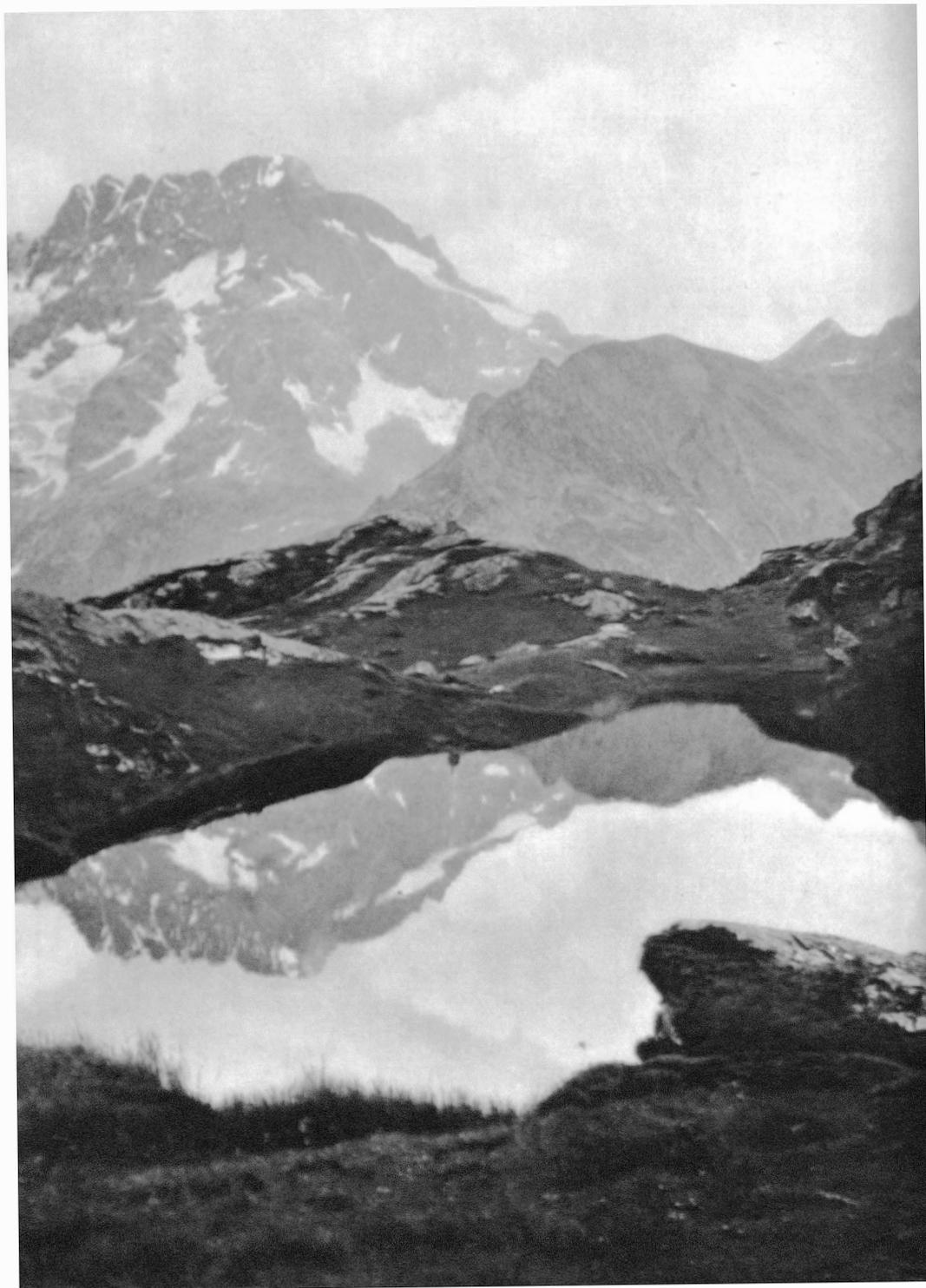
Cîmes de l'Andringitra (réserve naturelle de Madagascar)

*Photo H. Humbert*

**Grande Digitale jaune  
(*Digitalis dubia*).  
Dans le fond, le massif du  
Mont Olan (Oisans).**



*Photo Dr. Marceron*



Massif du Mont Olan (Oisans)

Photo Dr. Martens

d'autres, les *Lépospondyles*, sont ainsi nommés à cause de leurs vertèbres en étui; un petit nombre, les *Adélospon-*

carbonifères et permotriasiques d'une part, et Stégocéphales du Dévonien supérieur d'autre part, sont encore

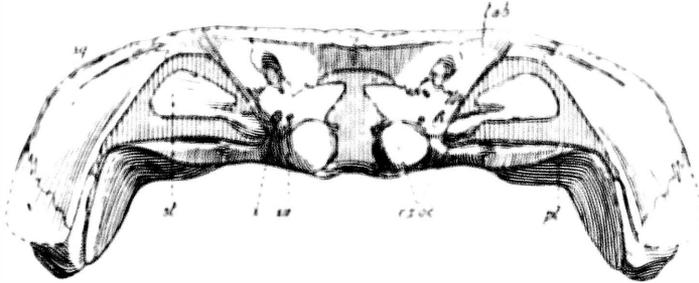


FIG. 1. — Crâne de *Brachiopterus*, vu par la région occipitale. Le nerf hypoglosse (XII) appartient encore au crâne (Watson).

ex. oc. ex-occipital; pt, ptérygoïdien; sq, squamosal; st, columelle; lab, tabulaire; X, orifice de sortie du nerf vague; XII, orifice de sortie du nerf hypoglosse.

*dyles* ont une vertèbre très spéciale, de forme cylindrique; un quatrième groupe, le plus varié, le plus important, qui contient les formes de grande taille, dont les vertèbres sont le plus souvent composées de plusieurs pièces, est caractérisé par une dentition dont l'émail présente de multiples replis, d'où l'appellation de *Labyrinthodontes*; enfin, on met à part, sous le nom d'*Ichthyostégidés*, les Stégocéphales du Dévonien supérieur, qui conservent beaucoup de points de ressemblance avec les Poissons Crossoptérygiens.

Les quatre premiers groupes évoluent côte à côte pendant la durée des temps carbonifères et le début du Permien; seuls les Labyrinthodontes passent dans le Trias où ils s'éteignent.

Des considérations tirées de l'architecture du crâne établissent les affinités étroites de ces divers ordres, et la possibilité d'une souche commune, qui n'est d'ailleurs matérialisée jusqu'ici par aucun document paléontologique, mais dont certains Crossoptérygiens comme *Osteolepis* pourraient nous suggérer l'image.

Les rapports entre Stégocéphales

assez mal établis. Mais, sans qu'il soit nécessaire d'entrer dans les détails, nous pouvons dire que les diverses hypothèses faites sur les affinités de ces formes archaïques s'accordent parfaitement avec les conclusions formulées plus loin.

Nous allons suivre maintenant, dans leur ordre chronologique, les modifications du crâne chez les Labyrintho-

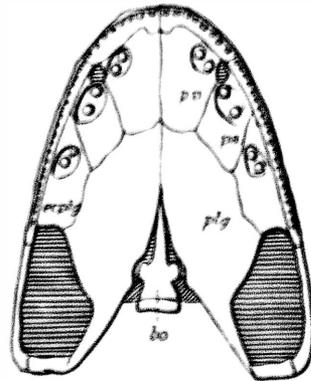


FIG. 2. — Embolomère à voûte palatine dépourvue de perforations: *Baphetes*, du Carbonifère d'Angleterre (Watson).

bo, basioccipital; octptg, octoptérygoïde; pa, parietal; ptg, ptérygoïde; pr, prévomere.

dontes, les Phyllospondyles et les Lepospondyles. Nous laisserons de côté les Adelospondyles, encore incomplètement connus.

## II. L'ÉVOLUTION DU CRANE CHEZ LES LABYRINTHODONTES

Suivant qu'on les considère au Carbonifère, au Permien ou au Trias, les Labyrinthodontes présentent une structure particulière de la colonne vertébrale, d'après laquelle on a établi des divisions taxinomiques qui ne sont probablement que des stades d'évolution.

Les genres carbonifères, aux vertèbres composées de deux pièces cylindriques, sont nommées *Embolomères* ; ceux du Permien, aux vertèbres formées de trois pièces, correspondent aux *Rachitomes* ; enfin ceux du Trias, au corps vertébral réduit, à une seule pièce, constituent les *Stéréospondyles*.

Embolomères, Rachitomes, Stéréospondyles, qui se succèdent dans le temps, dérivent sans doute aussi les uns des autres. La série morphologique générale est indéniable, et, dans quelques cas, on peut établir de véritables lignées phylétiques. On est donc en droit de suivre, le long de cet ensemble, les modifications des divers organes. Nous étudierons celles du crâne, qui sont particulièrement instructives.

L'une des plus curieuses et des plus importantes consiste dans le recul graduel du nerf hypoglosse. Chez les Labyrinthodontes du Carbonifère, du Permien et du Trias inférieur, le nerf hypoglosse traverse l'occipital ; chez les derniers Labyrinthodontes du Trias supérieur, il passe en arrière du crâne, devenant ainsi un nerf spinal.

Ce fait, si clair quand on considère l'ensemble des faunes, se vérifie non moins nettement dans une série phylé-

tique véritable. Ainsi, chez les *Brachyopidés*, ces curieux Stégocéphales au crâne parabolique, la forme la plus ancienne, du Permien, *Dvinasaurus*, montre un nerf hypoglosse perçant l'exoccipital ; il en est de même avec le genre *Batrachosuchus* (fig. 1), du Trias moyen ; par contre, chez *Plagiosaurus*, du Trias supérieur, le nerf hypoglosse sort en arrière du crâne.

Ainsi, chez les premiers Labyrinthodontes, la région occipitale était composée d'un plus grand nombre de segments que chez leurs derniers représentants.

Une seconde modification du crâne correspond à la réduction graduelle de l'ossification du crâne primordial. Le condyle, formé de trois pièces (exoccipitales et basioccipital) chez les Labyrinthodontes carbonifères et permien, n'en présente plus que deux chez ceux du Trias, par suite du retrait du basioccipital, consécutif à son ossification moins poussée. Dans la région otique des Embolomères et des Rachitomes, le prootique et l'opisthotique sont bien ossifiés. Chez un Stéréospondyle du Trias intérieur, *Capitosaurus*, l'opisthotique ne s'ossifie plus, le prootique est réduit ; chez *Buettneria*, du Trias supérieur, l'opisthotique a disparu, le prootique est tout à fait rudimentaire.

Depuis les recherches classiques de Gaupp, on distingue, dans l'ensemble des Vertébrés, deux types crâniens : le type *platybasique* et le type *tropibasique*.

Dans le type platybasique, par suite d'une disposition particulière des composants primordiaux (trabécules) du crâne, la cavité cérébrale demeure large et spacieuse jusqu'aux capsules nasales. Dans le type tropibasique, une disposition inverse de ces composants détermine la formation d'un sep-

tum interorbitaire, et la portion antérieure de la cavité cérébrale se trouve réduite, à un canal étroit, logeant le cerveau antérieur. Les Labyrinthodontes carbonifères et permien avaient un crâne tropibasique avec un large septum interorbitaire renfermant le cerveau antérieur. Graduellement, ce septum disparaît, le cerveau repose

être encore plus facilement dans la famille des Brachyopidés, cette fenestration graduelle de la voûte palatine, depuis le genre *Bothriceps*, du Trias inférieur, jusqu'à *Plagiosaurus*, du Trias supérieur, au passant par *Batrachosuchus* du Trias moyen (fig. 4).

Enfin le crâne de tous les Labyrintho-

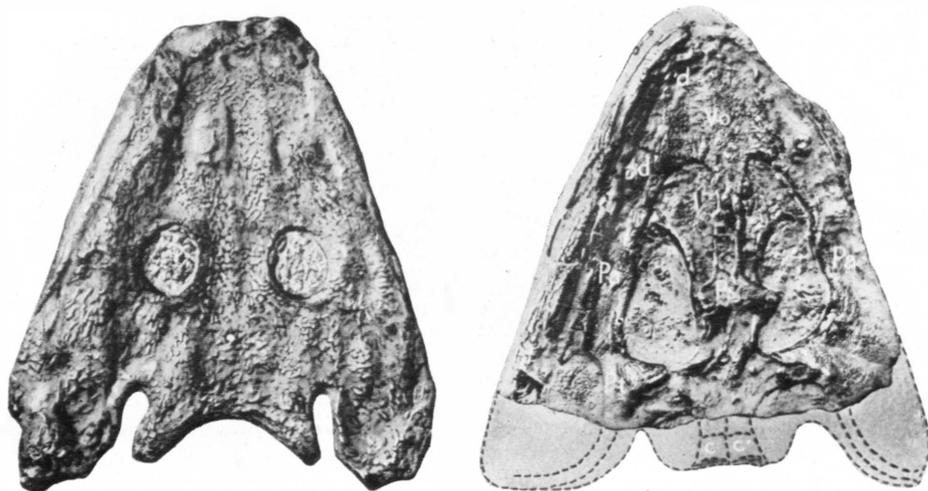


FIG. 3. — Crâne d'*Actinodon Frossardi*, du Permien d'Autun. Face supérieure et voûte palatine. (Galerie de Paléontologie du Muséum National d'Histoire naturelle.)

finalement sur le parasphénoïde. Ainsi le crâne originellement tropibasique des Labyrinthodontes devient platybasique.

La voûte palatine des Labyrinthodontes carbonifères, presque entièrement formée par les ptérygoïdiens, ne présente aucune perforation (fig. 2). Celle d'un Labyrinthodonte permien comme *Eryops* ou *Actinodon* (fig. 3) est percée de larges fenêtres. Ces ouvertures s'agrandissent dans les genres du Trias inférieur, pour atteindre leur maximum de développement au Trias supérieur, avec *Cyclotosaurus* ou *Metoposaurus*. On peut suivre peut-

dontes carbonifères et permien est très élevé; celui des Labyrinthodontes du Trias inférieur l'est à un degré moindre; les formes du Trias supérieur ont un crâne aplati (fig. 5).

Nous pouvons suivre ainsi, dans la série des Labyrinthodontes, des tendances évolutives bien définies, dont la réalisation s'accomplit graduellement, à travers les changements considérables qu'à dû subir le milieu physique du début des temps carbonifères à la fin des temps triasiques.

Pour préciser l'importance et la signification de ces faits, il nous faut examiner sommairement l'histoire des deux

autres groupes d'Amphibiens Stégocéphales, les Phyllospondyles et les Lépospondyles, puis la structure crânienne des Amphibiens actuels.

### III. L'ÉVOLUTION DU CRANE CHEZ LES PHYLLOSPONDYLES

L'histoire des Phyllospondyles est beaucoup plus courte que celle des Labyrinthodontes. Elle s'étend du Carbonifère inférieur au Permien supérieur, mais il est très probable que nous n'en saisissons que les phases ultimes.

L'histoire des deux ordres est donc parallèle, mais elle s'achève beaucoup plus tôt chez les Phyllospondyles. Au point de vue évolutif, *Eugyrinus* du Carbonifère inférieur est au même stade qu'*Eryops* ou *Actinodon* du Permien moyen : *Branchiosaurus* a atteint, dès le Permien supérieur, un stade que nous rencontrons, chez les Labyrinthodontes, au Trias supérieur seulement. Ainsi le parallélisme d'évolution des deux groupes est accompagné d'une inégalité dans leur vitesse d'évolution.

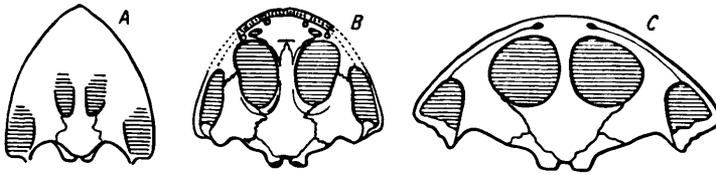


FIG. 4. — Élargissement graduel des perforations de la voûte palatine dans la famille des Brachyopidés.

De gauche à droite : *Bothriceps*, du Trias inférieur ; *Batrachosuchus*, du Trias moyen ; *Plagiosaurus*, du Trias supérieur.

Elle n'en offre pas moins un grand intérêt.

Les deux types extrêmes, celui qui ouvre et celui qui clôt cette histoire, sont les genres *Eugyrinus* du Carbonifère inférieur d'Angleterre, et *Branchiosaurus* ou *Protriton* du Carbonifère supérieur et du Permien de France et d'Europe centrale (fig. 6).

L'évolution du crâne, de l'une à l'autre de ces formes, ne fait que nous retracer les faits observés chez les Labyrinthodontes. On passe, en effet, du crâne d'*Eugyrinus* (fig. 7) à celui de *Branchiosaurus* (fig. 8) par un agrandissement des perforations de la voûte palatine (limitées par le parasphénoïde et les ptérygoïdes), par une réduction de l'ossification, par un aplatissement de l'ensemble du crâne, etc.

### IV. L'ÉVOLUTION DU CRANE CHEZ LES LÉOSPONDYLES

Les Léospondyles constituent un ordre d'Amphibiens de petite taille, particulièrement abondant au Carbonifère, et dont un petit nombre seulement a persisté jusqu'au Permien. Ils ont présenté une extrême variété de formes, mais dans quelques cas seulement, on peut suivre les modifications des structures.

Si l'on considère par exemple les formes ancestrales (au moins morphologiquement) du curieux *Diplocaulus*, on observe, dans cette série comme dans les précédentes, un élargissement graduel des fenêtres palatines, un aplatissement progressif du crâne, etc.

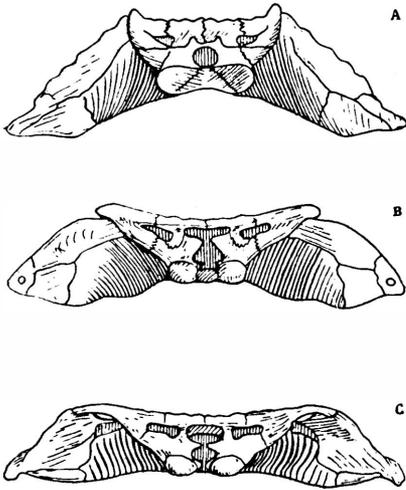


FIG. 5. — Trois crânes d'Amphibiens Labyrinthodontes vus par la face occipitale, pour montrer l'aplatissement graduel du crâne.

A, *Eryops*, du Permien; B, *Capitosaurus*, du Trias inférieur; C, *Cyclotosaurus*, du Trias supérieur.

#### V. CARACTÉRISTIQUES DU CRANE DES AMPHIBIENS ACTUELS

L'histoire paléontologique des Amphibiens vivants, Urodèles et Anoures, nous est à peu près inconnue. Les uns et les autres nous apparaissent à la période jurassique avec toutes leurs caractéristiques modernes. Ce sont déjà des fins de rameaux. On ne peut les rattacher d'une façon certaine à aucun groupe Stégocéphale. Urodèles et Anoures constituent deux branches distinctes de celles dont nous venons de parler. Mais, chose curieuse, ces fins de rameaux présentent les mêmes caractères que les extrémités de rameaux des Stégocéphales. Ils n'ont plus que dix paires de nerfs crâniens, l'hypoglosse sortant en arrière du crâne, comme chez les derniers Stéréospondyles; leur crâne primordial, peu ossifié, entre dans le type platybasique; la voûte palatine est largement fenestrée; le crâne est très aplati.

Les Urodèles et les Anoures ont donc suivi, dans leur évolution, la même direction et abouti au même type général de structure que les divers ordres d'Amphibiens Stégocéphales.

#### VI. CONCLUSION

La discussion qui précède nous montre que les trois principaux groupes d'Amphibiens Labyrinthodontes, Phyllospondyles, Lépospondyles suivent des lignes d'évolution parallèles, et que leurs formes finales convergent vers un type de structure correspondant à celui des Amphibiens actuels. Comme ceux-ci sont également des types spécialisés des fins de rameaux, on peut conclure à un parallélisme général dans l'histoire évolutive des différents ordres d'Amphibiens.

Le stade terminal et comparable de ces évolutions a été atteint dès le Permien par les Phyllospondyles et les Lépospondyles; au Trias supérieur par les Labyrinthodontes; à une date encore inconnue par les Anoures, certainement avant le Jurassique.

Ainsi, des structures identiques se répètent dans le même ordre, mais sur des points différents du temps.

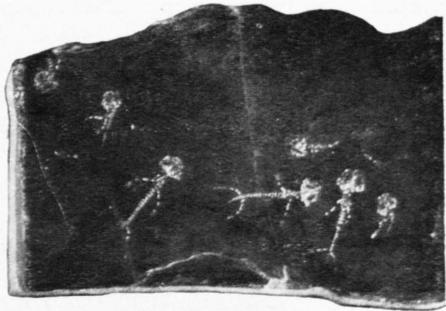


FIG. 6. — Squelettes de *Protriton petrolei* du Permien d'Autun. (Galerie de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle).

Deux sortes de facteurs peuvent être invoqués pour expliquer les transformations des organismes : 1° des facteurs extrinsèques, correspondant aux

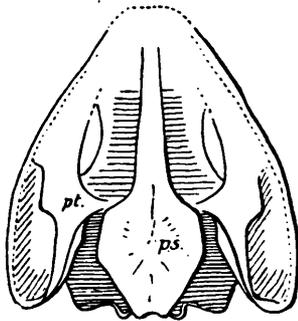


FIG. 7. — *Eugyrinus Wildi*, du Carbonifère d'Angleterre. Voûte palatine  $\times 2.5$ .  
ps, parasphénoïde; ps, ptérygoïde.

milieux; 2° des facteurs intrinsèques, correspondant à la nature intime de l'organisme.

Pendant longtemps, on a attribué presque exclusivement aux facteurs externes le pouvoir de modifier les êtres vivants. Les faits, résumés plus haut, de vitesse inégale des transformations parallèles, nous conduisent, au contraire, à donner la prépondérance aux facteurs internes. L'histoire des Labyrinthodontes apporte à cette conclusion une confirmation d'un autre ordre.

Les Embolomères carbonifères étaient des animaux aquatiques, vivant dans les étangs de la grande forêt houillère; les Rachitomes permien

quelques-uns pouvant temporairement s'aventurer dans les eaux; enfin, les Stéréospondyles triasiques étaient à peu près exclusivement aquatiques. Malgré ces changements de milieu, l'évolution des caractères crâniens s'est faite toujours dans le même sens. Ce que nous constatons dans ce cas, ce n'est pas une suite d'adaptations à des circonstances changeantes, mais un devenir évolutif régulier, indifférent aux variations du milieu.

Un dernier problème, peut-être le plus important, resterait à examiner. Comment ont pu se dessiner, sur des lignées parallèles et indépendantes, des structures identiques? L'étude de cas d'évolution parallèle dans d'autres groupes de Vertébrés, plus spéciale-

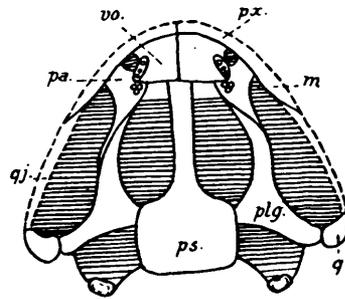


FIG. 8. — *Branchiosaurus (Protriton) amblystomus*, du Permien d'Angleterre. Voûte palatine.

m, maxillaire; pa, pariétal; ptg, ptérygoïde; ps, parasphénoïde; px, pré-maxillaire; g, carré; vo, prévomere.

ment les Poissons et les Reptiles, nous permettra d'indiquer dans quelle voie il serait possible de chercher une réponse à cette question.